



# **UNIVERSIDAD DE CHILE**

**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**

**ESCUELA DE POSTGRADO**

## **RESPUESTA DEL MOVIMIENTO PARAHELIO TROPICO EN POROTO A ESTIMULOS QUIMICOS Y AMBIENTALES**

Tesis para optar al Título Profesional de Ingeniero Agrónomo y al Grado de  
Magister en Ciencias Agropecuarias, Mención Producción de Cultivos

**GALIA CAROLINA BARRAZA RAMIREZ**

Directores de Tesis

CECILIA BAGINSKY GUERRERO  
CLAUDIO PASTENES VILLARREAL

Profesores Consejeros

MARCO GARRIDO SALINAS  
PAOLA SILVA CANDIA

SANTIAGO - CHILE

2021

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

**RESPUESTA DEL MOVIMIENTO PARAHELIO TROPICO EN POROTO A  
ESTIMULOS QUIMICOS Y AMBIENTALES.**

Tesis presentada como parte de los requisitos para optar al Título Profesional de  
Ingeniero Agrónomo y al Grado de Magíster en Ciencias Agropecuarias, Mención  
Producción de Cultivos.

**GALIA CAROLINA BARRAZA RAMÍREZ**

	Calificaciones (Memoria de Título)	Calificaciones (Tesis de Grado)
<b>DIRECTORES DE TESIS</b>		
Cecilia Baginsky Guerrero Ingeniero Agrónomo, Dr.	7.0	7.0
Claudio Pastenes del Villarreal Ingeniero Agrónomo, MS, Ph.D	7.0	7.0
<b>PROFESORES CONSEJEROS</b>		
Marco Garrido Salinas Ingeniero Agrónomo, Mg., Dr.	6.7	6.7
Paola Silva Candia Ingeniero Agrónomo, MS, Dr.	6.5	6.5

Santiago, Chile  
2021

## **TITULO**

**RESPUESTA DEL MOVIMIENTO PARAHELIOTROPICO A ESTIMULOS  
QUIMICOS Y AMBIENTALES.**

## **AGRADECIMIENTOS Y DEDICATORIAS**

*A los que creyeron en mí y me ayudaron... muchas gracias.*

# INDICE

## Índice de contenido

Introducción.....	1
Paraheliotropismo.....	1
ABA y su participación en el estrés.....	2
Hipótesis.....	4
Objetivos.....	4
Objetivo general.....	4
Objetivos específicos.....	4
Materiales y métodos.....	5
Ubicación del estudio.....	5
Cultivares.....	5
Tratamientos y diseño experimental.....	5
Manejo de ensayos.....	7
Ensayo I.....	7
Ensayo II.....	7
Ensayo III.....	7
Evaluaciones.....	8
Luz incidente.....	8
Temperatura foliar.....	8
Conductancia estomática, asimilación de CO <sub>2</sub> y transpiración.....	8
Análisis estadístico.....	9
Resultados.....	10
Ensayo I. Efecto de la temperatura ambiente, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos.....	10
Ensayo II. Efecto del sombreadamiento, en la lámina foliar y/o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos.....	13
Ensayo III. Efecto de la aplicación de ABA, en la lámina foliar o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos.....	15
Discusión.....	19
Efecto de la temperatura ambiente, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos.....	19
Efecto del sombreadamiento, en la lámina foliar y/o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos.....	20
Efecto de la aplicación de ABA, en la lámina foliar o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos.....	21
Conclusiones.....	24
Bibliografía.....	25
Apéndices.....	32
Análisis sencillo de fertilidad de suelo.....	32
Ensayo previo para determinar la concentración de ABA a utilizar en el ensayo III.....	32
Valores promedios de resultados obtenidos en el ensayo I.....	33
Valores promedios de resultados obtenidos en el ensayo II.....	34

Valores promedios de resultados obtenidos en el ensayo III.....	35
---	----

### Índice de cuadros

1. Tratamientos por ensayo, realizados en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT).....	6
2. Temperatura ambiente y humedad relativa del aire, durante los días de medición del ensayo I.....	10
3. Temperatura ambiente y humedad relativa del aire, durante los días de medición del ensayo II.....	13
4. Temperatura ambiente y humedad relativa del aire, durante los días de medición del ensayo III, en los momentos de las determinaciones.....	15

### Índice de figuras

1. Metodologías del ensayo II.....	7
2. Ejemplo de la posición del radiómetro paralelo al folíolo central.....	9
3. Efecto de dos niveles de temperatura ambiente, sobre la luz incidente en los cultivares OI y AT.....	11
4. Efecto de dos niveles de temperatura ambiente, sobre el ángulo foliar en los cultivares OI y AT.....	11
5. Efecto de dos niveles de temperatura ambiente, sobre la temperatura foliar, conductancia estomática, tasa de transpiración y fotosíntesis neta en los cultivares OI y AT.....	12
6. Efecto de diferentes tipos de sombreado sobre la luz incidente en los cultivares OI y AT.....	14
7. Efecto de diferentes tipos de sombreado sobre el ángulo foliar en los cultivares OI y AT.....	14
8. Efecto de la aplicación de ABA sobre la luz incidente, en los cultivares OI y AT.....	16
9. Efecto de la aplicación de ABA sobre el ángulo foliar, en los cultivares OI y AT.....	16
10. Efecto de la aplicación de ABA en los cultivares OI y AT, sobre la temperatura foliar, conductancia estomática, tasa de transpiración y fotosíntesis neta.....	18

