



UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROALIMENTARIAS
ESCUELA DE AGRONOMÍA

Análisis comparativo de los indicadores morfo-fisiológicos relacionados con la respuesta a la sequía terminal en dos variedades contrastantes de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.):
Nambí y Matambú.

Daniela Sofía Alemán Elizondo

Tesis para optar por el grado de académico de Licenciatura en Ingeniería en Agronomía con
énfasis en Fitotecnia

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2019

Análisis comparativo de los indicadores morfo-fisiológicos relacionados con la respuesta a la sequía terminal en dos variedades contrastantes de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.):

Nambí y Matambú.

Daniela Sofía Alemán Elizondo

Tesis para optar al título profesional de ingeniero agrónomo con el grado de licenciado en agronomía.



Marco Vinicio Gutiérrez, Ph.D.

DIRECTOR DE TESIS



Dr. Néstor Chaves Barrantes

MIEMBRO DEL TRIBUNAL



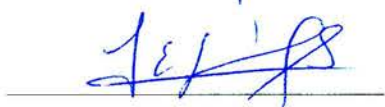
M.Sc. Carlos Echandi Gurdian

MIEMBRO DEL TRIBUNAL



M.Sc. María Isabel González

MIEMBRO DEL TRIBUNAL



Luis Gómez Alpizar, Ph.D.

DIRECTOR DE LA ESCUELA



B. Sc. Daniela Alemán Elizondo

SUSTENTANTE

2019

DEDICATORIA

A mi madre y hermana, por ser mi apoyo incondicional durante toda la carrera profesional, por sus sacrificios para permitirme llegar hasta aquí y por los principios de fortaleza y superación que inculcaron en mí.

A mi profesor guía de toda la carrera profesional Dr. Marco Vinicio Gutiérrez, por permitirme ser parte de su departamento de investigación, por transmitirme con paciencia sus conocimientos, por su excelente guía en este trabajo final de graduación y por inculcar en mí, la pasión por la excelencia y la investigación, a él, una dedicatoria especial de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco de manera muy especial a mi profesor tutor Dr. Marco Vinicio Gutiérrez, por guiarme en cada paso de esta investigación, por sus valiosas correcciones y por su tiempo y esfuerzo para transmitirme el conocimiento de la mejor manera.

Un importante agradecimiento a los diferentes miembros del departamento de Ecofisiología: Marcela Mora, Eduardo Cadet, Pedro Chavarría, Cristian Porras y Jose Araya, por su constancia y gran apoyo técnico a través de la realización de esta investigación.

Al personal de campo del departamento de leguminosas, por su apoyo técnico en la investigación.

A los miembros del tribunal: Néstor Chaves, Carlos Echandi y María Isabel González, por su guía durante la realización de la investigación.

A mi madre, hermanos y amigos, por su apoyo a través de este proceso.

INDICE DE CONTENIDOS

1.	INTRODUCCIÓN	14
2.	ANTECEDENTES.....	18
2.1	El frijol común	18
2.2	Morfología de la planta de frijol común.....	18
2.3	Definición de sequía y relaciones hídricas	20
2.3.1	Evaluación del contenido de agua del suelo.....	21
2.3.2	Disponibilidad del agua en el suelo y la planta	22
2.4	Procesos fisiológicos afectados.....	26
2.4.1	Crecimiento celular	26
2.4.2	Intercambio gaseoso	28
2.4.3	Indicadores de estrés hídrico medidos a nivel foliar	30
2.4.4	Rendimiento y componentes del rendimiento	32
3	MATERIALES Y MÉTODOS	33
3.1	Sitio experimental	33
3.2	Material vegetal.....	34
3.3	Diseño experimental y tratamientos	35
3.4	Siembra del material vegetal	35
3.5	Aplicación de los tratamientos de riego	35
3.7	Variables evaluadas.....	38
3.8	Análisis estadístico.....	46
4	RESULTADOS.....	48
4.1	Condiciones ambientales de la parcela experimental.....	48
4.1.1	Precipitación y humedad volumétrica del suelo	49
4.2	Relaciones hídricas.....	51
4.2.1	Potencial hídrico.....	51
4.2.2	Componentes del potencial hídrico: Curvas Presión Volumen	52
4.3	Crecimiento y desarrollo	53
4.4	Intercambio gaseoso.....	57

4.4.1	Asimilación fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y radiación activa fotosintéticamente (RAF).....	57
4.4.2	Respuestas de la asimilación fotosintética (A) y la conductancia estomática (g_s) al déficit de presión de vapor (VPD) y a la radiación activa fotosintéticamente (RAF).....	60
4.5	Indicadores de estrés medidos a nivel foliar	62
4.5.1	Fluorescencia.....	62
4.5.2	Verdor	63
4.5.3	Temperatura del dosel	63
4.6	Rendimiento y componentes de rendimiento	65
4.7	Análisis de factores	66
5	DISCUSIÓN	67
5.1	Relaciones hídricas.....	68
5.1.1	Potencial hídrico.....	68
5.1.2	Componentes del potencial hídrico: Curvas Presión Volumen	69
5.2	Crecimiento y desarrollo	70
5.3	Intercambio gaseoso.....	72
5.3.1	Asimilación fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y radiación activa fotosintéticamente (RAF).....	72
5.3.2	Respuestas de la asimilación (A) y la conductancia estomática (g_s) al déficit de presión de vapor (VPD) y la radiación activa fotosintéticamente (RAF).	73
5.4	Indicadores de estrés medidos a nivel foliar	73
5.4.1	Fluorescencia.....	73
5.4.2	Verdor	74
5.4.3	Temperatura del dosel	74
5.5	Rendimiento y componentes de rendimiento	74
5.5	Análisis de factores	75
5.6	Integración de las diferentes variables evaluadas.....	76
6.	CONCLUSIONES	77
7.	LITERATURA CITADA.....	78
6	ANEXOS.....	84

INDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno sembrado con dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) bajo ambos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo). La Garita, Alajuela. Enero- mayo, 2018. 33
- Figura 2. Aplicación de riego por gravedad al inicio del establecimiento de cada ensayo (sequía terminal y capacidad de campo), en el lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-mayo de 2018. 36
- Figura 3. Evaluación de distribución de biomasa radical. A) Cinco puntos de muestreo entre dos lomillos, cada 10 cm y tres intervalos de profundidad por punto: 0 cm – 30 cm; 30 cm – 45 cm; 45 cm – 60 cm. B) Muestras previo al lavado y extracción de raíces. C) Evaluación del peso de raíces en una muestra..... 39
- Figura 4. Evaluación de la profundización del sistema radical. A) Vista de los rizotrones en campo. B) Medición de la longitud de la raíz principal. C) Raíz de Nambí bajo tratamiento de sequía terminal. Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-abril, 2019. 40
- Figura 5. Procedimiento de recolección de savia para la construcción de curvas PV, mediante la aplicación de presión con la cámara de Scholander. A) Nervadura del peciolo. B) Sello a la nervadura del peciolo con plastilina para evitar fugas al aplicar presión. C) Colocación del tubo eppendorf. D) Colocación de la hoja en la cámara. E) Peso del papel antes de extraer la savia. F) Colocación del papel dentro del tubo eppendorf, en contacto con el peciolo para la recolección de la savia extraída durante la aplicación por 10 min de la presión correspondiente. Estación experimental agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018..... 43
- Figura 6. Curva presión-volumen (PV) construida a partir de datos de presión aplicada y el volumen de savia extraído en cada uno de ellos. Tomado de Azcón y Talón (2000). 44

Figura 7. Promedio diario de radiación activa fotosintéticamente (RAF) y humedad relativa; temperatura máxima, mínima y promedio y de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.....	48
Figura 8. Promedio de precipitación diaria y humedad volumétrica del ensayo de sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), en tres profundidades (20 cm; 40 cm y 60 cm), en el lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.....	50
Figura 9. Potencial hídrico de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) medido a las 4:00 am y 12:00 pm, a lo largo del ciclo del cultivo, con dos tratamientos de riego (sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC)). La Garita Alajuela. Enero-mayo 2018.	52
Figura 10. Crecimiento en términos de altura y diámetro del tallo e índice de área foliar (m ²) de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú), con tratamiento de sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), a lo largo del ciclo del cultivo, en época seca en parcela de campo abierto. La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.....	55
Figura 11. Biomasa radical a tres profundidades de suelo (0 a 30 cm; 30 a 45 cm y 45 a 60 cm) y a cinco puntos de distancia de la planta (10 cm; 20 cm; 30 cm; 40 cm y 50 cm) de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo).	56
Figura 12. Cursos diurnos de asimilación fotosintética (A), conductancia estomática (g _s) y radiación activa fotosintéticamente (RAF), a lo largo del ciclo de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo), en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018.	59

Figura 13. Respuesta de asimilación al VPD a los 58 dds entre dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos hídricos, sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018..... 61

Figura 14. Respuesta de asimilación al VPD y RAF a los 58 dds entre dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos hídricos, sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018..... 61

Figura 15. Comparación de la respuesta estomática al VPD entre dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) a los 58 dds en dos tratamientos hídricos, sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018..... 62

Figura 16. Fluorescencia de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) medido a las 4:00 am y 12:00 pm y verdor, a lo largo del ciclo del cultivo, con dos tratamientos de riego (sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC)). La Garita Alajuela. Enero-mayo 2018..... 64

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Descripción de las variedades de frijol común utilizadas en esta investigación, fotografías obtenida de Hernández et al. (2013)..... 34

Cuadro 2. Resultado del análisis químico realizado a la parcela de cada ensayo (sequía terminal y capacidad de campo), del lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018.	37
Cuadro 3. Resultado del análisis químico realizado a la parcela de cada ensayo (sequía terminal y capacidad de campo), del lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018.	37
Cuadro 4. Descripción de las etapas de desarrollo del cultivo de frijol común. Descrita por el CIAT, (1986).	41
Cuadro 5. Análisis estadístico utilizado para la combinación de dos experimentos con diseño irrestricto al azar.	
Cuadro 6. Componentes del potencial hídrico obtenidos mediante seis curvas presión volumen de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú): Potencial osmótico a plena turgencia ($\Psi_{\pi PT}$); Potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia ($\Psi_w PPT$); Elasticidad (ϵ); Contenido relativo de agua (CRA) y volumen del simplasto.	53
Cuadro 7. Longitud, diámetro promedio, volumen y densidad total de raíces de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo), obtenidos en dos evaluaciones para cada uno de los tratamientos de riego, a lo largo del ciclo del cultivo. La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.	56
Cuadro 8. Longitud promedio de la raíz principal de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú), en dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo), evaluado en plantas en rizotrones en campo. La Garita, Alajuela. Marzo 2019.	57

Cuadro 9. Rendimiento promedio de los variedades en cada uno de los tratamientos de riego, índices de intensidad de sequía (DII), susceptibilidad a la sequía (DSI), índice de cosecha (HI), índice de partición de vainas (PHI)..... 65

INDICE DE ECUACIONES

$\Psi_T = \Psi_m + \Psi_s + \Psi_p + \Psi_z$ (Ecuación 1) 23
 $\Psi_T = \Psi_s + \Psi_p$ (Ecuación 2) 23
 $CRA (\%) = \text{Pesofresco} - \text{Pesoseco} / \text{Pesoaplenaturgencia} - \text{Pesoseco}$ (Ecuación 3) . 25
 $\varepsilon = \Delta\Psi p \Delta CRA$ (Ecuación 4)..... 25

RESUMEN

La producción de frijol común se da con una inversión mínima y en ambientes con riesgo de sequía terminal. El estrés hídrico en la planta de frijol común provocado por sequía terminal afecta diferentes procesos fisiológicos que impactan el rendimiento del cultivo. Se ha investigado sobre diferentes mecanismos a nivel morfológico que puede implementar la planta de frijol común en respuesta al estrés hídrico; a nivel fisiológico pueden existir mecanismos relacionados con la tolerancia de la planta a dicho estrés y esto podría constituir una herramienta muy importante para el mejoramiento genético en el cultivo. En Costa Rica se liberó recientemente la variedad Nambí (SEN 52) que presenta tolerancia al estrés hídrico, esta mantiene o supera el rendimiento, bajo esas condiciones hídricas, con respecto a una variedad como Matambú; sin embargo, las bases fisiológicas de la tolerancia no han sido investigadas. Por lo cual, el objetivo de la investigación fue realizar un análisis comparativo de los indicadores morfo-fisiológicos relacionados con la respuesta a la sequía terminal en dos variedades contrastantes de frijol común: Nambí (tolerante) y Matambú (susceptible a la sequía). Se estableció dos ensayos, separados en momentos de siembra y físicamente: uno con tratamiento de sequía terminal mediante la suspensión del riego a los 40 dds y hasta el final del ciclo del cultivo y un ensayo que se mantuvo a capacidad de campo a lo largo del ciclo del cultivo; se combinó los resultados de los dos ensayos para realizar el análisis estadístico. Debido a la precipitación reportada durante el ensayo de sequía terminal la humedad volumétrica aplicada no fue la óptima para inducir estrés hídrico en las plantas, lo cual se reflejó en variables medidas de crecimiento, relaciones hídricas, intercambio gaseoso, indicadores de estrés medidos a nivel foliar y rendimiento, las cuales no muestran afectación de las plantas debido al tratamiento y tampoco, diferenciación entre las variedades expuestas al tratamiento. A pesar de que no se obtuvo el estrés hídrico óptimo, se logró determinar que una característica morfológica relacionada con la tolerancia a la sequía en la variedad Nambí, es la profundización del sistema radical, lo que concuerda con otras investigaciones realizadas. A nivel fisiológico, se determinó que existen características intrínsecas en la variedad Nambí a nivel de relaciones hídricas, que podrían estar relacionadas con la tolerancia al estrés hídrico. Se concluyó que en comparación con Matambú, Nambí tiene mayor profundización radical, mejores

características de ajuste apoplástico que podrían relacionarse con la tolerancia a la sequía por parte de la variedad, siendo una variedad que se puede clasificar como anisohídrica, que logra mantener potenciales hídricos más positivos bajo condiciones de estrés hídricos, a través de su crecimiento a nivel radical. Además, se concluye que la variedad responde o utiliza el mecanismo de mayor profundización del sistema radical, principalmente en presencia de un estrés hídrico severo que provoque estos cambios a nivel morfológico y fisiológico.

1. INTRODUCCIÓN

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es una especie herbácea perteneciente a la familia Fabaceae, de gran importancia agrícola, económica y social a nivel mundial. El cultivo de este grano se da principalmente en países en desarrollo de África y América Latina, se procura el mínimo costo y se obtienen rendimientos reducidos. Según el INEC (2014) en Costa Rica existen aproximadamente 14707 fincas dedicadas a la producción de frijol, para un total de 19470 ha, de las cuales, un 63% corresponden a pequeños productores.

Se ha estimado que un 60% de la producción de este cultivo se da bajo el riesgo de una sequía intermitente o terminal, lo que significa un estrés para el cultivo, que en etapas de floración y post-floración puede provocar reducciones de 60-99% en el rendimiento, aproximadamente 25,4% en el número de vainas por planta, 20,3% en número de semillas por vaina y 11% en tamaño de semilla. Estos eventos de estrés hídrico además de provocar pérdidas de las cosechas, son causa de diversos problemas socio-económicos. En respuesta a estas condiciones de producción se han planteado prácticas agronómicas como riego suplementarios o utilización de variedades de ciclo corto, estas sin mayor éxito, debido a los bajos rendimientos obtenidos y, además, a la inversión necesaria en infraestructura y carencia de agua, que impiden al agricultor implementarlas como una solución. En nuestro país, alrededor del 90% de la producción se realiza sin ningún tipo de inversión en riego (Chaves, 2015; Mayor-Duran, 2016; Makunde *et al.* 2013; Chaves, 2015; Polania, 2017; INEC., 2014).

Por lo tanto, el mejoramiento genético se ha convertido en la mejor herramienta desde el punto de vista económico, ecológico y de sostenibilidad, para maximizar la eficiencia y estabilizar la producción del frijol en condiciones de sequía (Mayor-Duran, 2016). Hasta el momento, el mejoramiento convencional se ha basado en la selección de los genotipos superiores en rendimiento de grano bajo estrés por sequía (Polania *et al.* 2016). Dicha selección se ha realizado basada en la estabilidad del rendimiento del grano en ambientes contrastantes como uno de los criterios más claros (Mayor-Durán, 2016). Existen protocolos que permiten la identificación de diferencias fenotípicas en la resistencia a la sequía bajo condiciones de campo, mediante la cuantificación de rasgos relacionados con el vigor (biomasa y área foliar), estado hídrico de la planta (potencial hídrico, temperatura del

dosel y conductancia estomática), producción y movilización de fotosintatos (índice de cosecha de vainas e índice de división de vainas), y características de las raíces (CIAT, sf). Mediante estas metodologías de mejoramiento convencional, se realizó en Costa Rica la selección de la línea experimental de frijol SEN 52 denominada Nambí. Esta variedad es compacta, de grano negro, tiene un ciclo de producción más corto que las variedades actuales, presenta excelentes índices productivos y se caracteriza principalmente por ser tolerante a la sequía terminal (O'Neal, 2017; Hernández *et al*, 2016).

Algunas investigaciones sobre la caracterización fenotípica para la resistencia a la sequía han determinado rasgos morfológicos y procesos relacionados, dentro de los cuales se encuentran: mayor captura de agua por el sistema radical desde el perfil del suelo para facilitar la transpiración, mayor producción de biomasa y movilización eficiente y mayor de asimilados de carbono al producto cosechable (Condon *et al*. 2004; Polania *et al*. 2016).

Se ha determinado que algunas características del sistema radical son importantes criterios de selección para la tolerancia al estrés hídrico. Una mayor densidad y longitud de la raíz da como resultado mayor absorción de agua, un rasgo deseable para extraer la humedad profunda del suelo cuando el agua es limitante (Ferreira *et al*. 2017; Tardieu, 2011).

De acuerdo con lo anterior, se han desarrollado ideotipos de plantas para focalizar el fitomejoramiento, según las zonas agroecológicas y tipos de sequía. Se definió dos modelos de plantas, uno es el modelo isohídrico, que consiste en una planta o genotipo ahorrador, estos tienden a mantener su estatus hídrico estable mediante estricto control estomático y reducciones del rendimiento, el otro modelo es anisohídrico, este consiste en un genotipo gastador, se refiere a plantas que soportan fuerte estrés hídrico y gasto de agua a lo largo del día a costa del agotamiento más temprano del agua del suelo. Esto brinda a los fitomejoradores una herramienta importante para dirigir el mejoramiento de acuerdo con la zona climática para la cual se requiera el material. De esta manera, el ideotipo de planta isohídrica podría tener una ventaja en los entornos hostiles, mientras que el ideotipo anisohídrica, funcionará relativamente mejor en condiciones de sequía más moderada (Polania *et al*. 2016).

Sin embargo, actualmente la selección de este tipo de materiales se realiza sin considerar los rasgos morfo-fisiológicos responsables de la resistencia (y de la susceptibilidad) a la sequía, lo cual limita las posibilidades de selección rápida y la fenotipificación de grupos

grandes de genotipos (Polania, 2017). El análisis de los ajustes fisiológicos involucrados en la limitación del rendimiento de las plantas bajo condiciones de estrés hídrico, y de los factores responsables de la aclimatación y la tolerancia al estrés, contribuirá al desarrollo de herramientas de selección fisiológica para fundamentar y apoyar los programas de mejoramiento de plantas en esta línea. Uno de los beneficios de la definición de los aspectos fisiológicos involucrados en la resistencia a la sequía es que aumenta la posibilidad de combinar padres con características complementarias (Polanía, 2017). Sin embargo, las bases fisiológicas de la resistencia a la sequía en este cultivo no han sido investigadas. Esto es especialmente importante en el frijol común, especie en la que la resistencia a la sequía es un rasgo multi-génico y de poca heredabilidad, y la dirección del proceso de aclimatación a diferentes ambientes determina la respuesta agrícola de los genotipos (Beebe *et al.*, 2009; Chaves, 2013).

En otros cultivos se han descrito diferentes ajustes morfológicos y fisiológicos consideradas como criterios de selección indirectos de genotipos tolerantes al estrés hídrico, tales como el contenido de clorofila, la temperatura del dosel, la tasa de fotosíntesis, la conductancia estomática, la tasa de transpiración y la fluorescencia de las hojas (como medida indirecta de la capacidad o daño fotoquímico). En general, los genotipos con mayor conductancia estomática, menor temperatura de la hoja y el dosel y, por consiguiente, una mayor transpiración en condiciones de estrés hídrico leve a moderado, se consideran tolerantes con potencial para desplegarse como variedades comerciales o para la reproducción. Además, en el caso de la fluorescencia, un F_v/F_m más alto puede ser un indicador de un genotipo con un mejor rendimiento bajo un déficit de agua moderado (Ferreira *et al.* 2017).

En frijol común, se ha determinado que existe un efecto del estrés hídrico en variables como el contenido de clorofila, potencial hídrico de las hojas, conductancia estomática, diferencia de temperatura entre el dosel y el ambiente y el índice de área foliar (Chaves, 2015; Polania *et al.* 2016). Sin embargo, en estas investigaciones se ha reportado el comportamiento de los indicadores en un momento determinado del ciclo del cultivo, normalmente a mitad de llenado de la vaina (Chaves, 2015; Polania *et al.* 2016), y no se ha caracterizado el proceso de aclimatación del organismo completo a través del tiempo, por lo cual no ha sido posible observar la evolución de los procesos fisiológicos en el tiempo para explicar diferencias en estos mecanismos entre un genotipo tolerante y uno susceptible.

Según Hsiao (1973), para responder a la interrogante de cuáles procesos se afectan por efecto del estrés hídrico, y en qué secuencia, es necesario seguir el comportamiento de los diferentes procesos fisiológicos, en las plantas que se encuentran sometidas al estrés.

Al respecto, Nambí es una variedad seleccionada como tolerante a la sequía terminal en Costa Rica. Sin embargo, se desconocen los mecanismos fisiológicos que le confieren a la planta dicha tolerancia. En contraste, Matambú es una variedad seleccionada principalmente por su rendimiento de hasta 1208 kg/ha, tolerancia intermedia a enfermedades y la adopción por parte de los agricultores del país, sin embargo, susceptible al estrés hídrico, condición en la cual su rendimiento se ve reducido de manera importante (Hernández *et al*, 2013; Hernández *et al*, 2016). Por lo tanto, los objetivos de esta investigación fueron:

Objetivo general

Realizar un análisis comparativo de los indicadores morfo-fisiológicos relacionados con la respuesta a la sequía terminal en dos variedades contrastantes de frijol común (*Phaseolus vulgaris*): Nambí (tolerante) y Matambú (susceptible a la sequía).

Objetivos específicos

- Realizar un examen fenológico comparativo de los indicadores morfo-fisiológicos relacionados con la respuesta del frijol común al estrés hídrico.
- Evaluar la correlación entre los indicadores morfo-fisiológicos e índices de rendimiento, y su contribución a la determinación de la tolerancia a la sequía terminal de la variedad Nambí.

