



Agricultura Técnica en México

ISSN: 0568-2517

contacto@agriculturarecnica.net.mx

Instituto Nacional de Investigaciones
Forestales, Agrícolas y Pecuarias
México

Aguirre Medina, Juan Francisco; Acosta Gallegos, Jorge Alberto; Ruiz Posadas, Lucero del Mar;
Kohashi Shibata, Josué; Trejo López, Carlos

Diferencias morfológicas de la epidermis de la hoja del frijol común y su relación con tolerancia a
sequía

Agricultura Técnica en México, vol. 28, núm. 1, enero-junio, 2002, pp. 53-64
Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias
Texcoco, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=60828106>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

DIFERENCIAS MORFOLÓGICAS DE LA EPIDERMIS DE LA HOJA DEL FRIJOL COMÚN Y SU RELACIÓN CON TOLERANCIA A SEQUÍA*

MORPHOLOGICAL DIFFERENCES ON THE LEAF EPIDERMIS OF COMMON BEAN AND THEIR RELATIONSHIP TO DROUGHT TOLERANCE

Juan Francisco Aguirre Medina¹, Jorge Alberto Acosta Gallegos², Lucero del Mar Ruiz Posadas³, Josué Kohashi Shibata³ y Carlos Trejo López³

¹Dr. Investigador del Programa de Biofertilizantes. Campo Experimental Rosario Izapa, INIFAP. Apdo. Postal 97. 30780 Tapachula, Chis., México. e-mail: juanf56@prodigy.net.mx ²Dr. Líder de Investigación en Leguminosas Comestibles. Campo Experimental Bajío, INIFAP. Apdo. Postal 112. 38000 Celaya, Gto., México. ³Drs. Investigadores de la Especialidad de Botánica. IRENAT, Colegio de Postgraduados. 56230 Montecillo, Edo. de Méx., México.

RESUMEN

El papel más importante de la epidermis de la hoja es regular el intercambio gaseoso a través de los estomas. En esta investigación, realizada en 1999, se compararon características morfológicas (estomas y tricomas) de la superficie foliar de tres variedades de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) con la conductancia estomática y la tasa de asimilación de CO₂ cuando las plantas se sometieron a intervalos de riego y suspensión de riego. Para tal fin se instalaron cinco experimentos con las variedades Bayo Madero (BM), Pinto Villa (PV) y G4523 bajo condiciones controladas en cámaras de crecimiento e invernadero en el Colegio de Postgraduados, en Montecillo, Edo. de Méx., México. En cada variedad se determinó el tamaño y frecuencia de estomas y tricomas, transpiración, conductancia estomática, tasa de asimilación de CO₂ y temperatura foliar. En las tres variedades el número de estomas fue mayor en la superficie abaxial de la hoja y el índice estomático entre las superficies de la hoja resultó similar en BM y contrastante en PV y G4523. La variedad G4523, de origen andino, mostró mayor diversidad y número de tricomas que PV y BM de origen mesoamericano. Los resultados de las curvas de pérdida de peso por transpiración mostraron

que los estomas de G4523 respondieron cerrándose antes que los de las otras dos variedades. El intercambio de gases fue superior en las variedades tolerantes a sequía como PV y G4523, cuando las plantas fueron sometidas a diferentes periodos de riego y suspensión de riego, y conforme avanzó el estrés hídrico se incrementó la temperatura de la hoja. Las variedades PV y G4523 con mayor índice estomático en la región abaxial y menor en la adaxial, así como la mayor presencia de tricomas en ambas superficies de la hoja, registraron la menor tasa de transpiración.

Palabras clave: *Phaseolus vulgaris*, conductancia estomática, tricomas, riego.

ABSTRACT

The most important role of the leaf epidermis is to regulate the gas exchange throughout the stomata. In this research we compared the characteristics on the leaf surface of three bean cultivars. Five experiments were conducted at the Postgraduate College in Montecillo, State of México with the cultivars: Bayo Madero, Pinto Villa and G4523. Experiments were carried out under controlled conditions in the greenhouse and growth chambers. Determinations

* Fecha de recepción: 12 de diciembre del 2001
Fecha de aceptación: 3 de mayo del 2002

were made on each cultivar on: size and frequency of stomata and trichomes, stomatal conductance, photosynthetic rate and leaf temperature. In the three cultivars the number of stomata was higher on the abaxial surface of the leaf and the stomata index was similar between leaf surfaces in Bayo Madero and different in Pinto Villa and G4523. Cultivar G4523 of Andean origin, showed a higher number and most diverse trichomes than Pinto Villa and Bayo Madero from Mesoamerican origin. Results of leaf water loss through transpiration indicated that the stomata in G4523 were closed before than those of Pinto Villa and Bayo Madero. Gas exchange when the plants were subjected to different periods of irrigation and moisture stress was superior in cultivars Pinto Villa and G4523, cultivars previously classified as drought tolerant; as the water stress increased, leaf temperature also increased. Cultivars Pinto Villa and G4523 displayed larger and smaller stomata index on the abaxial and adaxial surface of the leaf, respectively, than Bayo Madero. Those cultivars also showed more abundance of trichomes and lower transpiration rates.

Key words: *Phaseolus vulgaris*, stomatal conductance, trichomes, watering.

INTRODUCCIÓN

La epidermis de las hojas tiene la función de protección y regulación de la pérdida de agua; ambas funciones proporcionan a la planta un mecanismo fundamental para adaptarse a un ambiente dinámico que permite el intercambio físico activo entre las partes aéreas de las plantas y la atmósfera. La función más importante es regular la pérdida de agua (transpiración) y la absorción de CO₂ (asimilación fotosintética de carbono) a través de los estomas, los cuales tienen la capacidad de expandirse o contraerse en respuesta a señales fisiológicas internas o ambientales (Mansfield y Davies, 1981).