## RESUMEN

El poroto presenta movimientos paraheliotrópicos que son movimientos foliares de las plantas para evadir la luz incidente directa y evitar así un fotodaño. Se ha observado, sin embargo, que la temperatura ambiente, foliar y del pulvínulo también pueden influir en dichos movimientos. Debido a la poca claridad que existe frente al verdadero estímulo que provocan los movimientos paraheliotrópicos, en el presente estudio se evaluó el efecto de la temperatura ambiente sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos. También, el efecto del sombreamiento, en la lámina foliar y/o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos, ambos efectos en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT). A medida que la temperatura del aire es reducida el ángulo foliar aumenta en ambos cultivares. Al sombrear el pulvínulo o la lámina foliar se observó que el ángulo foliar se mantuvo abierto por lo que se puede inferir que se necesita del estímulo de luz para inducir movimientos paraheliotrópicos.

Ya que los movimientos paraheliotrópicos son inducidos por condiciones ambientales limitantes, se comprobó que el efecto de la aplicación de ácido abscísico (ABA), en la lámina foliar y el pulvínulo, sobre el paraheliotropismo en los cultivares Orfeo INIA y Arroz Tuscola. La aplicación de ABA en la lámina foliar y en el pulvínulo, indujo los movimientos paraheliotrópicos, sugiriendo que esta fitohormona es directa y/o indirectamente responsable del paraheliotropismo.

Palabras clave: Ácido abscísico, paraheliotropismo, *Phaseolus vulgaris*, sombreamiento, temperatura ambiente.

## ABSTRACT

Beans presents paraheliotropic movements which are foliar movements made by plants to evade direct incident light, in order to avoid photodamage. It has been observed, however, that the environmental, leaf and pulvinar temperature can also influence these movements. Due to the lack of clarity that exists in the real stimulus that cause the paraheliotropic movements, in the present study it was evaluated the effect of air temperature on the extent of the paraheliotropic movements. Also, the effect of shading in the leaf lamina and/or the pulvinus, on the extent of the paraheliotropic movements, both effects in Orfeo INIA (OI) and Arroz Tuscola (AT) cultivars. As air temperature is reduced, the leaf angle increases in both cultivars. When shading the pulvinus or the leaf lamina it was observed that the leaf angle remained open so it can be inferred that the light stimulus is necessary to induce paraheliotropic movements.

Since the paraheliotropic movements are induced by constraining environmental conditions, it was found that the effect of the Absciscic acid (ABA) application, in the leaf lamina and in the pulvinus, on the paraheliotropism in the Orfeo INIA and Arroz Tuscola cultivars. ABA application in the leaf lamina and pulvinus, induced the paraheliotropic movements, suggesting that this phytohormone directly and/or indirectly responsible for paraheliotropism.

Keywords: Absciscic acid, paraheliotropism, *Phaseolus vulgaris*, shading, environmental temperature.



## INTRODUCCIÓN

Las legumbres representan la principal fuente proteica vegetal en muchos países, pero además de contribuir enormemente a la nutrición, también benefician la salud, favorecen la biodiversidad y ayudan a combatir el cambio climático (FAO, 2016). En Chile la principal legumbre de consumo humano es el poroto (*Phaseolus vulgaris* L.), alcanzando en la temporada 2019/20 una superficie sembrada de 7.189 hectáreas (ODEPA, 2020).

FAO registró, ya en el año 1999, que el 90% del cultivo de porotos se producía en condiciones de estrés (FAO, 1999) y Beebe *et al.* (2009) señalan que el 73% de la producción de poroto es afectado principalmente por sequías. En relación a esto, FAO (2019) señaló que, debido al cambio climático, las temperaturas aumentarán en todo el mundo, además de producirse sequías más graves y frecuentes que afectarían la producción agrícola. También es importante considerar que el estrés hídrico se acompaña de otros factores que perjudican el rendimiento de los cultivos, tales como alta radiación y altas temperaturas (Pastenes *et al.*, 2004; Beebe *et al.*, 2009) e incluso Polanía *et al.* (2019) indican que el estrés por calor y la sequía (potenciados por el cambio climático) son factores que, para el caso del cultivo de poroto, son muy limitantes y afectan de manera importante su rendimiento.

Las plantas expuestas a diversos estreses ambientales, como la alta radiación solar, ven afectada su actividad fotosintética por la fotoinhibición (Takahashi y Badger, 2011). Murata *et al.* (2007) señalan que la fotoinhibición se define como la inhibición de la fotosíntesis, la cual ocurre cuando los pigmentos fotosintéticos, como la clorofila y carotenoides, absorben una gran intensidad de luz causando una excesiva reducción de  $Q_A$  (principal aceptor de electrones del fotosistema II (PSII)) y la producción de especies reactivas de oxígeno (EROs). La fotoinhibición en el PSII se intensifica a medida que aumenta la producción de EROs, lo cual ocurre cuando las plantas reducen su habilidad para utilizar la energía lumínica disminuyendo la asimilación fotosintética de  $CO_2$  (Nishiyama *et al.*, 2006; Murata *et al.*, 2007), donde el ácido abscísico (ABA) ha sido señalado como el causante de la estimulación y acumulación de las EROs (Palma *et al.*, 2009). Takahashi y Badger (2011), señalan que las plantas pueden evadir la fotoinhibición con mecanismos y adaptaciones de fotoprotección, entre los cuales se encuentran los movimientos paraheliotrópicos los que alivian el estrés causado por alta radiación y alta temperatura sobre el PSII (Pastenes *et al.*, 2005; Arena *et al.*, 2008). Sin embargo, la disminución en la actividad del PSII, también ha sido señalada como un posible regulador de los movimientos paraheliotrópicos bajo un ambiente estresante (Huang *et al.*, 2012; Huang *et al.*, 2014).