2. ANTECEDENTES

2.1 El frijol común

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es una especie perteneciente a la familia Fabaceae, el centro de origen y domesticación de esta especie es América, específicamente mesoamérica. Ligado a los centros de origen, se han identificado variaciones entre los genotipos (relacionadas con la proteína faseolina, forma y tamaño de las semillas) y 6 razas de la especie: Nueva Granada, Chile y Perú de origen andino, y de origen mesoamericano, Durango, Jalisco y Mesoamérica (Gepts y Debouk, 1991).

El cultivo se puede desarrollar en una amplia gama de condiciones agroclimáticas, latitud que puede ir desde 52 ° N hasta 32 ° S, en cuanto a altitud, puede desarrollarse desde 0 hasta 3000 msnm (Graham y Ranalli, 1997). Requiere aproximadamente de 300 a 500 mm de agua en todo el ciclo (Polania, 2011).

El ciclo de vida del frijol común comprende nueve etapas fenológicas que van de V0 a R9, las primeras cinco son etapas de desarrollo vegetativo: germinación (V0), emergencia (V1), formación de hojas unifoliadas (V2), primera hoja trifoliada (V3), tres hojas trifoliadas (V4); mientras que de R5 a R9, el ciclo consiste de etapas de desarrollo reproductivo: formación de botones florales (R5), floración (R6), formación de vainas (R7), llenado de vainas (R8) y maduración (R9) (Fernández *et al*, 1986).

2.2 Morfología de la planta de frijol común

La primera etapa de desarrollo se da con la emergencia de la radícula del embrión, esta se convierte en la raíz primaria; posteriormente se logra observar el desarrollo de raíces secundarias principalmente en el cuello de la raíz principal, de estas se forman aproximadamente de 3 a 7, sobre estas secundarias se desarrollan las raíces más finas o pelos radiculares encargados de la absorción de nutrientes. A pesar de que normalmente se distingue la raíz principal, el sistema radical tiende a ser fasciculado y fibroso en algunos casos. Las raíces laterales de la parte media y superior del sistema radical presentan

nódulos de forma poliédrica y un diámetro de 2 mm a 5 mm, encargados de la fijación de nitrógeno en simbiosis con bacterias del género *Rhizobium* (Debouk y Hidalgo, 1985).

En relación con la parte aérea y vegetativa de la planta, el tallo es herbáceo, cilíndrico o levemente angular debido a pequeñas corrugaciones en la epidermis, puede ser erecto, postrado o semipostrado (según el hábito de crecimiento de la variedad), subglabro y pubescente, el color puede variar entre verde, rosado y morado, consta de una sucesión de nudos en los cuales hay una estípula, una hoja y entre el peciolo de la hoja y el tallo, en la axila, se encuentran estructuras vegetativas como ramas o reproductivas como las inflorescencias (Debouk y Hidalgo, 1985; Yeyinou *et al*, 2018). El hábito de crecimiento puede ser determinado, en donde el tallo finaliza con una inflorescencia y una vez que aparece este órgano, el tallo cesa su crecimiento o indeterminado, en este caso, a pesar de que la planta entra en etapa reproductiva, el tallo tiene un meristema apical vegetativo, el cual le permite continuar creciendo (formar más nudos y entrenudos) (Debouk y Hidalgo, 1985; Yeyinou *et al*, 2018).

Por su parte, el frijol común tiene hojas simples y compuestas, las hojas simples aparecen en el segundo nudo del tallo y están preformadas desde la embriogénesis, son hojas opuestas, unifoliadas, simples y acuminadas, estas entran en senescencia y se caen antes de que la planta esté completamente desarrollada. Las hojas compuestas son trifoliadas, el peciolo y el raquis son acanalados, los folíolos son de ovalados a triangulares y glabros. En la base del peciolo se encuentra una estructura llamada pulvinulo, encargada de los movimientos nictinásticos de las hojas (Debouk y Hidalgo, 1985; Yeyinou *et al*, 2018).

Con respecto al desarrollo reproductivo, la planta forma inflorescencias, pueden ser axilares o terminales, consisten de racimos que fueron originados por una triada de flores formada por las brácteas primarias y prolongación del raquis. La inflorescencia tiene tres partes principales: el eje de la inflorescencia que está compuesto por el pedúnculo y el raquis, las brácteas y los botones florales (Debouk y Hidalgo, 1985; Yeyinou *et al*, 2018).

La flor es papilionácea y en el proceso de formación se pueden distinguir dos estados, el botón y la flor completamente abierta. La flor tiene simetría bilateral, el androceo consiste de nueve estambres y el gineceo es súpero e incluye el ovario comprimido. La morfología de la flor en esta especie favorece la autopolinización, debido a que la antera está al mismo

nivel que el estigma y ambas estructuras se encuentran envueltas por la quilla, por lo tanto, cuando se da la antesis, el polen cae directamente en el estigma (Debouk y Hidalgo, 1985). El fruto es una vaina compuesta por dos valvas, estas con dos suturas, una placentar en donde se encuentran las semillas y la sutura ventral. La vaina por lo general es glabra o subglabra y el color varía entre estado de madurez de la vaina y entre variedades. Las vainas presentan deshiscencia que puede ser de tres tipos, de acuerdo a la presencia de fibra en la capa pergaminosa o en las suturas (Debouk y Hidalgo, 1985).

Finalmente, la semilla, puede tener forma de riñón, esférica o cilíndrica. No posee albumen, las reservas energéticas se concentran únicamente en los cotiledones. Dos de las partes externas más importantes de la semilla son el hilum (cicatriz que deja el funículo, conecta la semilla con la placenta) y el micrópilo (abertura en la cubierta de la semilla, cerca del hilum). En la parte interna de la semilla, se encuentra el embrión, constituido por la plúmula, las dos hojas primarias, el hipocótilo, los dos cotiledones y la radícula. Dentro de la vaina, los micrópilos de las semillas están dispuestos en la dirección del ápice de la vaina (Debouk y Hidalgo, 1985; Yeyinou *et al*, 2018).

2.3 Definición de sequía y relaciones hídricas

De manera general, dentro de las diferentes definiciones de sequía, se logra identificar cinco categorías generales: meteorológicas, climatológicas, ambientales, hidrológicas y agrícolas (Mckee *et al*, 1993). En la agricultura, el término “sequía” se refiere a una condición en la cual la cantidad de agua disponible a través de la lluvia y/o riego es insuficiente para satisfacer las necesidades de transpiración del cultivo, lo cual afecta diferentes procesos fisiológicos en la planta, que finalmente se ven reflejados en una disminución en rendimiento.

En la producción de frijol común, existe la necesidad de que la cosecha se de en época seca, por diferentes factores de calidad del grano, esto hace que los productores realicen la siembra con una estimación de que las lluvias se reduzcan un tiempo antes de la cosecha, sin embargo, en muchas ocasiones, debido al cambio climático, las lluvias se reducen mucho antes de lo estimado y se somete al cultivo a estrés por sequía terminal (aproximadamente de 30 dds al final del ciclo) (Beebe, 2013; Chaves, 2018).

En ensayos de sequía, lograr el nivel deseado de estrés uno de los aspectos más difíciles de manejar, sin embargo, lograrlo es un aspecto fundamental para la evaluación de tolerancia a sequía terminal entre variedades, debido a que el nivel extremo de estrés por sequía podría reducir los rendimientos de las semillas a niveles muy bajos, de manera que las diferencias genotípicas desaparecen, mientras que el estrés insuficiente puede resultar en la selección de variedades no resistentes (Beebe *et al.* 2013). Dado que muy pocas áreas se implementan sistemas de riego para la producción del cultivo, la mayoría de las estrategias para manejar el estrés por sequía tienen que enfocarse en alternativas en condiciones de secano, con la posibilidad de irrigación suplementaria. Los ensayos pueden establecerse con la cantidad mínima de agua necesaria para asegurar el establecimiento vigoroso de las plántulas, y luego se elimina la aplicación de riego para simular el estrés de la sequía terminal (Beebe *et al.*, 2013).

2.3.1 Evaluación del contenido de agua del suelo

Tomando en cuenta el impacto que puede tener el estrés hídrico en diferentes procesos fisiológicos, es de gran importancia la evaluación del contenido y disponibilidad de agua tanto en el suelo como en la planta (Tardieu, 2011; Ferreira *et al.* 2017).

En la agricultura, así como en otras disciplinas, el estado de agua del suelo es caracterizado por la cantidad de agua presente y su estado de energía. En cuanto a la detección y la evaluación del contenido de humedad en el suelo, se han desarrollado diferentes métodos para medir y expresar el agua en el suelo, como porcentaje de peso, porcentaje de volumen (volumen de agua por el volumen de suelo) y medición de la tensión. Esta última se basa en las propiedades dieléctricas del suelo para estimar el contenido de humedad del mismo, la constante dieléctrica del agua depende de la temperatura, cuando el contenido de agua en el suelo cambia, la constante dieléctrica en masa cambia debido a que varía la proporción de agua y aire en el suelo (Naborio y Kubo, 2017; Beebe *et al.*, 2013).

La constante dieléctrica de los componentes del suelo varía entre el aire (= 1), las partículas del suelo (= 7-12) y el agua (= 80 a 20 °C) (Naborio y Kubo, 2017). A través del desarrollo de dispositivos que utilizan guías de onda integradas en el suelo, las cuales detectan señales electromagnéticas, se logra utilizar dichas propiedades dieléctricas del suelo para evaluar el

contenido de humedad, esta técnica es conocida como reflectometría en el dominio del tiempo (TDR) (Wraith y Warrick, 2012).

En frijol común, la necesidad neta de agua para un ciclo de 90 a 100 días varía de 350 a 500 mm dependiendo del suelo, el clima y la variedad (Polania, 2011; Allen *et al.* 2000). El frijol requiere una adecuada humedad del suelo (capacidad de campo), para que se dé una buena emergencia y establecimiento del cultivo, sin embargo, las etapas más críticas en cuanto a necesidad hídrica son las de prefloración y reproducción, posterior al desarrollo de la vaina y la semilla, la sensibilidad del cultivo al requerimiento hídrico, disminuye (Muñoz *et al.* 2007).

2.3.2 Disponibilidad del agua en el suelo y la planta

Potencial hídrico

La otra caracterización del agua es su estado de energía. En el suelo, las dos formas de energía de más interés son la cinética y la potencial, la energía cinética se debe a la velocidad del movimiento del agua en el suelo, debido a que este se da muy despacio, esta forma de energía es despreciada, siendo la energía potencial la forma más importante, esta se define por la posición del agua del suelo y es la principal responsable de determinar el estado hídrico del suelo en condiciones isotérmicas (Wraith y Warrick, 2002).

El agua tanto en el suelo como en la planta, tiende a moverse de donde la energía potencial es alta a donde es más baja, para alcanzar un estado de equilibrio. La magnitud de la fuerza que impulsa ese movimiento es una diferencia en la energía potencial a través de una distancia entre dos puntos (potencial hídrico); este se mide en unidades de presión (MPa; megapascal) (Wraith y Warrick, 2002).

La energía potencial del suelo se ve modificada por el efecto combinado de varios campos de fuerza, respecto al estado de referencia, denominado potencial total del agua del suelo. Dichos campos de fuerza pueden agruparse convenientemente como 1. fuerzas matriciales resultantes de interacciones de la fase sólida con fases líquidas y gaseosas, 2. fuerzas osmóticas debido a las diferencias en la composición química de la solución del suelo y 3. fuerzas corporales inducidas por los campos de fuerza gravitacional y otros campos de fuerza inercial o centrífuga (Wraith y Warrick, 2012; Scholander, 1965).

Consecuentemente, el potencial total puede expresarse como la suma algebraica del potencial de los componentes que corresponden a los diferentes campos que actúan sobre el agua del suelo (ecuación 1) (Wraith y Warrick, 2002).

$$\Psi_T = \Psi_m + \Psi_s + \Psi_p + \Psi_z \text{ (Ecuación 1)}$$

Donde Ψ_T es el potencial total, Ψ_m es el potencial matricial, Ψ_s es el potencial osmótico, Ψ_p es el potencial de presión y Ψ_z es el potencial gravitacional.

En la planta, el estado del agua está sujeto a los mismos campos de fuerza mencionados anteriormente (ecuación 1), con la variante de que el potencial de turgencia surge de las fuerzas ejercidas sobre las paredes celulares del agua atraída a la célula por los solutos y los sólidos en el protoplasto y el potencial gravitatorio que surge de las fuerzas gravitacionales en el agua en la planta, este último se toma en cuenta principalmente en plantas de gran altura (Beebe, 2013). En un tejido vegetal hidratado, se puede suponer que el potencial de la matriz o matricial es nulo, de manera que los dos componentes principales del potencial hídrico total de la planta son el de presión (Ψ_p) y el osmótico (Ψ_s) (Ecuación 2) (Moore y Botha, 2014):

$$\Psi_T = \Psi_s + \Psi_p \text{ (Ecuación 2)}$$

Es conocido que el potencial hídrico de una planta es negativo, con valores que puede ir desde -4 ó -5 atmósferas en un bosque húmedo a -80 atmósferas en el desierto (Scholander, 1965). Investigaciones en relaciones hídricas en frijol común, han reportado valores de -0.7 a -0.9 MPa en plantas bien regadas con disminuciones de hasta -1.8 MPa después de la suspensión del riego (Markhart, 1985).

Siendo esto conocido, la ley de Ohm explica como el movimiento de agua entre las plantas y su ambiente se da por un continuo de diferencias en energía potencial entre el agua del suelo, de la planta y de la atmosfera (diferencia entre el potencial hídrico del suelo y el potencial de presión del xilema) (Meinzer, 1991), en donde se involucra además, la teoría

de tensión-cohesión propuesta por Dixon y Joly (1894), la cual explica de manera consistente como la savia se mueve metros arriba de una planta.

Componentes del potencial hídrico: Curvas presión-volumen

A nivel de relaciones hídricas, así como el potencial hídrico es un indicador del estado de energía del agua dentro de la planta, existen parámetros fisiológicos complementarios al potencial hídrico, funcionales para la evaluación de la tolerancia a la sequía (Azcón y Talón, 2000). Uno de estos es el potencial hídrico de la hoja en el punto de pérdida de la turgencia (Ψ_{wPPT} , unidades MPa), este parámetro se define como el potencial hídrico de la hoja al que se pierde la turgencia de las células y, por lo tanto, se afectan diferentes procesos fisiológicos. Se calcula normalmente a partir de la extrapolación de los valores que se obtienen de un gráfico del potencial hídrico de la hoja contra el volumen de agua en las hojas secas, lo que se conoce como curva presión-volumen (PV), por lo tanto, la curva PV da una imagen muy clara del estrés hídrico de una planta y refleja con bastante precisión la turgencia de las células de la hoja (Bartlett *et al.*, 2012). Un Ψ_{wPPT} más negativo amplía el rango de potencial hídrico en el que la hoja permanece turgente y tiende a mantener sus funciones como la conductancia estomática, la conductancia hidráulica, el intercambio de gases fotosintéticos y el crecimiento a un potencial hídrico más bajo del suelo, lo cual es especialmente importante cuando se producen sequías durante la etapa de crecimiento del cultivo (Bartlett *et al.*, 2012; Marechaux *et al.* 2016).

Por lo tanto, el Ψ_{wPPT} es una variable que cuantifica la capacidad de "tolerar" la sequía, en lugar de evitarla (mediante el cese del intercambio de gases, sobrevivir del agua almacenada, arrojar hojas, etc). Ψ_{wPPT} también define el potencial hídrico del suelo por debajo del cual la planta no puede absorber suficiente agua para recuperarse de la marchitez (Bartlett *et al.*, 2012; Marechaux *et al.* 2016).

Otro parámetro de la curva PV como posible determinante de la tolerancia a la sequía, es el contenido relativo de agua en Ψ_{wPPT} (CRA Ψ_{wPPT}), que define el contenido relativo de agua de la planta en relación con el que podría alcanzar si tuviera plena turgencia, su cálculo

toma en cuenta peso fresco, peso seco y el peso a plena turgencia de la muestra, como se muestra en la ecuación 3 (Bartlett *et al.*, 2012):

$$CRA (\%) = \frac{Peso\ fresco - Peso\ seco}{Peso\ a\ plena\ turgencia - Peso\ seco} \quad (\text{Ecuación 3})$$

El módulo de elasticidad es un parámetro importante en la determinación de la tolerancia al estrés, obtenido también a través de las curvas PV. La elasticidad y su respuesta durante el déficit hídrico varía entre especies: las células con paredes rígidas (alto valor ϵ) pierden la turgencia rápidamente con la pérdida de agua, un mecanismo que puede ser importante para el cierre estomático u otras respuestas al estrés, mientras que las plantas con paredes más elásticas (bajo valor ϵ) tienden a mantener la turgencia por más tiempo a medida que el potencial hídrico disminuye (Barker *et al.* 1993; Bartlett *et al.* 2012).

$$\epsilon = \frac{\Delta \Psi p}{\Delta CRA} \quad (\text{Ecuación 4})$$

Uno de los principales componentes del potencial hídrico total de la planta es el osmótico, que se refiere a la concentración de solutos en las células (Barker, 1993). Los cambios en el potencial osmótico son los que provocan el movimiento del agua a través de las membranas. Durante los períodos de déficit hídrico, el ajuste osmótico se produce por la depresión activa (metabólica) del potencial osmótico, por acumulación de solutos en las células individuales, que ayuda a mantener la turgencia ($p > 0$) y a preservar el gradiente de potencial de agua entre el suelo y las hojas, lo cual es una respuesta importante de aclimatación ante el estrés ya que permite que continúe la expansión foliar y los estomas abiertos a potenciales hídricos bajos (Moore y Botha, 2014; Markhart, 1985). El ajuste osmótico se calcula como la diferencia del potencial osmótico a plena turgencia (obtenido a través de las curvas PV) entre el tratamiento de capacidad de campo y el tratamiento de sequía terminal (Barker, 1993).

El papel del ajuste osmótico en frijol común no está claro. En diferentes investigaciones se ha descrito disminuciones en el potencial osmótico (de -9.0 a -11.0 bares), sin embargo, no se tiene certeza de que dichas disminuciones se deben a una respuesta a la disminución de humedad del suelo, a un ajuste osmótico verdadero o a la concentración de savia celular debido a la deshidratación del tejido, esto porque se ha observado un rápido retorno a los

niveles de control el día después de volver a aplicar riego (Jager, 1977; Jensen, 1981; Mengel, 1982). Aparentemente, el ajuste osmótico juega un papel pequeño en la aclimatación del frijol común al agua (Markhart, 1985).

El volumen del simplasto es otro parámetro obtenido a través de las curvas PV. En una célula vegetal, el espacio que rodea la membrana plasmática, protoplasma, no está aislado completamente de otras células, sino que está conectado a través de plasmodesmos, esto origina un espacio continuo, a lo que se le denomina simplasto (Azcón-Bieto *et al.* 2000). Una estrategia para responder a condiciones de estrés es reducir el contenido de agua simplástica, redistribuyendo más agua fuera de las paredes celulares, es por esto que el volumen del simplasto es una variable importante en cuanto a la evaluación de tolerancia a la sequía (Barlett *et al.* 2012). Se puede determinar extrapolando la parte lineal de la curva hacia abajo hasta encontrarse con el eje X (Tyree y Hammel. 1972).

Además, algunos autores han determinado asociación entre asimilación y conductancia estomática con cambios en el volumen relativo de simplasto, por lo tanto, sugieren que en condiciones de estrés hídrico la regulación del volumen del simplasto de la hoja puede ser crítico para el mantenimiento del intercambio de gases, sin embargo, en contraste, se ha reportado casos en donde se determinó intercambio gaseoso activo a turgencia cero (Meinzer *et al.* 1990).

2.4 Procesos fisiológicos afectados

Con el concepto claro de la evaluación del contenido y disponibilidad hídrica en el suelo y la planta, se puede empezar a detallar en las implicaciones del estrés hídrico en los diferentes procesos fisiológicos.

2.4.1 Crecimiento celular

El proceso más sensible al déficit hídrico es la expansión celular (Hsiao, 1973). En condiciones de déficit hídrico se reduce drásticamente el crecimiento de tejidos como hojas, entrenudos y órganos reproductivos, debido a que la turgencia (fuerza motriz de la expansión celular) se reduce (Hsiao, 1973). La reducción en el crecimiento de las hojas, a

su vez, implica una reducción de la luz interceptada por la planta y la tasa de fotosíntesis neta por unidad de área foliar, por lo tanto, la acumulación total de materia seca en el dosel disminuye, lo que se traduce en una reducción del rendimiento. El grado de pérdida de rendimiento depende en gran medida de la sincronización, la duración y la intensidad del déficit de agua (Beebe, 2013).

El índice de área foliar (IAF) es el área de hojas de un cultivo por unidad de área de suelo, esta es una variable en modelos mecanicistas mediante los cuales se analiza el crecimiento de los cultivos (de Jesús *et al.* 2001). El área foliar de un cultivo es un factor determinante en mecanismos como la intercepción de radiación y agua y el intercambio de energía, se ha reportado que la cantidad de luz absorbida por una planta es proporcional a su índice de área foliar (Beebe, 2013; de Jesús *et al.* 2001). Por lo tanto, las mediciones precisas de IAF son esenciales para entender la interacción entre el crecimiento de cultivos y el medio ambiente. En frijol común se ha evaluado el IAF a lo largo del ciclo, se han encontrado variaciones de acuerdo a la etapa fenológica, durante la etapa reproductiva, los valores más bajos fueron obtenidos al inicio de la floración (1,1) y los valores más altos al inicio de llenado de grano (1,6) (Acosta *et al.*, 2008). Sin embargo, estos valores han sido considerados como bajos con respecto al IAF obtenido en otras condiciones, de manera general, se ha reportado hasta un IAF de 4 para este cultivo (de Jesús *et al.*, 2001).

Mientras la parte aérea de la planta tiene un impacto importante en la utilización de agua bajo condiciones de estrés, el sistema radical está directamente involucrado en la adquisición de ese recurso, por lo tanto, se tiene muy clara la importancia del mismo en la tolerancia a la sequía (Strock *et al.* 2019). Ha sido ampliamente documentado que la capacidad de las raíces para penetrar en el suelo a través de una mayor profundidad de enraizamiento, puede ser beneficioso para evitar el estrés por sequía y está altamente relacionado con el rendimiento del cultivo en condiciones de campo; uno de los rasgos más involucrados en la capacidad de penetración de la raíz es el diámetro de la misma (Acuña *et al.* 2007; Yu *et al.* 1995; Rivera *et al.*, 2019). Además, se ha reportado anteriormente que uno de los mecanismos de adaptación a la sequía que pueden presentar las plantas, es la evitación, el cual está directamente relacionado con una mayor profundización, eficiencia y conductividad hidráulica a nivel de sistema radical (Beebe *et al.* 2013).

