



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Uso de recombinantes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* A. Gray para mejorar la tolerancia del frijol común a diferentes tipos de estrés abiótico

Néstor Felipe Chaves Barrantes

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias

Sede Palmira

Colombia

2015

Uso de recombinantes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* A. Gray para mejorar la tolerancia del frijol común a diferentes tipos de estrés abiótico

Néstor Felipe Chaves Barrantes

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Doctor en Ciencias Agrarias

Director:

Ph.D. Carlos Germán Muñoz Perea
Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira

Co-directores:

Ph.D. Stephen E. Beebe
Centro Internacional de Agricultura Tropical

PhD. Idupulapati M. Rao
Centro Internacional de Agricultura Tropical

Línea de Investigación:

Mejoramiento Genético Vegetal

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Sede Palmira
Colombia
2015



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
SEDE PALMIRA

FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS

ACTA DE JURADO DE TESIS

DOCTORADO EN CIENCIAS AGRARIAS
LINEA DE INVESTIGACIÓN MEJORAMIENTO GENÉTICO
VEGETAL

En Palmira a los 30 días del mes de Junio de 2015, se reunió en esta Sede el Jurado Calificador de Tesis, integrado por los doctores, FRANCO ALIRIO VALLEJO, CARMENZA MUÑOZ FLÓREZ y HUVER ELÍAS POSADA.

Para calificar la Tesis de Grado de:

NÉSTOR FELIPE CHAVES BARRANTES

Titulada:

“Uso de Recombinantes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* Gray para Mejorar la Tolerancia del Frijol Común a Diferentes Tipos de Estrés Abiótico” bajo la dirección del doctor Carlos Germán Muñoz Perea, Stephen Beebe y Idupulapati Rao.

Después de terminada la sustentación, el jurado evaluador compuesto por los investigadores FRANCO ALIRIO VALLEJO, CARMENZA MUÑOZ FLÓREZ y HUVER ELÍAS POSADA, mediante deliberación privada decidieron calificar la tesis como:

APROBADA

REPROBADA


FRANCO ALIRIO VALLEJO


CARMENZA MUÑOZ FLÓREZ

HUVER ELÍAS POSADA

Dedicatoria

A Dios, que me permite ver el sol de cada día, que no me dejó caer y me dio fuerzas para cumplir con esta etapa triste de mi vida.

A mi padres, Gerardo y Mayela, los mejores que alguien podría tener, por su amor infinito y apoyo incondicional.

A mi prometida, Luz Dayana, por su amor, paciencia y apoyo, por ser la hermosa bendición que Dios envió a mi vida, quien me robó el corazón, hace brotar lo mejor de mí y es mi motivación constante.

A mis hermanos, Damien, David y Óscar, de los que me siento profundamente orgulloso y agradecido, por su apoyo y amor, por ser mis mejores amigos y por estar siempre a mi lado.

A mis abuelos, Constantino y Otilia, José Luis y Ana, que se encuentran en la presencia de Dios y a quienes siempre llevo en el corazón.

A mis tías, Nieves y Haydeé, por su amor y cariño, mis segundas mamás.

A mis niñas, Laika y Mishka, que Diosito me las chinee siempre, me marcaron la vida, se llevaron un pedazo de mí al cielo.

A mi familia y amigos.

“Jehová es mi pastor; nada me faltará. En lugares de delicados pastos me hará descansar; junto a aguas de reposo me pastoreará. Confortará mi alma; me guiará por sendas de justicia por amor de su nombre. Aunque ande en valle de sombra de muerte, no temeré mal alguno, porque tu estarás conmigo; tu vara y tu callado me infundirán aliento...”

Salmo 23

Agradecimientos

Al Programa de Frijol del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) que financió las investigaciones que hicieron posible la realización de esta tesis.

A la Universidad de Costa Rica, que a través de la Oficina de Asuntos Internacionales y Cooperación Externa (OAICE), financió mis estudios doctorales en la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira.

A mi director de tesis, PhD. Carlos Germán Muñoz Perea, profesor de la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira, por su tiempo, paciencia, amistad, consejos y apoyo, sin los cuales no hubiera sido posible terminar con éxito esta tesis.

Al PhD. Stephen Beebe, líder del Programa de Frijol del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), por la confianza depositada en mi persona, por acogerme en el programa a su cargo, y por sus valiosas ideas y aportes, que dieron origen a las investigaciones de esta tesis. Además, por su paciencia, apoyo y enseñanzas.

Al PhD. Idupulapati M. Rao, fisiólogo y nutricionista del Programa de Frijol del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), por su apoyo, valiosos consejos y por compartir su conocimiento con mi persona.

Al PhD. Franco Alirio Vallejo, Maestro Titular de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira y a la PhD. Carmenza Muñoz, profesora de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira, por sacar de su valioso tiempo para revisar los manuscritos, realizar aportes y ser los jurados de esta tesis.

Al MSc. José A. Polanía y los ingenieros César H. Cajiao y Miguel A. Grajales del Programa de Frijol del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) por su amistad, apoyo incondicional y valiosos aportes durante la realización de esta tesis. Además, por compartir su conocimiento y experiencia con mi persona, traducido en múltiples enseñanzas.

A los ingenieros Santos Barrera y Nadia Montilla, a la bióloga Natalia Viña y a los señores Edilfonso Melo, Orlando Joaqui y Gersain Galarza por su valioso trabajo en las labores de campo y colaboración en la evaluación de los ensayos de esta tesis.

A los ingenieros Juan Bosco Cuasquer y Alberto Fabio Guerrero por su ayuda en el procesamiento y análisis estadístico de los datos.

A la MSc. Neuza Azakawa del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), quien facilitó su laboratorio para llevar a cabo las pruebas de viabilidad de polen.

Al personal de campo del Programa de Frijol del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) por su invaluable trabajo durante los ensayos realizados.

Resumen

El frijol común, *Phaseolus vulgaris* L., es una de las leguminosas de consumo humano más importantes a nivel mundial y su cultivo está principalmente en manos de pequeños productores, que enfrentan una serie de limitantes bióticas y abióticas para su producción. Dentro de las abióticas están el estrés por sequía, alta temperatura, deficiencia de fósforo y toxicidad por aluminio, que afectan entre el 30 y 73% de las áreas de siembra a nivel mundial y que se agravarán por los efectos del cambio climático. El objetivo general de este trabajo fue seleccionar líneas de frijol para la obtención de tolerancia a estrés abiótico por sequía, alta temperatura, bajo fósforo y toxicidad por aluminio, que puedan responder mejor a los efectos generados por el cambio climático y a las condiciones de los pequeños productores de frijol en los países tropicales. Para ello, inicialmente se caracterizó fisiológica y agrónomicamente germoplasma promisorio y comercial de frijol por su tolerancia a sequía terminal y su desempeño en condiciones sin estrés durante el 2012 y 2013. Dentro de ese grupo, se incluyó a RCB 593, ALB 74 e INB 841, progenitores de las líneas SEF, generadas mediante el cruzamiento (ALB 74 x INB 841) F_1 x RCB 593, donde ALB 74 aporta genes de *P. coccineus* L. e INB 841 genes de *P. acutifolius* A. Gray. Las líneas SEF fueron evaluadas y caracterizadas del 2012 al 2014 en condición sin estrés y por su tolerancia a sequía terminal en el Centro Internacional Agricultura Tropical (CIAT) en Palmira, Valle; por tolerancia a alta temperatura en Armero, Tolima, y por su respuesta a bajo fósforo y alto aluminio en Quilichao, Cauca. Dentro del germoplasma promisorio, SEN 56, BFS 29, NCB 226 y SER 16 mostraron mayores rendimientos en riego y sequía terminal que los testigos comerciales EAP 9510-77, DOR 390, Bribri, Carioca y Calima. De las líneas con genes interespecíficos, SEF 10, SEF 16, SEF 42 y SEF 56 obtuvieron mejor rendimiento que EAP 9510-77 en sequía terminal. El mayor rendimiento en sequía terminal estuvo basado en una mayor formación de biomasa, aceleración de la madurez, mayor número de granos/m², media geométrica superior y menor índice de susceptibilidad a sequía, así como en una mayor removilización de fotosintatos hacia los órganos reproductivos, expresada a través de mayores índices de cosecha, de cosecha de vainas, de partición a vainas y de llenado de grano. Los genotipos SEF 14, SEF 15, SEF 16 y SEF 60 son capaces de soportar un aumento de 3,8°C sobre la temperatura media nocturna límite para el cultivo (21°C), lo que permitiría mitigar el aumento de 2 a 5°C en la temperatura media anual, proyectado para el año 2100 por efecto del cambio climático, y aumentar las áreas actuales de siembra del cultivo en más de un 50%. Su tolerancia se basó en una mayor viabilidad de polen, heredada de *P. acutifolius* a través del padre INB 841. Por su parte, las líneas SEF 42, SEF 44, SEF 45, SEF 49, SEF 52 y SEF 55 poseen un buen desempeño tanto en alto aluminio como en condición sin estrés, mientras que SEF 42, SEF 49, SEF 60, SEF 62 y RCB 593 fueron los mejores genotipos en bajo fósforo y sin estrés. Por último, se determinó que dentro de los genotipos más estables en rendimiento a través de ambientes, SEF 15, SEF 42 y SEF 60 presentaron tolerancia a dos o más tipos de estrés abiótico en forma individual y excelente rendimiento en condición sin estrés. Al conjuntar y complementar las características valiosas de tres especies de *Phaseolus*, se logró identificar un grupo de genotipos con rendimiento superior a la media tanto en el ambiente de estrés estudiado como en el ambiente sin estrés, lo que representa la posibilidad de mitigar los efectos negativos del estrés abiótico y del cambio climático para los pequeños productores de frijol. A su vez, constituyen padres potenciales para programas de mejoramiento genético en tolerancia a estrés abiótico.

Palabras clave: cambio climático, cruzamientos interespecíficos, estrés abiótico, *Phaseolus vulgaris*, removilización de fotosintatos, viabilidad de polen

Abstract

Common bean, *Phaseolus vulgaris* L., is one of the most important legumes for worldwide human consumption. It's grown typically by smallholder farmers who face many biotic and abiotic constraints for its production. The abiotic constraints –including drought stress, high temperature stress, low phosphorus, and aluminum toxicity– affect between 30 and 73% of the world crop production area, and their negative effect will be increased by climate change. The general objective of this research was to select common bean lines for their tolerance to abiotic stress by drought, high temperature, low phosphorus, and aluminum toxicity, and that these lines could respond better to the effects of climate change and the conditions of small farmers in tropical countries. To that end, promising common bean germplasm and commercial cultivars were physiologically and agronomically characterized in terminal drought and irrigated conditions during 2012 and 2013. This group of germplasm includes RCB 593, ALB 74 and INB 841, parents of SEF lines, originated from the cross (ALB 74 x INB 841) F_1 x RCB 593. ALB 74 provides genes of *P. coccineus* L. and INB 841 genes of *P. acutifolius* A. Gray. SEF lines were evaluated and characterized from 2012 to 2014 in non-stressed condition and for their tolerance to terminal drought at Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) in Palmira, Valle; for their tolerance to high temperature stress in Armero, Tolima, and for their performance in low phosphorus and aluminum toxicity in Quilichao, Cauca. Promising germplasm such as SEN 56, BFS 29, NCB 226 and SER 16 showed higher grain yield than EAP 9510-77, DOR 390, Bribrí, Carioca and Calima, the commercial checks, in irrigated and terminal drought condition, respectively. Among interspecific lines, SEF 10, SEF 16, SEF 42 and SEF 56 yielded more than EAP 9510-77 under terminal drought. The highest grain yield in terminal drought was based on lower drought susceptibility index, higher biomass production, earlier maturity, higher number of grains/m², superior geometric mean, and greater ability to mobilize photosynthate to reproductive organs, expressed through higher harvest index, pod harvest index, pod partitioning index and grain filling index. Lines SEF 14, SEF 15, SEF 16 and SEF 60 were able to tolerate 3.8°C above the limit of crop mean night-time temperature (21°C), which would allow to mitigate the rise of 2 to 5°C in mean annual temperature expected for 2100 as a consequence of climate change, and to increase current crop areas in more than 50%. Their tolerance was based on higher pollen viability, inherited from *P. acutifolius* through the parent INB 841. For their part, lines SEF 42, SEF 44, SEF 45, SEF 49, SEF 52 and SEF 55 showed a good performance in high aluminum stress and without stress, while SEF 42, SEF 49, SEF 60, SEF 62 and RCB 593 were the best genotypes in low phosphorus condition and without stress. Finally, it was determined that the more stable genotypes in yield throughout environments were SEF 15, SEF 42 and SEF 60, which showed tolerance to two or more types of abiotic stress individually and an excellent yield in no stress condition. By combining and complementing the valuable characteristics of three *Phaseolus* species, it was possible to identify a group of genotypes with yield superior to the mean under both stress and non-stress environments. This represents the possibility of mitigating the negative effects of abiotic stress and of climate change for the small common-bean farmers. At the same time, these genotypes may serve as potential parents for abiotic stress plant-breeding programs.

Keywords: abiotic stress, climate change, interspecific crosses, *Phaseolus vulgaris*, pollen viability, remobilization of photosynthates

Contenido

	Pág.
Resumen	XI
Abstract	XII
Contenido	XIII
Lista de figuras	XV
Lista de tablas	XVII
Introducción	1
Capítulo 1	5
1.1 Introducción.....	6
1.2 Materiales y métodos	8
1.3 Resultados y discusión.....	12
1.4 Literatura citada.....	28
Capítulo 2	33
2.1 Introducción.....	34
2.2 Materiales y métodos	37
2.3 Resultados y discusión.....	40
2.4 Literatura citada.....	53
Capítulo 3	59
3.1 Introducción.....	60
3.2 Materiales y métodos	62
3.3 Resultados y discusión.....	65
3.4 Literatura citada.....	83
Capítulo 4	87
4.1 Introducción.....	88
4.2 Materiales y métodos	90
4.3 Resultados y discusión.....	94
4.4 Literatura citada.....	113
Conclusiones	119
Bibliografía	121

Lista de figuras

Figura 1-1	Precipitación y cantidad de agua suministrada mediante riego a 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.	14
Figura 1-2	Humedad gravimétrica del suelo a una profundidad de 0-10cm, 10-20cm, 20-40cm y 40-60cm en las parcelas experimentales donde se evaluaron 16 genotipos de frijol bajo riego (R) y sequía terminal (ST) durante el 2012 (izquierda) y 2013 (derecha). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia.	15
Figura 1-3	Comparación de germoplasma de frijol de acuerdo a su media combinada de rendimiento en riego y bajo sequía terminal para los años 2012 y 2013. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia.	28
Figura 2-1	Precipitación y cantidad de agua suministrada mediante riego a 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2014.	42
Figura 2-2	Comparación del rendimiento obtenido por 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por sequía terminal (ST) y en condición sin estrés bajo riego (R). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2012-2014. ...	53
Figura 3-1	Temperaturas mínimas (T mín) y máximas (T máx) imperantes durante la realización del ensayo en Armero, Tolima y en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.	67
Figura 3-2	Viabilidad de polen durante dos épocas de siembra para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013-2014. ...	78
Figura 3-3	Temperaturas mínima (T mín), máxima (T máx), media nocturna (T med n) y media diurna (T med d) en los 12 días previos al muestreo de botones florales para la determinación de viabilidad de polen en Armero, Tolima (A) y en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle (P), Colombia. 2013-2014.	79
Figura 3-4	Tamaño de granos de polen de frijol en el genotipo tolerante SEF 16 y agrupamiento de los mismos en el genotipo susceptible SER 16, durante la determinación de viabilidad con tinción de acetocarmín al 1%. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.	80

Figura 3-5	Relación entre rendimiento obtenido y la viabilidad de polen para 36 genotipos de frijol evaluados bajo estrés por alta temperatura en Armero, Tolima, Colombia. 2013-2014.	82
Figura 4-1	Comparación del rendimiento obtenido por 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014. .	108
Figura 4-2	Comparación del rendimiento obtenido por 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014. .	109

Lista de tablas

Tabla 1-1	Características de los genotipos evaluados bajo riego y sequía terminal. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.	9
Tabla 1-2	Condiciones climáticas durante los ensayos, número de riegos y cantidad de agua suministrada a 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.	13
Tabla 1-3	Cuadrados medios del error para biomasa, rendimiento, peso de 100 semillas (P sem), días a madurez fisiológica (DMF), número de granos/m ² , índice de cosecha (HI), índice de cosecha de vainas (PHI), índice de partición a vainas (PPI) y reducción de biomasa del tallo (SBR) de 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.	17
Tabla 1-4	Biomasa, rendimiento, media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a sequía (DSI), peso de 100 semillas (Peso 100sem), índice de llenado de grano (GFI), días a floración (DAF), días a madurez fisiológica (M), número de granos/m ² y porcentaje de reducción (PR) de algunas estas variables para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.	19
Tabla 1-5	Coefficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), días a floración (DAF), días a madurez fisiológica (M), número de granos/m ² (G), media geométrica (GM) e índice de susceptibilidad a sequía (DSI) para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.	20
Tabla 1-6	Índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de reducción de biomasa del tallo (SBR) para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.	23
Tabla 1-7	Coefficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), días a madurez fisiológica (M), número de granos/m ² (G), y los índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI) y de partición a vainas (PPI) para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.	24

Tabla 1-8	Contenido de clorofila en hoja (SPAD), conductancia estomática, eficiencia del fotosistema II (QY), depresión de la temperatura del dosel (T dosel) e índice de área foliar (LAI) para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.	26
Tabla 2-1	Condiciones climáticas durante los ensayos, número de riegos y cantidad de agua suministrada a 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2014.	41
Tabla 2-2	Análisis combinado de varianza para el rendimiento de 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2014.	43
Tabla 2-3	Fenología de 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2014.	44
Tabla 2-4	Biomasa, rendimiento, media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a sequía (DSI), peso de 100 semillas, índice de llenado de grano (GFI) y, porcentaje de reducción (PR) de biomasa, rendimiento y número de granos/m ² para 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2012-2014.	46
Tabla 2-5	Coeficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), número de granos/m ² (G), media geométrica (GM) e índice de susceptibilidad a sequía (DSI) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2012-2014.	47
Tabla 2-6	Índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de reducción de biomasa del tallo (SBR) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego ® y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013-2014.	49
Tabla 2-7	Contenido de clorofila en hoja (SPAD), conductancia estomática, depresión de la temperatura del dosel (T dosel) e índice de área foliar (LAI) para 36 genotipos evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013-2014.	51

Tabla 3-1	Condiciones climáticas durante los ensayos, y número de riegos y cantidad de agua suministrada a los 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2013.	66
Tabla 3-2	Biomasa, rendimiento, media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a calor (HSI), índice de tolerancia a calor (HTI), peso de 100 semillas, índice de llenado de grano (GFI), días a floración (DAF), días a madurez fisiológica (M) y, porcentaje de reducción (PR) de biomasa y rendimiento para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.	69
Tabla 3-3	Coeficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), días a madurez fisiológica (M), vainas/m ² (V), número de granos/m ² (G), granos/vaina (G/V), media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a calor (HSI) e índice de tolerancia a calor (HTI) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.	70
Tabla 3-4	Número de vainas/m ² , de granos/m ² y de granos por vaina, y porcentaje de reducción (PR) de estas variables para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.	72
Tabla 3-5	Índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de reducción de biomasa del tallo (SBR) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.	74
Tabla 3-6	Coeficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), días a madurez fisiológica (M), número de vainas/m ² (V) y de granos/m ² (G), número de granos/vaina (G/V) y los índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de llenado de grano (GFI) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.	75

Tabla 3-7	Conductancia estomática, eficiencia del fotosistema II (QY) y depresión de la temperatura del dosel (T dosel) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.	76
Tabla 4-1	Características de fertilidad de suelo en las localidades experimentales basadas en análisis de suelo previos a la siembra de los ensayos. Quilichao, Cauca y Palmira, Valle. Colombia. 2013-2014.	91
Tabla 4-2	Análisis combinado de varianza para el rendimiento de 36 genotipos de frijol evaluados en una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Colombia. 2012-2013.	95
Tabla 4-3	Fenología de 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.	96
Tabla 4-4	Producción de biomasa en 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014. .	98
Tabla 4-5	Rendimiento, media geométrica (GM), porcentaje de reducción de rendimiento (PR), índice de susceptibilidad a alto aluminio (ALSI) y bajo fósforo (BFSI) para 36 genotipos de frijol evaluados en condición de alto aluminio (AL) y bajo fosforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.	99
Tabla 4-6	Coefficientes de correlación simple (r) entre las variables, rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), número de granos/m ² (G), media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a alto aluminio (ALSI) y a bajo fósforo (BFSI) para 36 genotipos de frijol evaluados en condición de alto aluminio (AL) y bajo fosforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.	101
Tabla 4-7	Peso de 100 semillas, índice de llenado de grano (GFI), número de granos/m ² y porcentaje de reducción de granos/m ² para 36 genotipos de frijol evaluados en condición de alto aluminio (AL) y bajo fosforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.	103

Tabla 4-8	Índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de reducción de biomasa del tallo (SBR) para 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.	105
Tabla 4-9	Contenido de clorofila en hoja (SPAD), conductancia estomática, depresión de la temperatura del dosel (T dosel) e índice de área foliar (LAI) para 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.	107
Tabla 4-10	Rendimiento para 36 genotipos de frijol evaluados en cinco tipos de ambiente: sin estrés (SE) y sequía terminal (ST) en Palmira, Valle; alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca y alta temperatura (AT) en Armero Tolima. Colombia. 2013-2014.	112

Introducción

Uso de recombinantes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* A. Gray para mejorar la tolerancia del frijol común a diferentes tipos de estrés abiótico

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es la leguminosa de grano más importante para el consumo humano directo a nivel mundial (Broughton et al., 2003) y constituye la mayor fuente de proteína para los habitantes de Latinoamérica y África del Este (Graham y Rinalli, 1997). Además de la proteína, aporta fibra, ácido fólico, tiamina, potasio, magnesio, zinc, múltiples sustancias fitoquímicas, componentes fenólicos y antioxidantes que contribuyen en la regulación del peso corporal y los niveles de colesterol, generan beneficios cardiovasculares ayudan en la prevención de enfermedades como el cáncer y la diabetes (Anderson et al., 1999; Hangen y Bennink, 2003; Rodríguez, 2004; Díaz et al., 2006; Miklas et al., 2006; Thompson et al., 2009). Este grano se cultiva actualmente en todo el mundo, y a pesar de que hay grandes productores en Brasil, México, Canadá, Estados Unidos y China, la mayoría de la producción se encuentra en manos de pequeños productores con sistemas de baja utilización de insumos, en los países en desarrollo de África y América Latina, por lo que es un cultivo de gran impacto económico y social (Butare et al., 2011; Beebe et al., 2013b).

Dentro de los grandes limitantes de la producción de cultivos están los problemas bióticos y abióticos, y éstos últimos serán acrecentados por el cambio climático y sus efectos (Wahid et al., 2007). Las condiciones climáticas actuales y las previstas suponen episodios de sequía y altas temperaturas, lo que significa una seria amenaza para la producción agrícola mundial, que se estima sufrirá pérdidas anuales de billones de dólares (Mittler y Blumwald, 2010). Además, los efectos más importantes del cambio climático recaerán con mayor fuerza sobre los pequeños productores y agricultores de subsistencia en los países en desarrollo (Morton, 2007), grupo dentro del cual se encuentran la mayoría de productores de frijol en el mundo. Por otro lado, se indica que en Latinoamérica y África la mayoría de productores de frijol siembran en suelos con problemas de fertilidad y acidez, causados principalmente por los bajos niveles de fósforo y altos niveles de aluminio (Wortmann et al., 1998; Blair et al., 2009; Rao, 2014). Bajo este panorama, en la mayoría de países tropicales los rendimientos nacionales promedio están por debajo de los 1000kg/ha como consecuencia de las distintas limitaciones abióticas, lo que impacta de forma negativa la seguridad alimentaria en las regiones tropicales (Rao, 2014).

En las áreas más importantes de producción de frijol (América Central, México, Brasil y el sur de África), se espera que el riesgo de sufrir condiciones de sequía, mayor evapotranspiración y alta temperatura se incrementen. Además, las altas temperaturas afectarán el rango de adaptación altitudinal de los genotipos de frijol, reducirá su crecimiento radical y acelerará la mineralización en los suelos, lo que generará condiciones de estrés más agudas. Junto a ello, la variabilidad genética para estas limitaciones tiende a ser menor, la heredabilidad usualmente baja y la interacción genotipo ambiente alta, por lo que la caracterización de las reacciones a estos tipos de estrés es más difícil y dependerá de un mayor número de repeticiones y ensayos de campo (Beebe et al., 2009).

Se estima que la sequía afecta entre el 60 y 73% del área donde se siembra frijol y puede causar pérdidas que van del 10 al 100% de la producción (Beebe et al., 2009; Polanía et al., 2009; Butare et al., 2011), mientras que los problemas con altas temperaturas durante la etapa reproductiva del frijol provocan esterilidad del polen, lo que conduce a una menor formación de vainas y semillas, con la consecuente reducción de la producción (Porch y Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001; Prasad et al., 2005). Los problemas de acidez y toxicidad por aluminio afectan el 40% de las áreas de siembra destinadas a este cultivo y reducen la productividad entre un 30 y un 60% (Blair et al., 2009; Butare et al., 2011), mientras que la deficiencia de fósforo es considerada el factor más limitante para la productividad de los cultivos (Ramaekers et al., 2010) y en el caso de frijol se estima que un 50% del área cultivada sufre de esta limitante (Beebe et al., 2009).

Debido a que la productividad del frijol se ve limitada severamente por los problemas abióticos antes mencionados, los programas de mejoramiento, como el del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), se han orientado hacia el desarrollo de germoplasma con tolerancia a este tipo de limitantes, y para ello se ha hecho uso de la variabilidad genética del género *Phaseolus*, mediante cruzamientos intraespecíficos e interespecíficos (Beebe et al., 2009). Dentro del género *Phaseolus*, la raza Durango, originaria y domesticada en las zonas semiáridas del centro y norte de México, y la raza Mesoamérica, originaria del sur de México y América Central, son las que poseen mayor tolerancia a la sequía y de sus cruzamientos se han obtenido los genotipos más promisorios (Singh et al., 1991; Terán y Singh, 2002; Beebe et al., 2013b y 2014). A nivel interespecífico, los cruzamientos de *P. vulgaris* con *P. acutifolius* A. Gray y *P. coccineus* L. representan una excelente alternativa para enfrentar los problemas de estrés abiótico. *P. coccineus* representa la única fuente de resistencia a altos niveles de aluminio (Butare et al., 2011), mientras que *P. acutifolius* una fuente importante de tolerancia a sequía y a alta temperatura (Muñoz et al., 2004; Micheletto et al., 2007). En cuanto a los problemas de bajo fósforo, el mejoramiento se ha enfocado hacia aquellos genotipos con sistemas radicales más extendidos y eficientes en la exploración del suelo para una mayor adquisición de este nutriente (Lynch, 2011); sin embargo, se sugiere que la selección de genotipos con resistencia a sequía podría llevar a cambios constitutivos que mejoren, en algunos casos, el potencial productivo en condiciones de bajo fósforo, debido a una mayor removilización de fotosintatos hacia los granos (Beebe et al., 2008 y 2013a).

Bajo este panorama, se planteó como objetivo general de este trabajo seleccionar líneas de frijol para la obtención de tolerancia a estrés abiótico por sequía, alta temperatura, bajo fósforo y toxicidad por aluminio, que puedan responder mejor a los efectos generados por el cambio climático y a las condiciones de los pequeños productores de frijol en los países tropicales. Para ello, inicialmente se caracterizó fisiológica y agrónomicamente germoplasma promisorio y comercial de frijol por su tolerancia a sequía terminal y su desempeño en condiciones sin estrés durante el 2012 y 2013. Dentro de ese grupo, se incluyó a RCB 593, ALB 74 e INB 841, progenitores de las líneas SEF, generadas del cruzamiento (ALB 74 x INB 841) F_1 x RCB 593, donde ALB 74 aporta genes de *P. coccineus* e INB 841 genes de *P. acutifolius*. También se evaluó una población de 74 líneas SEF bajo sequía terminal y sin estrés durante el 2012, y se seleccionaron 30 de ellas, que luego fueron evaluadas durante el 2013 y 2014 en sequía terminal, alta temperatura, bajo fósforo y alto aluminio junto con los padres y testigos. En todos los ensayos realizados se evaluaron parámetros de rendimiento (producción de biomasa, peso de 100 semillas, granos por metro cuadrado, media geométrica e índice de susceptibilidad a sequía) y fisiológicos (contenido de clorofila, conductancia, depresión

de temperatura del dosel, eficiencia fotosintética e índice de área foliar), caracteres fenológicos (días a floración y a madurez fisiológica) e índices de removilización de fotoasimilados (de cosecha, de cosecha de vainas, de partición a vainas y de reducción de biomasa del tallo), para determinar aquellos atributos que poseen los genotipos que resultaron tolerantes. A su vez, el evaluar los genotipos en condición de estrés y sin estrés, permitió determinar cuáles tienen un buen comportamiento en ambos ambientes y que serían los ideales para ser probados en las zonas de producción. Con los ensayos realizados también se identificaron materiales con características valiosas que podrían ser utilizados como padres en programas de mejoramiento para los tipos de estrés abiótico considerados en esta investigación o combinaciones de ellos.

A través de este trabajo, mediante la evaluación de una población con genes interespecíficos, se hizo uso de la diversidad genética del género *Phaseolus* para la obtención de germoplasma de frijol común con una mayor tolerancia a sequía terminal, a alta temperatura, a bajo fósforo y a alto aluminio, lo que representa una oportunidad para solventar estos problemas, limitantes de la producción de frijol en los países en desarrollo de Latinoamérica y África. Sin embargo, aunque se ha logrado un progreso importante en la obtención de genotipos tolerantes a algunos de los tipos de estrés abióticos mencionados, dicha tolerancia se da individualmente hacia un tipo de estrés dado, y debe recordarse que las limitaciones abióticas pueden presentarse en forma conjunta, e interactuar con problemas bióticos (Beebe et al., 2014). Por ello el reto persiste, y aun no se han logrado obtener resultados tan promisorios como los experimentales, bajo el manejo y condiciones de los productores (Beebe et al., 2014). Esto ratifica la importancia de que una vez obtenidas las líneas promisorias bajo condiciones experimentales, éstas deben ser probadas *in situ*, bajo condiciones reales para encontrar verdaderas soluciones a las limitaciones abióticas en las zonas de producción.

Para cumplir con el objetivo general de este trabajo y obtener los resultados deseados, se estructuró la tesis en capítulos, cuatro en total, según se detalla a continuación:

Capítulo 1: “Caracterización fisiológica y agronómica de germoplasma promisorio y comercial de frijol común por tolerancia a sequía terminal”. En este capítulo se caracterizaron fisiológica y agronómicamente 16 genotipos de germoplasma promisorio y comercial de frijol por su tolerancia a sequía terminal y su desempeño en condiciones sin estrés durante dos años. Entre los genotipos evaluados se encontraban los tres progenitores de las líneas SEF, que se evaluaron en los siguientes capítulos de la tesis.

Capítulo 2: “Caracterización fisiológica y agronómica de líneas de frijol con genes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* A. Gray por su tolerancia a sequía terminal”. En este capítulo se caracterizaron fisiológica y agronómicamente líneas de frijol con sangre interespecífica (líneas SEF), más los tres progenitores y testigos, por su tolerancia a sequía terminal y su desempeño en condiciones sin estrés. Durante el primer año se evaluó la población completa (74 líneas), que luego se redujo a 30 y se evaluó durante dos años más en CIAT bajo sequía terminal y riego.

Capítulo 3: “Caracterización fisiológica y agronómica de líneas de frijol con genes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* A. Gray por su tolerancia a alta temperatura”. En este capítulo se caracterizaron fisiológica y agronómicamente las líneas SEF en un ambiente con alta temperatura (Armero, Tolima) y en condición sin estrés (CIAT, Palmira, Valle) durante dos años. Además de los variables medidas en los ensayos de sequía terminal se evaluó la viabilidad de polen como un carácter útil para discriminar entre genotipos tolerantes y aquellos que no lo son.

Capítulo 4: “Evaluación de las líneas de frijol con genes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* A. Gray por su tolerancia a bajo fósforo y alto aluminio, y su adaptación a través de ambientes con diferentes tipos de estrés abiótico”. En este capítulo se evaluó la adaptación de las líneas SEF a una condición de bajo fósforo y de alto aluminio en Quilichao, Cauca durante dos años, y se comparó con su desempeño en una condición sin estrés en el CIAT, Palmira, Valle. Además se evaluó el desempeño de las líneas SEF a través de ambientes: sin estrés, sequía terminal, alta temperatura, bajo fósforo y alta aluminio durante dos años para inferir que cuales fueron los genotipos más estables y que eventualmente podrían poseer tolerancia a combinaciones de estrés o estrés múltiple.

Capítulo 1

Caracterización fisiológica y agronómica de germoplasma promisorio y comercial de frijol común por tolerancia a sequía terminal

Resumen

La sequía es una limitante mundial para la producción de frijol y se acentuará por efecto del cambio climático. El objetivo de este estudio fue evaluar fisiológica y agronómicamente líneas avanzadas y germoplasma comercial de frijol por su tolerancia a sequía terminal. La investigación se realizó durante el 2012 y 2013 en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. Se utilizó un látice 4x4 parcialmente balanceado con cuatro repeticiones y para lograr la condición de sequía terminal, el riego se suspendió a los 22-23 días después de la siembra. La sequía terminal redujo un 68% el rendimiento en promedio. Cuatro genotipos de frijol común SEN 56, BFS 29, NCB 226 y SER 16 mostraron altos rendimientos en riego y sequía terminal, mientras que RCB 593, ALB 74 y G 40001 mostraron altos rendimientos en sequía terminal y aceptables en riego. SER 118 e INB 841 poseen características valiosas para tolerancia a sequía terminal y podrían servir como padres potenciales en programas de mejoramiento. Los genotipos más tolerantes a sequía terminal mostraron menores índices de susceptibilidad a sequía, aceleración de la madurez, media geométrica superior, mayor cantidad de biomasa y número de granos/m², así como una mayor habilidad para movilizar fotosintatos hacia los órganos reproductivos. La adaptación superior de algunas líneas al estrés por sequía puede ser atribuida a sus genes de las razas Durango y Mesoamérica. Los genotipos más tolerantes obtuvieron al menos un 15 y 50% más de rendimiento en riego y sequía terminal, respectivamente, que EAP 9510-77, testigo comercial para Centroamérica. Además, superaron a otros testigos como DOR 390 y Bribri de Centroamérica, Calima de Colombia y Carioca de Brasil.

Palabras clave: cambio climático, índice de cosecha, llenado de grano, media geométrica, *Phaseolus vulgaris* L., removilización de fotosintatos

Physiological and agronomical characterization of promising common bean and commercial germplasm for terminal drought tolerance

Abstract

Drought is a worldwide constraint for common bean production and its negative effects will increase by climate change. The objective of this research was to evaluate physiological and agronomically advanced lines, and common bean commercial germplasm under irrigation and terminal drought stress conditions. Trials were conducted during 2012 and 2013 at Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. A 4x4 partially balanced lattice design with four replicates was used. To achieve a terminal drought condition irrigation was suspended at 22-23 days after planting. Drought reduced mean grain yield by 68%. Four common bean genotypes SEN 56, BFS 29, NCB 226 and SER 16 showed high grain yield in both irrigated and drought condition, while RCB 593, ALB 74 and G 40001 showed high grain yield in drought and acceptable in irrigated condition. SER 118 and INB 841 showed positive attributes for drought tolerance and they could serve as potential parents for breeding programs. Most drought tolerant genotypes showed lower drought susceptibility index, earlier maturity, superior geometric mean, and higher values of biomass yield and number of grains/m², and greater ability to mobilize photosynthate to reproductive organs. The superior genetic adaptation of a few lines to drought stress can be attributed to their genes from Durango and Mesoamerica races. Drought tolerant genotypes produced at least 15 and 50% more grain yield than EAP 9510-77, commercial check for Central America, in irrigated and drought condition, respectively. In addition, they were also superior to other checks such as DOR 390 and Bribrí from Central America, Calima from Colombia, and Carioca from Brazil.

Keywords: climate change, geometric mean, grain filling, harvest index, pod harvest index, *Phaseolus vulgaris* L., photosynthate remobilization

1.1 Introducción

La expansión demográfica mundial y los efectos del cambio climático limitarán la disponibilidad y suministro de agua para las diferentes necesidades humanas en el futuro cercano (Muñoz et al., 2006a; Porph et al., 2009). Debido a que la agricultura es una de las actividades con mayor demanda del líquido (Porch et al., 2009) y a que el suministro de alimentos de forma accesible y confiable es de suma importancia para la humanidad y la estabilidad de las sociedades (Long y Ort, 2010), el desarrollo de cultivos tolerantes a la sequía, con una mayor eficiencia en el uso y menor demanda de agua, y con altos rendimientos, se considera una prioridad mundial (Muñoz et al., 2006a). De esta forma, el

mejoramiento genético basado en la variabilidad genética dentro de las especies, la evaluación y selección de germoplasma tolerante a la sequía y el entendimiento de las respuestas fisiológicas y genéticas a ese tipo de estrés abiótico, constituye una alternativa para mitigar la problemática descrita anteriormente (Polanía et al., 2009; Porch et al., 2009).

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es la leguminosa de grano más importante para el consumo humano a nivel mundial (Broughton et al., 2003) y constituye una de las mayores fuentes de proteína para los habitantes de Latinoamérica y África del Este, en especial para la gente pobre (Graham y Rinaldi, 1997; Beebe et al., 2013). Su cultivo se da actualmente en todo el mundo, pero la mayoría de la producción se encuentra en manos de pequeños productores con sistemas de baja utilización de insumos, en los países en desarrollo de África y América Latina, por lo que es un cultivo de gran impacto económico y social (Butare et al., 2011; Beebe et al., 2013).

La sequía es una limitante mundial para la producción de frijol común (Wortmann et al., 1998) y se estima que entre el 60 y 73% del área mundial dedicada a su cultivo se ve afectada (White y Singh, 1991a; Beebe et al., 2009). Esto ocasiona pérdidas en rendimiento que varían entre el 41 y 92% (Terán y Singh, 2002a y 2002b) y es un problema que se magnificará debido a las consecuencias del cambio climático (McClean et al., 2011). Dentro de las áreas de producción de frijol que comúnmente son afectadas por sequía se encuentran el este y sur de África, el oeste de Estados Unidos, el noreste de Brasil, las tierras altas del centro y norte de México, y el norte de Centroamérica (Muñoz et al., 2006; Beebe et al., 2008; 2009; 2011 y 2013). Tanto en México como en Centroamérica el problema de sequía se acentúa debido al fenómeno de El Niño (Polanía et al., 2009).

Los efectos y la reducción en el rendimiento de frijol común a causa de la sequía dependen de la frecuencia, duración e intensidad del estrés, así como de la etapa de desarrollo que se vea afectada (Singh, 1995; Muñoz et al., 2006). Una adecuada humedad del suelo es requerida para una buena emergencia y el establecimiento del cultivo, durante las etapas tempranas de crecimiento vegetativo el requerimiento de agua es relativamente bajo pero se incrementa y se vuelve crítico durante la etapa de prefloración y las etapas reproductivas (Muñoz et al., 2007). Por esta razón, la sequía terminal suele tener un efecto negativo mayor sobre el rendimiento del cultivo y es el tipo de sequía más frecuente en las áreas de producción a nivel mundial (Porch et al., 2009).

En frijol común el estrés por sequía provoca una reducción en el contenido de clorofila, humedad y el potencial hídrico de los tejidos foliares, lo que ocasiona una menor acumulación de biomasa y menor crecimiento de la planta (Rosales et al., 2004; Polanía et al., 2009; Omae et al., 2012). Durante la etapa reproductiva ocasiona aborto floral y de vainas jóvenes (Muñoz et al., 2006). Además, afecta negativamente la absorción de fósforo, la concentración, partición y fijación del nitrógeno, y la translocación de asimilados, lo que da como resultado la reducción del rendimiento, el índice de cosecha, el número de vainas y semillas, y el peso de la semilla (Foster et al., 1995; Castellanos et al., 1996; Ramírez y Kelly, 1998; Rosales et al., 2004; Santos et al., 2004; Núñez et al., 2005; Beebe et al., 2013). La reducción en el rendimiento también es incrementada por la interacción con otros tipos de estrés favorecidos por la sequía como alta temperatura (Ramírez y Kelly, 1998), el suelo seco que dificulta la penetración radical (Passioura, 2002), pudriciones radicales por *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli* (Burk), *Pythium ultimum* Trow y *Rhizoctonia solani* Kühn, el tizón cenizo del tallo causado por *Macrophomina*

phaseolina (Tassi) Goid y plagas, como el saltahoja (*Empoasca kraemeri* Ross and Moore) (Muñoz et al., 2006; Porch et al., 2009).

Para encontrar fuentes de tolerancia a sequía en frijol se debe considerar el origen evolutivo del cultivo y su domesticación (Beebe, 2012). Es así como dentro de las especies de *Phaseolus*, *P. acutifolius* A. Gray, conocido como frijol tépari, originario y domesticado en las zonas semiáridas del norte de México y suroeste de Estados Unidos presenta de los niveles más altos de tolerancia a sequía y a alta temperatura (Muñoz et al., 2004 y 2006b; Micheletto et al., 2007; Blair et al., 2012), mientras que dentro de *P. vulgaris* la raza Durango, originaria y domesticada en las zonas semiáridas del centro y norte de México posee la mayor tolerancia a este tipo de estrés abiótico y de sus cruzamientos se han obtenido los genotipos más promisorios (Singh et al., 1991; Terán y Singh, 2002a; Beebe et al., 2013). La liberación de líneas de frijol tolerantes a sequía ha conducido a un mejor entendimiento de la genética del carácter, que presenta efectos aditivos y cuantitativos con una interacción significativa con el ambiente cuando se mide en términos de rendimiento, el indicador más confiable para evaluación de la tolerancia a sequía y que presenta una heredabilidad en sentido estrecho de 0,09 a 0,80 (White et al., 1994; Terán y Singh, 2002a; Muñoz et al., 2007; Porch et al., 2009). Debido a la alta interacción genotipo por ambiente, es importante realizar la evaluación de germoplasma para tolerancia a la sequía en el ambiente objetivo con el fin de seleccionar genotipos para su incorporación como padres en los programas de mejoramiento (Porch et al., 2009). El objetivo del presente estudio fue evaluar fisiológica y agrónomicamente líneas avanzadas y germoplasma comercial de frijol común para conocer el grado de tolerancia a sequía terminal que poseen.

1.2 Materiales y métodos

Para caracterizar fisiológica y agrónomicamente, y conocer su grado de tolerancia, 16 genotipos de frijol fueron sembrados en condición de riego y sequía terminal de agosto a octubre del 2012 y de julio a setiembre del 2013 en los campos experimentales del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) en Palmira, Colombia (N03°30', W76°21', 965msnm). CIAT en Palmira tiene un promedio anual de precipitación de 896mm, de humedad relativa de 74%, de evapotranspiración potencial de 1834mm, de temperatura media de 24,3°C con máxima de 28,4°C y mínima de 18,8°C. Los suelos son de tipo Molisol, fino limoso, mixto, isohipertérmicos Aquic Hapludoll, con un pH de 7,5 (Beebe et al., 2008).

Los genotipos evaluados son de tipo mesoamericano, excepto Calima (andino) y la accesión de frijol tépari, G 40001, e incluyen líneas élites y avanzadas para sequía, bajo fósforo, tolerancia a aluminio y testigos comerciales como Carioca (G 4017), EAP 9510-77 y Bribri (Tabla 1-1). Bribri es una de las mejores variedades rojas en Costa Rica y fue el cultivar con mayor área sembrada en el 2004 (Hernández et al., 2001; Rosas et al. 2003; Hernández y Elizondo, 2006); EAP 9510-77 es una de las variedades rojas comerciales más sembradas en Centroamérica y es conocida como Amadeus 77 en Honduras, Cabécar en Costa Rica, CENTA San Andrés en El Salvador e INTA Rojo en Nicaragua (Rosas et al., 2004a y 2004b), y G 40001 es una accesión de *P. acutifolius*, conocido por su resistencia a sequía y altas temperaturas (Muñoz et al., 2004 y 2006b; Butare et al., 2011).

Tabla 1-1. Características de los genotipos evaluados bajo riego y sequía terminal. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.

Genotipo	Pedigrí	Origen ¹	H ²	C ³	T ⁴	BCMV ⁵
ALB 74	SER 16 x (SER 16 x G 35346-3Q)F ₁	CIAT, Colombia	2B	Rj	M	/
BFS 29	(SER 48 x RCB 234)F ₁ x (SER 118 x NCB 226)F ₁	CIAT, Colombia	2A	Rj	P	bc-3
DOR 390	(DOR 364 x G 18521) x (DOR 365 x LM 30630)	CIAT, Colombia	2A	Ne	P	
INB 841	INB 108 x INB 605	CIAT, Colombia	2A	Ca jd	P	/
NCB 226	(SXB 123 x DOR 677)F ₁ x SEN 34	CIAT, Colombia	2B	Ne	M	bc-3
RCB 593	(NCB 228 x RCB 224)F ₁ x SXB 244	CIAT, Colombia	2B	Rj	M	bc-3
SCR 9	SER 176 x RCB 591	CIAT, Colombia	2A	Sd	M	bc-3
SEN 56	(SXB 123 x DOR 677)F ₁ x SEN 34	CIAT, Colombia	2A	Ne	M	/
SER 16	(RAB 651 x TIO CANELA 75)F ₁ x (RAB 608 x SEA 15)F ₁	CIAT, Colombia	2A	Rj	P	/
SER 118	(SXB 123 x EAP 9503-32B)F ₁ x RCB 137	CIAT, Colombia	2A	Rj	M	/
SXB 412	(A 686 x A 774)F ₁ x (NXB 80 x SEA 15)F ₁	CIAT, Colombia	2B	Cr	M	/
EAP 9510-77	TÍO CANELA 75 x DICTA 105	EAP, Honduras	2A	Rj	P	/
BRIBRÍ	(RAB 310/XAN 155) x (DOR 391/POMPADOUR G)	EAP, Honduras	2A	Rj	P	
CALIMA	(Perú 5 x Ant. 10) x (Ant. 19 x Ant. 10) donde Ant. 10 = Algarrobo; Ant. 19 = Estrada Rosado	ICA, Colombia	1	Rj mt	G	
CARIOCA G 40001		Brasil Veracruz, México	3B 2	Cr rd Bl	M P	

¹ CIAT: Centro Internacional de Agricultura Tropical; EAP: Escuela Agrícola Panamericana; ICA: Instituto Colombiano Agropecuario.