**Paraheliotropismo.** Los movimientos paraheliotrópicos son aquellos en donde las plantas orientan sus hojas evitando la absorción de radiación, colocando sus folíolos más paralelos al estímulo de luz (Yu y Berg, 1994; Habermann *et al.*, 2011). Pérez *et al.* (2019), mencionan que este tipo de movimiento no es exhibido por todas las especies, pero las leguminosas, incluyendo el poroto si los presentan. Según Koller (1990), el movimiento foliar es por medio de la flexión del pulvínulo (órgano ubicado en la base de cada lámina de todos los folíolos de ciertas especies), llevada a cabo por aumentos o disminuciones en la presión de turgor de las células motoras, variando su volumen (Wang *et al.*, 2001). Diversos estudios han

registrado que cercano al mediodía comienzan estos movimientos (Marler, 2019; Pérez *et al.*, 2019).

El paraheliotropismo permite reducir la carga de radiación solar y la temperatura foliar, además de reducir la pérdida de agua por transpiración (Pastenes *et al.*, 2005; Arena *et al.*, 2008; Marler, 2019); aunque, se debe considerar que la disminución en la temperatura foliar también puede estar relacionada a la transpiración (Ogg y Brick, 1997; Isoda y Wang, 2001). En hojas de poroto se ha observado que el mayor estímulo que induce el paraheliotropismo es la luz, sin embargo, también es modulado por el estado hídrico de las plantas y la temperatura (Bielenberg *et al.*, 2003; Raeini-Sarjaz y Chalavi, 2008). También se ha observado que, independientemente del estado hídrico de la planta de poroto, se manifiesta paraheliotropismo, alterando la posición del folíolo en diversos ángulos dependiendo del cultivar y las condiciones de crecimiento de las plantas (Pastenes *et al.*, 2004; Pastenes *et al.*, 2005), por lo que nada descarta que pueda ocurrir paraheliotropismo independiente de la temperatura y/o estrés a la que sea expuesta la planta, así como ocurre con diferentes estados hídricos a los que pueden estar sometidas. Aún así se ha observado que existe una alta correlación entre la temperatura ambiente y el paraheliotropismo (Bielenberg *et al.*, 2003; Raeini-Sarjaz y Chalavi, 2008). En este sentido y debido a que los movimientos paraheliotrópicos presentan una respuesta multifactorial, la identificación del estímulo o señal que gatilla estos movimientos aún no se ha logrado. Tampoco se han realizado estudios que hagan variar la temperatura ambiente de plantas establecidas directamente en el campo. Inclusive el principal estudio que demostró que el pulvínulo era el órgano captador de luz y temperatura en poroto fue realizado en oscuridad (Fu y Ehleringer, 1989) y ya que el paraheliotropismo ocurre solo en presencia de la luz, no hay seguridad de que dichos estímulos sean captados por el mismo órgano.

**ABA y su participación en el estrés.** En condiciones de estrés, los vegetales sufren fluctuaciones en los niveles de producción de ABA (Setha *et al.*, 2004), especialmente en situaciones de déficit hídrico (Yasuda *et al.*, 2008) y altas temperaturas (Kurepin *et al.*, 2008). Según Palma *et al.* (2009), entre las diversas funciones que cumple el ABA se encuentra la intervención en las respuestas de adaptación y tolerancia al estrés. También ha sido observado que las especies reactivas de oxígeno (EROs), principalmente el  $H_2O_2$  actúan como moléculas señal en el mecanismo de cierre estomático inducido por el ABA (Wang y Song, 2008). Junto con otros compuestos, el ABA ha sido propuesto como mediador en un sistema de señalización en las plantas contra el estrés, donde estos podrían trabajar solos o interactuando entre ellos (Mittler y Blumwald, 2015), lo cual fue observado por Suzuki *et al.* (2013) quienes reportaron que el ABA junto con las EROs cumplían un rol fundamental como señales para la aclimatación fisiológica de las plantas sometidas a estrés abiótico, particularmente frente al estrés por calor y alta radiación. Finkelstein y Rock (2002), también sugieren que el ABA actúa como señal, pero que además induce la acumulación de protectores tales como pequeñas proteínas hidrofílicas, azúcares, prolina, glicina, betaína o mecanismos de detoxificación que confieren la tolerancia al estrés; además existe interacción entre las señales de ABA y la respuesta a la mayoría de clases de hormonas, luz, estreses abióticos y estado de nutrición de las plantas en donde la respuesta puede ser positiva o negativa. Todo esto hace que sea considerada una hormona que juega un rol importante en la respuesta de defensa de las plantas (Lee y Luan, 2012). Por lo tanto, ya que el paraheliotropismo ha sido asociado a condiciones de estrés, es posible que el ABA tenga

participación ya sea como mensajero o intermediario en la respuesta de los movimientos paraheliotrópicos.

