

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**Memoria de Título**

**Título**

**MOVIMIENTOS PARAHELIOTRÓPICOS EN PLANTAS DE POROTO  
(*Phaseolus vulgaris* L. cv. Orfeo INIA) Y SU EFECTO COMO MECANISMO DE  
FOTOPROTECCIÓN.**

**Silvia Camila Zamorano Venegas**

**Santiago, Chile**

**2012**

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**Memoria de Título**

**Título**

**MOVIMIENTOS PARAHÉLIOTRÓPICOS EN PLANTAS DE POROTO  
(*Phaseolus vulgaris* L. cv. Orfeo INIA) Y SU EFECTO COMO MECANISMO DE  
FOTOPROTECCIÓN.**

**“PARAHÉLIOTROPIC MOVEMENTS IN BEAN PLANTS (*Phaseolus vulgaris* L.  
cv. Orfeo INIA) AND THEIR EFFECT AS A PHOTOPROTECTION  
MECHANISM.”**

**Silvia Camila Zamorano Venegas**

**Santiago, Chile**

**2012**

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**Título**

**MOVIMIENTOS PARAHELIOTRÓPICOS EN PLANTAS DE POROTO**  
**(*Phaseolus vulgaris* L. cv. Orfeo INIA) Y SU EFECTO COMO MECANISMO DE**  
**FOTOPROTECCIÓN.**

Memoria para optar al título profesional de:  
Ingeniero Agrónomo  
Mención:Fitotecnia

**Silvia Camila Zamorano Venegas**

Profesores Guías	Calificaciones
Sr. Claudio Pastenes V. Ingeniero Agrónomo Ph. D.	6,6
Sra. Cecilia Baginsky G. Ingeniero Agrónomo Dr.	6,6
Profesores Evaluadores	
Sr. Herman Silva R. Biólogo, M. Sc. Dr.	6,3
Sra. Loreto Prat del Río Ingeniero Agrónomo M. Sc.	7,0

Santiago, Chile

2012

## ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN.....	6
ABSTRACT.....	7
INTRODUCCIÓN.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
Lugar de estudio.....	11
Material Vegetal.....	11
Tratamientos y diseño experimental.....	11
Manejo del cultivo.....	11
Mediciones.....	12
Análisis estadístico.....	15
RESULTADOS.....	16
Temperatura ambiental.....	16
Humedad relativa.....	16
Radiación fotosintéticamente activa (PAR).....	16
Asimilación de CO <sub>2</sub> .....	17
Concentración interna de CO <sub>2</sub> (C <sub>i</sub> ).....	17
Conductancia estomática (g <sub>s</sub> ).....	17
Tasa Transpiratoria (E).....	17
Eficiencia del uso del agua instantánea (EUA <sub>i</sub> ).....	18
Clorofila total.....	18
DISCUSIÓN.....	19
CONCLUSIONES.....	22
BIBLIOGRAFÍA.....	30

**ÍNDICE DE CUADROS, FIGURAS Y ANEXOS**

Cuadro 1.....	23
Cuadro 2.....	23
Figura 1.....	24
Figura 2.....	25
Figura 3.....	26
Figura 4.....	27
Figura 5.....	28
Figura 6.....	29
Anexo I.....	30

**“MOVIMIENTOS PARAHELIOTRÓPICOS EN PLANTAS DE POROTO  
(*Phaseolus vulgaris* L. cv. Orfeo INIA) Y SU EFECTO COMO MECANISMO DE  
FOTOPROTECCIÓN.”**

**Silvia Camila Zamorano Venegas**

**RESUMEN**

Se procedió a medir la capacidad fotosintética y la eficiencia del uso del agua instantánea en folíolos de poroto obligados a la horizontalidad y folíolos de libre movimiento. Para ello, se trabajó con plantas del cv. Orfeo INIA establecidas en campo, con el objetivo de determinar la necesidad de las plantas de contar con movimientos paraheliotrópicos como mecanismo de fotoprotección y su efecto en la disminución de la capacidad de asimilación de CO<sub>2</sub>, bajo condiciones de riego. La fijación foliar se llevó a cabo 60 días después de siembra, mediante alambre y pinzas, obligando a la constante horizontalidad del folíolo central de la hoja ubicada en el tercer nudo reproductivo (T1), mientras que en plantas independientes se procedió a marcar los folíolos con libre movimiento ubicados en la misma posición (T2). Las mediciones, que se realizaron los días 2, 5, 10, 17 y 22 después de la fijación foliar, a las 12:00 h, correspondieron a la temperatura foliar, radiación incidente, humedad y temperatura del aire, asimilación de CO<sub>2</sub>, conductancia estomática, concentración interna de CO<sub>2</sub>, tasa transpiratoria, contenido de clorofila y eficiencia del uso del agua instantánea. Las hojas obligadas a la horizontalidad, mostraron valores de asimilación de CO<sub>2</sub> siempre superiores en comparación con las de libre movimiento, revelando la ausencia de daño en el aparato fotosintético durante la fase de análisis, a pesar de la alta intensidad de luz recibida. Por su parte, el contenido de pigmentos fotosintéticos mostró un comportamiento inverso, específicamente a partir de la mitad del periodo de mediciones. La eficiencia del uso del agua instantánea, presentó valores siempre mayores en las hojas fijas, en comparación a las de libre movimiento, debido a los valores significativamente superiores de asimilación de CO<sub>2</sub>, en las primeras, y a la ausencia de diferencia en la tasa transpiratoria.

**Palabras clave:** paraheliotropismo, radiación incidente, capacidad fotosintética, pigmentos fotosintéticos.

**“PARAHELIOIOTROPIC MOVEMENTS IN BEAN PLANTS (*Phaseolus vulgaris* L. cv. Orfeo INIA) AND THEIR EFFECT AS A PHOTOPROTECTION MECHANISM.”**

**Silvia Camila Zamorano Venegas**

**ABSTRACT**

Photosynthesis and instantaneous water use efficiency were measured on leaves restrained to horizontal position and unrestrained leaves of beans cv. Orfeo INIA condition the field. The objective was to determine the possible involvement of paraheliotropism as a photoprotective mechanism and its effect on the decrease in CO<sub>2</sub> assimilation capacity under irrigated conditions. Foliates restrained to the horizontal position always reached higher CO<sub>2</sub> values compared to unrestrained foliates, revealing that there was no damage to the photosynthetic apparatus during because of the continuous exposure of leaves to direct sunlight. The chlorophyll content was slightly reduced in restrained foliates since the 10<sup>th</sup> day after being restrained suggesting to be a possible adaptation to high light exposure. The instantaneous water use efficiency was higher in restrained foliates than those capable of paraheliotropic movement due to the significant higher values of CO<sub>2</sub> assimilation in the former.

**Key words:** paraheliotropismo, incident radiation, photosynthetic capacity, photosynthetic pigments.

## INTRODUCCIÓN

Dentro de las leguminosas de grano, el poroto (*Phaseolus vulgaris* L.), es la especie de mayor importancia para el consumo humano (Voysesst, 2000). En la actualidad, la especie está ampliamente distribuida en zonas de los trópicos, sub-trópicos y regiones templadas (Faiguenbaum, 2003). En Chile, se encuentra adaptada desde el extremo norte, Arica (18°28 lat. Sur) hasta la provincia de Chiloé por el sur (42°29 lat. Sur) (Bascur y Tay, 2005). El área cultivada para producción comercial se encuentra en la zona centro y centro sur, con una superficie que ha variado entre 10.000 y 30.000 ha en los últimos diez años (ODEPA, 2011).