2.4.2 Intercambio gaseoso

Transpiración y conductancia estomática

Las plantas absorben agua durante todo su ciclo de vida, de este total de agua absorbida, únicamente un 1% se transforma en biomasa, el agua restante se pierde o utiliza en procesos de transpiración, que se definen como la pérdida de agua en forma de vapor por parte de la planta, se da a través de algunas zonas principales de evaporación como las cavidades subestomáticas y las paredes celulares externas (Azcón y Talón, 2000).

La fuerza impulsora de la tasa de transpiración es el gradiente de presión de vapor que se da entre la atmósfera seca y el interior húmedo de las hojas, conocido como déficit de presión de vapor (VPD) (Sinclair, 2017). La pérdida o evaporación del agua dentro de la planta, posibilita el movimiento del agua por toda la planta ya que establece el gradiente de potencial hídrico (Azcón y Talón, 2000). Por tanto, lo que determina el flujo variable de vapor de agua en la transpiración es la resistencia a la difusión de vapor hacia el exterior, o resistencia difusiva (r), frecuentemente se utiliza $1/r =$ conductancia estomática (g_s). La conductancia estomática está altamente relacionada con varios parámetros como la tasa de transporte de electrones, eficiencia en el uso de agua y tasa de transpiración a través de la relación que estos parámetros tienen con el estado hídrico de la hoja, de modo que, si las plantas no tienen el agua suficiente para mantener altas tasas de fotosíntesis, la biomasa acumulada declinará (Bennett, 2003).

La transpiración cumple un rol importante al enfriar las hojas que están expuestas a altas temperaturas del aire, a bajas presiones atmosféricas de vapor de agua o al efecto de calentamiento de la luz. Además, la corriente de transpiración también sirve para transportar a las hojas los nutrientes inorgánicos del suelo y una gama de productos químicos sintetizados en las raíces, incluidas las moléculas de señal que contribuyen a la respuesta integrada de toda la planta. Por lo tanto, el cultivo de frijol en crecimiento transpirará cientos de veces más agua que la que está presente en sus tejidos en un momento dado (Bennett, 2003; Peuke *et al.* 2002).

Existen diferentes factores que tienen un efecto sobre la transpiración, que pueden ser propios de la planta como el área foliar, las resistencias a la difusión (estomática, cuticular y de la capa límite) y la capacidad de absorción por parte del sistema radical, o pueden ser

factores ambientales como la radiación, el déficit de presión de vapor del aire, la temperatura, la velocidad del viento y la disponibilidad de agua (Azcón y Talón, 2000). En el análisis del efecto de este tipo de factores en la respuesta estomática, se ha determinado que la covariación de las variables ambientales durante el día, particularmente VPD, radiación activa fotosintéticamente (RAF) y la velocidad del viento, impiden observar con claridad las respuestas estomáticas a las variables individuales, a causa de la histéresis que se genera entre la conductancia y las variables individuales (Gutiérrez *et al.*, 1994). La normalización de la conductancia por RAF, permite eliminar la histéresis y observar con mayor claridad la respuesta estomática a la humedad (Gutiérrez *et al.*, 1994).

La eficiencia en el uso del agua (WUE) es un parámetro de producción que permite relacionar el rendimiento o producción de un cultivo, con la cantidad de agua perdida por evaporación o transpiración (Azcón y Talón, 2000). Se puede considerar a varios niveles, como a nivel de hoja o a nivel de cultivo (materia seca producida por unidad de evapotranspiración). En cuanto a lo que se refiere a la hoja, el factor ambiental más involucrado es el déficit de presión de vapor (VPD), debido a que un aumento del déficit de presión de vapor de la atmósfera (disminución de la humedad relativa), eleva la transpiración sin aumentar la tasa de fotosíntesis, por lo cual hace que la eficiencia transpiratoria baje (Azcón y Talón, 2000). El efecto de la temperatura se da a través de las modificaciones que ésta hace en la humedad relativa, un aumento en la temperatura provoca disminución de la humedad relativa y se ocasiona el mismo efecto a nivel de transpiración (Azcón y Talón, 2000). Además, está reportado que generalmente, la relación entre el rendimiento de la semilla y el agua utilizada, es inversamente proporcional a la severidad del estrés por sequía (Muñoz, 2007).

Asimilación fotosintética

La fotosíntesis es un proceso fundamental mediante el cual las plantas transforman el CO₂ en biomasa. Uno de los factores más importantes que están involucrados es la captura de luz, además de ciertos requerimientos hídricos, de temperatura y humedad. La acumulación

de biomasa es proporcional a la cantidad de RAF que la planta logra captar en un periodo de tiempo (Azcón y Talón, 2000; Beebe *et al*, 2013).

La eficiencia en la transformación de la luz interceptada en biomasa, depende en gran medida de la tasa de fotosíntesis de la planta y difiere entre especies. Las especies con metabolismo fotosintético C4 son las más eficientes en este proceso, respecto a estas, las especies C3 son menos eficientes y por último, especies como el frijol común, pertenecientes a la familia Fabaceae, las cuales invierten parte de la energía en la fijación de nitrógeno, son las menos eficientes fotosintéticamente (Beebe *et al*, 2013). En este cultivo se ha registrado tasas máximas de asimilación de fotosíntesis (A_N) de $20 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ registradas con $300 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de densidad de flujo fotosintético y 25 C de temperatura (Lizana *et al*, 2006).

2.4.3 Indicadores de estrés hídrico medidos a nivel foliar

Fluorescencia

La fluorescencia es un parámetro importante para obtener información acerca de la eficiencia fotosintética de las plantas. El proceso de fotosíntesis se inicia con la absorción de luz por parte de los pigmentos fotosintéticos; parte de esa energía es transferida a los fotosistemas para que se inicie el proceso fotoquímico, otra parte de la energía es emitida como calor y una menor parte, se re-emite como energía luminosa (fluorescencia). Las moléculas de clorofila *a* asociadas a los fotosistemas I y II (PSI, PSII) son las responsables de la emisión de la fluorescencia, sin embargo, la principal contribución a la emisión total es realizada por el fotosistema II (PSII). Debido a que esta distribución de energía en los procesos ocurre de manera simultánea, el incremento en la eficiencia de alguno de ellos, resulta en una disminución de los otros dos, de esta manera, un aumento en la energía re-emitida como fluorescencia, muestra una disminución en la eficiencia fotosintética que tiene la planta en ese momento (Moreno *et al*, 2008).

Diversos factores físicos o químicos de estrés ambiental como temperaturas altas, heladas, sequía, cambios en la intensidad luminosa, salinidad, deficiencias nutricionales, presencia de metales pesados, detergentes, herbicidas y ozono entre otros, afectan la función del PSII de manera directa o indirecta lo cual modifica la emisión de la fluorescencia. Por ello, el

análisis de la cinética de emisión de fluorescencia de la clorofila del PSII permite saber si determinado factor de estrés tiene efecto en los eventos fotoquímicos del PSII o en eventos no dependientes de luz, Fv/Fm ha demostrado ser una prueba robusta y confiable de los tipos de estrés de las plantas que afectan el PSII (Moreno *et al.* 2008; Baker y Rosenqvist, 2004). Fv/Fm proporciona una estimación de la eficiencia cuántica máxima de la fotoquímica PSII (Butler, 1978), se ha utilizado ampliamente para detectar perturbaciones inducidas por el estrés en el aparato fotosintético, ya que las disminuciones en Fv/Fm pueden deberse al desarrollo de procesos de apagado y fotodaño que se relajan lentamente en los centros de reacción del PSII, los cuales reducen la máxima eficiencia cuántica de la fotoquímica PSII (Baker y Rosenqvist, 2004). Está reportado que la lectura óptima de Fv/Fm para plantas sin estrés está en el rango de 0.79 a 0.84 (Maxwell y Johnson, 2000).

Verdor

Los valores de verdor foliar con lecturas SPAD® permiten la estimación indirecta del contenido de clorofila en las hojas. El contenido de clorofila en el frijol común se reduce debido a la degradación en condiciones de sequía y está directamente relacionado con la acumulación de biomasa (Rosales *et al.* 2004).

Anteriormente se ha reportado aumentos en los valores SPAD en tratamientos de sequía respecto a tratamientos bajo riego, este aumento se asoció con una reducción en el área foliar individual como resultado del estrés hídrico. Las investigaciones sugieren que, en frijol común, las lecturas de SPAD podrían permitir la discriminación del contenido de clorofila en las hojas entre los cultivares, pero su uso en la selección de cultivares resistentes a la sequía es dudoso (Rosales *et al.*, 2004).

Temperatura del dosel

Diferentes investigaciones han determinado que existe una fuerte correlación entre la temperatura de la hoja y variables como conductancia estomática y potencial hídrico de la hoja (Grant *et al.*, 2006; Beebe *et al.*, 2013).

2.4.4 Rendimiento y componentes del rendimiento

Según Fisher y Maurer (1978) existe una relación lineal entre la intensidad de sequía y el rendimiento de las variedades, se ha reportado niveles de sequía tales que el rendimiento varía de 37 a 86% con respecto al rendimiento del control. En diferentes investigaciones de evaluación de variedades en condiciones de sequía se ha determinado varios componentes de rendimiento importantes, como lo es el DII (índice de intensidad de sequía) el cual indica el impacto del estrés por sequía, en donde valores menores a 0,25 se consideran un estrés muy leve, los cuales pueden provocar reducciones en el rendimiento menores a un 25% y valores por encima de 0,5 se consideran un estrés adecuado para la evaluación de las variedades en sequía, los cuales podrían reducir el rendimiento de un 20 a un 100%. Otro componente de rendimiento importante es el DSI (índice de susceptibilidad a la sequía), indicador importante de la reducción del rendimiento en cada variedad a causa del estrés por sequía (Muñoz-Perea *et al.* 2007; Chaves, 2015).

Además, se ha documentado que el HI (índice de cosecha), PHI (índice de cosecha de la vaina), y PPI (índice de partición de la vaina), son rasgos fenotípicos importantes que reflejan una mayor capacidad para movilizar fotosintatos al grano (Beebe *et al.*, 2013).

3 MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Sitio experimental

La investigación se realizó en una parcela experimental en campo abierto (lote # 31) de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno (EEAFBM), de la Universidad de Costa Rica, ubicada en el distrito de La Garita, Alajuela, Costa Rica (Figura 1). El centro de investigación se ubica en las coordenadas geográficas $10^{\circ}00'27.0'$ Latitud Norte y $84^{\circ}15'59'$, con una altitud de 840 msnm.

Se llevó a cabo de enero a mayo, durante la estación seca, la cual se extiende de mediados de diciembre a mediados de mayo, en esta época, a través de 40 años se ha reportado en la zona una precipitación mensual que va de 10 a 50 mm y valores de humedad relativa que pueden descender de 70% (Gutiérrez *et al*, 1997).







Figura 1. Lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero- mayo, 2018.

3.2 Material vegetal

Para esta investigación se utilizó semilla de dos variedades comerciales de frijol común: Nambí (tolerante a la sequía terminal) y Matambú (susceptible a la sequía terminal) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Descripción de las variedades de frijol común utilizadas en esta investigación: Nambí y Matambú, fotografías obtenidas de Hernández *et al.* (2013).

		<p>Nambí (SEN 52)</p> <ul style="list-style-type: none"> -Variedad proveniente del CIAT, Colombia, obtenida del cruzamiento de (SXB 123 x DOR 677) F1 x SEN 34. -Hábito de crecimiento: Arbustivo indeterminado. -Color de la vaina: Verde (inmadura)/ crema (seca). -Testa color negro. -Inicio de floracion: 32-34 días aproximadamente. -Inicio de cosecha: 70 días aproximadamente. -Peso de 100 semillas: 25 g aproximadamente. -Rendimiento experimental: En sequía de 994 kg/ha, sin sequía de 2700 kg/ha y comercial hasta 3000 kg/ha (Hernández y Chaves, 2016).
		<p>Matambú (B2056)</p> <ul style="list-style-type: none"> -Variedad proveniente de Honduras, obtenida del cruzamiento de DOR 390 x MUS 181. -Hábito de crecimiento: Arbustivo indeterminado. -Color de la vaina: Verde (inmadura)/ crema (seca). -Flor color lila. -Testa color negro. -Inicio de floracion: 36 días aproximadamente. -Inicio de cosecha: 72 a 74 días aproximadamente. -Peso de 100 semillas: 19 g aproximadamente 19. -Rendimiento experimental: En promedio de 1339 kg/ha y comercial de 874 a 1610 kg/ha (Hernández y Chaves, 2016).

3.3 Diseño experimental y tratamientos

Se realizaron dos experimentos por separado para determinar la respuesta diferencial de las variedades Nambí y Matambú a la sequía terminal. El diseño experimental de cada uno consistió en un irrestricto al azar con tres repeticiones por tratamiento. La unidad experimental estuvo conformada por una parcela de 7,5 m². La unidad de muestreo fue una planta al azar en cada medición, dentro de la unidad experimental. Cada parcela se flanqueó por una hilera de borde, distribuidas al azar dentro del lote experimental. Los dos experimentos fueron establecidos en lotes adyacentes en un terreno uniforme (propiedades físicas y químicas) (Cuadro 2 y 3).

3.4 Siembra del material vegetal

En ensayo de sequía terminal fue sembrado el 15/01/2018, mientras que el ensayo de capacidad de campo se sembró el 26/02/2018. En ambos ensayos, cada variedad se sembró de manera directa con dos semillas por hueco, cada 10 cm para un total de 10 a 15 plantas por metro lineal, en surcos de 30 cm de ancho, dentro de una parcela de 2,5 m de largo por 3 m de ancho, para un total de 7,5 m², cada parcela se separó por con una hilera doble de las otras parcelas (otras variedades).

3.5 Aplicación de los tratamientos de riego

Se aplicó un tratamiento de riego en cada experimento: Uno se mantuvo a capacidad de campo y se monitoreó el contenido de humedad volumétrica en los diferentes estados de desarrollo del cultivo, hasta el final de su ciclo de vida. El segundo experimento se mantuvo a capacidad de campo hasta la entrada a la etapa reproductiva (aproximadamente 35 dds), luego de lo cual se aplicó sequía terminal, lograda mediante la suspensión completa del riego.

En ambos experimentos al inicio del ensayo se aplicó un riego por gravedad para homogenizar la humedad en la totalidad de la parcela y facilitar la germinación (Figura 2). Posteriormente, 7 días después de aplicado el riego por gravedad, se inició con la aplicación de riego por goteo, mediante un sistema auto-compensado que cubre 1,5 ha, con sectores de

riego de 10-12 líneas de 100 m de longitud, la distancia entre goteros fue de 30 cm. El riego se aplicó tres veces por semana para mantener el suelo a capacidad de campo y se monitoreó el contenido de agua del suelo con un TDR (MPKit-406 y Trase 6050X1), a lo largo de ambos ensayos.



Figura 2. Aplicación de riego por gravedad al inicio del establecimiento de cada ensayo (sequía terminal y capacidad de campo), en el lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-mayo de 2018.

3.6 Manejo técnico del cultivo

El manejo técnico del cultivo se realizó según recomendaciones de Chaves, (2018). Previo a cada ensayo (sequía terminal y capacidad de campo), se realizó un análisis químico de suelo (Cuadro 2), con base en este resultado la fertilización se complementó con dos aplicaciones de 10-30-20 dos veces durante el desarrollo del ensayo del ensayo. Además, se realizó un análisis físico del suelo de cada parcela correspondiente a los ensayos en cuanto a retención de humedad y propiedades físicas de cada una de ellas (Cuadro 3).

Para la evaluación de los tratamientos de riego aplicados, el contenido de humedad volumétrica se midió a 3 profundidades (0-15 cm, 0-30 cm, y 0-60 cm) con el uso del TDR MPKit-406 y Trase 6050X1. Esta medición se realizó dos veces por semana desde la siembra hasta la cosecha a 5 repeticiones por tratamiento de riego.

Cuadro 2. Resultado del análisis químico de suelo realizado a la parcela de cada ensayo (sequía terminal y capacidad de campo), del lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018.

ANÁLISIS QUÍMICO DE SUELOS													
Solución Extractora:		pH	cmol(+)/L					%	mg/L				
KCl-Olsen Modificado		H ₂ O	ACIDEZ	Ca	Mg	K	CICE	SA	P	Zn	Cu	Fe	Mn
ID USUARIO	ID LAB	5.5	0.5	4	1	0,2	5		10	3	1	10	5
CAPACIDAD DE CAMPO	S-18-00515	5.9	0.15	8.04	2.54	0.51	11.24	1	12	0.7	12	80	6
SEQUIA TERMINAL	S-18-00516	5.6	0.23	6.97	2.08	0.83	10.11	2	22	1.2	12	136	9
Los valores debajo de cada elemento corresponden con los Niveles Críticos generales para la solución extractora usada													
CICE=Capacidad de intercambio de Cationes Efectiva=Acidez+Ca+Mg+K							SA=Porcentaje de Saturación de Acidez=(Acidez/CICE)*100						

Cuadro 3. Resultado del análisis físico de suelo realizado a la parcela de cada ensayo (sequía terminal y capacidad de campo), del lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018.

ANÁLISIS DE RETENCIÓN DE HUMEDAD, DENSIDAD Y CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA						
ID USUARIO	ID LAB	RETENCIÓN DE HUMEDAD			DENSIDAD Y CONDUCTIVIDAD	
		% Retención		% Agua	Densidad aparente	Conductividad Hidráulica
		0.33	15	UTIL	g cm ⁻³	cm h ⁻¹
CAPACIDAD DE CAMPO	RN-18-00171	46	35	11	0.9	NR
SEQUIA TERMINAL	RN-18-00172	48	35	13	0.9	

El control de plagas y enfermedades se manejó de acuerdo a la recomendación de Chaves, (2018), a lo largo del ciclo del cultivo se realizó dos aplicaciones de Decis® (Deltametrina) para el control de mosca blanca (*Bemisia Tabaci*) y trips (*Thrips palmi*). De manera preventiva, se realizó una aplicación de Bellis® (Boscalid + Piraclostrobina) y una aplicación de Amistar® (Azoxistrobina) a lo largo del ciclo del cultivo.

3.7 Variables evaluadas

3.7.1 Condiciones ambientales de la parcela

Los datos de temperatura, humedad relativa, precipitación, radiación activa fotosintéticamente activa (RAF) y evapotranspiración fueron tomados a lo largo del día y descargados semanalmente de la estación meteorológica automática (Campbell Sci., Li, Ne), Tipo A, ubicada en la EEAFBM. Además, se evaluó la temperatura y humedad relativa de la parcela *in situ* mediante el uso de sensores HOBOU23 Pro v2.

3.7.2 Variables morfológicas y fenológicas

A los 12 días partir de la siembra de cada ensayo, se comenzó a evaluar variables de crecimiento (altura de la planta, diámetro del tallo e índice de área foliar).

Altura de la planta

Se midió la altura de las plantas con una cinta métrica desde la base del tallo hasta la yema terminal, según el protocolo para selección de variedades resistentes a la sequía (CIAT, sf).

Diámetro del tallo

Se midió el diámetro del tallo con un caliper digital, a los 10 cm sobre la base de la planta de frijol común.

Caracterización del sistema radical

La evaluación de longitud radical total, volumen total, diámetro promedio y área de raíces se realizó mediante el uso del sistema de análisis de imágenes WinRhizo Pro 2016, que utiliza un método no estadístico para medir la morfología de la raíz (Wang y Zhang, 2009). Para realizar el análisis con el software, se extrajeron las raíces existentes en 0,5 m² rodeando una planta y a la profundidad necesaria para extraer el sistema radical lo más completo posible, posteriormente, cada sistema radical se colocó en un recipiente con agua y se lavó para eliminar el suelo adherido a las raíces, se tomó su peso fresco mediante una balanza analítica marca Precisa, modelo (LX220A), se colocó en el escáner del instrumento y se procedió a realizar el análisis, finalmente, cada muestra se conservó en una bolsa debidamente rotulada para llevar a la estufa a 60 °C por dos días para determinar la biomasa radical.

La distribución del sistema radical se realizó basándose en el protocolo para evaluación de variedades tolerantes a sequía del CIAT (sf). Mediante un barreno para muestrear raíces, se tomó una muestra en 5 puntos de cada repetición: Entre dos lomillos, un punto cada 10 cm, en cada uno de esos puntos se muestreó a tres rangos de profundidad: 0-30, 30-60, 60-90 cm; para un total de 15 puntos por cada repetición (Figura 3A). La muestra de cada punto se colocó en una bolsa por separado (Figura 3B), se realizó un lavado con un colador fino, se hizo una extracción de las raíces con una pinza, se tomó su peso fresco en una balanza analítica marca Precisa, modelo (LX220A) (figura 3C) y se llevó a la estufa a 60 °C por dos días para determinar la biomasa. Esta medición se realizó en floración y llenado de vainas (33 y 55 dds).

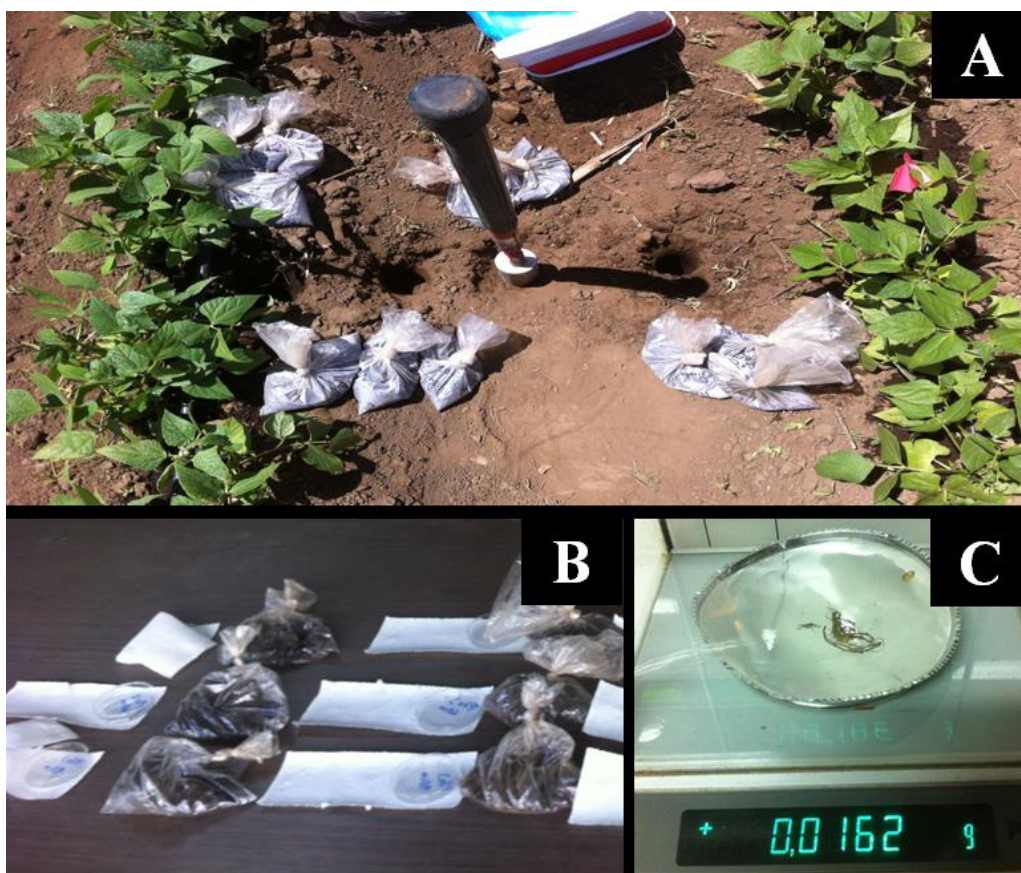


Figura 3. Evaluación de distribución de biomasa radical. A) Cinco puntos de muestreo entre dos lomillos, cada 10 cm y tres intervalos de profundidad por punto: 0 cm – 30 cm; 30 cm –

45 cm; 45 cm – 60 cm. B) Muestras previo al lavado y extracción de raíces. C) Evaluación del peso de raíces en una muestra.