² H: hábito de crecimiento.

³ C: color de grano; Rj: rojo; Ne: negro; Ca jd: café jaspeado; Sd: seda; Cr: crema; Cr rd: crema rosado; Rj mt: rojo moteado; Bl: blanco.

⁴ T: tamaño de grano; P: pequeño; M: mediano; G: grande.

⁵ BCMV: virus del mosaico común del frijol; /: gen de resistencia dominante; bc-3: gen de resistencia recesiva.

Los genotipos de frijol se evaluaron bajo dos condiciones, riego (R) y sequía terminal (ST), en un arreglo de látice 4x4 parcialmente balanceado con cuatro repeticiones. Cada repetición contó con cuatro hileras de 3,72m de largo espaciados 0,60m y con una densidad de 15 semillas por metro lineal. Para ambas condiciones, se utilizaron lotes separados y aislados. Los riegos se realizaron por gravedad y se estimó una lámina de 35mm en cada uno, que se ajustó según las precipitaciones que ocurrieron. El ensayo en

condición de riego recibió seis irrigaciones (210mm) tanto en el 2012 y como en el 2013, mientras que el ensayo en condición de sequía terminal recibió tres riegos (105mm) en cada año. En ambas condiciones el primer riego se realizó en pre-siembra (5 días antes), mientras que en sequía terminal el último riego se realizó justo antes del período de floración, entre los 22 y 23 días después de la siembra (dds).

Durante el período del ensayo se registraron las condiciones climáticas imperantes a través de la estación meteorológica de CIAT e instrumentos colocados *in situ*. Se midieron la precipitación, la temperatura máxima y mínima, la humedad relativa y la evapotranspiración. Además, semanalmente se tomaron muestras estratificadas de suelo (0-10cm, 20-40cm y 40-60cm) en cuatro puntos del lugar donde se ubicó cada ensayo para cuantificar el contenido de humedad gravimétrica del suelo. Las muestras de un volumen de suelo conocido se pesaron al inicio y luego se colocaron en un horno a 105°C por 48-72h para llevarlas a peso constante, el porcentaje de humedad gravimétrica del suelo (\emptyset) se obtuvo mediante la fórmula: $\emptyset = Mw*100/Ms$, donde Mw: masa de agua evaporada en (g) y Ms: masa de suelo seco en (g).

Los días a floración (DAF) y a madurez fisiológica (M) fueron tomados cuando el 50% de las plantas de cada genotipo presentaron una flor o una vaina madura respectivamente. Los días a mitad de llenado de vainas se tomaron cuando las hojas de las plantas se empezaron a tornar amarillas, ya no habían flores y las semillas se marcaban en las vainas (estaban claramente definidas).

La parcela útil para evaluar rendimiento fueron 3,0m lineales de cada uno de las dos hileras centrales (3,6m²) para evitar el efecto borde. Sobre las hileras externas de cada repetición se realizaron los muestreos destructivos. Las plantas cosechadas se trillaron y el grano se limpió y se secó para determinar el rendimiento (kg/ha) al 14% de humedad. El peso de 100 semillas (g) fue cuantificado con una muestra homogenizada tomada al azar.

En la etapa de mitad de llenado de vainas se midieron variables fisiológicas como el contenido de clorofila, la eficiencia del fotosistema II, la conductancia estomática y la depresión de la temperatura del dosel con respecto al ambiente (Beebe et al., 2013). El contenido de clorofila se midió con un medidor de clorofila manual (SPAD-502, Minolta Camera Co. Ltd., Japón) no destructivo, la conductancia estomática con un porómetro portátil (Decagon Devices SC-1, Estados Unidos) y la eficiencia del fotosistema II (QY) con un fluorómetro portátil de QY (Fluorpen FP 100, Photon System Instruments, República Checa); estas variables se midieron en la misma hoja, la más joven completamente expandida de tres plantas por repetición. La depresión de la temperatura del dosel con respecto al ambiente se midió con un termómetro infrarrojo (Telatemp AG-42D, Telatemp Co., Estados Unidos). Para ello se sostuvo el termómetro infrarrojo a 50cm sobre la superficie del cultivo en un ángulo de 45° y se realizó la medición. Esta medida se realizó sobre un surco por repetición, entre las 11am y 3pm, en días despejados y sin viento.

La biomasa de la parte aérea de la planta se determinó en la etapa de mitad de llenado de vainas y al momento de cosecha. Para ello se cosechó de 0,5m lineales (0,3m²) de uno de los surcos laterales de cada genotipo por repetición. Las plantas se cortaron a nivel del suelo y fueron separadas en componentes: tallo, hojas (sin peciolo), vainas y granos. Con ayuda de un medidor de área foliar (LI-3000, LI-COR, Estados Unidos) se determinó el índice de área foliar (LAI) en la etapa de mitad de llenado de

vainas. Luego, cada componente se puso a secar por separado en un horno a 60°C por dos días para cuantificar la producción de materia seca e índices de remobilización de asimilados.

Con los datos de biomasa a mitad de llenado de vainas y a cosecha, y de rendimiento, se procedió a calcular los índices de adaptación a sequía y de removilización de asimilados para cada genotipo, según lo indicado por Fischer y Maurer (1978), Terán y Singh (2002a) y Beebe et al. (2013). Se calcularon los índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI), de llenado de granos (GFI) y la reducción de biomasa del tallo (SBR), el índice de intensidad de sequía (DII) para cada época de siembra, la reducción porcentual (PR) del rendimiento debida a la sequía, el índice de susceptibilidad a sequía (DSI) y la media geométrica (GM) para cada genotipo. La reducción porcentual de biomasa y del número de granos/m² debida a la sequía, se calculó adaptando la fórmula de PR para cada variable.

$$HI (\%) = (Sbh/Shbm) \times 100$$

$$DII = 1 - (Xds/Xns)$$

$$PHI (\%) = (Sbh/Pbh) \times 100$$

$$DSI = [1 - (Yds/Yns)] / DII$$

$$PPI (\%) = (Pbh/Shbm) \times 100$$

$$PR = 100 - [(Yds/Yns) * 100]$$

$$SBR (\%) = [(Stbm - Stbh) / Stbm] \times 100$$

$$GM = (Yns \times Yds)^{1/2}$$

$$GFI (\%) = (Sds/Sns) \times 100$$

Donde:

Sbh: peso seco de la biomasa de semillas a cosecha

Shbm: peso seco de la biomasa de la parte aérea a mitad de llenado de vainas

Stbm: peso seco de la biomasa del tallo a mitad de llenado de vainas

Stbh: peso seco de la biomasa del tallo a cosecha

Pbh: peso seco de la biomasa de vainas a cosecha

Sds: peso seco de 100 semillas en sequía terminal

Sns: peso seco de 100 semillas en riego

Xds: promedio de rendimiento de todos los genotipos en sequía terminal

Xns: promedio de rendimiento de todos los genotipos en riego

Yds: rendimiento de un genotipo dado en sequía terminal

Yns: rendimiento de un genotipo dado en riego

Para analizar los datos se empleó un modelo mixto, donde los años y bloques (repeticiones) fueron considerados efectos aleatorios y el ambiente (riego o sequía terminal) y los genotipos efectos fijos. Los datos para cada año fueron analizados separadamente y la homogeneidad de la varianza del error fue analizada de acuerdo con Bartlett (1947) antes de realizar el análisis combinado. Se utilizó un análisis de correlación simple para determinar cuáles de las variables explican mejor la adaptación

de los genotipos a condiciones de sequía. Los datos fueron analizados mediante los procedimientos PROC MIXED y PROC CORR del programa estadístico SAS (versión 9.1.3) (SAS Institute, Cary, NC, USA. 2013).

1.3 Resultados y discusión

El DII indica el grado de estrés al que fueron sometidos los genotipos y la idoneidad de las condiciones que se tuvieron en este estudio para la identificación de materiales con tolerancia a sequía terminal. Tanto en el 2012 como en el 2013 se obtuvieron DII superiores a 0,50, que se consideran altos y pueden ocasionar reducciones del 20-100% en la producción de biomasa, el rendimiento y sus distintos parámetros en frijol común (Muñoz et al., 2007). Los valores de DII obtenidos en este estudio fueron similares a los obtenidos en otros estudios en CIAT, de 0,57 a 0,67 (Terán y Singh, 2002b) y en otros países con condiciones tropicales como Puerto Rico, de 0,50 a 0,64 (Porch et al., 2009). De acuerdo con los valores de DII obtenidos en este estudio, se tuvieron condiciones óptimas para la identificación de genotipos con mayor tolerancia a sequía terminal.

Las condiciones climáticas prevalecientes para el ambiente de riego y de sequía terminal fueron similares en los dos años de estudio, y evidenciaron que tanto en el 2012 como en el 2013 la cantidad de agua disponible para el cultivo fue menor en el ambiente con estrés (Tabla 1-2). La escasez de precipitaciones y la suspensión del suministro de agua por riego una vez alcanzada la etapa de floración (Figura 1-1), 30 dds en los genotipos más precoces, provocó la caída de los rendimientos, ya que la etapa reproductiva es la más sensible a la sequía (Muñoz et al., 2007). Esta situación se reflejó en los DII obtenidos en ambos años de evaluación, que concordaron con las condiciones ambientales prevalecientes durante la realización de los ensayos. Por otro lado, el frijol común es muy sensible a altas temperaturas, en especial las nocturnas (Porch y Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001; Rainey y Griffiths, 2005; Omae et al., 2012), que suelen acompañar los períodos de sequía. Sin embargo, durante el período de los ensayos solo se presentaron días con temperaturas relativamente altas en forma ocasional y no afectaron los rendimientos obtenidos. Durante más de la mitad del ciclo de cultivo la evapotranspiración diaria superó 5mm/d, nivel que ocasiona un marchitamiento incipiente de las plantas en horas del mediodía e inicios de la tarde (Porch et al., 2009).

Tabla 1-2. Condiciones climáticas durante los ensayos, número de riegos y cantidad de agua suministrada a 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.

Variable	2012*		2013**	
	R	ST	R	ST
Número de riegos	6	3	6	3
Cantidad de agua suministrada (mm)	210	105	210	105
Precipitación (mm)	129	70	72	75
Temperatura máxima promedio (°C)	30,7	31,0	30,2	30,1
Temperatura mínima promedio (°C)	19,0	19,0	19,1	19,1
Humedad relativa promedio (%)	69	67	71	71
Evapotranspiración total (mm)	367	351	339	319
Evapotranspiración promedio diaria (mm/d)	5,2	5,4	5,0	4,8
Temperatura máxima alcanzada (°C)	33,9	33,9	34,1	32,7
Temperatura mínima alcanzada (°C)	21,2	21,2	21,3	21,3
No. de días con temperatura máxima >32°C	12	15	9	5
No. de días con temperatura mínima >20°C	12	12	12	12
No. días con evapotranspiración >5mm/d	37	39	40	36

* Ciclo de cultivo en riego: Ago. 10 – Oct. 18 y sequía terminal: Ago. 03 – Oct. 06

** Ciclo de cultivo en riego: Jul. 18 – Set. 23 y sequía terminal: Jul. 15 – Set. 19

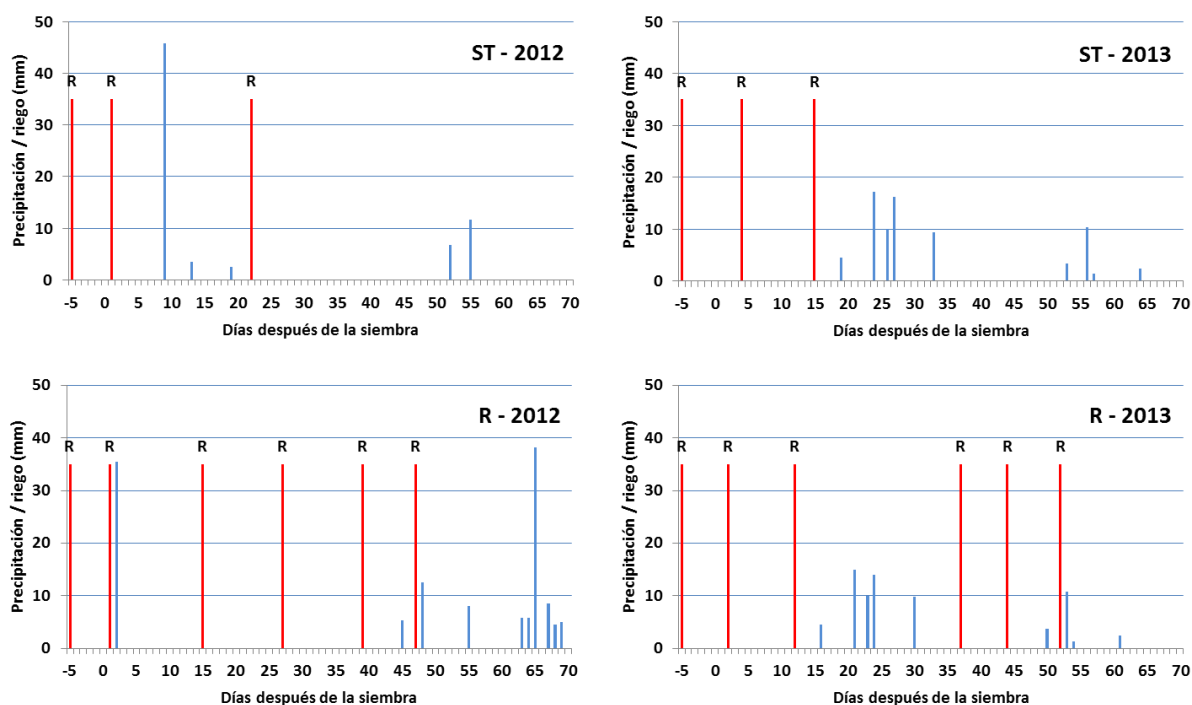


Figura 1-1. Precipitación y cantidad de agua suministrada mediante riego a 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.

La condición de sequía terminal también se observó en la humedad gravimétrica del suelo, que disminuyó en los cuatro perfiles muestreados según avanzó el ciclo de cultivo para el ambiente con estrés (Figura 1-2). La menor disponibilidad de agua en el suelo para las plantas sometidas a sequía terminal se acentuó en los primeros 40cm, profundidad donde se localiza la mayoría de raíces y de donde las plantas de frijol extraen la mayor cantidad de agua (Muñoz et al., 2006). A mayor profundidad en el perfil del suelo existe mayor contenido de humedad por lo que aquellos genotipos con sistemas radicales más profundos tienen mayores posibilidades de extraer agua y aminorar los efectos de la sequía terminal. La habilidad de un genotipo para profundizar su sistema radical en condiciones de sequía es uno de los mecanismos más conocidos de evitación de este tipo de estrés (Sponchiado et al., 1989; White y Castillo, 1989; Beebe et al., 2013).

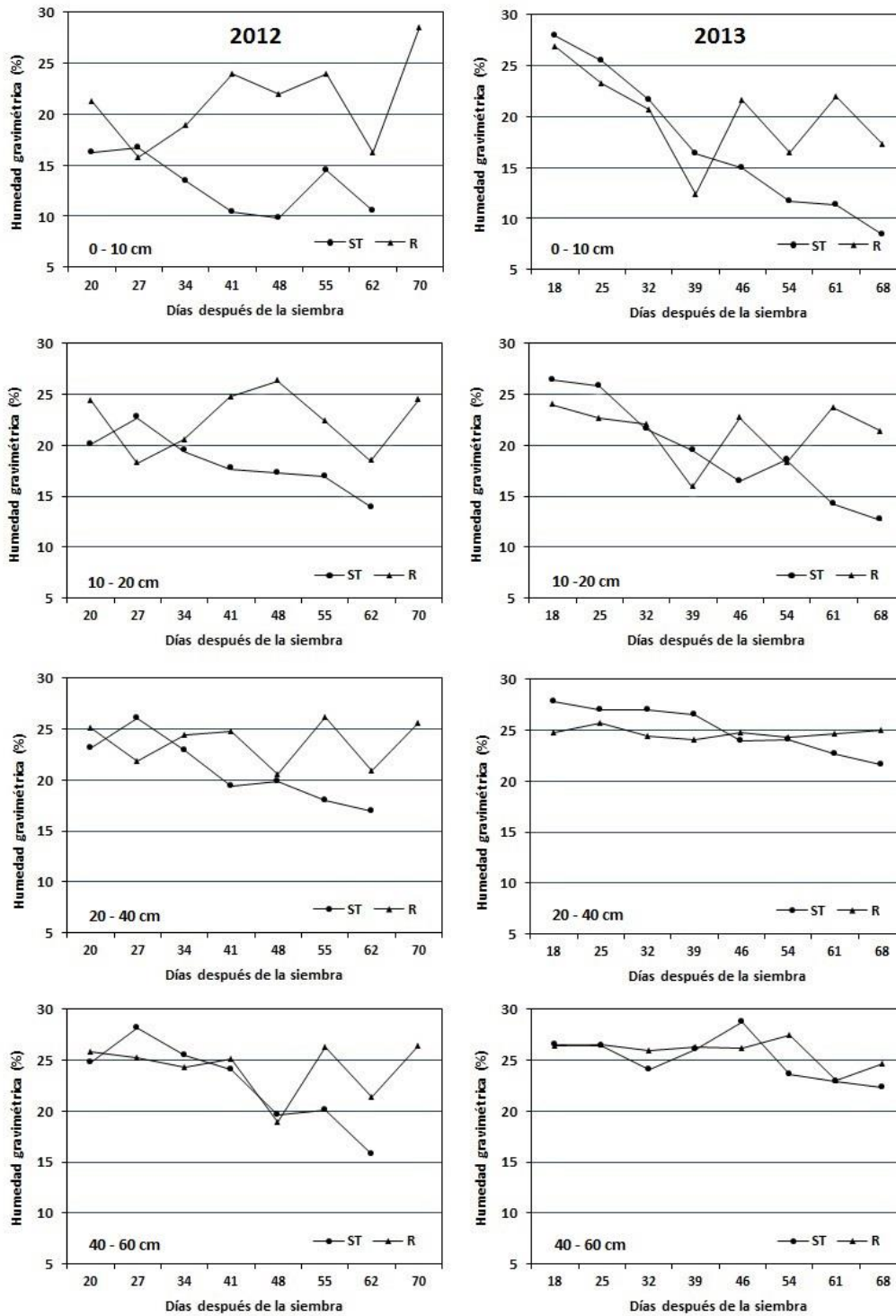


Figura 1-2. Humedad gravimétrica del suelo a una profundidad de 0-10cm, 10-20cm, 20-40cm y 40-60cm en las parcelas experimentales donde se evaluaron 16 genotipos de frijol bajo riego (R) y sequía terminal (ST) durante el 2012 (izquierda) y 2013 (derecha). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia.

El análisis estadístico determinó que se dieron diferencias altamente significativas entre ambientes para la mayoría de variables de medición directa, lo que refleja el contraste entre ambas condiciones y la idoneidad de las condiciones en que se realizaron los ensayos para determinar tolerancia a la sequía terminal (Tabla 1-3). Estos resultados concuerdan con lo encontrado en investigaciones similares (Terán y Singh, 2002b; Muñoz et al., 2006; Porch et al., 2009). Las diferencias significativas encontradas entre genotipos así como en la interacción genotipo ambiente para la mayoría de variables permitieron discriminar entre genotipos dentro de cada ambiente, ya que existe una respuesta diferencial y varía el orden de los mismos según las condiciones ambientales en que se encuentren. Además, no se dieron diferencias significativas entre años, lo que indica similitud de condiciones de evaluación en los ensayos del 2012 y 2013.

Tabla 1-3. Cuadrado medio del error para biomasa, rendimiento, peso de 100 semillas (P sem), días a madurez fisiológica (M), número de granos/m², índice de cosecha (HI), índice de cosecha de vainas (PHI), índice de partición a vainas (PPI) y reducción de biomasa del tallo (SBR) de 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.

Fuente	gl	Cuadrado medio del error									
		Biomasa	Rendimiento	P sem	DAF	M	Granos/m ²	HI	PHI	PPI	SBR
Año (Y)	1	7140278	5211558	785,10	7,56	4,31	871111	19954,0	0,0	10135,0	2277,1
Ambiente (A)	1	280375591**	302633480**	2782,97**	1,56	910,68**	38465838**	32088,0**	1060,6**	26190,0**	20,7
Y*A	1	348580	205790	79,68	50,77**	487,64	147904	0,9	138,0**	48,6	8,1
R/Y*A	12	2042570*	318245*	20,54*	4,08**	2,74	117286	611,4	7,9	356,4	245,7
Bloque/R*Y*A	48	500751	127334	1,94	0,54	0,96	100277	489,0	3,6	345,9	542,4
Genotipo (G)	15	1849808**	1422254**	449,99**	82,37**	95,76**	796120**	895,9*	62,3**	506,5*	588,0
G*Y	15	604277	140981	4,82	1,45	2,86	66768	513,4	6,3	216,6	618,8
G*A	15	694750	242534**	74,45**	2,37**	7,26**	148059**	734,8**	11,0*	532,1*	492,2
G*Y*A	15	602690	139167	2,78*	1,39**	2,52**	94601	544,4	6,0*	339,6	680,7
Error	132	843084	88287	1,54	0,44	1,08	75558	428,2	3,1	341,0	462,7
C.V.		25,18	14,00	4,87	1,95	1,70	25,11	34,20	2,29	26,38	71,70

* Diferencias significativas a $p \leq 0,05$

** Diferencias significativas a $p \leq 0,01$

La producción de biomasa de los genotipos evaluados se vio significativamente afectada por el estrés por sequía terminal y se pasó de una media general de 4705 kg/ha en la condición sin estrés a una de 2586 kg/ha en condición de sequía terminal, con una reducción promedio del 47% (Tabla 1-4). La cantidad de biomasa es uno de los criterios más útiles para la selección de tolerancia a sequía (Rosales et al., 2004) y su producción en estrés se asoció de forma positiva y altamente significativa al rendimiento en esa condición (Tabla 1-5). NCB 226 y BFS 29 fueron dos de los genotipos con mayor rendimiento en sequía terminal y de los que produjeron mayor cantidad de biomasa en condición de estrés, por lo que esta última característica es uno de los atributos les confieren una mayor tolerancia a sequía terminal. ALB 74, SRC 9 y SXB 412 que también produjeron alta cantidad de biomasa en el ambiente con estrés, obtuvieron rendimientos por encima de la media en sequía terminal. Sin embargo, para lograr buenos rendimientos en sequía terminal un genotipo no solo requiere de producir abundante biomasa, sino debe transformarla en grano, condición que quedó clara en el caso de DOR 390. De acuerdo con indicado por Beebe et al. (2014), DOR 390 es un genotipo que produce abundante biomasa a mitad de llenado de grano, pero su rendimiento es bajo, ya que no presenta una buena removilización de fotosintatos a los órganos reproductivos durante el estrés por sequía.

Tabla 1-4. Biomasa, rendimiento, media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a sequía (DSI), peso de 100 semillas (Peso 100sem), índice de llenado de grano (GFI), días a floración (DAF), días a madurez fisiológica (M), número de granos/m² y porcentaje de reducción (PR) de algunas estas variables para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.

Genotipo	Biomasa			Rendimiento					Peso 100sem			DAF		M		Granos/m ²		
	R	ST	PR	R	ST	GM	PR	DSI	R	ST	GFI	R	ST	R	ST	R	ST	PR
	(kg/ha)	(kg/ha)	(%)	(kg/ha)	(kg/ha)	(kg/ha)	(%)		(g)	(g)	(%)							(%)
ALB 74	4149	2925	31	2822	1090	1726	62	0,95	31	27	88	33	33	64	58	1232	532	68
BFS 29	4788	2938	41	3836	1367	2260	65	0,98	32	24	74	32	31	61	56	1325	673	58
BRIBRÍ	4371	2165	49	2896	968	1653	68	1,06	24	20	85	36	37	66	63	1595	637	64
CALIMA	4693	2110	54	2818	676	1363	75	1,11	54	32	59	31	31	61	60	686	258	58
CARIOCA	4051	2476	35	2798	564	1222	80	1,18	25	20	81	38	39	68	64	1525	651	59
DOR 390	4431	2796	36	2814	460	1114	84	1,24	21	16	75	38	39	67	64	1834	502	73
EAP 9510-77	4294	2137	50	3042	683	1410	77	1,15	27	20	76	35	36	64	61	1342	587	61
G 40001	4687	2268	51	2932	1279	1931	55	0,81	13	12	99	33	31	57	56	2204	1250	30
INB 841	4039	1958	50	3112	963	1687	73	1,02	25	19	74	31	31	59	56	1542	752	51
NCB 226	4594	3365	35	3813	1312	2215	65	1,00	31	28	90	33	32	67	60	1382	720	42
RCB 593	4798	2455	53	3099	1273	1960	59	0,91	31	24	80	32	32	61	57	1321	769	35
SCR 9	6125	3096	56	3236	1060	1850	67	0,98	34	24	76	33	33	62	58	1273	652	51
SEN 56	5083	2641	51	3714	1447	2311	61	0,88	29	24	83	33	32	64	58	1611	801	48
SER 16	5229	2669	52	3617	1232	2093	66	0,98	28	21	75	32	32	60	56	1556	948	38
SER 118	5068	2244	61	3515	1030	1903	71	1,03	29	21	71	36	37	65	60	1476	715	59
SXB 412	4887	3127	39	3289	1157	1925	67	0,94	25	22	90	36	36	63	59	1814	868	54
Media	4705	2586	47	3210	1035	1789	68	1,01	29	22	80	34	34	63	59	1482	707	53
LSD (0,05)	866	866	14	328	328	294	9,3	0,13	1,7	1,7	6,4	0,9	0,9	1,5	1,5	283	283	14

Tabla 1-5. Coeficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), días a floración (DAF), días a madurez fisiológica (M), número de granos/m² (G), media geométrica (GM) e índice de susceptibilidad a sequía (DSI) para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.

	B_{ST}	R_R	R_{ST}	S_R	S_{ST}	DAF_R	DAF_{ST}	M_R	M_{ST}	G_R	G_{ST}	GM	DSI
B_R	0,20*	0,22*	0,09	0,01	-0,01	-0,16	-0,06	-0,11	-0,05	0,07	0,02	0,16	-0,04
B_{ST}	-	0,17	0,25**	-0,07	0,11	-0,01	0,03	0,03	0,05	0,08	0,11	0,27**	-0,22*
R_R		-	0,43***	0,14	0,21*	-0,18*	-0,31***	0,19*	-0,39***	0,14	0,21*	0,66***	0,02
R_{ST}			-	0,02	0,22*	-0,33***	-0,45***	-0,15	-0,52***	0,10	0,43***	0,95***	-0,87***
S_R				-	0,84***	-0,34***	-0,33***	0,12	-0,13	-0,59***	-0,46***	0,06	0,10
S_{ST}					-	-0,31***	-0,32***	0,22*	-0,14	-0,53***	-0,32***	0,25**	-0,10
DAF_R						-	0,85***	0,69***	0,63***	0,30***	-0,08	-0,34***	0,33***
DAF_{ST}							-	0,51***	0,79***	0,15	-0,18	-0,47***	0,34***
M_R								-	0,48***	0,01	-0,28**	-0,08	0,34***
M_{ST}									-	-0,10	-0,36***	-0,56***	0,36***
G_R										-	0,39***	0,12	-0,05
G_{ST}											-	0,43***	-0,40***
GM												-	-0,71***

*, **, *** Significancia a $p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$ y $p \leq 0,001$ respectivamente.

El rendimiento de todos los genotipos evaluados en estrés por sequía terminal fue significativamente más bajo que su contraparte en la condición sin estrés y se redujo en promedio un 68% (Tabla 1-4). El rendimiento promedio de los genotipos varió de 460 hasta 1447 kg/ha bajo estrés por sequía terminal y desde 2798 hasta 3836 kg/ha en condición sin estrés. Bajo estrés por sequía terminal se presentaron diferencias altamente significativas en el rendimiento de los genotipos evaluados. SEN 56 destacó como el genotipo de mayor rendimiento, seguido por BFS 29, NCB 226, G 40001 (frijol tépari), RCB 593 y SER 16; materiales que a su vez fueron los que presentaron mayores GM, parámetro que varios autores consideran como el mejor para seleccionar genotipos tolerantes a sequía junto con el DSI (Ramírez y Kelly, 1998; Frahm et al., 2004; Porch et al., 2009). Al respecto, es importante mencionar que tanto la GM como el DSI se asociaron fuerte y altamente significativa con el rendimiento en sequía terminal (Tabla 1-5), lo que confirma lo indicado por dichos investigadores. En cuanto al DSI, G 40001 presentó el valor más bajo, seguido de RCB 593 y SEN 56, y estos tres genotipos presentaron también los menores porcentajes de reducción de su rendimiento con respecto al ambiente sin estrés, lo que demuestra su tolerancia a la sequía terminal. La estabilidad productiva de SEN 56, NCB 226 y SER 16 en sequía terminal quedó confirmada, ya que estos genotipos habían obtenido buenos rendimientos en sequía en ensayos previos llevados a cabo en CIAT (Beebe et al., 2008 y 2014). Además, NCB 226 presenta buen rendimiento en condición de bajo fósforo (Beebe et al., 2008).

Los genotipos más tolerantes obtuvieron rendimientos similares o superiores a G 40001 (1279 kg/ha) en sequía terminal, lo que indica su buena adaptación y tolerancia a este tipo de estrés. G 40001 es una accesión de *P. acutifolius*, especie que se caracteriza por su alta tolerancia a la sequía y temperatura elevada, debida a caracteres como maduración temprana, excelente capacidad de removilización, enraizamiento fino y profundo, gran conductividad hidráulica, hojas pequeñas para reducir el uso de agua y control estomático (Muñoz et al., 2004 y 2006b; Micheletto et al., 2007, Beebe et al., 2013 y 2014). *P. acutifolius* se considera una fuente potencial de genes y caracteres valiosos para el mejoramiento del frijol común a estos tipos de estrés abiótico (Beebe et al., 2013; Porch et al., 2013; Rao et al., 2013).

El alto rendimiento en sequía terminal que presentaron las líneas más tolerantes se puede explicar desde un punto de vista genético y de morfología. Por ejemplo, SER 16 posee dentro de sus progenitores a SEA 15, una de las fuentes más frecuentes de genes Durango, raza de donde proviene la mayor parte de la tolerancia a sequía en frijol común (Terán y Singh, 2002a; Beebe et al., 2008; Beebe et al., 2013). NCB 226 es derivada de la accesión G 21212 de la sub-raza M2 Mesoamérica, que también posee genes que contribuyen a la tolerancia a sequía, llenado de grano y fuerza de sumidero (Beebe et al., 2008). BFS 29 posee a NCB 226 y SER 118 dentro de sus progenitores, y SER 118 posee gran tolerancia a la sequía asociada a su gran habilidad para removilizar fotosintatos (Klaedtke et al., 2012). Morfológicamente, SEN 56, NCB 226 y SER 16 se caracterizan por desarrollar un sistema radical bastante profundo y vigoroso en condición de sequía, atributo que les permite extraer una mayor cantidad de agua desde los perfiles inferiores del suelo, lo que contribuye a conferirles una alta tolerancia a este tipo de estrés (Polanía et al., 2009 y 2012).

El peso de la semilla se redujo como consecuencia del estrés por sequía terminal y esto se reflejó en el índice de llenado de grano (GFI), que mide cuánto se acercó el peso del grano en condición de estrés al de la condición sin estrés. El GFI varió de 71 a 99% y

obtuvo un promedio general de 80% (Tabla 1-4) Los genotipos que obtuvieron un mayor GFI fueron G 40001, NCB 226, SXB 412, ALB 74, Bribri y SEN 56. Excepto Bribri, los demás genotipos estuvieron dentro de los más productivos en condición de sequía terminal, y dentro de ellos destacó G 40001 (frijol tépari), cuyo peso de semilla prácticamente no se vió afectado por este tipo de estrés. El peso de la semilla es un carácter muy ligado a cada genotipo, por lo que la forma correcta de interpretar el efecto del estrés sobre este parámetro es a través de su reducción con respecto al ambiente sin estrés. Esta reducción está implícita en el GFI, por lo que este índice puede ayudar a discriminar la respuesta de los genotipos al estrés por sequía y quedó evidenciado en su correlación significativa con el rendimiento ($r=0,22$), y altamente significativa con el número de granos/m² en sequía terminal ($r=0,40$).

Otro de los parámetros de rendimiento que se vio afectado por el estrés por sequía terminal fue el número de granos/m², que disminuyó en promedio de 1482 a 707 (Tabla 1-4). Esta variable presentó una correlación positiva y significativa con el rendimiento en sequía terminal (Tabla 1-5). Así, los genotipos capaces de producir un mayor número de granos por metro cuadrado, como G 40001, SER 16, SXB 412, SEN 56 y RCB 593, fueron de los que obtuvieron un mayor rendimiento en sequía terminal. Lo anterior sugiere que un genotipo tolerante a la sequía terminal debe producir buena cantidad de granos y ser capaz de llenarlos.

No se presentó diferencia en los DAF entre ambientes, solo la variación asociada a los distintos genotipos evaluados (Tabla 1-4), debido a que cuando inicia la floración, el estrés por sequía terminal aún es muy incipiente. A pesar de ello, es importante destacar que este parámetro, tanto en sequía como en riego, correlacionó negativa y de forma altamente significativa con el rendimiento en sequía terminal (Tabla 1-5), lo que sugiere que la precocidad en la floración es un atributo relacionado con una mayor tolerancia a sequía terminal. De hecho, los genotipos con mayor rendimiento en sequía terminal, fueron de los que llegaron a floración de forma más temprana. Por el contrario, genotipos altamente sensibles a la sequía como DOR 390, Carioca y EAP 9510-77 fueron de los más tardíos en alcanzar la floración.

El estrés por sequía terminal causó una disminución en la cantidad de días requeridos para completar el ciclo de cultivo. En promedio se pasó de 63 a 59 días para completar la madurez fisiológica (Tabla 1-4). Una de las respuestas de la planta de frijol común al estrés hídrico es acortar el número de días para llegar a madurez y la etapa de llenado de grano (Ramírez y Kelly, 1998; Terán y Singh, 2002a y 2002b), como quedó demostrado en todos los genotipos evaluados. De esta manera, dentro de los genotipos con mayor rendimiento en sequía terminal están los que alcanzaron la madurez fisiológica en menor cantidad de días: G 40001, BFS 29, SER 16 y RCB 593. Acelerar la madurez ha sido identificada como una característica importante en la adaptación del frijol común y frijol tépari a sequía terminal (White y Singh, 1991a; Rosales et al., 2004; Beebe et al., 2013), ya que permite completar el llenado de grano con una mayor disponibilidad de agua con respecto a genotipos más tardíos. Lo anterior quedó evidenciado en la correlación negativa y altamente significativa entre los días a madurez fisiológica y el rendimiento en condición de sequía terminal (Tabla 1-5), resultado similar a lo encontrado por Ramírez y Kelly (1998) y Terán y Singh (2002a) en estudios de tolerancia a sequía en frijol común.

La media general para el HI bajó de 72% en riego a 49% en sequía terminal y los genotipos que mostraron un mayor HI en sequía terminal fueron RCB 593, SER 16, G 40001, SER 118, SEN 56 e INB 841 (Tabla 1-6). Para el PHI la media general bajó de 79% en riego a 75% en sequía terminal y los genotipos que alcanzaron un mayor PHI en el ambiente con estrés fueron SER 118, G 40001, SER 16, INB 841, NCB 226 y Bribri. La media general para el PPI bajó de 82% en riego a 58% en sequía terminal y los genotipos con mayor PPI en sequía terminal fueron RCB 593, G 40001, SEN 56, SXB 412, INB 841 y SER 16, que coinciden, excepto por SXB 412, con los genotipos que presentaron un mayor HI en sequía terminal.

Tabla 1-6. Índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de reducción de biomasa del tallo (SBR) para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.

Genotipo	HI (%)		PHI (%)		PPI (%)		SBR (%)	
	R	ST	R	ST	R	ST	R	ST
ALB 74	77	39	78	74	83	53	33	32
BFS 29	77	44	80	75	90	58	27	34
BRIBRÍ	77	47	80	76	87	55	37	35
CALIMA	59	33	76	70	76	46	25	24
CARIOCA	77	40	78	70	89	56	25	36
DOR 390	72	19	76	68	82	29	23	38
EAP 9510-77	63	55	77	74	74	57	40	37
G 40001	53	59	80	78	66	73	45	15
INB 841	82	58	80	77	82	63	30	37
NCB 226	85	50	81	76	83	57	32	31
RCB 593	70	66	78	75	85	78	17	9
SCR 9	57	46	78	75	73	50	25	36
SEN 56	76	58	78	75	83	69	30	23
SER 16	70	65	81	77	87	62	30	23
SER 118	69	59	82	80	85	56	32	34
SXB 412	79	49	77	73	91	68	25	36
Media	72	49	79	75	82	58	30	30
LSD (0,05)	21	21	2	2	20	20	ns	ns

La habilidad de los genotipos tolerantes para llevar a cabo una mayor partición y removilización de fotosintatos desde los órganos vegetativos a las vainas y luego a las semillas, es crucial para minimizar los efectos adversos del estrés por sequía y lograr buenos rendimientos bajo esta condición de estrés; además de compensar la penalización en rendimiento por precocidad en la maduración, estimada en 74 kg/ha por día (White y Singh, 1991b; Muñoz et al., 2007; Klaedtke et al., 2012, Rao et al., 2013).

Para todos los índices, excepto SBR, se dieron diferencias significativas entre los ambientes de riego y sequía terminal, y entre genotipos (Tabla 1-6). La sequía terminal ocasionó que la media general para el HI bajara de 72% en riego a 49% en condición de estrés, para el PHI de 79 a 75% y para el PPI de 82 a 58%. Los resultados obtenidos en este estudio indicaron que los genotipos con mayor HI, PHI y PPI estuvieron dentro de los genotipos con mayor rendimiento en sequía terminal y se presentó una correlación positiva y altamente significativa entre los tres índices y el rendimiento en condición de estrés (Tabla 1-7).

Tabla 1-7. Coeficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), días a madurez fisiológica (M), número de granos/m² (G), y los índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI) y de partición a vainas (PPI) para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.

Variable	HI		PHI		PPI	
	R	ST	R	ST	R	ST
B_R	-0,51***	-0,07	0,01	0,07	-0,47***	-0,07
B_{ST}	-0,01	-0,46***	0,04	-0,03	0,09	-0,40***
R_R	0,17	0,27**	0,46***	0,17*	0,27**	0,29**
R_{ST}	0,10	0,26**	0,41***	0,23**	0,14	0,33***
S_R	0,04	-0,03	-0,07	-0,26**	0,10	-0,04
S_{ST}	0,16	0,06	0,03	-0,16	0,22*	0,07
M_R	0,26**	-0,06	0,01	-0,29***	0,30**	-0,06
M_{ST}	-0,10	-0,39***	-0,40***	-0,17*	-0,18*	-0,36***
G_R	0,41***	0,08	0,24**	0,02	0,34***	0,12
G_{ST}	0,03	0,62***	0,31***	0,52***	-0,02	0,60***

*, **, *** Significancia a $p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$ y $p \leq 0,001$ respectivamente.

Dentro de los genotipos evaluados, se destacaron como removilizadores G 40001, SER 16, SER 118 e INB 841 con los mayores valores de HI, PHI y PPI, seguidos por RCB 593 y SEN 56 con un alto HI y PPI (Tabla 1-6). A pesar de que SER 118 e INB 841 apenas obtuvieron un rendimiento intermedio en sequía terminal, podrían servir como padres para mejora genética a este tipo de estrés, y tratar de heredar a la progenie su mayor capacidad para removilizar fotosintatos hacia los órganos reproductivos. SER 118, que se caracteriza por ser un buen padre y rendir bien en bajo fósforo (Beebe et al., 2008 y 2014), fue el genotipo con mayor PHI. Se ha encontrado que el PHI tiene mayor heredabilidad que el rendimiento en sequía y la selección basada en este carácter podría contribuir más a la obtención de ganancias en productividad en sequía que la selección por rendimiento per se (Assefa et al., 2013). Por su parte, INB 841 procede de una población generada mediante cruzamientos interespecíficos con *P. acutifolius*, fue seleccionada por su rápida elongación de vainas en sequía y representa la posibilidad de introgresar los genes valiosos que posee frijol tépari en frijol común, para el mejoramiento

de la tolerancia al estrés por sequía y alta temperatura. Además, es importante mencionar que el HI, PHI y PPI en sequía terminal también correlacionaron de forma positiva y significativa con el rendimiento en riego, por lo que utilizar estos índices como criterio de selección en condición de estrés también podría contribuir a seleccionar genotipos con mejor rendimiento en condiciones óptimas, como lo indican Rao et al. (2013). Contrariamente a los índices analizados anteriormente, la SBR no correlacionó con el rendimiento en sequía terminal y no se presentaron diferencias significativas entre genotipos ni entre ambientes para este parámetro. Esto a pesar de que se conoce que uno de los mecanismos más efectivos de tolerancia a la sequía es la acumulación de reservas en el tallo para luego utilizarlas en el llenado de grano (Blum, 2005). Un resultado interesante que se presentó, fue que RCB 593 mostró valores muy bajos de SBR (Tabla 1-6), lo que indica que este genotipo debe poseer gran removilización desde sus hojas con una alta tasa de transporte de carbono.

Se midieron varios parámetros fisiológicos para tratar de explicar el comportamiento de los genotipos en condición de sequía terminal. Se presentaron diferencias altamente significativas entre las medias de las variables para cada uno de los ambientes evaluados, excepto para la eficiencia del fotosistema II. Sin embargo, dentro de cada ambiente no se dieron diferencias estadísticas que permitan discriminar entre genotipos, excepto para la QY (Tabla 1-8).

Tabla 1-8. Contenido de clorofila en hoja (SPAD), conductancia estomática, eficiencia del fotosistema II (QY), depresión de la temperatura del dosel (T dosel) e índice de área foliar (LAI) para 16 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2013.

Genotipo	SPAD (u)		Conductancia (mmol m ⁻² s ⁻¹)		QY (F _v /F _M)		T dosel (°C)		LAI (m ² /m ²)	
	R	ST	R	ST	R	ST	R	ST	R	ST
ALB 74	37	43	567	291	0,495	0,516	6,8	2,7	4,19	2,15
BFS 29	43	45	577	332	0,515	0,512	6,6	3,3	3,97	2,09
BRIBRÍ	40	47	615	214	0,525	0,532	7,9	2,4	4,25	1,98
CALIMA	37	42	500	275	0,539	0,558	5,8	1,7	3,79	1,88
CARIOCA	45	50	461	215	0,530	0,521	6,6	2,7	3,88	1,96
DOR 390	44	47	536	292	0,521	0,576	7,4	2,3	3,85	2,01
EAP 9510-77	43	49	453	264	0,529	0,574	8,4	3,1	3,82	1,75
G 40001	38	40	581	248	0,490	0,506	7,0	2,8	3,10	1,18
INB 841	40	44	440	242	0,463	0,523	7,3	1,9	2,76	1,32
NCB 226	42	48	544	343	0,531	0,515	6,5	4,2	4,15	2,43
RCB 593	42	45	507	250	0,537	0,512	6,0	4,0	4,27	1,85
SCR 9	40	46	416	278	0,516	0,519	7,9	3,8	4,96	2,21
SEN 56	44	46	480	299	0,492	0,504	6,9	3,9	3,99	1,91
SER 16	40	47	550	272	0,529	0,498	7,9	3,1	4,10	2,07
SER 118	38	47	464	258	0,517	0,529	8,0	3,3	4,41	1,75
SXB 412	41	46	522	207	0,558	0,545	7,4	3,2	4,41	2,67
Media	41	46	513	267	0,518	0,528	7,2	3,0	4,00	1,95
LSD (0,05)*	ns	ns	ns	ns	0,044	0,044	ns	ns	ns	ns
LSD (0,001)**	-	1,4	-	55	ns	ns	-	2,2	-	0,43

* Para comparar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

Los resultados obtenidos indican claramente el efecto de la sequía terminal en la fisiología de la planta de frijol común. Al medir el contenido de clorofila en unidades SPAD se presentó un aumento en las hojas de las plantas en sequía terminal, comportamiento similar al observado en otras investigaciones en frijol común (Rosales et al., 2004; Polanía et al., 2009). A pesar de que el estrés por sequía produce una reducción en el contenido de clorofila (Rosales et al., 2004), por la metodología de medición y un efecto de concentración, al presentarse hojas más pequeñas y menos hidratadas, aumenta el número de células por unidad de área y da el resultado obtenido. La conductancia estomática, la diferencia de temperatura entre el dosel y el ambiente, y el índice de área foliar se redujeron. Al reducirse la transpiración durante el estrés como medida para conservar agua o por la limitante de agua en el suelo, la planta reduce su conductancia estomática y pierde capacidad de enfriarse, por lo que su diferencial de temperatura con respecto al ambiente decae. Por otro lado, al reducirse la cantidad de biomasa y el área foliar por efecto de la sequía (Rosales et al., 2004; Nuñez et al., 2005;

Beebe et al., 2013), el índice de área foliar se ve reducido. A pesar de que los efectos de la sequía en la fisiología de la planta son claros, al no presentarse diferencias estadísticas entre genotipos, las variables medidas no fueron útiles para explicar las diferencias observadas en el rendimiento de los genotipos evaluados.