Existen diferencias en la distribución y las dimensiones de los estomas entre especies (Jones, 1987), también varían substancialmente con el genotipo y el ambiente (Zeiger, 1987) y son capaces de generar, a corto y largo plazo, diferentes tipos de respuesta en un ambiente particular (Weyers y Meidner, 1990). Cuando llega a ocurrir el estrés hídrico, que es un factor interdependiente con la actividad estomática, provoca la pérdida de turgencia, reduce el intercambio de gases, la tasa fotosintética y de crecimiento, y se incrementa la síntesis de metabolitos secundarios. Los

efectos anteriores tienden a ser más o menos drásticos dependiendo de la intensidad y duración de la escasez del agua, de la rapidez con la cual se alcanza dicha intensidad y de la etapa fenológica en que dicho déficit ocurre, así como el acondicionamiento previo de la planta (Hsiao *et al.*, 1976; Begg y Turner, 1976). En México la sequía puede afectar a más de 70% del frijol que se produce bajo temporal en los lugares donde se siembra. Lo anterior pone de manifiesto la importancia de identificar mecanismos de evasión o defensa de la planta al estrés hídrico con el fin de manipularlos en el mejoramiento de la especie.

El objetivo del presente estudio fue comparar la morfología de la epidermis de la hoja de tres variedades contrastantes de frijol en su tolerancia a la sequía y relacionar sus diferencias con la capacidad para tolerar el estrés hídrico.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se desarrolló en el Colegio de Postgraduados en Montecillo, Edo. de Méx., México en el año de 1999. Se llevaron a cabo cinco experimentos con tres variedades de frijol: Pinto Villa (PV), de origen mesoamericano y G4523, de origen andino, ambas previamente clasificadas como tolerantes a sequía, y Bayo Madero (BM) de origen mesoamericano, susceptible. Se utilizó la técnica de microrelieve y se tomaron microfotografías en microscopio electrónico para identificar las diferencias morfológicas en la lámina foliar y las técnicas gravimétricas (de hoja desprendida y declinación de la transpiración) para conocer su tolerancia al estrés hídrico al someter a las plantas a intervalos de riego y suspensión del riego.

Para los ensayos de intercambio de gases, las plantas se desarrollaron en cámaras de crecimiento, y en invernadero para los otros experimentos. En invernadero las siembras se hicieron en macetas de 4 kg de capacidad con una mezcla de suelo y estiércol de bovino en la proporción 1:1 previamente esterilizada con bromuro de metilo, mientras que en la cámara de ambiente controlado, las macetas fueron de la misma capacidad y el sustrato fue arena lavada. Los riegos para ambos casos se hicieron diariamente con agua destilada y dos veces por semana con la solución nutritiva Hoagland (Epstein, 1972).

Los experimentos de transpiración en hojas desprendidas y las observaciones de la epidermis de las hojas se realizaron en el foliolo central de la segunda hoja trifoliada

a los 36 días después de la siembra. El intercambio de gases se determinó en el foliolo central de la primer hoja trifoliada 2 días después de iniciados los estudios de transpiración, etapa en la cual el foliolo alcanzó su máximo crecimiento. El número mínimo de repeticiones en cada experimento fue de cinco y los resultados se analizaron estadísticamente como un diseño completamente al azar.

Tamaño y frecuencia de estomas

Las impresiones de la epidermis se obtuvieron de las dos superficies (adaxial y abaxial) del foliolo central de la segunda hoja compuesta mediante un método no destructivo de micro-relieve. El material utilizado fue una resina dental de baja viscosidad (Xantopren, Bayer Dental London) que se aplicó en ambas superficies del foliolo. Después de 5 min, la mezcla solidificó y se desprendió de la superficie donde quedó impresa la topografía de la lámina foliar. La porción plástica desprendida se cubrió con barniz transparente para uñas, que una vez secado, también se separó y se colocó en un portaespecimen para su observación al microscopio (Weyers y Johansen, 1985). Se utilizó un microscopio óptico marca Olympus B50 con un programa para analizar imágenes (Image-Pro Plus ver. 3.1. para Windows). Se determinó el número y tamaño de los estomas en 10 campos tomados al azar de cinco muestras en cada variedad para ambas superficies. Se calculó el índice estomático de acuerdo a Salisbury citado por Weyers y Meidner (1990).

Microscopía electrónica

Para las microfotografías de la epidermis se tomaron muestras de 3 mm² de la base, centro y ápice del foliolo central y se fijaron con glutaraldehído a 3% y después con tetraóxido de osmio a 1%. Las muestras se sometieron a una deshidratación gradual con alcohol para montarse en un portaespecimen. Se cubrieron de oro con una ionizadora para su observación al microscopio. En el portaespecimen se colocaron tres muestras de cada foliolo de tal manera que se observara la superficie adaxial, abaxial y el corte transversal. Las fotografías se tomaron con un microscopio electrónico JEOL (SM 35 C).

Ensayo de transpiración de hojas desprendidas

Se cortó el foliolo central de la segunda hoja compuesta bajo agua destilada y posteriormente se colocó en viales de vidrio (65 ml de capacidad) conteniendo agua destilada y desgasificada (para evitar embolismo). La boca del vial

se cubrió con papel aluminio y en el centro se insertó el peciolo de la hoja. Así se colocaron en la oscuridad durante 12 h con el fin de inducir la máxima turgencia del foliolo. En el tratamiento testigo se utilizó una solución de ácido abscísico (ABA) a una concentración de 10⁻⁴ M para inducir el cierre estomático. En un segundo ensayo con el mismo procedimiento anterior, se utilizó una solución de ABA a una concentración de 10⁻⁵ M después de 75 min de haber registrado la transpiración en foliolos colocados en agua destilada. Los experimentos se llevaron a cabo en una cámara de ambiente controlado (Sherer E15) a una temperatura de 25°C ± 0.5, 35% de humedad relativa y una densidad de flujo fotónico fotosintético de 210 μmol m⁻² s⁻¹. Las determinaciones del cambio de peso se realizaron en una balanza analítica (Scientech SA 120) cada 15 min durante un periodo de 2 h, después cada 30 min también por 2 h y al final cada hora, tres veces. Las mediciones se realizaron en total por 7 h. Después de este tiempo se determinó el área foliar (LI-COR, LI-3100). La tasa de transpiración se calculó como la diferencia de peso en cada intervalo de tiempo y fue corregida usando un vial sin foliolo como punto de comparación. Los resultados se indican en μmol m⁻² s⁻¹ y las curvas presentan el error estándar para cada medición y tiempo de muestreo.