Se ha observado que plantas bien regadas de poroto son incapaces de expresar su capacidad potencial de asimilación de CO<sub>2</sub> por la evasión a la luz (Pastenes *et al.*, 2005); por otro lado, en plantas expuestas a condiciones de estrés hídrico el paraheliotropismo juega un rol importante en la fotoprotección. Por lo que, teniendo en cuenta que el cambio climático afectará cada vez más el rendimiento de los cultivos, es importante considerar al paraheliotropismo como una adaptación importante frente al estrés ambiental. Incluso se ha sugerido que el ángulo foliar formado por el movimiento paraheliotrópico podría ser un criterio de selección indirecto en poroto (Ogg y Brick, 1997). De esta manera, al descubrir el estímulo exacto y donde son captados estos movimientos se podría, a través del mejoramiento genético o por manejo agronómico, utilizar o crear cultivares adecuados a las condiciones ambientales.

## HIPÓTESIS

Hipótesis 1: La magnitud de los movimientos paraheliotrópicos es independiente de la temperatura foliar.

Hipótesis 2: La magnitud de los movimientos paraheliotrópicos dependen de la luz incidente en la lámina.

Hipótesis 3: La magnitud de los movimientos paraheliotrópicos es mediada por ABA, en la lámina.

## OBJETIVOS

### Objetivo General

Determinar la magnitud de la respuesta paraheliotrópica frente a estímulos ambientales, como temperatura foliar y sombreadamiento; y el estímulo químico de ABA, en dos cultivares de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.).

**Objetivos específicos.** Determinar para ambos cultivares de poroto:

- El efecto de la temperatura ambiente y baja temperatura, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos.
- El efecto del sombreadamiento, en la lámina foliar o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos.
- El efecto de la aplicación de ABA, en la lámina foliar o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos.

## **MATERIALES Y METODOS**

### **Ubicación del estudio**

Esta investigación se llevó a cabo en el período entre octubre de 2011 y febrero de 2013, en la Estación Experimental Antumapu (33° 40' de latitud sur, 70° 38' de longitud oeste y 605 m.s.n.m.) y en el laboratorio de Fisiología del Estrés en Plantas de la Facultad de Ciencias Agronómicas, ambas pertenecientes a la Universidad de Chile, en la Región Metropolitana.

El clima es de tipo templado mesotermal estenotérmico, mediterráneo, semiárido. Las temperaturas medias varían entre una máxima en enero de 29°C y una mínima en julio de 4°C. La precipitación media anual es de 286 mm (Villanueva *et al.*, 2020).

Los experimentos fueron llevados a cabo bajo condiciones de campo, estableciéndose las plantas en un suelo de origen aluvial, perteneciente cartográficamente a la serie de suelos Santiago (Comisión Nacional de Riego, 1981), que se caracteriza por ser de textura franco arenosa y tener un buen drenaje.

### **Cultivares**

Se trabajó con los cv. Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT), de la colección de germoplasma del laboratorio de Leguminosas de Grano de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile.

En estudios previos estos cultivares presentaron respuestas diferenciales y muy contrastantes en cuanto a sus movimientos paraheliotrópicos, en donde el cultivar AT presentó una posición más vertical de sus folíolos durante el día, comparado al cultivar OI (Pastenes *et al.*, 2004). Por tal razón fueron seleccionados para este estudio.

### **Tratamientos y Diseño Experimental**

Se realizaron tres ensayos independientes, cada uno de los cuales correspondió a un objetivo en particular (Cuadro 1). En cada uno de ellos se utilizaron los cultivares anteriormente mencionados.

Todos los ensayos contaron con el mismo diseño experimental, en Bloques Completos al Azar, con el fin de reducir el error experimental provocado por posibles variaciones de textura de suelo en el sitio experimental. El ensayo I, tuvo cuatro tratamientos y los ensayos II y III tuvieron ocho tratamientos, con cinco repeticiones cada uno. La unidad experimental tuvo una dimensión de 3 m de largo por 3,5 m de ancho, con cinco hileras cada una, separadas

entre sí por 0,6 m. Cada hilera contó con 18 plantas m<sup>-1</sup> lineal en el caso del cultivar OI y de 20 plantas m<sup>-1</sup> lineal para el cultivar AT. La superficie del ensayo I fue de 300 m<sup>2</sup> y, tanto el ensayo II y III fueron de 620 m<sup>2</sup>.

Cuadro 1: Tratamientos por ensayo, realizados en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT).

Ensayo I	
Tratamiento	Descripción
T1	cv. OI + temperatura ambiente (control 1)
T2	cv. OI + baja temperatura
T3	cv. AT + temperatura ambiente (control 2)
T4	cv. AT + baja temperatura
Ensayo II	
Tratamiento	Descripción
T1	cv. OI sin sombreamiento (control 1)
T2	cv. AT sin sombreamiento (control 2)
T3	Sombreamiento de lámina foliar <sup>1</sup> en cv. OI
T4	Sombreamiento de lámina foliar <sup>1</sup> en cv. AT
T5	Sombreamiento de pulvínulo en cv. OI
T6	Sombreamiento de pulvínulo en cv. AT
T7	Sombreamiento de pulvínulo y lámina foliar <sup>1</sup> en cv. OI
T8	Sombreamiento de pulvínulo y lámina foliar <sup>1</sup> en cv. AT
Ensayo III	
Tratamiento	Descripción
T1	Aplicación de agua y surfactante <sup>2</sup> en lámina foliar de cv. OI (control 1)
T2	Aplicación de agua y surfactante <sup>2</sup> en lámina foliar de cv. AT (control 2)
T3	Aplicación de agua y surfactante <sup>2</sup> sobre pulvínulo de cv. OI (control 3)
T4	Aplicación de agua y surfactante <sup>2</sup> sobre pulvínulo de cv. AT (control 4)
T5	Aplicación de ABA en lámina foliar <sup>1</sup> de cv. OI
T6	Aplicación de ABA en lámina foliar <sup>1</sup> de cv. AT
T7	Aplicación de ABA sobre pulvínulo de cv. OI
T8	Aplicación de ABA sobre pulvínulo de cv. AT

<sup>1</sup>Tanto el sombreamiento como la aplicación de ABA en la lámina foliar, se llevaron a cabo sobre el folíolo central de la segunda hoja trifoliada más expuesta a la luz.