Con el fin de evaluar la longitud radical o capacidad de profundización en campo de cada variedad, se realizó un ensayo en 2019 con la misma metodología para inducir sequía terminal, se colocó rizotrones de 1,20 m de profundidad y una ventana de observación (Figura 4B). Se realizó una evaluación de la longitud de la raíz principal de cada variedad con una cinta métrica (Figura 4C) y se tomó fotografías (Figura 4D). Esta evaluación se realizó a los 45 dds a tres repeticiones por tratamiento de riego.

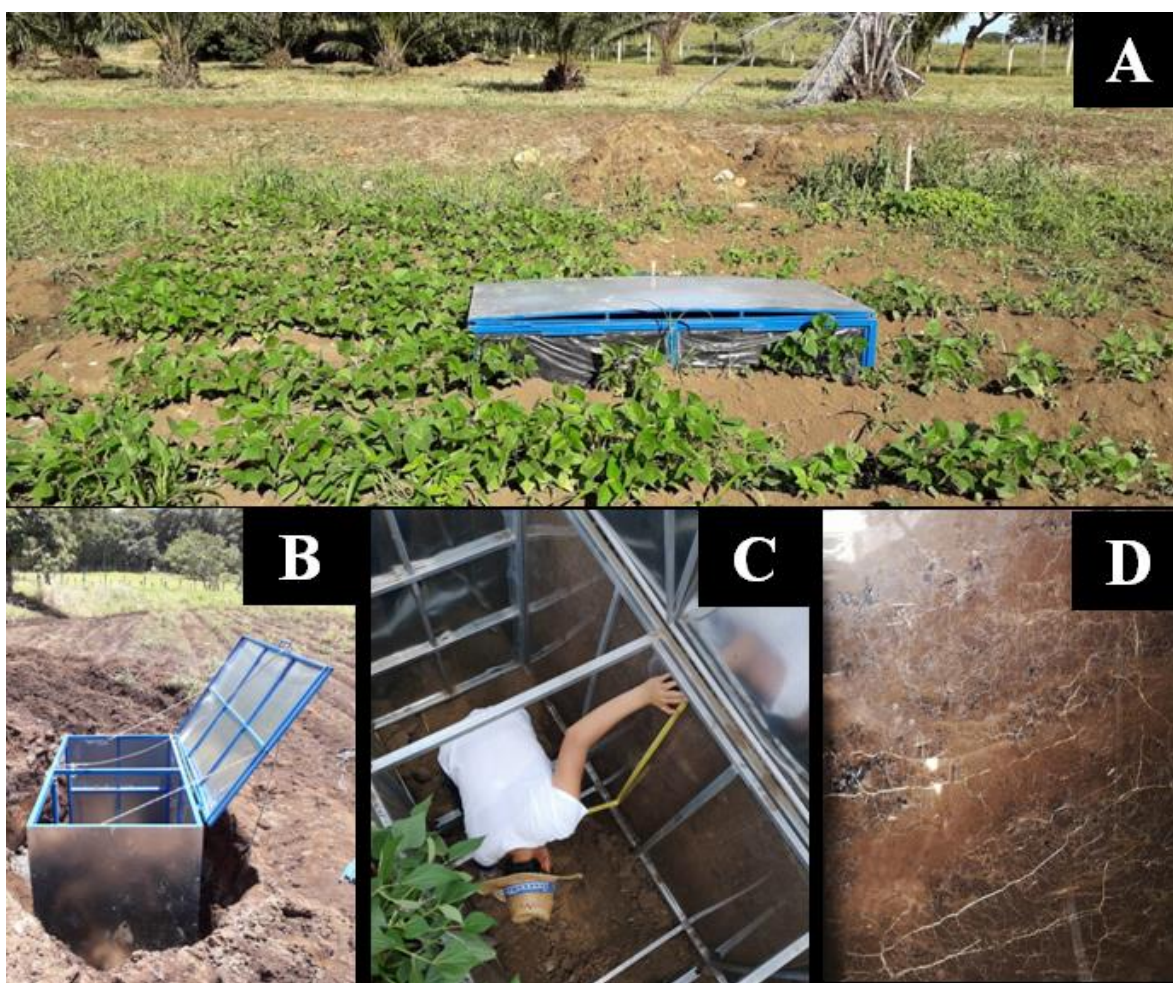


Figura 4. Evaluación de la profundización del sistema radical. A) Vista de los rizotrones en campo. B) Colocación de un rizotróon en campo C) Medición de la longitud de la raíz principal. D) Raíz de Nambí bajo tratamiento de sequía terminal. Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-abril, 2019.

Fenología del cultivo

Se evaluó fenología desde la siembra de las semillas hasta la cosecha, mediante la escala descrita por el CIAT, (sf) (Cuadro 4).

Cuadro 4. Descripción de las etapas de desarrollo del cultivo de frijol común. Descrita por el CIAT, (1986).

Etapa		Descripción
Código	Nombre	
V0	Germinación	La semilla se hidrata y emerge la radícula.
V1	Emergencia	Los cotiledones del 50% de plantulas del cultivo aparecen a nivel de suelo.
V2	Aparición de hojas primarias	Se despliegan las hojas primarias (unifoliadas) del 50% de plantas del cultivo.
V3	Primera hoja trifoliada	Se empieza a desplegar la primer hoja trifoliada del 50% de plantas del cultivo.
V4	Tercera hoja trifoliada	El 50% de plantas del cultivo ha desplegado la tercer hoja trifoliada.
R5	Prefloración	Aparecen primeros botones o racimos florales en el 50% de plantas del cultivo.
R6	Floración	El 50% de plantas del cultivo presenta la primer flor abierta.
R7	Formación de vainas	Se da la formación de la primer vaina en el 50% de plantas del cultivo.
R8	Llenado de vainas	Cesa el crecimiento longitudinal de la vaina del 50% de plantas del cultivo, se observa abultamiento de la vaina.
R9	Maduración	En el 50% de plantas del cultivo, la coloración de la vaina cambia de verde a amarillo o pigmentado.

3.7.3 Variables fisiológicas

Potencial hídrico

La evaluación de esta variable se realizó a partir de los 32 dds, dos veces por semana, en cada fecha de evaluación se realizó una lectura a las 4:30 am y otra a las 12:00 pm. Para realizar la medición se seleccionó al azar una planta de la unidad experimental, se tomó una de las hojas más jóvenes recientemente expandidas, mejor iluminadas y se colocó en una bolsa hermética con papel aluminio, la muestra se transportó al sitio de medición dentro de una hielera con gel para evitar la deshidratación. Una vez en el sitio de evaluación, se selló la nervadura del peciolo con plastilina para evitar fugas y con la cámara de Scholander (modelo Scholander PMS-100, PMS, Logan, UT, USA), se procedió a realizar la medición, que consistió en colocar la hoja dentro de la cámara de presión y sujetarla del peciolo, aplicar presión mediante el gas hasta la aparición de la primera gota de savia visible en la superficie del corte del peciolo y proceder a realizar la lectura de la presión aplicada.

Componentes del potencial hídrico: Curvas presión-volumen (PV)

La construcción de curvas PV se realizó a mitad del ciclo vegetativo y cosecha, se tomó una planta al azar por cada unidad experimental.

La preparación de la muestra para realizar la evaluación consistió en colocar la planta en agua destilada durante 24 horas previo a la medición, con el fin de hidratar por completo la muestra; se cortó la hoja con el peciolo, se tomó su peso fresco con una balanza analítica marca Precisa, modelo (LX 220A), se selló la nervadura del peciolo con plastilina para evitar fugas (Figura 5A y 5B), se colocó un tubo Eppendorf al extremo final del peciolo y se selló con cinta parafilm (Figura 5C y 5D), dentro del tubo Eppendorf se colocó un papel toalla previamente pesado (Figura 5E y 5F) en balanza analítica marca Precisa, modelo (LX 220A). Una vez lista la muestra, se colocó en la cámara de Scholander y se aplicó presión a 2,5 bares por 10 minutos, transcurrido ese tiempo, se extrajo el papel toalla ubicado dentro del Eppendorf y se pesó en balanza analítica marca Precisa, modelo (LX 220A), para obtener por diferencia, el volumen de savia extraído. Después de aplicada esa presión se colocó otro papel toalla debidamente pesado y se repite el procedimiento con los

siguientes puntos de presión correspondientes (4,5; 6,5; 8,5; 10,5; 12,5; 14,5; y 18,5), en cada una de ellas se realizó una lectura del volumen de savia extraído en el papel toalla.

Al aplicar el último punto de presión (18,5 bares) y finalizar el procedimiento descrito anteriormente, se retiró la muestra de la cámara, se volvió a registrar su peso en balanza analítica, se colocó en la estufa por 48 horas a 80 °C y finalmente, se pesó en balanza analítica y se registró su peso seco.

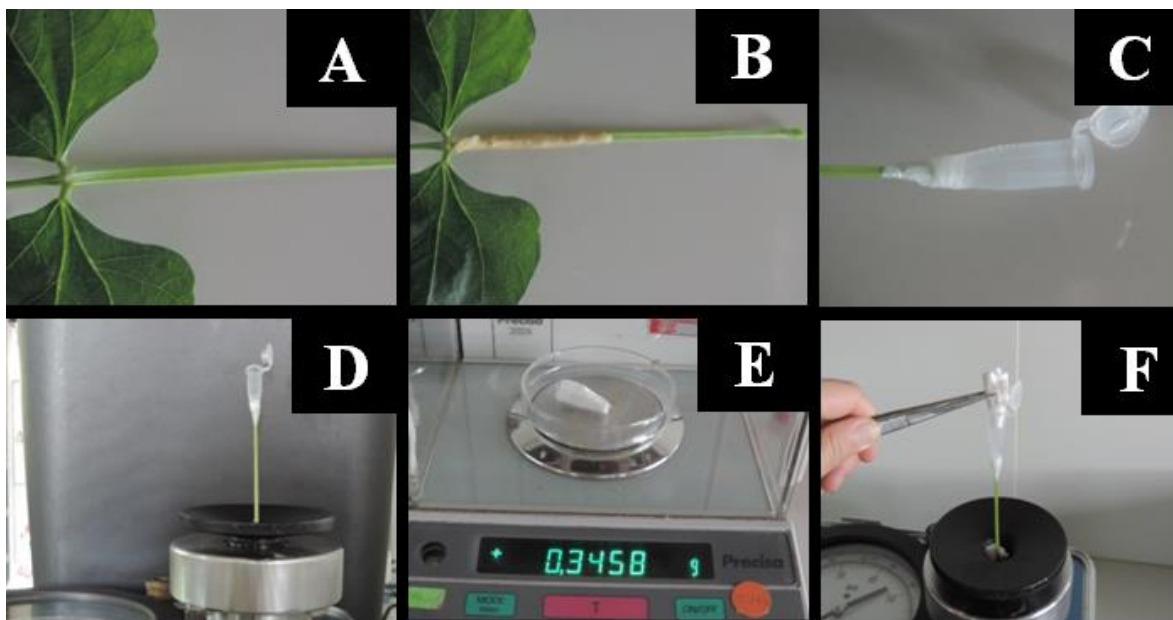


Figura 5. Procedimiento de recolección de savia para la construcción de curvas PV, mediante la aplicación de presión con la cámara de Scholander. A) Nervadura del peciolo. B) Sello a la nervadura del peciolo con plastilina para evitar fugas al aplicar presión. C) Colocación del tubo eppendorf. D) Colocación de la hoja en la cámara. E) Peso del papel antes de extraer la savia. F) Colocación del papel dentro del tubo eppendorf, en contacto con el peciolo para la recolección de la savia extraída durante la aplicación por 10 min de la presión correspondiente. Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno. La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018.

Con la aplicación progresiva de presión y la recolección de datos de volumen de savia extraída por cada punto de presión aplicado se construyó la curva presión-volumen mediante el software Curve Fitting 5.6, que permite obtener los componentes del potencial

hídrico como potencial osmótico a plena turgencia, potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia, elasticidad y volumen del simplasto (Figura 6) (Azcón y Talón, 2000).

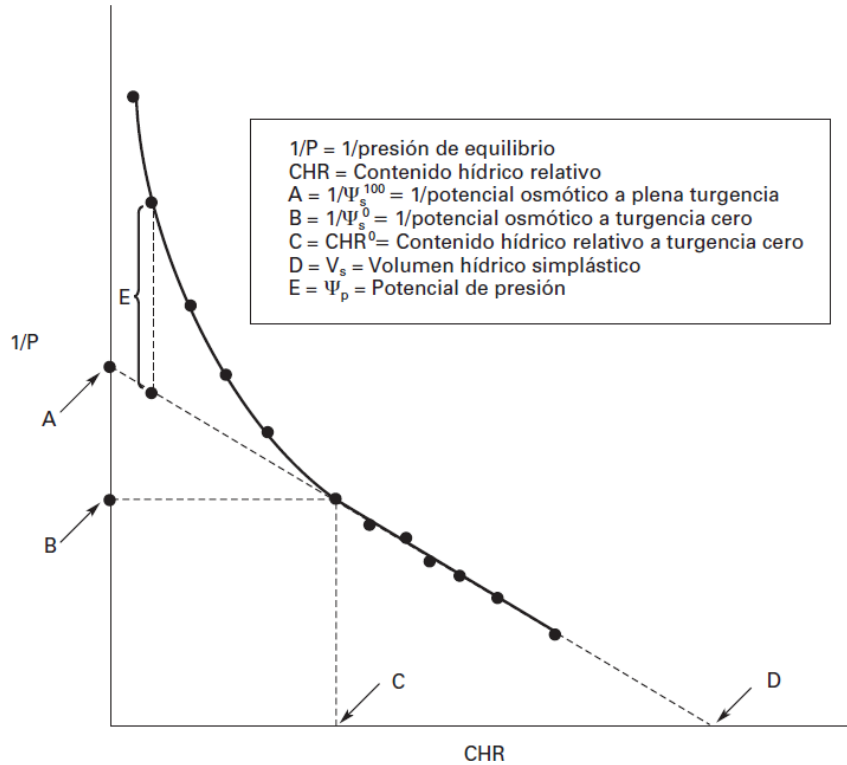


Figura 6. Curva presión-volumen (PV) construida a partir de datos de presión aplicada y el volumen de savia extraído en cada uno de ellos. Tomado de Azcón y Talón (2000).

Intercambio gaseoso.

Con el uso del medidor portátil (LI-6400XT) se realizó la medición de diferentes variables correspondientes a intercambio gaseoso como conductancia estomática (g_s), asimilación fotosintética (A_N) y radiación activa fotosintéticamente (RAF), se evaluó en una de las hojas más recientemente expandidas, mejor iluminadas. Estas variables fueron evaluadas a los 30, 37, 52, 58 y 64 dds, en cada fecha de evaluación se realizó un curso diurno con mediciones cada hora de 7:00 am a 3:00 pm.

Indicadores de estrés medidos a nivel foliar.

A nivel foliar se evaluó diferentes indicadores de estrés como fluorescencia, verdor y temperatura del dosel. Las tres variables fueron evaluadas semanalmente, la fluorescencia se evaluó con el fluorómetro portátil (OS-30p+), el verdor de la hoja se midió con el medidor del índice de verdor SPAD-502 Plus, marca Konika Minolta y la temperatura del dosel fue evaluada mediante el termómetro infrarrojo modelo IRT 0421.

Biomasa, área foliar y componentes de rendimiento

Esta medición se realizó a mitad de llenado de la vaina y en cosecha a 3 repeticiones por tratamiento. Se tomaron las plantas existentes en 0,5m lineal, se cortaron a nivel de suelo y se dividieron en los diferentes órganos (tallos, hojas sin peciolo y estructuras reproductivas). Se realizó la medición de área foliar con el medidor LI-3100. Una vez determinada el área foliar, los diferentes órganos de la planta se pesaron y se llevaron a la estufa a 60°C por dos días, para cuantificar la biomasa de cada uno de ellos y la biomasa total de la planta.

Con los datos recolectados, se calculó los índices de remobilización de asimilados (componentes de rendimiento) para cada variedad, según lo indicado por Beebe *et al* (2013), Chaves (2015) y CIAT (sf): índice de intensidad de sequía (DII), índice de susceptibilidad a la sequía (DSI), índice de cosecha (HI) y índice de cosecha de vainas (PHI), utilizando las siguientes fórmulas:

$$DII = 1 - (X_{ds}/X_{ns})$$

$$DSI = [1 - (Y_{ds}/Y_{ns})]/DII$$

$$HI (\%) = (S_{bh}/S_{hbm}) \times 100$$

$$PHI (\%) = (S_{bh}/P_{bh}) \times 100$$

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.

Pbh: peso seco de la biomasa de vainas a cosecha.

Sns: peso seco de 100 semillas en riego.

Xds: promedio de rendimiento de todas las variedades en sequía terminal.

Xns: promedio de rendimiento de todas las variedades en riego.

Yds: rendimiento de una variedad dado en sequía terminal.

Yns: rendimiento de una variedad dado en riego.

Rendimiento

El rendimiento se evaluó mediante la cuantificación del peso de semillas obtenido en la totalidad de plantas de la unidad experimental. La medición se realizó a 3 repeticiones por tratamiento al finalizar el ciclo del cultivo.

3.8 Análisis estadístico

El modelo evaluado fue un modelo mixto en el que el experimento fueron un efecto aleatorio y la variedad y el régimen hídrico fueron efectos fijos. Se realizó un análisis combinado, en el cual el arreglo de tratamientos fue un 2 x 2 en donde un factor corresponde a las variedades: Nambí y Matambú y el otro factor corresponde al tratamiento de riego: sequía terminal y capacidad de campo (Cuadro 5). Previo a la combinación de los experimentos, se probó la homogeneidad de las varianzas del error (Muñoz-Perea et al, 2006).

Cuadro 5. Análisis estadístico utilizado para la combinación de dos experimentos con diseño irrestricto al azar.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios(CM)	F
Experimento (E)	1	CM (E)	CM (E)/CM rep/(E)
Repeticiones dentro de experimento	4	CM rep/(E)	
Variedad (V) E x V (interacción)	1	CM Var CM Var x (E)	CM Var/ CM Error CM (E) x (Var)/ CM Error
Error combinado	4	CM Error	

Para las variables respuesta altura, diámetro, índice de área foliar, fluorescencia, verdor, potencial hídrico, se calculó sus áreas bajo la curva para resumir el comportamiento durante todo el ciclo, a este cálculo se le realizó un ANOVA para determinar si se dan diferencias significativas en las áreas bajo la curva de cada variable respuesta entre las variedades (Nambí y Matambú) y si esas diferencias se dan por igual en los dos tratamientos de riego (capacidad de campo vs sequía terminal). En el caso de componentes de rendimiento y curvas presión-volumen, se calculó los promedios a través del ciclo y el ANOVA se les aplicó a estos para determinar si se dan diferencias significativas en entre las variedades y en el tratamiento de riego.

Intercambio gaseoso: Para variables como asimilación, conductancia estomática y radiación activa fotosintéticamente, se utilizó un análisis de regresión para examinar las respuestas estomáticas y del intercambio gaseoso de ambas variedades contrastantes, a las diferentes condiciones ambientales, especialmente el agua del suelo y la humedad atmosférica (VPD). Además, tomando en cuenta todas las variables respuesta evaluadas, se realizó un análisis de factores para determinar la agrupación de las diferentes variables respuesta en factores y determinar cuál es la contribución de estos factores en el rendimiento observado en cada uno de los tratamientos.

El análisis estadístico se realizó por medio del software JMP Pro 9.0.2

4 RESULTADOS

4.1 Condiciones ambientales de la parcela experimental

El valor máximo de radiación activa fotosintéticamente fue de 821 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), reportado a finales del mes de abril, los promedios diarios fueron de 300 a 600 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. Se registró valores de temperatura máximos de 33°C, mínimos de 16 °C y el promedio diario se mantuvo constante de 22 a 24 °C, mientras que la humedad relativa promedio fue de 50 a 70% (Figura 7).

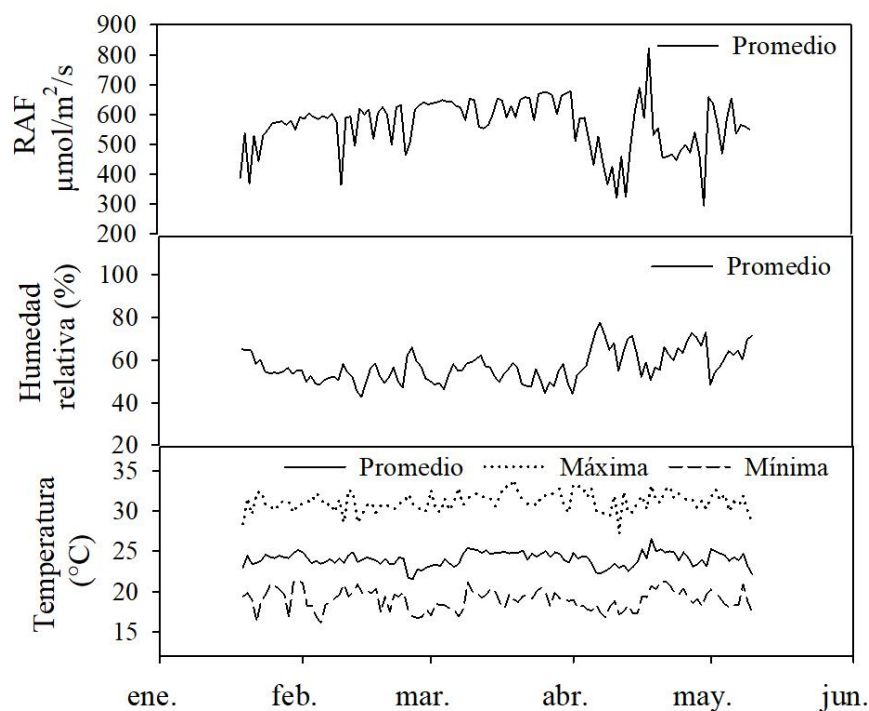


Figura 7. Promedio diario de radiación activa fotosintéticamente (RAF) y humedad relativa; temperatura máxima, mínima y promedio de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.