Porcentaje de pérdida de agua por transpiración

Para este experimento se cortó el foliolo central de la segunda hoja compuesta y se cubrió la parte terminal del peciolo con una capa fina de vaselina para evitar pérdida de agua. Posteriormente, los foliolos se colocaron en un soporte metálico dentro de una cámara de crecimiento en condiciones similares a las del ensayo anterior. Las determinaciones de peso se realizaron cada 15 min durante la primera hora, cada 30 min durante las siguientes dos y cada 60 min en las 6 h siguientes. El porcentaje de pérdida de peso por transpiración se calculó como la diferencia de pesos en cada intervalo de tiempo.

Intercambio de gases

Para realizar esta prueba, las plantas de frijol establecidas en invernadero en la etapa de primer hoja trifoliada se sometieron a un riego inicial a saturación, seguidas por una suspensión del riego durante 3 días; después de ese tiempo, mostraron síntomas de marchitez y se volvieron a regar a saturación. Este tratamiento se aplicó tres veces y al final se regaron diariamente por 3 días para registrar su recuperación. Se tomaron datos del intercambio de gases en el foliolo central de la primer hoja trifoliada de las tres

variedades mediante un analizador de gases en el infrarrojo (IRGA) modelo CIRAS-1. Las mediciones se hicieron a medio día durante 15 días consecutivos, en los cuales las plantas estuvieron sometidas al tratamiento cíclico de riego y sequía.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tamaño y frecuencia de estomas

Se observaron diferencias entre variedades en la frecuencia estomática en ambas superficies de la hoja. En las tres variedades de frijol el número promedio de estomas por milímetro cuadrado de las tres partes analizadas (base, centro y ápice) fue mayor en la superficie abaxial en comparación con la adaxial (Cuadro 1). En BM se encontró un mayor número de estomas en la superficie adaxial en comparación con las otras variedades; observaciones similares en otros materiales fueron consignadas por Flores *et al.* (1977) y Acosta-Díaz *et al.* (1998). La relación entre el número de estomas en la superficie abaxial por cada uno en la adaxial representó una razón de 1.8 en BM, 4.7 en PV y 8.3 en G4523. En las tres variedades el tamaño medio de los estomas fue menor en la superficie abaxial, mayor en la superficie adaxial y similar entre variedades en ambas superficies.

El índice estomático de la variedad BM resultó superior al de PV y G4523 en la superficie adaxial mientras que el índice de G4523 fue más alto en la superficie abaxial. Los

valores más contrastantes entre superficies se observaron en G4523 (tolerante), mientras que en BM, la variedad susceptible a la sequía, mostró un índice relativamente similar en ambas superficies (Cuadro 1).

En la transpiración las variedades de frijol mostraron mayor correspondencia entre el número de estomas por milímetro cuadrado y su ubicación en la cara de la lámina, que con el tamaño de los mismos. La característica de poseer más estomas de menor tamaño es un atributo morfológico de las plantas tolerantes a la sequía (Oppenheimer, 1960; Ristic y Cass, 1991) por tener la capacidad mecánica de abrir y mantener el poro abierto a baja presión de turgencia de las células oclusivas (Spence *et al.*, 1986). El estudio de la morfología de la lámina foliar en las tres variedades reveló que la tasa de transpiración también está relacionada con la presencia de tricomas, a mayor número de tricomas menor tasa de transpiración.

Tipo y frecuencia de tricomas

Las observaciones de la epidermis de la hoja mostraron a la región abaxial como la región con mayor abundancia de tricomas en las tres variedades. Los más largos y en mayor cantidad se observaron en G4523 (Figura 1a). PV mostró una proporción intermedia (Figura 1b) y BM tuvo menos tricomas (Figura 1c).

En la superficie adaxial de BM se encontraron tricomas unicelulares de forma uncinada en baja proporción (un tricoma por cada 110 células epidérmicas) y en la abaxial

Cuadro 1. Frecuencia estomática, longitud e índice estomático en tres variedades de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). Montecillo, Edo. de Méx., México. 1999.

Característica	Variedad					
	Bayo Madero		G4523		Pinto Villa	
Superficie	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial	Adaxial	Abaxial
Frecuencia* (No. de estomas mm ⁻²)	57±7	104±13	17±5	141±6	27±4	127±10
Longitud (µm)	24±0.8	18±0.5	24±0.9	19±0.6	23±0.8	17±0.5
Índice estomático (No. de estomas 100 células epidérmicas ⁻¹)	17.27	19.18	7.57	36.82	11.76	23.56

*Los valores de frecuencia y longitud son promedios de 90 y 30 repeticiones, respectivamente, ± el error estándar.

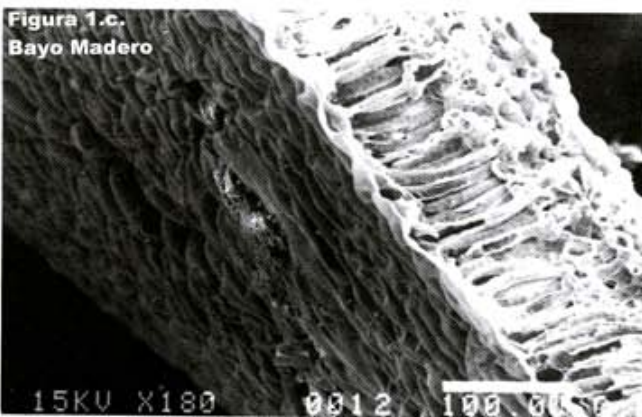
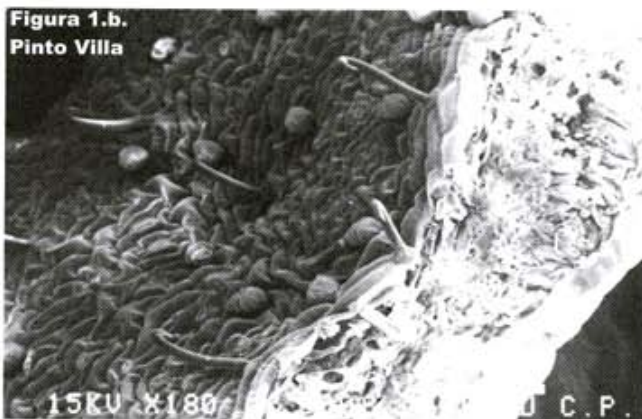


Figura 1. Microfotografía de la epidermis y corte transversal de la hoja de tres variedades de frijol: a) G4523, b) Pinto Villa y c) Bayo Madero. Montecillo, Edo. de Méx., México, 1999.

se tuvo una alta densidad de tricomas glandulares (un tricoma por cada 10 células epidérmicas). En las nervaduras de la hoja abundaron los pelos unicelulares de mayor tamaño con la punta aguda en un tamaño promedio de 200 μm .