La zona productora de poroto en Chile, se caracteriza por presentar condiciones de clima Mediterráneo, donde la época de crecimiento del cultivo coincide con el período de mayores intensidades de luz y temperatura, sumado a la ausencia de precipitaciones (Pastenes *et al.*, 2004). A esto se agrega que al estar la mayor superficie del cultivo de poroto en manos de pequeños agricultores, existen serios problemas de manejo del riego en el cultivo, con una baja eficiencia en el uso del agua, que muchas veces termina por someter a las plantas a deficiencias hídricas (Pereira y Gross, 2004). Bajo estas condiciones, las cuales normalmente van acompañadas de alta radiación y altas temperaturas, se exagera el déficit de presión de vapor entre el aire y la hoja, conduciendo al cierre estomático, por una deshidratación de las células de guarda y/o por señales químicas de las raíces (Comstock, 2002). El estrés hídrico, limita la capacidad fotosintética, al restringir la difusión de CO<sub>2</sub> en los sitios de carboxilación (Pastenes *et al.*, 2005). A esto se le debe sumar la limitación bioquímica del proceso fotosintético (Lawlor y Cornic, 2002), donde la fotosíntesis potencial no es alcanzada (a pesar de la saturación de CO<sub>2</sub>), debido a una limitación en la transferencia de gases en los espacios intercelulares en el cloroplasto. (Bongi y Loreto, 1989). Como resultado de lo anterior, se puede producir un daño irreversible en los fotosistemas, en particular en el fotosistema II (PSII), probablemente no como un efecto directo del déficit hídrico, sino que como una consecuencia del daño ocasionado por el estrés por luz (Navari-Izzo y Rascio, 1999). De hecho, la energía absorbida que es incapaz de ser utilizada en la reducción de carbono, puede conducir, por un lado, a la formación de especies reactivas de oxígeno, transfiriendo energía a nivel del PSII y formación de superóxido a nivel del aceptor de electrones del fotosistema I (PSI), induciendo a un daño fotooxidativo (Pastenes *et al.*, 2005).

Sin embargo, algunos organismos fotosintéticos han desarrollado mecanismos de protección contra el daño solar, que consisten en la disminución de la excitación sobre los centros de reacción del PSII, reparando complejos fotosintéticos dañados y transformando o eliminando la especie tóxica producida por el exceso de luz (Pastenes *et al.*, 2005). La disipación de energía no fotoquímica, ha sido descrita como el mecanismo de protección más importante; no obstante esto, causa un menor rendimiento cuántico de la fotosíntesis

(Demmig-Adams y Adams III, 1992). Otros mecanismos de protección consisten en cambios en la concentración de clorofila, con el fin de reducir el alcance de la luz absorbida (Giardi *et al.*, 1996; Murchie y Horton, 1997), movimientos de los cloroplastos que reducen la exposición a la luz de los complejos y organelos fotosintéticos (Haupt, 1990), eliminación de las especies reactivas de O<sub>2</sub> como el superóxido (O<sub>2</sub><sup>-</sup>), por parte de ciertas enzimas como la superoxidasa dismutasa y la ascorbato peroxidasa (Asada, 1999), y finalmente, el movimiento de las hojas para evitar la luz incidente recibida.

Estos movimientos foliares son diurnos y se encuentran dentro de los llamados movimientos heliotrópicos, donde la planta orienta sus hojas en forma perpendicular, oblicua o paralela a los rayos directos del sol, regulando así la radiación incidente sobre ellas (Donahue y Berg, 1990). Además, estos movimientos pueden ser clasificados como diaheliotrópicos, que permiten mayor intercepción de luz, o paraheliotrópicos, que reducen la intercepción de la radiación, como es el caso de las hojas del poroto (Fu y Ehleringer, 1989). Tales movimientos se originan en el pulvínulo, órgano localizado en la base de la lámina foliar y del peciolo (Donahue y Berg, 1990), y son provocados por cambios en la turgencia de las células motoras del pulvínulo, resultante de flujos masivos de K<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup> (Fu and Ehleringer, 1989). La diferencia de turgencia entre los lados opuestos del pulvínulo, origina los movimientos foliares (Fu y Ehleringer, 1989). Donahue y Berg (1990), señalan que aparentemente, la diferencia en turgencia estaría correlacionada con un gradiente direccional de luz azul al interior del pulvínulo, donde al parecer, la planta percibe la dirección de la luz solar de acuerdo al gradiente luminoso establecido en la estructura del pulvínulo. Estos mismos autores, mencionan que los movimientos heliotrópicos responden a un estímulo percibido por un sistema fotorreceptor aún no caracterizado, posiblemente el criptocromo, o el criptocromo en interacción con el fitocromo.

Estos movimientos también se producen en otras familias de plantas como las Malvaceae, Compositae y Oxalidaceae (Donahue y Berg, 1990), pero a diferencia del género *Phaseolus* de la familia de las Fabaceae, donde el receptor de los estímulos es el pulvínulo, en otras especies como por ejemplo *Lavatera cretica* (Malvaceae), se ha observado respuesta a la luz azul direccional sobre las venas foliares (Schwartz y Kohler, 1986), en tanto que en *Medicago sativa*, Fabaceae del género *Medicago*, se observa diaheliotropismo cuando se proyecta luz azul sobre la lámina foliar (Travis y Reed, 1983).

Se ha observado que las plantas de poroto en condiciones de riego óptimo, disminuyen su tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> a medio día (Pastenes *et al.*, 2004). Este comportamiento fotosintético, que también es común en muchas especies vegetales, responde normalmente a un cierre estomático de medio día, inducido por un aumento en el gradiente de déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire. Esto, debido a que a pesar de presentarse una adecuada disponibilidad hídrica en el suelo para la planta, ésta no es capaz de sustituir el agua perdida debido a las altas temperaturas y baja humedad ambiental (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2000; Ferreyra *et al.*, 2002). En el caso del poroto, dicha disminución estaría asociada a la ocurrencia de movimientos paraheliotrópicos, en el que las hojas evitan la incidencia directa del sol, más que las disminuciones de la conductancia estomática (Pastenes *et al.*, 2004). Dicho comportamiento puede obedecer a un carácter evolutivo

exitoso tendiente a evitar o disminuir la tasa transpiratoria, así como también a disminuir la temperatura foliar y proteger al aparato fotosintético contra el exceso de luz, bajo condiciones de estrés hídrico. Sin embargo, bajo condiciones de riego, también pueden significar una disminución innecesaria de la luz absorbida, con la consecuente pérdida en la capacidad de fijación de CO<sub>2</sub> (Pastenes *et al.*, 2004). A pesar de lo anterior, esta desventaja se compensa con un incremento en la eficiencia en el uso del agua (Ehleringer y Forseth, 1980), debido a la reducción de la transpiración en condiciones de bajo potencial hídrico y alta radiación (Berg y Heuchelin 1990).

Una forma de determinar si tales movimientos, son inconvenientes, es medir la capacidad fotosintética y eficiencia en el uso del agua en hojas obligadas a permanecer en posición horizontal en un cierto periodo de la temporada, en comparación con aquellas hojas libres de realizar tales movimientos, todo bajo condiciones de riego óptimo, donde el suelo se mantenga permanentemente con un nivel de agua disponible suficiente para que la planta no presente estrés hídrico.

**Hipótesis:**

Los movimientos paraheliotrópicos en *Phaseolus vulgaris* L. no son necesarios como mecanismos de fotoprotección en condiciones de riego, y disminuyen la capacidad de asimilación de CO<sub>2</sub>.

**Objetivo:**

Determinar el efecto de la ausencia de movimientos paraheliotrópicos sobre la fotosíntesis en *Phaseolus vulgaris* L.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Lugar de estudio

El trabajo experimental se realizó entre Octubre del año 2009 y Enero del año 2010. El ensayo se llevó a cabo en el Campus Antumapu de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile, Región Metropolitana. Su ubicación geográfica corresponde a 33°34' Latitud Sur y 70°38' Longitud Oeste. Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Fisiología del Estrés en Plantas de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile.

### Material Vegetal

Se utilizó el cultivar de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.) Orfeo INIA, cuyo hábito de crecimiento es del Tipo II, indeterminado arbustivo, cuya semilla fue proporcionada por el Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA), La Platina. Se trabajó con este cultivar, ya que ha sido utilizado para investigaciones anteriores relacionadas con el paraheliotropismo en *Phaseolus vulgaris* L.