La llegada de un período de sequía dentro del ciclo de cultivo es incierto, por lo que no se puede prevenir. Debido a esta razón es importante enfocar el mejoramiento del cultivo por tolerancia a sequía hacia genotipos que tengan rendimientos altos tanto en una condición de estrés como cuando no la haya. Desde este punto de vista, BFS 29, NCB 226, SEN 56 y SER 16 fueron los mejores genotipos (Figura 1-3), con excelentes rendimientos en ambos ambientes y que podrían representar una solución para las zonas propensas a sufrir sequía. Estos genotipos obtuvieron al menos un 15 y 50% más de rendimiento en riego y sequía terminal, respectivamente, que EAP 9510-77, testigo comercial para Centroamérica (Rosas et al., 2004b). BFS 29, NCB 226 y SEN 56 también superaron, en tolerancia a sequía y en rendimiento en condiciones sin estrés, a DOR 390 y Bribri, cultivares de uso comercial en Centroamérica (Rosas et al., 2003 y 2004a; Hernández y Elizondo, 2006), a Calima de uso comercial en Colombia y a Carioca de uso comercial en Brasil. Esto indica el avance en la mejora genética para tolerancia a estrés por sequía y el potencial de las líneas identificadas, ya sea como fuentes de tolerancia a este tipo de estrés para programas de mejoramiento genético o para ser evaluadas *in situ* como materiales comerciales, ya que cuentan con características de alto valor como su arquitectura erecta, y su color y tono del grano en el caso de SEN 56 y NCB 226. Al respecto, otros genotipos que mostraron rendimientos por encima de la media en sequía terminal como ALB 74 y RCB 593, poseen caracteres útiles para una mayor adaptación al estrés por sequía y color rojo brillante comercial en el caso de RCB 593, por lo que podrían ser utilizados como fuentes de tolerancia. Estos dos genotipos también presentan otra característica muy valiosa para Centroamérica y el sur de México, como lo es su resistencia al virus del mosaico amarillo dorado del frijol (BGYMV), según evaluaciones llevadas a cabo por CIAT del 2010 al 2014 en El Salvador, bajo una alta presión de inóculo natural y cuyo vector (*Bemisia tabaci* Genn.) se ve favorecido por condiciones más secas y calientes (Galvez y Morales, 1985; Cuellar y Morales, 2006).

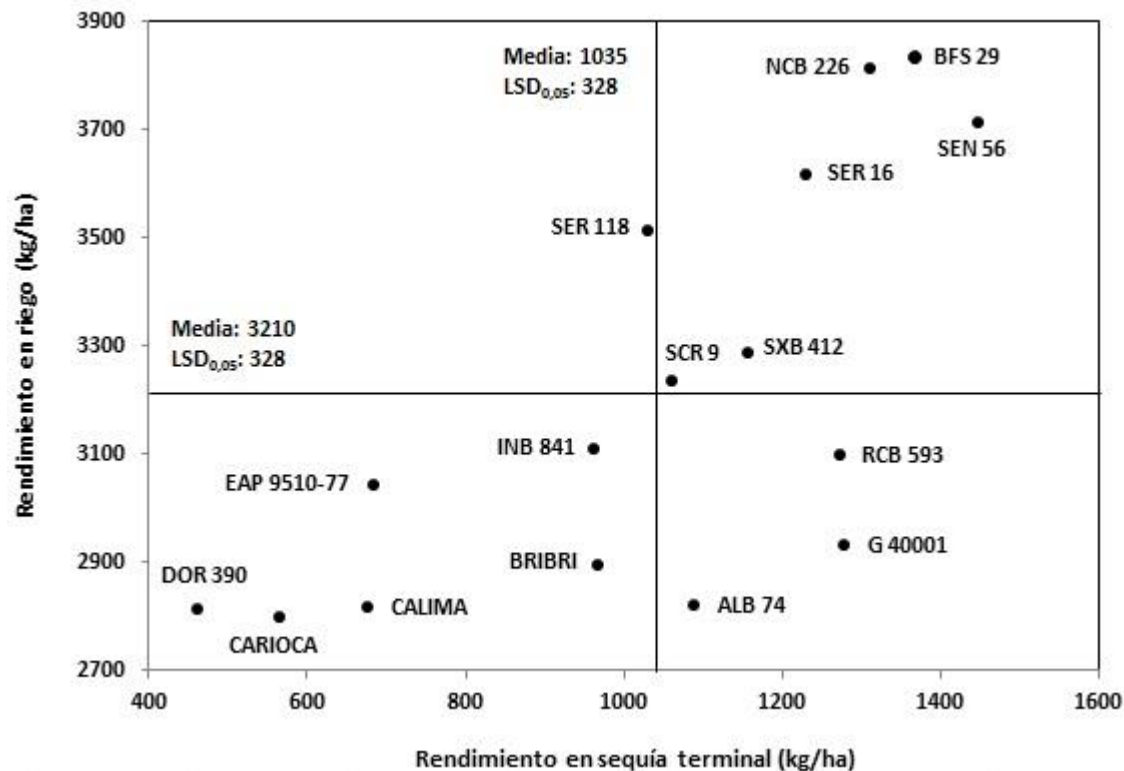


Figura 1-3. Comparación de germoplasma de frijol de acuerdo a su media combinada de rendimiento en riego y bajo sequía terminal para los años 2012 y 2013. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia.

1.4 Literatura citada

Assefa, T., S.E.Beebe, I.M. Rao, J.B. Cuasquer, M.C. Duque, M. Rivera, A. Battisti, and M. Lucchin. 2013. Pod harvest index as a selection criterion to improve drought resistance in white pea bean. *Field Crops Res.* 148:24-33.

Bartlett, M.S. 1947. The use of transformations. *Biometrics* 3:39-52.

Beebe, S.E., I.M. Rao, C. Cajiao, and M. Grajales. 2008. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. *Crop Sci.* 48:582-592.

Beebe, S., I. Rao, M.W. Blair, and L. Butare. 2009. Breeding for abiotic stress tolerance in common bean: present and future challenges. *SABRAO J. Breed. Genet.* Vol. 41. n.p.

Beebe, S., J. Ramírez, A. Jarvis, I.M. Rao, G. Mosquera, J.M. Bueno, and M.W. Blair. 2011. Genetic improvement of common beans and the challenges of climate change. In: S.S. Yadav, R. Redden, J.L. Hatfield, H. Lotze-Campen and A. Hall, editors, Crop adaptation to climate change. Wiley-Blackwell, Oxford, UK. p. 356-369.

Beebe, S.E. 2012. Common bean breeding in the tropics. *Plant Breeding Reviews* 36:357-426.

Beebe, S.E., I.M. Rao, M.W. Blair, and J.A. Acosta. 2013. Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Front. Physiol.* 4:35. doi: 10.3389/fphys.2013.00035

Beebe, S.E., I.M. Rao, M.J. Devi, and J. Polanía. 2014. Common beans, biodiversity, and multiple stresses: Challenges of drought resistance in tropical soils. *Crop Pasture Sci.* 65(7):667-675.

Blair, M.W., W. Pantoja, and L.C. Muñoz. 2012. First use of microsatellite markers in a large collection of cultivated and wild accessions of tepary bean (*Phaseolus acutifolius* A. Gray). *Theor. Appl. Genet.* 125(6):1137-1147.

Blum, A. 2005. Drought resistance, water use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Aust. J. Agric. Res.* 56:1159-1168.

Broughton, W.J., G. Hernández, M. Blair, S. Beebe, P. Gepts, and J. Vanderleyden. 2003. Beans (*Phaseolus* spp.) – model food legumes. *Plant Soil* 252:55-128.

Butare, L., I. Rao, P. Lepoivre, J. Polania, C. Cajiao, J. Cuasquer, and S. Beebe. 2011. New genetic sources of resistance in the genus *Phaseolus* to individual and combined aluminium toxicity and progressive soil drying stresses. *Euphytica* 181(3):385-404.

Castellanos, J.Z., J.J. Peña, and J.A. Acosta. 1996. 15N-determined dinitrogen fixation capacity of common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars under water stress. *J. Agr. Sci.* 126:327-333.

Cuéllar, M.E., and F.J. Morales. 2006. La mosca blanca *Bemisia tabaci* (Gennadius) como plaga y vectora de virus en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). *Rev. Colomb. Entomol.* 32(1):1-9.

Frahm, M.A., J.C. Rosas, N. Mayek, E. López, J.A. Acosta, and J.D. Kelly. 2004. Breeding beans for resistance to terminal drought in the lowland tropics. *Euphytica* 136:223-232.

Fischer, R.A., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.* 29:897-912.

Foster, E.F., A. Pajarito, and J. Acosta. 1995. Moisture stress impact on N partitioning, N remobilization and N use efficiency in beans (*Phaseolus vulgaris*). *J. Agr. Sci.* 124:27-37.

Gálvez, G.E., and F.J. Morales. 1994. Virus transmitidos por la mosca blanca. In: Pastor-Corrales, M. and H.F. Schwartz, editors, Problemas de producción de frijol en los trópicos. 2nd ed. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 435-472.

Graham, P.H., and P. Rinalli. 1997. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Field Crops Res. 53:131-146.

Hernández, J.C., R. Araya, and A. Morales. 2001. Bribri, nueva variedad de frijol rojo pequeño para Costa Rica. Agron. Mesoam. 12(1):15-23.

Hernández, J.C., and F.I. Elizondo. 2006. Estudio sobre la adopción de variedades mejoradas de frijol en las principales zonas productoras de frijol de la región Brunca de Costa Rica. Agron. Mesoam. 17(3):357-367.

Klaedtke, S.M., C. Cajiao, M. Grajales, J. Polanía, G. Borrero, A. Guerrero, M. Rivera, I. Rao, S.E. Beebe, and J. León. 2012. Photosynthate remobilization capacity from drought-adapted common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines can improve yield potential of interspecific populations within the secondary gene pool. J. Plant Breed. Crop Sci. 4(4):49-61.

Long, S.P., and D.R. Ort. 2010. More than taking the heat: crops and global change. Curr. Opin. Plant Biol. 13:241-248.

McClellan, P.E., J. Burrige, S. Beebe, I.M. Rao, and T.G. Porch. 2011. Crop improvement in the era of climate change: an integrated, multi-disciplinary approach for common bean (*Phaseolus vulgaris*). Funct. Plant Biol. 38:927-933.

Micheletto, S., L. Rodríguez, R. Hernández, R.D. Richins, J. Curry, and M.A. O'Connell. 2007. Comparative transcript profiling in roots of *Phaseolus acutifolius* and *P. vulgaris* under water deficit stress. Plant Sci. 173(5):510-520.

Muñoz, L.C., M.W. Blair, M.C. Duque, J. Thome, and W. Roca. 2004. Introgression in common bean x tepary bean interspecific congruity-backcross lines as measured by AFLP markers. Crop Sci. 44:637-645.

Muñoz, C.G., H. Terán, R.G. Allen, J.L. Wright, D.T. Westermann, and S.P. Singh. 2006a. Selection for drought resistance in dry bean landraces and cultivars. Crop Sci. 46:2111-2120.

Muñoz, L.C., M.C. Duque, D.G. Debouck, and M.W. Blair. 2006b. Taxonomy of tepary bean and wild relatives as determined by amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. Crop Sci. 46(4):1744-1754.

Muñoz, C.G., R.G. Allen, D.T. Westermann, J.L. Wright, and S.P. Singh. 2007. Water use efficiency among dry bean landraces and cultivars in drought-stressed and non-stressed environments. Euphytica 155(3):393-402.

Núñez, A., G. Hoogenboom, and D.S. Nesmith. 2005. Drought stress and the distribution of vegetative and reproductive traits of a bean cultivar. Sci. Agric. (Braz.) 62(1):18-22.

Omae, H., A. Kumar, and M. Shono. 2012. Adaptation to high temperature and water deficit in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the reproductive period. *J. Bot.* 2012: Article ID 803413, 6 pp. doi:10.1155/2012/803413.

Passioura, J.B. 2002. Soil conditions and plant growth. *Plant Cell Environ.* 25:311-318.

Polanía, J.A., I.M. Rao, S. Beebe, and R. García. 2009. Desarrollo y distribución de raíces bajo estrés por sequía en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en un sistema de tubos con suelo. *Agron. Colomb.* 27(1):25-32.

Polanía, J.A., I.M. Rao, S. Mejía, S.E. Beebe, and C. Cajiao. 2012. Características morfo-fisiológicas de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) relacionadas con la adaptación a sequía. *Acta Agron.* 61(3):197-206.

Porch, T.G., and M. Jahn. 2001. Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Cell Environ.* 24:723-731.

Porch, T.G., V.H. Ramírez, D. Santana, y E.W. Harmsen. 2009. Evaluation of common bean for drought tolerance in Juana Diaz, Puerto Rico. *J. Agron. Crop Sci.* 195:328-334.

Porch, T.G., J.S. Beaver, D.G. Debouck, S.A. Jackson, J.D. Kelly, and H. Dempewolf. 2013. Use of wild relatives and closely related species to adapt common bean to climate change. *Agronomy* 3:433-461.

Rainey, K.M., and P.D. Griffiths. 2005. Differential response of common bean genotypes to high temperature. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130(1):18-23.

Ramírez, P., and J.D. Kelly. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.

Rao, I., S. Beebe, J. Polania, J. Ricaurte, C. Cajiao, R. Garcia, and M. Rivera. 2013. Can tepary bean be a model for improvement of drought resistance in common bean? *Afr. Crop Sci. J.* 21(4):265-281.

Rosales, R., J. Kohashi, J.A. Acosta, C. Trejo, J. Ortiz, and J.D. Kelly. 2004. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. *Field Crops Res.* 85:203-211.

Rosas, J.C., J.C. Hernández, and R. Araya. 2003. Registration of 'Bribri' small red bean (race Mesoamerica). *Crop Sci.* 43(1):430-431.

Rosas, J.C., J.S. Beaver, S. Beebe, and A. Viana. 2004a. Nomenclatura de variedades de frijol común liberadas en Centro América y El Caribe. *Agron. Mesoam.* 15(2):221-224.

Rosas, J.C., J.S. Beaver, D. Escoto, C.A. Pérez, A. Llano, J.C. Hernández, and R. Araya. 2004b. Registration of 'Amadeus 77' small red common bean. *Crop Sci.* 44(5):1867-1868.

- Santos, M.G., R.V. Ribeiro, R.F. Oliveira, and C. Pimentel. 2004. Gas exchange and yield response to foliar phosphorus application in *Phaseolus vulgaris* L. under drought. Braz. J. Plant Physiol. 16(3):171-179.
- Singh, S.P., P. Gepts, and D.G. Debouck. 1991. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). Econ. Bot. 45(3):379-396.
- Singh, S.P. 1995. Selection for water-stress tolerance in interracial populations of common bean. Crop Sci. 35:118-124.
- Sponchiado, B.N., White, J.W., Castillo, J.A., and P.G. Jones. 1989. Root growth of four common bean cultivars in relation to drought tolerance in environments with contrasting soil types. Exp. Agric. 25:249-257.
- Suzuki, K., T. Tsukaguchi, H. Takeda, and Y. Egawa. 2001. Decrease of pollen stainability of green bean at high temperatures and relationship to heat tolerance. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 126(5):571-574.
- Terán, H., and S.P. Singh. 2002a. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. Crop Sci. 42:64-70.
- Terán, H., and S.P. Singh. 2002b. Selection for drought resistance in early generations of common bean populations. Can. J. Plant Sci. 82:491-497.
- White, J.W., and J.A. Castillo. 1989. Relative effect of root and shoot genotypes on yield of common bean under drought stress. Crop Sci. 29:360-362.
- White, J.W., and S.P. Singh. 1991a. Breeding for adaptation to drought. In: A. Van Schoonhoven and O. Voysest, editors, Common beans. Research for crop improvement. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia and CAB International, Wallingford, UK. p. 501-560.
- White, J.W., and S.P. Singh. 1991b. Sources and inheritance of earliness in tropically adapted indeterminate common bean. Euphytica 55:15-19.
- White, J.W., R. Ochoa, and P. Ibarra, P. 1994. Inheritance of seed yield, maturity and seed weight of common bean (*Phaseolus vulgaris*) under semi-arid rainfed conditions. J. Agr. Sci. 122:265-273.
- Wortmann, C.S., R.A. Kirkby, C.A. Eledu, and D.J. Allan. 1998. Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 133 p.

Capítulo 2

Caracterización fisiológica y agronómica de líneas de frijol con genes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* A. Gray por tolerancia a sequía terminal

Resumen

La sequía afecta entre el 60 y 73% de las áreas dedicadas a la siembra de frijol común en el mundo y los problemas que causa se acentuarán con el cambio climático. El objetivo de este estudio fue caracterizar fisiológica y agronómicamente una población de líneas avanzadas de frijol que posee genes de tres de las cinco especies cultivadas del género *Phaseolus*: *P. vulgaris* (frijol común), *P. coccineus* (frijol ayocote) y *P. acutifolius* (frijol tépari) por su tolerancia a sequía terminal y su desempeño en condición sin estrés bajo riego. La investigación se llevó a cabo entre el 2012 y 2014 en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. Se tuvo un índice de intensidad de estrés promedio de 0,53 y el rendimiento se redujo en promedio un 51% por la sequía terminal. Se asociaron positiva y significativamente con el rendimiento en condición de estrés la producción de biomasa, el índice de área foliar, la depresión de temperatura del follaje, el número de granos/m² y media geométrica, y en forma negativa y altamente significativa el índice de susceptibilidad a sequía. Los genotipos más tolerantes presentaron también una mayor removilización de asimilados hacia los granos, medida a través del índice de cosecha de vainas y de llenado de grano. Los genotipos SEF 10, SEF 16, SEF 42 y SEF 56 presentaron rendimientos superiores en un 19-33% al testigo comercial, EAP9510-77, en condición de sequía terminal. Además, SEF 16 y SEF 42 obtuvieron un mejor rendimiento que EAP 9510-77 tanto en sequía terminal como en riego. Al conjuntar y complementar las características valiosas de tres especies de *Phaseolus*, se logró obtener un grupo de 12 genotipos con buenos rendimientos en sequía terminal y riego, que se consideraron promisorios y podrían evaluarse en condiciones comerciales o utilizarse como padres en programas de mejoramiento genético por tolerancia a sequía terminal.

Palabras clave: cambio climático, cruzamientos interespecíficos, media geométrica, *Phaseolus vulgaris* L., removilización de fotosintatos

Physiological and agronomical characterization of common bean lines with genes of *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. and *P. acutifolius* A. Gray for terminal drought tolerance

Abstract

Drought affects between 60 and 73% of common bean growing areas in the world and its effects will worsen because of climate change. The objective of this research was to characterize physiologically and agronomically advanced common bean lines that possess genes from *Phaseolus vulgaris*, *P. acutifolius* and *P. coccineus* under irrigation and terminal drought stress conditions. Research was carried out at Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia between 2012 and 2014. The mean intensity index of drought stress was 0.53 and the common bean yield decreased an average 51% under terminal drought stress. There was a positive and significant correlation between grain yield and biomass, leaf area index, low canopy temperature, grain number/m², and geometric mean under drought stress. There was a negative and high significant correlation between grain yield and the drought susceptibility index, too. Tolerant genotypes showed better assimilate translocation to grains, determined through pod harvest index and grain filling index. Genotypes SEF 10, SEF 16, SEF 42 and SEF 56 showed better performance than commercial tester EAP 9510-77 with 19 to 33% more grain yield under drought stress. These advanced bean lines could be used in common bean breeding programs. Additionally, SEF 16 and SEF 42 yielded better than EAP 9510-77 under both terminal drought and irrigation conditions. By combining and complementing valuable characteristics of three *Phaseolus* species, it was possible to identify a group of 12 genotypes with high yield under both terminal drought and non-stress environments. The best genotypes could be evaluated under commercial conditions and they may serve as potential parents for drought-tolerant plant breeding programs.

Keywords: climate change, geometric mean, interspecific crosses, *Phaseolus vulgaris* L., photosynthate remobilization

2.1 Introducción

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es la leguminosa de grano de mayor volumen de consumo humano directo a nivel mundial (Beebe et al., 2014), con un consumo anual per cápita de 12-18 kg en Latinoamérica y hasta 60kg en países como Ruanda y el oeste de Kenia en África (Graham y Rinalli, 1997; Broughton et al., 2003; Beebe et al., 2013b).

Este grano constituye una de las mayores fuentes de proteína para los habitantes más pobres de América Latina y África, donde además aporta minerales esenciales (potasio, magnesio, hierro y zinc), ácido fólico, fibra y múltiples compuestos fenólicos y antioxidantes relacionados con la prevención de enfermedades como cáncer, colesterol alto y diabetes (Anderson et al., 1999; Hangen y Bennink, 2003; Rodríguez, 2004; Díaz et al., 2006; Miklas et al., 2006; Thompson et al., 2009).

El cultivo de frijol se da a nivel mundial y la mayor parte de su producción se encuentra en manos de pequeños productores en los países en desarrollo, que usualmente lo producen con un bajo nivel de insumos y en suelos marginales, bajo limitantes bióticas y abióticas que reducen considerablemente el rendimiento (Beebe et al., 2008; 2009 y 2013b). Dentro de las limitaciones abióticas se encuentran los problemas de baja fertilidad de los suelos en las áreas de cultivo, causados principalmente por bajos niveles de fósforo y altos niveles de aluminio (Wortmann et al., 1998; Blair et al., 2009; Rao, 2014), y los problemas de intermitencia de las lluvias, sequía y alta temperatura, que se verán favorecidos por los efectos del cambio climático (Porch et al., 2007; Beebe et al., 2013a y 2013b; Porch y Hall, 2013).

La sequía limitante mundial para la producción de frijol común (Wortmann et al., 1998) y afecta comúnmente la áreas de cultivo en el este y sur de África, el oeste de Estados Unidos, el noreste de Brasil, las tierras altas del centro y norte de México, y el norte de Centroamérica (Muñoz et al., 2006a; Beebe et al., 2008; 2009; 2011 y 2013b). Tanto en México como en Centroamérica el problema de sequía se acentúa en la actualidad debido al fenómeno de El Niño (Polanía et al., 2009) y se magnificará por los efectos negativos debidos al cambio climático (McClellan et al., 2011). Se estima que entre el 60 y 73% del área mundial dedicada al cultivo de frijol se ve afectada por este tipo de estrés (White y Singh, 1991a; Beebe et al., 2009), con pérdidas en rendimiento que varían entre el 41 y 92% (Terán y Singh, 2002a y 2002b). Los requerimientos de humedad en frijol son altos durante la germinación y el establecimiento del cultivo, son relativamente bajos durante las etapas tempranas de crecimiento vegetativo y se incrementan durante la etapa de prefloración y etapas reproductivas, cuando se vuelven críticos (Muñoz et al., 2007). Debido a ello, los efectos y la reducción en el rendimiento de frijol común a causa de la sequía dependen de la frecuencia, duración e intensidad del estrés, así como de la etapa de desarrollo que se vea afectada (Singh, 1995; Muñoz et al., 2006a).

La etapa más sensible del frijol a la sequía es la reproductiva, donde este tipo de estrés provoca aborto floral y de vainas jóvenes (Muñoz et al., 2006a). Sin embargo, cuando se presenta en etapas tempranas, durante la etapa vegetativa, afecta el establecimiento de las plantaciones, lo que da como resultado plantas con menor acumulación de biomasa y crecimiento, debido a que merma la capacidad fotosintética por la reducción del contenido de clorofila, humedad y potencial hídrico de los tejidos foliares (Rosales et al., 2004; Cattivelli et al., 2008; Polanía et al., 2009; Omae et al., 2012). La sequía también afecta la absorción de fósforo y la concentración, partición y fijación del nitrógeno, así como la translocación de asimilados, lo que reduce el rendimiento, el índice de cosecha, el número de vainas y semillas, y el peso de éstas (Foster et al., 1995; Castellanos et al., 1996; Ramírez y Kelly, 1998; Rosales et al., 2004; Santos et al., 2004; Núñez et al., 2005). Además, afecta la productividad de las plantas al interactuar con otras limitantes abióticas, como la alta temperatura, y bióticas, como pudriciones radicales por *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli* (Burk), *Pythium ultimum* Trow y *Rhizoctonia solani* Kühn, el tizón cenizo del tallo causado por *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid y plagas como el

saltahojas (*Empoasca kraemeri* Ross and Moore) (Ramírez y Kelly, 1998; Muñoz et al., 2006a; Porch et al., 2009).

La tolerancia a los diversos tipos de estrés abiótico en los cultivos está muy ligada al origen evolutivo y proceso de domesticación de las especies. El frijol común se originó en altitudes medias de zonas neotropicales en la zona de los Andes y en Mesoamérica (México y América Central), por lo que no se encuentra muy bien adaptado a climas cálidos y secos (Gepts y Debouck, 1991; Gepts, 1998; Beebe et al., 2014). Dentro de *Phaseolus vulgaris*, la raza Durango, originaria y domesticada en las zonas semiáridas del centro y norte de México, y la raza Mesoamérica, originaria del sur de México y América Central, son las que poseen mayor tolerancia a la sequía y de sus cruzamientos se han obtenido los genotipos más promisorios (Singh et al., 1991; Terán y Singh, 2002a; Beebe et al., 2013b y 2014). A pesar del avance en el mejoramiento del frijol a estrés por sequía, aun la productividad de este cultivo se ve limitada severamente por esta limitante y otras que la acompañan, como los problemas edáficos y por alta temperatura. Si se quiere llegar más lejos y combatir los efectos del cambio climático, se debe hacer uso de la variabilidad genética del género *Phaseolus*, no solo mediante cruza intraespecíficas sino también interespecíficas (Beebe et al., 2009), y aprovechar aquellas especies que poseen una mayor tolerancia a sequía y alta temperatura que *P. vulgaris*, como *P. acutifolius* A. Gray (frijol tépari) o *P. parvifolius* Freytag, que evolucionaron en zonas semiáridas o áridas del norte de México y suroeste de Estados Unidos (Muñoz et al., 2004 y 2006b; Micheletto et al., 2007; Beebe et al., 2013a).

Dados los problemas que ocasiona la sequía y la amenaza que representan los efectos del cambio climático, el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) desarrolló una población de genotipos de frijol tipo mesoamericano, codificados como líneas SEF, mediante el cruzamiento (ALB 74 x INB 841)F₁ x RCB 593, donde ALB 74 aporta genes de *P. coccineus*, INB 841 de *P. acutifolius* y RCB 593 de *P. vulgaris*. Este cruzamiento busca aprovechar la diversidad genética del género *Phaseolus* para combatir este tipo de estrés y el aporte de especies relacionadas para mejorar el sistema radical en busca de uno más eficiente en condiciones de sequía. *P. acutifolius* presenta raíces extremadamente finas que penetran el suelo rápidamente y que se ramifican profusamente, lo que ofrece un rápido acceso al agua cuando esta es limitada en el suelo, mientras que *P. coccineus* posee raíces gruesas que tendrían un mayor potencial para penetrar suelos compactos y secos, y esto podría contribuir a la tolerancia a la sequía (Butare et al., 2011; Beebe et al., 2013b y 2014). Así mismo, *P. acutifolius* presenta otras características valiosas, como una alta capacidad para removilizar asimilados hacia el grano, hojas pequeñas para un uso reducido del agua, maduración temprana y control estomático de bajo estrés (Mohamed et al., 2005), caracteres para los cuales *P. vulgaris* también presenta variabilidad y que en recombinación con *P. acutifolius* podrían mejorar la adaptación del frijol común a la sequía (Rao et al., 2013). Bajo este contexto, el objetivo de este trabajo fue evaluar y caracterizar una población de líneas avanzadas de frijol que posee genes de *P. vulgaris*, *P. acutifolius* y *P. coccineus* por su tolerancia a sequía terminal y su desempeño en condición sin estrés bajo riego.

2.2 Materiales y métodos

Para caracterizar fisiológica y agrónomicamente, y conocer su tolerancia a sequía, 36 genotipos de frijol fueron sembrados en condición de riego y sequía terminal de agosto a octubre del 2012, de julio a setiembre del 2013 y de julio a octubre del 2014 en los campos experimentales del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) ubicado en Palmira, Colombia (N03°30', W76°21', 965msnm). CIAT tiene un promedio anual de precipitación de 896mm, de humedad relativa de 74%, de evapotranspiración potencial de 1834mm, de temperatura media de 24,3°C con máxima de 28,4°C y mínima de 18,8°C. Los suelos son de tipo Molisol, fino limoso, mixto, isohipertérmicos Aquic Hapludoll, con un pH de 7,5 (Beebe et al., 2008).

Se evaluó una población de 30 genotipos de frijol tipo mesoamericano con genes interespecíficos, generados a través del cruzamiento (ALB 74 x INB 841) F_1 x RCB 593, y codificados como líneas SEF por el CIAT. Se inició en el 2012 con la evaluación de la población completa, 74 líneas SEF y de ellas se seleccionaron 30 para los ensayos del 2013 y 2014, de forma que se incluyeran las mejores y se conservara la variabilidad observada. También se incluyó en el ensayo a los padres de las líneas a SEF y como testigos a EAP 9510-77, SER 16 y la accesión G 40001 de frijol tépari. ALB 74, derivada del cruzamiento SER 16 x (SER 16 x G 35346-3Q) F_1 , procede de la población ALB, generada mediante cruzamientos interespecíficos con *P. coccineus* (Butare et al., 2012), y presentó enraizamiento profundo en tubos con suelo en invernadero y menor grado de marchitamiento bajo déficit hídrico en condiciones de campo. ALB 74 representa la posibilidad de introgresar en frijol común la tolerancia a altos niveles de aluminio que posee *P. coccineus* (Butare et al., 2011). INB 841, derivada del cruzamiento INB 108 x INB 605, procede de la población INB, generada mediante cruzamientos interespecíficos con *P. acutifolius* (Mejía et al., 1994), fue seleccionada por su rápida elongación de vainas y mínimo marchitamiento en sequía, y al tener a G 40001 dentro de sus ancestros, representa la posibilidad de introgresar en frijol común, los genes valiosos que posee *P. acutifolius* para el mejoramiento de la tolerancia al estrés por sequía y alta temperatura. RCB 593, derivada del cruzamiento (NCB 228 x RCB 224) F_1 x SXB 244, es un genotipo desarrollado en forma intraespecífica para tolerancia a sequía y presenta buena removilización de asimilados y excelente llenado de grano. EAP 9510-77, derivada del cruzamiento TÍO CANELA 75 x DICTA 105, conocida como Amadeus 77, es una de las variedades rojas comerciales más sembradas en Centroamérica y presenta algún grado de tolerancia a alta temperatura (Rosas et al., 2004). SER 16, derivada del cruzamiento (RAB 651 x TIO CANELA 75) F_1 x (RAB 608 x SEA 15) F_1 , posee un color de grano rojo comercial, es un genotipo con adaptación superior a sequía, buen padre y posee dentro de sus progenitores a SEA 15, una de las fuentes más frecuentes de genes Durango, raza de donde proviene la mayor parte de la tolerancia a sequía en frijol común (Terán y Singh, 2002; Beebe et al., 2008; Beebe et al., 2013b). Mientras que G 40001 es una accesión de *P. acutifolius*, especie conocida por su resistencia a sequía y a altas temperaturas (Muñoz et al., 2004 y 2006b; Butare et al., 2011).

Los genotipos de frijol se evaluaron bajo dos condiciones, sequía terminal (ST) y sin estrés bajo riego (R), en un arreglo de látice parcialmente balanceado con tres repeticiones, 9x9 durante el 2012 y 6x6 durante el 2013 y 2014. Cada repetición contó con cuatro hileras de 3,72m de largo espaciados 0,60m y con una densidad de 15 semillas por metro lineal. Para las dos condiciones, se utilizaron lotes separados y aislados. Los riegos se realizaron por gravedad y se estimó una lámina de 35mm en cada

uno, que se ajustó según las precipitaciones que ocurrieron. El ensayo en condición de riego recibió seis irrigaciones (210mm) en cada año de siembra, mientras que el de sequía terminal recibió tres riegos (105mm) por año. En ambas condiciones el primer riego se realizó en pre-siembra (5 días antes), mientras que en sequía terminal los riegos se suspendieron a los 23 días después de la siembra (dds), justo antes del período de floración.

Durante el período de los ensayos se registraron las condiciones climáticas imperantes a través de la estación meteorológica de CIAT y con instrumentos colocados *in situ*. Se midieron la precipitación, la temperatura máxima y mínima, la humedad relativa y la evapotranspiración. También se registró el inicio de las distintas etapas fenológicas. Los días a floración (DAF) y a madurez fisiológica (M) fueron tomados cuando el 50% de las plantas de cada genotipo presentaron una flor o una vaina madura respectivamente. Los días a mitad de llenado de vainas se tomaron cuando las hojas de las plantas se empiezan a tornar amarillas, ya no hay flores y las semillas se marcan en las vainas (están claramente definidas).

La parcela útil para evaluar rendimiento fueron 3,0m lineales de cada uno de las dos hileras centrales (3,6m²) para evitar el efecto borde. Sobre las hileras externas de cada repetición se realizaron los muestreos destructivos. Las plantas cosechadas se trillaron y el grano se limpió y se secó para determinar el rendimiento (kg/ha) al 14% de humedad. El peso de 100 semillas (g) fue cuantificado con una muestra homogenizada tomada al azar.

Para el 2013 y 2014, en la etapa de mitad de llenado de vainas se midieron variables fisiológicas como el contenido de clorofila, la conductancia estomática y la depresión de la temperatura del dosel con respecto al ambiente (Beebe et al, 2013b). El contenido de clorofila se evaluó con un medidor de clorofila manual (SPAD-502, Minolta Camera Co. Ltd., Japón) no destructivo y la conductancia estomática con un porómetro portátil (Decagon Devices SC-1, Estados Unidos). Ambas variables se midieron sobre la misma hoja, la más joven completamente expandida de tres plantas por repetición. La depresión de la temperatura del dosel con respecto al ambiente se midió con un termómetro infrarrojo (Telatemp AG-42D, Telatemp Co., Estados Unidos). Para ello se sostuvo el termómetro infrarrojo a 50cm sobre la superficie del cultivo en un ángulo de 45° y se realizó la medición. Esta medida se realizó sobre un surco por repetición, entre las 11am y 3pm, en días despejados y sin viento.

La biomasa de la parte aérea de la planta se determinó en la etapa de mitad de llenado de vainas y al momento de cosecha. Para ello se cosechó de 0,5m lineales (0,3m²) de uno de los surcos laterales de cada genotipo por repetición. Las plantas se cortaron a nivel del suelo y fueron separadas en componentes: tallo, hojas (sin peciolo), vainas y granos. Con ayuda de un medidor de área foliar (LI-3000, LI-COR, Estados Unidos) se determinó el índice de área foliar (LAI) en la etapa de mitad de llenado de vainas. Luego, cada componente se puso a secar por separado en un horno a 60°C por dos días para cuantificar la producción de materia seca e índices de removilización de asimilados.

Con los datos de biomasa a mitad de llenado de vainas y a cosecha, y de rendimiento, se procedió a calcular los índices de adaptación a déficit hídrico y de removilización de asimilados para cada genotipo, acorde con lo indicado por Fischer y Maurer (1978), Terán y Singh (2002) y Beebe et al. (2013b). Se calcularon los índices de cosecha (HI),

de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI), de llenado de granos (GFI), de reducción de biomasa del tallo (SBR) y de susceptibilidad a sequía (DSI). También se calculó el índice de intensidad de sequía (DII) para cada época de siembra, la reducción porcentual (PR) del rendimiento debida al estrés por sequía y la media geométrica (GM) para cada genotipo. La reducción porcentual de biomasa y del número de granos/m² debida a la sequía, se calculó adaptando la fórmula de PR para cada variable.

$$HI (\%) = (Sbh/Shbm) \times 100$$

$$DII = 1 - (Xs/Xns)$$

$$PHI (\%) = (Sbh/Pbh) \times 100$$

$$DSI = [1 - (Ys/Yns)] / HII$$

$$PPI (\%) = (Pbh/Shbm) \times 100$$

$$PR = 100 - [(Ys/Yns) \times 100]$$

$$SBR (\%) = [(Stbm - Stbh) / Stbm] \times 100$$

$$GM = (Yns \times Ys)^{1/2}$$

$$GFI (\%) = (Sds/Sns) \times 100$$

Donde:

Sbh: peso seco de la biomasa de semillas a cosecha

Shbm: peso seco de la biomasa de la parte aérea a mitad de llenado de vainas

Stbm: peso seco de la biomasa del tallo a mitad de llenado de vainas

Stbh: peso seco de la biomasa del tallo a cosecha

Pbh: peso seco de la biomasa de vainas a cosecha

Sds: peso seco de 100 semillas en estrés por sequía

Sns: peso seco de 100 semillas en condición sin estrés

Xs: promedio de rendimiento de todos los genotipos en estrés por sequía

Xns: promedio de rendimiento de todos los genotipos en condición sin estrés

Ys: rendimiento de un genotipo dado en estrés por sequía

Yns: rendimiento en condición sin estrés

Para analizar los datos se empleó un modelo mixto, donde los bloques (repeticiones) fueron considerados efectos aleatorios y el ambiente y los genotipos efectos fijos. Los datos para cada ambiente fueron analizados separadamente y la homogeneidad de la varianza del error fue analizada de acuerdo con Bartlett (1947) antes de realizar el análisis combinado. Se utilizó un análisis de correlación simple para determinar cuáles de las variables explican mejor la adaptación de los genotipos a la condición de sequía terminal. Los datos fueron analizados mediante los procedimientos PROC MIXED y PROC CORR del programa estadístico SAS (versión 9.1.3) (SAS Institute, Cary, NC, USA. 2013). El análisis combinado de los tres años se realizó como un bloques completos al azar para poder incluir los datos de rendimiento del 2012.

2.3 Resultados y discusión

El impacto del estrés por sequía terminal, medido a través del índice de intensidad de sequía (DII), fue similar durante los dos primeros años de estudio, 0,67 y 0,57 para el 2012 y 2013 respectivamente, y bajó en el tercer año a 0,34. El DII indica el grado de estrés al que fueron sometidos los genotipos y la idoneidad de las condiciones que se tuvieron para la identificación de materiales con tolerancia a sequía terminal. En el 2012 y 2013 se obtuvieron DII superiores a 0,50, lo que se considera deseable e indica que las condiciones de estudio fueron óptimas para la identificación de genotipos con mayor tolerancia a sequía terminal. Estos valores fueron similares a los obtenidos en otros estudios en CIAT, de 0,57 a 0,67 (Terán y Singh, 2002b) y en otros países con condiciones tropicales como Puerto Rico, de 0,50 a 0,64 (Porch et al., 2009). En el 2014, a pesar de que las condiciones climáticas y de manejo fueron similares a las de los dos años anteriores, se obtuvo un DII más bajo.

Las condiciones climáticas para el ambiente de riego y el de sequía terminal fueron similares en los tres años de estudio, y evidenciaron que la cantidad de agua disponible para el cultivo fue menor en el ambiente con estrés (Tabla 2-1). Además, la condición de estrés en el tratamiento de sequía terminal quedó reflejada en la distribución de las lluvias y manejo del suministrado de riego durante el ciclo de cultivo (Figura 2-1). El frijol común es muy sensible a las altas temperaturas y en especial las nocturnas (Porch y Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001; Rainey y Griffiths, 2005; Omae et al., 2012). El incremento de las temperaturas suele acompañar a los períodos de sequía; sin embargo, durante el período de los ensayos solo se presentaron días con temperaturas relativamente altas en forma ocasional, por lo que no afectaron el rendimiento de los genotipos evaluados. La evapotranspiración diaria superó los 5mm/d durante más de 30 días en cada uno de los años de evaluación, nivel por encima del cual es común observar un marchitamiento incipiente de las plantas en horas del mediodía e inicios de la tarde (Porch et al., 2009).

Tabla 2-1. Condiciones climáticas durante los ensayos, número de riegos y cantidad de agua suministrada a 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2014.

Variable	2012*		2013**		2014***	
	R	ST	R	ST	R	ST
Número de riegos	6	3	6	3	6	3
Cantidad de agua suministrada (mm)	210	105	210	105	210	105
Precipitación (mm)	129	68	72	73	77	48
Temperatura máxima promedio (°C)	30,7	31,1	30,2	30,1	31,1	31,1
Temperatura mínima promedio (°C)	19,0	18,9	19,1	19,1	19,3	19,1
Humedad relativa promedio (%)	69	67	71	71	69	69
Evapotranspiración total (mm)	367	343	339	308	330	327
Evapotranspiración promedio diaria (mm/d)	5,2	5,4	5,0	4,8	5,2	5,0
Temperatura máxima alcanzada (°C)	33,9	33,9	33,2	32,7	34,6	34,6
Temperatura mínima alcanzada (°C)	16,1	16,1	15,7	15,7	16,6	16,6
No. de días con temperatura máxima >32°C	13	14	8	5	17	18
No. de días con temperatura mínima >20°C	11	11	10	8	19	17
No. días con evapotranspiración >5mm/d	36	37	38	35	33	31

* Ciclo de cultivo en riego: Ago. 10 – Oct. 18 y sequía terminal: Ago. 02 – Oct. 03

** Ciclo de cultivo en riego: Jul. 18 – Set. 23 y sequía terminal: Jul. 15 – Set. 16

*** Ciclo de cultivo en riego: Ago. 06 – Oct. 08 y sequía terminal: Jul. 31 – Oct. 04

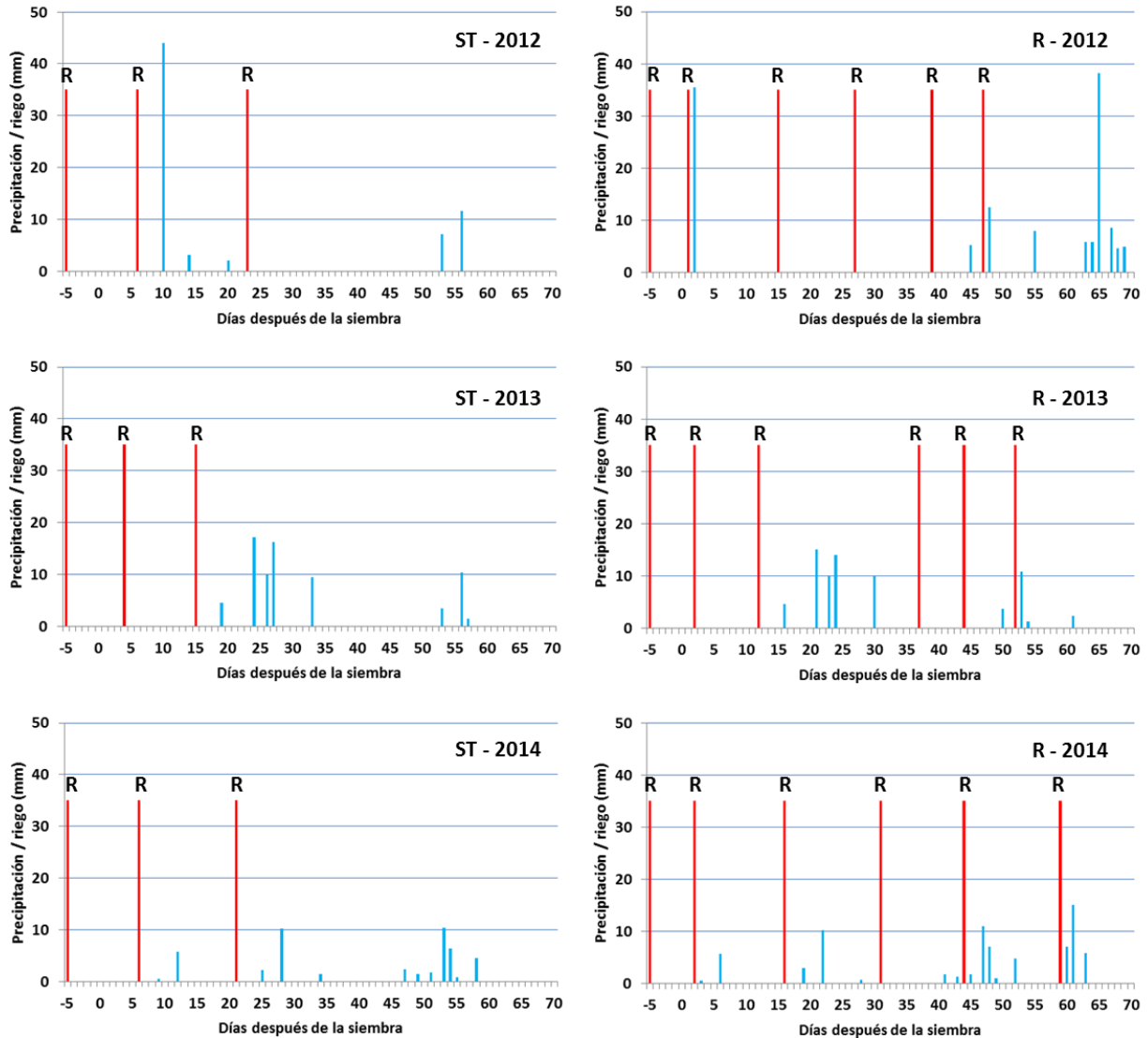


Figura 2-1. Precipitación y cantidad de agua suministrada mediante riego a 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2014.

Los valores de DII obtenidos fueron congruentes con las condiciones climáticas y de riego que se tuvieron durante la realización de los ensayos, excepto en el 2014, donde el efecto de la sequía fue más leve. A pesar de ello, una respuesta de este tipo se podría obtener en condiciones de manejo del productor, por lo que se procedió a utilizar los datos de los tres años para realizar el análisis combinado por estrés y el combinado general. El análisis estadístico indicó que para el rendimiento se obtuvieron diferencias altamente significativas entre genotipos y entre ambientes, mientras que no se obtuvieron diferencias significativas entre años ni se presentó interacción genotipo x ambiente ni año x genotipo (Tabla 2-2). Sin embargo, es importante resaltar que dentro del ambiente de

sequía terminal, al incluir el 2014 en el análisis combinado, cambió el orden de los genotipos. Aun así, los 10 mejores genotipos en el análisis combinado del 2012-2013, período donde se tuvo un excelente efecto de sequía terminal, se mantuvieron dentro de los primeros 11 genotipos del combinado 2012-2014.

Tabla 2-2. Análisis combinado de varianza para el rendimiento de 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2014.

Fuente	Sequía terminal		
	Grado de libertad	Cuadrado medio del error	p
Año (Y)	2	1886426	0,9005
Ambiente (A)	1	352074277	0,0001
Genotipo (G)	35	397563	0,0001
Y * A	2	17033896	0,0049
G * Y	70	142420	0,1088
G * A	35	128681	0,2038
G * Y * A	70	105902	0,4882
R / Y * A	12	1987150	0,0001
Error	414	106169	-
C.V.			15,87

La cantidad de días para alcanzar la floración (DAF) no se vió afectada por la sequía terminal y solo se presentaron diferencias asociadas a los distintos genotipos evaluados (Tabla 2-3). Cuando inicia la floración, el estrés por sequía terminal aún es muy incipiente, por lo que no se presentaron diferencias en los DAF entre ambientes. A pesar de ello, es importante destacar que este parámetro correlacionó negativa y significativamente con el rendimiento en sequía terminal en el periodo 2012-2013, cuando el efecto fue bien marcado (DAF en ST $r=-0,33$, $p=0,05$; DAF en R $r=-0,38$, $p=0,02$); y mantuvo su tendencia en el periodo 2012-2014, aunque ya la correlación no fue significativa en el caso del ambiente con estrés (DAF en ST $r=-0,27$, $p=0,11$; DAF en R $r=-0,38$, $p=0,02$), talvez debido a que el efecto de la sequía terminal fue menor. Estos resultados sugieren que la precocidad en la floración es un atributo relacionado con una mayor tolerancia a sequía terminal, tanto en un ambiente con estrés como en uno sin estrés. Es importante mencionar que INB 841 fue más precoz que los otros dos padres del cruzamiento y es parte del aporte de *P. acutifolius* al cruzamiento de las líneas SEF para la obtención de mayor tolerancia a la sequía terminal, al ser uno de los atributos beneficiosos de esta especie en este tipo de estrés (Mohamed et al., 2005).