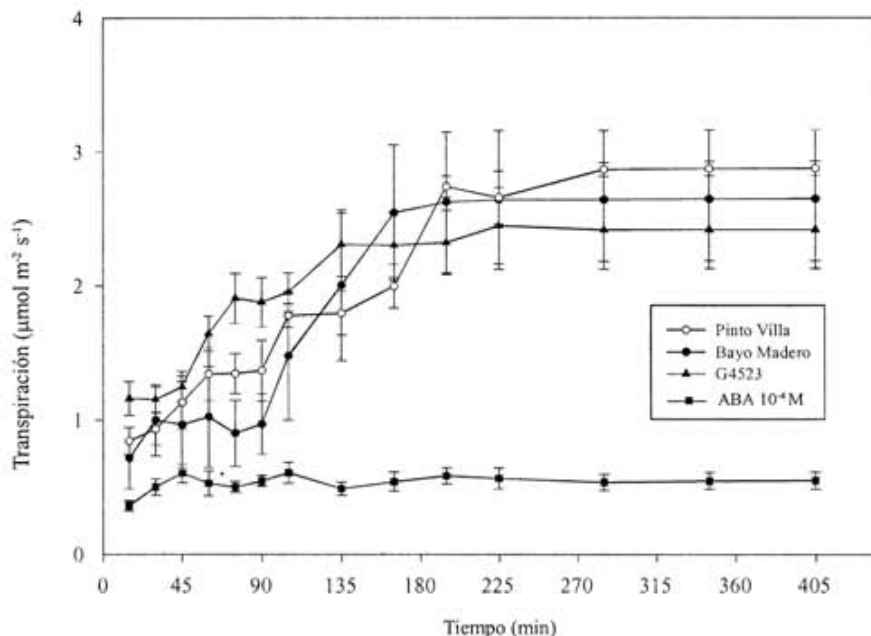
En la variedad PV se encontraron tricomas uncinados de tamaño medio de 100 μm solamente en la superficie abaxial y abundaron los glandulares. Se tuvo un tricoma uncinado por 67 células epidérmicas y un tricoma glandular cada 54 células epidérmicas.

La variedad G4523 mostró cuatro tipos de tricomas: glandulares, uncinados, unicelulares con punta aguda y septados o articulados. En la región adaxial dominaron los tricomas del tipo uncinado de tamaño medio (180 μm). En proporción, la variedad G4523 tuvo un tricoma por cada 45 células epidérmicas en la región adaxial y en la abaxial tricoma por cada 36 células.

El mayor número de tricomas y el menor número de estomas en la superficie adaxial de G4523, son caracteres morfológicos que influyeron en la respuesta fisiológica de los estomas cuando la planta se sometió a estrés hídrico intermitente. De acuerdo con la experiencia de los autores de este estudio, la variedad G4523, de hábito determinado, es la única, con este tipo de crecimiento, que ha mostrado adaptación a la sequía en el Altiplano Mexicano; es probable que esa adaptación esté asociada con las características antes mencionadas. Los tricomas favorecen la reflectancia de la luz de la superficie de las hojas, incrementan el grosor de la capa de frontera y pueden reducir la pérdida de agua por transpiración (Ehleringer y Mooney, 1978).

Tasa de transpiración en hojas desprendidas

La transpiración en el tratamiento con agua desgasificada se incrementó de manera diferencial entre las variedades a través del tiempo. Desde el inicio del ensayo se detectaron diferencias en la transpiración de las hojas. La variedad G4523 registró valores iniciales de transpiración superiores a $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras que PV y BM mostraron un valor inferior (Figura 2). Al continuar la transpiración de la hoja, la variedad G4523 alcanzó su máxima tasa (alrededor de $2.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a los 135 min de haber sido separada de la planta. BM y PV alcanzaron la tasa máxima (2.7 y $2.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente) a los 30 y 60 min después que G4523. Con relación a la concentración utilizada de ABA (10^{-4}M), ésta fue suficiente para cerrar los estomas y disminuir la transpiración durante todo el periodo de estudio en comparación con el tratamiento con agua destilada. La transpiración en las plantas se redujo como consecuencia del cierre de los estomas por la pérdida de turgencia de las hojas. Lo anterior sucede, según Mansfield y Davies (1981), como un control de la transpiración mediante los estomas en respuesta a la ocurrencia del estrés hídrico.



Los valores son promedios de cinco repeticiones \pm el error estándar.

Figura 2. Tasa de transpiración de hojas desprendidas de tres variedades de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) determinada gravimétricamente durante 7 h con agua desgasificada y como control una solución de ABA 10^{-4} M. Montecillo, Edo. de Méx., México. 1999.