### Tratamientos y diseño experimental

El ensayo se llevó a cabo en una parcela de 153 m<sup>2</sup>, con 15 hileras de cultivo de 15 m de largo, a una distancia entre hilera de 60 cm. El primer tratamiento (T1) consistió en mantener en una posición horizontal, al foliolo central de una hoja ubicada en el tercer nudo reproductivo. Esto se logró a través de la fijación mediante alambre y pinzas. El segundo tratamiento (T2) correspondió a los foliolos no fijados. Es decir, se marcaron en plantas independientes, foliolos ubicados en la misma posición que en T1, pero no se les fijó a la horizontalidad, sino que se dejaron con libre movimiento. Se marcó un total de 9 plantas con sus foliolos fijados y 9 plantas con foliolos de libre movimiento. Las plantas, en ambos casos, fueron seleccionadas al azar, procurando que cada una de ellas haya estado en competencia perfecta, libre de malezas. El ensayo por tanto, tuvo en Diseño Experimental totalmente al azar, en el cual la unidad experimental fue la hoja trifoliada marcada en el tercer nudo reproductivo y la unidad muestral el foliolo central. Cada tratamiento contó con 9 repeticiones. Las evaluaciones se comenzaron a realizar tanto a las hojas fijas (T1), como

a las marcadas con libre movimiento (T2), al día siguiente de la determinación de los tratamientos. Las plantas estuvieron sometidas al mismo programa de riego, fertilización y manejo fitosanitario.

## **Manejo del cultivo**

### **Preparación de suelo**

La preparación de suelo se inició con un riego por tendido, para lo cual se esperó el tiempo suficiente para que la humedad fuese la adecuada para realizar una aradura e incorporar el rastrojo del cultivo anterior, que en este caso fue haba. Posteriormente se llevó a cabo un primer rastraje, con el objetivo de mejorar el grado de mullimiento del suelo.

### **Fertilización**

Las dosis utilizadas en la fertilización del cultivo, fueron determinadas considerando el análisis de suelo además del aporte dejado por el rastrojo del cultivo anterior y el aporte proveniente de la fijación de nitrógeno, llevada a cabo por bacterias simbióticas asociadas al poroto, correspondiendo aproximadamente al 50% de los requerimientos totales de nitrógeno por parte del cultivo (Hernández *et al*, 1999). En base a ello y al rendimiento esperado, se determinó una dosis inicial de nitrógeno de 30 unidades  $\text{ha}^{-1}$  en forma de urea.

Las dosis de P y K se determinaron en base al aporte del suelo y al rendimiento esperado, aplicándose 60 unidades de P  $\text{ha}^{-1}$ , y 40 unidades de K  $\text{ha}^{-1}$  en forma de superfosfato triple y muriato de potasio, respectivamente. Estos fueron aplicados al voleo e incorporados con un segundo rastraje. En prefloración se aplicó una segunda fertilización nitrogenada, en una dosis de 40 unidades de N por hectárea, y fue incorporada mediante el riego.

### **Siembra**

La siembra se realizó en forma manual, disponiéndose 22 semillas por metro lineal, con el objetivo de obtener 18 plantas por metro lineal a emergencia, a una distancia entre hilera de 60 cm, por lo que la densidad de plantas definida fue de 300.000 plantas  $\text{ha}^{-1}$ , equivalente a una dosis equivalente a 80 kg  $\text{ha}^{-1}$ . Previo a la siembra, las semillas fueron inoculadas con *Rhizobium leguminosarum* bv phaseoli con una dosis de 250 gr por 50 kg de semilla, con el propósito de mejorar la eficiencia en la fijación de nitrógeno por parte del cultivo.

## **Riego**

El riego fue suministrado mediante cintas, separadas a 60 cm, coincidiendo cada cinta con cada hilera de cultivo. La frecuencia de riego fue estimada considerando la permanencia de agua disponible para las plantas durante todo el periodo de cultivo, sin que se presentase en ningún momento déficit hídrico. Esta estimación se realizó mediante mediciones de humedad utilizando un barreno, a distintas profundidades, donde según la sensación de la textura del suelo, se determinaron los momentos óptimos de riego.

## **Control de malezas**

El control de malezas, se efectuó en forma manual, las veces que fue necesario para mantener el cultivo permanentemente limpio, sin que fuese afectado por competencia.

## **Control de plagas y enfermedades**

Como control preventivo al ataque de Gusano cortador (*Agrostis sp.*), se aplicó al suelo y previo a la siembra, 5L ha<sup>-1</sup> de Lorsban (i.a.: Clorpirifos), incorporándolo con el último rastraje. La única plaga incidente fue el Trips del poroto (*Caliothrips phaseoli*), la cuál fue controlada con la aplicación foliar de Lorsban (i.a.: Clorpirifos) a una dosis de 5L ha<sup>-1</sup>.

## **Mediciones**

La fijación y marcación foliar, se efectuó el día 3 de Enero, correspondiente al día 60 después de siembra, por lo que las primeras mediciones se realizaron el día 4 de Enero. Las posteriores mediciones se efectuaron los días 8, 13, 20 y 25 de mismo mes, correspondiendo a los días 5, 10, 17 y 22 después de la fijación y marcación foliar respectivamente. Ninguna de las mediciones fue de carácter destructivo para los foliolos y se llevaron a cabo a las 12:00 h, respetando siempre el ángulo foliar.

## **Temperatura foliar**

La temperatura foliar se determinó por medio de un termómetro infrarrojo (Extech, USA), evitando sombrear la superficie de medición.

### **Radiación incidente, humedad y temperatura del aire**

La determinación de radiación fotosintéticamente activa incidente, se realizó por medio de un radiómetro de luz PAR, posicionando el sensor sobre la hoja imitando el ángulo de la misma. Las mediciones de humedad y temperatura del aire, fueron determinadas al mismo tiempo, por medio de un higrómetro (Extech 445900, USA), localizado a la sombra, a 1 m sobre la superficie del suelo.

### **Asimilación de CO<sub>2</sub>**

La tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, se determinó usando un analizador infrarrojo de gases, IRGA, (PP Systems, Ciras-2, USA). Una sección de la hoja fue colocada en la cámara de medición, respetando el ángulo y posición de la misma, con una concentración de CO<sub>2</sub> de 360 ppm. Las lecturas se registraron cuando los valores alcanzaron el equilibrio, luego de 60 a 90 s, aproximadamente. Simultáneamente a las mediciones de asimilación de CO<sub>2</sub>, el analizador infrarrojo de gases calculó la conductancia estomática ( $g_s$ ), concentración interna de CO<sub>2</sub> ( $C_i$ ) y la tasa de transpiración (E).

### **Eficiencia del uso del agua instantánea**

La eficiencia del uso del agua instantáneo ( $EUA_i$ ) se calculó con los valores de asimilación de CO<sub>2</sub> (A) y tasa de transpiración (E), tal como se muestra la ecuación 1.

$$EUA_i = A/E \quad (1)$$

### **Contenido de pigmentos fotosintéticos**

Se determinó el contenido total de clorofilas ( $a + b$ ) a partir de la medición con un determinador portátil de clorofilas, SPAD (Optiscience-CCM200, USA). Las mediciones se relacionaron con los resultados de la regresión entre las lecturas de transmitancia mediante el SPAD y el análisis del contenido de clorofilas, llevado a cabo en muestras de 12 hojas elegidas según diferentes niveles de coloración verde. Esta medición se realizó mediante la extracción en etanol siguiendo el método de Lichtenthaler y Wellburn (1983), que consistió en la obtención con un sacabocado, de dos discos de 2,54 cm<sup>2</sup> por hoja (de cada nivel de coloración verde), los cuales se depositaron en un mortero previamente frío. Posteriormente se vertió sobre él arena de cuarzo, para permitir que las membranas se rompieran completamente. Se agregó 500 µL de etanol y se maceró hasta que no se observaron tejidos intactos. El macerado resultante, se almacenó en un tubo Eppendorf de 1,5 mL. Sobre el mortero se vertió 500 µL de etanol para limpiarlo y extraer todo el remanente y agregarlo al tubo Eppendorf. Posteriormente se centrifugó durante 5 min a 5000 rpm a 4°C. Del

sobrenadante, se tomó 200  $\mu\text{L}$ , se mezcló con 500  $\mu\text{L}$  de etanol y se procedió a leer la absorbancia a 665 y 649 nm en un espectrofotómetro Shimadzu (UV-1601). Después de obtener los valores de absorbancia, se reemplazaron en las ecuaciones 2 y 3.

$$\text{Clorofila A } (\mu\text{g /ml}) ( 13.96 * A_{665}) - ( 6.88 * A_{649}) \quad (2)$$

$$\text{Clorofila B } (\mu\text{g /ml}) ( 24.96 * A_{649}) - ( 7.32 * A_{665}) \quad (3)$$

### **Análisis estadístico**

Para comparar ambos tratamientos en relación a una variable cuantitativa, se utilizó la prueba de T-Student con un 95% de confianza, llevada a cabo con el programa estadístico computacional Minitab Statistical Software 15. Los gráficos fueron elaborados utilizando el programa Sigmaplot Systat Software Inc. 10.