Tabla 2-3. Fenología de 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2012-2014.

Genotipo	Días a floración		Días a madurez fisiológica	
	R	ST	R	ST
SEF 1	31	32	59	56
SEF 9	32	32	59	55
SEF 10	31	32	59	56
SEF 11	32	33	60	57
SEF 14	30	30	58	56
SEF 15	31	32	61	57
SEF 16	31	32	61	57
SEF 17	32	32	60	56
SEF 28	31	32	59	56
SEF 29	31	31	62	57
SEF 42	31	31	60	56
SEF 43	29	30	57	55
SEF 44	29	30	57	55
SEF 45	30	30	58	54
SEF 47	30	30	56	53
SEF 49	31	32	58	56
SEF 50	31	31	57	55
SEF 52	32	32	63	59
SEF 53	33	33	63	59
SEF 55	30	31	61	57
SEF 56	31	32	62	59
SEF 60	30	30	62	57
SEF 62	31	31	61	57
SEF 64	30	31	60	57
SEF 68	32	32	60	57
SEF 69	32	32	60	57
SEF 70	32	32	61	59
SEF 71	34	34	62	61
SEF 73	33	33	63	60
SEF 74	31	31	59	56
ALB 74	33	33	63	59
INB 841	31	31	59	56
RCB 593	32	32	60	57
EAP 9510-77	35	35	63	63
SER 16	31	32	58	56
G 40001	32	31	55	54
Media	31	32	60	57
LSD (0,01)*	0,7	0,5	1,5	0,9
LSD (0,01)**	ns	ns	1,2	1,2

* Para comparar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

El tiempo requerido para alcanzar la madurez (M) en los genotipos evaluados disminuyó, en promedio, de 60 a 57 días (Tabla 2-3). Al respecto se conoce que una de las respuestas de la planta de frijol común al estrés hídrico es acortar el número de días para llegar a madurez y la etapa de llenado de grano (Ramírez y Kelly, 1998; Terán y Singh, 2002a y 2002b). Acelerar la madurez es uno de los mecanismos de adaptación de frijol común a sequía terminal (White y Singh, 1991a; Rosales et al., 2004; Beebe et al., 2013b) y permite completar el llenado de grano con una mayor disponibilidad de agua con respecto a genotipos más tardíos. A pesar de lo indicado y que se presentó una correlación negativa entre los días a madurez y el rendimiento en sequía terminal, ésta no fue significativa. Al igual que el caso de los DAF, INB 841 fue el padre más precoz para madurar y sería otro de los atributos beneficiosos que aportaría *P. acutifolius* para mejorar la tolerancia a la sequía terminal.

El estrés por sequía terminal afectó la producción de biomasa, que pasó de una media 4482 a 3057 kg/ha, con una reducción promedio del 30% (Tabla 2-4). La cantidad de biomasa es una de las características más útiles como criterio de selección de tolerancia a sequía (Rosales et al., 2004) y su producción en estrés se asoció de forma positiva y altamente significativa al rendimiento en esa condición (Tabla 2-5). Dentro de los genotipos evaluados, SEF70, SEF 42, RCB 593, SEF 73 y SEF 52 fueron los que produjeron mayor cantidad de biomasa en condición de sequía terminal. De ellos, SEF 42 y SEF 70 fueron de los genotipos con mejor rendimiento en sequía terminal y RCB 593 con un rendimiento aceptable, por encima de la media. Por su parte SEF 73 y SEF 52 obtuvieron bajos rendimientos en sequía terminal, situación similar a la que presenta DOR 390, material que produce abundante biomasa a mitad de llenado de grano pero con bajo rendimiento, debido a su baja removilización de fotosintatos a los órganos reproductivos durante el estrés por sequía (Beebe et al., 2014).

El rendimiento de los genotipos evaluados en estrés por sequía terminal se redujo en promedio un 51% con respecto al ambiente sin estrés, y pasó de una media de 2795 a 1311 kg/ha con diferencias significativas entre ambientes (Tabla 2-4). La escasez de precipitaciones y la suspensión del suministro de agua por riego una vez alcanzada la etapa de floración (Figura 2-1), 30 dds en los genotipos más precoces, provocó la caída de los rendimientos, ya que la etapa reproductiva es la más sensible a la sequía (Muñoz et al., 2007). SEF 42 destacó como el genotipo de mayor rendimiento y superó al mejor padre (RCB 593) y a EAP 9510-77, el testigo comercial y una de las variedades más sembradas en Centroamérica. Junto a SEF 42, SEF 10, SEF 16 y SEF 56 también superaron al testigo comercial, con un rendimiento entre 19 y 33% mayor. En cuanto al desempeño en condición sin estrés, SEF 16, SEF 29, SEF 42, SEF 45, SEF 49 y SEF 60 obtuvieron rendimientos que superaron al testigo comercial, EAP 9510-77, en un 15-20%. Los genotipos con mayor rendimiento en sequía terminal a su vez estuvieron dentro de los de mayor GM y los de DSI más bajo, variables que se asociaron fuerte y significativamente con el rendimiento en sequía terminal, en forma positiva la GM y negativa el DSI (Tabla 2-5). Al respecto, Ramírez y Kelly (1998), Frahm et al. (2004) y Porch et al. (2009) indican que la GM junto con el DSI son de los mejores índices para seleccionar genotipos tolerantes a sequía.

Tabla 2-4. Biomasa, rendimiento, media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a sequía (DSI), peso de 100 semillas, índice de llenado de grano (GFI) y, porcentaje de reducción (PR) de biomasa, rendimiento y número de granos/m² para 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2012-2014.

Genotipo	Biomasa			Rendimiento					Peso 100 sem			Granos/m ²		
	R	ST	PR	R	ST	GM	PR	DSI	R	ST	GFI	R	ST	PR
	(kg/ha)	(kg/ha)	(%)	(kg/ha)	(kg/ha)	(kg/ha)	(%)		(g)	(g)	(%)			
SEF 1	4783	2723	41	2833	1348	1924	52	1,00	28	21	76	1258	910	27
SEF 9	4476	2861	33	2858	1284	1876	53	0,99	28	21	77	1311	981	22
SEF 10	5057	3154	36	2852	1496	1983	49	0,86	28	22	77	1390	909	33
SEF 11	5029	2946	39	2785	1012	1686	59	1,15	29	23	80	1048	700	28
SEF 14	4056	3172	21	2580	1451	1912	43	0,81	27	22	82	1228	951	20
SEF 15	3965	3203	18	2906	1460	2032	48	0,95	29	23	81	1050	771	23
SEF 16	4553	2757	37	2926	1465	2031	49	0,92	25	20	78	1320	892	29
SEF 17	4517	2816	35	2855	1402	1974	50	0,95	29	23	79	1236	728	40
SEF 28	3806	3032	25	2470	1315	1776	44	0,84	26	22	84	1145	811	25
SEF 29	3943	3311	16	2983	1462	2051	49	0,90	29	23	78	1279	756	38
SEF 42	4307	3635	15	3147	1620	2227	48	0,89	28	21	76	1290	1053	17
SEF 43	4779	3073	34	2655	1358	1868	46	0,85	27	21	78	1233	904	24
SEF 44	4737	3049	33	2772	1402	1925	46	0,85	27	20	74	1198	811	27
SEF 45	4859	2898	40	2943	1172	1815	58	1,10	27	20	75	1215	757	37
SEF 47	4831	2924	40	2863	1432	1993	48	0,89	28	23	83	1309	795	39
SEF 49	5166	3196	33	3039	1263	1883	56	1,02	29	23	79	1136	737	34
SEF 50	4380	2780	37	2748	1368	1903	48	0,87	27	22	83	1152	864	24
SEF 52	4264	3514	15	2851	1140	1751	56	1,03	29	20	69	993	933	-3
SEF 53	4507	3016	32	2845	1244	1852	57	1,10	27	20	74	1140	813	25
SEF 55	4660	3230	26	2826	1458	1974	46	0,81	26	21	80	1174	729	32
SEF 56	4639	3294	22	2760	1519	1979	40	0,68	27	21	78	1400	877	36
SEF 60	4778	3083	35	3084	1461	2098	51	0,99	27	21	79	1278	908	19
SEF 62	3800	2597	29	2894	1392	1964	49	0,93	25	20	81	1227	939	21
SEF 64	4421	2954	33	2864	1294	1904	54	1,03	23	17	76	1525	1004	33
SEF 68	4986	2740	46	2530	1005	1571	58	1,17	33	25	76	887	569	32
SEF 69	4118	2766	30	2598	1075	1622	55	1,01	31	24	77	1094	687	34
SEF 70	5492	3983	27	2844	1442	1985	48	0,91	29	23	81	1329	731	43
SEF 71	3937	2899	25	2614	1457	1885	46	0,88	29	23	82	1059	718	33
SEF 73	4264	3544	14	2616	981	1590	58	1,18	30	24	80	1054	627	37
SEF 74	4835	3109	35	2931	1164	1808	59	1,14	30	22	74	1311	634	50
ALB 74	4047	3387	16	2563	1076	1615	56	1,07	29	23	79	1198	655	45
INB 841	3877	2651	27	2578	1110	1664	54	1,02	22	17	78	1329	949	27
RCB 593	4754	3598	22	3057	1377	1995	52	0,99	29	22	77	1263	745	38
EAP 9510-77	4209	2469	40	2555	1223	1695	49	0,89	23	18	78	1308	796	37
SER 16	4709	3072	35	2901	1414	1977	50	0,90	26	20	76	1487	857	41
G 40001	3817	2608	33	2508	1038	1595	59	1,22	12	11	91	2088	1461	26
Media	4482	3057	30	2795	1311	1872	51	0,97	27	21	78	1248	832	30
LSD (0,05)**	913	566	17	356	240	224	11	0,27	1,1	1,2	5	229	199	21
LSD (0,01)***	394	394	-	333	333	-	-	-	1,2	1,2	-	108	108	-

* Datos corresponden al 2013-2014.

** Para comprar medias entre genotipos.

*** Para comparar medias entre ambientes.

Tabla 2-5. Coeficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), número de granos/m² (G), media geométrica (GM) e índice de susceptibilidad a sequía (DSI) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2012-2014.

	B_{ST}	R_R	R_{ST}	S_R	S_{ST}	G_R	G_{ST}	GM	DSI
B_R	0,06	0,33***	-0,16*	0,23**	0,16*	-0,04	-0,18**	0,01	0,15*
B_{ST}	-	-0,06	0,41***	0,13	0,25***	-0,03	0,14*	0,39***	-0,34***
R_R		-	-0,18**	0,29***	0,12*	0,17***	-0,11	0,27***	0,37***
R_{ST}			-	-0,27***	0,14**	0,04	0,53***	0,89***	-0,67***
S_R				-	0,70***	-0,40***	-0,49***	-0,15**	0,07
S_{ST}					-	-0,44***	-0,32***	0,19***	-0,29***
G_R						-	0,27***	0,12*	0,09
G_{ST}							-	0,46***	-0,33***
GM								-	-0,44***
DSI									-

* , ** , *** Significancia a $p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$ y $p \leq 0,001$ respectivamente.

Los rendimientos obtenidos por las líneas SEF bajo estrés por sequía terminal fueron muy promisorios e indicaron el efecto beneficioso de combinar las características de sus tres padres. Su rendimiento en condición de sequía terminal fuerte demostró que ante la limitación del recurso hídrico en el suelo probablemente posean un sistema radical vigoroso como el de *P. coccineus* (Butare et al., 2011) y eficiente en la búsqueda y utilización de agua como el de *P. acutifolius* (Beebe et al., 2013b y 2014). Además, heredaron la alta tolerancia que posee RCB 593 a la sequía, superior a la de los otros dos padres, INB 841 y ALB 74, y en el caso específico de SEF 42, la complementaron, ya que esta línea superó en rendimiento a RCB 593 en sequía terminal.

El peso de la semilla se redujo como consecuencia del estrés por sequía terminal, al pasar de una media de 27 a 21g/100 semillas (Tabla 2-4). Como es un carácter muy ligado a cada genotipo, la forma correcta de interpretar el efecto del estrés estudiado sobre este parámetro es a través de su reducción con respecto al ambiente sin estrés, medido a través del GFI. G 40001 fue el genotipo con mejor GFI y el peso de su grano no se ve afectado por la sequía, lo que ratifica la alta capacidad de removilización de *P. acutifolius* hacia los órganos reproductivos (Mohamed et al., 2005). Algunos de los mejores genotipos en sequía terminal como SEF 14, SEF 15, SEF 47, SEF 70 y SEF 71 fueron de los mejores en cuanto al GFI, lo que se reflejó en la correlación positiva y altamente significativa de esta variable ($r=0,51$, $p \leq 0,001$) con el rendimiento en sequía terminal y con el peso de 100 semillas en condición de estrés ($r=0,29$, $p \leq 0,001$). Para el GFI los tres padres tuvieron un desempeño similar, por lo que se esperaba que algunos de los genotipos heredaran una buena capacidad de llenado de grano, como efectivamente se presentó, con 11 genotipos ubicados por encima del mejor padre al ordenar los genotipos por GFI.

Otro de los parámetros de rendimiento que se vio afectado por el estrés por sequía terminal fue el número de granos/m², que disminuyó en promedio un 30% al pasar de 1248 a 832 (Tabla 2-4). El genotipo que produjo mayor cantidad de semilla por metro cuadrado fue G 40001, seguido por SEF 42 uno de los mejores genotipos en sequía terminal. Otros de los genotipos con mayor cantidad de granos/m² como SEF 10, SEF 14 y SEF 60 también fueron de los mejores en rendimiento bajo sequía terminal y esto quedó reflejado en la correlación positiva y significativa que se presentó entre estas variables (Tabla 2-5). El padre con mayor cantidad de granos/m² y uno de los mejores genotipos en esta variable fue INB 841, indicativo de otro de los atributos que aporta de *P. acutifolius* en la búsqueda de tolerancia a sequía terminal. Estos resultados junto con el GFI, sugieren que un genotipo tolerante a la sequía terminal debe producir buena cantidad de granos y ser capaz de llenarlos bien.

La habilidad de los genotipos tolerantes a sequía para llevar a cabo una mayor partición y removilización de fotosintatos desde los órganos vegetativos a las vainas y luego a las semillas, es crucial para minimizar los efectos adversos del estrés por sequía y lograr buenos rendimientos bajo esta condición de estrés; además de compensar la penalización en rendimiento por precocidad en la maduración, estimada en 74 kg/ha por día (White y Singh, 1991b; Muñoz et al., 2007; Klaedtke et al., 2012, Rao et al., 2013). Esto quedó evidenciado claramente en la correlación positiva y altamente significativa que se presentó entre los índices de removilización evaluados y el rendimiento en sequía terminal; $r=0,42$ y $p\leq 0,001$ para el HI, $r=0,38$ y $p\leq 0,001$ para el PHI, $r=0,38$ y $p\leq 0,001$ para el PPI y, $r=0,18$ y $p\leq 0,001$ para la SBR. A pesar de la relación estrecha entre estos índices y el rendimiento en sequía terminal, solo para el HI y el PHI se presentaron diferencias significativas entre ambientes y solo para el PHI diferencias entre genotipos bajo sequía terminal (Tabla 2-6). Dentro de los genotipos más tolerantes a la sequía terminal se encuentran los que presentaron mayores PHI como, SEF 14, SEF 15, SEF 16, SEF 29 y SEF 42, y dentro de los más susceptibles los que presentaron menores PHI como SEF 52, SEF 68, SEF 69 y SEF 73. Al respecto, Assefa et al. (2013) indican que el PHI tiene mayor heredabilidad que el rendimiento en sequía y que la selección basada en este carácter podría contribuir más a la obtención de ganancias en productividad en sequía que la selección por rendimiento *per se*. En cuanto a la herencia de este carácter, queda claro que su aporte proviene *P. acutifolius* ya que G 40001 fue uno de los genotipos con mayor PHI e INB 841 mostró un PHI superior a los otros padres que dieron origen a las líneas SEF.

Tabla 2-6. Índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de reducción de biomasa del tallo (SBR) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013-2014.

Genotipo	HI		PHI*		PPI		SBR	
	R	ST	R	ST	R	ST	R	ST
SEF 1	65	62	78	75	84	82	15	29
SEF 9	68	62	78	75	88	83	30	29
SEF 10	60	65	78	74	76	86	31	29
SEF 11	52	55	76	75	66	74	33	36
SEF 14	68	59	81	78	85	75	25	46
SEF 15	68	52	80	77	85	67	20	47
SEF 16	65	60	79	76	81	78	26	32
SEF 17	69	51	79	76	87	67	33	39
SEF 28	73	57	79	76	93	74	24	37
SEF 29	76	47	79	76	98	62	20	45
SEF 42	69	66	80	76	87	86	21	35
SEF 43	69	42	80	77	86	54	41	46
SEF 44	66	53	79	75	83	70	36	45
SEF 45	61	51	78	73	78	68	44	43
SEF 47	68	56	81	78	85	71	40	45
SEF 49	56	53	78	74	73	71	40	34
SEF 50	64	59	77	75	83	77	37	41
SEF 52	49	56	78	66	64	80	47	28
SEF 53	53	52	78	72	67	70	41	35
SEF 55	53	49	79	75	67	63	37	46
SEF 56	68	53	78	75	89	70	11	30
SEF 60	60	58	78	75	78	77	25	37
SEF 62	69	57	79	74	88	84	24	40
SEF 64	73	55	79	74	93	74	32	42
SEF 68	50	46	77	70	65	65	34	26
SEF 69	67	54	77	68	88	76	21	20
SEF 70	61	43	76	70	80	59	25	42
SEF 71	64	47	78	73	82	65	31	40
SEF 73	59	39	75	67	77	57	25	32
SEF 74	65	42	78	73	73	52	25	50
ALB 74	72	45	78	73	84	56	19	40
INB 841	62	56	79	76	80	72	29	42
RCB 593	60	49	78	73	75	62	18	43
EAP 9510-77	71	62	78	74	90	65	36	39
SER 16	70	53	81	77	87	67	29	42
G 40001	59	52	78	77	71	67	39	53
Media	64	53	78	74	81	70	30	39
LSD (0,05)**	ns	ns	1,4	2,7	ns	ns	ns	ns
LSD (0,05)***	ns	8	1,9	1,9	ns	ns	ns	ns

* Evaluación del 2012 al 2014.

** Para comparar medias entre genotipos.

*** Para comparar medias entre ambientes.

Los distintos procesos fisiológicos y el índice de área foliar son afectados por la sequía terminal, por lo que sus medias se redujeron bajo sequía terminal excepto para contenido de clorofila medido en unidades SPAD, que no presentó diferencias significativas con respecto al ambiente sin estrés (Tabla 2-7). La media de la conductancia estomática cayó de 452 a 258 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y se correlacionó de forma positiva y altamente significativa con el rendimiento en sequía terminal ($r=0,23$; $p\leq 0,0008$). Cuando el contenido hídrico del suelo es reducido las plantas cierran sus estomas y reducen su tasa transpirativa como medida para conservar agua, lo que hace que la conductancia estomática decaiga. Sin embargo, al no encontrarse diferencias significativas entre genotipos dentro del ambiente de sequía terminal no se pudo utilizar este parámetro para detectar aquellos genotipos con mayor tolerancia. Al reducirse la transpiración y los contenidos hídricos de los tejidos por efecto de la sequía, la planta pierde su capacidad para enfriarse y por eso se reduce la diferencia de temperatura entre el dosel y el ambiente. La media de este parámetro se redujo en 4°C con respecto al ambiente de riego (Tabla 2-7) y fue una característica importante en algunos de los genotipos que alcanzaron mayor rendimiento en sequía terminal como SEF 10, SEF 56 y SEF 71, de ahí su correlación positiva y altamente significativa ($r=0,29$; $p\leq 0,0001$) con la productividad en condición de estrés. Con respecto al LAI, este cae por efecto de la sequía terminal al reducirse la cantidad de biomasa y el área foliar por efecto de este tipo de estrés (Rosales et al., 2004; Nuñez et al., 2005; Beebe et al., 2013b). La media del LAI decayó de 3,09 a 2,56 en sequía terminal y se dio una correlación altamente significativa entre este índice y el rendimiento en condiciones limitadas de agua en el suelo ($r=0,50$ y $p\leq 0,0001$). De esta manera, para genotipos como SEF 42, SEF 70 y SEF 71 fue un atributo que contribuyó para su buen desempeño bajo sequía terminal y viene heredado de RCB 593 y ALB 74, padres más vigorosos y con mayor cantidad de follaje que INB 841, que presentó el peor LAI de los genotipos evaluados (Tabla 2-7).

Tabla 2-7. Contenido de clorofila en hoja (SPAD), conductancia estomática, depresión de la temperatura del dosel (T dosel) e índice de área foliar (LAI) para 36 genotipos evaluados bajo riego (R) y sequía terminal (ST). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013-2014.

Genotipo	SPAD (u)		Conductancia (mmol m ⁻² s ⁻¹)		T dosel (°C)		LAI (m ² /m ²)	
	R	ST	R	ST	R	ST	R	ST
SEF 1	40	42	458	206	6,7	4,1	3,30	2,47
SEF 9	39	43	461	270	6,9	2,7	3,21	2,47
SEF 10	42	43	532	197	7,1	4,5	3,33	2,53
SEF 11	39	42	485	316	6,1	3,3	3,89	2,63
SEF 14	43	40	466	229	5,9	1,3	2,48	2,53
SEF 15	44	41	412	211	8,2	1,8	2,75	2,74
SEF 16	41	43	458	241	6,9	1,1	3,02	2,08
SEF 17	43	43	455	240	6,9	4,0	3,11	2,42
SEF 28	39	42	422	279	7,4	2,6	2,53	2,38
SEF 29	45	45	361	265	6,4	3,2	2,77	2,54
SEF 42	39	42	473	254	6,8	1,9	3,19	3,25
SEF 43	38	42	423	226	6,5	1,1	2,87	2,42
SEF 44	43	41	420	216	7,0	1,4	2,78	2,27
SEF 45	39	40	476	246	6,8	2,7	2,91	2,41
SEF 47	39	40	294	217	5,9	3,7	3,21	2,47
SEF 49	42	41	491	231	5,6	2,9	3,93	2,88
SEF 50	39	41	362	282	6,4	2,2	3,08	2,16
SEF 52	42	45	472	238	6,9	3,9	3,30	2,93
SEF 53	43	46	391	285	7,6	2,1	3,58	2,50
SEF 55	42	41	377	328	7,2	4,3	3,30	2,48
SEF 56	41	45	446	322	7,1	4,5	3,05	2,58
SEF 60	43	44	477	300	7,8	3,4	2,80	2,36
SEF 62	44	44	538	330	6,8	5,0	2,29	2,22
SEF 64	40	43	475	249	7,3	3,2	2,73	2,02
SEF 68	37	40	411	292	5,9	4,5	3,27	2,61
SEF 69	39	41	515	279	7,8	2,3	3,11	2,53
SEF 70	40	43	484	304	7,5	2,6	3,78	3,43
SEF 71	41	43	488	228	8,1	4,1	3,37	2,88
SEF 73	40	43	490	270	7,1	4,6	3,24	3,14
SEF 74	37	38	433	242	6,4	3,3	3,48	2,84
ALB 74	39	41	533	289	6,4	1,1	3,11	2,79
INB 841	40	40	408	293	6,9	2,2	2,35	1,80
RCB 593	40	43	514	234	6,7	2,3	3,43	3,15
EAP 9510-77	43	45	493	233	7,1	3,1	3,36	2,53
SER 16	38	41	481	269	6,2	2,0	3,28	2,95
G 40001	35	39	385	177	7,1	1,8	2,20	1,91
Media	40	42	452	258	6,9	2,9	3,09	2,56
LSD (0,05)*	4,5	3,3	ns	ns	ns	2,4	0,72	0,56
LSD (0,01)**	ns	ns	100	100	1,0	1,0	0,34	0,34

* Para comprar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

Los productores de frijol usualmente programan sus siembras esperando que se presente un período seco al final del ciclo de cultivo para poder realizar la cosecha de buena forma. Sin embargo, en muchas ocasiones este período seco se adelanta y se presentan efectos nocivos para el cultivo. Además, la sequía es un fenómeno climático que se puede presentar en cualquier momento y no se puede prever. Ante esta situación el mejoramiento de frijol por tolerancia a sequía se ha enfocado hacia genotipos que combinen un buen rendimiento en condición de estrés como cuando no lo haya. Al clasificar los genotipos evaluados por su respuesta en rendimiento a la sequía terminal y en una condición sin estrés bajo riego, se logró identificar un total de 14 genotipos que presentan un desempeño por encima de las media en ambos ambientes: 12 líneas SEF, el padre RCB 593 y el testigo para sequía SER 16 (Figura 2-2). De ellos, SEF 16 y SEF 42 superaron estadísticamente al testigo comercial, EAP 9510-77 en ambos ambientes. Además, SEF 42 y SEF 60 poseen arquitectura erecta (hábito 2A) y un color de grano rojo claro brillante, características comerciales muy valiosas para los productores de Centroamérica.

De los genotipos con mejor desempeño en ambos ambientes, SER 16, SEF 10, SEF 42, SEF 55, SEF 60 y SEF 70 fueron de los que lograron una mayor profundización visual de raíces en una prueba con cilindros de acrílico transparente llenos con suelo, que se realizó en un invernadero en CIAT a inicios del 2013 y en condición de riego. A los 25 dds, que es el momento que corresponde con la suspensión del riego en los ensayos de sequía en campo, ya estos genotipos habían profundizado sus raíces más de 60cm. Esa mayor velocidad de profundización probablemente contribuyó para que en condición de sequía, cuando el estímulo es mayor, pudieran acceder a una mayor cantidad de agua en las capas más profundas del suelo.

Un buen desempeño en condiciones de sequía terminal depende de conjuntar varios mecanismos a la vez, como quedó demostrado en este trabajo. Se requiere de una buena formación de biomasa y un alto índice de área foliar, de una mayor capacidad para translocar fotosintatos hacia los órganos reproductivos, de formar una buena cantidad de granos y de llenarlos adecuadamente. Además, muchos de esos atributos son el reflejo de poseer un sistema radical vigoroso y eficiente en la captación de agua en condiciones limitadas. Sin duda alguna, al conjuntar y complementar las características valiosas de tres especies de *Phaseolus*, se logró obtener un buen grupo de materiales promisorios, ya sea para evaluarlos en condiciones comerciales o para utilizarlos como padres en programas de mejoramiento genético.

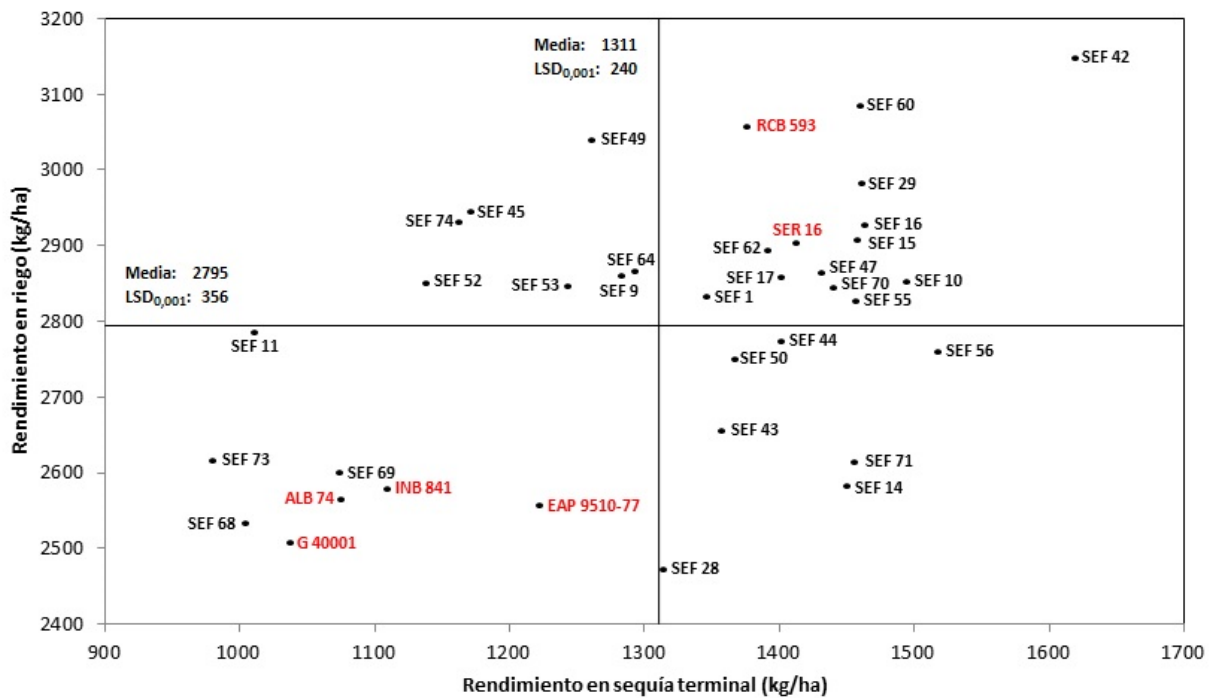


Figura 2-2. Comparación del rendimiento obtenido por 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por sequía terminal (ST) y en condición sin estrés bajo riego (R). Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2012-2014.

2.4 Literatura citada

Anderson, J.W., B.M. Smith, and C.S. Washnock. 1999. Cardiovascular and renal benefits of dry bean and soybean intake. *Am. J. Clin. Nutr.* 70(3):464S-474S.

Assefa, T., S.E.Beebe, I.M. Rao, J.B. Cuasquer, M.C. Duque, M. Rivera, A. Battisti, and M. Lucchin. 2013. Pod harvest index as a selection criterion to improve drought resistance in white pea bean. *Field Crops Res.* 148:24-33.

Bartlett, M.S. 1947. The use of transformations. *Biometrics* 3:39-52.

Beebe, S.E., I.M. Rao, C. Cajiao, and M. Grajales. 2008. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. *Crop Sci.* 48:582-592.

Beebe, S., I. Rao, M.W. Blair, and L. Butare. 2009. Breeding for abiotic stress tolerance in common bean: present and future challenges. *SABRAO J. Breed. Genet.* Vol. 41. s.p.

Beebe, S., I. Rao, C. Mukankusi, and R. Buruchara. 2013a. Improving resource use efficiency and reducing risk of common bean production in Africa, Latin America and the Caribbean. In: C. Hershey and P. Neate, editors, *Eco-efficiency: from vision to reality*, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 117-134.

Beebe, S.E.; I.M. Rao, M.W. Blair, and J.A. Acosta. 2013b. Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Front. Physiol.* 4:35. doi:10.3389/fphys.2013.00035.

Beebe, S.E., I.M.Rao, M.J. Devi, and J. Polanía. 2014. Common beans, biodiversity, and multiple stresses: Challenges of drought resistance in tropical soils. *Crop Pasture Sci.* 65(7):667-675.

Blair, M., H.D. López, and I.M.Rao. 2009. Identification of aluminium resistant Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. *Braz. J. Plant Physiol.* 21(4):291-300.

Broughton, W.J., G. Hernández, M. Blair, S. Beebe, P. Gepts, and J. Vanderleyden. 2003. Beans (*Phaseolus* spp.) – model food legumes. *Plant Soil* 252:55-128.

Butare, L., I. Rao, P. Lepoivre, J. Polania, C. Cajiao, J. Cuasquer, and S. Beebe. 2011. New genetic sources of resistance in the genus *Phaseolus* to individual and combined aluminium toxicity and progressive soil drying stresses. *Euphytica* 181(3):385-404.

Castellanos, J.Z., J.J. Peña, and J.A. Acosta. 1996. 15N-determined dinitrogen fixation capacity of common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars under water stress. *J. Agr. Sci.* 126:327-333.

Cattivelli, L., F. Rizza, F.W. Badeck, E. Mazzucotelli, A.M. Mastrangelo, E. Francia, C. Marè, A. Tondelli, and A.M. Stanca. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field Crops Res.* 105:1-14.

Díaz, L., J.M. Widholm, G.C. Fahey, E. Castaño, and O. Paredes. 2006. Chemical components with health implications in wild and cultivated Mexican common bean seeds (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Agric. Food Chem.* 54:2045-2052.

Frahm, M.A., J.C. Rosas, N. Mayek, E. López, J.A. Acosta, and J.D. Kelly. 2004. Breeding beans for resistance to terminal drought in the lowland tropics. *Euphytica* 136:223-232.

Fischer, R.A., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.* 29:897-912.

Foster, E.F., A. Pajarito, and J. Acosta. 1995. Moisture stress impact on N partitioning, N remobilization and N use efficiency in beans (*Phaseolus vulgaris*). *J. Agr. Sci.* 124:27-37.

Gepts, P., and D. Debouck, D. 1991. Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In A. Van Schoonhoven, and O. Voysest, editors, Common beans. Research for crop improvement. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) and CAB International, Wallingford, UK. p. 7-54.

Gepts, P. 1998. Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. Hort Science 33(7):1124-1130.

Graham, P.H., and P. Rinalli. 1997. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Field Crops Res. 53:131-146.

Hangen, L.A., and M.R. Bennink. 2003. Consumption of black beans and navy beans (*Phaseolus vulgaris*) reduced azoxymethane induced colon cancer in rats. Nutr. Cancer 44:60-65.

Klaedtke, S.M., C. Cajiao, M. Grajales, J. Polanía, G. Borrero, A. Guerrero, M. Rivera, I. Rao, S.E. Beebe, and J. León. 2012. Photosynthate remobilization capacity from drought-adapted common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines can improve yield potential of interspecific populations within the secondary gene pool. J. Plant Breed. Crop Sci. 4(4):49-61.

McClellan, P.E., J. Burridge, S. Beebe, I.M. Rao, and T.G. Porch. 2011. Crop improvement in the era of climate change: an integrated, multi-disciplinary approach for common bean (*Phaseolus vulgaris*). Funct. Plant Biol. 38:927-933.

Micheletto, S., L. Rodríguez, R. Hernández, R.D. Richins, J. Curry, and M.A. O'Connell. 2007. Comparative transcript profiling in roots of *Phaseolus acutifolius* and *P. vulgaris* under water deficit stress. Plant Sci. 173(5):510-520.

Miklas, P.N., J.D. Kelly, S.E. Beebe, and M.W. Blair. 2006. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: from classical to MAS breeding. Euphytica 147:105-131.

Mohamed, M.F., N. Schmitz, N. Keutgen, and G. Noga. 2005. Comparative drought postponing and tolerance potentials of two tepary bean lines in relation to seed yield. Afr. Crop Sci. J. 13:49-60.

Muñoz, L.C., M.W. Blair, M.C. Duque, J. Thome, and W. Roca. 2004. Introgression in common bean x tepary bean interspecific congruity-backcross lines as measured by AFLP markers. Crop Sci. 44:637-645.

Muñoz, C.G., H. Terán, R.G. Allen, J.L. Wright, D.T. Westermann, and S.P. Singh. 2006a. Selection for drought resistance in dry bean landraces and cultivars. Crop Sci. 46:2111-2120.

Muñoz, L.C., M.C. Duque, D.G. Debouck, and M.W. Blair. 2006b. Taxonomy of tepary bean and wild relatives as determined by amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. Crop Sci. 46(4):1744-1754.

Muñoz, C.G., R.G. Allen, D.T. Westermann, J.L. Wright, and S.P. Singh. 2007. Water use efficiency among dry bean landraces and cultivars in drought-stressed and non-stressed environments. *Euphytica* 155(3):393-402.

Núñez, A., G. Hoogenboom, and D.S. Nesmith. 2005. Drought stress and the distribution of vegetative and reproductive traits of a bean cultivar. *Sci. Agric. (Braz.)* 62(1):18-22.

Omae, H., A. Kumar, and M. Shono. 2012. Adaptation to high temperature and water deficit in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the reproductive period. *J. Bot.* 2012: Article ID 803413, 6 pp. doi:10.1155/2012/803413.

Polanía, J.A., I.M. Rao, S. Beebe, and R. García. 2009. Desarrollo y distribución de raíces bajo estrés por sequía en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en un sistema de tubos con suelo. *Agron. Colomb.* 27(1):25-32.

Porch, T.G., and M. Jahn. 2001. Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Cell Environ.* 24:723-731.

Porch, T.G., R. Bernsten, J.C. Rosas, and M. Jahn. 2007. Climate change and the potential economic benefits of heat-tolerant bean varieties for farmers in Atlántida, Honduras. *J. Agric. Univ. P.R.* 91(3-4):133-148.

Porch, T.G., V.H. Ramírez, D. Santana, y E.W. Harmsen. 2009. Evaluation of common bean for drought tolerance in Juana Diaz, Puerto Rico. *J. Agron. Crop Sci.* 195:328-334.

Porch, T.G., and A.E. Hall. 2013. Heat tolerance. In: C. Kole, editor, *Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops. Volume 2*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany. p. 167-202.

Rainey, K.M., and P.D. Griffiths. 2005. Differential response of common bean genotypes to high temperature. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130(1):18-23.

Ramírez, P., and J.D. Kelly. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.

Rao, I., S. Beebe, J. Polania, J. Ricaurte, C. Cajiao, R. Garcia, and M. Rivera. 2013. Can tepary bean be a model for improvement of drought resistance in common bean? *Afr. Crop Sci. J.* 21(4):265-281.

Rao, I. M. 2014. Advances in improving adaptation of common bean and *Brachiaria* forage grasses to abiotic stresses in the tropics. In: M. Pessarakli, editor, *Handbook of plant and crop physiology. Third edition*, CRC Press, Boca Ratón, FL, USA. pp. 847-890.

Rodríguez, L. 2004. El proyecto "Campaña educativa para incrementar el consumo de frijoles". *Agron. Mesoam.* 15:245-261.

Rosales, R., J. Kohashi, J.A. Acosta, C. Trejo, J. Ortiz, and J.D. Kelly. 2004. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. *Field Crops Res.* 85:203-211.

- Santos, M.G., R.V. Ribeiro, R.F. Oliveira, and C. Pimentel. 2004. Gas exchange and yield response to foliar phosphorus application in *Phaseolus vulgaris* L. under drought. *Braz. J. Plant Physiol.* 16(3):171-179.
- Singh, S.P., P. Gepts, and D.G. Debouck. 1991. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Econ. Bot.* 45(3):379-396.
- Singh, S.P. 1995. Selection for water-stress tolerance in interracial populations of common bean. *Crop Sci.* 35:118-124.
- Suzuki, K., T. Tsukaguchi, H. Takeda, and Y. Egawa. 2001. Decrease of pollen stainability of green bean at high temperatures and relationship to heat tolerance. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 126(5):571-574.
- Terán, H., and S.P. Singh. 2002a. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. *Crop Sci.* 42:64-70.
- Terán, H., and S.P. Singh. 2002b. Selection for drought resistance in early generations of common bean populations. *Can. J. Plant Sci.* 82:491-497.
- Thompson, M.D., M.A. Brick, J.N. Mc Ginley, and H.J. Thompson. 2009. Chemical composition and mammary cancer inhibitory activity of dry bean. *Crop Sci.* 49:179-186.
- White, J.W, and S.P. Singh. 1991a. Breeding for adaptation to drought. In: A. Van Schoonhoven and O. Voysest, editors, *Common beans. Research for crop improvement.* Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia and CAB International, Wallingford, UK. p. 501-560.
- White, J.W, and S.P. Singh. 1991b. Sources and inheritance of earliness in tropically adapted indeterminate common bean. *Euphytica* 55:15-19.
- Wortmann, C.S., R.A. Kirkby, C.A. Eledu, and D.J. Allen. 1998. Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 133 p.

Capítulo 3

Caracterización fisiológica y agronómica de líneas de frijol con genes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* A. Gray por su tolerancia a alta temperatura

Resumen

El frijol común se originó en climas frescos por lo que su rendimiento se verá afectado por el incremento esperado en las temperaturas debido al cambio climático, en especial, en las temperaturas nocturnas. El objetivo de este trabajo fue evaluar y caracterizar una población de líneas avanzadas de frijol que posee genes de *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus* y *P. acutifolius* y por su tolerancia a alta temperatura. La investigación se llevó a cabo entre el 2013 y 2014 en un ambiente de alta temperatura en Armero, Tolima y en un ambiente sin estrés el Centro Internacional de Agricultura Tropical, Palmira, Colombia. Con base en una viabilidad de polen superior al 60% en alta temperatura, determinada mediante tinción con acetocarmín, se identificó que las líneas SEF 14, SEF 15, SEF 16 y SEF 60 poseen buena tolerancia al estrés por calor. Además, estos genotipos superaron en rendimiento al testigo para sequía SER 16, y a dos de los padres del cruzamiento, RCB 593 y ALB 74. Los resultados obtenidos indican que mantener una alta viabilidad de polen es el mecanismo clave para lograr tolerancia al estrés por calor en condiciones de campo y que éste viene dado por los genes de *P. acutifolius*, a través del padre INB 841. La viabilidad del polen mostró una correlación fuerte y altamente significativa con el rendimiento ($r=0,83$) en alta temperatura y sus componentes, número de vainas/m² ($r=0,78$), de granos/m² ($r=0,63$) y de granos/vaina ($r=0,69$). Los genotipos identificados como tolerantes son capaces de soportar un aumento de 3,8°C sobre la temperatura media nocturna límite para el cultivo de frijol (21°C). Este grado de tolerancia permitiría mitigar el aumento de 2 a 5°C en la temperatura media anual, proyectado para el año 2100 por efecto del cambio climático, y aumentar las áreas actuales de siembra del cultivo en más de un 50%.

Palabras clave: cambio climático, cruzamientos interespecíficos, estrés por calor, termotolerancia, viabilidad de polen

Physiological and agronomical characterization of common bean lines with genes of *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. and *P. acutifolius* A. Gray for high temperature tolerance

Abstract

Common bean originated in relatively cool climates and its yield will be affected by the expected increase in temperatures due to climate change, especially at night temperatures. The objective of this research was to screen for high temperature tolerance in advanced bean lines from interspecific crosses of *Phaseolus vulgaris*, *P. acutifolius* and *P. coccineus*. High temperature stress trials were done in Armero, Tolima, Colombia characterized by high day and night temperatures between 2013 and 2014. Non-stress trials were carried out at CIAT, Palmira, Colombia. It was determined that SEF 14, SEF 15, SEF 16 and SEF 60 showed high temperature tolerance. These lines showed pollen viability superior to 60% and better grain yield than drought tolerance check SER 16 and the parents RCB 593 and ALB 74. Results obtained showed that achieving higher pollen viability is a key mechanism for tolerance to heat stress in field conditions and the high temperature tolerance of the four lines identified possibly comes from *P. acutifolius* through the parental line INB-841. Pollen viability showed significant correlation with grain yield ($r=0.83$), pod number/m² ($r=0.78$), grain number/m² ($r=0.63$), grain number/pod ($r=0.69$). Tolerant genotypes are able to tolerate an increase of 3.8°C above the limit of mean nighttime temperature for common bean crop (21°C). This grade of heat tolerance allows mitigating the increase of 2 to 5°C in annual mean temperature predicted for the year 2100 resulting from climate change. It could also allow for an increase of over 50% in the current suitable areas for common bean production.

Keywords: climate change, heat stress, interspecific crosses, pollen viability, termotolerance

3.1 Introducción

El promedio mundial de temperatura se ha incrementado gradualmente en los últimos 150 años como consecuencia de la actividad humana y la emisión de gases con efecto invernadero, como CO₂, metano y óxidos nitrosos (Jones y Moberg, 2003; Wahid et al., 2007). Se estima que para el 2050 la temperatura media anual se incrementará 1-3°C y para el 2100 de 2-5°C (Singh et al., 2011; Jarvis et al., 2013), lo que alterará la distribución geográfica y épocas de siembra de los cultivos, y representará una seria amenaza para su producción (Porter, 2005), en especial en las regiones tropicales donde la temperatura es un factor determinante en la demanda transpirativa y evaporativa (Challinor et al., 2007).

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) se cultiva en todo el mundo y la mayoría de la producción se encuentra en manos de pequeños productores con sistemas de baja utilización de insumos, por lo que tiene un gran impacto económico y social (Butare et al., 2011; Beebe et al., 2013b). Además, es la leguminosa de grano más importante para el consumo humano a nivel mundial (Broughton et al., 2003) y constituye una de las mayores fuentes de proteína para los habitantes de Latinoamérica, que consumen per cápita entre 12 y 18 kg por año, y para los de África del Este (Graham y Rinalli, 1997), donde se puede alcanzar un consumo anual per cápita de 60 kg en países como Ruanda y el oeste de Kenia (Beebe et al., 2013b).

El frijol se originó en altitudes que varían de medias a altas, con clima fresco, por lo que es sensible a altas temperaturas (Porch y Jahn, 2001). Las temperaturas que más afectan al cultivo son las nocturnas y en menor grado las diurnas (Porch y Jahn, 2001; Rainey y Griffiths, 2005; Omae et al., 2012). Temperaturas nocturnas por encima de 20°C y diurnas por encima de 30°C causan reducciones en el rendimiento (Rainey y Griffiths, 2005; Porch, 2006). Los mayores efectos de estrés por alta temperatura se presentan durante la ontogenia de la etapa reproductiva, específicamente durante la microesporogénesis y así ha sido demostrado por numerosos estudios, donde se indica que el período más sensible es de 6 a 12 días antes de la antesis (Monterroso y Wien, 1990; Gross y Kigel, 1994; Nakano et al., 1998; Porch y Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001). Como consecuencia del estrés por alta temperatura, la viabilidad del polen decrece significativamente, se produce aborto floral y de vainas, y se reduce considerablemente el rendimiento (Monterroso y Wien, 1990; Porch y Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001; Prasad et al., 2002). Pero no solamente ocurre la pérdida de viabilidad del polen, sino que éste sufre cambios morfológicos y es común encontrar una gran proporción de granos de polen con ornamentaciones en la exina y el colapso de su forma en los genotipos sensibles (Porch y Jahn, 2001). Por otro lado las anteras también sufren cambios y se vuelven indehiscentes, lo que da como resultado ausencia de granos de polen sobre los estigmas en genotipos sensibles y un número reducido de ellos en genotipos resistentes (Porch y Jahn, 2001). Las altas temperaturas afectan además, la interacción polen-estigma, la germinación del polen, el crecimiento del tubo polínico y la fertilización (Weaver y Timm, 1988; Gross and Kigel, 1994). Los procesos fisiológicos también se ven afectados por la alta temperatura, entre ellos la fotosíntesis y la translocación de asimilados hacia los órganos reproductivos, además se presenta un incremento en las tasas de fotoinhibición y menor contenido de agua en los tejidos foliares y botones florales (Daniel, 1997; Tsukaguchi et al., 2003; Omae et al., 2012; Rao 2014).