4.1.1 Precipitación y humedad volumétrica del suelo

Se registró cuatro eventos de precipitación a lo largo del ensayo de sequía terminal, el primero de estos se da a los 23 dds con un total diario de 1 mm, el segundo, tercer y cuarto evento se dan a los 40, 41 y 42 dds con valores de 14,8, 5,6 y 0,2 mm totales de precipitación diaria (Figura 8).

De acuerdo con los datos del análisis físico del suelo de las parcelas en las que se desarrolló ambos experimentos, la humedad volumétrica para mantener dicho suelo en términos de capacidad de campo es de 43,2% para la parcela en la que se desarrolló el ensayo de sequía terminal y 41,4% para la parcela correspondiente al ensayo de capacidad de campo. Además, el punto de marchitez permanente para ambos suelos se puede alcanzar cuando la humedad volumétrica baja de 31,5%.

En el ensayo de sequía terminal, no se encontró diferencias significativas ($p < 0,05$) en la humedad entre los perfiles de 20 y 40 cm. El porcentaje de humedad volumétrica en estos perfiles se mantuvo cercano al valor de referencia de capacidad de campo en el suelo (43,2 %) con una leve reducción paulatina con el paso de los días (Figura 8), sin embargo, a causa de la precipitación reportada al día 42 (14,8 mm), la humedad se recuperó considerablemente y es hasta los 60 dds aproximadamente, donde se empezó a ver valores de humedad volumétrica de 35% aproximadamente. Por su parte, la humedad a los 60 cm de profundidad fue diferente significativamente ($p < 0,05$) a la humedad reportada para los 20 y 40 cm, sin embargo, de igual manera por el evento de precipitación que se dio a los 40 dds, es hasta los 60 dds que la humedad llega a un valor cercano al valor de referencia para punto de marchitez permanente en ese suelo (31,5%).

En el ensayo de capacidad de campo, el porcentaje de humedad volumétrica no fue diferente significativamente en ninguno de los perfiles de profundidad. Desde el inicio del ensayo se mantuvo cercana al valor de referencia de capacidad de campo en ese suelo (41,4%), a partir de ese momento y hasta el final del ensayo, se presentó una leve disminución en la humedad en las tres profundidades, de manera que se mantuvo por debajo del puntode capacidad de campo (41,4%) (Figura 8).

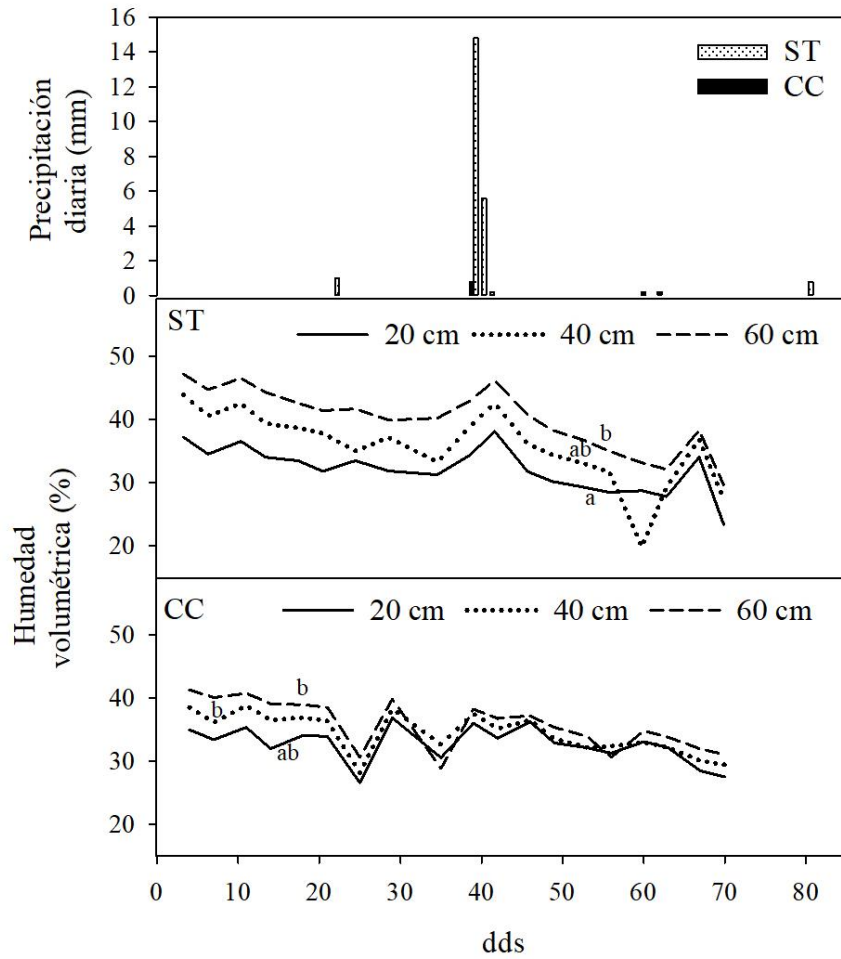


Figura 8. Promedio de precipitación diaria y humedad volumétrica del ensayo de sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), en tres profundidades (20 cm; 40 cm y 60 cm), en el lote # 31 de la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.

4.2 Relaciones hídricas

4.2.1 Potencial hídrico

En la medición am, el potencial hídrico de ambas variedades, tanto en sequía terminal, como en capacidad de campo, fluctuó de -0,25 a -0,8 MPa a lo largo del ciclo del cultivo. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) por efecto del tratamiento de riego, las dos variedades en capacidad de campo mantuvieron un potencial hídrico más positivo en comparación con el potencial hídrico en sequía terminal (Figura 9). Además, se obtuvo diferencias significativas ($p < 0,05$) en los promedios de potencial hídrico a través del ciclo por efecto de la variedad, el potencial hídrico de Nambí fue más positivo que el de Matambú en la mayoría de puntos a lo largo del ciclo del cultivo (Figura 9). Por último, no se encontró diferencias significativas ($p < 0,05$) en la interacción entre el tratamiento de riego y la variedad.

En la medición de pm, se encontraron diferencias significativas por efecto del tratamiento de riego ($p < 0,05$), los valores más positivos en el tratamiento de capacidad de campo a lo largo del ciclo (Figura 9). No se encontró diferencias significativas por efecto de la variedad ni por la interacción de estas con el tratamiento de riego

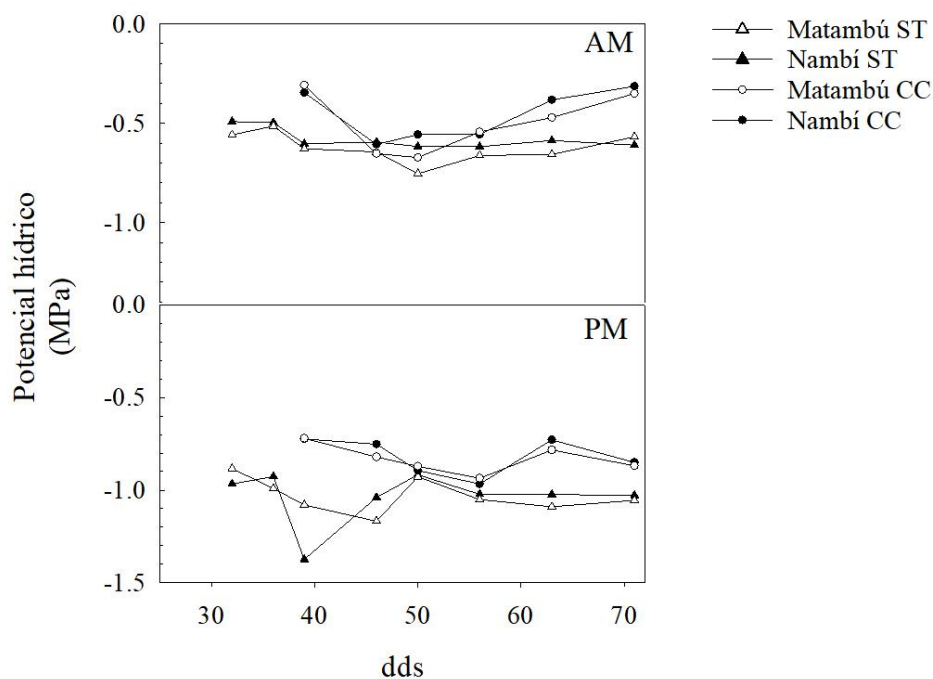


Figura 9. Potencial hídrico de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) medido a las 4:00 am y 12:00 pm, a lo largo del ciclo del cultivo, con dos tratamientos de riego: sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC). La Garita Alajuela. Enero-mayo 2018.

4.2.2 Componentes del potencial hídrico: Curvas Presión Volumen

Con respecto a la elasticidad y el potencial osmótico a plena turgencia, se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las variedades a lo largo del ciclo, en las dos variables se obtuvo valores más altos para Matambú (Cuadro 6). No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de riego ni entre la interacción de las variedades con los tratamientos de riego.

No se encontraron diferencias significativas entre variedades en el potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia, contenido relativo de agua y el volumen del simplasto (Cuadro 6). Sin embargo, en el caso del volumen del simplasto, existió una marcada diferencia entre variedades, con valores más altos en Matambú que en Nambí (Cuadro 6).

Para estas variables, no se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de riego ni en la interacción entre las variedades y los tratamientos de riego.

Cuadro 6. Componentes del potencial hídrico obtenidos mediante seis curvas presión volumen de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú): Potencial osmótico a plena turgencia ($\Psi_{\pi PT}$); Potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{wPPT}); Elasticidad (ϵ); Contenido relativo de agua (CRA) y volumen del simplasto. Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018.

SEQUIA TERMINAL					
Variedad	$\Psi_{\pi PT}$	Ψ_{wPPT}	ϵ	CRA (%)	Volumen del simplasto (cm³)
Nambí	0,87 a	0,93 a	19,7 a	62,4 a	0,56 a
Matambú	0,95 a	0,98 a	33,4 b	60,8 a	0,85 a
CAPACIDAD DE CAMPO					
Nambí	0,81 a	0,91 a	15,4 a	65,7 a	0,53 a
Matambú	0,99 b	1,02 a	30,5 a	53,8 a	0,82 a

4.3 Crecimiento y desarrollo

El diámetro del tallo fue diferente significativamente ($p < 0,05$) entre variedades, Nambí presentó el mayor valor. Además, tanto bajo sequía terminal como bajo capacidad de campo, Nambí presentó la mayor altura a lo largo del ensayo, sin embargo, no se encontró diferencias significativas ($p < 0,05$) entre los promedios de altura entre variedades. No se determinó diferencias significativas en altura y diámetro del tallo entre tratamientos de riego, ni en la interacción entre tratamientos de riego y variedades, por lo tanto, se muestra la línea de tendencia del comportamiento de altura y diámetro para ambas variedades durante el desarrollo del ensayo (Figura 10).

Las dos variedades en sequía terminal aumentaron la altura del tallo de manera más pausada (un incremento de 13,5 cm durante el periodo de 25 a 29 dds), con respecto a las variedades en capacidad de campo en donde se presentó un incremento más fuerte (23,5 cm) para la altura del tallo en el mismo periodo (Figura 10).

Con respecto al índice de área foliar, se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$) por efecto del tratamiento de riego, el mayor índice de área foliar se obtuvo en el tratamiento de sequía terminal, sin embargo, no se determinó diferencias significativas por efecto de las variedades y tampoco en la interacción entre tratamientos de riego y las variedades (Figura 10). Además, existe cierta tendencia de las plantas bajo sequía terminal a alcanzar el valor máximo de índice de área foliar de 42 a 49 dds, mientras que en capacidad de campo las plantas alcanzaron el máximo nivel de área foliar de los 49 a los 53 días (Figura 10).

En cuanto a la caracterización del sistema radical, la longitud radical total de Matambú tiende a ser mayor que la de Nambí en ambos tratamientos de riego, sin embargo, no se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$) entre variedades en longitud total, diámetro promedio, volumen y densidad radical, además, la interacción entre variedades y tratamiento de riego en estas variables tampoco fue significativa estadísticamente ($p < 0,05$) (Cuadro 7).

Por otra parte, con respecto a la distribución de biomasa radical, bajo ambos tratamientos de riego, existió una marcada tendencia de Matambú a tener la mayor biomasa radical a los 15 cm de profundidad, mientras que a mayor profundidad de suelo (30 cm y 45 cm), Nambí presentó la mayor biomasa radical, sin embargo, no se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$) en la distribución de la biomasa radical entre variedades, por lo tanto, se muestra de manera unificada la biomasa radical de ambos tratamientos de riego (Figura 11).

Finalmente, se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$) entre variedades en la longitud radical evaluada en plantas en rizotrones, Nambí presentó la mayor longitud con respecto a Matambú (Cuadro 8). No se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de riego ni en la interacción entre variedades y tratamientos de riego en esta variable.

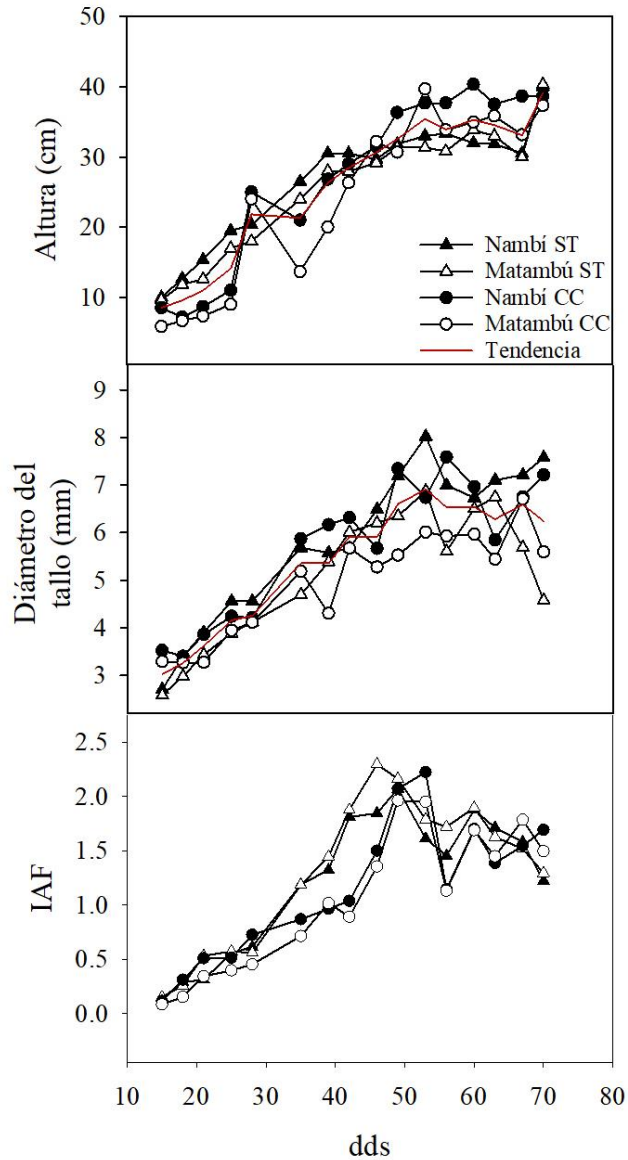


Figura 10. Crecimiento en términos de altura y diámetro del tallo e índice de área foliar (m^2) de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú), con tratamiento de sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), a lo largo del ciclo del cultivo, en época seca en parcela de campo abierto. La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.

Cuadro 7. Longitud, diámetro promedio, volumen y densidad total de raíces de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo), obtenidos a través del software WinRhizo Pro, en dos evaluaciones para cada uno de los tratamientos de riego a lo largo del ciclo del cultivo. La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.

SEQUIA TERMINAL

Variedad	Longitud	Diámetro	Volumen	Densidad
Nambí	573,5 a	0,42 a	0,82 a	1,28 a
Matambú	729,0 a	0,44 a	1,12 a	1,10 a

CAPACIDAD DE CAMPO

Variedad	Longitud	Diámetro	Volumen	Densidad
Nambí	390,5 a	0,53 a	0,86 a	1,39 a
Matambú	478,2 a	0,52 a	1,03 a	1,08 a

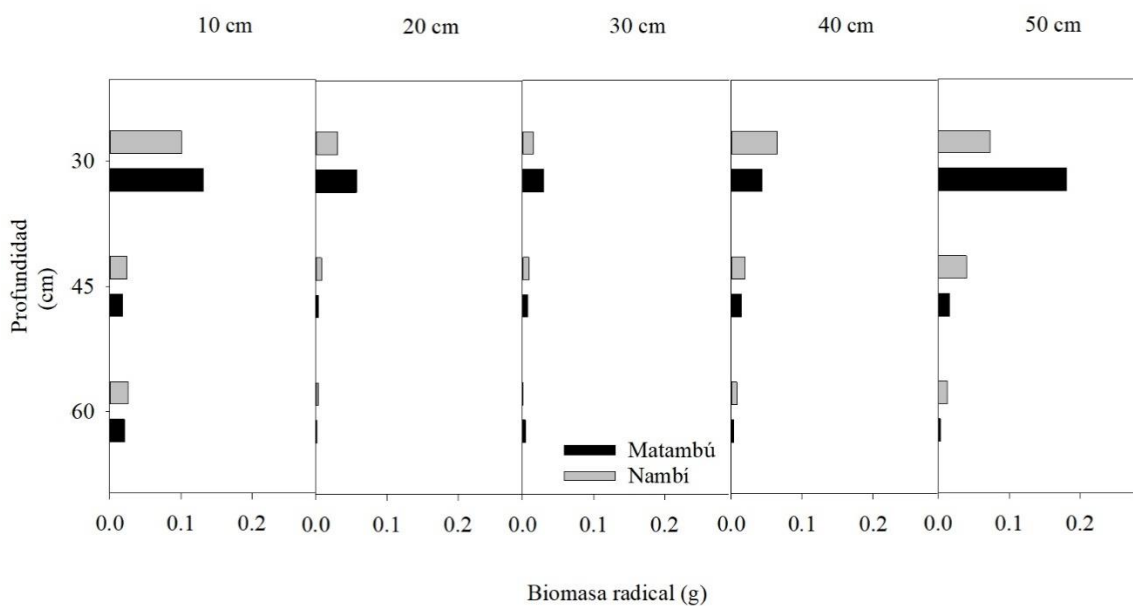


Figura 11. Biomasa radical a tres profundidades de suelo (0 a 30 cm; 30 a 45 cm y 45 a 60 cm) y a cinco puntos de distancia de la planta (10 cm; 20 cm; 30 cm; 40 cm y 50 cm) de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos de riego (sequía

terminal y capacidad de campo). Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018.

Cuadro 8. Longitud promedio de la raíz principal de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú), en dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo), evaluado en plantas en rizotrones en campo. Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Marzo 2019.

SEQUIA TERMINAL		
Variedad	Longitud raíz principal	Prob>F
Nambí	108,2 a	0,0309
Matambú	78,0 b	
CAPACIDAD DE CAMPO		
Variedad	Longitud raíz principal	Prob>F
Nambí	99,7 a	0,3721
Matambú	81,0 a	

4.4 Intercambio gaseoso

4.4.1 Asimilación fotosintética (A), conductancia estomática (gs) y radiación activa fotosintéticamente (RAF).

La gs y RAF, son variables altamente relacionadas con la tasa A. La Figura 12 muestra los valores promedio de los cursos diurnos de dichas variables obtenidos para Nambí y Matambú a lo largo del ciclo del cultivo en ambos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo).

Con respecto a la comparación entre tratamientos de riego, la tasa de A en sequía terminal fue mayor ($18,9 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) significativamente ($p < 0,05$), con respecto a la obtenida en capacidad de campo ($16,0 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$). En cuanto a la comparación entre variedades, a lo largo del ciclo del cultivo es posible observar, tanto en sequía terminal como en capacidad de campo, que Nambí tiende a mostrar valores promedio más altos con respecto

a Matambú (Figura 12), sin embargo, a nivel estadístico no se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$) en A entre las variedades. Por último, no se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en la interacción entre variedades y tratamientos hídricos.

En cuanto a g_s , se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en la comparación entre tratamientos de riego, con un valor promedio de $0,47 \text{ mm H}_2\text{O/m}^2/\text{s}$ en capacidad de campo y $0,43 \text{ mm H}_2\text{O/m}^2/\text{s}$ en promedio en sequía terminal (Figura 12). Con respecto a la comparación entre variedades, los valores promedio a lo largo del ciclo, en sequía terminal y en capacidad de campo muestran valores más altos de conductancia para Nambí con respecto a Matambú (Figura 12), sin embargo, no se determinaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en los valores promedio de conductancia estomática entre variedades. Finalmente, no se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en la interacción entre variedades y tratamientos de riego.

En cuanto a radiación activa fotosintéticamente, se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) entre tratamientos de riego, con un valor de $1310 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ en sequía terminal y un valor de $917 \mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ en capacidad de campo. Con respecto a la comparación entre variedades y la interacción entre variedades y tratamiento de riego, no se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$).

Para ambos tratamientos de riego, fue posible observar que el comportamiento en cuanto a A que muestran las variedades, responde al comportamiento de RAF a lo largo del día (Figura 12). De manera general, se puede observar que en sequía terminal la radiación sigue un patrón de máximo valor a medio día, lo cual corresponde con las máximas tasas de asimilación para ese tratamiento, mientras que, en capacidad de campo, los valores más altos de RAF se dan en horas de la mañana y de igual manera, las tasas máximas de A coinciden con este comportamiento.

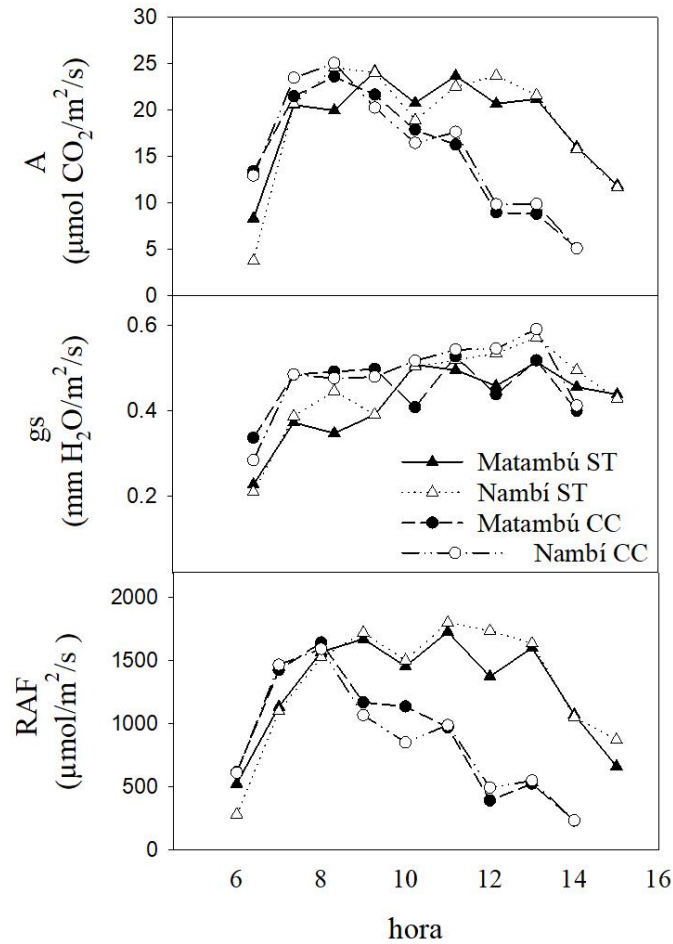


Figura 12. Cursos diarios de asimilación fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y radiación activa fotosintéticamente (RAF), a lo largo del ciclo de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos de riego: sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo, 2018.