## **RESULTADOS**

### **Temperatura ambiental y Humedad relativa**

Las mediciones relacionadas con las condiciones ambientales a las cuales estuvieron sometidas las plantas, durante el periodo y hora de las mediciones, indicaron un promedio de temperatura ambiental de 30,7°C y una humedad relativa de un 27% (Cuadro 1). Los datos obtenidos, mostraron una alta temperatura ambiental, concordante con la temperatura máxima promedio del mes de enero, mes durante el cuál se llevaron a cabo las mediciones, donde se registró un promedio de 30,1°C (Anexo I).

### **Temperatura foliar**

Los resultados obtenidos mostraron que la temperatura foliar en los folíolos de libre movimiento alcanzó, en promedio, los 27,4 °C, mientras que los fijos, alcanzaron una temperatura levemente superior, de 28,7°C en promedio, durante el período y hora de las mediciones, no presentando diferencias significativas (Cuadro 2).

### **Radiación Fotosintéticamente activa (PAR)**

Como era de esperar, los resultados de radiación fotosintéticamente activa (PAR) incidente sobre los folíolos, medida a las 12,00 h y respetando el ángulo de los mismos sin fijar, mostraron un promedio de 750  $\mu\text{Mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , correspondiendo aproximadamente a un tercio del promedio de la PAR incidente sobre los folíolos obligados a mantener una posición horizontal, el cuál mostró un valor de 2.226  $\mu\text{Mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  en promedio (Cuadro 2).

### **Asimilación de CO<sub>2</sub> (A)**

A lo largo del periodo de medición, los folíolos forzados a la horizontalidad mostraron valores de asimilación de CO<sub>2</sub>, significativamente superiores a aquellos con libre movimiento (Figura 1). Los primeros alcanzaron valores promedio, durante el periodo de medición, de 17,28  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , mientras que los segundos, alcanzaron un valor promedio de 12,23  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Este comportamiento se presentó durante todas las mediciones, con valores muy similares dentro de cada tratamiento, con una leve disminución hacia el final del período (Figura 1).

### **Concentración interna de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>)**

La concentración interna de CO<sub>2</sub>, presentó diferencias significativas durante todo el período de medición, observándose un valor mayor en los folíolos libres, en comparación con las láminas de movimiento limitado (Figura 2). Este comportamiento fue inverso a la tasa de asimilación de CO<sub>2</sub> (Figura 1), durante todo el periodo de mediciones.

### **Conductancia estomática (g<sub>s</sub>) y Tasa transpiratoria (E)**

La conductancia estomática, que indica la magnitud en la apertura de los estomas no mostró valores significativamente distintos entre los folíolos forzados a la horizontalidad y aquellos libres (Figura 3), con promedios de 182  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y 185,5  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente.

La transpiración, se puede considerar como un proceso de difusión, cuya intensidad depende de factores como el déficit de presión de vapor o la magnitud de las resistencias foliares a la difusión (Sánchez-Días y Aguirreolea, 2000). Como se observa en la Figura 4, la tasa de transpiración de los folíolos no presentó diferencias significativas entre aquellos obligados a la horizontalidad y los de libre movimiento, mostrando un comportamiento muy similar a la conductancia estomática, con medias de 5,83  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  y 5,14  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectivamente.

### **Eficiencia del uso del agua instantánea (EUA<sub>i</sub>)**

Las mediciones de asimilación de CO<sub>2</sub> en tejidos foliares, determinadas por medio de un analizador infrarrojo de gases, permiten establecer simultáneamente la transpiración de los mismos. La eficiencia en el uso del agua en forma instantánea es la relación entre la asimilación de CO<sub>2</sub> y la transpiración. Tal como se observa en la Figura 5, existieron diferencias significativas en los valores de eficiencia del uso del agua instantánea, entre las hojas obligadas a la horizontalidad y las de libre movimiento, presentando las primeras, valores promedio de 2,79  $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ , mientras que las últimas mostraron una media de 2,24  $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ , durante el periodo de medición. Como se aprecia en la misma figura, a pesar de observarse una constante en el comportamiento de los valores obtenidos, se hace evidente la disminución de estos, en la última fecha de medición.

### **Clorofila total**

El contenido de clorofila total no presentó diferencias significativas entre los folíolos obligados a la horizontalidad y los de libre movimiento tanto en la primera como en la segunda medición, correspondiente a los primeros cinco días después de efectuada la fijación. El contenido de clorofila promedio fue de 25,4  $\mu\text{g cm}^{-2}$  al día siguiente de la fijación y de 29,4  $\mu\text{g cm}^{-2}$  para el quinto día posterior a la sujeción para ambos tratamientos (Figura 6). Transcurridos diez días después de la fijación foliar, y hasta el final de las mediciones, se presentaron diferencias significativas en el contenido de pigmentos, alcanzándose una mayor concentración en los folíolos de libre movimiento, con un promedio de 39,82  $\mu\text{g cm}^{-2}$  en comparación con aquellos forzados a la horizontalidad, que presentaron un valor promedio de 26,77  $\mu\text{g cm}^{-2}$  (Figura 6).

Se observó una clara tendencia al aumento del contenido de pigmentos en las hojas de libre movimiento a medida que avanzó el tiempo luego de la sujeción y marcación foliar, mostrando una respuesta inversa a las hojas fijas, cuya tendencia, si bien fue al aumento durante los primeros días de medición, luego mostró valores decrecientes de contenido de clorofila total. Debido a lo anterior, la diferencia entre ambos tratamientos se acentuó claramente hacia el final del periodo de mediciones (Figura 6).

## DISCUSIÓN

A lo largo del periodo de mediciones, los datos obtenidos de temperatura y humedad ambiental (Cuadro 1), correspondieron a los valores esperables en función de la zona, época del año y hora de la medición (Pastenes *et al.*, 2004). En este sentido, la temperatura correspondió, aproximadamente, al promedio de temperaturas máximas registradas durante el mes que se realizaron las mediciones (Anexo I), el cuál a su vez corresponde al mes que presenta las temperaturas más altas durante el año (Santibañez y Uribe, 1990). A su vez, la magnitud de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) incidente sobre las hojas obligadas a la horizontalidad (Cuadro 2), coincidió con los valores máximos que se pueden medir en un día soleado, en latitudes medias (Azcón-Bieto *et al.*, 2008). Por lo anterior, tanto la temperatura como la PAR bajo las cuáles fueron definidas las mediciones, correspondieron a condiciones extremas a las cuáles estuvo sometido el cultivo, durante prácticamente el mes de mediciones.

El ambiente luminoso al que se encuentran expuestas las plantas afecta su crecimiento y desarrollo, y determina su morfología foliar y fisiología, hasta el punto de que únicamente sobreviven las plantas cuya fotosíntesis esta adaptada a dichas condiciones de luz (Azcón-Bieto *et al.*, 2008). La PAR medida en los foliolos marcados con libre movimiento, presentó valores en promedio correspondientes aproximadamente a un 30% del valor obtenido como promedio en los foliolos obligados a la horizontalidad (Cuadro 2). Este hecho se debe al movimiento que realizan los foliolos hacia un ángulo vertical en relación a la dirección de la luz, atribuido a los movimientos paraheliotrópicos, con la finalidad de evitarla (Yu y Berg, 1994). Esto podría representar un costo en términos de pérdida del potencial de la tasa fotosintética a nivel de la planta, a pesar de que algo de la PAR “perdida” podría ser interceptada por las hojas inferiores de la canopia, debido a los movimientos paraheliotrópicos en los cuáles las hojas tienden a la verticalidad (Mooney y Ehleringer, 1978).