Regiones como las tierras bajas de América Central, el centro de Brasil y el este de África, son áreas propensas a sufrir pérdidas significativas en el rendimiento del frijol como consecuencia de la elevación de las temperaturas, ya que su cultivo se da en los márgenes de su rango de temperatura de adaptación (Beebe et al., 2013a). Debido a la importancia de este grano, esta problemática requiere de soluciones, por lo que la inversión en mejoramiento para estrés por temperatura en frijol común está más que justificada (Porch et al., 2007; Porch y Hall, 2013). Los esfuerzos en mejoramiento de germoplasma para tolerancia a estrés por temperatura se han llevado a cabo principalmente dentro del acervo mesoamericano y ya se han identificado genotipos de frijol común con un mayor grado de resistencia a altas temperaturas, como DOR 364, DOR 557, Tío Canela 75, CENTA Pipil, Amadeus 77 y Verano, lo que demuestra que existe suficiente variabilidad genética para afrontar esta problemática (Rosas et al., 1997 y 2004; Beaver et al., 2008; Beebe et al., 2013a; Porch, 2013). Sin embargo, el grado de

tolerancia obtenido aun es modesto y la mayoría de estudios sobre tolerancia a alta temperatura se han llevado a cabo en condiciones controladas. Además, algunos genotipos encontrados como tolerantes, no se comportan como tales en condiciones de campo, por ejemplo el G 122 (Porch y Jahn, 2001), lo que indica la necesidad de realizar más ensayos de este tipo a nivel de campo.

Se estima que las áreas aptas para la producción podrían incrementarse en más del 50% si el frijol fuera capaz de tolerar un incremento de 2°C en sus límites de temperatura (Beebe et al., 2011) y se podría mitigar el efecto del cambio climático en las áreas de producción actuales. Para lograr esto y llegar más lejos, se debe explotar la variabilidad genética del género *Phaseolus*, no solo mediante cruza intraespecíficas sino también interespecíficas (Beebe et al., 2009), y aprovechar especies que poseen una tolerancia superior a alta temperatura y sequía, como *P. acutifolius* A. Gray (frijol tépari) o *P. parvifolius* Freytag, que evolucionaron en zonas semiáridas o áridas del norte de México y suroeste de Estados Unidos (Muñoz et al., 2004 y 2006; Micheletto et al., 2007; Beebe et al., 2013a). Debido a lo planteado, el objetivo de este trabajo fue evaluar y caracterizar una población de líneas avanzadas de frijol que posee genes de *Phaseolus vulgaris*, *P. acutifolius* y *P. coccineus* por su tolerancia a alta temperatura.

3.2 Materiales y métodos

Para conocer el grado de tolerancia a alta temperatura y caracterizarlos fisiológica y agrónomicamente, 36 genotipos de frijol fueron sembrados en un ambiente de alta temperatura y en uno sin estrés por temperatura. Debido a la imposibilidad de tener dos regímenes de temperatura en un mismo campo de cultivo, los ensayos se ubicaron en dos localidades diferentes para poder comprar ambos ambientes. El ensayo en el ambiente sin estrés se sembró en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) en Palmira, Colombia (N03°30', W76°21', 965msnm). CIAT en Palmira tiene un promedio anual de precipitación de 896mm, de humedad relativa de 74%, de evapotranspiración potencial de 1834mm, de temperatura media de 24,3°C, con máxima de 28,4°C y mínima de 18,8°C. Los suelos son de tipo Molisol, fino limoso, mixto, isohipertérmicos Aquic Hapludoll, con un pH de 7,5 (Beebe et al., 2008). El ensayo en el ambiente de alta temperatura se sembró en la Granja Armero de la Universidad de Tolima, localizada en Armero-Guayabal, Tolima (N05°01', W74°53', 352msnm). La Granja Armero tiene un promedio anual de precipitación de 1738mm, de humedad relativa de 71%, de temperatura media de 27,0°C, con mínima de 22,0°C y máxima de 32,5°C. Los suelos son de textura franco arcillosa con buena disponibilidad de fósforo (40-50ppm) y un pH de 6,2-6,4. Durante el 2013 el ensayo se llevó a cabo de julio a setiembre en CIAT y de agosto a noviembre en Armero, mientras que el 2014 el ensayo se realizó de abril a junio y de agosto a octubre en CIAT, y de setiembre a noviembre en Armero.

Se evaluó una población de 30 genotipos de frijol común tipo mesoamericano con genes interespecíficos, generados a través del cruzamiento (ALB 74 x INB 841)F₁ x RCB 593, codificados como líneas SEF por el CIAT y seleccionados previamente por su tolerancia a sequía. También se incluyó en el ensayo a los padres de las líneas a SEF y como testigos a EAP 9510-77, SER 16 y la accesión G 40001 (frijol tépari). ALB 74, derivada del cruzamiento SER 16 x (SER 16 x G 35346-3Q)F₁, procede de la población ALB, generada mediante cruzamientos interespecíficos con *P. coccineus* (Butare et al., 2012), presentó

enraizamiento profundo en tubos con suelo en invernadero y menor grado de marchitamiento bajo déficit hídrico en condiciones de campo. ALB 74 representa la posibilidad de introgresar en frijol común la tolerancia a altos niveles de aluminio que posee *P. coccineus* (Butare et al., 2011). INB 841, derivada del cruzamiento INB 108 x INB 605, procede de la población INB, generada mediante cruzamientos interespecíficos con *P. acutifolius* (Mejía et al., 1994), fue seleccionada por su rápida elongación de vainas y mínimo marchitamiento en sequía, y al tener a G 40001 dentro de sus abuelos, representa la posibilidad de introgresar en frijol común, los genes valiosos que posee *P. acutifolius*, para el mejoramiento de la tolerancia al estrés por sequía y alta temperatura. RCB 593, derivada del cruzamiento (NCB 228 x RCB 224) F_1 x SXB 244, es un genotipo desarrollado en forma intraespecífica para tolerancia a sequía y presenta buena removilización de asimilados y excelente llenado de grano. EAP 9510-77, derivada del cruzamiento TÍO CANELA 75 x DICTA 105, conocida como Amadeus 77, es una de las variedades rojas comerciales más sembradas en Centroamérica y presenta algún grado de tolerancia a alta temperatura (Rosas et al., 2004). SER 16, derivada del cruzamiento (RAB 651 x TÍO CANELA 75) F_1 x (RAB 608 x SEA 15) F_1 , posee un color de grano rojo comercial, es un genotipo con adaptación superior a sequía, buen padre y posee dentro de sus progenitores a SEA 15, una de las fuentes más frecuentes de genes Durango, raza de donde proviene la mayor parte de la tolerancia a sequía en frijol común (Terán y Singh, 2002; Beebe et al., 2008; Beebe et al., 2013b). Mientras que G 40001 es una accesión de frijol tépari, conocida por su resistencia a sequía y a altas temperaturas (Muñoz et al., 2004 y 2006; Butare et al., 2011).

Los genotipos se evaluaron bajo dos condiciones, alta temperatura (AT) y sin estrés por temperatura (SE), en un arreglo de látice 6x6 parcialmente balanceado con tres repeticiones. Cada repetición contó con cuatro hileras de 3,72m de largo espaciados 0,60m en Palmira y 0,80cm en Armero, con una densidad de 15 semillas por metro lineal. En ambas condiciones, cuando las precipitaciones no fueron suficientes, se hicieron riegos por gravedad para suplir las necesidades hídricas del cultivo. En el caso del ensayo ubicado en CIAT, se realizaron seis irrigaciones con una lámina de 35mm cada una, tanto en el 2013 como en el 2014. En el ensayo de la Granja Armero se realizaron seis riegos en el 2013 y tres en el 2014, también con una lámina aproximada de 35mm. En el ensayo sembrado en abril del 2014 en CIAT para medir viabilidad de polen se utilizó un arreglo de bloques completos al azar con tres repeticiones, y para cada repetición se tuvieron cuatro hileras de 2,5m de largo separadas 0,6m.

Durante el período de los ensayos se registraron las condiciones climáticas imperantes a través de la estación meteorológica de CIAT y de la Granja Armero; además, con instrumentos colocados *in situ*. Se midieron la precipitación, la temperatura máxima y mínima, la humedad relativa y la evapotranspiración. También se registró el inicio de las distintas etapas fenológicas. Los días a floración (DAF) y a madurez fisiológica (M) fueron tomados cuando el 50% de las plantas de cada genotipo presentaron una flor o una vaina madura respectivamente. Los días a mitad de llenado de vainas se tomaron cuando las hojas de las plantas se empiezan a tornar amarillas, ya no hay flores y las semillas se marcan en las vainas (están claramente definidas).

Para medir la viabilidad de polen se tomaron 10 botones florales de un día antes de la anthesis por cada repetición y se conservaron en una solución 1 ácido acético glacial : 3 etanol (v/v) en frío a 4°C (Porch et al., 2001; Suzuki et al., 2001; Tsukaguchi et al., 2003). Los botones florales fueron recolectados al azar y de distintas plantas, antes de las 9am

(Porch et al., 2001). Para hacer la medición, se utilizaron tres botones por repetición (Porch et al., 2001). Con ayuda de un estereoscopio (Labomed CZM6, Estados Unidos) se obtuvieron todas las anteras de cada botón sobre un portaobjetos y se extrajo el polen. Una vez extraído el polen se agregó una gota de acetocarmín al 1% y se procedió a hacer la lectura de los granos que tiñieron con un microscopio (Olympus BH-2, Japón). La viabilidad del polen fue definida como el porcentaje de granos bien teñidos con respecto al total de granos examinados (Porch et al., 2001; Suzuki et al., 2001; Tsukaguchi et al., 2003). Se examinaron al menos 100 granos de polen por cada botón (Suzuki et al., 2001) y 300 por repetición.

La parcela útil para evaluar rendimiento fueron 3,0m lineales de cada uno de las dos hileras centrales (3,6m²) para evitar el efecto borde. Sobre las hileras externas de cada repetición se realizaron los muestreos destructivos. Las plantas cosechadas se trillaron y el grano se limpió y se secó para determinar el rendimiento (kg/ha) al 14% de humedad. El peso de 100 semillas (g) fue cuantificado con una muestra homogenizada tomada al azar.

En la etapa de mitad de llenado de vainas se midieron variables fisiológicas como la eficiencia del fotosistema II, la conductancia estomática y la depresión de la temperatura del dosel con respecto al ambiente (Beebe et al., 2013b). La eficiencia del fotosistema II (QY) se midió con un fluorómetro portátil de QY (Fluorpen FP 100, Photon System Instruments, República Checa) y la conductancia estomática con un porómetro portátil (Decagon Devices SC-1, Estados Unidos). Ambas variables se midieron sobre la misma hoja, la más joven completamente expandida de tres plantas por repetición. La depresión de la temperatura del dosel con respecto al ambiente se midió con un termómetro infrarrojo (Telatemp AG-42D, Telatemp Co., Estados Unidos). Para ello se sostuvo el termómetro infrarrojo a 50cm sobre la superficie del cultivo en un ángulo de 45° y se realizó la medición. Esta medida se realizó sobre un surco por repetición, entre las 11am y 3pm, en días despejados y sin viento.

La biomasa de la parte aérea de la planta se determinó en la etapa de mitad de llenado de vainas y al momento de cosecha. Para ello se cosechó de 0,5m lineales (0,3m²) de uno de los surcos laterales de cada genotipo por repetición. Las plantas se cortaron a nivel del suelo y fueron separadas en componentes: tallo, hojas (sin peciolo), vainas y granos. Luego, cada componente se puso a secar por separado en un horno a 60°C por dos días para cuantificar la producción de materia seca e índices de removilización de asimilados.

Con los datos de biomasa a mitad de llenado de vainas y a cosecha, y de rendimiento, se procedió a calcular los índices de adaptación a alta temperatura para cada genotipo, acorde con lo indicado por Fischer y Maurer (1978), Terán y Singh (2002), Porch (2006) y Beebe et al. (2013b). Se calcularon los índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI), de llenado de granos (GFI), de reducción de biomasa del tallo (SBR), de susceptibilidad a calor (HSI) y de tolerancia a calor (HTI). También calculó el índice de intensidad de calor (HII), la reducción porcentual del rendimiento (PR) debida al estrés por calor y la media geométrica (GM) para cada genotipo. La reducción porcentual de biomasa y del número de vainas/m², de granos/m² y de granos/vaina debida a alta temperatura, se calculó adaptando la fórmula de PR para cada variable.

$$HI (\%) = (Sbh/Shbm) \times 100$$

$$HII = 1 - (Xs/Xns)$$

$$PHI (\%) = (Sbh/Pbh) \times 100$$

$$HSI = [1 - (Ys/Yns)]/HII$$

$$PPI (\%) = (Pbh/Shbm) \times 100$$

$$HTI = (Ys \times Yns)/Xns^2$$

$$SBR (\%) = [(Stbm - Stbh)/Stbm] \times 100$$

$$PR = 100 - [(Ys/Yns) \times 100]$$

$$GFI (\%) = (Sds/Sns) \times 100$$

$$GM = (Yns \times Ys)^{1/2}$$

Donde:

Sbh: peso seco de la biomasa de semillas a cosecha

Shbm: peso seco de la biomasa de la parte aérea a mitad de llenado de vainas

Stbm: peso seco de la biomasa del tallo a mitad de llenado de vainas

Stbh: peso seco de la biomasa del tallo a cosecha

Pbh: peso seco de la biomasa de vainas a cosecha

Sds: peso seco de 100 semillas en estrés por sequía

Sns: peso seco de 100 semillas en condición sin estrés

Xs: promedio de rendimiento de todos los genotipos en estrés por temperatura

Xns: promedio de rendimiento de todos los genotipos en condición sin estrés

Ys: rendimiento de un genotipo dado en estrés por temperatura

Yns: rendimiento en condición sin estrés

Para analizar los datos se empleó un modelo mixto, donde los bloques (repeticiones) fueron considerados efectos aleatorios y el ambiente y los genotipos efectos fijos. Los datos para cada ambiente fueron analizados separadamente y la homogeneidad de la varianza del error fue analizada de acuerdo con Bartlett (1947) antes de realizar el análisis combinado. Los datos de viabilidad de polen fueron analizados con un modelo mixto y como un bloques completos al azar para poder analizar los dos años de datos. Se utilizó un análisis de correlación simple para determinar cuáles de las variables explican mejor la adaptación de los genotipos a condiciones de alta temperatura. Los datos fueron analizados mediante los procedimientos PROC MIXED y PROC CORR del programa estadístico SAS (versión 9.1.3) (SAS Institute, Cary, NC, USA. 2013).

3.3 Resultados y discusión

La evaluación de la población SEF, los padres y los testigos en estrés por alta temperatura se planeó para dos años consecutivos; sin embargo, el ensayo del 2014, sembrado dos veces, se perdió en ambas ocasiones por problemas de drenaje y ataques severos de *Pythium* spp. A pesar de esta limitación, el segundo ensayo fue llevado con éxito hasta floración, lo que permitió evaluar la viabilidad del polen durante los dos años de estudio.

El impacto del estrés por temperatura fue medido a través del índice de intensidad de calor (HII), que fue de 0,85 durante el 2013. El HII obtenido fue alto en comparación con el obtenido por Porch (2006) de 0,66 en un ensayo de campo realizado en Puerto Rico y el único encontrado para este tipo de estrés en la literatura a la fecha. Sin embargo, el HII alto fue útil para identificar aquellas líneas con alta tolerancia al estrés por temperatura y refleja las condiciones a las que fueron sometidos los genotipos durante su evaluación.

El HII obtenido estuvo acorde con las condiciones climáticas imperantes durante la realización de los ensayos (Tabla 3-1), donde se tuvieron altas temperaturas durante todo el ciclo de cultivo en Armero, y en especial durante la etapa reproductiva (Figura 3-1); mientras que en Palmira las temperaturas no fueron estresantes para el cultivo, lo que permitió generar ambientes contrastantes para la evaluación de los genotipos. La temperatura mínima promedio fue 2,9°C mayor en Armero que en Palmira, la media diaria 3,5°C superior y la máxima promedio 4,3°C por encima (Tabla 3-1). Las temperaturas máximas y mínimas promedio que se presentaron en Armero están por encima de los límites nocturnos y diurnos indicados por Rainey y Griffiths (2005) y por Porch (2006), sobre los cuales se tienen reducciones significativas en el rendimiento. Esto ocasionó que se presentara una interacción genotipo ambiente altamente significativa en la mayoría de las variables evaluadas.

Tabla 3-1. Condiciones climáticas durante los ensayos, y número de riegos y cantidad de agua suministrada a los 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 2013.

Variable	2013	
	SE	AT
Ciclo de cultivo	18/07 – 23/09	29/08 – 21/11
Número de riegos	6	6
Cantidad de agua suministrada (mm)	210,0	210,0
Precipitación (mm)	71,8	274,5
Temperatura máxima promedio (°C)	30,2	34,3
Temperatura mínima promedio (°C)	19,1	22,0
Temperatura media diaria (°C)	24,7	28,2
Humedad relativa promedio (%)	70,9	73,9

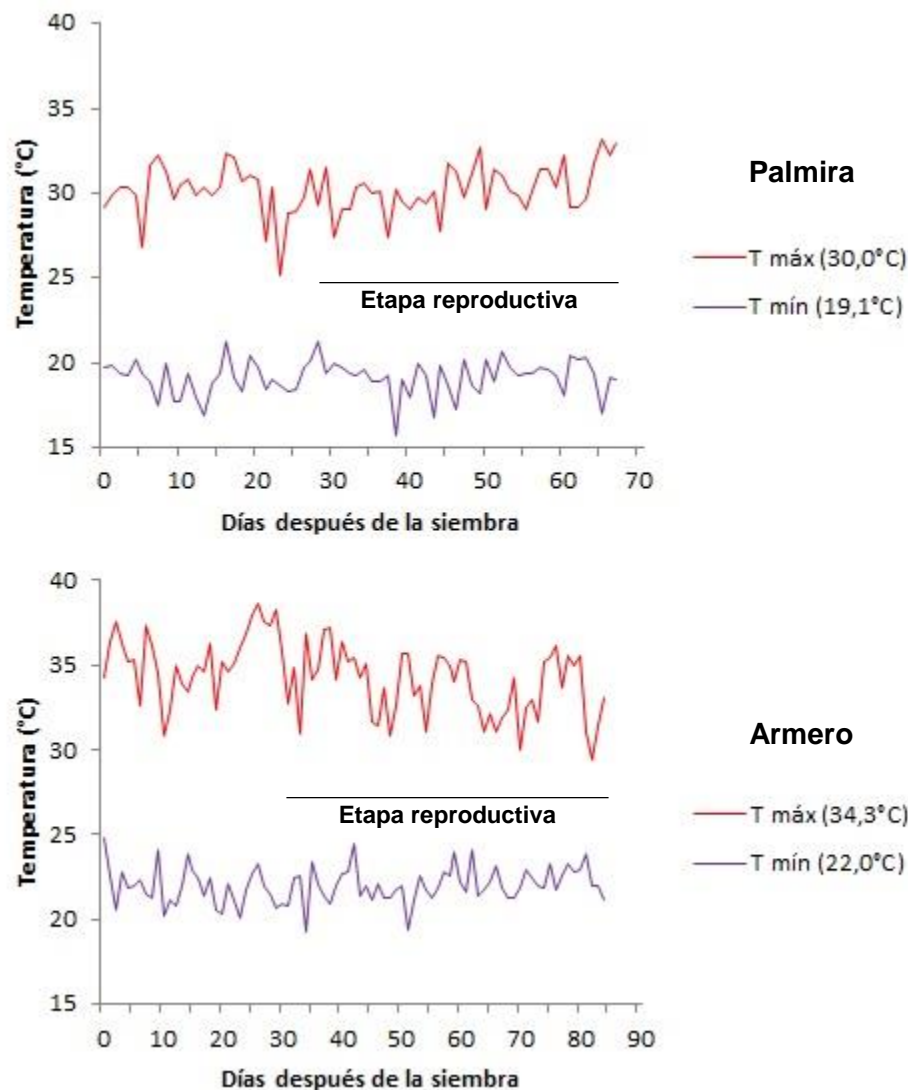


Figura 3-1. Temperaturas mínimas (T mín) y máximas (T máx) imperantes durante la realización del ensayo en Armero, Tolima y en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.

El estrés por temperatura afectó de manera altamente significativa la producción de biomasa de los genotipos evaluados, que pasó de una media general de 4736 kg/ha en Palmira a 2122 kg/ha en Armero, lo que significó una reducción promedio del 54% (Tabla 3-2). A pesar de la diferencia que se presentó entre ambientes, no se presentaron diferencias significativas entre genotipos, lo que no permitió utilizar este parámetro para discriminar entre ellos. Al respecto, Omae et al. (2006) encontraron bajo condiciones controladas que la biomasa producida se ve disminuida por efecto del estrés por temperatura y en una investigación posterior que los genotipos tolerantes logran acumular mayor biomasa total al final del ciclo de cultivo que los susceptibles (Omae et al., 2007). A pesar de que en esta investigación no se dieron diferencias significativas entre genotipos

en cuanto a la producción de biomasa en alta temperatura, la relación entre la producción de ésta y el rendimiento si quedó manifiesta de manera altamente significativa (Tabla 3-3).

El rendimiento de todos los genotipos evaluados se vio afectado significativamente por el estrés por temperatura, y en promedio disminuyó un 85% con respecto al ambiente sin estrés, lo que confirma la alta susceptibilidad del cultivo a este tipo de estrés (Porch y Jahn, 2001) y la merma en rendimiento encontrada en otras investigaciones llevadas a cabo en condiciones controladas (Prasad et al., 2002; Rainey y Griffiths, 2005) y campo (Porch, 2006). La productividad promedio de los genotipos varió de 0 hasta 1798 kg/ha bajo estrés por temperatura y desde 2374 hasta 3338 kg/ha en condición sin estrés (Tabla 3-2). Dentro de los genotipos evaluados, G40001, SEF 15, SEF 60, SEF 16 y SEF 14 fueron los que obtuvieron mayor rendimiento bajo estrés por temperatura y de las cuatro líneas SEF, el 15 y el 60 obtuvieron un rendimiento por encima de los 3100 kg/ha en el ambiente sin estrés. Coincidentemente estas cuatro líneas SEF fueron las de mayor GM y las de menor reducción porcentual de rendimiento por efecto del estrés por calor. A su vez, fueron las líneas con menores HSI y mayores HTI. Estos tres índices correlacionaron alta y significativamente entre sí, y con el rendimiento en alta temperatura (Tabla 3-3). A pesar de que los tres índices correlacionaron significativamente con el rendimiento en el ambiente sin estrés, ésta relación es más fuerte y significativa en el caso de la GM y HTI, por lo que parece ser que estos dos índices serían más efectivos en la selección de genotipos con alta tolerancia al estrés por calor y con buen rendimiento en condición sin estrés, en concordancia con lo indicado por Porch (2006).

El genotipo con mayor rendimiento en alta temperatura fue G 40001, como se esperaba, ya que es una accesión de *P. acutifolius*, especie conocida por su tolerancia a la sequía y a la alta temperatura debido a su origen (Muñoz et al., 2004 y 2006; Micheletto et al., 2007; Beebe et al., 2013a). Entre los genotipos de *P. vulgaris*, las líneas SEF 15, 60, 16 y 14 mostraron rendimientos más altos que el testigo para sequía SER 16 y dos de los padres, ALB 74 y RCB 593. Además, éstas líneas SEF obtuvieron rendimientos ligeramente superiores, aunque no significativamente, que el testigo comercial EAP 9510-77, que posee algún grado de tolerancia al estrés por temperatura (Rosas et al., 2004). Esto es indicativo de la ganancia genética obtenida al incorporar en las líneas SEF genes de *P. acutifolius* y que quedó demostrado al comparar estas líneas con sus padres y observar de donde heredan su tolerancia al calor. De los tres padres empleados, solo INB 841 logró un rendimiento intermedio en condición de alta temperatura, mientras que ALB 74 y RCB 593 tuvieron rendimientos mínimos (Tabla 3-2). Debe recordarse que INB 841 tiene entre sus ancestros a G 40001 y es la fuente de genes de *P. acutifolius* en el cruzamiento que dio origen a las líneas SEF.

El peso de la semilla se redujo como consecuencia del estrés por temperatura y esto se reflejó en el índice de llenado de grano (GFI) que disminuyó un 10% en promedio (Tabla 3-2). Estos resultados coinciden con lo obtenido por Prasad et al. (2002) y Rainey y Griffiths (2005), quienes encontraron que el peso de la semilla disminuye con el estrés por temperatura y lo hace en menor grado en los genotipos más tolerantes. Sin embargo, en esta investigación, no se presentó una correlación significativa entre el peso de 100 semillas y el rendimiento en alta temperatura (Tabla 3-3), por lo que no fue un carácter útil en la identificación de los genotipos más tolerantes aunque si lo es en cuanto a su valor comercial. Es importante destacar que en el ambiente de alta temperatura los granos obtenidos presentaron problemas de llenado, a pesar de que el GFI no lo reflejó en toda su magnitud, tal vez debido a algún grado de compensación por el menor número de granos en los genotipos evaluados.

Tabla 3-2. Biomasa, rendimiento, media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a calor (HSI), índice de tolerancia a calor (HTI), peso de 100 semillas, índice de llenado de grano (GFI), días a floración (DAF), días a madurez fisiológica (M) y, porcentaje de reducción (PR) de biomasa y rendimiento para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.

Genotipo	Biomasa			Rendimiento						Peso 100 sem			DAF		M	
	SE	AT	PR	SE	AT	GM	PR	HSI	HTI	SE	AT	GFI	SE	AT	SE	AT
	(kg/ha)	(kg/ha)	(%)	(kg/ha)	(kg/ha)	(kg/ha)	(%)			(g)	(g)	(%)				
SEF 1	4981	2500	53	2828	140	788	95	1,12	0,04	27	24	90	31	30	61	72
SEF 9	4060	2279	39	2796	540	1295	79	0,94	0,21	27	21	76	32	31	61	67
SEF 10	5131	1765	67	2961	369	1229	87	1,02	0,14	28	21	72	31	30	62	63
SEF 11	5072	1769	64	2883	277	1084	91	1,09	0,10	28	22	79	33	33	61	70
SEF 14	4404	2868	35	2645	871	1474	67	0,79	0,27	27	23	83	30	30	60	59
SEF 15	4340	3100	32	3106	1015	1666	64	0,76	0,36	29	24	81	31	30	65	60
SEF 16	4850	2865	42	2819	872	1619	69	0,81	0,31	24	24	99	31	30	64	60
SEF 17	4877	1767	66	2643	173	726	95	1,13	0,05	28	20	69	32	34	59	62
SEF 28	4287	2058	53	2540	44	692	97	1,14	0,03	26	17	66	32	30	59	68
SEF 29	3811	2326	38	3055	272	1005	88	1,03	0,11	30	23	77	30	30	62	65
SEF 42	4321	1224	69	3009	268	906	93	1,09	0,09	28	28	100	31	31	61	66
SEF 43	4625	2072	49	2998	716	1530	70	0,87	0,28	26	25	98	29	30	60	61
SEF 44	4615	2204	54	2946	231	889	92	1,08	0,09	26	25	97	29	30	58	64
SEF 45	5300	1777	64	3157	667	1567	69	0,92	0,30	26	27	102	29	31	61	69
SEF 47	5106	2175	56	3338	488	1408	87	1,03	0,18	27	27	99	30	29	59	61
SEF 49	6027	1831	70	3114	145	939	95	1,12	0,05	28	30	113	30	30	59	67
SEF 50	4474	2365	49	2709	89	598	97	1,15	0,02	27	28	106	30	30	58	66
SEF 52	4826	2263	50	2925	439	1328	83	0,98	0,16	30	25	82	32	30	64	63
SEF 53	4451	1955	57	2775	118	516	98	1,16	0,02	27	23	86	32	35	63	68
SEF 55	5855	2400	56	3081	671	1425	79	0,93	0,25	26	26	97	30	30	63	62
SEF 56	5047	1042	80	2868	133	731	95	1,12	0,05	27	23	85	30	30	63	63
SEF 60	4886	2160	52	3177	905	1593	68	0,80	0,33	26	25	94	29	28	64	60
SEF 62	4205	2122	53	2984	709	1278	77	0,90	0,24	25	24	97	30	29	63	61
SEF 64	4700	2089	54	3107	549	1472	82	0,97	0,22	23	21	94	30	30	62	62
SEF 68	5008	1801	59	2520	0	-	100	1,18	0,00	-	-	-	32	33	61	67
SEF 69	4179	1861	59	2541	143	727	95	1,12	0,03	30	24	81	32	31	61	65
SEF 70	5573	1808	57	2735	97	553	97	1,14	0,03	28	21	75	32	34	62	68
SEF 71	4098	996	77	2494	12	318	98	1,16	0,01	28	22	79	34	35	62	72
SEF 73	4968	1691	64	2436	0	-	100	1,18	0,00	-	-	-	33	35	64	71
SEF 74	5471	2448	53	2813	83	595	96	1,13	0,04	28	25	90	31	30	61	64
ALB 74	4125	2304	43	2374	8	-	100	1,18	0,00	-	-	-	33	34	63	72
INB 841	4389	1804	60	2855	615	1346	77	0,91	0,23	22	22	100	32	31	63	58
RCB 593	5081	1952	64	2845	88	865	94	1,12	0,06	28	29	95	32	33	61	74
EAP 9510-77	4306	2663	34	2892	745	1422	61	0,76	0,24	23	25	109	35	35	64	65
SER 16	4921	2179	56	3044	0	-	100	1,18	0,00	-	-	-	32	30	61	68
G 40001	4124	3900	1	2787	1798	2218	35	0,41	0,60	14	12	100	32	33	58	57
Media	4736	2122	54	2856	392	1119	85	1,01	0,14	26	23	90	31	31	62	65
LSD (0,05)*	ns	ns	ns	498	498	832	17	0,20	0,17	2,9	2,9	17	1,2	1,2	5,3	5,3
LSD (0,01)**	1478	1478	-	416	416	-	-	-	-	1,2	1,2	-	ns	ns	2,9	2,9

* Para comprar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

Tabla 3-3. Coeficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), días a madurez fisiológica (M), vainas/m² (V), número de granos/m² (G), granos/vaina (G/V), media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a calor (HSI) e índice de tolerancia a calor (HTI) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.

	B_{AT}	R_{SE}	R_{AT}	S_{SE}	S_{AT}	M_{SE}	M_{AT}	V_{SE}	V_{AT}	G_{SE}	G_{AT}	G/V_{SE}	G/V_{AT}	GM	HSI	HTI
B_{SE}	-0,11	0,31	-0,21	0,22	0,43*	-0,03	0,10	-0,14	-0,18	-0,08	-0,23	0,06	-0,17	-0,09	0,25	-0,17
B_{AT}	-	0,19	0,65**	-0,49**	-0,12	-0,07	-0,28	0,24	0,52**	0,18	0,57**	-0,05	0,48**	0,66**	-0,68**	0,65**
R_{SE}		-	0,39*	-0,01	0,45**	0,04	-0,39*	0,15	0,26	0,41*	0,11	0,44**	0,20	0,52**	-0,34*	0,44**
R_{AT}			-	-0,71**	-0,30	0,09	-0,73**	0,18	0,89**	0,33*	0,84**	0,25	0,81**	0,93**	-0,99**	0,99**
S_{SE}				-	0,49**	0,17	0,44*	-0,60**	-0,79**	-0,58**	-0,86**	0,01	-0,72**	-0,58**	0,71**	-0,69**
S_{AT}					-	0,08	0,25	-0,37*	-0,43*	-0,25	-0,52**	0,19	-0,48**	-0,15	0,31	-0,26
M_{SE}						-	-0,02	-0,15	0,03	-0,18	-0,13	-0,06	0,03	0,18	-0,11	0,10
M_{AT}							-	-0,09	-0,70**	-0,30	-0,57**	-0,32	-0,65**	-0,66**	0,70**	-0,70**
V_{SE}								-	0,22	0,78**	0,26	-0,12	0,09	0,27	-0,18	0,17
V_{AT}									-	0,38*	0,94**	0,27	0,83**	0,75**	-0,88**	0,87**
G_{SE}										-	0,34*	0,52**	0,32	0,37*	-0,34*	0,35*
G_{AT}											-	0,15	0,83**	0,68**	-0,83**	0,80**
G/V_{SE}												-	0,35*	0,15	-0,26	0,28
G/V_{AT}													-	0,67**	-0,83**	0,78**
GM														-	-0,91**	0,96**
HSI															-	-0,98**
HTI																-

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

El estrés por alta temperatura no afectó los genotipos evaluados en cuanto al tiempo requerido para llegar a floración y no se presentaron diferencias significativas entre las medias del ambiente sin estrés y el de alta temperatura (Tabla 3-2). Sin embargo, debido al aborto floral causado por el estrés por la alta temperatura (Monterroso y Wien, 1990; Konsens et al., 1991; Nakano et al., 1998.), el periodo de floración se alarga en los genotipos más sensibles como un mecanismo de sobrevivencia de las plantas a la espera de periodos más frescos. Este fenómeno causa que la media general del número de días para alcanzar la madurez fisiológica, medidos cuando el 50% de las plantas de la parcela tenga al menos una vaina madura, se incrementara significativamente con el estrés por temperatura y se pasara de 62 a 65 días en promedio (Tabla 3-2). Los genotipos más sensibles, como SER 16, ALB 74, RCB 593, SEF 68, SEF 71 y SEF 73, requirieron de una mayor cantidad de días para alcanzar la madurez con respecto al ambiente sin estrés y su madurez no fue uniforme, con vainas en todos los estados de desarrollo al momento de cosecha. Por el contrario, los genotipos de frijol común más tolerantes, como SEF 14, SEF 15, SEF 16 y SEF 60, y G 40001 (frijol tépari) presentaron una madurez uniforme y el periodo para alcanzarla fue igual o incluso más corto que en el ambiente sin estrés. Este comportamiento se reflejó en la correlación negativa y altamente significativa entre el rendimiento y los días a madurez fisiológica en el ambiente de alta temperatura (Tabla 3-3).

Otros parámetros de rendimiento afectados por el estrés por temperatura fueron el número de vainas y granos por m^2 , y el número de granos por vaina, que se vieron reducidos de forma altamente significativa al comprar el ambiente con estrés por temperatura con su par sin estrés (Tabla 3-4). El número de vainas/ m^2 disminuyó en promedio un 64%, el número de granos/ m^2 un 83% y el número de granos/vaina un 59%. La disminución de estos parámetros es explicada por el aborto floral y la disminución de la viabilidad del polen, provocados por el estrés debido a alta temperatura (Monterroso y Wien, 1990; Porch y Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001; Prasad et al., 2002). Estos tres parámetros correlacionaron de manera fuerte y altamente significativa con el rendimiento en alta temperatura (Tabla 3-3) y esto se reflejó en que los genotipos más tolerantes, como SEF 14, 15, 16 y 60 estuvieran dentro de los genotipos con mayor número de vainas, granos y de granos/vaina producidos. Resultados similares ya habían sido indicados por Prasad et al. (2002) y Rainey y Griffiths (2005), quienes en condiciones controladas encontraron que los genotipos más tolerantes son aquellos que presentan una menor disminución en el número de semillas formadas al incrementarse la temperatura. Por su parte, Omae et al. (2006) encontraron que los genotipos tolerantes a altas temperaturas producen mayor cantidad de vainas. Al respecto, Porch y Jahn (2001) indican que en condiciones de campo, la reducción observada en el rendimiento fue debida al menor número de vainas y granos como consecuencia del aborto de órganos reproductivos. Al igual que para el rendimiento, cuando se compara la cantidad de vainas y granos formados por los padres de las líneas SEF en alta temperatura y las reducciones porcentuales de estos parámetros (Tabla 3-4), queda clara la herencia de G 40001 a través de INB 841. En este caso, el aporte de los genes de *P. acutifolius*, para lograr tolerancia al estrés por calor fue fundamental, ya que esta especie tiene orientada su fisiología hacia la producción de un mayor número de vainas y granos en condiciones de alta temperatura con respecto a un ambiente sin estrés, como se puede observar en la Tabla 3-4.

Tabla 3-4. Número de vainas/m², de granos/m² y de granos por vaina, y porcentaje de reducción (PR) de estas variables para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.

Genotipo	Vainas/m ²			Granos/m ²			Granos/vaina		
	SE	AT	PR (%)	SE	AT	PR (%)	SE	AT	PR (%)
SEF 1	288	77	76	1296	180	87	4,5	2,0	56
SEF 9	258	103	63	1139	252	93	4,4	1,4	68
SEF 10	283	110	65	1375	314	78	4,9	2,8	42
SEF 11	228	14	96	1000	26	98	4,3	1,0	75
SEF 14	250	142	45	1169	361	71	4,7	2,6	46
SEF 15	227	186	23	1107	473	66	4,9	2,6	47
SEF 16	242	239	12	1234	675	51	5,1	2,8	45
SEF 17	267	47	81	1088	163	86	4,2	2,2	49
SEF 28	277	64	71	1338	125	89	4,8	1,6	67
SEF 29	232	34	83	1204	67	93	5,1	2,0	60
SEF 42	224	46	81	1280	68	95	5,7	1,5	74
SEF 43	266	185	35	1312	417	68	5,0	2,0	61
SEF 44	344	70	82	1524	137	92	4,4	1,3	71
SEF 45	287	59	73	1308	124	88	4,6	1,8	61
SEF 47	286	103	66	1314	249	81	4,6	2,1	55
SEF 49	240	69	70	1182	116	89	5,0	1,6	67
SEF 50	256	27	89	1108	35	97	4,4	0,9	80
SEF 52	211	98	51	821	176	78	3,9	1,7	55
SEF 53	281	78	71	892	124	87	3,2	1,5	54
SEF 55	235	125	46	1091	280	74	4,7	2,2	52
SEF 56	268	135	54	1420	192	87	5,3	1,6	68
SEF 60	325	150	53	1417	317	77	4,4	2,1	52
SEF 62	263	202	30	1264	395	67	4,8	2,1	57
SEF 64	348	154	56	1571	313	80	4,5	1,8	59
SEF 68	193	8	98	586	12	99	3,2	0,8	68
SEF 69	261	34	86	1163	55	96	4,5	1,7	64
SEF 70	284	37	84	1291	60	94	4,6	1,5	67
SEF 71	238	45	78	1036	108	89	4,4	2,0	54
SEF 73	277	28	89	1104	57	94	4,0	1,4	64
SEF 74	226	81	62	1084	158	83	4,7	1,8	61
ALB 74	314	13	96	1125	21	98	3,6	0,5	86
INB 841	278	106	64	1382	275	80	4,9	2,7	44
RCB 593	236	43	82	1149	111	92	4,8	1,5	68
EAP 9510-77	303	116	62	1367	328	75	4,5	2,8	38
SER 16	372	19	96	1594	24	99	4,3	0,5	90
G 40001	339	449	0	1540	2090	0	4,5	4,8	0
Media	270	97	66	1219	247	83	4,5	1,9	59
LSD (0,01)*	93	93	34	329	329	18	0,9	0,9	23
LSD (0,01)**	84	84	-	244	244	-	0,7	0,7	-

* Para comprar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

La capacidad para movilizar sus asimilados y biomasa hacia los órganos reproductivos (vainas y granos), resultó fundamental para lograr una mejor tolerancia al estrés por temperatura. Para todos los índices, excepto para SBR, se dieron diferencias altamente significativas entre los ambientes evaluados mientras que solo para PHI y PPI se dieron diferencias significativas entre genotipos (Tablas 3-5). La media general para el HI bajó de 61% en el ambiente sin estrés a 18% en alta temperatura, la del PHI pasó de 78 a 59% y la del PPI de 78 a 28%. Dentro de los genotipos con valores más altos para el PHI y el PPI se encuentran G 40001, SEF 14, SEF 15, SEF 16 y SEF 60, que fueron los materiales de mayor rendimiento en alta temperatura. Esto quedó evidenciado en la correlación fuerte y altamente significativa que se presentó entre el rendimiento y sus componentes: vainas/m², granos/m² y granos/vaina en alta temperatura, y el HI, PHI y PPI (Tabla 3-6). Al respecto, Omae et al. (2006) indican que la producción de biomasa y su partición a los distintos órganos de la planta se ve disminuida por efecto de la alta temperatura, pero afecta en mayor grado a los genotipos sensibles. Además, señala que los genotipos tolerantes particionan una mayor cantidad de biomasa hacia las vainas en detrimento de otros órganos de la planta, como hojas, tallos y raíces. Este comportamiento da como resultado un mayor HI en genotipos tolerantes que en sensibles (Omae et al., 2007 y 2012) y por consiguiente debería favorecer un mayor PPI. Como se mencionó antes, se presentaron problemas de llenado de grano por efecto del estrés por calor; sin embargo, la mayor capacidad para removilizar fotoasimilados que presentó SEF 60 fue muy importante para que este genotipo obtuviera el mejor llenado y calidad de grano, según se observó visualmente.

Tabla 3-5. Índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de reducción de biomasa del tallo (SBR) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.

Genotipo	HI		PHI		PPI		SBR	
	SE	AT	SE	AT	SE	AT	SE	AT
SEF 1	58	10	76	60	77	17	10	6
SEF 9	66	13	78	57	85	20	20	13
SEF 10	63	41	77	62	81	62	14	-26
SEF 11	48	1	75	63	64	3	28	-3
SEF 14	59	30	80	68	74	42	28	49
SEF 15	65	37	79	70	81	54	-5	33
SEF 16	56	47	79	72	71	65	29	19
SEF 17	54	6	78	53	70	10	36	13
SEF 28	70	6	77	48	91	11	21	2
SEF 29	75	6	79	51	95	10	26	17
SEF 42	69	12	79	57	87	19	14	-76
SEF 43	71	36	80	70	90	51	26	-4
SEF 44	73	12	79	61	93	21	18	12
SEF 45	55	10	78	65	71	15	42	-5
SEF 47	65	19	81	64	81	28	30	43
SEF 49	46	12	78	59	59	20	48	-49
SEF 50	59	3	77	55	77	5	37	-14
SEF 52	42	18	78	56	54	30	52	-29
SEF 53	50	9	76	34	66	16	46	-23
SEF 55	43	24	78	65	55	37	42	2
SEF 56	65	48	78	63	84	74	6	-22
SEF 60	70	28	78	64	90	44	10	-11
SEF 62	66	41	78	61	84	66	25	-35
SEF 64	69	23	79	63	87	35	20	8
SEF 68	48	0	76	37	63	1	33	1
SEF 69	70	9	77	45	91	15	17	-8
SEF 70	60	6	75	55	80	11	13	-49
SEF 71	66	26	78	60	85	40	15	9
SEF 73	55	5	76	58	72	9	24	-80
SEF 74	54	16	78	57	69	26	32	-21
ALB 74	71	1	76	58	93	1	4	-9
INB 841	67	28	79	65	85	42	19	36
RCB 593	55	8	77	64	71	12	19	-50
EAP 9510-77	68	19	78	61	88	31	32	7
SER 16	72	1	80	58	90	2	17	-12
G 40001	56	54	77	79	64	68	36	32
Media	61	18	78	59	78	28	25	-6
LSD (0,05)*	ns	ns	6,5	6,5	40	40	ns	ns
LSD (0,01)**	17	17	6,3	6,3	24	24	ns	ns

* Para comprar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

Tabla 3-6. Coeficientes de correlación simple (r) entre las variables biomasa (B), rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), días a madurez fisiológica (M), número de vainas/m² (V) y de granos/m² (G), número de granos/vaina (G/V) y los índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de llenado de grano (GFI) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.

Variable	HI		PHI		PPI		GFI
	SE	AT	SE	AT	SE	AT	
B_{SE}	-0,60***	-0,10	-0,13	0,08	-0,56***	-0,07	0,21
B_{AT}	-0,10	0,17	0,17	0,43**	-0,18	0,11	0,27
R_{SE}	0,06	0,27	0,55***	0,39*	0,01	0,30	0,47**
R_{AT}	0,02	0,72***	0,34*	0,69***	-0,10	0,67***	0,31
S_{SE}	-0,04	-0,52**	-0,04	-0,53**	0,07	-0,45**	-0,41*
S_{AT}	-0,17	-0,28	0,26	-0,04	-0,13	-0,24	0,57***
V_{SE}	0,49**	0,07	0,12	0,22	0,45**	0,05	0,19
V_{AT}	0,01	0,85***	0,27	0,65***	0,48	0,81***	0,14
G_{SE}	0,62***	0,36*	0,40*	0,53***	0,55***	0,35*	0,29
G_{AT}	-0,05	0,69***	0,12	0,59***	-0,18	0,62***	0,22
G/V_{SE}	0,33	0,46**	0,47**	0,53***	0,28	0,46**	0,29
G/V_{AT}	-0,03	0,75***	0,24	0,57***	-0,14	0,71***	0,13

*, **, *** Significancia a $p \leq 0,05$; $p \leq 0,01$ y $p \leq 0,001$ respectivamente.

Para lograr el desarrollo de cultivares tolerantes al estrés por calor es necesario conocer y entender las respuestas fisiológicas de las plantas a alta temperatura (Wahid et al., 2007). Debido a ello, se midió la respuesta de algunos procesos fisiológicos que se puede ver afectados y sus resultados se muestran en la Tabla 3-7. No se presentaron diferencias significativas en la eficiencia del fotosistema II ni en el descenso de la temperatura del dosel entre genotipos ni entre ambientes, a pesar de conocerse que el estrés por temperatura ocasiona un descenso considerable de la tasa de fotosíntesis por causa de daños de componentes en el fotosistema II (Prasad et al., 2002; Porph y Hall, 2013). El único parámetro que presentó diferencias significativas entre ambientes más no entre genotipos, fue la conductancia estomática, que presentó un descenso por efecto de la alta temperatura. Sin embargo, este comportamiento es contrario a lo indicado para frijol en otros estudios, donde la tasa de conductancia y la transpiración tiende a incrementarse con el estrés por temperatura (Prasad et al., 2002; Tsukaguchi et al., 2003). Estos resultados indican que no fue posible diferenciar entre genotipos por su tolerancia al estrés por temperatura a partir de los procesos fisiológicos medidos en esta investigación.