4.4.2 Respuestas de la asimilación fotosintética (A) y la conductancia estomática (g_s) al déficit de presión de vapor (VPD) y a la radiación activa fotosintéticamente (RAF).

Respuesta de asimilación a la relación VPD/RAF

A nivel general, la respuesta de A al VPD y RAF, se explica con el modelo presentado (Figura 14). Al realizar la comparación entre variedades mediante el modelo obtenido, no se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en ninguna fecha de evaluación a lo largo del ciclo del cultivo.

De manera representativa, las figuras 13 y 14 muestran la respuesta de A ante el VPD y RAF para los 58 dds. Al evaluar la respuesta de A ante el VPD, el comportamiento no se logra explicar con el modelo utilizado (Figura 13); sin embargo, al normalizar el VPD por RAF, el comportamiento de la asimilación tanto en sequía terminal como en capacidad de campo, se puede explicar en un 71% y 88% por el modelo mostrado, en ambos casos la asimilación disminuye conforme aumenta la relación VPD/RAF (Figura 14).

Respuestas estomáticas al VPD

Los modelos de regresión generados a partir de la respuesta de g_s ante el VPD, no permiten explicar el comportamiento de la variable, sin embargo, al normalizar el efecto de RAF con la g_s , se logró explicar más el comportamiento observado de la g_s en función del VPD, en cada una de las fechas de evaluación a lo largo del ciclo del cultivo (Anexo 16). Con respecto a la comparación entre variedades, no se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$) a lo largo del ciclo al comparar los modelos de regresión de la respuesta estomática ante el VPD.

De manera representativa, la figura 15 muestra la respuesta estomática ante el VPD y RAF para los 58 dds, el comportamiento de g_s tanto en sequía terminal como en capacidad de campo, se puede explicar con en un 28% y 29% respectivamente, por el modelo mostrado, en ambos casos g_s normalizada por RAF, disminuye conforme aumenta el VPD.

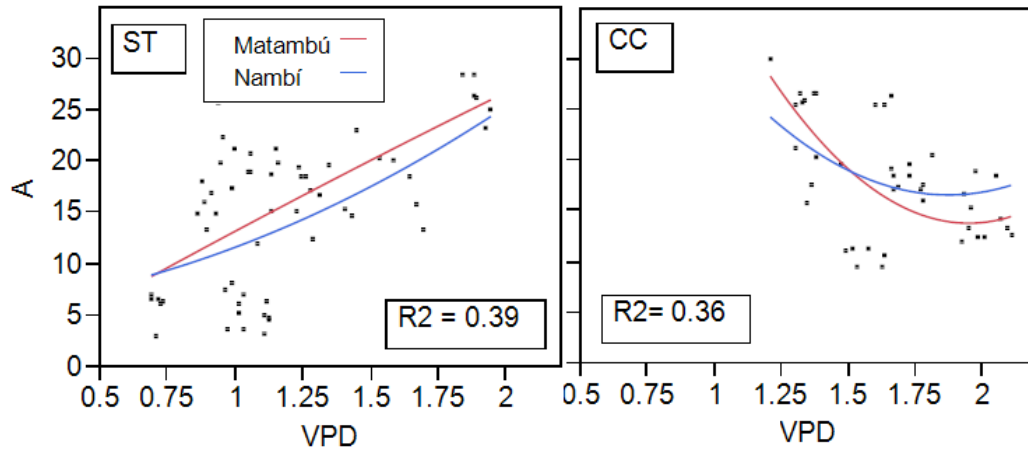


Figura 13. Respuesta de asimilación al VPD a los 58 dds entre dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos hídricos, sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.

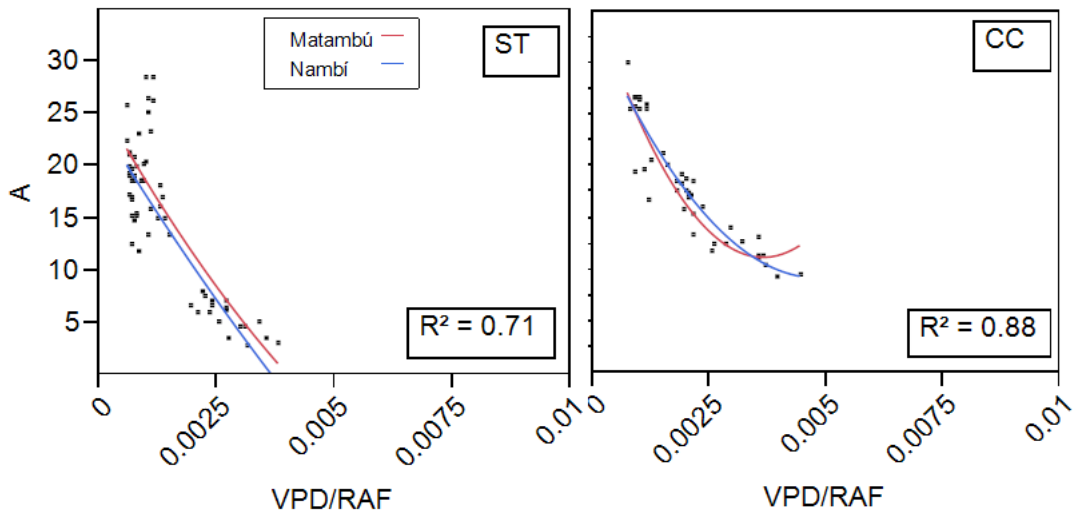


Figura 14. Respuesta de asimilación al VPD y RAF a los 58 dds entre dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos hídricos, sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.

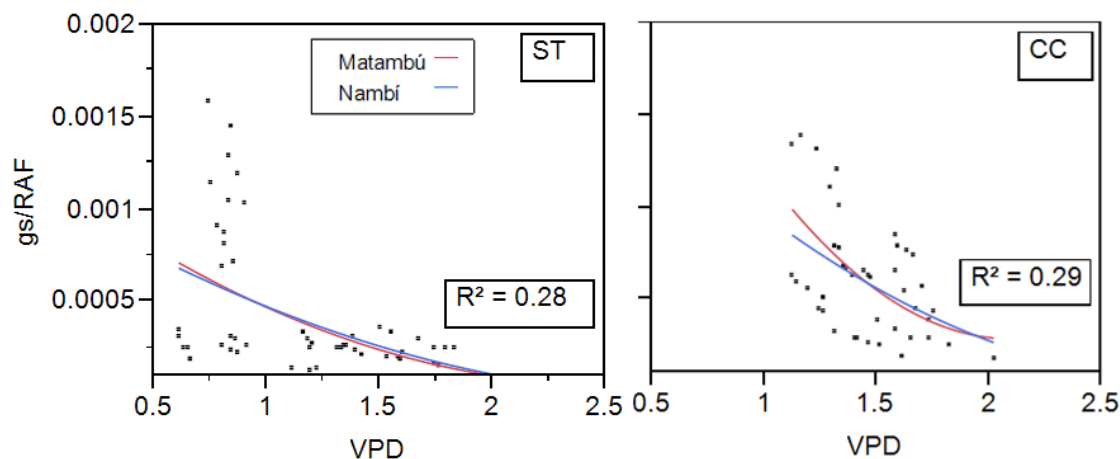


Figura 15. Comparación de la respuesta estomática al VPD entre dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) a los 58 dds en dos tratamientos hídricos, sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC), en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-mayo 2018.

4.5 Indicadores de estrés medidos a nivel foliar

4.5.1 Fluorescencia

En la medición am, se encontró diferencias significativas entre tratamientos de riego ($p < 0,05$), las variedades en sequía terminal mostraron valores de fluorescencia más cercanos a 0,8 respecto a los obtenidos de capacidad de campo, a excepción de las últimas dos fechas de medición en el ciclo del cultivo, donde los valores más cercanos a 0,8 fueron del tratamiento de capacidad de campo (Figura 16). No se obtuvo diferencias significativas por efecto de la variedad en esta variable ($p < 0,05$), además, no se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$) por la interacción de las variedades con los tratamientos de riego.

Con respecto a la medición pm, se encontraron diferencias significativas ($p < 0,05$) en la interacción entre la variedad y el tratamiento de riego, en sequía terminal Nambí mantuvo valores de fluorescencia más cercanos a 0.8 que Matambú, mientras que en capacidad de campo las variedades no difieren entre sí ($p < 0,05$).

4.5.2 Verdor

Se encontró diferencias significativas entre tratamientos de riego ($p < 0,05$), los valores más altos de verdor se obtuvieron en el tratamiento de sequía terminal a lo largo del ciclo (Figura 16). No existen diferencias significativas por efecto de la variedad ($p < 0,05$), además, no existen diferencias significativas en la interacción de las variedades con los tratamientos de riego ($p < 0,05$).

4.5.3 Temperatura del dosel

Se encontraron diferencias significativas entre tratamientos de riego ($p < 0,05$), la mayor temperatura se obtuvo en el tratamiento de capacidad de campo a lo largo del ciclo del cultivo (Figura 16). No se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$) por efecto de la variedad ni por la interacción entre tratamientos de riego y las variedades.

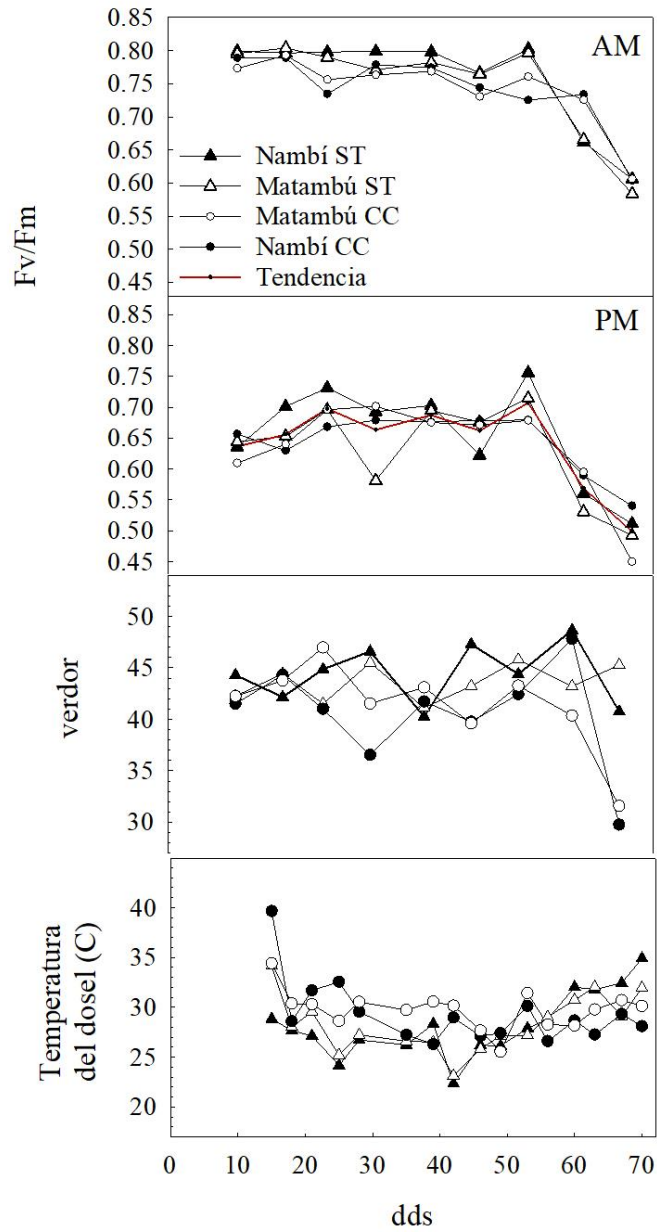


Figura 16. Fluorescencia de dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) medido a las 4:00 am y 12:00 pm y verdor, a lo largo del ciclo del cultivo, con dos tratamientos de riego (sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC)). La Garita Alajuela. Enero-mayo 2018.

4.6 Rendimiento y componentes de rendimiento

El rendimiento promedio obtenido en el ensayo de sequía terminal fue mayor que el obtenido en capacidad de campo (Cuadro 9), debido a que el DII se calcula por medio del rendimiento, un valor más alto obtenido para el ensayo de sequía terminal con respecto al valor de capacidad de campo, produce un resultado negativo en el DII (-0,13). En cuanto al DSI se obtuvo un valor más bajo para Nambí con respecto a Matambú

Por último, en el tratamiento de sequía terminal, tanto el HI como el PHI fue mayor en Nambí con respecto al valor obtenido para Matambú, mientras que, en capacidad de campo, lo valores más bajos de estas variables se obtuvieron en Nambí (Cuadro 9).

Cuadro 9. Rendimiento promedio de dos variedades de frijol común en cada uno de los tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo), índices de intensidad de sequía (DII), susceptibilidad a la sequía (DSI), índice de cosecha (HI), índice de partición de vainas (PHI).

SEQUIA TERMINAL					
Variedad	Rendimiento kg/ha	DII	DSI	HI	PHI
Nambí	1284.7		11.4	110.3	78.4
Matambú	1486	-0.09	15.7	71.4	76.4
Promedio	1385.35				
CAPACIDAD DE CAMPO					
Variedad	Rendimiento kg/ha	DII	DSI	HI	PHI
Nambí	1403		11.4	143.9	78.6
Matambú	1143	-0.09	15.7	147.3	79.1
Promedio	1273				

4.7 Análisis de factores

Las cargas factoriales agruparon las diferentes variables respuesta en dos factores: El factor 1 resume el índice de área foliar, potencial hídrico, fluorescencia medida en la tarde, temperatura del dosel y verdor, mientras que el factor dos resume las variables de altura de la planta, diámetro del tallo y fluorescencia pm (Cuadro 10).

Se le denominó al factor 1, morfofisiológicos 1 y al factor 2, morfofisiológicos 2, para efectos de observar la contribución de cada uno de estos factores en el rendimiento obtenido, se realizó el análisis de ambos factores por variedad, tratamiento de riego y la interacción entre los mismos. No se determinó diferencias significativas ($p < 0,05$) en la contribución de estos factores a la respuesta observada en rendimiento.

Cuadro 10. Cargas factoriales de las diferentes variables respuesta, basadas en el porcentaje de varianza explicada en cada caso.

Variable respuesta	Factor 1	Factor 2
Altura de la planta	0.047097	0.937567
Diámetro del tallo	0.134365	0.804245
IAF	0.681838	0.494563
Pot H am	0.918636	-0.329396
Pot H pm	0.991451	-0.021196
Fv/Fm am	0.760572	0.081718
Fv/Fm pm	0.027962	0.571410
Temp del dosel	-0.818209	-0.401974
Verdor	0.704583	0.212610

5 DISCUSIÓN

A través del tiempo, el desarrollo del estrés hídrico en las plantas provoca disminuciones en el potencial hídrico, impactando directamente diferentes procesos morfo-fisiológicos que se relacionan entre sí e influyen directamente en el rendimiento de un cultivo (Tardieu, 2011; Ferreira *et al.* 2017). El primer proceso afectado es la expansión celular (Hsiao, 1974), de manera que se puede reducir tanto la parte aérea de la planta (área foliar) así como afectarse el crecimiento o distribución radical. A su vez, esto afecta diferentes procesos fisiológicos como conductancia estomática, asimilación, absorción y translocación de nutrientes a través de la planta, entre otros, por lo tanto, desde el punto de vista agronómico el estrés hídrico es perjudicial debido a que se traduce en pérdidas en el rendimiento (Tardieu, 2011; Ferreira *et al.* 2017).

Para sobrevivir y crecer bajo estrés, las plantas han desarrollado diferentes mecanismos de adaptación, uno de ellos es el escape al estrés, consiste en un rápido desarrollo fenológico con el fin de completar su ciclo de vida antes de que se desarrollen graves déficits de agua en el suelo y el cultivo (Beebe *et al.* 2013; Ferreira *et al.* 2017). Un segundo mecanismo implementado es la evitación de la sequía, definido como la capacidad del cultivo para mantener un potencial hídrico de los tejidos relativamente alto, a pesar de la escasez de humedad del suelo, a través de una mayor profundidad de enraizamiento, un sistema radicular eficiente y una mayor conductividad hidráulica (Beebe *et al.* 2013).

Por último, la tolerancia a la sequía es también un mecanismo de adaptación, consiste en la capacidad del cultivo para soportar el déficit de agua con un bajo potencial hídrico de los tejidos, a través del mantenimiento de la turgencia mediante el ajuste osmótico, el aumento de la elasticidad celular y la disminución del tamaño celular (Beebe *et al.* 2013).

Estos mecanismos no son mutuamente excluyentes y la misma planta puede recurrir a combinaciones de dichas estrategias (Ferreira *et al.* 2017). Todos estos mecanismos de adaptación al estrés hídrico dan como resultado un efecto positivo o negativo en el rendimiento dependiendo de la intensidad del estrés (severo o moderado), el tipo de sequía (temprana o tardía), tipo de suelo y el manejo del cultivo (Tardieu, 2011; Ferreira *et al.* 2017).

5.1 Relaciones hídricas

Basándose en el valor de referencia del análisis físico del suelo de la parcela y los resultados obtenidos de humedad volumétrica del suelo, se puede decir que el contenido de humedad no fue el óptimo para un ensayo de sequía terminal, manteniéndose cerca del nivel de capacidad de campo durante una de las etapas más críticas para el frijol común en cuanto a requerimiento hídrico, prefloración (Muñoz *et al.* 2007)

5.1.1 Potencial hídrico

Como se mencionó anteriormente, el potencial hídrico es un indicador del estado del agua, ya sea en el suelo o en la planta, con lo cual se puede tener una idea del grado de estrés de la planta, que puede repercutir en los diferentes procesos fisiológicos (Wraith y Warrick, 2002).

En comparación entre los dos tratamientos de riego, los resultados de ambas mediciones (am y pm) podrían indicar la existencia de un cierto grado de estrés hídrico en el tratamiento de sequía terminal, sin embargo, los valores de potencial hídrico reportados para dicho ensayo son cercanos a los reportados para plantas bien irrigadas (Markhart, 1985), por lo que se puede descartar dicha posibilidad de un estrés leve en el tratamiento de sequía terminal y así, junto a los resultados de humedad volumétrica, confirmar que el estrés en el tratamiento de sequía terminal fue muy leve o nulo. Una ligera disminución del potencial en sequía terminal respecto a capacidad de campo podría deberse a una leve reducción en humedad volumétrica en el tratamiento de sequía respecto al de capacidad de campo que se ve reflejada en un menor potencial en sequía terminal por parte de ambas variedades, considerando que esta variable es altamente sensible a cambios en la humedad volumétrica del suelo (Wraith y Warrick, 2002).

Con respecto a la comparación entre variedades, tomando en cuenta que el estrés hídrico probablemente fue insuficiente, las diferencias significativas encontradas pueden deberse a características intrínsecas de la variedad, las cuáles en condiciones de estrés hídrico más

severo, podrían favorecer a Nambí con respecto a Matambú, porque mantiene potenciales más positivos a menores niveles de humedad de suelo (Beebe *et al.* 2013)

5.1.2 Componentes del potencial hídrico: Curvas Presión Volumen

Como se ha mencionado anteriormente, existen componentes del potencial hídrico involucrados en la adaptación a la sequía y, por lo tanto, en diferentes procesos fisiológicos como el crecimiento, asimilación fotosintética, y otros (Moore y Botha, 2014; Markhart, 1985).

Potencial osmótico a plena turgencia

Valores significativamente más negativos en Nambí con respecto a Matambú, podrían indicar una mayor acumulación de solutos en Nambí como característica propia de la variedad, que podría favorecerle en condiciones más extremas de sequía, debido a que mantiene la turgencia y el gradiente de potencial que genera el movimiento de agua entre el suelo y la planta (Moore y Botha, 2014; Markhart, 1985).

Por otra parte, la diferencia en potencial osmótico a plena turgencia entre el tratamiento de sequía y el tratamiento de capacidad de campo, es un indicador del ajuste osmótico de la planta (Barker, 1993), en este caso, no se determinó diferencias significativas entre los tratamientos de riego, esto podría responder a dos posibles causas: el estrés hídrico insuficiente impidieron que las variedades utilizaran este mecanismo, utilizado normalmente en respuesta a la sequía, o bien, se podría afirmar que en las condiciones en las que se desarrolló el ensayo, el frijol común no realiza ajuste osmótico como parte de las estrategias que podría utilizar para enfrentarse a la sequía y concuerda con lo reportado por Markhart (1984) quien señala que es posible que el ajuste osmótico juegue un papel poco importante en la adaptación del frijol común a la sequía.

Elasticidad

Otro componente importante del potencial hídrico de la planta es la elasticidad de las paredes celulares (Azcón y Talón, 2000). La diferencia significativa determinada entre las variedades, podría corresponder a una característica intrínseca de cada una de ellas, valores

más bajos en Nambí con respecto a Matambú, corresponden a plantas con paredes celulares más elásticas, que les confiere la capacidad de mantener la turgencia por más tiempo a medida que el potencial hídrico disminuye (Barker *et al.* 1993; Bartlett *et al.* 2012).

Volumen del simplasto

Finalmente, algunos cambios o reducciones del volumen del simplasto, podrían estar relacionadas con una redistribución del agua fuera de las paredes celulares, este es un mecanismo que utilizan las plantas en respuesta al estrés hídrico (Tyree y Hammel., 1972; Barlett *et al.*, 2012). Podría sugerirse que la diferencia en el volumen del simplasto de las variedades, en donde Nambí mantiene los valores más bajos con respecto a Matambú, al igual que en elasticidad, corresponde a característica propia de cada una de ellas, en cuyo caso, Nambí tendría mayor capacidad de respuesta ante el estrés hídrico con respecto a Matambú (Tyree y Hammel., 1972; Barlett *et al.*, 2012).