<sup>2</sup>Aplicación de Polysorbato (derivado del polyoxyethylene) en una concentración del 0,5%. El cual es un surfactante que elimina la tensión superficial del agua, evitando que esta caiga al suelo en forma de gota.

## Manejo de los ensayos

La siembra se realizó a mediados de octubre, en un suelo previamente preparado en base a aradura y rastraje. La siembra se realizó en forma manual a densidades de 300.000 y 333.333 plantas por hectárea, para los cultivares OI y AT, respectivamente. Se realizó una fertilización parcializada, donde a la siembra se incorporó al suelo una dosis de 65,2 kg N/ha en forma de Úrea, 130,4 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>/ha en forma de Superfosfato Triple y 160 kg K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>/ha en forma de Sulfato de Potasio, considerando un rendimiento esperado de 20 qq/ha. Cabe señalar que la fijación de nitrógeno por la simbiosis *Rhizobium*-poroto fluctúa entre 25 y 100 kg/ha año (Peña-Cabriales y Zapata, 1999), por lo que se consideró un 30% de N aportado por dicha fijación y además, según el análisis de fertilidad de suelo realizado (detalle en Apéndice I), se realizó la segunda fertilización al voleo, con una dosis de 86,9 kg N/ha en forma de Úrea, al inicio de las primeras floraciones.

**Ensayo I.** Con el objeto de disminuir la temperatura ambiente en los tratamientos T2 y T4 (Cuadro 1), se utilizó una cubierta de vidrio de 80 x 85 cm, conectada a un baño de circulación de agua termo-refrigerada, lo cual permitió filtrar el componente infrarrojo de la radiación incidente, aminorando la temperatura sobre las plantas del ensayo. Esta cubierta se colocó en el estado de quinta hoja completamente expandida y se mantuvo por media hora antes de realizar las mediciones.

**Ensayo II.** El sombreado sobre los pulvínulos fue llevado a cabo utilizando papel aluminio, posándolo estrictamente sobre la superficie del pulvínulo. En el caso de los folíolos se utilizaron pantallas de papel y para sombrear tanto pulvínulo como lámina foliar se utilizaron sombrillas de cartón (Figura 1). Esto se llevó a cabo media hora antes de realizar las mediciones.



Figura 1. Ejemplos de metodologías del ensayo II: A. Sombreamiento solo pulvínulo, B. Sombreamiento solo lámina foliar y C. Sombreamiento en pulvínulo y lámina foliar.

**Ensayo III.** La aplicación de ABA, se llevó a cabo por medio de un pincel, sobre el pulvínulo o en la cara adaxial de la lámina foliar, según fuera el tratamiento, y el mismo procedimiento se realizó en la aplicación del agua con surfactante según fuera el tratamiento control. Las aplicaciones se realizaron cerca del mediodía, con cuidado de humectar, estrictamente, la zona del pulvínulo o la lámina, según el tratamiento.

Aun cuando no es común el uso de ABA en el cultivo del poroto, se han realizado estudios con aplicación de ABA exógeno en hojas del poroto, en concentraciones de 1  $\mu\text{M}$  a 10  $\mu\text{M}$  (Khadri *et al.*, 2007). En el ensayo III, se determinó una concentración de 1 mL de ABA, el cual fue aplicado sobre los tratamientos. Dicha concentración fue determinada con un ensayo previo, con el fin de encontrar una concentración suficiente de esta fitohormona para inducir un cierre estomático total sobre las plantas de poroto (detalles en Apéndice 2). Además, en el mismo ensayo, se registró el tiempo en el cual se induce el cierre estomático, para definir el momento de medición luego de aplicar el ABA, donde se determinó que fuera veinte minutos después de la aplicación.

Se instaló un sistema de cintas de riego por goteo, con emisores ubicados cada 20 cm y con un caudal de 1L/hr. Como criterio de riego, se hicieron muestreos sobre la hilera de siembra de porotos en diferentes unidades experimentales utilizando un barreno, y se estimó la necesidad de riego de manera visual y táctil en terreno.

### Evaluaciones

Todas las mediciones se realizaron entre el período en que las plantas alcanzaron la etapa de desarrollo de quinta hoja completamente expandida y la floración. Los tratamientos fueron evaluados una única vez en cada ensayo, en sus cinco repeticiones. Para los ensayos I (con disminución en la temperatura ambiente) y III (aplicación de ABA), se midieron las mismas variables, evaluadas en el folíolo central de tres plantas por tratamiento, durante el mediodía solar.