Tabla 3-7. Conductancia estomática, eficiencia del fotosistema II (QY) y depresión de la temperatura del dosel (T dosel) para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura (AT) en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura (SE) en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.

Genotipo	Conductancia (mmol m ⁻² s ⁻¹)		QY (F _v /F _M)		T dosel (°C)	
	SE	AT	SE	AT	SE	AT
SEF 1	501	204	0,410	0,483	6,2	4,7
SEF 9	567	183	0,485	0,447	7,3	4,8
SEF 10	648	215	0,425	0,555	5,9	4,1
SEF 11	554	378	0,437	0,556	5,1	4,7
SEF 14	519	168	0,396	0,435	4,2	6,4
SEF 15	489	166	0,427	0,455	7,6	6,9
SEF 16	611	211	0,463	0,494	6,5	4,8
SEF 17	519	204	0,464	0,511	6,4	7,3
SEF 28	593	178	0,433	0,539	5,9	4,1
SEF 29	390	162	0,518	0,469	5,0	4,6
SEF 42	561	190	0,487	0,516	6,5	5,9
SEF 43	588	189	0,535	0,481	5,2	5,7
SEF 44	519	187	0,495	0,492	6,1	6,5
SEF 45	616	185	0,490	0,554	6,7	4,5
SEF 47	371	143	0,462	0,498	5,2	5,6
SEF 49	648	144	0,490	0,489	4,8	6,5
SEF 50	528	132	0,534	0,532	5,7	6,4
SEF 52	571	193	0,459	0,491	5,9	4,4
SEF 53	378	206	0,477	0,462	6,4	3,4
SEF 55	392	187	0,433	0,530	6,9	6,9
SEF 56	604	139	0,488	0,522	5,2	5,2
SEF 60	570	287	0,476	0,500	7,0	6,9
SEF 62	645	183	0,466	0,459	6,2	5,1
SEF 64	555	240	0,424	0,481	6,8	5,4
SEF 68	377	171	0,482	0,429	4,7	7,9
SEF 69	546	166	0,474	0,512	8,0	6,2
SEF 70	633	186	0,457	0,501	7,1	6,6
SEF 71	589	144	0,515	0,468	7,7	3,2
SEF 73	635	154	0,468	0,539	7,6	6,2
SEF 74	476	188	0,495	0,542	6,7	8,3
ALB 74	651	176	0,499	0,495	5,3	6,5
INB 841	470	168	0,395	0,455	6,3	6,0
RCB 593	640	137	0,492	0,471	6,1	4,0
EAP 9510-77	585	187	0,550	0,515	5,2	5,0
SER 16	603	210	0,447	0,466	5,7	6,0
G 40001	477	255	0,390	0,395	6,4	5,6
Media	545	189	0,468	0,493	6,1	5,6
LSD (0,05)*	ns	ns	ns	ns	ns	ns
LSD (0,01)**	153	153	ns	ns	ns	ns

* Para comprar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

A pesar de los resultados descritos y discutidos anteriormente, y que explican los rendimientos obtenidos por los genotipos evaluados en un ambiente de alta temperatura en Armero, Tolima; la producción de grano va a depender en primera instancia de la calidad del polen producido y de que la fecundación se lleve a cabo en forma exitosa. Por lo tanto, es importante tener en cuenta que la ontogenia reproductiva es la etapa más sensible a las altas temperaturas en frijol y donde se producirán los principales daños que harán que los rendimientos del cultivo decrezcan (Gross y Kigel, 1994; Poch y Jahn, 2001).

En frijol el desarrollo reproductivo masculino es más vulnerable al daño por alta temperatura que el femenino (Monterroso y Wien, 1990) y la viabilidad del polen es la condición más afectada. En el primer ensayo llevado a cabo entre el 2013 y el 2014, la viabilidad de polen decayó de 97% a un 47% en promedio, mientras que en el 2014 cayó de un 93% a un 44% (Figura 3-2). Entre ambas épocas de siembra no se presentaron diferencias significativas al realizar un análisis combinado y la correlación en la viabilidad de polen de ambos ensayos fue positiva, fuerte y altamente significativa ($r=0,79$). Los resultados concuerdan con múltiples investigaciones llevadas a cabo sobre el efecto detrimental del estrés por alta temperatura en el polen (Weaver et al., 1985; Weaver y Timm, 1988; Gross y Kigel, 1994; Poch y Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001; Prasad et al., 2002); sin embargo, es el primero de los trabajos que se lleva a cabo en condiciones de campo y con un número alto de genotipos.

Debido a que el estrés por alta temperatura es un fenómeno complejo, que involucra la duración, la tasa de incremento y el nivel de temperatura alcanzado (Wahid et al., 2007; Poch y Hall, 2013), es muy importante conocer el comportamiento de la temperatura durante el período más sensible del cultivo de frijol, en los 12 días previos antes de la anthesis floral (Monterroso y Wien, 1990; Gross y Kigel, 1994; Nakano et al., 1998; Poch y Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001), para poder caracterizar correctamente el nivel de tolerancia alcanzado. Los estudios sobre viabilidad de polen de que se tiene conocimiento a la fecha han sido llevados a cabo en cámaras de crecimiento (Gross y Kigel, 1994; Poch y Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001, Prasad et al., 2002), donde las plantas se expusieron a temperaturas constantes por períodos de 12 horas, para recrear un régimen diurno y nocturno. Por otro lado, se conoce que las temperaturas nocturnas son las que afectan en mayor grado la viabilidad del polen (Poch y Jahn, 2001; Rainey y Griffiths, 2005; Omae et al., 2012) y que por encima de los 20°C se tienen daños en los órganos reproductivos masculinos (Rainey y Griffiths, 2005; Poch, 2006). Debido a ello, se graficaron las temperaturas máximas diurnas (7am-6pm), mínimas nocturnas (7pm a 6am) y medias por períodos de 12h, en los 12 días previos al muestreo de los botones florales sobre los que se realizó la medición de la viabilidad de polen (Figura 3-3). Se consideró además, que las inferencias deben hacerse sobre las temperaturas medias nocturnas y diurnas, para comprar correctamente con los estudios llevados a cabo en condiciones controladas.

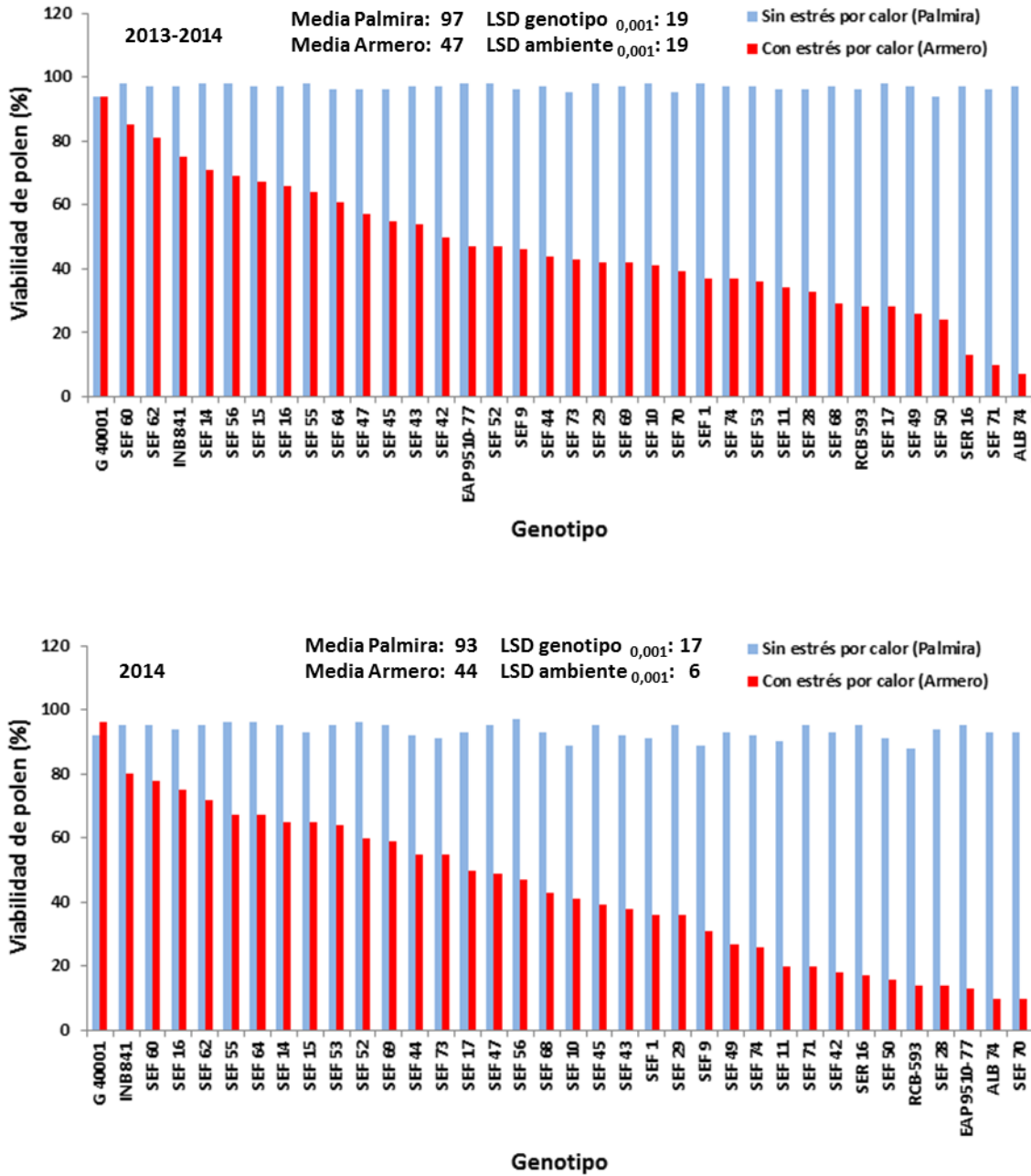


Figura 3-2. Viabilidad de polen durante dos épocas de siembra para 36 genotipos de frijol evaluados bajo alta temperatura en Armero, Tolima y sin estrés por temperatura en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013-2014.

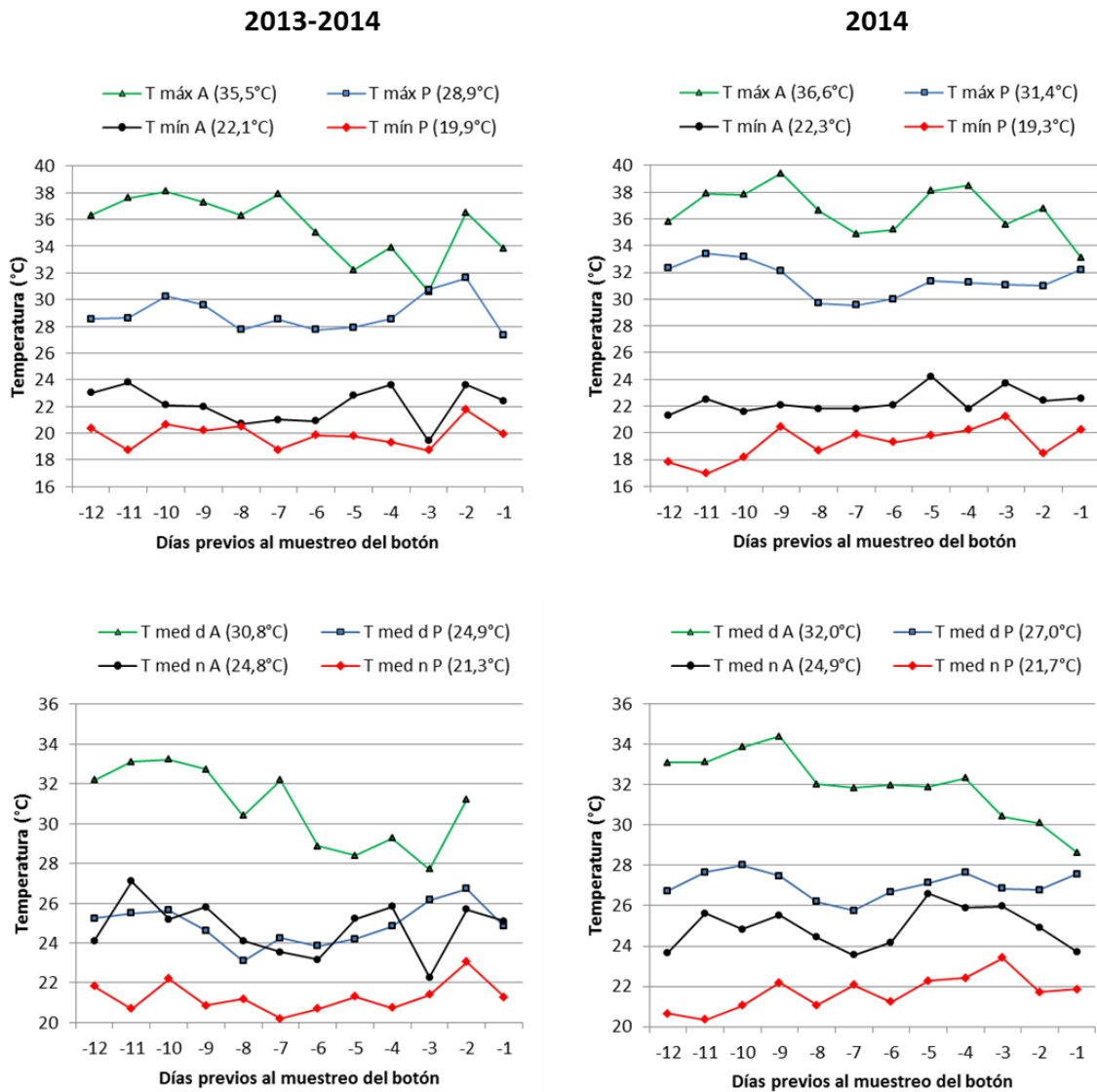


Figura 3-3. Temperaturas mínima (T_{mín}), máxima (T_{máx}), media nocturna (T med n) y media diurna (T med d) en los 12 días previos al muestreo de botones florales para la determinación de viabilidad de polen en Armero, Tolima (A) y en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle (P), Colombia. 2013-2014.

Durante la ontogenia reproductiva se tuvo una temperatura media nocturna de 21,3°C para el periodo 2013-2014 y de 21,7°C para el 2014 en Palmira. En ambos periodos de evaluación no se tuvo un efecto significativo en la viabilidad de polen y ésta se mantuvo por encima del 93% en promedio. Por el contrario, al presentarse una temperatura media nocturna de 24,8°C en el 2013-2014 y de 24,9°C en el 2014 en Armero, la media de viabilidad del polen se redujo a 47 y 44%, respectivamente. Estos resultados concuerdan

con lo encontrado por Suzuki et al. (2001) y Prasad et al. (2002), quienes observaron que la viabilidad del polen no se ve afectada con temperaturas medias nocturnas de 21°C pero decae significativamente después de los 24°C, en especial en los genotipos más sensibles. La pérdida de viabilidad del polen por efecto de la alta temperatura viene dada porque ésta afecta la estructura del retículo endoplasmático y bloquea su función en el tejido tapetal de la antera, lo que ocasiona una degeneración temprana de éste (Suzuki et al., 2000; Omae et al., 2012). El tejido tapetal es el encargado de suplir los nutrientes necesarios para el desarrollo del grano de polen (Porch y Jahn, 2001). El mal desarrollo del polen es notorio al observar la tinción de los granos de polen, donde se puede notar que los no viables (sin teñir) son de menor tamaño en genotipos más tolerantes, como SEF 16, y que en los genotipos más sensibles, como SER 16, tiende a presentarse agrupamiento de ellos (Figura 3-4). Esto coincide con lo encontrado por Porch y Jahn (2001), quienes mencionan que estas anomalías son indicativas de la mala función tapetal.

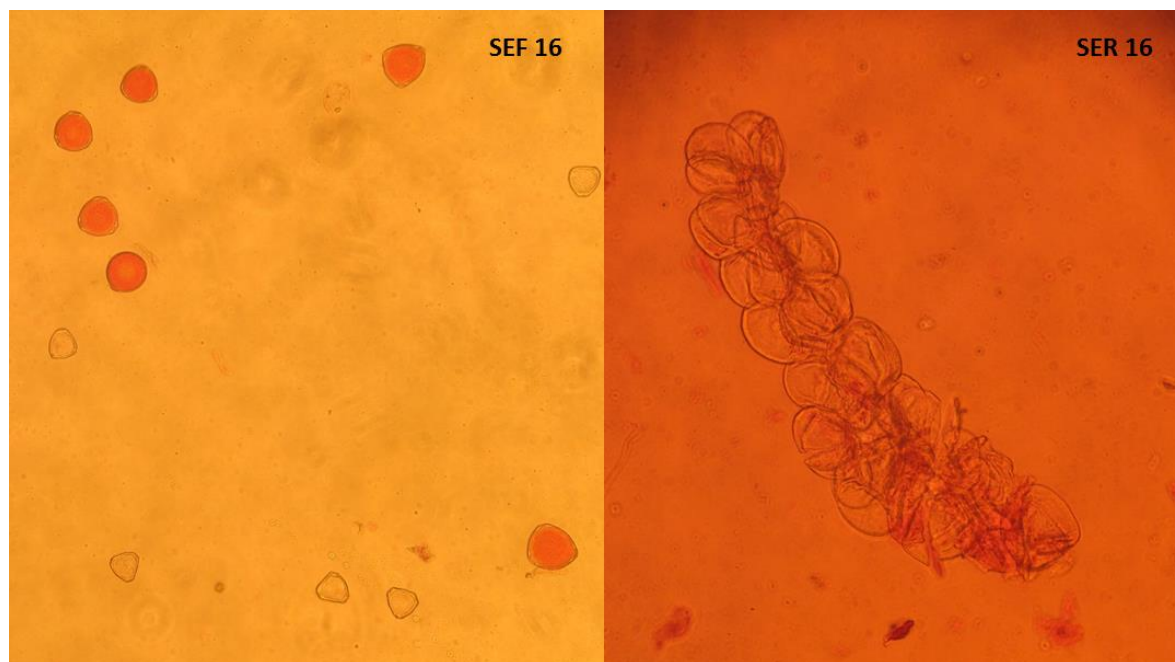


Figura 3-4. Tamaño de granos de polen de frijol en el genotipo tolerante SEF 16 y agrupamiento de los mismos en el genotipo susceptible SER 16, durante la determinación de viabilidad con tinción de acetorcarmín al 1%. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Valle, Colombia. 2013.

La viabilidad del polen es un medio muy efectivo para detectar la tolerancia al estrés por calor en genotipos de frijol (Suzuki et al., 2001). G 40001 es el genotipo que presentó mayor viabilidad de polen en Armero, incluso superó en el 2014 su viabilidad en el ambiente sin estrés (Figura 3-2), lo que ratifica la alta tolerancia de *P. acutifolius* a este

tipo de estrés. INB 841, SEF 14, SEF 15, SEF 16, SEF 55, SEF 60, SEF 62 y SEF 64 presentaron una viabilidad de polen superior al 60% en los dos años de ensayos (Figura 3-2), porcentaje ligeramente superior al obtenido por G 122, considerado un genotipo tolerante, cuando fue sometido a una temperatura nocturna de 27°C once días previos a la antesis (Porch y Jahn, 2001). Todos estos genotipos superaron en su viabilidad de polen para el 2014 a EAP 9510-77, testigo comercial y con algún de tolerancia a calor (Rosas et al., 2004), y en ambos años de estudio, a los parentales, ALB 74 y RCB 593, y a SER 16 como testigo tolerante a sequía. Al igual que lo observado para el rendimiento durante el 2013 en alta temperatura, la tolerancia expresada en la viabilidad de polen viene dada a través del padre INB 841, que aporta genes de *P. acutifolius*, lo que resalta el valor de la realización del cruzamiento interespecífico que originó las líneas SEF para la búsqueda de tolerancia al estrés por calor y el valor de hacer uso de la diversidad genética del género *Phaseolus* en la búsqueda de soluciones a los problemas del cultivo, en concordancia con lo indicado por Porch et al. (2013).

La esterilidad del polen es uno de los factores más limitantes del rendimiento bajo condiciones de alta temperatura (Suzuki et al., 2001) y quedó evidenciado en la correlación fuerte y altamente significativa que se obtuvo en el ensayo 2013-2014 con el rendimiento (Figura 3-5). Al aparejar estas dos variables se puede observar que los genotipos más tolerantes al estrés por alta temperatura fueron SEF 14, SEF 15, SEF 16 y SEF 60; sin embargo, aún están lejos de alcanzar el potencial de G 40001, accesión *P. acutifolius*, en este tipo de estrés. Otras líneas como SEF 55 y 62 presentaron una tolerancia intermedia, similar a la del parental INB 841 ya EAP 9510-77. El estrés por calor también afecta otros procesos como la dehiscencia de las anteras, la interacción polen-estigma, la germinación del polen, el crecimiento del tubo polínico y la fertilización (Weaver y Timm, 1988; Gross and Kigel, 1994), y ésta puede ser la causa de que genotipos como SEF 55 y SEF 62, a pesar de tener una alta viabilidad de polen en alta temperatura, apenas lograron un rendimiento intermedio. Es importante mencionar que de las líneas SEF con mayor tolerancia al estrés por temperatura, SEF 60 posee un grano de color rojo comercial, por lo que su adopción en las zonas de producción se podría facilitar.

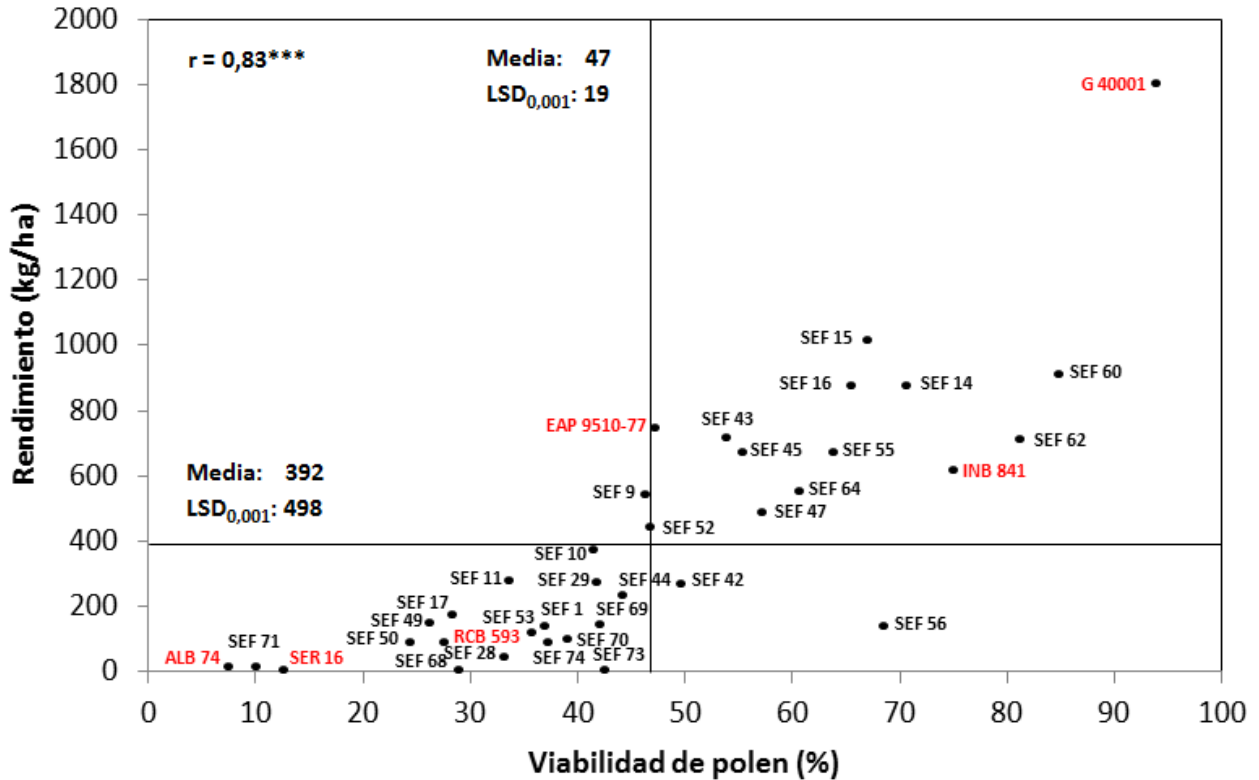


Figura 3-5. Relación entre rendimiento obtenido y la viabilidad de polen para 36 genotipos de frijol evaluados bajo estrés por alta temperatura en Armero, Tolima, Colombia. 2013-2014.

Los resultados de este trabajo indican que mantener una alta viabilidad de polen en condición de alta temperatura, es un mecanismo clave en condiciones de campo para lograr tolerancia al estrés por calor y que el aporte de genes de *P. acutifolius* fue fundamental para alcanzarla. Por otro lado, genotipos con una alta tolerancia a sequía como RCB 593 y SER 16 (Beebe et al., 2008 y 2014) colapsaron por efecto de la alta temperatura, lo que indica que a pesar de ser dos tipos de estrés que usualmente se presentan juntos (Ramírez y Kelly, 1998) y que probablemente comparten algunos mecanismos de tolerancia, es la viabilidad del polen la que marca diferencia entre ambas limitantes. Una vez alcanzada una alta viabilidad de polen y darse la producción de grano en alta temperatura, comienzan a cobrar importancia otros mecanismos que estuvieron muy correlacionados con el rendimiento como la producción de biomasa, la translocación de asimilados y la producción de vainas y granos por unidad de área, y de granos por vaina. Estos últimos tres parámetros con una correlación fuerte y altamente significativa con la viabilidad de polen en el ensayo del 2013-2014 en alta temperatura, $r=0,78$ ($p<0,001$) para el número de vainas/m², $r=0,63$ ($p<0,001$) para el número de granos/m² y $r=0,69$ ($p<0,001$) para el número de granos/vaina.

Con base en la viabilidad de polen, y en el rendimiento de una época de siembra, medidos en condiciones de campo, se identificaron al menos cuatro genotipos con alta tolerancia al estrés por calor y que son capaces de soportar un aumento de 3,8°C sobre una temperatura media nocturna de 21°C, sobre la cual se tiene efectos negativos, según los estudios de Suzuki et al. (2001) y Prasad et al. (2002); y de 5°C sobre la media diurna de Palmira, 27°C (Figura 3-3), donde no se presentó un efecto negativo en el rendimiento por temperatura. Este grado de tolerancia permitiría mitigar el aumento de 2-5°C en la temperatura media anual proyectado para el año 2100 por efectos del cambio climático (Singh et al., 2011; Jarvis et al., 2013) y aumentar las áreas actuales de siembra del cultivo en más de un 50%, según lo indicado por Beebe et al. (2011).

3.4 Literatura citada

Bartlett, M.S. 1947. The use of transformations. *Biometrics* 3:39-52.

Beaver, J.S., T.G. Porch, and M. Zapata. 2008. Registration of 'Verano' white bean. *J. Plant Regist.* 2:187-189.

Beebe, S.E., I.M. Rao, C. Cajiao, and M. Grajales. 2008. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. *Crop Sci.* 48:582-592.

Beebe, S., I. Rao, M.W. Blair, and L. Butare. 2009. Breeding for abiotic stress tolerance in common bean: present and future challenges. *SABRAO J. Breed. Genet.* Vol. 41. n.p.

Beebe, S., J. Ramírez, A. Jarvis, I.M. Rao, G. Mosquera, J.M. Bueno, and M.W. Blair. 2011. Impacts of high-temperature stress and potential opportunities for breeding. In: S.S. Yadav et al., editors, *Crop adaptation to climate change*. John Wiley & Sons Ltd., UK. p. 356-369.

Beebe, S., I. Rao, C. Mukankusi, and R. Buruchara. 2013a. Improving resource use efficiency and reducing risk of common bean production in Africa, Latin America, and the Caribbean. In: C.H. Hershey and P. Neate, editors, *Eco-efficiency: from vision to reality*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 117-134.

Beebe, S.E., I.M. Rao, M.W. Blair, and J.A. Acosta. 2013b. Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Front. Physiol.* 4:35. doi: 10.3389/fphys.2013.00035.

Beebe, S.E., I.M. Rao, M.J. Devi, and J. Polanía. 2014. Common beans, biodiversity, and multiple stresses: Challenges of drought resistance in tropical soils. *Crop Pasture Sci.* 65(7):667-675.

Broughton, W.J., G. Hernández, M. Blair, S. Beebe, P. Gepts, and J. Vanderleyden. 2003. Beans (*Phaseolus* spp.) – model food legumes. *Plant Soil* 252:55-128.

Butare, L., I. Rao, P. Lepoivre, J. Polania, C. Cajiao, J. Cuasquer, and S. Beebe. 2011. New genetic sources of resistance in the genus *Phaseolus* to individual and combined aluminium toxicity and progressive soil drying stresses. *Euphytica* 181(3):385-404.

Butare, L., I. Rao, P. Lepoivre, J. Polania, C. Cajiao, J. Cuasquer, and S. Beebe. 2012. Phenotypic evaluation of interspecific recombinant inbred lines (RILs) of *Phaseolus* species for aluminium resistance and shoot and root growth response to aluminium-toxic acid soil. *Euphytica* 186(3):715-730.

Challinor, A.J., T.R. Wheeler, P.Q. Craufurd, C.A.T. Ferro, and D.B. Stephenson. 2007. Adaptation of crops to climate change through genotypic responses to mean and extreme temperatures. *Agr. Ecosyst. Environ.* 119:190-204.

Daniel, E. 1997. The temperature dependence of photoinhibition in leaves of *Phaseolus vulgaris* (L.). Influence of CO₂ and O₂ concentrations. *Plant Sci.* 124:1-8.

Fischer, R.A., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.* 29:897-912.

Graham, P.H., and P. Rinalli. 1997. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Field Crops Res.* 53:131-146.

Gross, Y., and J. Kigel. 1994. Differential sensitivity to high temperature of stages in the reproductive development of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Field Crops Res.* 36:201-212.

Jarvis, A., J. Ramírez, J. Tapasco, C. Navarro, C.A. Peterson, E. Zapata and M.J. Fisher. 2013. Are climate change adaptation and mitigation options eco-efficient? In: C.H. Hershey and P. Neate, editors, *Eco-efficiency: from vision to reality*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 29-50.

Jones, P.D., and A. Moberg. 2003. Hemispheric and large-scale surface air temperature variations: an extensive revision and an update to 2001. *J. Climate* 16:206-223.

Konsens, I., M. Ofir and J. Kigel. 1991. The effect of temperature on the production and abscission of flowers and pods in snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Ann. Bot.* 67:391-399.

Nakano, H., M. Kobayashi, and T. Terauchi. 1998. Sensitive stages to heat stress in pod setting of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Jpn. J. Trop. Agr.* 42(2):78-84.

Mejía, A., C. Muñoz, H.J. Jacobsen, W.M. Roca, and S.P. Singh. 1994. Interspecific hybridization between common and tepary beans: increased hybrid embryo growth, fertility, and efficiency of hybridization through recurrent and congruity backcrossing. *Theor. Appl. Genet.* 88:324-331.

Monterroso, V.A., and H.C. Wien. 1990. Flower and pod abscission due to heat stress in beans. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 115(4):631-634.

- Micheletto, S., L. Rodríguez, R. Hernández, R.D. Richins, J. Curry, and M.A. O'Connell. 2007. Comparative transcript profiling in roots of *Phaseolus acutifolius* and *P. vulgaris* under water deficit stress. *Plant Sci.* 173(5):510-520.
- Muñoz, L.C., M.W. Blair, M.C. Duque, J. Thome, and W. Roca. 2004. Introgression in common bean x tepary bean interspecific congruity-backcross lines as measured by AFLP markers. *Crop Sci.* 44:637-645.
- Muñoz, L.C., M.C. Duque, D.G. Debouck, and M.W. Blair. 2006. Taxonomy of tepary bean and wild relatives as determined by amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Crop Sci.* 46(4):1744-1754.
- Omae, H., A. Kumar, K. Kashiwaba, and M. Shono. 2006. Influence of high temperature on morphological characters, biomass allocation, and yield components in snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Prod. Sci.* 9(3):200-205.
- Omae, H., A. Kumar, K. Kashiwaba, and M. Shono. 2007. Influence of temperature shift after flowering on dry matter partitioning in two cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) that differ in heat tolerance. *Plant Prod. Sci.* 10(1):14-19.
- Omae, H., A. Kumar, and M. Shono. 2012. Adaptation to high temperature and water deficit in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the reproductive period. *J. Bot.* 2012, Article ID 803413, 6 pp., doi:10.1155/2012/803413.
- Porch, T.G., and M. Jahn. 2001. Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Cell Environ.* 24:723-731.
- Porch, T. G. 2006. Application of stress indices for heat tolerance screening of common bean. *J. Agron. Crop Sci.* 192: 390-394.
- Porch, T.G., R. Bernsten, J.C. Rosas, and M. Jahn. 2007. Climate change and the potential economic benefits of heat-tolerant bean varieties for farmers in Atlántida, Honduras. *J. Agric. Univ. P.R.* 91(3-4):133-148.
- Porch, T.G., J.S. Beaver, D.G. Debouck, S.A. Jackson, J.D. Kelly, and H. Dempewolf. 2013. Use of wild relatives and closely related species to adapt common bean to climate change. *Agronomy* 3:433-461.
- Porch, T.G., and A.E. Hall. 2013. Heat tolerance. In: C. Kole, editor, *Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops. Volume 2*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany. p. 167-202.
- Porter, J.R. 2005. Rising temperatures are likely to reduce crop yields. *Nature* 436:174.
- Prasad, P.V.V., K.J. Boote, L.H.Jr. Allen, and J.M.G. Thomas. 2002. Effects of elevated temperature and carbon dioxide on seed-set and yield of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Glob. Change Biol.* 8:710-721.

Rainey, K.M., and P.D. Griffiths. 2005. Differential response of common bean genotypes to high temperature. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130(1):18-23.

Ramírez, P., and J.D. Kelly. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.

Rao, I.M. 2014. Advances in improving adaptation of common bean and *Brachiaria* forage grasses to abiotic stresses in the tropics. In: M. Pessaraki, editor, *Handbook of plant and crop physiology*. Third edition, CRC Press, Boca Ratón, FL, USA. p. 847-890.

Rosas, J.C., O.I. Varela, and J.S. Beaver. 1997. Registration of 'Tío Canela 75' small red bean (race Mesoamerica). *Crop Sci.* 37:1391.

Rosas, J.C., J.S. Beaver, D. Escoto, C.A. Pérez, A. Llano, J.C. Hernández, and R. Araya. 2004. Registration of 'Amadeus 77' small red common bean. *Crop Sci.* 44(5):1867-1868.

Singh, R.P., P.V.V. Prasad, A.K. Sharma, and K.R. Reddy. 2011. Impacts of high-temperature stress and potential opportunities for breeding. In: S.S. Yadav et al., editors, *Crop adaptation to climate change*. John Wiley & Sons, Ltd., UK. p. 166-185.

Suzuki, K., H. Takeda, T. Tsukaguchi, and Y. Egawa. Ultrastructural study on degeneration of tapetum in anther of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress. *Sex. Plant Reprod.* 13(6):293-299.

Suzuki, K., T. Tsukaguchi, H. Takeda, and Y. Egawa. 2001. Decrease of pollen stainability of green bean at high temperatures and relationship to heat tolerance. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 126(5):571-574.

Terán, H., and S.P. Singh. 2002. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. *Crop Sci.* 42:64-70.

Tsukaguchi, T., Y. Kawamitsu, H. Takeda, K. Suzuki, and Y. Egawa. 2003. Water status of flower buds and leaves as affected by high temperature in heat-tolerant and heat-sensitive cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Prod. Sci.* 6: 24-27.

Wahid, A., S. Gelani, M. Ashraf, M.R. Foolad. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environ. Exp. Bot.* 61:199-223.

Weaver, M.L., D.W. Burke, M.J. Silbernagel, and H. Timm. 1985. Pollen staining and high-temperature tolerance of bean. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 110:797-799.

Weaver, M. L. and H. Timm. 1988. Influence of temperature and plant water status on pollen fertility in beans. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 113: 31-35.

Capítulo 4

Evaluación de líneas de frijol con genes de *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. y *P. acutifolius* A. Gray por su tolerancia a bajo fósforo y alto aluminio, y su adaptación a través de ambientes con diferentes tipos de estrés abiótico

Resumen

El frijol común es un cultivo muy sensible a la toxicidad por aluminio y la deficiencia de fósforo, que afectan entre el 30 y 50% de las áreas de siembra en América Latina y África. El objetivo de este trabajo fue evaluar y caracterizar una población de líneas avanzadas de frijol que posee genes de *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus* y *P. acutifolius* por su tolerancia a alto aluminio y bajo fósforo, y su adaptación a través de ambientes con diferente tipo de estrés abiótico. La investigación se llevó a cabo entre el 2013 y 2014 en suelos con una saturación de Al cercana a 60% y menos de 10 ppm de fósforo en Quilichao, Cauca y sin estrés en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. Se tuvo un índice de intensidad de estrés promedio de 0,73 para alto aluminio y de 0,71 para bajo fósforo, y el rendimiento se redujo en promedio más del 70% en ambos tipos de estrés. Se asociaron positiva y significativamente con el rendimiento en ambas condiciones de estrés, la producción de biomasa, la media geométrica y los índices de susceptibilidad. Para bajo fósforo también se asoció positivamente el peso de 100 semillas y el índice de área foliar. Se identificó que los genotipos SEF 42, SEF 44, SEF 45, SEF 49, SEF 52 y SEF 55 presentaron un buen desempeño tanto en alto aluminio como en una condición sin estrés, mientras que SEF 42, SEF 49, SEF 60, SEF 62 y RCB 593 fueron los mejores en bajo fósforo y en condición sin estrés. Se determinó que dentro de los genotipos más estables en rendimiento a través de ambientes, SEF 15, SEF 42 y SEF 60 presentaron tolerancia a dos o más tipos de estrés abiótico en forma individual y excelente rendimiento en condición sin estrés.

Palabras clave: cruzamientos interespecíficos, fertilidad de suelos, *Phaseolus vulgaris* L., removilización de fotosintatos, suelos ácidos

Evaluation of common bean lines with genes of *Phaseolus vulgaris* L., *P. coccineus* L. and *P. acutifolius* A. Gray for tolerance to low phosphorus and aluminum toxicity, and its adaptation through environments with different types of abiotic stress

Abstract

Common bean is very susceptible to aluminum toxicity and low phosphorus conditions. These constraints affect between 30 and 50% of bean-growing areas in Latin America and Africa. The objective of this research was to characterize physiologically and agronomically advanced common bean lines that possess genes from *Phaseolus vulgaris*, *P. acutifolius* and *P. coccineus* under aluminium toxicity and low phosphorus stress, and to evaluate their adaptation through environments with different type of abiotic stress. Research was carried out in soils with aluminum saturation around 60% and less than 10ppm of phosphorus in Quilichao, Cauca, and soils without aluminium and phosphorus problems at Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia, between 2013 and 2014. The mean intensity index of stress was 0.73 for aluminum toxicity and 0.71 for low phosphorus, and the common bean yield decreased an average 70% under both stress conditions. There was a positive and significant correlation between grain yield and biomass, geometric mean and susceptibility indexes for both stress conditions. Leaf area index and 100-seed weight were significant and positively associated with grain yield in low phosphorus. Lines SEF 42, SEF 44, SEF 45, SEF 49, SEF 52 and SEF 55 showed a good performance in high aluminum stress and without stress, while SEF 42, SEF 49, SEF 60, SEF 62 and RCB 593 were the best genotypes in low phosphorus condition and without stress. Finally, it was determined that the more stable genotypes in yield throughout environments were SEF 15, SEF 42 and SEF 60, which showed tolerance to two or more types of abiotic stress individually and an excellent yield in no stress condition.

Keywords: interspecific crosses, soil fertility, *Phaseolus vulgaris* L., photosynthate remobilization, acid soils

4.1 Introducción

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) constituye una de las mayores fuentes de proteína para los habitantes más pobres de América Latina y África, y es la leguminosa de grano de mayor volumen de consumo humano directo a nivel mundial (Beebe et al., 2014). Además, aporta a la dieta minerales esenciales como potasio, magnesio, hierro y zinc, ácido fólico, fibra y múltiples compuestos fenólicos y antioxidantes relacionados con la prevención de enfermedades como cáncer, colesterol alto y diabetes (Anderson et al.,

1999; Hangen y Bennink, 2003; Rodríguez, 2004; Díaz et al., 2006; Miklas et al., 2006; Thompson et al., 2009).

Esta leguminosa se cultiva en todo el mundo, y a pesar de que existen grandes productores en Argentina, México, Estados Unidos, Canadá y China, la mayor parte de su producción se encuentra en manos de pequeños productores, que usualmente lo cultivan en suelos marginales bajo condiciones climáticas desfavorables y sistemas de producción con un bajo nivel de insumos (Beebe et al., 2008; 2009 y 2013b). Estas condiciones de producción se ven agravadas por las limitantes abióticas que enfrentan los productores, como la intermitencia de las lluvias, sequía y altas temperaturas, problemas que se verán favorecidos por los efectos del cambio climático. Además, en América Latina y África la mayoría de productores siembran en pendientes de baja fertilidad con problemas de fertilidad y acidez, causados principalmente por bajos niveles de fósforo y altos niveles de aluminio (Wortmann et al., 1998; Blair et al., 2009; Rao, 2014).

La toxicidad por aluminio (Al) constituye la principal limitante a la producción de cultivos en suelos ácidos y en especial en aquellos con pobres niveles de calcio y magnesio (Vitorello et al., 2005). Cuando el pH es igual o menor que 5, el aluminio se solubiliza en formas fitotóxicas, principalmente $\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6^{3+}$, referida como Al^{3+} , que inhibe el crecimiento radical y las funciones de este órgano en las plantas, lo que reduce la productividad de los cultivos (Kochian et al., 2005; Vitorello et al., 2005; Vardar y Ünal, 2007). En frijol, la toxicidad por aluminio afecta la elongación radical después de 1h de exposición y alcanza la máxima inhibición a las 3-4h (Rangel et al., 2007), lo que resulta en plantas pequeñas y débiles, con las hojas inferiores cloróticas y con bordes necróticos, el sistema radical mal desarrollado y presencia de numerosas raíces adventicias blancas cerca de la base del tallo (Flor y Thung, 1994). Los problemas de acidez y toxicidad por aluminio afectan el 40% de las áreas de siembra de frijol en Latinoamérica y el 30-50% en África, lo que resulta en una reducción del 30-60% en el rendimiento del cultivo (Blair et al., 2009; Yang et al., 2010; Butare et al., 2011). A pesar de que se han identificado genes de resistencia en cultivos como trigo (*Triticum aestivum* L.), arroz (*Oryza sativa* L.), maíz (*Zea mays* L.), cebada (*Hordeum vulgare* L.), sorgo (*Sorghum bicolor* L.) y centeno (*Secale cereale* L.), en frijol no ha sido posible (Ryan et al., 2011). Los genes de resistencia identificados están relacionados con la exudación de aniones orgánicos (malato y citrato) de las raíces, y han sido agrupados en las familias ALMT y MATE, que codifican proteínas que facilitan la exudación de dichos aniones a través de la membrana plasmática (Ryan et al., 2011). En frijol, la tolerancia al aluminio se logra mediante la exudación de ácido cítrico en la rizosfera, que neutraliza su acción e incrementa la disponibilidad de fósforo por la solubilización de fosfatos de aluminio (Miyasaka et al., 1991; Rangel et al., 2007). Se sugiere que la expresión de un gen de la familia MATE, que codifica un transportador de citrato, es crucial para la exudación de citrato en los genotipos tolerantes (Eticha et al., 2010).

Por su parte, la deficiencia de fósforo (P) es considerada como uno de los como uno de los mayores factores limitantes para la productividad de los cultivos, en especial en los trópicos y subtropicos (Ramaekers et al., 2010) y en el caso de frijol se estima que un 50% del área cultivada sufre de esta problemática (Beebe et al., 2009). La deficiencia de fósforo es común en suelos ácidos, donde las plantas de frijol crecen poco, presentan nodulación pobre, tallos delgados, entrenudos cortos, hojas superiores de color verde oscuro, aborto floral, menor número de vainas y poca productividad (Flor y Thung, 1994; Rao, 2009). La mayor biodisponibilidad de fósforo se concentra en las capas superficiales del suelo y al ser un elemento poco móvil, uno de los principales mecanismos para

maximizar su adquisición es la exploración de un mayor volumen superficial de suelo, por lo que las plantas de frijol modifican la arquitectura y características del sistema radical para lograr esto (Lynch y Brown, 2001; Ho et al., 2005; Lynch 2007 y 2011). Dentro de las estrategias empleadas se encuentran un incremento en el número de raíces laterales y adventicias, crecimiento y ángulos más extendidos de las raíces basales, mayor ramificación lateral de las raíces basales, mayor elongación y densidad de pelos radicales, reducción del costo metabólico de la exploración de suelo a través de una mayor formación de aerénquima cortical en las raíces y la secreción de ácidos orgánicos, protones y fosfatasas para modificar las condiciones de la rizosfera y aumentar la disponibilidad de fósforo (Shen et al., 2002; Fan et al., 2003; Yan et al., 2004; Lynch 2007; Ramaekers et al., 2010; Lynch, 2011).