5.2 Crecimiento y desarrollo

El crecimiento celular es el primer proceso que se ve interrumpido por estrés hídrico (Hsiao y Acevedo, 1975) por lo tanto, el comportamiento en crecimiento de las variedades responderá o estará altamente ligado a los parámetros de relaciones hídricas determinados para cada una de ellas (potencial hídrico y sus componentes). Se podría sugerir que la diferencia en potencial hídrico entre sequía terminal y capacidad de campo, es la causa de la ligera tendencia de las variedades en sequía terminal a aumentar en altura y diámetro a una velocidad más baja con respecto al crecimiento en capacidad de campo. Sin embargo, a nivel estadístico los resultados de la interacción entre variedades y tratamientos de riego, podrían reafirmar que el impacto del estrés hídrico inducido a través del tratamiento de sequía terminal fue muy leve o nulo como para provocar diferencias significativas en el crecimiento de las variedades. Por último, un mayor diámetro del tallo en Nambí podría deberse a características intrínsecas de la variedad, según Beebe *et al.* (2013), esta es una característica que puede estar relacionada con la capacidad de movilización de fotosintatos al grano.

El índice de área foliar, podría reafirmar lo mencionado anteriormente, debido a que la expansión celular a nivel foliar tampoco se vio afectada en las plantas expuestas al tratamiento de sequía terminal (Hsiao, 1974). Las plantas con mayor área foliar pueden tener una intercepción de luz proporcional a esta área o mayor número de estomas, factores altamente relacionados con los procesos fotosintéticos y de intercambio gaseoso en las plantas (de Jesús *et al.* 2001).

El leve estrés inducido por el tratamiento de sequía terminal, reflejado en el crecimiento en la parte aérea de la planta, también se refleja en el crecimiento a nivel de sistema radical, en donde no se logró determinar diferencias estadísticas en biomasa, longitud, diámetro y volumen radical, sin embargo, con la tendencia observada, es posible hablar sobre posibles diferencias importantes en la morfología radical de las variedades. Basándose en el método utilizado por el software WinRhizoy los resultados en la distribución de biomasa, se podría asumir que Matambú posee un sistema radical fasciculado y el desarrollo de raíces secundarias de esta variedad se da principalmente en los primeros 15 cm, lo cual se refleja en una mayor longitud radical total con el software, mientras que Nambí probablemente presenta un sistema radical pivotante, en donde la biomasa en los primeros 15 cm no es muy alta, sin la existencia de raíces secundarias que sumen a la longitud radical total en el software, lo cual provoca que esta sea más baja con respecto a Matambú. Sin embargo, tomando en cuenta la biomasa radical obtenida a mayor profundidad (30 a 45 cm), se puede sugerir que Nambí enfoca su energía en una mayor biomasa de la raíz pivotante que le confiere mayor capacidad de profundización.

Los resultados de longitud radical de las plantas en rizotrones, permiten confirmar lo anterior, y estadísticamente se puede decir que Nambí posee un carácter intrínseco de mayor capacidad de profundización radical, lo cual, está altamente relacionado con la tolerancia a la sequía terminal (Beebe *et al.*, 2013).

5.3 Intercambio gaseoso

5.3.1 Asimilación fotosintética (A), conductancia estomática (g_s) y radiación activa fotosintéticamente (RAF)

Como se mencionó anteriormente, si bien, el crecimiento celular puede ser muy sensible al déficit hídrico, su cese no limita el intercambio de gases porque puede cesar a potenciales de agua mucho mayores que los que desencadenan la regulación estomática de la pérdida de agua (Hsiao, 1973; Sperry, 2000). A medida que se desarrollan déficits hídricos, los eventos en la planta y el suelo hacen que sea cada vez más difícil mantener la tubería hidráulica entre el suelo y la hoja intacta (Sperry, 2000). Conforme el suministro de agua se vea amenazado, la regulación estomática asegurará que el uso del agua no exceda el suministro. En términos fisiológicos generales, esta premisa establece que la conductancia hidráulica del continuo hoja-suelo estará vinculada funcionalmente a la g_s de las hojas y por ende, a A (Sperry, 2000; Bennett, 2003).

Existen diferencias en la respuesta de la g_s de las variedades que pueden dar lugar a diferencias en la susceptibilidad a la sequía, esto debido a que el efecto de g_s en las tasas de asimilación de carbono, a su vez está relacionado directamente con la tasa de abscisión de las flores, un determinante importante del rendimiento (Clements y Atkins, 2001; Lizana *et al.* 2006). A través de los diferentes parámetros de relaciones hídricas discutidos anteriormente, se determinó que el estrés hídrico inducido a través del tratamiento de sequía terminal, fue muy leve o nulo, por lo tanto, se podría asumir que dicho nivel de estrés fue insuficiente como para provocar un efecto sobre la g_s de las variedades. Así mismo, tasas de A cercanas a las tasas máximas reportadas para frijol común en condiciones óptimas de riego, se pueden atribuir a la misma causa.

Siendo así, diferencias en las tasas de asimilación entre tratamientos de riego, responden más a la RAF correspondiente a cada uno de ellos, que a diferencias en el estado hídrico de las variedades.

5.3.2 Respuestas de la asimilación (A) y la conductancia estomática (gs) al déficit de presión de vapor (VPD) y la radiación activa fotosintéticamente (RAF).

Al normalizar g por RAF, la conductancia estomática empieza a disminuir ante un creciente VPD, este comportamiento concuerda con Gutiérrez *et al.* (1994), quienes reportan una clara disminución de la conductancia, con el aumento del VPD. Además, como parte de las respuestas estomáticas a diversos factores ambientales (luz, VPD, temperatura, viento) bajo condiciones de estrés hídrico, el cierre estomático es una respuesta de la planta cuando las tasas transpiratorias superan el suministro de agua en las raíces, que, a su vez, disminuye el riesgo en las plantas de cavitación o embolia (Azcón y Talón 2000). Sin embargo, a nivel general, en esta investigación los valores de conductancia estomática fluctuaron entre 0,0005 a 0,005 valores bastante cercanos a los reportados por Gutiérrez *et al.* (1994), para otros cultivos en condiciones bien irrigadas (de 0,0005 a 0,0035), por lo cual, a pesar de que se puede observar una clara respuesta estomática ante el VPD, no es posible determinar un verdadero efecto de la sequía en la conductancia estomática de la planta.

5.4 Indicadores de estrés medidos a nivel foliar

5.4.1 Fluorescencia

El estrés por sequía es uno de los factores que afecta la función del PSII, lo cual modifica la emisión de fluorescencia (Moreno *et al.*, 2008). Según lo reportado Maxwell y Johnson (2000), los valores óptimos de fluorescencia para una planta sin estrés, oscilan de 0.79 a 0.84. Al comparar los tratamientos de riego, los valores más cercanos a 0,8 se obtuvieron en el tratamiento de sequía terminal, lo cual indicaría que el estrés provocó menor daño al PSII en el tratamiento de sequía terminal con respecto al de capacidad de campo (Moreno *et al.*, 2008). Sin embargo, los valores F_v/F_m para el tratamiento de capacidad de campo se mantuvieron a lo largo del ciclo entre 0.75 y 0.79, bastante cercanos a 0.8, siendo así, los resultados podrían indicar que no se trata de que hubo menor fotodaño o eficiencia fotosintética en un tratamiento de riego respecto al otro, sino que, a lo largo de los ensayos se tuvo un estrés insuficiente que no se reflejó en una diferencia en la eficiencia

del PSII entre los tratamientos o entre variedades. Por otra parte, tomando en cuenta que el estrés inducido en sequía terminal fue leve o nulo, diferencias entre variedades en la medición pm, podrían ser propias de las variedades, en este caso, bajo un estrés por sequía más severo, la eficiencia del PSII en Nambí podría afectarse en menor medida que la de Matambú (Moreno *et al*, 2008; Maxwell y Johnson, 2000).

5.4.2 Verdor

El tratamiento de sequía terminal presentó un mayor índice de verdor, pero, además, mayor índice de área foliar, con estos resultados, no podría atribuirse el mayor verdor a un crecimiento más reducido, como lo reporta Rosales *et al.* (2004). Por lo tanto, se podría asumir que valores más altos de verdor en el tratamiento de sequía terminal se son resultado propiamente de una mayor concentración de clorofila en ambas variedades en dicho tratamiento Rosales *et al.* (2004), de manera que, al igual que en área foliar o emisión de fluorescencia, en esta variable el estrés hídrico fue insuficiente como para provocar un impacto importante.

5.4.3 Temperatura del dosel

Los resultados de temperatura del dosel no coinciden con otros factores relacionados como lo es la conductancia estomática, al igual que en verdor esto probablemente se debe a un estrés leve o nulo, no provoca una respuesta de la planta que se refleje de manera contundente en estas variables respuesta.

5.5 Rendimiento y componentes de rendimiento

Según lo reportado por Hernández *et al.* (2013), el rendimiento entre Nambí y Matambú en condiciones óptimas de riego no presenta mayor diferencia, es en condiciones de sequía en donde se logra observar como Nambí supera el rendimiento de Matambú, con una diferencia promedio de 600 kg/ha. Tomando en cuenta esto, se podría decir que el impacto

del estrés inducido a través del tratamiento de sequía terminal fue insuficiente como para provocar una diferencia en el rendimiento entre variedades o una disminución en el rendimiento en sequía terminal con respecto al tratamiento de capacidad de campo (Fisher y Maurer, 1978; Chaves, 2015). El DII confirma lo anterior, al obtener incluso, un valor negativo debido al mayor rendimiento de las variedades en el tratamiento de sequía terminal. Por lo tanto, a pesar de utilizar la metodología de suspensión de riego al llegar a la etapa de floración, como se reporta en diferentes investigaciones (Chaves, 2015; Beebe *et al.* 2013), tanto las precipitaciones posteriores a la suspensión del riego que ocasionaron los aumentos en humedad volumétrica del suelo en el tratamiento de sequía terminal, como la reducción de los porcentajes de humedad por debajo de capacidad de campo en el ensayo de capacidad de campo, no permitieron el desarrollo de las condiciones para identificar rasgos involucrados en la tolerancia o susceptibilidad a la sequía de las variedades en esta investigación (Chaves, 2015).

En el caso de otros componentes del rendimiento como DSI, HI y PHI que están altamente ligados al DII, los resultados obtenidos para Nambí en sequía terminal, estarían relacionados con la habilidad de la variedad para llevar a cabo una mayor partición y removilización de fotoasimilados desde los órganos vegetativos a las vainas y luego a las semillas, factor crucial para minimizar los efectos adversos del estrés por sequía y lograr buenos rendimientos bajo una condición de estrés (Chaves, 2015). Sin embargo, los resultados de rendimiento y DII, afectan dichos componentes de manera que no es posible determinar con claridad la variedad con mayor tolerancia a la sequía, mejor índice de cosecha o mejor índice de partición a las vainas.

5.5 Análisis de factores

A pesar de que se logra resumir las variables respuesta evaluadas en dos factores, no se logró determinar cuál de estos factores está más relacionado con el rendimiento obtenido. Tomando en cuenta que el rendimiento de las variedades utilizadas difiere únicamente en condiciones de sequía, en donde Nambí supera a Matambú (Hernández *et al.*, 2013), se podría especular que la condición de sequía leve o nula, impide la determinación de las variables mayormente involucradas con la tolerancia y el rendimiento del cultivo.

5.6 Integración de las diferentes variables evaluadas

El porcentaje de humedad volumétrica obtenido en el tratamiento de sequía terminal no fue el óptimo para inducir estrés hídrico en el cultivo; esto se pudo corroborar con el potencial hídrico de las plantas (Wraith y Warrick, 2002). El estado hídrico de la planta está altamente relacionado con diferentes procesos fisiológicos, esto podría explicar la respuesta obtenida en crecimiento, intercambio gaseoso e indicadores de estrés medidos a nivel foliar en donde no se logró determinar a nivel estadístico diferencias marcadas entre variedades en esos procesos, como respuesta al estrés. A su vez, es muy conocido el impacto de dichos procesos fisiológicos en el rendimiento del cultivo (Tardieu, 2011; Ferreira *et al.* 2017); efectivamente a través de los resultados en sí de rendimiento y del análisis de factores, se demuestra como el estrés fue muy leve o nulo.

A pesar de no existir estrés hídrico, fue posible determinar diferencias entre variedades en el crecimiento y distribución del sistema radical que en el caso de Nambí podrían estar relacionadas con la mantención de potenciales hídricos más positivos, lo cual, bajo condiciones de estrés, le podría conferir a Nambí una ventaja en cuanto a la tolerancia a la sequía (Beebe *et al.* 2013). Siendo así, sería tentador especular que Nambí tiene la capacidad de implementar el mecanismo de evitación de la sequía, en donde la variedad puede mantener los potenciales más positivos en condiciones de escasez hídrica, a través de una mayor profundización radical (Beebe *et al.* 2013). Además, también fue posible determinar a nivel de relaciones hídricas, diferencias muy importantes entre variedades como la elasticidad de las paredes celulares, que podrían conferir a Nambí una ventaja con respecto a Matambú, al enfrentarse a condiciones de estrés mediante la utilización de un mecanismo como el ajuste apoplástico. Finalmente, estas características o mecanismos de la variedad, influyen en respuestas observadas en potencial hídrico y algunos indicadores de estrés medidos a nivel foliar como fluorescencia.

6. CONCLUSIONES

- A nivel morfológico la distribución del sistema radical fue el rasgo más relacionado con la tolerancia a la sequía, una mayor profundización en la variedad Nambí, le permite mantener potenciales hídricos más positivos que en caso de un estrés por sequía más severo (mecanismo de evitación de la sequía), le confiere ventaja porque tiene la capacidad de mantener otros procesos fisiológicos activos por más tiempo.
- A nivel fisiológico, se determinó que el ajuste apoplástico es un carácter intrínseco de la variedad Nambí que posiblemente en condiciones de sequía severa, le confiere ventaja en la tolerancia al estrés, con respecto a la respuesta que podría tener Matambú en dicha condición.
- La condición de sequía nula o leve, no permitió determinar con claridad el o los caracteres morfofisiológicos más relacionados con el rendimiento obtenido en cada una de las variedades.
- Tomando en cuenta la capacidad de profundización de Nambí y el potencial hídrico ligado a este carácter, se podría clasificar dentro del modelo de planta anhisohídrico o gastador.
- La respuesta de Nambí a nivel morfológico de una mayor profundización, se da de manera más pronunciada en presencia de condiciones de sequía terminal severa.
- En frijol común, la respuesta de la asimilación fotosintética ante la relación del déficit de presión de vapor y la radiación activa fotosintéticamente, se puede explicar efectivamente mediante el modelo utilizado.

7. LITERATURA CITADA

1. Acuña, T; Pasuquin, E; Wade, L. 2007. Genotypic differences in root penetration ability of wheat through thin wax layers in contrasting water regimes and in the field. *Plant and Soil* 301(1-2):135-149.
2. Azcón, J; Talón, M. 2000. *Fundamentos de fisiología vegetal*. Barcelona, España: McGraw-Hill Interamericana. 26-54 p.
3. Baker, N; Rosenqvist, E. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of experimental botany* 55(403): 1607-1621.
4. Barker, D; Sullivan, C; Moser, L. 1993. Water deficit effects on osmotic potential, cell wall elasticity, and proline in five forage grasses. *Agronomy journal* 85(2): 270-275.
5. Bartlett, M; Scoffoni, C; Sack, L. 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters* 15(5): 393-405.
6. Beebe, S; Rao, I; Blair, M; Acosta, J. 2013. Phenotyping common beans for adaptation to drought. *In* Monneveux, P; Ribaut, J; Okono A (eds.). *Drought phenotyping in crops: from theory to practice*. *Frontiers in physiology*. p. 1-7.
7. Bennett, J. 2003. Opportunities for increasing water productivity of CGIAR crops through plant breeding and molecular biology. *In* Kijne, J; Barker, R; Molden, D (eds.). *Water productivity in agriculture: limits and opportunities for improvement*. United States, St. Louis, Federal Reserve Bank of St Louis. p. 103-126.
8. Clements, J; Atkins, C. 2001. Characterization of a non-abscission mutant in *Lupinus angustifolius*. *American Journal of Botany*. 88(1): 31-42.
9. Chaves, N. 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*. Tesis Ph.D. Palmira, Colombia, Universidad Nacional de Colombia. 11-21 p.

10. Chaves, N. 10 dic. 2018. Taller de instrumentación y manejo del ensayo de frijol común (*Phaseolus vulgaris*). (mesa redonda). Alajuela, Costa Rica, Universidad de Costa Rica.
11. CIAT. Sf. Phenotyping common beans for adaptation to drought: Protocol for field evaluation. Centro Internacional de Agricultura Tropical.1-16 p.
12. Condon, A; Richards, R; Rebetzke, G; Farquhar, G. 2002. Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield. *Crop science* 42(1): 122-131.
13. Condon, A; Richards, R; Rebetzke, G; Farquhar, G. 2004. Breeding for high water-use efficiency. *Environ. Exp. Bot* 55(407): 2447-2460.
14. Debouck, D; Hidalgo, R. 1985. Morfología de la planta de frijol común. In López, M; Fernández O; Fernando O.; Schoonhoven, A (eds.). Frijol: Investigación y producción. Programa de las Naciones Unidas (PNUD). Cali, Colombia. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). p. 7-41.
15. De Jesus, W; do Vale, F; Coelho, R; Costa, L. 2001. Comparison of two methods for estimating leaf area index on common bean. *Agronomy Journal*93(5): 989-991.
16. Dixon, H; Joly, J. 1894. On the ascent of sap. *Proceedings of the Royal Society of London*, 57: 3-5.
17. Ferreira, T; Tsunada, M; Bassi, D; Araujo, P; Mattiello, L; Guidelli, G; Righetto, G; Goncalves, V; Lackshmanan, P; Menossi, M. 2017. Sugarcane water stress tolerance mechanisms and its implications developing biotechnology solutions. *Front Plant Sci* 8:1077.
18. Gepts, P; Debouck, D. 1991. Origin, domestication and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In Schoonhoven, A; Voysest, O (eds.). *Common Beans: Research for Crop Improvement*. Cali, Colombia, IICA. p. 8-24.
19. Graham, P; Ranalli, P. 1997. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Field Crops Research*53(1-3): 131-146.
20. Gutiérrez, M; Meinzer, F; Grantz, D. 1994. Regulation of transpiration in coffee hedgerows: covariation of environmental variables and apparent responses of stomata to wind and humidity. *Plant, Cell & Environment*17(12): 1305-1313.
21. Gutiérrez, M; Soto, D; Alpízar, M. 1997. Cuarenta años de observaciones meteorológicas en la Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno. *Boletín Técnico Estación Experimental Fabio Baudrit Moreno(BOLTEC)* 30(2): 01-14.

22. Hamerlynck, E; Smith, B; Sheley, R; Svejcar, T. 2016. Compensatory photosynthesis, water-use efficiency, and biomass allocation of defoliated exotic and native bunchgrass seedlings. *Rangeland Ecology & Management* 69(3): 206-214.
23. Hernández, R; Chaves, N; Araya, R. 2013. Informe técnico de la variedad Matambú, para su inscripción en el registro de variedades comerciales de la Oficina Nacional de Semillas. Programa de investigación y transferencia de tecnología agropecuaria en frijol. San José, Costa Rica.
24. Hernández, R; Chaves, N; Calderón, R. 2016. Informe técnico de la variedad Nambí, para su inscripción en el registro de variedades comerciales de la Oficina Nacional de Semillas. Programa de investigación y transferencia de tecnología agropecuaria en frijol. San José, Costa Rica.
25. Hsiao, T. 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol* 24:519-570.
26. Hsiao, T. Acevedo, E. 1975. Plant responses to water deficits, water-use efficiency, and drought resistance. In *Developments in Agricultural and Managed Forest Ecology* 1: 59-84.
27. Jäger, H; Meyer, H. 1977. Effect of water stress on growth and proline metabolism of *Phaseolus vulgaris* L. *Oecología*30(1): 83-96.
28. Jensen, C. 1981. Influence of water and salt stress on water relationships and carbon dioxide exchange of top and roots in beans. *New Phytologist* 87(2): 285-295.
29. Lizana, C; Wentworth, M; Martinez, J; Villegas, D; Meneses, R; Murchie, E; Pinto, M. 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress: I. Effects of drought on yield and photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*. 57(3): 685-697.
30. Makunde, G; Beebe, S; Blair, M; Chirwa, R; Lungu, D. 2013. Inheritance of drought tolerance traits in andean x andean and andean x mesoamerican F2 populations. *Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)* 50: 159-160.

31. Maréchaux, I; Bartlett, M; Gaucher, P; Sack, L; Chave, J. 2016. Causes of variation in leaf-level drought tolerance within an Amazonian forest. *Journal of Plant Hydraulics*, 3, e004.
32. Markhart, A. 1985. Comparative water relations of *Phaseolus vulgaris* L. and *Phaseolus acutifolius* Gray. *Plant Physiology* 77(1): 113-117.
33. Mayor-Duran, V; Raatz, B; Blair, M. 2016. Desarrollo de líneas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) tolerante a sequía a partir de cruces intercervo con genotipos procedentes de diferentes orígenes (Mesoamericano y Andino). *Acta Agron* 65(4): 431-437.
34. Maxwell, K; Johnson, G. 2000. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of experimental botany* 51(345): 659-668.
35. McKee, T; Doesken, N; Kleist, J. 1993. The relationship of drought frequency and duration to time scales. In *Proceedings of the 8th Conference on Applied Climatology* (Vol. 17, No. 22, pp. 179-183). Boston, MA: American Meteorological Society.
36. Meinzer, F; Grantz, D; Goldstein, G; Saliendra, N. 1990. Leaf water relations and maintenance of gas exchange in coffee cultivars grown in drying soil. *Plant Physiology* 94(4): 1781-1787.
37. Meinzer, F; Grantz, D. 1991. Coordination of stomatal, hydraulic, and canopy boundary layer properties: Do stomata balance conductances by measuring transpiration?. *Physiologia Plantarum* 83(2): 324-329.
38. Mengel, K; Arneke, W. 1982. Effect of potassium on the water potential, the pressure potential, the osmotic potential and cell elongation in leaves of *Phaseolus vulgaris*. *Physiologia plantarum* 54(4): 402-408.
39. Molina, J; Moda, V; Júnior, F; de Faria, R; Destro, D. 2001. Response of common bean cultivars and lines to water stress. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 1(4): 362-372.
40. Moore, P; Botha, F. 2013. *Sugarcane: physiology, biochemistry and functional biology*. New York: Ed John Wiley & Sons, Inc. Iowa USA
41. Moreno, S; Vela, H; Álvarez, M. 2008. La fluorescencia de la clorofila a como herramienta en la investigación de efectos tóxicos en el aparato fotosintético de plantas y algas. *Revista de Educación Bioquímica* 27(4): 119-129.