**Luz incidente:** Los movimientos paraheliotrópicos fueron determinados por medio de la luz incidente (PAR) sobre las hojas. Para esto, se posicionó el sensor de un radiómetro (DELTA OHM HD9021, IT.) paralelo a la posición del folíolo central de la hoja correspondiente al estado de aplicación (Figura 2). Además, se midió la PAR horizontal perpendicular al sol, ya que con estos datos se logra obtener el ángulo del folíolo central, por medio de la siguiente fórmula (Handwerck, 2006):

$$\text{Cos } \delta = \text{PAR folíolo central} / \text{PAR perpendicular al sol}$$

**Temperatura foliar:** Esta variable se determinó en los mismos folíolos en que se midió la luz PAR incidente, con la precaución de no sombrear la superficie foliar de medición. La medición se realizó por medio de un termómetro infrarrojo (CHY 110, TAI.).

**Conductancia estomática, asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración:** Estas variables fueron determinadas utilizando un analizador de gases infrarrojo, IRGA, (ADC-pro, UK). La medición se realizó sobre el folíolo central en forma similar a la llevada a cabo para la medición de la PAR. Cada hoja se encerró en una cámara (pinza de medición) hasta alcanzar un valor constante de fotosíntesis y conductancia estomática, que no tardó más de 45 s.





Figura 2. Ejemplo de la posición del radiómetro paralelo al folíolo central.

En el ensayo II (de sombreamiento), se midió la variable de luz incidente, con el fin de obtener el ángulo foliar. Tal y como se indicó anteriormente las mediciones fueron realizadas de igual manera que en los demás ensayos y con los mismos instrumentos, evaluando en el folíolo central de tres plantas por tratamiento, durante el mediodía solar.

Además, en el mismo momento de la evaluación se midió la temperatura ambiente y humedad relativa del aire, las cuales se determinaron por medio de un termo-higrómetro digital puesto a la sombra, en cada tratamiento y para los tres ensayos.

### **Análisis estadístico**

A cada ensayo se le realizó un análisis de varianza (TWO WAY ANOVA) con un 5% de significancia, para determinar diferencias significativas entre los distintos tratamientos.

Luego, en caso de detectarse diferencias estadísticas significativas, se realizó la prueba de comparación múltiple de Tukey, para separar las medias de los tratamientos en cada ensayo.

## RESULTADOS

### Ensayo I. Efecto de la temperatura ambiente, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos

Durante el período de medición, en el transcurso del medio día solar, se registró una temperatura ambiental promedio de 31,1°C y una humedad relativa del aire promedio de 31,6%, típico del clima del sitio de experimentación en esta época del año (Cuadro 2). Además, la temperatura ambiente obtenida bajo la cubierta de vidrio fue de 26°C.

Cuadro 2. Temperatura ambiente (°C) y humedad relativa del aire (%), durante los días de medición del ensayo.

Día de medición	Temperatura ambiente (°C)	Humedad relativa del aire (%)
30 de enero	31,5	29,7
31 de enero	31,1	31,7
1 de febrero	30,6	32,7
2 de febrero	31,2	32,0
3 de febrero	31,2	32,0

Los valores observados de luz incidente, en ambos cultivares, y expuestos a una temperatura ambiente menor a la normal por medio de un filtro de agua (26°C), fueron aproximadamente el doble que los obtenidos en los folíolos expuestos a temperatura ambiente (Figura 3). Estos valores de luz incidente se relacionan con el ángulo foliar, obtenidos del valor de coseno  $\delta$  (Figura 4). De esta forma, los folíolos de plantas expuestas a una temperatura ambiente menor a la normal, presentaron ángulos foliares más abiertos que aquellos de plantas a temperatura ambiente, recibiendo una mayor radiación en la cara adaxial de la lámina foliar (Figuras 3 y 4).

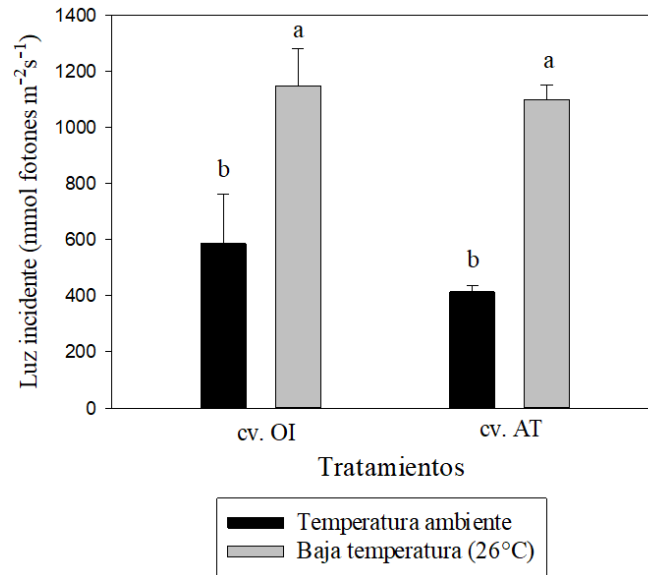


Figura 3. Efecto de dos niveles de temperatura ambiente, sobre la luz incidente ( $\mu\text{mol fotones } m^{-2}s^{-1}$ ), en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT). Letras distintas indican diferencias entre tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