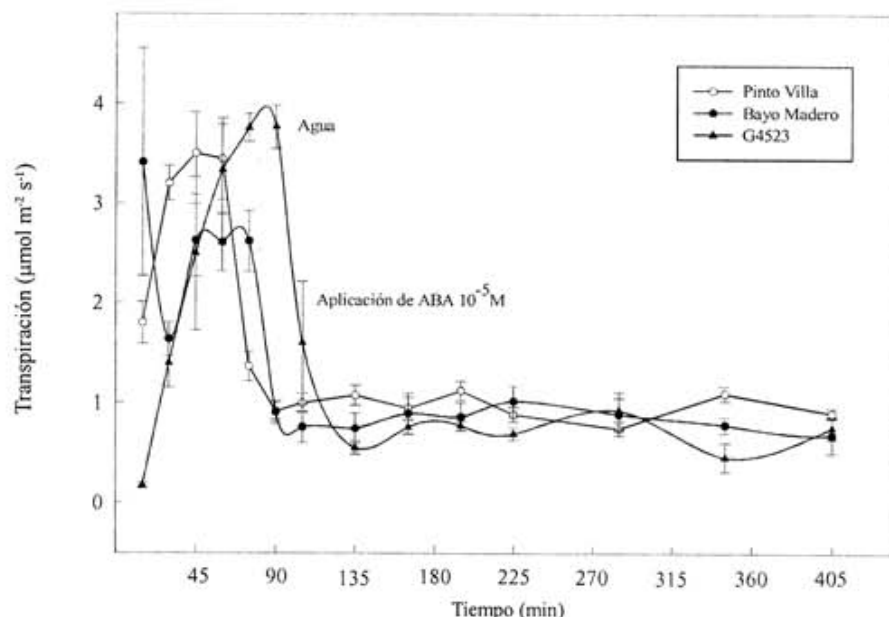
En el ensayo donde se sustituyó el agua desgasificada después de 75 min por una solución de ABA 10^{-5} M, se registró una reducción en la transpiración a los 15 min (Figura 3). En BM la transpiración disminuyó por debajo de $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y así se mantuvo por el resto del estudio. PV registró una tasa de transpiración de $1.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a los 15 min del cambio del agua por la solución y después de este tiempo se redujo alrededor de $1.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, para terminar al final del estudio a una tasa de transpiración de $0.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La variedad G4523 registró un cambio más gradual en la transpiración en comparación a las otras variedades. A los 15 min tuvo una tasa de transpiración de $1.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y después decreció a $0.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para terminar transpirando a $0.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Esta respuesta diferencial del cierre de los estomas para reducir la transpiración entre variedades sugiere distinta capacidad de las variedades para evitar la desecación; es decir, se suceden amplitudes de transpiración de acuerdo a una respuesta diferencial a la turgencia de los tejidos. La respuesta anterior puede relacionarse con la resistencia que proporciona el estoma debido al grado de su apertura y a la resistencia de la capa de frontera en la superficie de la hoja (Ketellaper 1963), o bien, como respuesta a la presencia de algunas adaptaciones morfológicas de la hoja

(Quarrie y Jones, 1977); en otros casos se atribuye a la rapidez con la cual se sintetizan metabolitos secundarios, principalmente aminoácidos como prolina (Barnett y Naylor, 1966; Thompson *et al.*, 1966; Waldren *et al.*, 1974; Aspinall y Paleg, 1981), betaína (Wyn Jones y Storey, 1981) y ABA (Quarrie, 1990; Zhang *et al.*, 1990), los que provocan el cierre de los estomas (Quarrie, 1982; 1990) y en consecuencia la reducción de la transpiración.

En el caso del ABA se ha señalado que el cierre del estoma se induce a diferentes niveles de concentración entre especies (Raschke, 1982; Volkenburgh y Davies, 1983), en este caso, para las tres variedades de frijol, las concentraciones utilizadas fueron altas como se demostró con la rapidez del cierre estomático.

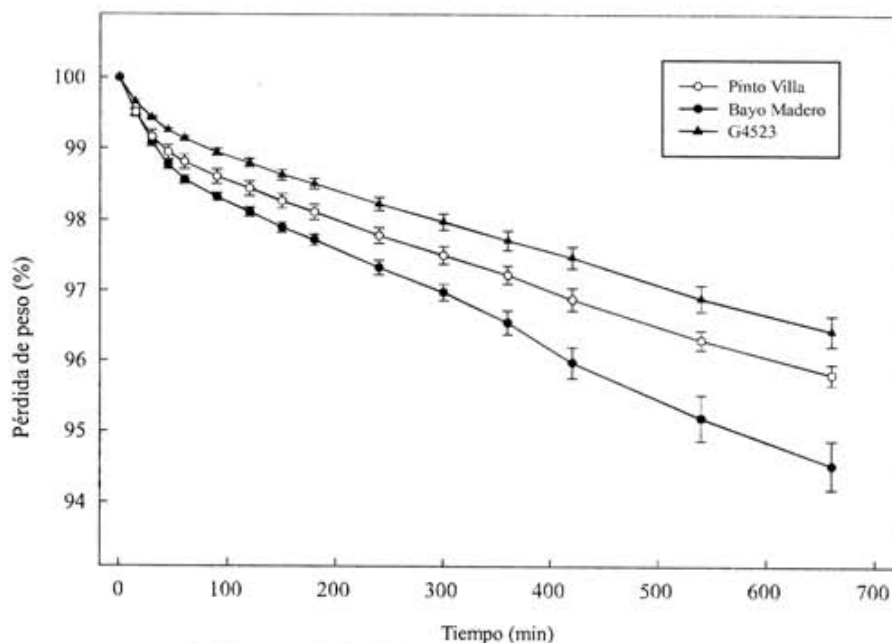
Porcentaje de pérdida de agua por transpiración en hojas desprendidas

La tasa de pérdida de agua de las tres variedades fue diferente. La hoja desprendida de G4523 presentó la menor pérdida de peso a través del tiempo, PV registró un valor intermedio y la que perdió más peso fue BM susceptible a la sequía (Figura 4). Las diferencias en la velocidad de



Cada símbolo representa el promedio de nueve repeticiones \pm el error estándar

Figura 3. Tasa de transpiración de hoja desprendida de tres variedades de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) con el peciolo imerso en agua desgasificada y después de 75 min cambiada por una solución de ABA 10^{-5} M durante 7 h. Montecillo, Edo. de Méx., México. 1999.



Las líneas verticales indican \pm el error estándar de cinco repeticiones

Figura 4. Porcentaje de pérdida de agua por transpiración en folíolos desprendidos de tres variedades de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) determinada gravimétricamente durante 11 h. Montecillo, Edo. de Méx., México. 1999.

pérdida de vapor de agua entre variedades probablemente se debe a diferencias genéticas y se relacionan con la frecuencia y el tamaño de los estomas (Jones, 1987); resultados similares fueron señalados en algodón por Quisenberry *et al.* (1982). Es importante citar que la apertura del estoma es lo que determina la pérdida de vapor de agua y ésta varía ampliamente debido a ambos factores, endógenos y ambientales (Miskin *et al.*, 1972; Mansfield y Davies, 1981; Zeiger, 1987; Outlaw, 1987).