La manera más eficiente para aminorar los problemas de toxicidad por aluminio y fertilidad por un bajo nivel de fósforo, es la aplicación de insumos como carbonato de calcio (CaCO_3) y fertilizantes con alto contenido fosfórico. Sin embargo, por las condiciones de producción de los pequeños productores de frijol en los países en desarrollo, la aplicación de CaCO_3 no es una medida práctica o común, y la aplicación de fertilizantes no es una opción viable, económica ni ambientalmente, para corregir la deficiencia de fósforo en el caso de la mayoría de productores pobres en los países en desarrollo (Beebe et al., 2006; Dorcinvil et al., 2010). Se indica además, que las reservas de fósforo a nivel mundial podrían acabarse en los próximos 60-80 años (Beebe et al., 2006). Por estas razones, el uso de genotipos más eficientes en la adquisición y utilización del fósforo, y la combinación del uso de genotipos tolerantes a aluminio junto con la aplicación de carbonato de calcio, cuando sea posible, serían buenas estrategias para el manejo de estos problemas (Ryan et al., 2011; Beebe, 2012). En este sentido, Butare et al. (2011) indican que *P. coccineus* L. es una de las fuentes más importantes de resistencia a altos niveles de aluminio y que se podría explotar este potencial para el desarrollo de genotipos resistentes a través de cruza interespecíficas. También se sugiere que la selección de genotipos con resistencia a sequía podría llevar a cambios constitutivos que mejoren, en algunos casos, el potencial productivo en condiciones de bajo fósforo, debido a una mayor removilización de fotosintatos hacia los granos (Beebe et al., 2008 y 2013a). Bajo este panorama, el objetivo de este trabajo fue evaluar y caracterizar una población de líneas avanzadas de frijol que posee genes de *P. vulgaris*, *P. coccineus* y *P. acutifolius*, que fue seleccionada previamente en un ambiente de sequía terminal, por su tolerancia a toxicidad por Al y a suelos con bajo nivel de P. Además, determinar la adaptación de esta población a través de cinco diferentes ambientes: sin estrés, sequía terminal, alto aluminio, bajo fósforo y alta temperatura.

4.2 Materiales y métodos

Para conocer el grado de tolerancia a alto Al y a un bajo nivel de P, y caracterizarlos fisiológica y agrónomicamente, 36 genotipos de frijol fueron sembrados en un ambiente de bajo P, en uno de alto Al y en uno sin estrés por Al o P. Los ensayos de estrés se sembraron en la estación experimental del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) en Santander de Quilichao, Cauca, Colombia (N03°06', W76°31', 990msnm). CIAT en Quilichao tiene un promedio anual de precipitación de 1756mm, de humedad relativa de 78%, de evapotranspiración potencial de 1563mm, de temperatura media de 24,1°C, con máxima de 28,4°C y mínima de 17,7°C (Beebe et al., 2008). Los ensayos de alto aluminio se sembraron en un lote con un porcentaje de saturación de acidez por Al

cercano al 60% y pH<5, mientras que los de bajo fósforo en un lote con menos de 10ppm de este nutriente (Tabla 4-1). El suelo de Quilichao es un oxisol clasificado como un Plinthic Kandiodox, isohipertérmico y caolinítico muy fino (Butare et al., 2012). Los ensayos en el ambiente sin estrés se sembraron en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) en Palmira, Colombia (N03°30', W76°21', 965msnm). CIAT en Palmira tiene un promedio anual de precipitación de 896mm, de humedad relativa de 74%, de evapotranspiración potencial de 1834mm, de temperatura media de 24,3°C, con máxima de 28,4°C y mínima de 18,8°C. Los suelos son de tipo Molisol, fino limoso, mixto, isohipertérmicos Aquic Hapludoll, con un pH de 7,5 (Beebe et al., 2008). Los ensayos en Quilichao se llevaron a cabo de diciembre 2013 a febrero 2014, y de octubre a diciembre del 2014, mientras que los de Palmira se llevaron a cabo de julio a setiembre del 2014 y de agosto a octubre del 2014. En Quilichao, previo a la siembra de los ensayos se aplicaron 300kg/ha de cal dolomítica en los lotes experimentales para corregir los problemas de acidez excesiva y aliviar la toxicidad severa por Al, y 15 kg/ha de P para aminorar la deficiencia de este nutriente en el lote de alto Al.

Tabla 4-1. Características de fertilidad de suelo en las localidades experimentales basadas en análisis de suelo previos a la siembra de los ensayos. Quilichao, Cauca y Palmira, Valle. Colombia. 2013-2014.

Localidad	pH	MO* (%)	Al	K	Ca	Mg	P* (ppm)	SA* (%)	CIC* (cmol/kg)
Quilichao (↑Al)	4,3	5,8	2,9	0,5	1,0	0,7	13,7	57,6	4,8
Quilichao (↓P)	5,3	5,2	0,3	3,0	5,0	1,8	8,3	3,8	10,7
Palmira	7,8	26,1	-	0,7	22,3	6,2	89,8	-	27,7
Nivel crítico	< 5,5	< 2,6	>1,0	<0,15	<4,5	<2,0	<15	>10	

* MO: material orgánica; P: extraído con Bray II; SA: saturación de acidez por aluminio; CIC: capacidad de intercambio catiónico

Se evaluó una población de 30 genotipos de tipo mesoamericano con genes interespecíficos, generados a través del cruzamiento (ALB 74 x INB 841) F_1 x RCB 593, codificados como líneas SEF por el CIAT y seleccionados previamente por su tolerancia a sequía. También se incluyó en el ensayo a los padres de las líneas a SEF y como testigos a EAP 9510-77, SER 16 y la accesión G 40001. ALB 74, derivada del cruzamiento SER 16 x (SER 16 x G 35346-3Q) F_1 , procede de la población ALB, generada mediante cruzamientos interespecíficos con *P. coccineus* (Butare et al., 2012), y presentó enraizamiento profundo en tubos con suelo en invernadero y menor grado de marchitamiento bajo déficit hídrico en condiciones de campo. ALB 74 representa la posibilidad de introgresar en frijol común la tolerancia a altos niveles de aluminio que posee *P.coccineus* (Butare et al., 2011). INB 841, derivada del cruzamiento INB 108 x INB 605, procede de la población INB, generada mediante cruzamientos interespecíficos con *P. acutifolius* (Mejía et al., 1994), fue seleccionada por su rápida elongación de vainas y mínimo marchitamiento en sequía, y al tener a G 40001 dentro de sus abuelos, representa la posibilidad de introgresar en frijol común, los genes valiosos que posee *P. acutifolius* para el mejoramiento de la tolerancia al estrés por sequía y alta temperatura. RCB 593, derivada del cruzamiento (NCB 228 x RCB 224) F_1 x SXB 244, es un genotipo desarrollado en forma intraespecífica para tolerancia a sequía y presenta buena removilización de asimilados y excelente llenado de grano. EAP 9510-77, derivada del cruzamiento TÍO CANELA 75 x DICTA 105, conocida como Amadeus 77, es una de las

variedades rojas comerciales más sembradas en Centroamérica y presenta algún grado de tolerancia a alta temperatura (Rosas et al., 2004). SER 16, derivada del cruzamiento (RAB 651 x TIO CANELA 75) F_1 x (RAB 608 x SEA 15) F_1 , posee un color de grano rojo comercial, es un genotipo con adaptación superior a sequía, buen padre y posee dentro de sus progenitores a SEA 15, una de las fuentes más frecuentes de genes Durango, raza de donde proviene la mayor parte de la tolerancia a sequía en frijol común (Terán y Singh, 2002a; Beebe et al., 2008; Beebe et al., 2013b). Mientras que G 40001 es una accesión de *P. acutifolius*, especie conocida por su resistencia a sequía y a altas temperaturas (Muñoz et al., 2004; Butare et al., 2011).

Los genotipos de frijol se evaluaron bajo tres condiciones, alto aluminio (AL), bajo fósforo (BF) y sin estrés por alto Al o bajo P (SE), en un arreglo de látice 6x6 parcialmente balanceado con tres repeticiones. Tanto en Palmira como en Quilichao, cada repetición contó con cuatro hileras de 3,72m de largo espaciados 0,60m, con una densidad de 15 semillas por metro lineal. En ambas localidades, cuando las precipitaciones no fueron suficientes, se hicieron riegos por gravedad para suplir las necesidades hídricas del cultivo. En el caso del ensayo ubicado en Palmira, se realizaron seis irrigaciones con una lámina de 35mm cada una, tanto en el 2013 como en el 2014. En los ensayos de Quilichao se realizaron siete riegos en el 2013 y dos en el 2014, con una lámina aproximada de 25mm.

Durante el período de los ensayos se registraron las condiciones climáticas imperantes a través de las estaciones meteorológicas de CIAT en cada localidad; además, con instrumentos colocados *in situ*. Se midieron la precipitación, la temperatura máxima y mínima, la humedad relativa y la evapotranspiración. También se registró el inicio de las distintas etapas fenológicas. Los días a floración (DAF) y a madurez fisiológica (M) fueron tomados cuando el 50% de las plantas de cada genotipo presentaron una flor o una vaina madura respectivamente. Los días a mitad de llenado de vainas se tomaron cuando las hojas de las plantas se empiezan a tornar amarillas, ya no hay flores y las semillas se marcan en las vainas (están claramente definidas).

La parcela útil para evaluar rendimiento fueron 3,0m lineales de cada uno de las dos hileras centrales (3,6m²) para evitar el efecto borde. Sobre las hileras externas de cada repetición se realizaron los muestreos destructivos. Las plantas cosechadas se trillaron y el grano se limpió y se secó para determinar el rendimiento (kg/ha) al 14% de humedad. El peso de 100 semillas (g) fue cuantificado con una muestra homogenizada de semillas tomada al azar.

En la etapa de mitad de llenado de vainas se midieron variables fisiológicas como el contenido de clorofila, la conductancia estomática y la depresión de la temperatura del dosel con respecto al ambiente (Beebe et al., 2013b). El contenido de clorofila se evaluó con un medidor de clorofila manual (SPAD-502, Minolta Camera Co. Ltd., Japón) no destructivo y la conductancia estomática con un porómetro portátil (Decagon Devices SC-1, Estados Unidos). Ambas variables se midieron sobre la misma hoja, la más joven completamente expandida de tres plantas por repetición. La depresión de la temperatura del dosel con respecto al ambiente se midió con un termómetro infrarrojo (Telatemp AG-42D, Telatemp Co., Estados Unidos). Para ello se sostuvo el termómetro infrarrojo a 50cm sobre la superficie del cultivo en un ángulo de 45° y se realizó la medición. Esta medida se realizó sobre un surco por repetición, entre las 11am y 3pm, en días despejados y sin viento.

La biomasa de la parte aérea de la planta se determinó en la etapa de mitad de llenado de vainas y al momento de cosecha. Para ello se cosechó de 0,5m lineales (0,3m²) de uno de los surcos laterales de cada genotipo por repetición. Las plantas se cortaron a nivel del suelo y fueron separadas en componentes: tallo, hojas (sin peciolo), vainas y granos. Con ayuda de un medidor de área foliar (LI-3000, LI-COR, Estados Unidos) se determinó el índice de área foliar (LAI) en la etapa de mitad de llenado de vainas. Luego, cada componente se puso a secar por separado en un horno a 60°C por dos días para cuantificar la producción de materia seca e índices de removilización de asimilados.

Con los datos de biomasa a mitad de llenado de vainas y a cosecha, y de rendimiento, se procedió a calcular los índices de intensidad del estrés para cada época de siembra y de adaptación a AL y a BF para cada genotipo, mediante adecuación de lo indicado por Fischer y Maurer (1978), Terán y Singh (2002a) y Beebe et al. (2013b). Se calcularon los índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI), de llenado de granos (GFI), de reducción de biomasa del tallo (SBR), y de susceptibilidad a AL (ALSI) y a BF (BFSI). También calculó el índice de intensidad de estrés por AL (ALII) y por BF (BFII), la reducción porcentual (PR) del rendimiento debida a cada estrés y la media geométrica (GM) para cada genotipo. La reducción porcentual para biomasa y número de granos/m² debida al estrés, se calculó adaptando la fórmula de PR para cada variable.

$$HI (\%) = (Sbh/Shbm) \times 100$$

$$ALII = 1-(Xs/Xns)$$

$$PHI (\%) = (Sbh/Pbh) \times 100$$

$$BFII = 1-(Xs/Xns)$$

$$PPI (\%) = (Pbh/Shbm) \times 100$$

$$ALSI = [1-(Ys/Yns)]/ALII$$

$$SBR (\%) = [(Stbm-Stbh)/Stbm] \times 100$$

$$BFSI = [1-(Ys/Yns)]/BFII$$

$$GFI (\%) = (Sds/Sns) \times 100$$

$$PR = 100-[(Ys/Yns)*100]$$

$$GM = (Yns \times Ys)^{1/2}$$

Donde:

Sbh: peso seco de la biomasa de semillas a cosecha

Shbm: peso seco de la biomasa de la parte aérea a mitad de llenado de vainas

Stbm: peso seco de la biomasa del tallo a mitad de llenado de vainas

Stbh: peso seco de la biomasa del tallo a cosecha

Pbh: peso seco de la biomasa de vainas a cosecha

Sds: peso seco de 100 semillas en condición de estrés

Sns: peso seco de 100 semillas en condición sin estrés

Xs: promedio de rendimiento de todos los genotipos en condición de estrés

Xns: promedio de rendimiento de todos los genotipos en condición sin estrés

Ys: rendimiento de un genotipo dado en condición de estrés

Yns: rendimiento en condición sin estrés

Para analizar los datos se empleó un modelo mixto, donde los bloques (repeticiones) fueron considerados efectos aleatorios y el ambiente y los genotipos efectos fijos. Los datos para cada ambiente fueron analizados separadamente y la homogeneidad de la varianza del error fue analizada de acuerdo con Bartlett (1947) antes de realizar el análisis combinado. Se utilizó un análisis de correlación simple para determinar cuáles de las variables explican mejor la adaptación de los genotipos a condiciones de estrés. Los datos fueron analizados mediante los procedimientos PROC MIXED y PROC CORR del programa estadístico SAS (versión 9.1.3) (SAS Institute, Cary, NC, USA. 2013).

Con los datos de rendimiento de la evaluación de las líneas SEF en cinco ambientes: sequía terminal durante el 2012 y 2013 en Palmira, Valle (Capítulo 2); sin estrés durante el 2013 y 2014 en Palmira, Valle (Capítulo 2); alto aluminio y bajo fósforo durante el 2013 y 2014 en Quilichao, Cauca (Capítulo 4); y durante el 2013 en alta temperatura en Armero, Tolima (N05°01', W74°53', 352msnm) (Capítulo 3); se procedió a realizar un análisis combinado para cada ambiente y luego para todos los ambientes, con el fin de determinar los genotipos de mejor comportamiento a través de los diferentes tipos de estrés. En todos los ambientes, excepto para el 2012 en Palmira, donde se utilizó un látice 9x9 parcialmente balanceado, se empleó un arreglo de látice parcialmente balanceado 6x6. Para todos los ensayos, se contó con tres repeticiones de cuatro hileras de 3,72m de largo, espaciadas 0,60m en Palmira y Quilichao, y 0,80m en Armero. Se utilizó una densidad de 15 semillas por metro lineal. Los datos fueron analizados primeramente por su cumplimiento del supuesto de homogeneidad de varianzas con la prueba de Bartlett (1947) y luego mediante el procedimiento PROC MIXED del programa estadístico SAS (versión 9.1.3) (SAS Institute, Cary, NC, USA. 2013). Para el análisis combinado de todos los ambientes se consideró cada época de siembra como un ambiente y los datos se analizaron como un bloques completos al azar para poder incluir los rendimientos del 2012.

4.3 Resultados y discusión

El impacto del estrés por AL y BF fue medido a través del índice de intensidad para cada tipo de estrés. Para el ALII se obtuvo 0,72 en el 2013 y 0,73 en el 2014, mientras que para el BFII 0,77 en el 2013 y 0,65 en el 2014. No se tiene referencias de índices de intensidad de estrés para AL y BF en específico, pero Singh et al. (2003) obtuvieron valores de 0,61 y 0,66 en ensayos de baja fertilidad llevados a cabo en Quilichao, Colombia. En general, los valores de intensidad de estrés obtenidos en este trabajo fueron ligeramente altos en comparación con los indicados para otros tipos de estrés abiótico: 0,64 y 0,67 para sequía terminal en Puerto Rico y Colombia respectivamente (Terán y Singh, 2002b; Porch et al., 2009), y 0,66 para alta temperatura en Puerto Rico (Porch, 2006). Sin embargo, estos investigadores consideraron que los índices de intensidad de estrés obtenidos fueron útiles para identificar aquellas líneas con alta tolerancia, por lo que los índices de intensidad obtenidos en este trabajo indican que las condiciones a las que fueron sometidos los genotipos durante su evaluación fueron óptimas para discriminar por su nivel de tolerancia al estrés evaluado.

La condición de estrés por AL y BF reflejada por el ALII y el BFII fue acorde con los niveles promedio de Al y P que se tuvieron en los lotes donde se ubicaron los ensayos durante los dos años de evaluación (Tabla 4-1). Además, esta condición quedó reflejada en el análisis estadístico, que mostró diferencias altamente significativas entre el

ambiente con estrés y sin estrés, e interacción genotipo x ambiente, pero no diferencias entre años de evaluación ni interacción genotipo*año (Tabla 4-2).

Tabla 4-2. Análisis combinado de varianza para el rendimiento de 36 genotipos de frijol evaluados en una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Colombia. 2012-2013.

Fuente	gl	Cuadrado medio del error (CME)			
		Alto aluminio		Bajo fósforo	
		CME	p	CME	p
Año (Y)	1	4071775	0,2426	6989	0,9806
Ambiente (A)	1	418918209	0,0001	406702936	0,0001
Y * A	1	647322	0,3716	7501172	0,0188
R / Y * A	8	692983	0,0001	869478	0,0001
Bloque / R * Y * A	60	102509	0,0001	64903	0,1341
Genotipo (G)	35	154205	0,0001	178747	0,0001
G * Y	35	77448	0,5217	60237	0,2323
G * A	35	96303	0,0001	108415	0,0019
G * Y * A	35	78898	0,0142	46944	0,6370
Error	220	47056	-	52294	-
C.V.			12,50		13,07

La fenología de las plantas de frijol se vio afectada inicialmente tanto por el estrés por AL como por BF, y los días para llegar a floración aumentan en dos unidades en ambos casos con respecto al ambiente sin estrés (Tabla 4-3). Por el contrario, el ciclo reproductivo se acorta en ambos tipos de estrés y no se presentan diferencias con respecto al ambiente sin estrés al llegar a la madurez fisiológica. El comportamiento observado es congruente con lo expresado por Flor y Thung (1994), quienes indican que cuando se presenta deficiencia de fósforo, el período vegetativo de las plantas de frijol se prolonga algunos días mientras que la fase reproductiva se acorta. Al respecto, Nord y Lynch (2008), Nord et al. (2011) y Beebe (2012) indican que cuando se presenta deficiencia de P, las plantas alargan el periodo vegetativo para favorecer la adquisición de ese nutriente y producir más biomasa antes de enfocarse en la etapa reproductiva. Al analizarse la relación de las variables fenológicas con el rendimiento en cada uno de los tipos de estrés, no se dio ningún tipo de correlación significativa, por lo que no serían caracteres que puedan servir como criterio para la selección temprana de genotipos con mayor tolerancia.

Tabla 4-3. Fenología de 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.

Genotipo	Días a floración				Días a madurez fisiológica			
	SE	AL	SE	BF	SE	AL	SE	BF
SEF 1	31	33	31	34	59	60	59	60
SEF 9	32	33	32	33	60	60	60	60
SEF 10	31	33	31	34	60	60	60	60
SEF 11	32	34	32	34	60	60	60	62
SEF 14	30	32	30	31	59	59	59	58
SEF 15	31	34	31	33	62	62	61	62
SEF 16	30	34	30	32	62	61	61	61
SEF 17	32	34	32	33	59	58	59	60
SEF 28	31	34	31	34	59	60	59	59
SEF 29	30	34	31	33	62	62	62	63
SEF 42	31	34	31	32	60	60	60	60
SEF 43	29	31	29	31	58	58	59	58
SEF 44	29	31	29	31	57	57	57	59
SEF 45	30	30	30	31	59	57	59	59
SEF 47	29	30	29	30	57	57	58	57
SEF 49	30	33	31	33	58	58	58	59
SEF 50	30	31	30	31	58	57	58	58
SEF 52	31	34	31	34	62	62	62	62
SEF 53	33	35	33	35	63	62	62	63
SEF 55	30	32	30	32	61	60	61	61
SEF 56	30	34	31	34	62	60	62	62
SEF 60	29	31	29	30	62	59	62	61
SEF 62	30	31	30	31	61	60	61	60
SEF 64	30	33	30	32	61	60	61	61
SEF 68	32	34	32	34	60	59	60	61
SEF 69	32	33	32	33	60	59	60	62
SEF 70	31	35	31	35	62	60	62	62
SEF 71	34	36	34	35	63	62	63	63
SEF 73	33	36	33	35	63	63	63	64
SEF 74	31	34	31	34	60	59	60	61
ALB 74	33	35	33	34	63	61	63	62
INB 841	31	32	31	32	60	58	60	59
RCB 593	31	35	32	34	60	61	60	62
EAP 9510-77	35	38	35	37	63	64	63	63
SER 16	32	33	32	33	60	56	60	58
G 40001	32	35	32	37	56	61	56	61
Media	31	33	31	33	60	60	60	61
LSD (0,01)*	1,2	1,2	1,3	1,3	1,8	1,8	1,8	1,8
LSD (0,01)**	0,4	0,4	0,6	0,6	ns	ns	ns	ns

* Para comprar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

La producción de biomasa de los genotipos evaluados se redujo significativamente tanto en el ambiente de AL como en el de BF (Tabla 4-4). En AL se pasó de una media general de 4489 kg/ha en Palmira a 1031 kg/ha en Quilichao, lo que significó una reducción promedio del 77%; mientras que en BF se pasó de una media de 4489 kg/ha en Palmira a 886 kg/ha en Quilichao, con una merma promedio del 80%. El estrés por aluminio afecta rápidamente la elongación de raíces y propicia un pobre desarrollo del sistema radical de las plantas de frijol, lo que reduce su capacidad para absorber nutrientes y agua, y da como resultado que éstas se queden pequeñas y produzcan escasa biomasa (Flor y Thung, 1994; Kochian et al., 2005; Rangel et al., 2007; Ryan et al., 2011; Yang et al., 2013). En cuanto al estrés por bajo P, una de las respuestas de las plantas a su deficiencia es estimular el crecimiento de las raíces a expensas de la parte aérea para aumentar la adquisición de este nutriente, lo que ocasiona una reducción en el crecimiento y acumulación de biomasa en la parte aérea, y un incremento en la relación raíz:tallo (Fan et al., 2003; Ho et al., 2005; Ramaekers et al., 2010).

En AL los genotipos SEF 50, SEF 45 y G 40001 fueron los de mayor cantidad de biomasa y se encuentran dentro de los genotipos con mayor rendimiento también (Tabla 4-5). Al igual que para AL, los genotipos que produjeron mayor cantidad de biomasa en BF, SEF 68, SEF 73, RCB 593 y SEF 60, coincidieron con los de mayor rendimiento en este tipo de estrés. Esta relación quedó clara al observar las correlaciones que se presentaron entre la producción de biomasa y el rendimiento. Para AL se obtuvo una correlación positiva y significativa ($r=0,33$; $p<0,05$), mientras que para BF se presentó una relación más fuerte y altamente significativa ($r=0,58$; $p<0,01$). Esta asociación positiva entre biomasa y rendimiento ya fue señalada por Singh et al. (2003) y Araújo et al. (2005) en ensayos de baja fertilidad, por lo que la capacidad para producir biomasa en los tipos de estrés evaluados, es una característica importante para la selección de genotipos más tolerantes. Al respecto, Araújo et al. (2005), Butare et al. (2012) y Rao (2014) indican que una mayor producción y cantidad de biomasa está estrechamente relacionada con mejores atributos radicales en condiciones de AL y BF. En el caso de AL, Butare et al. (2012) encontraron que de las líneas de frijol sembradas en cilindros con suelo altamente saturado de Al, aquellas con mejor desempeño fueron las que acumularon mayor cantidad de biomasa en la parte aérea. Por su parte, Ho et al. (2005) indican como resultado de su investigación que los genotipos más sensibles al estrés por bajo P produjeron una menor cantidad de biomasa aérea que aquellos más tolerantes.

Tabla 4-4. Producción de biomasa en 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.

Genotipo	Biomasa (kg/ha)					
	SE	AL	PR	SE	BF	PR
SEF 1	4768	988	77	4774	796	82
SEF 9	4462	798	82	4513	1087	76
SEF 10	5045	1074	78	5065	665	87
SEF 11	5024	959	80	5004	733	85
SEF 14	4056	871	78	4074	746	82
SEF 15	3973	950	75	3940	843	78
SEF 16	4551	888	80	4562	785	82
SEF 17	4519	932	79	4543	972	78
SEF 28	3806	790	79	3798	602	84
SEF 29	3948	1045	78	3942	937	76
SEF 42	4302	909	79	4288	1015	77
SEF 43	4768	965	79	4806	798	83
SEF 44	4714	1156	75	4755	821	82
SEF 45	4868	1251	74	4837	777	84
SEF 47	4843	1108	78	4796	856	82
SEF 49	5144	1147	77	5168	905	82
SEF 50	4389	1424	71	4399	786	82
SEF 52	4279	1058	75	4303	1003	76
SEF 53	4511	1052	78	4479	618	86
SEF 55	4861	854	84	4866	827	81
SEF 56	4620	669	85	4648	873	81
SEF 60	4783	1146	76	4772	1050	78
SEF 62	3825	944	75	3854	944	75
SEF 64	4433	1053	76	4422	933	77
SEF 68	4954	1149	77	4933	1285	73
SEF 69	4103	1203	70	4121	1014	75
SEF 70	5470	947	82	5436	1017	80
SEF 71	3943	1016	76	3937	807	79
SEF 73	4267	1077	75	4278	1217	70
SEF 74	4928	1159	76	4925	1089	78
ALB 74	4060	797	83	4027	771	79
INB 841	3860	1064	70	3911	700	81
RCB 593	4750	1188	73	4760	1104	75
EAP 9510-77	4198	1060	73	4182	920	78
SER 16	4722	1172	75	4697	828	82
G 40001	3854	1246	67	3781	770	80
Media	4489	1031	77	4489	886	80
LSD (0,05)*	691	691	ns	671	671	8
LSD (0,01)**	287	287	-	298	298	-

* Para comprar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

Tabla 4-5. Rendimiento, media geométrica (GM), porcentaje de reducción de rendimiento (PR), índice de susceptibilidad a alto aluminio (ALSI) y bajo fósforo (BFSI) para 36 genotipos de frijol evaluados en condición de alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.

Genotipo	Rendimiento					Rendimiento				
	SE	AL	GM	PR	ALSI	SE	BF	GM	PR	BFSI
	(kg/ha)			(%)		(kg/ha)		(%)		
SEF 1	2848	769	1473	73	1,00	2803	723	1438	75	1,06
SEF 9	2622	639	1297	76	1,05	2626	773	1394	70	0,99
SEF 10	2808	608	1301	79	1,08	2809	731	1411	73	1,03
SEF 11	2613	689	1320	74	1,02	2616	574	1233	78	1,10
SEF 14	2561	917	1509	64	0,88	2547	788	1395	69	0,97
SEF 15	2950	763	1512	73	1,01	2912	739	1448	74	1,05
SEF 16	2839	799	1483	73	1,00	2878	788	1478	72	1,02
SEF 17	2738	574	1262	79	1,08	2780	806	1458	71	1,00
SEF 28	2447	632	1224	74	1,02	2459	629	1219	74	1,03
SEF 29	2759	796	1464	71	0,98	2704	787	1465	70	0,99
SEF 42	3036	825	1568	73	1,00	3013	870	1624	71	1,01
SEF 43	2642	828	1486	69	0,94	2610	712	1354	73	1,02
SEF 44	2749	863	1509	71	0,94	2740	817	1468	69	0,98
SEF 45	2928	849	1572	70	1,00	2927	742	1457	74	1,04
SEF 47	2987	804	1572	72	0,99	2961	705	1444	76	1,07
SEF 49	2867	971	1648	73	1,03	2896	980	1657	65	0,91
SEF 50	2594	847	1482	67	0,92	2628	796	1416	69	0,96
SEF 52	2740	859	1530	69	0,95	2772	733	1388	73	1,04
SEF 53	2863	766	1476	72	0,99	2838	681	1391	76	1,08
SEF 55	2895	837	1524	73	0,98	2936	735	1459	74	1,04
SEF 56	2598	654	1242	76	1,05	2539	774	1429	69	0,97
SEF 60	3095	683	1412	77	1,08	3075	992	1731	68	0,95
SEF 62	2917	758	1433	74	1,02	2919	987	1644	66	0,94
SEF 64	2857	783	1480	72	1,00	2848	840	1469	69	0,97
SEF 68	2502	686	1315	73	1,01	2545	881	1489	65	0,91
SEF 69	2363	703	1292	69	0,95	2337	759	1343	67	0,95
SEF 70	2695	620	1293	77	1,06	2704	885	1510	67	0,93
SEF 71	2484	719	1327	70	0,96	2430	988	1528	60	0,84
SEF 73	2525	766	1377	69	0,95	2548	1042	1601	58	0,81
SEF 74	2769	674	1366	76	1,04	2823	742	1401	73	1,04
ALB 74	2387	586	1182	75	1,04	2425	810	1378	66	0,94
INB 841	2462	704	1295	72	1,00	2432	537	1154	77	1,09
RCB 593	2784	792	1492	71	0,98	2804	968	1655	65	0,92
EAP 9510-77	2688	771	1433	72	0,99	2684	695	1346	74	1,04
SER 16	2872	622	1339	78	1,08	2889	642	1355	77	1,09
G 40001	2432	855	1416	66	0,91	2455	401	957	83	1,17
Media	2720	750	1414	72	1,00	2720	779	1433	71	1,00
LSD (0,01)*	295	295	200	7	0,09	310	310	176	7	0,11
LSD (0,01)**	-	181	-	-	-	262	262	-	-	-

* Para comparar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

El rendimiento de todos los genotipos evaluados en estrés por AL y BF se vio significativamente afectado por ambos tipos de estrés y bajó, en promedio, un poco más del 70% con respecto al ambiente sin estrés (Tabla 4-5). El rendimiento promedio se redujo de 2720 kg/ha en el ambiente sin estrés a 750 kg/ha en AL y a 779 kg/ha en BF. A pesar de que el efecto negativo de cada tipo de estrés fue similar en magnitud, la respuesta de los genotipos en uno u otro ambiente fue diferencial. En AL los mejores genotipos fueron SEF 49, SEF 14, SEF 44, SEF 52 y G 40001, mientras que en BF, SEF 73, SEF 60, SEF 71, SEF 62, SEF 49 y RCB 593. Dentro de los genotipos con mayor rendimiento en AL, obtuvieron una GM alta SEF 49 y SEF 52, mientras que en BF hubo una mayor coincidencia entre ambas variables y se destacaron los genotipos SEF 60, SEF 49, RCB 593 y SEF 62. Este comportamiento quedó reflejado en la correlación fuerte y altamente significativa que se presentó entre la GM y el rendimiento en ambos tipos de estrés (Tabla 4-6). A su vez, los genotipos con mayor rendimiento en cada uno de los ambientes con estrés presentaron bajos índices de ALSI y BFSI, indicativo de la utilidad de los mismos en la selección de tolerancia bajo estos tipos de estrés edáfico y de su correlación fuerte y altamente significativa con el rendimiento (Tabla 4-6). Tanto la media geométrica como los índices de susceptibilidad a estrés han sido propuestos como muy útiles, junto con el rendimiento, en la selección de genotipos tolerantes en baja fertilidad y otros tipos de estrés abiótico (Ramírez y Kelly, 1998; Singh et al., 2003; Frahm et al., 2004; Porch et al., 2009).

El buen desempeño de algunas de las líneas SEF en cada uno de los dos tipos de estrés donde se evaluaron, se puede explicar desde posible el aporte de los padres del cruzamiento. Se esperaba que el padre de mejor desempeño en condición de alto Al fuera ALB 74, por ser la fuente directa de genes de *P. coccineus*, especie conocida por su tolerancia a altos niveles de aluminio (Butare et al., 2011); sin embargo, su desempeño fue muy pobre. El padre de mejor comportamiento, tanto en AL como en BF, fue RCB 593, talvez debido a su excelente vigor y capacidad de removilización de asimilados hacia el grano (Capítulo 1), característica asociada a un mayor potencial productivo en condiciones de bajo P (Beebe et al., 2008 y 2013b). G 40001 es conocido por su tolerancia a la sequía y a alta temperatura (Muñoz et al., 2004 y 2006; Micheletto et al., 2007), pero no por su buen desempeño en condiciones de alto aluminio, como se observó en este trabajo, donde fue el mejor genotipo durante el 2013 y se esperaba que uno de los mejores en el 2014, pero fue afectado por *Cercospora* sp., lo que redujo su rendimiento considerablemente. A pesar del buen desempeño en AL, G 40001 es sumamente sensible a la deficiencia de P, al igual que lo mostrado en ensayos de baja fertilidad en Darién, Colombia, donde fue uno de los peores (Beebe et al., 2014). Por lo expuesto, se podría esperar en las líneas SEF, el aporte de tolerancia a AL por parte de los tres padres del cruzamiento, mientras que para BF solo de dos de ellos, al presentar INB 841 un comportamiento similar al de su ancestro (G 40001).

Tabla 4-6. Coeficientes de correlación simple (r) entre las variables, rendimiento (R), peso de 100 semillas (S), número de granos/m² (G), media geométrica (GM), índice de susceptibilidad a alto aluminio (ALSI) y a bajo fósforo (BFSI) para 36 genotipos de frijol evaluados en condición de alto aluminio (AL) y bajo fosforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.

	R_{AL}	R_{BF}	S_{SE}	S_{AL}	S_{BF}	G_{SE}	G_{AL}	G_{BF}	GM_{AL}	GM_{BF}	ALSI	BFSI
R_{SE}	0,25	0,25	0,12	-0,01	0,03	0,04	0,11	0,26	0,63**	0,56**	0,34*	0,18
R_{AL}	-	0,06	-0,20	-0,16	-0,21	0,05	0,41*	0,05	0,89**	0,13	-0,72**	0,03
R_{BF}		-	0,54**	0,62**	0,69**	-0,39*	-0,45**	0,48*	0,14	0,93**	0,12	-0,90**
S_{SE}			-	0,95**	0,93**	-0,79**	-0,84**	-0,21	-0,05	0,55**	0,25	-0,51**
S_{AL}				-	0,96**	-0,76**	-0,83**	-0,21	-0,08	0,58**	0,13	-0,63**
S_{BF}					-	-0,72**	-0,83**	-0,15	-0,11	0,65**	0,21	-0,69**
G_{SE}						-	0,70**	0,18	0,02	-0,37*	0,01	0,39*
G_{AL}							-	0,11	0,33*	-0,41	-0,32*	0,52**
G_{BF}								-	0,03	0,32*	0,17	-0,17
GM_{AL}									-	0,34*	-0,43**	0,11
GM_{BF}										-	0,24	-0,69**
ALSI											-	0,03

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

Otro de los parámetros de rendimiento evaluados fue el peso de 100 semillas, que a pesar de ser uno de los más afectados por otros tipos de estrés abiótico, como la sequía terminal y altas temperaturas (Rainey y Griffiths, 2005), no es afectado por AL ni por BF, y por el contrario, los granos producidos en estos dos tipos de estrés tienen mayor peso que los producidos en el ambiente sin estrés (Tabla 4-7). Por esta razón, los valores de GFI superaron el 100% en 35 de los 36 genotipos evaluados en AI y en todos en BF. Para el estrés por bajo P se encontró una correlación altamente significativa y positiva entre el peso de 100 semillas y el rendimiento (Tabla 4-6), y entre el GFI y el rendimiento ($r=0,59$, $p<0,001$). Al respecto, una posible explicación sobre las diferencias observadas entre genotipos en cuanto a la utilización del P del suelo, son las reservas de este nutriente en las semillas, que se encuentran en función de su peso y concentración (Dorcivil et al., 2010). En cuanto a la relación entre el GFI y el rendimiento, Beebe (2012) indica que una mayor removilización de fotosintatos hacia el grano contribuye a elevar la productividad de frijol en una condición de bajo fósforo.

El número de granos/m² se vio afectado fuertemente por los dos tipos de estrés estudiados, y se reduce en promedio un 66% en AL y un 72% en BF (Tabla 4-7). En ambos casos, la menor producción de biomasa a causa del estrés y el hecho de que las plantas crecen y ramifican menos, provocan la merma en el número de granos. Además, para el caso de bajo P en frijol, se indica que su deficiencia provoca un número reducido de flores, alta tasa de aborto floral y un pobre cuaje de semillas (Flor y Thung, 1994; Rao, 2009).

Tabla 4-7. Peso de 100 semillas, índice de llenado de grano (GFI), número de granos/m² y porcentaje de reducción de granos/m² para 36 genotipos de frijol evaluados en condición de alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.

Genotipo	Peso de 100 semillas						Granos/m ²					
	SE		GFI	SE		GFI	SE		PR	SE		PR
	AL	(g)		BF	(g)		AL	(%)		BF	(%)	
SEF 1	26	28	107	26	28	104	1248	444	63	1258	310	75
SEF 9	26	28	108	26	26	101	1303	451	63	1304	414	69
SEF 10	27	29	109	27	28	105	1300	373	71	1306	306	76
SEF 11	28	30	110	27	28	101	1025	348	64	1021	270	73
SEF 14	26	29	108	26	26	99	1247	472	61	1248	324	74
SEF 15	28	29	100	28	29	101	1058	447	56	1056	362	62
SEF 16	24	26	108	24	25	104	1316	498	60	1313	321	74
SEF 17	28	31	110	28	29	105	1211	278	76	1213	330	70
SEF 28	25	28	112	25	27	106	1229	352	70	1229	333	72
SEF 29	28	30	107	28	30	105	1395	458	62	1405	293	76
SEF 42	26	30	115	26	29	108	1298	394	69	1300	355	72
SEF 43	26	29	111	26	27	105	1277	395	69	1268	371	71
SEF 44	26	30	112	26	27	105	1291	507	58	1296	307	74
SEF 45	26	28	109	26	27	103	1284	452	65	1289	314	74
SEF 47	27	30	110	27	28	102	1312	408	69	1308	323	75
SEF 49	28	31	111	28	30	113	1193	380	67	1182	325	73
SEF 50	26	29	108	27	27	104	1150	353	68	1145	352	69
SEF 52	28	29	107	28	29	104	855	367	57	850	314	63
SEF 53	26	29	111	26	27	106	1047	377	61	1053	298	71
SEF 55	25	27	105	25	27	103	1201	414	66	1211	399	64
SEF 56	26	28	106	26	29	107	1383	360	74	1389	388	72
SEF 60	26	28	108	25	28	109	1157	479	58	1157	456	59
SEF 62	25	27	111	25	27	110	1229	439	63	1236	394	67
SEF 64	22	24	110	22	24	109	1566	572	64	1566	372	76
SEF 68	32	36	114	32	35	113	787	267	61	786	254	72
SEF 69	29	33	115	29	31	109	1062	284	72	1057	330	66
SEF 70	27	30	111	27	30	109	1321	247	81	1328	330	75
SEF 71	27	32	121	26	31	116	1046	289	72	1042	376	64
SEF 73	28	33	119	28	34	122	1175	244	79	1176	347	70
SEF 74	28	32	113	28	30	104	1291	410	65	1283	363	72
ALB 74	27	31	110	27	31	115	1203	301	74	1207	282	76
INB 841	21	23	112	21	21	101	1287	402	70	1283	347	72
RCB 593	27	32	113	27	31	116	1170	400	64	1164	348	70
EAP 9510-77	22	27	120	23	26	119	1461	501	64	1458	313	79
SER 16	25	25	103	25	25	102	1559	354	78	1545	351	78
G 40001	11	13	107	12	13	106	1932	996	47	1935	328	80
Media	26	29	110	26	28	107	1246	409	66	1246	339	72
LSD (0,05)*	1,7	1,7	8	1,5	1,5	7	234	234	15	214	214	ns
LSD (0,05)**	0,4	0,4	-	0,6	0,6	-	74	74	-	67	67	-

* Para comprar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

La removilización de fotosintatos hacia los órganos reproductivos en frijol es uno de los procesos más afectados por el estrés abiótico y un mecanismo esencial para lograr tolerancia en sequía terminal y alta temperatura (Omae et al., 2007; Beebe et al., 2009; Omae et al., 2012; Beebe et al., 2013b). En suelos de baja fertilidad, con problemas de P y Al, se menciona que el HI se asocia positivamente con la tolerancia al estrés (Singh et al., 2003), mientras que para bajo P se indica que una alta removilización desde las estructuras vegetativas hacia los granos contribuye a mejorar el rendimiento en este tipo de estrés (Beebe et al., 2008; Beebe et al., 2013a; Rao, 2014). A pesar de lo anterior, los resultados obtenidos en este trabajo mostraron que bajo estrés por AL y BF no se presentaron problemas de removilización de asimilados hacia los órganos reproductivos. Por el contrario, se tuvieron mayores valores de HI, PPI y SBR en los ambientes con estrés que en el ambiente sin estrés (Tabla 4-8), excepto para el PHI, que se dio una leve baja en los ambientes con estrés con respecto al ambiente sin estrés. A nivel de ambiente, no se presentaron diferencias entre genotipos, por lo que no se pudo emplear estos parámetros para discriminar entre materiales por su tolerancia al estrés por Al y BF. Este comportamiento quedó reflejado en la ausencia de correlaciones significativas entre el rendimiento y los índices de partición de asimilados medidos, con excepción del HI en AL ($r=0,46$, $p<0,005$).

La ausencia de problemas de removilización en los dos tipos de estrés estudiados es una de las razones por la cual no se vio afectado el llenado del grano, se presentaron valores de GFI por encima de 100% y se tuvieron granos más pesados en los ambientes con estrés que en la condición sin estrés. Ante esta situación, la producción de biomasa se vuelve crítica para lograr mejores rendimientos en AL y BF, ya que las plantas necesitan materia prima para removilizar.

Para el HI y PPI se presentaron valores mayores a 100% en muchos casos. Debido a que se utilizó la biomasa de la parte aérea a mitad de llenado de vainas para el cálculo del HI y PPI, y por la metodología empleada (no se realiza la medición sobre la misma planta), puede darse una sobreestimación de estos valores, de acuerdo a lo indicado Klaedtke et al. (2012), como efectivamente ocurrió. Aunque en este caso no fue necesario, cuando se presenta esta situación para el HI y el PPI, debe valorarse la tendencia y las correlaciones encontradas y no los valores en sí.

Tabla 4-8. Índices de cosecha (HI), de cosecha de vainas (PHI), de partición a vainas (PPI) y de reducción de biomasa del tallo (SBR) para 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.

Genotipo	HI				PHI				PPI				SBR			
	SE	AL	SE	BF	SE	AL	SE	BF	SE	AL	SE	BF	SE	AL	SE	BF
SEF 1	65	104	65	83	76,8	75,8	77,0	76,8	84	122	84	109	15	29	20	40
SEF 9	69	100	69	64	77,7	77,2	77,8	77,5	82	107	75	63	30	16	42	47
SEF 10	60	70	59	90	77,7	76,2	77,8	76,5	76	91	76	108	40	40	41	28
SEF 11	57	92	50	77	74,5	76,4	74,7	77,0	71	101	65	98	34	32	44	42
SEF 14	72	117	68	74	79,8	79,1	79,5	78,7	85	125	84	93	25	35	28	43
SEF 15	68	100	67	89	79,6	78,8	79,3	78,3	85	107	84	92	26	30	30	48
SEF 16	73	106	66	84	79,1	77,1	79,3	78,2	80	129	82	93	25	35	30	47
SEF 17	68	68	70	79	78,6	78,1	78,7	77,2	87	88	77	93	36	57	36	40
SEF 28	79	75	79	88	78,4	76,6	78,5	78,5	93	88	97	110	41	43	43	34
SEF 29	84	106	83	66	78,7	78,0	78,1	77,2	103	114	95	85	19	38	30	49
SEF 42	69	100	70	84	79,8	78,3	79,7	79,5	88	106	87	105	22	35	30	32
SEF 43	69	92	69	89	79,9	79,6	79,6	79,2	71	104	71	104	39	47	47	50
SEF 44	71	104	67	74	78,9	77,3	79,1	77,5	73	102	84	98	36	30	46	54
SEF 45	61	78	61	83	78,1	77,2	78,0	78,3	78	91	77	95	45	40	46	54
SEF 47	68	94	68	82	80,1	79,6	79,8	80,4	85	104	84	100	40	41	40	50
SEF 49	60	88	57	75	77,5	77,3	77,5	77,3	72	90	73	96	40	52	47	42
SEF 50	64	72	65	78	77,2	75,1	77,2	75,8	83	88	84	92	39	60	38	45
SEF 52	53	78	49	69	76,3	75,9	77,1	75,5	65	103	65	92	48	52	49	50
SEF 53	55	101	52	80	78,2	76,6	78,2	76,0	67	93	68	106	40	40	39	35
SEF 55	56	99	54	91	78,2	78,1	78,3	78,2	73	96	69	115	38	26	38	42
SEF 56	68	103	69	92	77,0	77,9	76,8	77,8	89	106	88	112	12	22	19	35
SEF 60	67	74	60	76	77,4	76,7	78,3	77,7	70	83	78	97	26	48	31	41
SEF 62	68	90	69	81	78,6	77,2	78,7	78,0	87	103	88	100	26	45	28	48
SEF 64	73	84	73	79	78,5	76,0	78,3	76,7	89	75	91	91	38	37	40	56
SEF 68	54	66	51	51	76,8	76,6	76,8	75,7	67	75	65	67	33	47	39	57
SEF 69	66	69	68	79	76,3	76,4	76,5	77,3	88	83	89	103	23	42	29	37
SEF 70	61	63	60	82	76,0	76,5	75,8	75,9	80	84	79	107	24	53	30	35
SEF 71	64	84	64	72	77,9	78,8	78,0	78,5	82	106	82	93	42	50	44	36
SEF 73	67	59	67	77	75,7	76,9	76,1	77,0	89	73	80	93	31	52	33	49
SEF 74	65	86	66	73	77,5	76,8	77,5	76,7	91	96	74	97	25	43	39	57
ALB 74	72	81	72	90	76,9	76,0	76,8	76,9	94	86	86	115	29	33	30	32
INB 841	68	75	62	76	79,2	75,7	79,1	76,5	79	65	79	89	34	66	37	59
RCB 593	78	87	71	89	77,4	75,6	77,7	77,2	99	95	76	104	18	36	30	47
EAP 9510-77	70	92	71	59	77,6	77,4	77,7	76,8	91	104	91	78	35	55	34	66
SER 16	70	75	71	77	80,6	79,7	80,5	78,1	88	95	88	93	30	51	36	38
G 40001	64	91	54	39	77,4	76,0	78,1	78,7	76	81	69	48	37	43	46	61
Media	67	87	65	78	78,0	77,2	78,0	77,5	82	96	80	95	32	42	36	45
LSD (0,05)*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	1,6	1,6	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
LSD (0,05)**	6,8	6,8	8,3	8,3	0,6	0,6	0,3	0,3	11	11	8,9	8,9	ns	ns	5,4	5,4

* Para comprar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

Se midieron varios parámetros fisiológicos para tratar de explicar el comportamiento de los genotipos en condición de AL y BF. Se presentaron diferencias significativas entre las medias de las variables para cada tipo de estrés al comprarlas con las del ambiente sin estrés (Tabla 4-9). A pesar de ello, dentro de cada uno de los ambientes estresantes no se dieron diferencias estadísticas entre genotipos para la mayoría de las variables, excepto para las unidades SPAD en AL y el índice de área foliar en ambos tipos de estrés. Se conoce que el medidor SPAD mide verdor del follaje y que la toxicidad por aluminio causa clorosis de la planta y deficiencias nutricionales (Yang et al., 2013), por lo que las unidades SPAD decaen con respecto al ambiente sin estrés. Los genotipos SEF 14, SEF 52 y G 40001 presentaron los mayores valores de unidades SPAD y fueron de los genotipos con mayor rendimiento en AL. Ello quedó reflejado en la correlación positiva y significativa que se presentó entre las unidades SPAD y el rendimiento en AL ($r=0,35$; $p<0,04$), por lo que esta medida podría ayudar en la selección de tolerancia en este tipo de estrés.