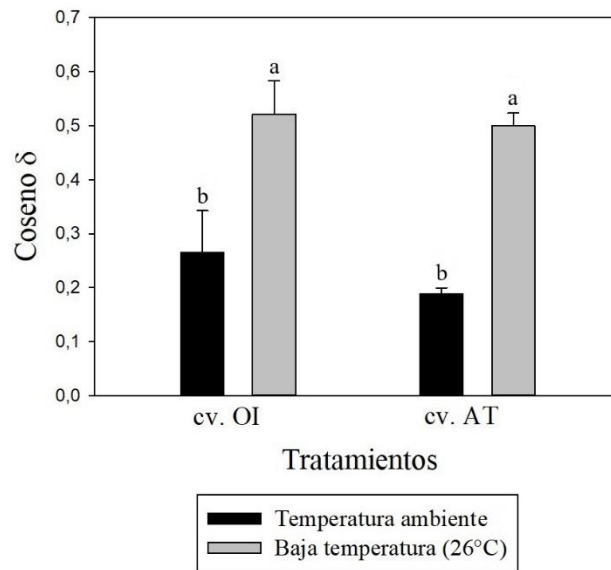


Figura 4. Efecto de dos niveles de temperatura ambiente, sobre el ángulo foliar (coseno  $\delta$ ), en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT). Letras diferentes indican diferencias entre tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

En folíolos del cultivar AT expuestos a la temperatura ambiente de aproximadamente 31°C, se observó una temperatura foliar de 27,4°C siendo mayor, en comparación con los folíolos de plantas bajo un filtro de agua, con una temperatura ambiente de 26°C (Figura 5A). En el caso del cultivar OI, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en la temperatura foliar, alcanzando ambos tratamientos una temperatura foliar promedio de 24°C (Figura 5A).

En ambos cultivares, ya sea con sus folíolos expuestos a la temperatura ambiente o bien bajo un filtro de agua, con una menor temperatura del aire, no hubo diferencias significativas en los valores de conductancia estomática y transpiración. En el caso de la conductancia estomática los valores se mantuvieron en el rango de 148 a 196  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Figura 5B) y en la tasa de transpiración se obtuvieron valores entre 4,1 y 4,8  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Figura 5C).

Respecto de la fotosíntesis neta, en el cultivar OI se observó que los folíolos cubiertos por un filtro de agua, presentaron un valor promedio de 14,24  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  logrando los valores más altos comparados con los folíolos expuestos a temperatura ambiente, los cuales presentaron un valor promedio de 8,32  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Sin embargo, en el cultivar AT la fotosíntesis neta se mantuvo sin diferencias significativas independientemente de las temperaturas ambientales a las que fueron expuestos los folíolos con un valor promedio de 12,82  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Figura 5D). Los datos de estas evaluaciones están indicados en el Apéndice 3.

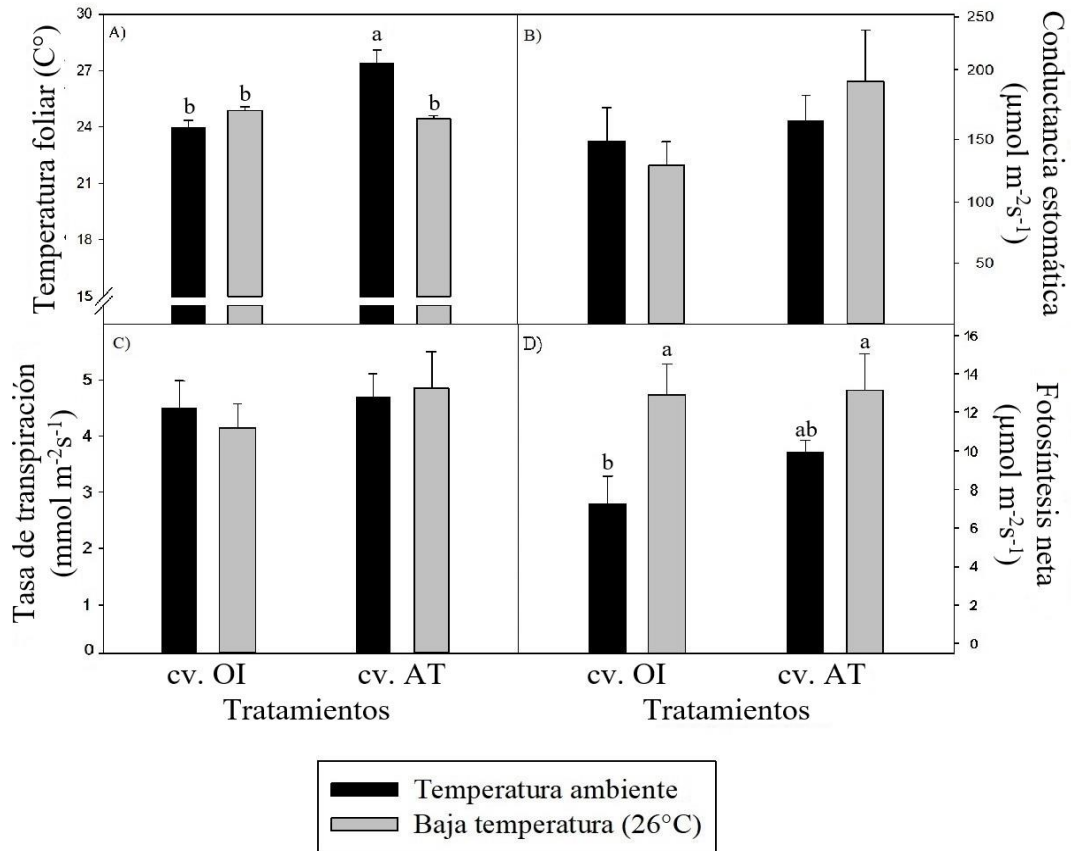


Figura 5. Efecto de dos niveles de temperatura ambiente, sobre: A. Temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ), B. Conductancia estomática ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), C. Tasa de transpiración ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y D. Fotosíntesis neta ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT). Letras distintas dentro de cada parámetro evaluado, indican diferencia entre tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

## Ensayo 2. Efecto del sombreado, en la lámina foliar y/o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos

Durante el período que se llevaron a cabo las mediciones de este ensayo, tanto el promedio de la temperatura ambiente, como el de la humedad relativa del aire fueron los más altos de los tres ensayos realizados. La temperatura ambiente promedio fue de  $33,1^{\circ}\text{C}$  y la humedad relativa del aire promedio fue de 34% (Cuadro 3).