Conductancia estomática

Después del primer riego a saturación, las tres variedades tuvieron al inicio de la inducción del estrés hídrico una respuesta similar, pero bajo los intervalos de riego y suspensión del riego se afectaron de manera diferencial (Figura 5). La variedad G4523 alcanzó la conductancia estomática más alta al primer y segundo día después del riego de saturación. En el segundo y tercer intervalo de riego y suspensión del riego, la máxima turgencia se alcanzó en sólo un día después del riego de saturación. En el caso de PV la respuesta fue diferente a la de G4523, es decir, la menor conductancia estomática después del primer

riego a saturación se registró al primer y segundo día, y alcanzó el nivel más alto al tercer día de aplicado el riego a saturación. En el siguiente intervalo, PV registró el valor más bajo un día después del segundo riego, pero al segundo día se alcanzó la máxima conductancia estomática. La conductancia estomática después del primer riego a saturación del ciclo fue mayor 2 ó 3 días después de haberse inducido el estrés; pero en el segundo ciclo, el tiempo de respuesta se acortó en 24 h para ambos materiales, BM no registró variaciones contrastantes durante el estudio. Este precondicionamiento propició que la variedad G4523 mostrara una rápida recuperación en la conductancia estomática en comparación con las otras variedades y PV la alcanzó 1 día después.

En general, la conductancia estomática cuando las tres variedades estudiadas fueron sometidas a los intervalos de sequía mostraron diferente capacidad de recuperación ante un estrés de precondicionamiento. Lo anterior puede ocurrir, según lo indicaron Sánchez-Díaz y Aguirreolea (1993) mediante la capacidad de la osmoregulación en cada variedad.

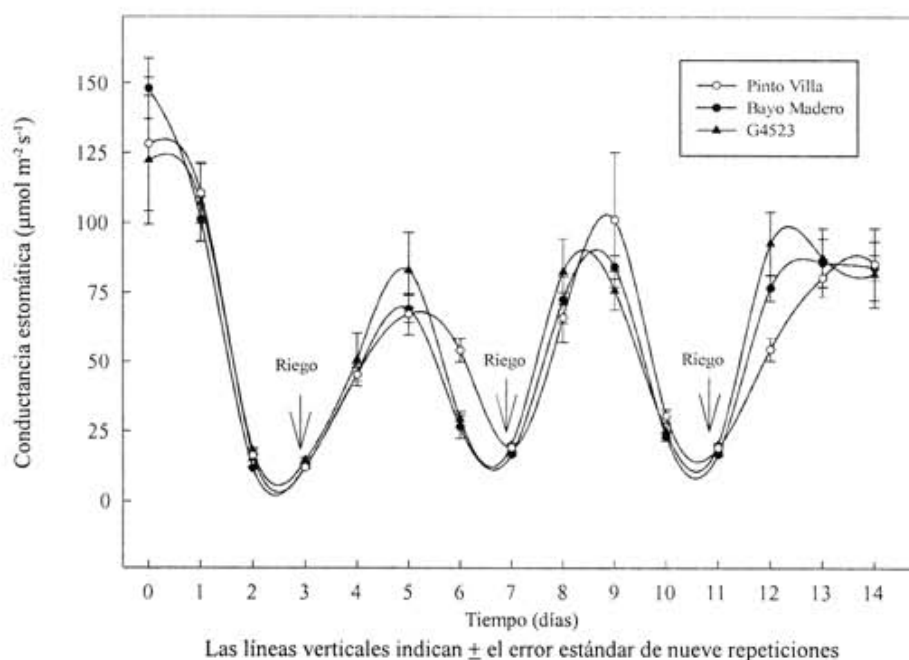


Figura 5. Efecto de regar y suspender el riego por 4 días en la conductancia estomática del foliolo central en la primera hoja compuesta de tres variedades de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). Los periodos de riego y suspensión de riego se aplicaron cuatro veces y después del último se regaron a saturación durante 3 días. Montecillo, Edo. de Méx., México. 1999.

Tasa fotosintética

La tasa fotosintética de la variedad G4523 se afectó significativamente al segundo día de la suspensión del riego (Figura 6); sin embargo, una vez que se regó a saturación esta variedad fue la que recuperó en menor tiempo y a mayor tasa esta actividad; el proceso se repitió durante los dos ciclos siguientes de riego y suspensión del riego. El mismo efecto se encontró en las otras dos variedades pero ocurrió un día después que en G4523. La recuperación de la tasa fotosintética en PV y BM, también fue un día después que en G4523. La recuperación de esta última variedad después de un estrés hídrico en comparación con las otras dos, indica su capacidad de recuperación.

La respuesta diferencial en la tasa fotosintética y conductancia estomática de las tres variedades sugieren una interdependencia entre ambos procesos. Al respecto, Antolín y Sánchez-Díaz (1993) encontraron que un estrés hídrico cíclico induce una disminución considerable en la actividad de la rubisco, enzima responsable de la fijación de CO_2 y señalaron que la limitación estomática puede afectar 15% la actividad fotosintética.

La respuesta observada en la presente investigación, hace suponer que el suministro de CO_2 en los espacios intercelulares tiene diferente velocidad de recuperación entre variedades y su efecto en el inicio de la fotosíntesis posiblemente se debe a la conexión de sus espacios intercelulares. En algunas plantas ocurre una elevada movilidad gaseosa atribuida a las buenas conexiones intercelulares entre las hojas (Terashima *et al.*, 1988).