Es sabido que la temperatura foliar afecta la tasa transpiratoria a través de su influencia en la diferencia de concentración de vapor de agua entre la hoja y el aire externo (Smith y Nobel, 1977); así como también cuando es elevada, es capaz de reducir la fotosíntesis bruta. Esto es debido a que a altas temperaturas, la Rubisco pierde funcionalidad, lo que se traduce en una pérdida de afinidad por el CO<sub>2</sub> y aumento de esta por el O<sub>2</sub> disuelto, incrementando la tasa de fotorrespiración (Berry y Björkman, 1980). En plantas bajo estrés hídrico, la orientación de las hojas reduce la temperatura foliar de tal manera, que impide que la lámina experimente el efecto completo del aumento de la temperatura ambiental (Bielenberg *et al.*, 2003); de esta manera compensa la potencial pérdida de asimilación de carbono asociada a una menor PAR incidente, al disminuir la tasa de transpiración.

En el caso del presente estudio, donde las plantas no estuvieron sometidas a regímenes de escasez hídrica, no se presentaron diferencias significativas entre los valores de temperatura

foliar entre las hojas fijas y las de libre movimiento, donde la mayor energía absorbida por las hojas obligadas a la horizontalidad, sería disipada mediante diferentes mecanismos como pérdida por calor latente o emisión de radiación de onda larga (Taiz y Zeiger, 2000).

La tasa de asimilación promedio de CO<sub>2</sub>, en las hojas obligadas a la horizontalidad, al momento de la medición, fue siempre mayor, en comparación con los folíolos de libre movimiento, presentando un comportamiento inverso en relación a los valores de contenido de clorofila total (Figura 1 y Figura 6). Esto se explicaría en gran medida debido a la modificación por parte del aparato fotosintético de la hoja, como resultado de la adaptación a la alta radiación luminosa incidente (Lichtenthaler *et al.*, 1981). Si bien las plantas exhiben un amplio espectro de respuesta al aumento de la densidad de flujo de fotones, por encima de un cierto nivel, la fotosíntesis sería incapaz de utilizar la energía absorbida por la clorofila, por lo que son necesarios una serie de mecanismos que protegen el aparato fotosintético contra daños ocasionados por la acumulación de energía excesiva. (Demmig-Adams y Adams III, 1992). Estos mecanismos de control sobre la fotosíntesis frente a la luz intensa, muestran la alta versatilidad fisiológica de las plantas y la adaptabilidad al entorno inmediato (Taiz y Zeiger, 2006). La respuesta general de adaptación de los cloroplastos a las condiciones de crecimiento bajo altos niveles de radiación, está caracterizada por una disminución del contenido de clorofila, lo que explicaría los resultados obtenidos, además de una menor frecuencia tilacoidal, con menor presencia de LHC-II y una capacidad mucho mayor para la conversión cuántica fotosintética, de transporte de electrones y asimilación de CO<sub>2</sub>, en comparación con las hojas adaptadas a condiciones de baja irradiancia (Lichtenthaler *et al.*, 1981). La aparente contradicción al afirmar que el exceso de radiación en las hojas obligadas a la horizontalidad inhibe la síntesis de clorofilas, con una mayor eficiencia cuántica y mayor fotosíntesis neta, se podría explicar por un incremento en la actividad de la proteína Rubisco en el cloroplasto, con una mayor capacidad de transporte de electrones, un aumento en la densidad de los estomas, así como también, cambios en la distribución de estos (Wentworth *et al.*, 2006). También se mencionan cambios en la relaciones clorofila a/b y PSII/PSI, como indicadores de un aumento en la eficiencia fotosintética frente a condiciones de exceso de radiación solar (Murchie and Horton, 1997).

Según Schulze *et al* (1987), una de las estrategias a través de la cual las plantas equilibran la pérdida de agua con la ganancia de carbono, es la regulación que ocurre en la hoja, donde la planta controla la abertura del poro estomático con relación a los factores internos de la planta, tales como su estado hídrico y también en respuesta a factores climáticos. Uno de los indicadores más sensibles del estado fisiológico de una planta, es en efecto, su comportamiento estomático (Smith y Hollinger, 1991). En este sentido, los estomas responden rápidamente a los cambios ambientales, y de esta manera permiten que la planta pueda regular la pérdida de agua y la incorporación de carbono durante los periodos de escasez de humedad en el suelo. Los resultados observados de conductancia estomática, en el presente estudio, como indicador de apertura de los estomas, no presentaron diferencias significativas entre los folíolos libres y fijos (Figura 3). Este hecho podría estar asociado en parte, a la ausencia de diferencia en la temperatura foliar entre ambos tratamientos (Cuadro 2). Es decir, T1 y T2 presentaron la misma condición de temperatura foliar y

abastecimiento hídrico, influyendo ambos parámetros en el grado de resistencia a los gases (Silva *et al.*, 1999). A su vez, esto explicaría las diferencias significativas de la  $C_i$  entre las hojas obligadas a la horizontalidad y las de libre movimiento (Figura 2), ya que al recibir las primeras una cantidad de radiación mayor (Cuadro 1), la tasa de asimilación de  $CO_2$ , como consecuencia, fue mayor (Figura 1), disminuyendo significativamente la concentración de  $CO_2$  interno. Como conclusión a lo anterior, se confirma lo planteado por Pastenes *et al* (2004), donde se plantea un cierre estomático al medio día inducido por un aumento en el gradiente de déficit de presión de vapor entre la hoja y el aire, donde a pesar de presentarse una adecuada disponibilidad hídrica en el suelo para la planta, ésta no es capaz de sustituir el agua perdida debido a las altas temperaturas y baja humedad ambiental (Sánchez-Díaz y Aguirreolea, 2000).

Como mecanismo morfológico, se ha sugerido a los movimientos paraheliotrópicos como un factor importante en el aumento de la  $EUA_i$ , determinada como la relación entre la asimilación de  $CO_2$  y la tasa transpiratoria (Bielenberg *et al.*, 2003). De esta manera, y a pesar de una disminución de la intercepción de luz por parte de la hoja (Yu y Berg, 1994), se evitaría el calentamiento excesivo de estas (Ehleringer y Forseth, 1980), resultando en la reducción de la temperatura foliar, y por ende de la tasa transpiratoria, por el cierre parcial de los estomas, en comparación con las hojas horizontales (Bielenberg *et al.*, 2003). Es por esto, que los movimientos foliares, podrían tener importantes implicaciones para el balance energético de la hoja al equilibrar la fotosíntesis, la tasa de transpiración y el comportamiento estomático (Gorton, 1990). Como contradicción a lo anterior, los resultados obtenidos, muestran que se presentaron diferencias significativas entre los valores de  $EUA_i$ , entre las hojas libres y las obligadas a la horizontalidad, presentándose siempre mayores en estas últimas (Figura 6). Cabe destacar que las tasas de asimilación de  $CO_2$  a lo largo del periodo de medición, siempre fueron mayores en las hojas obligadas a la horizontalidad, confirmando lo establecido por Pastenes *et al* (2005), en relación a que los movimientos paraheliotrópicos, bajo condiciones de abastecimiento hídrico óptimo, no permitirían a la hoja, expresar su potencial fotosintético, como resultado del escape a la luz. Además, los resultados muestran la ausencia de diferencias significativas, entre la temperatura foliar, tasa de transpiración y conductancia estomática entre las hojas de libre movimiento y las obligadas a la horizontalidad, situación contraria a lo que ocurre en hojas de plantas sometidas a estrés hídrico, donde los movimientos foliares disminuyen en forma significativa la temperatura foliar y por ende la tasa transpiratoria (Forseth y Ehleringer, 1982).

## CONCLUSIONES

Los movimientos paraheliotrópicos no se manifiestan como un mecanismo de fotoprotección en plantas de *Phaseolus vulgaris* L. bajo riego.