La toxicidad por Al daña el sistema radical de las plantas y reduce la absorción de agua y nutrientes, en especial calcio y fósforo (Flor y Thung, 1994; Yang et al., 2013). Además, ocasiona cierre de estomas y reduce las tasas de transpiración y fotosíntesis (Yang et al., 2013). Al reducirse la absorción de agua y darse el cierre de estomas, se da una baja conductancia estomática y las plantas se ven limitadas para enfriar su dosel. Debido a ello las diferencias que se presentaron entre el ambiente con AL y sin estrés para ambos parámetros. Sin embargo, las diferencias no se presentaron a nivel de genotipos, al igual que en el estrés por bajo P, por lo que no se pudo emplear estas variables para diferenciar entre los materiales evaluados.

Tanto el estrés por AL como por BF afectan el desarrollo foliar y por tanto las diferencias encontradas en el LAI entre ambos tipos de estrés y el ambiente sin estrés. Al respecto, se indica que indican que la toxicidad por Al reduce el número de hojas y su tamaño (Yang et al., 2013), y que cuando se presenta deficiencia de P las plantas de frijol presentan inhibición de la expansión foliar, hojas más pequeñas y de color verde más oscuro, y reducción del área foliar (Flor y Thung, 1994; Rao, 2009). A pesar de que se presentaron diferencias en la respuesta de los genotipos en cuanto al LAI dentro de cada uno de los tipos de estrés evaluados, solo en el caso de BF correlacionaron de manera fuerte y altamente significativa con el rendimiento ($r=0,65$, $p<0,01$). De esta manera, los genotipos con mayor LAI como SEF 68, SEF 70, SEF 73 y RCB 593 fueron de los que presentaron mayores rendimientos en BF, lo que indica que es un atributo deseable e importante en la búsqueda de tolerancia a este tipo de estrés.

Tabla 4-9. Contenido de clorofila en hoja (SPAD), conductancia estomática, depresión de la temperatura del dosel (T dosel) e índice de área foliar (LAI) para 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.

Genotipo	SPAD (u)				Conductancia (mmol m ⁻² s ⁻¹)				T dosel (°C)				LAI (m ² /m ²)			
	SE	AL	SE	BF	SE	AL	SE	BF	SE	AL	SE	BF	SE	AL	SE	BF
SEF 1	36,8	32,2	36,6	29,9	460	323	465	362	6,7	5,1	7,0	4,6	3,30	1,05	3,30	0,80
SEF 9	38,3	34,9	38,1	33,0	461	320	460	349	6,8	4,6	7,7	4,2	3,21	0,73	3,21	0,94
SEF 10	42,3	34,5	42,6	33,3	531	312	526	393	7,1	5,2	6,7	3,6	3,33	0,95	3,33	0,64
SEF 11	38,6	34,2	38,5	31,7	485	232	487	341	6,1	5,3	5,9	4,5	3,89	0,96	3,89	0,66
SEF 14	42,6	40,5	42,6	35,4	465	296	457	378	5,9	4,9	6,0	3,5	2,48	0,64	2,48	0,59
SEF 15	43,7	39,2	43,4	35,3	413	306	416	368	8,2	4,6	8,6	2,6	2,74	0,80	2,74	0,81
SEF 16	41,3	37,2	41,4	34,5	457	303	454	390	6,9	4,7	6,3	3,4	3,02	0,79	3,02	0,66
SEF 17	42,5	37,1	42,6	33,1	456	318	459	351	6,9	5,1	7,0	3,9	3,11	0,85	3,11	0,82
SEF 28	38,5	36,4	38,8	33,6	420	269	412	361	7,4	4,4	7,4	3,1	2,53	0,72	2,53	0,52
SEF 29	44,5	37,7	44,4	33,1	362	295	362	346	6,4	4,6	6,1	3,7	2,77	0,99	2,77	0,81
SEF 42	38,6	33,5	38,5	30,1	474	282	479	355	6,8	4,5	7,5	3,3	3,19	0,95	3,19	0,91
SEF 43	38,1	37,1	37,8	31,1	423	262	424	282	6,5	4,8	6,5	3,4	2,87	0,79	2,87	0,65
SEF 44	43,3	35,8	43,1	36,1	420	204	421	353	7,0	4,4	6,8	3,6	2,79	0,87	2,79	0,68
SEF 45	38,9	34,8	39,1	33,3	476	192	480	370	6,8	3,5	7,1	2,9	2,91	0,97	2,91	0,68
SEF 47	39,3	36,0	39,0	30,5	294	266	294	388	5,9	4,6	6,0	3,1	3,21	0,83	3,16	0,66
SEF 49	41,6	36,9	41,5	32,2	490	343	488	417	5,7	5,9	5,3	3,9	3,94	0,94	3,94	0,79
SEF 50	39,1	37,1	39,2	30,2	363	234	363	328	6,4	4,8	6,3	3,7	3,09	1,11	3,09	0,66
SEF 52	41,8	40,0	42,0	36,5	471	296	467	432	6,9	4,4	7,4	4,7	3,29	1,02	3,29	0,93
SEF 53	43,4	37,0	43,2	35,4	392	284	395	435	7,5	5,1	8,0	3,8	3,58	1,09	3,58	0,59
SEF 55	41,8	37,0	42,1	33,1	378	296	381	398	7,2	3,8	7,8	3,5	3,30	0,76	3,30	0,65
SEF 56	38,7	35,6	38,9	30,4	446	238	445	397	7,1	3,7	6,8	3,5	3,06	0,65	3,06	0,87
SEF 60	43,3	37,1	42,8	33,6	476	263	472	328	7,8	4,3	7,8	3,5	2,79	0,88	2,79	0,84
SEF 62	43,8	36,5	43,5	28,7	538	295	540	377	6,8	4,5	7,3	2,8	2,30	0,74	2,30	0,73
SEF 64	40,1	39,6	40,0	34,6	473	321	467	307	7,2	5,3	7,8	3,3	2,72	0,80	2,72	0,74
SEF 68	35,7	33,6	35,9	32,7	411	310	411	344	5,9	3,7	5,6	4,2	3,26	0,94	3,26	1,18
SEF 69	38,6	37,2	38,7	31,8	516	300	517	354	7,9	4,6	7,6	3,0	3,12	1,01	3,12	0,92
SEF 70	39,8	34,7	39,6	30,8	484	263	483	408	7,5	3,7	7,6	4,3	3,78	1,00	3,79	1,02
SEF 71	41,0	36,8	40,9	34,3	488	326	488	422	8,2	4,9	7,8	2,9	3,36	0,97	3,36	0,88
SEF 73	40,1	32,6	40,3	31,2	492	274	501	448	7,1	4,8	7,7	4,8	3,24	1,02	3,24	1,29
SEF 74	36,8	33,3	37,2	29,4	434	265	438	388	6,4	4,6	6,0	3,6	3,48	1,25	3,48	1,00
ALB 74	39,4	35,4	39,4	31,3	534	263	537	364	6,4	4,5	6,5	4,0	3,11	0,66	3,11	0,77
INB 841	40,1	35,7	40,3	33,6	409	290	413	351	6,9	5,0	7,0	3,3	2,35	0,78	2,35	0,63
RCB 593	40,1	35,5	40,7	32,2	512	212	506	411	6,7	5,5	6,1	3,4	3,43	1,17	3,43	1,01
EAP 9510-77	42,7	39,9	42,7	35,7	492	287	486	417	7,1	4,9	5,8	3,6	3,36	1,05	3,20	0,83
SER 16	37,7	38,0	37,5	33,2	481	257	478	348	6,2	4,9	5,9	3,0	3,28	0,99	3,28	0,71
G 40001	35,2	41,3	35,3	32,6	386	285	391	367	7,1	4,4	7,1	3,0	2,19	0,79	2,19	0,36
Media	40,2	36,4	40,2	32,7	452	280	452	373	6,9	4,7	6,9	3,6	3,09	0,90	3,09	0,78
LSD (0,05)*	4,2	4,2	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,56	0,56	0,55	0,55
LSD (0,05)**	2,5	2,5	1,2	1,2	69	69	ns	ns	1,2	1,2	0,9	0,9	0,19	0,19	0,21	0,21

* Para comparar medias entre genotipos.

** Para comparar medias entre ambientes.

El mejoramiento de cultivos para estrés abiótico no debe dejar de lado el desempeño de los genotipos tolerantes en un ambiente donde no se presenten limitaciones, ya que idealmente éstos deben tener la capacidad de responder bien cuando se presenta el estrés y cuando no se tenga, o se aminore mediante la aplicación de fertilizantes y/o enmiendas. Por esta razón se procedió a clasificar los genotipos evaluados según su respuesta tanto en estrés como sin estrés (Figuras 4-1 y 4-2).

En el ambiente con estrés por alto Al se encontraron 15 genotipos que superaron la media para cada ambiente y se ubicaron en el cuadrante superior derecho de la Figura 4-1. Entre los de mejor desempeño se encuentran SEF 42, SEF 44, SEF 45, SEF 49, SEF 52 y SEF 55. En el cuadrante inferior derecho se ubicaron genotipos que pueden tener potencial como padres para programas de mejora genética, como el caso de SEF 14, SEF 43 y SEF 50. Todos estos genotipos, excepto SEF 55, poseen arquitectura erecta y algunos de ellos, como SEF 42, SEF 43, SEF 44, SEF 45 y SEF 50 poseen un buen color y tono de grano, características valiosas desde un punto de vista comercial. La identificación de genotipos con algún grado de tolerancia a AL en condiciones de campo es importante, debido a que muchos de los estudios sobre esta problemática se han realizado en condiciones hidropónicas y de invernadero (Butare et al., 2011 y 2012), y los materiales identificados como tolerantes en estos sistemas no presentaron un buen desempeño en condiciones de campo (Beebe et al., 2009).

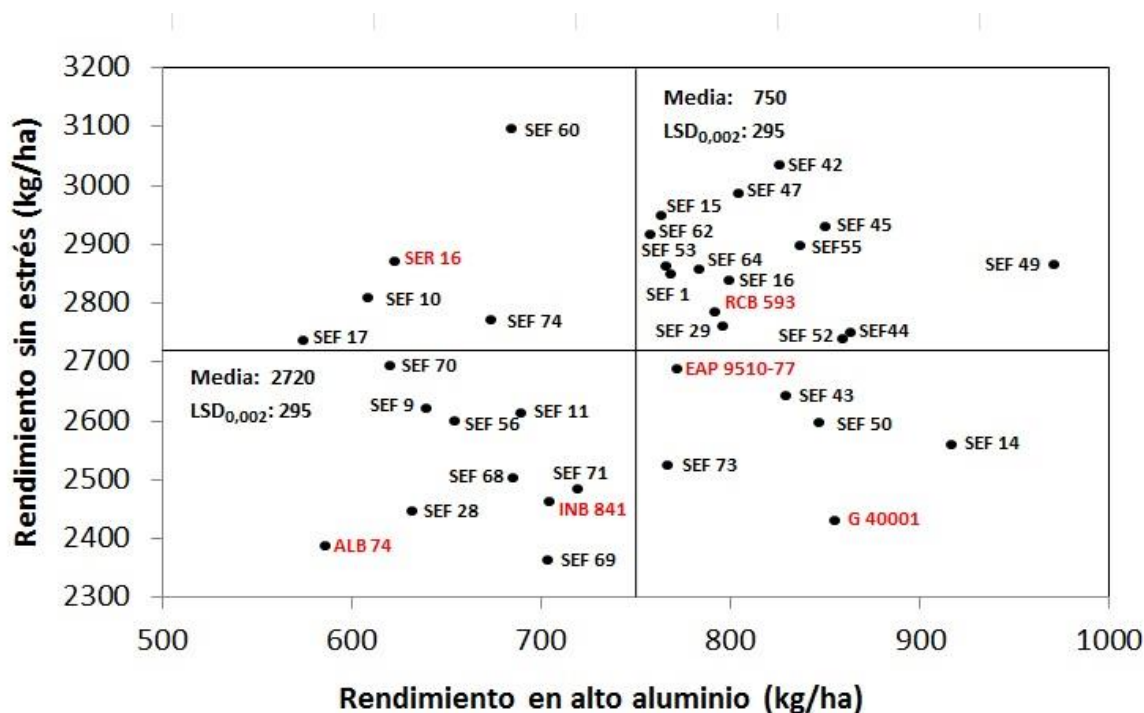


Figura 4-1. Comparación del rendimiento obtenido por 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por alto aluminio (AL) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.

En el ambiente con estrés por bajo P se encontraron 9 genotipos que superaron la media para cada ambiente y se ubicaron en el cuadrante superior derecho de la Figura 4-2. Entre los de mejor desempeño se encuentran SEF 42, SEF 49, SEF 60, SEF 62 y RCB 593. En el cuadrante inferior derecho se ubicaron genotipos que pueden tener potencial como padres para programas de mejora genética, como el caso de SEF 68, SEF 70, SEF 71 y SEF 73. Todos estos genotipos, excepto SEF 68, SEF 70 y SEF 73 poseen arquitectura erecta y algunos de ellos, como SEF 42, SEF 60, SEF 62 y RCB 593 poseen un buen color y tono de grano, características valiosas desde un punto de vista comercial. De los genotipos con mejor desempeño en bajo P, SEF 44 y SEF 60 poseen raíces gruesas, según evaluaciones realizadas en cilindros de suelo (datos no incluidos), y esta es una característica muy útil en suelos de baja fertilidad, ya que muchas veces presentan compactación y este tipo de raíces facilitan la penetración y exploración del suelo (Beebe, 2012). Es probable que esta característica sea uno de los aportes de *P.coccineus* en el cruzamiento de las líneas SEF, porque esta especie de *Phaseolus* se caracteriza por poseer raíces más gruesas que las del frijol común (Butare et al., 2012).

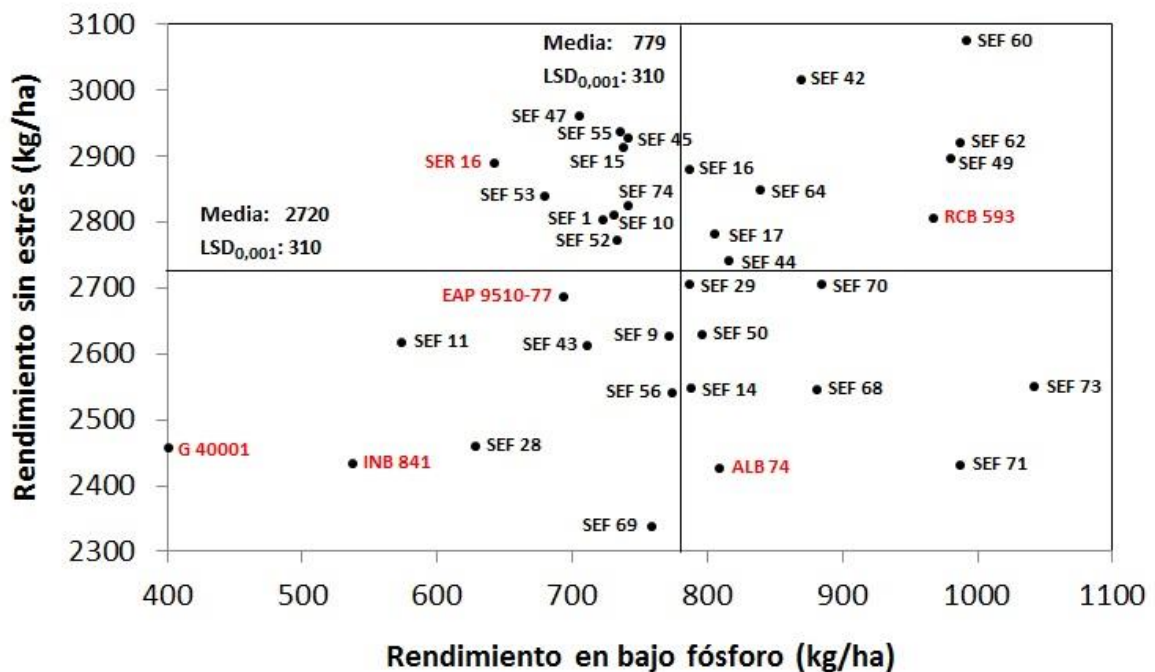


Figura 4-2. Comparación del rendimiento obtenido por 36 genotipos de frijol evaluados una condición de estrés por bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca, y sin estrés (SE) en Palmira, Valle. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Colombia. 2013-2014.

La toxicidad por Al afecta la absorción de fósforo, calcio, magnesio y potasio (Flor y Thung, 1994; Vardar y Ünal, 2007), por lo que es deseable contar con genotipos que presenten tolerancia a alto Al y a bajo P. En este trabajo se lograron identificar siete genotipos que presentaron un buen desempeño en ambos tipos de estrés por separado y que eventualmente podrían comportarse bien en un suelo que presente ambas limitantes. Al respecto, SEF 16, SEF 42, SEF 44, SEF49, SEF 62, SEF 64 y RCB 593 presentaron un rendimiento por encima de la media en ambos tipos de estrés edáfico y por encima de la media en el ambiente sin estrés (Figuras 4-1 y 4-2). La identificación y el desarrollo de genotipos de frijol con tolerancia a Al y bajo P contribuiría a reducir la dependencia de pequeños productores de la aplicación de cal y fertilizantes para obtener mejores rendimientos (Rangel et al., 2010) y aumentaría la productividad del frijol en suelos marginales o en cuando las condiciones económicas del productor no le permite la utilización de insumos.

Los problemas de estrés abiótico se pueden presentar solos en combinación. Por ejemplo, es común que la sequía y alta temperatura se presenten juntas, y que en un mismo suelo se presenten problemas de aluminio en combinación con bajos niveles de fósforo. De hecho, se indica que es deseable que el mejoramiento para sequía se combine con la tolerancia a Al, para asegurar que los genotipos tolerantes a sequía la expresen adecuadamente si ésta se presenta en un suelo con problemas de aluminio (Yang et al., 2013). Al respecto, Beebe et al. (2014) indican que después de varios años de evaluaciones y estudiar alrededor de 1400 genotipos, se identificaron líneas con tolerancia a diferentes tipos de forma individual, pero muy pocas que fueran tolerantes a dos o más tipos de estrés. Debido a esta situación, fue importante observar el comportamiento de las líneas SEF a través de los diferentes tipos de estrés abiótico en que fueron evaluadas del 2012 al 2014 (Tabla 4-10), e identificar aquellas que presentaron una mejor tolerancia en general y a uno o varios tipos de estrés en forma individual.

Dentro de los genotipos evaluados se destacaron SEF 60 fue muy estable y obtuvo buenos rendimientos en todos los ambientes excepto en alto aluminio, con un rendimiento significativamente mayor que el testigo comercial EAP 9510-77 en los ambiente de sequía terminal, bajo P y sin estrés. SEF 15 obtuvo altos rendimientos en alta temperatura, el ambiente sin estrés y en sequía terminal, donde superó al testigo comercial. SEF 42 se comportó muy bien y superó al testigo comercial en sequía terminal, bajo P y sin estrés. SEF 49 fue el mejor genotipo en alto Al, superó al testigo comercial en baja fertilidad y tuvo un comportamiento intermedio en el ambiente sin estrés. Otros genotipos estables a través de ambientes pero con un desempeño intermedio fueron SEF16 y SEF 62, que solo mostraron alta tolerancia en un tipo de estrés. Todos estos genotipos poseen buena arquitectura, hábito 2A, y de ellos, SEF 42, SEF 60 y SEF 62 color rojo brillante de tono claro con alto valor comercial.

Las líneas SEF fueron evaluadas inicialmente en sequía terminal durante el 2012 y se redujo su número de 74 a 30, basada la selección en conservar los mejores genotipos y la mayor representatividad de la diversidad de la población total. Esta selección previa contribuyó mejorar la tolerancia a bajo P, debido a los cambios constitutivos que implica la tolerancia a sequía terminal en cuanto a mejorar la removilización de fotosintatos hacia los granos (Beebe et al., 2008; 2012 y 2013a) y a que la sequía reduce la humedad en la capa superficial del suelo, donde se encuentra la mayor parte del P disponible, por lo que limita el suministro de este nutriente a la planta (Beebe et al., 2014). Esto quedó reflejado en que se tuvieron ocho líneas SEF con un rendimiento superior al testigo comercial en

bajo P y de ellas, SEF 42 y SEF 60, lo superaron también en sequía terminal. También quedó claro el aporte de la combinación de genes de las tres especies de *Phaseolus* en cuanto a la tolerancia a sequía terminal, ambiente en el que 11 líneas SEF (36%) superaron en rendimiento al testigo comercial EAP 9510-77.

Uno de los objetivos planteados al desarrollar las líneas SEF fue aprovechar la diversidad genética del género *Phaseolus* para mejorar el desempeño del frijol común a diversos tipos de estrés abiótico y los resultados obtenidos ratifican la pertinencia de la estrategia empleada, con genotipos que presentan tolerancia a más de un tipo de estrés en forma individual, por lo que el siguiente paso sería probarlos en combinaciones de estrés. El nivel de tolerancia alcanzado ayudaría a aminorar los efectos negativos del cambio climático y mejora las expectativas de producción en las condiciones limitantes que enfrentan muchos de los pequeños productores de frijol en los países tropicales.

Tabla 4-10. Rendimiento para 36 genotipos de frijol evaluados en cinco tipos de ambiente: sin estrés (SE) y sequía terminal (ST) en Palmira, Valle; alto aluminio (AL) y bajo fósforo (BF) en Quilichao, Cauca y alta temperatura (AT) en Armero Tolima. Colombia. 2013-2014.

Genotipo	Palmira	Palmira	Quilichao	Quilichao	Armero	Media
	SE	ST	AL	BF	AT	
SEF 1	2848	1106	769	723	140	1218
SEF 9	2622	1085	639	773	540	1209
SEF 10	2808	1356	608	731	369	1267
SEF 11	2613	802	689	574	277	1072
SEF 14	2561	1255	917	788	871	1318
SEF 15	2950	1362	763	739	1015	1403
SEF 16	2839	1227	799	788	872	1359
SEF 17	2738	1171	574	806	173	1194
SEF 28	2447	1181	632	629	44	1094
SEF 29	2759	1254	796	787	272	1269
SEF 42	3036	1322	825	870	268	1368
SEF 43	2642	1148	828	712	716	1276
SEF 44	2749	1167	863	817	231	1261
SEF 45	2928	952	849	742	667	1299
SEF 47	2987	1209	804	705	488	1324
SEF 49	2867	939	971	980	145	1310
SEF 50	2594	1135	847	796	89	1203
SEF 52	2740	774	859	733	439	1188
SEF 53	2863	972	766	681	118	1181
SEF 55	2895	1084	837	735	671	1310
SEF 56	2598	1279	654	774	133	1174
SEF 60	3095	1245	683	992	905	1428
SEF 62	2917	1167	758	987	709	1359
SEF 64	2857	1134	783	840	549	1306
SEF 68	2502	858	686	881	0	1103
SEF 69	2363	856	703	759	143	1051
SEF 70	2695	1249	620	885	97	1222
SEF 71	2484	1352	719	988	12	1225
SEF 73	2525	766	766	1042	0	1126
SEF 74	2769	1011	674	742	83	1176
ALB 74	2387	928	586	810	8	1049
INB 841	2462	957	704	537	615	1103
RCB 593	2784	1218	792	968	88	1306
EAP 9510-77	2688	908	771	695	745	1217
SER 16	2872	1085	622	642	0	1160
G 40001	2432	1149	855	401	1798	1268
Media	2720	1102	750	779	392	1233
LSD (0,01)*	301	279	202	175	500	123

* Para comparar medias entre genotipos dentro de ambientes.

4.4 Literatura citada

Anderson, J.W., B.M. Smith, and C.S. Washnock. 1999. Cardiovascular and renal benefits of dry bean and soybean intake. *Am. J. Clin. Nutr.* 70(3):464S-474S.

Araújo, A.P., I.F. Antunes, and M.G. Teixeira. 2005. Inheritance of root traits and phosphorus uptake in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under limited soil phosphorus supply. *Euphytica* 145:33-40.

Bartlett, M.S. 1947. The use of transformations. *Biometrics* 3:39-52.

Beebe, S.E., M. Rojas-Pierce, X. Yan, M.W. Blair, F. Pedraza, F. Muñoz, J. Tohme, and J.P. Lynch. 2006. Quantitative trait loci for root architecture traits correlated with phosphorus acquisition in common bean. *Crop Sci.* 46:413-423.

Beebe, S.E., I.M. Rao, C. Cajiao, and M. Grajales. 2008. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. *Crop Sci.* 48:582-592.

Beebe, S., I. Rao, M.W. Blair, and L. Butare. 2009. Breeding for abiotic stress tolerance in common bean: present and future challenges. *SABRAO J. Breed. Genet.* Vol. 41. s.p.

Beebe, S.E. 2012. Common bean breeding in the tropics. *Plant Breed. Rev.* 36:357-426.

Beebe, S., I. Rao, C. Mukankusi, and R. Buruchara. 2013a. Improving resource use efficiency and reducing risk of common bean production in Africa, Latin America and the Caribbean. In: C. Hershey and P. Neate, editors, *Eco-efficiency: from vision to reality*, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 117-134.

Beebe, S.E.; I.M. Rao, M.W. Blair, and J.A. Acosta. 2013b. Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Front. Physiol.* 4:35. doi:10.3389/fphys.2013.00035.

Beebe, S.E., I.M. Rao, M.J. Devi, and J. Polanía. 2014. Common beans, biodiversity, and multiple stresses: Challenges of drought resistance in tropical soils. *Crop Pasture Sci.* 65(7):667-675.

Blair, M., H.D. López, and I.M. Rao. 2009. Identification of aluminium resistant Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. *Braz. J. Plant Physiol.* 21(4):291-300.

Butare, L., I. Rao, P. Lepoivre, J. Polania, C. Cajiao, J. Cuasquer, and S. Beebe. 2011b. New genetic sources of resistance in the genus *Phaseolus* to individual and combined aluminium toxicity and progressive soil drying stresses. *Euphytica* 181(3):385-404.

Butare, L., I. Rao, P. Lepoivre, C. Cajiao, J. Polanía, J. Cuasquer, and S. Beebe. 2012. Phenotypic evaluation of interspecific recombinant inbred lines (RILs) of *Phaseolus* species for aluminium resistance and shoot and root growth response to aluminium-toxic acid soil. *Euphytica* 186(3):715-730.

- Díaz, L., J.M. Widholm, G.C. Fahey, E. Castaño, and O. Paredes. 2006. Chemical components with health implications in wild and cultivated Mexican common bean seeds (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Agric. Food Chem.* 54:2045-2052.
- Dorcinvil, R., D. Sotomayor-Ramírez, and J. Beaver. 2010. Agronomic performance of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines in an Oxisol. *Field Crops Res.* 118:264-272.
- Eticha, D., M. Zahn, M. Bremer, Z. Yang, A.F. Rangel, I.M. Rao, and W.J. Horst. 2010. Transcriptomic analysis reveals differential gene expression in response to aluminium in common bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes. *Ann. Bot.* 105:1119-1128.
- Fan, M., J. Zhu, C. Richards, K.M. Brown, and J.P. Lynch. 2003. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. *Funct. Plant Biol.* 30(5):493-506.
- Fischer, R.A., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Aust. J. Agric. Res.* 29:897-912.
- Flor, C.A., and M.T. Thung. 1994. Desórdenes nutricionales. In M. Pastor-Corrales, and H.F. Schwartz, editors, *Problemas de producción de frijol en los trópicos*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. p. 653-691.
- Frahm, M.A., J.C. Rosas, N. Mayek, E. López, J.A. Acosta, and J.D. Kelly. 2004. Breeding beans for resistance to terminal drought in the lowland tropics. *Euphytica* 136:223-232.
- Hangen, L.A., and M.R. Bennink. 2003. Consumption of black beans and navy beans (*Phaseolus vulgaris*) reduced azoxymethane induced colon cancer in rats. *Nutr. Cancer* 44:60-65.
- Ho, M.D., J.C. Rosas, K.M. Brown, and J.P. Lynch. 2005. Root architectural tradeoff for water and phosphorus acquisition. *Funct. Plant Biol.* 32:737-748.
- Klaedtke, S.M., C. Cajiao, M. Grajales, J. Polanía, G. Borrero, A. Guerrero, M. Rivera, I. Rao, S.E. Beebe, and J. León. 2012. Photosynthate remobilization capacity from drought-adapted common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines can improve yield potential of interspecific populations within the secondary gene pool. *J. Plant Breed. Crop Sci.* 4(4):49-61.
- Kochian, L.V., M.A. Piñeros, and O.A. Hoekenga. 2005. The physiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity. *Plant Soil* 274:175-195.
- Lynch, J.P., and K.M. Brown. 2001. Topsoil foraging: an architectural adaptation to low phosphorus availability. *Plant Soil* 237:225-237.
- Lynch, J.P. 2007. Roots of the second green revolution. *Austr. J. Bot.* 55:493-512.
- Lynch, J.P. 2011. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant Physiol.* 156: 1041-1049.

- Mejía, A., C. Muñoz, H.J. Jacobsen, W.M. Roca, and S.P. Singh. 1994. Interspecific hybridization between common and tepary beans: increased hybrid embryo growth, fertility, and efficiency of hybridization through recurrent and congruity backcrossing. *Theor. Appl. Genet.* 88:324-331.
- Micheletto, S., L. Rodríguez, R. Hernández, R.D. Richins, J. Curry, and M.A. O'Connell. 2007. Comparative transcript profiling in roots of *Phaseolus acutifolius* and *P. vulgaris* under water deficit stress. *Plant Sci.* 173(5):510-520.
- Miklas, P.N., J.D. Kelly, S.E. Beebe, and M.W. Blair. 2006. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: from classical to MAS breeding. *Euphytica* 147:105-131.
- Miyasaka, S.C., J.G. Buta, R.K. Howell, and C.D. Foy. 1991. Mechanism of aluminum tolerance in snapbeans. Root exudation of citric acid. *Plant Physiol.* 96:737-743.
- Muñoz, L.C., M.W. Blair, M.C. Duque, J. Thome, and W. Roca. 2004. Introgression in common bean x tepary bean interspecific congruity-backcross lines as measured by AFLP markers. *Crop Sci.* 44:637-645.
- Muñoz, L.C., M.C. Duque, D.G. Debouck, and M.W. Blair. 2006. Taxonomy of tepary bean and wild relatives as determined by amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Crop Sci.* 46(4):1744-1754.
- Nord, E., and J. Lynch. 2008. Delayed reproduction in *Arabidopsis thaliana* improves fitness in soil with suboptimal phosphorus availability. *Plant Cell Environ.* 31:1432-1441.
- Nord, E.A., K. Shea, and J.P. Lynch. 2011. Optimizing reproductive phenology in a two-resource world: a dynamic allocation model of plant growth predicts later reproduction in phosphorus-limited plants. *Ann. Bot.* 108:391-404.
- Omae, H., A. Kumar, K. Kashiwaba, and M. Shono. 2007. Influence of temperature shift after flowering on dry matter partitioning in two cultivars of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) that differ in heat tolerance. *Plant Prod. Sci.* 10(1):14-19.
- Omae, H., A. Kumar, and M. Shono. 2012. Adaptation to high temperature and water deficit in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the reproductive period. *J. Bot.* 2012, Article ID 803413, 6 pp., doi:10.1155/2012/803413.
- Porch, T. G. 2006. Application of stress indices for heat tolerance screening of common bean. *J. Agron. Crop Sci.* 192: 390-394.
- Porch, T.G., V.H. Ramírez, D. Santana, y E.W. Harmsen. 2009. Evaluation of common bean for drought tolerance in Juana Diaz, Puerto Rico. *J. Agron. Crop Sci.* 195:328-334.
- Rainey, K.M., and P.D. Griffiths. 2005. Differential response of common bean genotypes to high temperature. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 130(1):18-23.
- Ramaekers, L., R. Remans, I.M. Rao, M.W. Blair, and J. Vanderleyden. 2010. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. *Field Crops Res.* 117:169-176.

Ramírez, P., and J.D. Kelly. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.

Rangel, A.F., I.M. Rao, and W.J. Horst. 2007. Spatial aluminium sensitivity of root apices of two common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes with contrasting aluminum resistance. *J. Exp. Bot.* 58(14):3895-3904.

Rao, I. M. 2009. Essential plant nutrients and their functions. Working document No. 209. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Palmira, Colombia. 36 p.

Rao, I. M. 2014. Advances in improving adaptation of common bean and *Brachiaria* forage grasses to abiotic stresses in the tropics. In: M. Pessarakli, editor, Handbook of plant and crop physiology. Third edition, CRC Press, Boca Ratón, FL, USA. p. 847-890.

Rodríguez, L. 2004. El proyecto "Campaña educativa para incrementar el consumo de frijoles". *Agron. Mesoam.* 15:245-261.

Rosas, J.C., J.S. Beaver, D. Escoto, C.A. Pérez, A. Llano, J.C. Hernández, and R. Araya. 2004. Registration of 'Amadeus 77' small red common bean. *Crop Sci.* 44(5):1867-1868.

Ryan, P.R., S.D. Tyerman, T. Sasaki, T. Furuichi, Y. Yamamoto, W.H. Zhang, and E. Delhaize. 2011. The identification of aluminium-resistance genes provides opportunities for enhancing crop production on acid soils. *J. Exp. Bot.* 62(1):9-20.

Shen, H., X. Yan, S. Zheng, and X. Wang. 2002. Exudation of organic acids in common bean as related to mobilization of aluminum- and iron-bound phosphates. *Environ. Exp. Bot.* 48:1-9.

Singh, S.P., H. Terán, C.G. Muñoz, J.M. Osorno, J.C. Takegami, and M.D.T. Thung. 2003. Low soil fertility tolerance in landraces and improved common bean genotypes. *Crop Sci.* 43(1):110-119.

Terán, H., and S.P. Singh. 2002a. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. *Crop Sci.* 42:64-70.

Terán, H., and S.P. Singh. 2002b. Selection for drought resistance in early generations of common bean populations. *Can. J. Plant Sci.* 82:491-497.

Thompson, M.D., M.A. Brick, J.N. Mc Ginley, and H.J. Thompson. 2009. Chemical composition and mammary cancer inhibitory activity of dry bean. *Crop Sci.* 49:179-186.

Vardar, F., and M. Ünal. 2007. Aluminum toxicity and resistance in higher plants. *Adv. Mol. Biol. (Turkey)* 1:1-12.

Vitarello, V.A., F.R. Capaldi, F., and V.A. Stefanuto. 2005. Recent advances in aluminum toxicity in higher plants. *Braz. J. Plant Physiol.* 17(1):129-143.

Wortmann, C.S., R.A. Kirkby, C.A. Eledu, and D.J. Allen. 1998. Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 133 p.

Yan, X., H. Liao, S.E. Beebe, M.W. Blair, and J.P. Lynch. 2004. QTL mapping of root hairs and acid exudation traits and their relationship to phosphorus uptake in common bean. *Plant Soil* 265:17-29.

Yang, Z.B., D. Eticha, I.M. Rao, W.J. Horst. 2010. Alteration of cell-wall porosity is involved in osmotic stress-induced enhancement of aluminium resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Exp. Bot.* 61(12):3245-3258.

Yang, Z.B., I.M. Rao, and W.J. Horst. 2013. Interaction of aluminium and drought stress on root growth and crop yield on acid soils. *Plant Soil* 372:3-25.

Conclusiones

Los genotipos de frijol común SEN 56, BFS 29, NCB 226 y SER 16 mostraron altos rendimientos tanto en condición sin estrés (riego) como en sequía terminal. Obtuvieron al menos un 15 y 50% más de rendimiento en riego y sequía terminal, respectivamente, que EAP 9510-77, testigo comercial para Centroamérica.

RCB 593, ALB 74 y G 40001 (frijol tépari) mostraron altos rendimientos en sequía terminal y aceptables en riego, y junto con SER 118 e INB 841, que poseen características valiosas para la tolerancia a sequía, podrían ser considerados como padres en programas de mejoramiento.

Las líneas SEF 10, SEF 16, SEF 42 y SEF 56, con genes interespecíficos, presentaron rendimientos superiores en un 19-33% al testigo comercial, EAP 9510-77, en condición de sequía terminal. Además, SEF 16 y SEF 42 obtuvieron un mejor rendimiento que EAP 9510-77 en condiciones sin estrés.

Los genotipos SEF 14, SEF 15, SEF 16 y SEF 60 son capaces de soportar un aumento de 3,8°C sobre la temperatura media nocturna límite para el cultivo (21°C), lo que permitiría mitigar el aumento de 2-5°C en la temperatura media anual, proyectado para el año 2100 por efecto del cambio climático, y aumentar las áreas actuales de siembra del cultivo en más de un 50%.

La mayor tolerancia al estrés por alta temperatura se basa principalmente en mantener una alta viabilidad de polen, carácter heredado de *P. acutifolius* y heredado a las líneas SEF a través del progenitor INB 841.

Los genotipos SEF 42, SEF 44, SEF 45, SEF 49, SEF 52 y SEF 55 presentaron un buen desempeño tanto en alto aluminio como sin estrés, mientras que SEF 42, SEF 49, SEF 60, SEF 62 y RCB 593 fueron los mejores en bajo fósforo y sin estrés.

Los genotipos SEF 16, SEF 42, SEF 44, SEF 49, SEF 62, SEF 64 y RCB 593 presentaron un rendimiento por encima de la media tanto en alto aluminio como en bajo fósforo, y mostraron un buen rendimiento en condición sin estrés.

Dentro de los genotipos más estables en rendimiento a través de ambientes, SEF 15, SEF 42 y SEF 60 presentaron tolerancia a dos o más tipos de estrés abiótico en forma individual y excelente rendimiento en condición sin estrés. De ellos SEF 42 y SEF 60 poseen arquitectura erecta y color de grano de alto valor comercial, lo que eventualmente facilitaría su aceptación por parte de los productores.

Mayor formación de biomasa y número de granos/m², media geométrica superior y menores índices de susceptibilidad a un estrés dado, así como mayor partición y removilización de fotosintatos hacia los órganos reproductivos, son atributos relacionados con una mayor tolerancia en todos los tipos de estrés abiótico estudiados. Algunos, son específicos para un tipo de estrés dado, como por ejemplo acelerar la madurez para sequía terminal o mantener una alta viabilidad de polen en el caso de alta temperatura.

Muchos de los atributos beneficiosos que presentan las líneas SEF en su parte aérea bajo condiciones de estrés, probablemente son reflejo de poseer un sistema radical vigoroso y eficiente en la captación de agua y nutrientes en condiciones limitadas, dado por la combinación de las raíces extremadamente finas que penetran el suelo rápidamente y que se ramifican profusamente de *P. acutifolius*, y las raíces gruesas de *P. coccineus*.

La accesión G 40001 de *P. acutifolius* mostró un buen desempeño en sequía, alta temperatura y alto aluminio, y su aporte de genes a través del parental INB 841 fue muy importante para mejorar la tolerancia de frijol común en estos tipos de estrés abiótico.

Uno de los objetivos planteados al desarrollar las líneas SEF fue aprovechar la diversidad genética del género *Phaseolus* para mejorar el desempeño del frijol común a diversos tipos de estrés abiótico y el resultado obtenido ratifica la pertinencia de la estrategia empleada.

El nivel de tolerancia alcanzado ayudaría a aminorar los efectos negativos del cambio climático y mejora las expectativas de producción en las condiciones limitantes que enfrentan muchos de los pequeños productores de frijol en los países tropicales.

Bibliografía

Anderson, J.W., B.M. Smith, and C.S. Washnock. 1999. Cardiovascular and renal benefits of dry bean and soybean intake. *Am. J. Clin. Nutr.* 70(3):464S-474S.

Beebe, S.E., I.M. Rao, C. Cajiao, and M. Grajales. 2008. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. *Crop Sci.* 48:582-592.

Beebe, S., I. Rao, M.W. Blair, and L. Butare. 2009. Breeding for abiotic stress tolerance in common bean: present and future challenges. *SABRAO J. Breed. Genet.* Vol. 41. s.p.

Beebe, S., I. Rao, C. Mukankusi, and R. Buruchara. 2013a. Improving resource use efficiency and reducing risk of common bean production in Africa, Latin America and the Caribbean. In: C. Hershey and P. Neate, editors, *Eco-efficiency: from vision to reality*, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 117-134.

Beebe, S.E.; I.M. Rao, M.W. Blair, and J.A. Acosta. 2013b. Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Front. Physiol.* 4:35. doi:10.3389/fphys.2013.00035.

Beebe, S.E.; I.M. Rao, Devi, M.J., and J. Polania. 2014. Common beans, biodiversity, and multiple stresses: Challenges of drought resistance in tropical soils. *Crop Pasture Sci.* 65(7):667-675.

Blair, M., H.D. López, and I.M.Rao. 2009. Identification of aluminium resistant Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. *Braz. J. Plant Physiol.* 21(4):291-300.

Broughton, W.J., G. Hernández, M. Blair, S. Beebe, P. Gepts, and J. Vanderleyden. 2003. Beans (*Phaseolus* spp.) – model food legumes. *Plant Soil* 252:55-128.

Butare, L., I. Rao, P. Lepoivre, J. Polania, C. Cajiao, J. Cuasquer, and S. Beebe. 2011. New genetic sources of resistance in the genus *Phaseolus* to individual and combined aluminium toxicity and progressive soil drying stresses. *Euphytica* 181(3):385-404.

Díaz, L., J.M. Widholm, G.C. Fahey, E. Castaño, and O. Paredes. 2006. Chemical components with health implications in wild and cultivated Mexican common bean seeds (*Phaseolus vulgaris* L.). *J. Agric. Food Chem.* 54:2045-2052.

Graham, P.H., and P. Rinalli. 1997. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Field Crops Res.* 53:131-146.

Hangen, L.A., and M.R. Bennink. 2003. Consumption of black beans and navy beans (*Phaseolus vulgaris*) reduced azoxymethane induced colon cancer in rats. *Nutr. Cancer* 44:60-65.

Lynch, J. P. 2011. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. *Plant Physiol.* 156: 1041-1049.

- Miklas, P.N., J.D. Kelly, S.E. Beebe, and M.W. Blair. 2006. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: from classical to MAS breeding. *Euphytica* 147:105-131.
- Mittler, R., and E. Blumwald. 2010. Genetic engineering for modern agriculture: challenges and perspectives. *Annu. Rev. Plant Biol.* 61:443-462.
- Morton, J.F. 2007. The impact of climate change on smallholder and subsistence agriculture. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 19680-19685.
- Micheletto, S., L. Rodríguez, R. Hernández, R.D. Richins, J. Curry, and M.A. O'Connell. 2007. Comparative transcript profiling in roots of *Phaseolus acutifolius* and *P. vulgaris* under water deficit stress. *Plant Sci.* 173(5):510-520.
- Muñoz, L.C., M.W. Blair, M.C. Duque, J. Thome, and W. Roca. 2004. Introgression in common bean x tepary bean interspecific congruity-backcross lines as measured by AFLP markers. *Crop Sci.* 44:637-645.
- Polanía, J.A., I.M. Rao, S. Beebe, and R. García. 2009. Desarrollo y distribución de raíces bajo estrés por sequía en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en un sistema de tubos con suelo. *Agron. Colomb.* 27(1):25-32.
- Porch, T.G, and M. Jahn. 2001. Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant, Cell Environ.* 24:723-731.
- Prasad, P.V.V.; L.H. Allen, and K.J. Boote. 2005. Crop responses to elevated carbon dioxide and interaction with temperature: grain legumes. *J. Crop Improv.* 13(1):113-155.
- Ramaekers, L., R. Remans, I.M. Rao, M.W. Blair, and J. Vanderleyden. 2010. Strategies for improving phosphorus acquisition efficiency of crop plants. *Field Crops Res.* 117:169-176.
- Rao, I. M. 2014. Advances in improving adaptation of common bean and *Brachiaria* forage grasses to abiotic stresses in the tropics. In: M. Pessaraki, editor, *Handbook of plant and crop physiology*. Third edition, CRC Press, Boca Ratón, FL, USA. pp. 847-890.
- Rodríguez, L. 2004. El proyecto "Campaña educativa para incrementar el consumo de frijoles". *Agron. Mesoam.* 15:245-261.
- Singh, S.P., P. Gepts, and D.G. Debouck. 1991. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Econ. Bot.* 45(3):379-396.
- Suzuki, K., T. Tsukaguchi, H. Takeda, and Y. Egawa. 2001. Decrease of pollen stainability of green bean at high temperatures and relationship to heat tolerance. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 126(5):571-574.
- Terán, H., and S.P. Singh. 2002. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. *Crop Sci.* 42:64-70.

Thompson, M.D., M.A. Brick, J.N. Mc Ginley, and H.J. Thompson. 2009. Chemical composition and mammary cancer inhibitory activity of dry bean. *Crop Sci.* 49:179-186.

Wahid, A., S. Gelani, M. Ahsraf, and M.R. Fooland. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environ. Exp. Bot.* 61:199-223.

Wortmann, C.S., R.A. Kirkby, C.A. Eledu, and D.J. Allen. 1998. Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 133 p.