Temperatura de la lámina foliar

La temperatura de la lámina foliar en las variedades PV y G4523 se incrementó notablemente 3 d después de la suspensión del riego inicial, BM presentó este efecto 1 d después. Una vez aplicado el primer riego de saturación, las variedades categorizadas como tolerantes al estrés hídrico redujeron rápidamente su temperatura en la hoja, no así la variedad BM. Este proceso se repitió con los materiales durante los otros dos ciclos de riego y suspensión del riego (Figura 7). La respuesta anterior puede estar relacionada con la pubescencia de las hojas; es decir, las variedades tolerantes PV y G4523, que tuvieron mayor pubescencia que BM, respondieron más rápidamente al

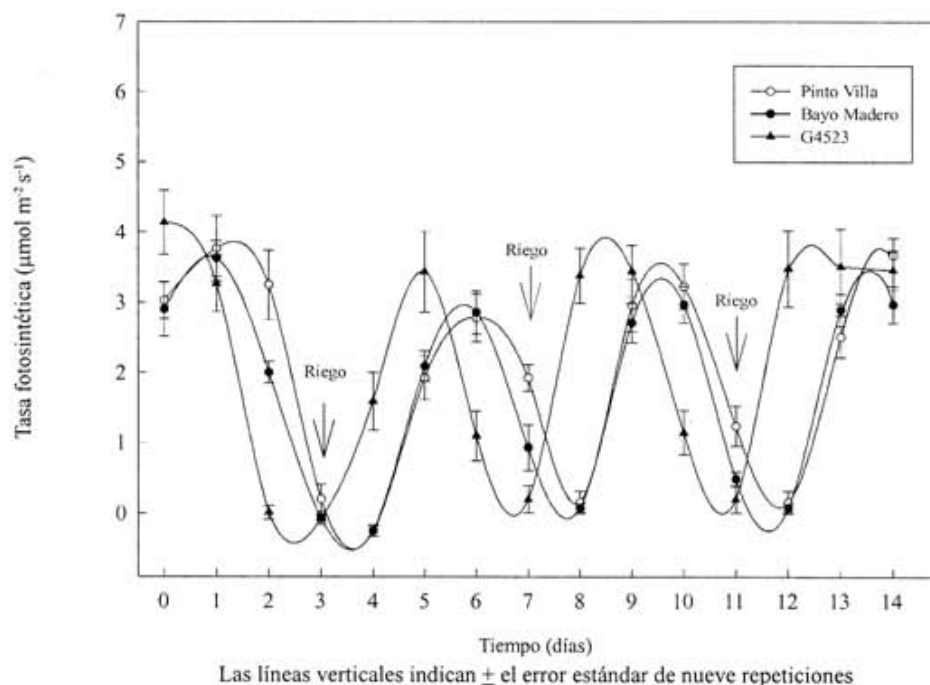


Figura 6. Tasa fotosintética del foliolo central en la primera hoja compuesta de tres variedades de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) con periodos de riego y suspensión de riego aplicados cuatro veces y después del último, se regaron a saturación durante 3 días. Montecillo, Edo. de Méx., México. 1999.

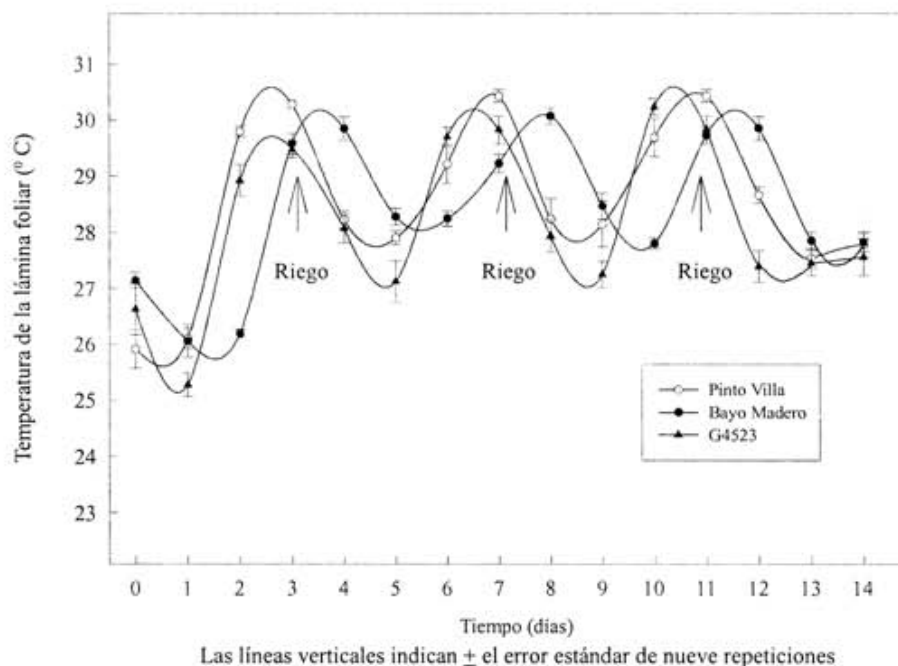


Figura 7. Temperatura de la lámina foliar central en tres variedades de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) bajo cuatro periodos de riego y suspensión de riego. Montecillo, Edo. de Méx., México. 1999.

estrés hídrico en aumentar o reducir la temperatura foliar o bien gracias al reducido número de estomas en la superficie adaxial de la hoja.

Las variedades previamente clasificadas como tolerantes a la sequía (PV y G4523) mostraron características morfológicas diferentes como son: más tricomas y mayor número de estomas en la superficie abaxial y menor en la adaxial. En relación con los aspectos fisiológicos, se encontró una mayor velocidad en la fijación de CO_2 en la variedad G4523, significativamente diferente a la exhibida por la variedad susceptible BM. Es probable que esas características sean importantes en la adaptación a limitaciones temporales de humedad y su presencia o ausencia contribuyan al rendimiento.

CONCLUSIONES

1. Las variedades PV y G4523 tuvieron la menor tasa de transpiración debido a que registraron una menor densidad estomática en la región adaxial y tuvieron tricomas en ambas superficies de la lámina foliar.

2. Las variedades tolerantes a la sequía (PV y G4523) exhibieron una mayor velocidad en comparación con BM, en la fijación del CO_2 y en la recuperación de la conductancia estomática después de haber sido sometidas al precondicionamiento de sequía.
3. La temperatura en la lámina foliar de los materiales tolerantes a la sequía registró cambios más contrastantes y en menor tiempo al regar o suspender el riego.

LITERATURA CITADA

- Acosta-Díaz, E.; Trejo-López, C.; Ruiz-Posadas, L. and Acosta-Gallegos, J.A. 1998. Effect of soil drying on the stomatal response of dry bean cultivars. *In*: Memorias del VIII Congreso Nacional de Bioquímica y Biología Molecular de Plantas y II Simposium México-Estados Unidos realizado en Guanajuato, Gto., Méx. del 15-18 de marzo de 1998. p. 37.