Los movimientos paraheliotrópicos disminuyen significativamente la capacidad fotosintética de hojas en plantas de *Phaseolus vulgaris* L. establecidas bajo riego, al reducir la intercepción de luz por parte de estas.

Los folíolos obligados a la horizontalidad, disminuyen su contenido de pigmentos fotosintéticos a partir del décimo día después de la fijación foliar, lo que podría significar un mecanismo de adaptación frente a la alta intensidad de luz recibida.

La ausencia de movimientos paraheliotrópicos, aumenta la eficiencia del uso del agua instantánea, en folíolos de plantas bajo riego.

**Cuadro 1.** Temperatura ambiental y humedad relativa, medidos a los 12:00 h.

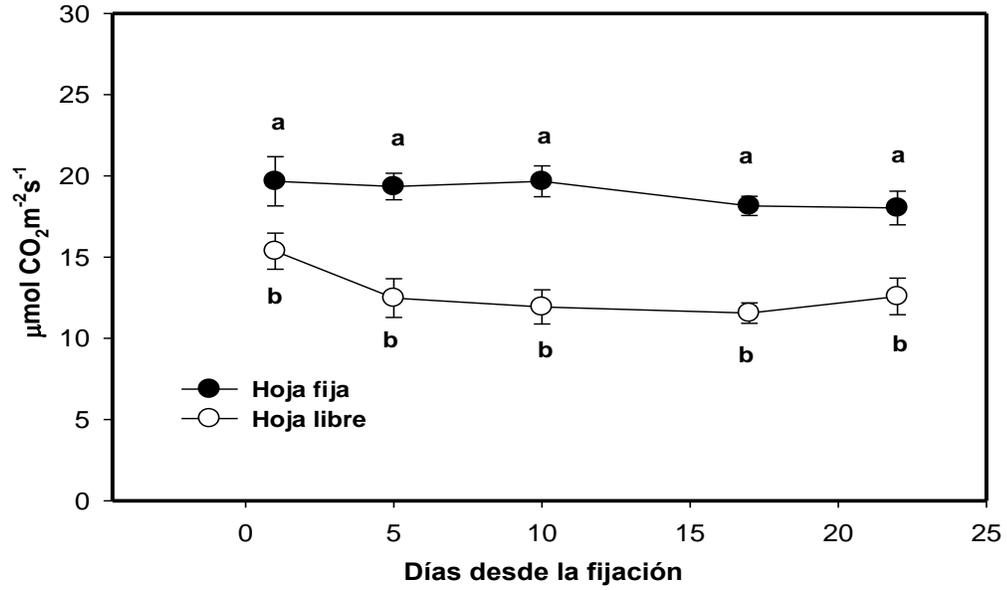
Días después de la fijación	Temperatura ambiental	Humedad relativa
	(°C)	(%)
1 ( 4 Enero)	28,9	27,0
5 ( 8 Enero)	30,2	24,0
10 (13 Enero)	29,0	32,0
17 (20 Enero)	34,4	29,3
22 (25 Enero)	30,9	26,8

**Cuadro 2.** Temperatura foliar y luz incidente sobre las hojas libres y horizontales, medido a las 12:00 h.

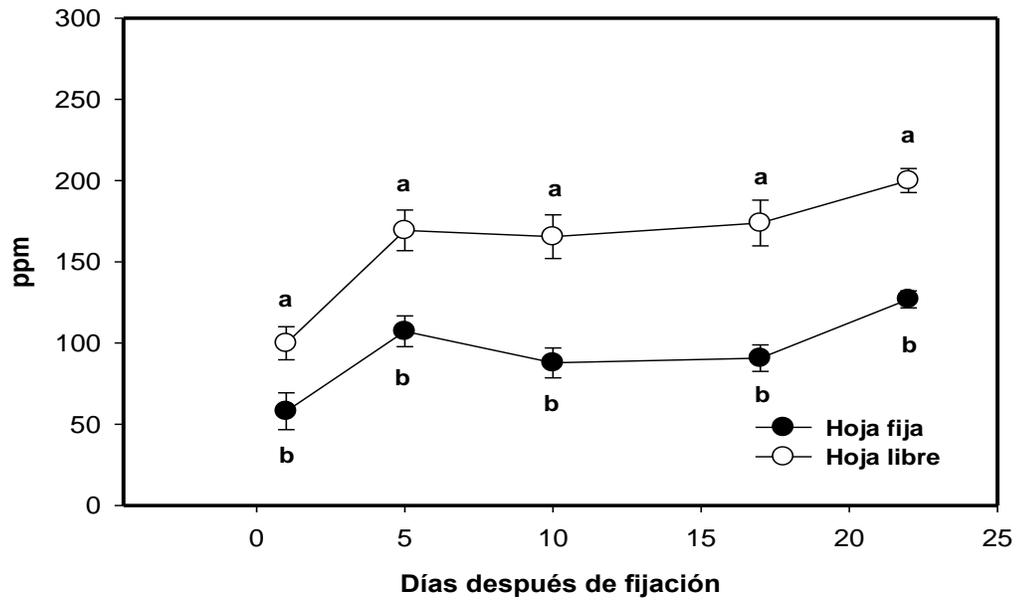
Días después de la fijación	Temperatura foliar		Luz incidente	
	(°C)		(μMol fotones m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	
	<i>Hojas libres</i>	<i>Hojas fijas</i>	<i>Hojas libres</i>	<i>Hojas fijas</i>
1 ( 4 Enero)	27,9 <sup>1</sup>	28,3	530 a <sup>2</sup>	2.330 b
5 ( 8 Enero)	23,4	23,8	651 a	2.330 b
10 (13 Enero)	24,9	25,6	840 a	1.920 b
17 (20 Enero)	28,5	29,4	635 a	2.230 b
22 (25 Enero)	29,1	31,4	1.100 a	2.320 b

<sup>1</sup>No se detectaron diferencias significativas ( $P \leq 0,05$ ).

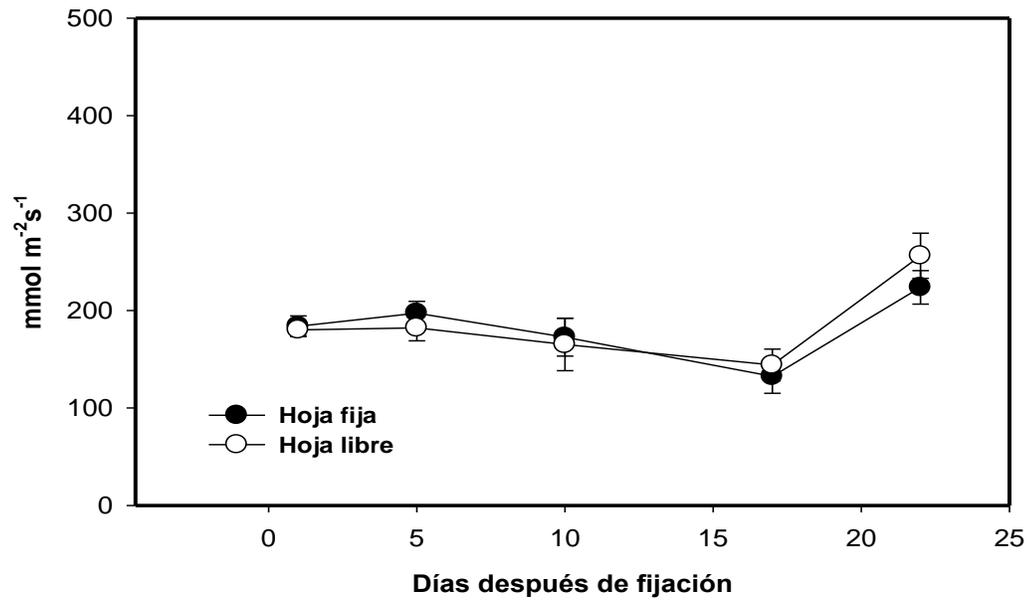
<sup>2</sup>Letras diferentes en sentido horizontal, para cada fecha de medición, indican diferencias significativas entre ambos tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).