42. Muñoz-Perea, C; Terán, H; Allen, R; Wright, J; Westermann, D; Singh, S. (2006). Selection for drought resistance in dry bean landraces and cultivars. *Crop Science* 46(5): 2111-2120.
43. Munoz-Perea, C; Allen, R; Westermann, D; Wright, J; Singh, S. 2007. Water use efficiency among dry bean landraces and cultivars in drought-stressed and non-stressed environments. *Euphytica* 155(3): 393-402.
44. O'neal, K. 2017. Nueva variedad de frijol, Nambí, resistirá la sequía. Divulgación e información, Universidad de Costa Rica.
45. Peuke, A; Jeschke, W; Hartung, W. 2002. Flows of elements, ions and abscisic acid in *Ricinus communis* and site of nitrate reduction under potassium limitation. *Journal of Experimental Botany* 53(367): 241-250.
46. Polanía, J; Poschenrieder, C; Beebe, S; Rao, I. 2016. Effective use of water and increased dry matter partitioned to grain contribute to yield of common bean improved for drought resistance. *Front. Plant Sci.* 7:660.
47. Polanía, J; Beebe, S; Rao, I; Poschenrieder, C; Cajiao, C; Barrera, S; Grajales, M; Rivera, M; Barbosa, N; Melo, E; Chaves, N. 2017. Adaptación del frijol común al cambio climático: avances en tolerancia a sequía y calor. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. 1-30.
48. Rivera, M; Polanía, J; Ricaurte, J; Borrero, G; Beebe, S; Rao, I. 2019. Soil compaction induced changes in morpho-physiological characteristics of common Bean. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition.* 1-11.
49. Rosales, R; Kohashi, J; Acosta, J; Trejo, C; Ortiz, J; Kelly, J. 2004. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. *Field crops research* 85(2-3): 203-211.
50. Scholander, P; Bradstreet, E; Hemmingsen, E; Hammel, H. 1965. Sap pressure in vascular plants: negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148(3668): 339-346.
51. Sinclair, T. 2017. Water conservation traits to increase crop yields in water-deficit environments. *Springer nature* 2: 1-7.
52. Sperry, J. 2000. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and forest meteorology* 104(1): 13-23.

53. Strock, C; Burrridge, J; Massas, A; Beaver, J; Beebe, S; Camilo, S; Mndolwa, E. 2019. Seedling root architecture and its relationship with seed yield across diverse environments in *Phaseolus vulgaris*. *Field Crops Research* 237: 53-64.
54. Tardieu, F. 2011. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. *J. Exp. Bot* 63(1): 25-31.
55. Tyree, M; Hammel, H. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany* 23(1): 267-282.
56. Wang, M; Zhang, Q. 2009. Issues in using the WinRHIZO system to determine physical characteristics of plant fine roots. *Acta Ecológica Sinica* 29(2): 136-138.
57. Or, D; Wraith, J. 2002. Soil water content and water potential relationships. *Soil physics companion*. 1: 49-84.
58. Yeyinou, L; Orobiyi, A; Adjatin, A; Akpo, J; Toffa, J; Djedatin, G; Dansi, A. 2018. Morphological characterization of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) landraces of Central region of Benin Republic. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*. 10(11): 304-318.
59. Yu, L; Ray, J. D; O'Toole, J; Nguyen, H. 1995. Use of wax-petrolatum layers for screening rice root penetration. *Crop Science*, 35(3): 684-687.

6 ANEXOS

Anexo 1. Análisis estadístico de la humedad volumétrica para cada tratamiento de riego (sequía terminal y capacidad de campo), en tres profundidades (20 cm, 40 cm y 60 cm) y la interacción entre tratamiento de riego y profundidad.

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	8	2.1531	0.1805
Profundidad	2	2	16	21.4863	<.0001*
Profundidad*Tratamiento de riego	2	2	16	4.7046	0.0247*

Level	Least Sq Mean
60,ST A	2683.6700
60,CC A B	2389.4800
40,ST B	2384.5900
40,CC B	2306.1900
20,CC B	2193.6500
20,ST B	2151.5200

Levels not connected by same letter are significantly different.

Anexo 2. Prueba Tukey HSD realizada al análisis de la humedad volumétrica en cada tratamiento de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y las tres profundidades evaluadas (20 cm, 40 cm y 60 cm).

Anexo 3. Análisis estadístico del área bajo la curva de la altura del tallo de cada variedad (Nambí y Matambú) en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	0.0592	0.8197
Variedad	1	1	4	3.7348	0.1254
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	4	0.5570	0.4969

Anexo 4. Análisis estadístico del área bajo la curva del diámetro del tallo de cada variedad en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	1.1881	0.3370
Variedad	1	1	4	9.5116	0.0368*
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	4	0.1152	0.7513

Anexo 5. Análisis estadístico del área bajo la curva del índice de área foliar de cada variedad en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	9.0273	0.0398*
Variedad	1	1	4	0.0130	0.9149
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	4	4.4986	0.1012

Anexo 6. Raíces: Análisis estadístico de los promedios de biomasa radical de los 0 a los 15 cm de profundidad, comparación de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	5.629	1.0162	0.3548
Variedad	1	1	82.8	2.3818	0.1266
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	82.8	0.2391	0.6261

Anexo 7. Raíces: Análisis estadístico de los promedios de biomasa radical de los 15 a los 30 cm de profundidad, comparación de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	10.62	9.9367	0.0096*
Variedad	1	1	83.62	0.2879	0.5930
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	83.62	0.3890	0.5345

Anexo 8. Raíces: Análisis estadístico de los promedios de biomasa radical de los 30 a los 45 cm de profundidad, comparación de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	6.346	0.5977	0.4673

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Variedad	1	1	83.01	0.2618	0.6102
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	83.01	0.2885	0.5926

Anexo 9. Raíces: Análisis estadístico de los promedios de longitud de raíces, analizado con WinRhizo, comparación de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	3.3352	0.1418
Variedad	1	1	16	2.4160	0.1397
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	16	0.1882	0.6702

Anexo 10. Raíces: Análisis estadístico de los promedios del diámetro de raíces, analizado con WinRhizo, comparación de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	45.0628	0.0026*
Variedad	1	1	16	0.1106	0.7438
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	16	0.2822	0.6026

Anexo 11. Raíces: Análisis estadístico de los promedios del volumen de raíces, analizado con WinRhizo, comparación de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	0.0104	0.9238
Variedad	1	1	16	1.8714	0.1902
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	16	0.1246	0.7287

Anexo 12. Raíces: Análisis estadístico de los promedios de la densidad de raíces, analizado con WinRhizo, comparación de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	0.2745	0.6280
Variedad	1	1	16	1.5279	0.2343
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	16	0.1010	0.7547

Anexo 13. Raíces: Análisis estadístico de la longitud radical promedio existente en plantas en rizotrones, comparación de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento	1	1	4	0.1280	0.7386
Variedad	1	1	4	8.4338	0.0439*
Variedad*Tratamiento	1	1	4	0.5594	0.4961

Anexo 14. Análisis estadístico del área bajo la curva de la fluorescencia medida en la mañana de cada variedad en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	33.8379	0.0043*
Variedad	1	1	4	0.0127	0.9157
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	4	1.7569	0.2557

Anexo 15. Análisis estadístico del área bajo la curva de la fluorescencia medida en la tarde de cada variedad en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedad y tratamiento de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	0.0491	0.8355
Variedad	1	1	4	23.7261	0.0082*
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	4	17.9970	0.0132*

Level	Least Sq Mean
Nambí,ST A	36.090667
Nambí,CC A B	35.161333
Matambú,CC A B	35.069333
Matambú,ST B	34.757000

Levels not connected by same letter are significantly different.

Anexo 16. Análisis estadístico del área bajo la curva de verdor de cada variedad en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	50.7420	0.0021*
Variedad	1	1	4	0.0371	0.8567
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	4	0.7045	0.4485

Anexo 17. Análisis estadístico del área bajo la curva de temperatura del dosel de cada variedad en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	23.2749	0.0085*
Variedad	1	1	4	2.3838	0.1975
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	4	1.7280	0.2590

Anexo 18. Análisis estadístico del área bajo la curva de potencial hídrico (medición am) de cada variedad en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	23.3559	0.0084*
Variedad	1	1	4	23.3559	0.0084*
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	4	0.2437	0.6474

Anexo 19. Análisis estadístico del área bajo la curva de potencial hídrico (medición pm) de cada variedad en los dos tratamientos de riego y la interacción entre variedades y tratamientos de riego.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4	90.2181	0.0007*
Variedad	1	1	4	0.6214	0.4746
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	4	0.0005	0.9830

Anexo 20. Parámetros del potencial hídrico: Análisis estadístico del potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia, de cada una de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego, promedios obtenidos con el método de las curvas PV durante todo el ciclo del cultivo.

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	6.851	0.0805	0.7849
Variedad	1	1	29.95	2.9974	0.0937
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	29.95	0.5386	0.4687

Anexo 21. Parámetros del potencial hídrico: Análisis estadístico de la elasticidad de paredes celulares, de cada una de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego, promedios obtenidos con el método de las curvas PV durante todo el ciclo del cultivo.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	8.079	0.6137	0.4557
Variedad	1	1	30.53	6.0778	0.0195*
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	30.53	0.0159	0.9006

Anexo 22. Parámetros del potencial hídrico: Análisis estadístico del contenido relativo de agua, de cada una de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego, promedios obtenidos con el método de las curvas PV durante todo el ciclo del cultivo.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	6.331	0.0312	0.8653
Variedad	1	1	30.07	0.5806	0.4520
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	30.07	0.3455	0.5611

Anexo 23. Parámetros del potencial hídrico: Análisis estadístico del potencial osmótico a plena turgencia, de cada una de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego, promedios obtenidos con el método de las curvas PV durante todo el ciclo del cultivo.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4.614	0.0694	0.8036
Variedad	1	1	27.73	7.5698	0.0103*

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	27.73	1.1504	0.2927

Anexo 24. Parámetros del potencial hídrico: Análisis estadístico del volumen del simplasto, de cada una de las variedades en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre variedades y tratamientos de riego, promedios obtenidos con el método de las curvas PV durante todo el ciclo del cultivo.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	5.664	0.0463	0.8372
Variedad	1	1	29.32	3.7488	0.0625
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	29.32	0.0000	0.9945

Anexo 25. Análisis estadístico de los promedios de cinco cursos diurnos de asimilación en sequía terminal y tres cursos diurnos de asimilación en capacidad de campo, comparación entre variedades, tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre estos.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	278.2	29.7326	<.0001*
Variedad	1	1	425.3	0.0338	0.8541
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	425.3	0.0418	0.8382

Anexo 26. Análisis estadístico de los promedios cinco cursos diurnos de conductancia estomática en sequía terminal y tres cursos diurnos de asimilación en capacidad de campo, comparación entre variedades, tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre estos.

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	42.46	9.0834	0.0043*
Variedad	1	1	425	2.2744	0.1323
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	425	0.0000	0.9959

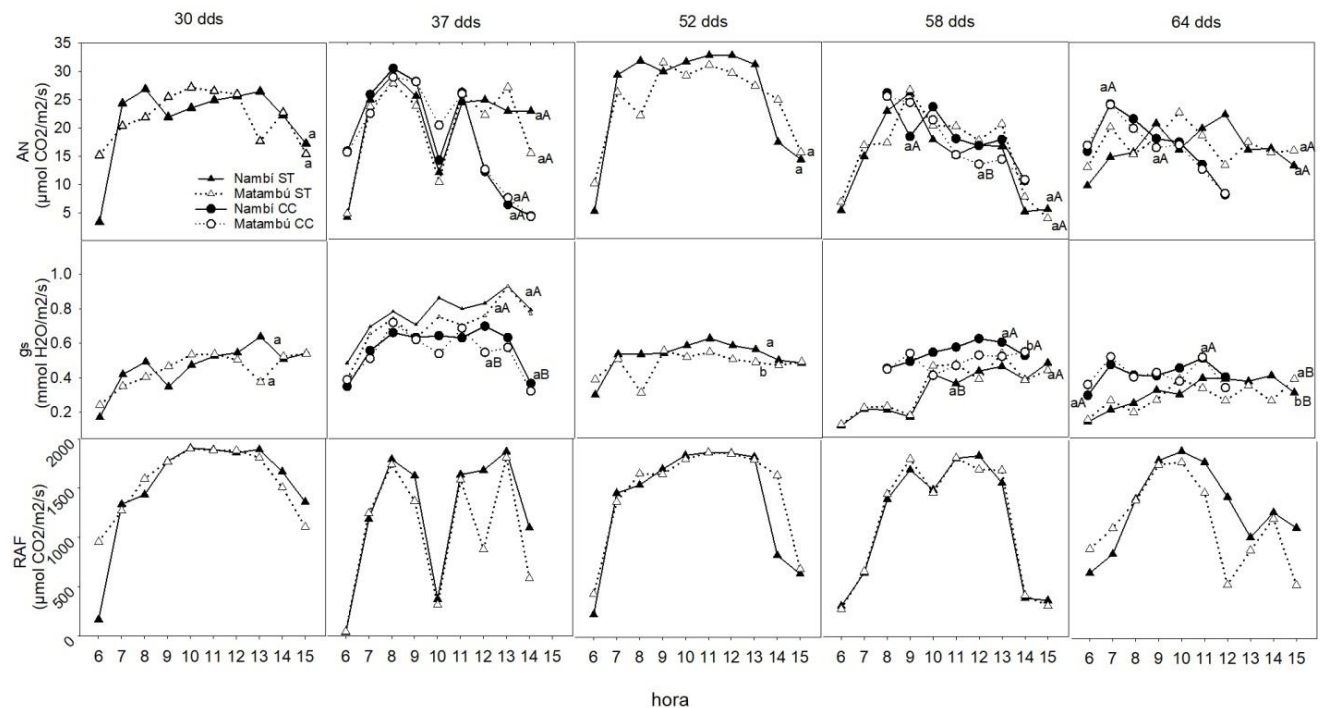
Anexo 27. Análisis estadístico de los promedios cinco cursos diurnos de radiación activan fotosintéticamente en sequía terminal y tres cursos diurnos de asimilación en capacidad de campo, comparación entre variedades, tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo) y la interacción entre estos.

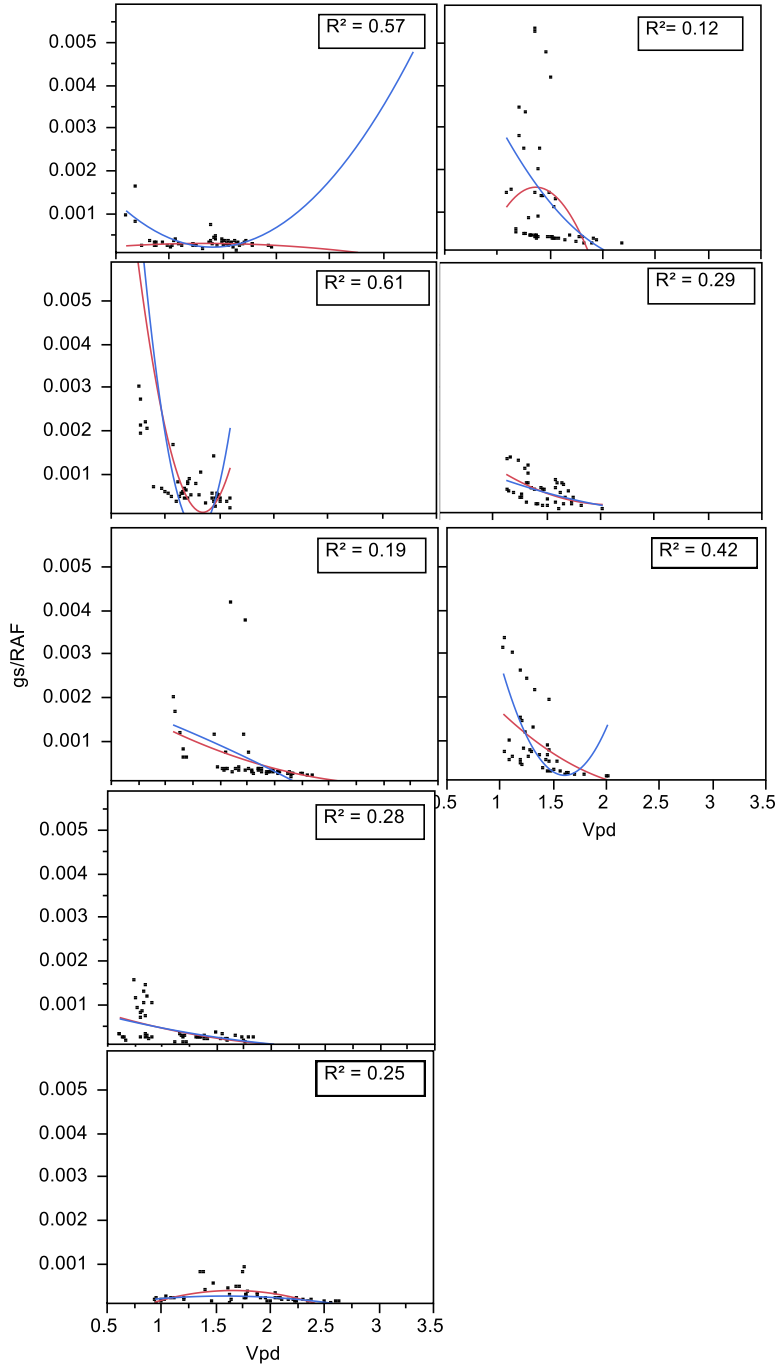
Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	40.32	89.3029	<.0001*
Variedad	1	1	425	0.0005	0.9817
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	425	0.3810	0.5374

Anexo 28. Análisis estadístico del rendimiento de dos variedades (Nambí y Matambú) en los dos tratamientos de riego (sequía terminal y capacidad de campo), y la interacción entre variedades y tratamientos de riego tomando en cuenta el número de plantas de la muestra.

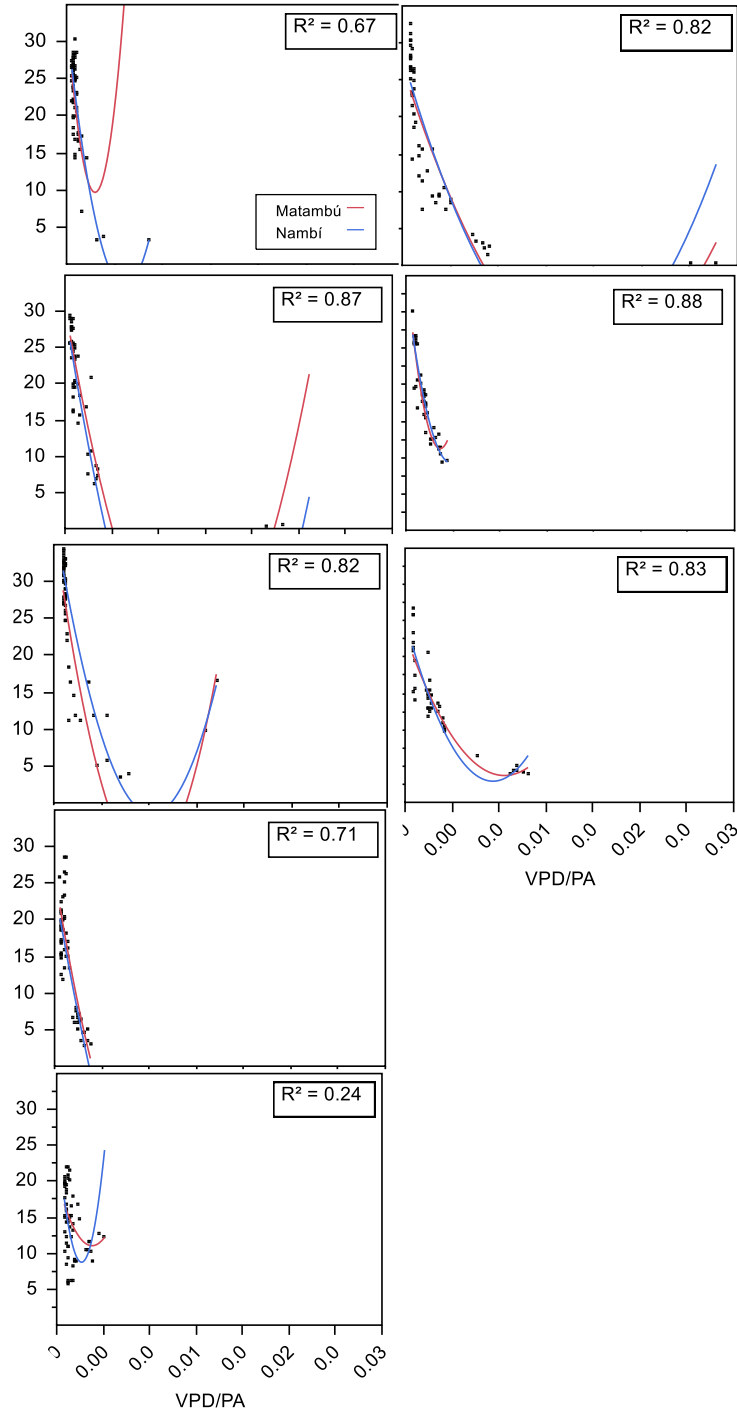
Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Tratamiento de riego	1	1	4.52	0.5331	0.5014
Variedad	1	1	5.046	0.1019	0.7624
Variedad*Tratamiento de riego	1	1	5.046	0.3290	0.5909
# plantas	1	1	5.913	0.1037	0.7585

Anexo 29. Comparación de cursos diurnos de asimilación, conductancia y radiación activa fotosintéticamente entre tratamientos de riego y variedades en cada una de las fechas de evaluación.





Anexo 30. Comparación de la respuesta estomática al VPD entre dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos de riego (sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC)) en cada una de las fechas de evaluación, en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-Mayo 2018.



Anexo 31. Comparación de la respuesta de asimilación al VPD/RAF entre dos variedades de frijol común (Nambí y Matambú) en dos tratamientos de riego (sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC)) en cada una de las fechas de evaluación, en la Estación Experimental Agrícola Fabio Baudrit Moreno, La Garita, Alajuela. Enero-Mayo 2018.

Anexo 32. Análisis estadístico realizado a la contribución de los factores identificados mediante el análisis de factores (Morfofisiológicos 1 y morfofisiológicos 2) en el rendimiento obtenido.

Source	Npar	DF	Sum	of F Ratio	Prob > F
	m		Squares		
Morfofisiológico 1	1	1	962.89164	0.0568	0.8184
Morfofisiológico 2	1	1	116.14588	0.0069	0.9363

Anexo 33. Rendimiento y componentes de rendimiento de cada uno de las variedades (Nambí y Matambú) en los dos tratamientos de riego (sequía terminal (ST) y capacidad de campo (CC)).

SEQUIA TERMINAL							
Variedad	Rendimiento kg/ha	DII	DSI	HI	Prob > F	PHI	Prob > F
Nambí	1284.7		11.4	110.3	0.0908	78.4	0.1565
Matambú	1486	-0.09	15.7	71.4		76.4	
Promedio	1385.35						
CAPACIDAD DE CAMPO							
Variedad	Rendimiento kg/ha	DII	DSI	HI	Prob > F	PHI	Prob > F
Nambí	1403		10.5	143.9	0.9528	78.6	0.7167
Matambú	1143	-0.09	9.2	147.3		79.1	
Promedio	1273						