- Antolín, M.C. and Sanchez-Díaz, M. 1993. Effects of temporary droughts on photosynthesis of alfalfa plants. *J. Exp. Bot.* 44:1341-1349.
- Aspinall, D. and Paleg, L.G. 1981 Proline accumulation: physiological aspects. *In: Paleg, L.G. and Aspinall, D. (eds.). Physiology and biochemistry of drought resistance in plants.* Academic Press. Australia. p. 206-240.
- Barnett, N. M. and Naylor, A. W. 1966. Amino acid and protein metabolism in Bermuda grass during water stress. *Plant Physiol.* 41:1222-1230.
- Begg, J.E. and Turner, N. C. 1976. Crop water deficits. *Adv. Agron.* 28:161-217.
- Ehleringer, J.R. and Mooney, H.A. 1978. Leaf hairs: effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrub. *Oecologia* 37:183-200.
- Epstein, M. 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. Wiley International Edition. USA. 412 p.
- Hsiao, T.C.; Acevedo, E.; Fereres, E. and Henderson, D.W. 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Phyl. Trans. R. Soc. London* 273:479-500.
- Flores, E.; Espinoza, A. y Kozuka, Y. 1977. Estudio estructural de la epidermis de *Phaseolus vulgaris* L. *Turrialba* 27(2):117-124.
- Jones, H.G. 1987. Breeding for stomatal characters. *In: Zeiger, E.; Farquhar, G.D. y Cowan, I.R. (eds.). Stomatal function.* Stanford University Press. Stanford, California, USA. p. 431-434.
- Ketellapper, H.J. 1963. Stomatal physiology. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 14:249-270.
- Mansfield, T.A. and Davies, W.J. 1981. Stoma and stomatal mechanisms. *In: Paleg, L.A. and Aspinall, D. (eds.). The physiology and biochemistry of drought resistance in plants.* Academic Press. Australia. p. 315-144.
- Miskin, K.E.; Rasmusson, D.C. and Moss, D.N. 1972. Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley. *Crop Sci.* 12:780-783.
- Outlaw, H.W. 1987. An introduction to carbon metabolism in guard cells. *In: Zeiger, E.; Farquhar, G.D. y Cowan, I.R. (eds.). Stomatal function.* Stanford University Press. Stanford, California, USA. p. 115-124.
- Oppenheimer, H.R. 1960. Adaptation to drought: xerophytism. *Arid Zone Research* 15:105-138.
- Quarrie, S.A. and Jones, H.G. 1977. Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *J. Exp. Bot.* 28:192-203.
- Quarrie, S.A. 1982. The role of abscisic acid in the control of spring wheat growth and development *In: Wareing, P.F. (ed.). Plant growth substances.* Academic Press. London. p. 609-619.
- Quarrie, S.A. 1990. Water stress proteins and abscisic acid. *In: Davies, W.J. and Jeffcoat, B. (eds.). Importance of root to shoot communication in the response to environmental stress.* British Society for Plant Growth Regulation. p. 13-27. Monograph 21.
- Quisenberry, J.E.; Roark, B. and McMichael, B. L. 1982. Use of transpiration decline curves to identify drought-tolerant cotton germoplasm. *Crop Sci.* 22:918-922.
- Raschke, K. 1982. Involvement of abscisic acid in the regulation of gas exchange. Evidence and inconsistencies. *In: Wearing, P.F. (ed.). Plant growth substances.* Academic Press. London. p. 584-590.
- Ristic, Z. and Cass, D. D. 1991. Morphological characteristics of leaf epidermal cell in lines of maize that differ in endogenous levels of abscisic acid and drought resistance. *Bot. Gaz.* 152:439-445.
- Sánchez-Díaz, M y Aguirreola, J. 1993. Relaciones hídricas. *In: Azcón-Bieto, J. y Talón, M. (eds.). Fisiología y bioquímica vegetal.* Interamericana y McGraw-Hill. España. p.49-90.
- Spence, R.D.; Wu, H.; Sharpe, P. J. H. and Clark, K.G. 1986. Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of epidermal cells. *Plant Cell Environ.* 9:197-202.
- Terashima, I.; Wong, S.C.; Osmond, C.B. and Farquhar, G. 1988. Characterization of non-uniform photosynthesis induced by abscisic acid in leaves having different mesophyll anatomies. *Plant Cell Physiol.* 29:385-394.
- Thompson, J.F.; Stewart, C. R. and Morris, J. C. 1966. Changes in amino acid content of excised leaves during incubation. 1. The effect of water content of leaves and atmospheric oxygen level. *Plant Physiol.* 41:1578-1584.
- Volkenburgh, E. van and Davies, W.J. 1983. Inhibition of light stimulated leaf expansion by abscisic acid. *J. Exp. Bot.* 34:835-845.
- Waldren, R.P.; Teare, D. and Ehler, S.W. 1974. Changes in free proline concentration in sorghum and soybean plants under field conditions. *Crop Sci.* 14:447-450.
- Weyers, J.D.B. and Johansen, L. G. 1985. Accurate estimation of stomatal aperture from silicone rubber impressions. *New Phytol.* 101:109-115.
- Weyers, J.D.B. and Meidner, H. 1990. Methods in stomatal research. Longman Scientific & Technical. London. 233 p.

- Wyn Jones, R.G. and Storey, R. 1981. Betaines. *In*: Paleg, L.G. and Aspinall, D. (eds.). The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic Press. Australia. p. 172-204.
- Zeiger, E. 1987. Introduction. *In*: Zeiger, E.; Farquhar, G.D. and Cowan, I. R. (eds.). Stomatal function. Stanford University Press. Stanford, California. USA. p. 1-5.
- Zhang, J.; Growing, D. J. C. and Davies, W. J. 1990. ABA as a root signal in root to shoot communication of soil drying. *In*: Davies, W.J. and Jeffcoat, B. (eds.). Importance of root to shoot communication in the response to environmental stress. British Society for Plant Growth Regulation. London. p. 163-174. Monograph 21.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el apoyo financiero otorgado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Proyecto CONACYT 25.