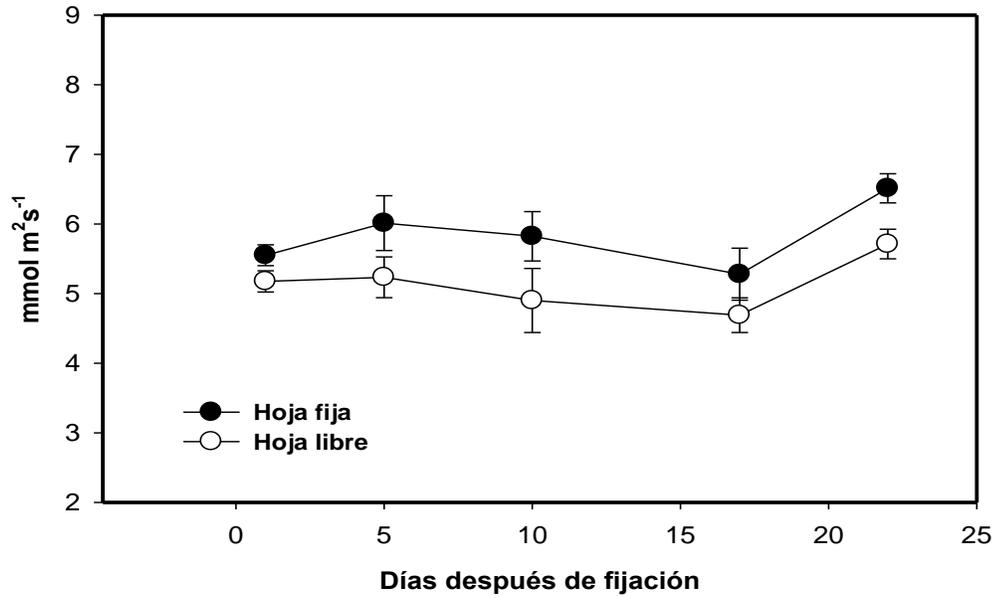
**Figura 1.** Tasa de Asimilación de  $\text{CO}_2$ , medida a las 12,00 h, en hojas de libre movimiento y hojas fijas horizontales. Distintas letras en sentido vertical, dentro de cada fecha de medición, indican diferencias significativas entre ambos tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).



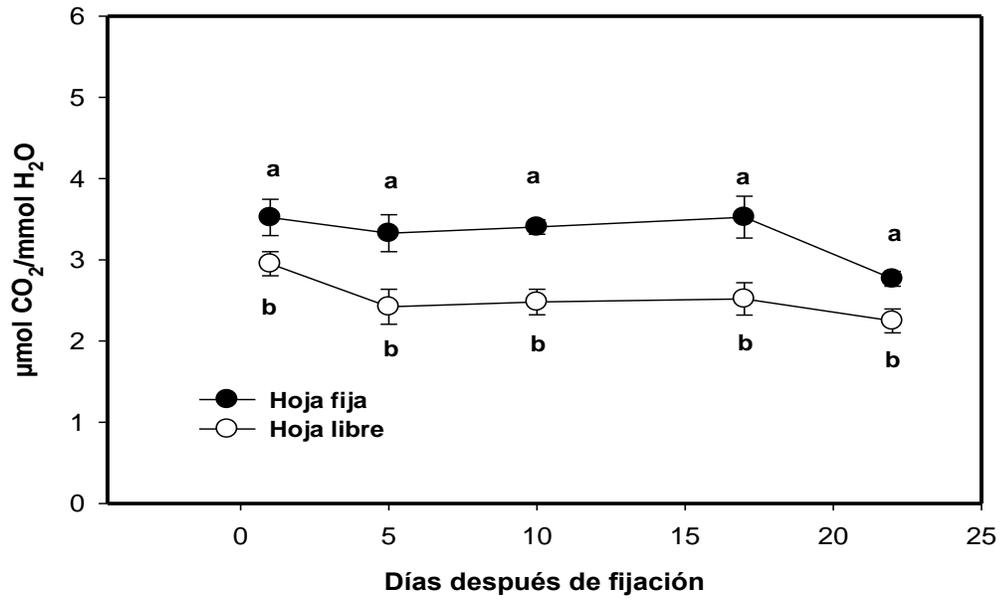
**Figura 2.** Concentración interna de CO<sub>2</sub>, medida a las 12,00 h, en hojas de libre movimiento y hojas fijas horizontales. Distintas letras en sentido vertical, dentro de cada fecha de medición, indican diferencias significativas entre ambos tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).



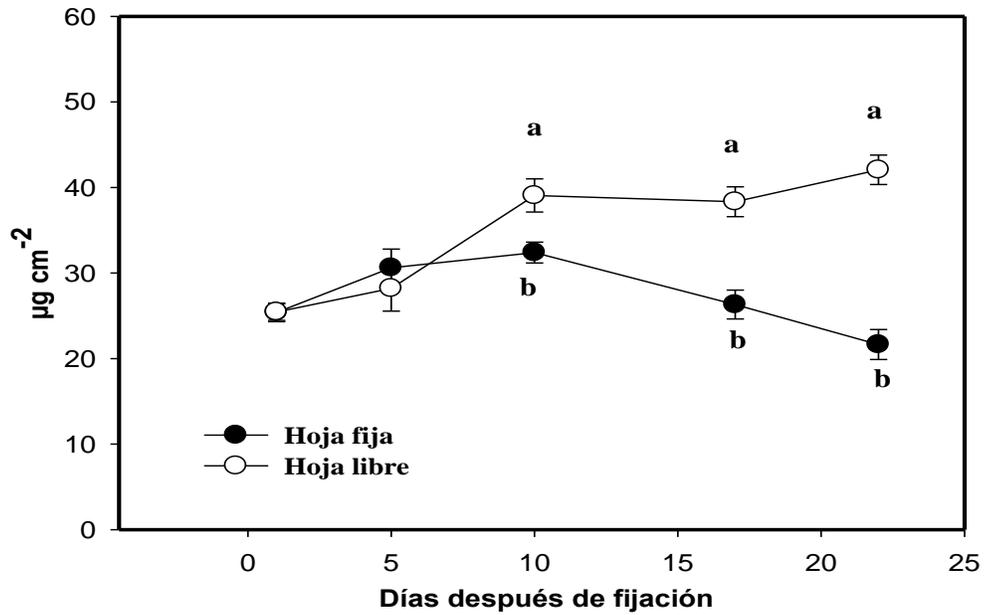
**Figura 3.** Conductancia estomática, medida a las 12,00 h, en hojas de libre movimiento y hojas fijas horizontales. No se detectaron diferencias significativas entre ambos tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).



**Figura 4.** Tasa de transpiración, medida a las 12,00 h, en hojas de libre movimiento y hojas fijas horizontales. No se detectaron diferencias significativas entre ambos tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).



**Figura 5.** Eficiencia del uso del agua instantánea, medida a las 12,00 h, en hojas de libre movimiento y hojas fijas horizontales. Distintas letras en sentido vertical, dentro de cada fecha de medición, indican diferencias significativas entre ambos tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).



**Figura 6.** Contenido de clorofila total, medida a las 12,00 h, en hojas de libre movimiento y hojas fijas horizontales. Distintas letras en sentido vertical, dentro de cada fecha de medición, indican diferencias significativas entre ambos tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

## BIBLIOGRAFÍA

Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50, 601-639.

Azcón-Bieto J., I. Fleck; X. Aranda y N. Gómez-Casanovas, 2008. Fotosíntesis, factores ambientales y cambio climático. pp: 247-262. *In* Azcón-Bieto J. y Talón. M. 2008. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 2a. ed. Madrid . McGraw-Hill Interamericana. 651p.

Bascur, G. y J. Tay. 2005. Colecta, caracterización y utilización de la variabilidad genética en germoplasma chileno de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultura Técnica (Chile)* 65(2):135-146.

Berg, V.S. and S. Heuchelin. 1990. Leaf Orientation of Soybean Seedlings. I. Effect of Water Potential and Photosynthetic Photon Flux Density on Paraheliotropism. *Crop Science* 30:631-638.

Berry J.A. and O. Bjorkman. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu Rev Plant Physiology* 31: 491-543.

Bielenberg, D., J. Miller and V. Berg. 2003. Paraheliotropism in two *Phaseolus* species: combined effects of photon flux density and pulvinus temperature, and consequences for leaf gas exchange. *Environmental and Experimental Botany* 49: 95-105.

Bongi, G. and F. Loreto. 1989. Gas-exchange properties of salt stressed olive (*Olea europea* L.) leaves. *Plant Physiology* 90, 1408–1416.

Comstock, J.P. 2002. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *J. Exp. Bot.* 53: 195–200.

Demmig-Adams, S. and W. Adams III. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 43: 599-626.

Donahue, R. and V.S. Berg. 1990. Leaf orientation of soybean seedlings. II. Receptor sites and light stimuli. *Crop Science* 30: 638-643.

Ehleringer. J.R. and I.N.Forseth. 1980. Solar tracking by plants. *Science* 210:1094-1098.

Faiguenbaum, H. 2003. Labranza, siembra y producción de los principales cultivos de Chile. pp. 251-252. Impresora y Editora Ograma S.A., Santiago, Chile. 760p.

- Ferreira, R., G. Selles., J. Peralta., L. Burgos y J. Valenzuela. 2002. Efectos de la restricción del riego en distintos períodos de desarrollo de la vid cv. cabernet sauvignon sobre producción y calidad del vino. *Agricultura Técnica (Chile)* 62(3):406-417.
- Forseth, I.N. and J.R. Ehleringer. 1982. Ecophysiology of two solar-tracking desert winter annuals. II. Leaf movements, water relations and microclimate. *Oecologia* 54:41-49.
- Fu, Q. and J. Ehleringer. 1989. Heliotropic leaf movements in common beans controlled by air temperature. *Plant Physiol.* 91: 1162-1167.
- Gamon, J.A. and R.W. Pearcy. 1989. Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. *Oecologia* 79:475-481.
- Giardi, M.T., A. Cona., B. Geiken., T. Kucera., J. Masajidek and A.K. Matoo. 1996. Long-term drought stress induces structural and functional reorganization of photosystem II. *Planta* 99, 118-125.
- Gorton, H.L. 1990. Stomate and pulvini: a comparison of two rhythmic, turgor-mediated movement systems. *In*: Satter RL, Gorton HL, Vogelmann TC. The pulvinus: motor organ for leaf movement. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, pp 228-237.
- Graham, P.H., and P. Ranalli. 1997. Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Field Crop Res.* 53:131-146
- Greer, D.H. 1998. Photoinhibition of photosynthesis in dwarf bean (*Phaseolus vulgaris* L.) leaves: effect of sink-limitations induced by changes in daily photon receipt. *Planta*, 205:189-196.
- Haupt, W. 1990. Chloroplast movement. *Plant Cell and Environment* 13, 595-614.
- Hernandez, G., M. Sánchez., V. Toscano., N. Mendez y M. Mullings. 1999. efecto de inóculo de *rhizobium* en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agronomía mesoamericana* 10(1): 59-62.
- Lawlor, D.W. and G. Cornic. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment* 25, 275-294.
- Lichtenthaler, H.K. and A. Wellbur. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll *a* and *b* of leaf extract in different solvents. *Biochemical Society Transactions* 603: 591-592.

Lichtenthaler, H. K., C. Buschmann., M. Döll., H. Fietz., T. Bach., U. Kozel, D. Meier and U. Rahmsdorf. 1981. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynth. Res.*, 2, 115–141.

Mooney, H. and J.R. Ehleringer. 1978. The carbon gain benefits of solar tracking in a desert annual. *Plant Cell and Environment* 1, 307-311.

Murchie, E.H. and P.Horton. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell and Environment* 20, 438-448.

Navari-Izzo, F. and N. Rascio. 1999. Plant response to water-deficit conditions. *In*: Pessaraki M, ed. *Handbook of plant and crop stress*. New York: Marcel Dekker Inc, 231–270.

ODEPA, 2011. Estadísticas agropecuarias. Disponible en <http://www.odepa.gob.cl>. Leído el 7 de Junio del 2011.

Pastenes, C., P. Pimentel and J. Lillo. 2005. Leaf movements and photoinhibition in relation to water stress in field-grown beans. *Journal of Experimental Botany* 56: 425-433.

Pastenes, C., V. Porter., C. Baginsky., P. Horton and J. González. 2004. Paraheliotropism can protect water-stressed bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants against photoinhibition. *Journal of Plant Physiology*. 161: 1315-1323.

Pereira, N. y M. Gross. 2004. Fomento a la inversión privada en obras menores de riego y drenaje. El caso de Chile. *Revista de Gestión del Agua de América Latina* 1(1): 75-90.

Raeini-Sarjaz, M. and V. Chalavi. 2008. Pulvinus activity, leaf movement and leaf water-use efficiency of bush bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in a hot environment. *Int J Biometeorol* 52:815–822.

Santibañez, H. y J. Uribe. 1993. Atlas Agroclimático de Chile. Regiones V y Metropolitana. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Departamento de Ingeniería y Suelos, Laboratorio de Agroclimatología, Santiago, Chile. 99 p.

Sanchez-Díaz, M. y J. Aguirreolea, 2000; Transpiración y control estomático. Pp: 41-55. *In* Azcón-Bieto J. y M. Talón. 2008. *Fundamentos de fisiología vegetal*. 2a. ed. Madrid . McGraw-Hill Interamericana. 651p.

Schwartz, A. and D. Koller. 1986. Diurnal Phototropism in Solar Tracking Leaves of *Lavatera cretica*. *Plant Physiol*. 80:778-781.

Schulze, E.D., N.C., Turner ., T. Gollan and A. Shackel. 1987. Stomatal response to air humidity and to soil drought. *In: Zeiger, E., G.D. Farquhar, and I.R. Cowan .Edrs. Stomatal function. Stanford University Press, Stanford, California. pp. 311-321*

Silva, H., J.P. Martínez., C. Baginsky y M. Pinto.1999. Efecto del déficit hídrico en la anatomía foliar de seis cultivares de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.). *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 219-235.

Smith, W.K. and P.S. Nobel. 1977. Influence of seasonal changes in leaf morphology and water use efficiency for three desert broadleaf shrubs. *Ecology* 58: 1033-1043.

Taiz L. y E. Zeiger. 2006. *Fisiología vegetal. Castelló de la Plana : Publicacions de la Universitat Jaume I. 1907p.*

Smith, W.K. and D.Y. Hollinger. 1991. Measuring stomatal behaviour. *In: Lassoie, J.P. and Hickley, T.M. Edrs. Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. Boca Raton. CRC Press Inc.*

Travis, R.L. and R. Reed. 1983. The solar tracking pattern in a closed alfalfa canopy. *Crop Science. 23:664-668.*

Voysesst, O. 2000. Mejoramiento genético del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.): legado de variedades de América Latina 1930-1999. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia. 195p.

Wentworth, M., E. Murchie.,J. Gray., D. Villegas.,C. Pastenes., M. Pinto and P. Horton. 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress II. Acclimation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany. , Vol. 57, No. 3, pp. 699–709.*

Yu, F. and V. Berg. 1994. Control of paraheliotropism in two *Phaseolus* species. *Plant Physiology. 106: 1567-1573.*

ANEXO I

<b>Fecha</b>	<b>T° máxima °C</b>
01-01-2010	29,8
02-01-2010	34,2
03-01-2010	26,5
04-01-2010	27,7
05-01-2010	29,5
06-01-2010	30,0
07-01-2010	30,0
08-01-2010	30,7
09-01-2010	31,3
10-01-2010	29,9
11-01-2010	25,0
12-01-2010	27,6
13-01-2010	31,1
14-01-2010	31,5
15-01-2010	28,2
16-01-2010	30,1
17-01-2010	29,3
18-01-2010	26,2
19-01-2010	30,5
20-01-2010	33,9
21-01-2010	33,7
22-01-2010	31,5
23-01-2010	28,5
24-01-2010	29,9
25-01-2010	29,8
26-01-2010	30,3
27-01-2010	34,1
28-01-2010	31,8
29-01-2010	31,4
30-01-2010	31,6
31-01-2010	32,3
Promedio	30,1

Fuente: INIA La Platina