Cuadro 3. Temperatura ambiente ( $^{\circ}\text{C}$ ) y humedad relativa del aire (%), durante los días de medición del ensayo

Día de medición	Temperatura ambiente ( $^{\circ}\text{C}$ )	Humedad relativa del aire (%)
4 de enero	33,3	33,2
6 de enero	33,1	35,0
7 de enero	33,1	33,3
9 de enero	33,2	33,5
11 de enero	32,8	35,2

En ambos cultivares, cuando los folíolos no fueron sombreados, es decir, las plantas que estuvieron completamente expuestas bajo la luz directa del sol, presentaron el menor valor de luz incidente (Figura 6). En contraste, se observó un aumento significativamente mayor en los niveles de luz incidente en los folíolos que fueron expuestos a algún tipo de sombreado, ya sea solo en la lámina foliar, el pulvínulo o sombreado de ambos en conjunto (Figura 6). El valor de luz incidente obtenido por los tratamientos bajo algún tipo de sombreado resultó ser estadísticamente igual entre ellos en ambos cultivares (Figura 6). Como se esperaba, los valores de ángulo foliar se relacionaron con los niveles de luz incidente, encontrándose diferencias significativas entre los tratamientos de sombra de pulvínulo y/o lámina en comparación con los folíolos testigo, es decir aquellos sin sombreado alguno. El sombreado del pulvínulo y/o lámina indujeron un mayor ángulo foliar, por lo que los folíolos mantuvieron una orientación más perpendicular a la luz, al contrario de los folíolos sin sombra (Figura 7). Los datos de estas evaluaciones están indicados en el Apéndice 4.

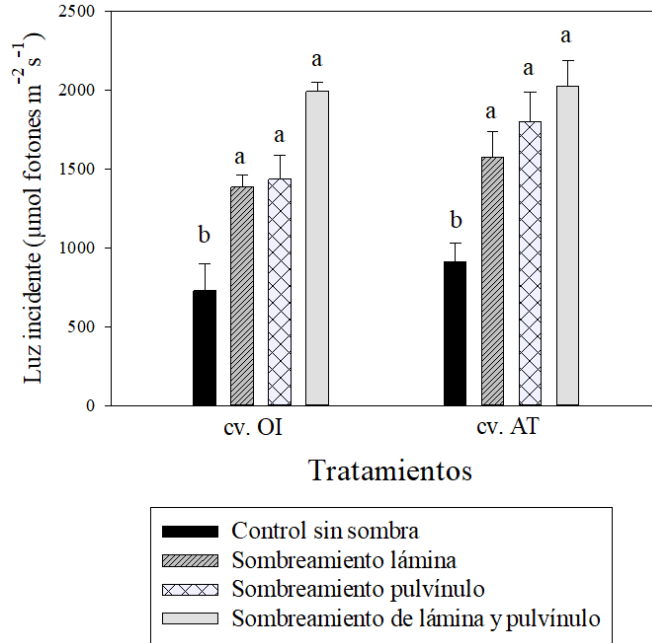


Figura 6. Efecto de diferentes tipos de sombreado sobre la luz incidente ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT). Letras distintas indican diferencias entre tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

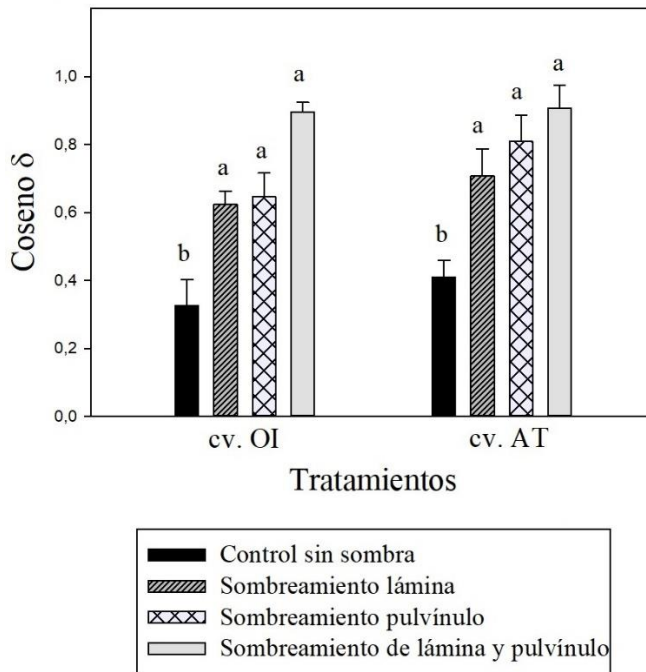


Figura 7. Efecto de diferentes tipos de sombreado sobre el ángulo foliar (coseno  $\delta$ ), en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT). Letras distintas indican diferencias entre tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

### Ensayo 3. Efecto de la aplicación de ABA, en la lámina foliar o en el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos

El período de medición de este ensayo se caracterizó por presentar una temperatura ambiente promedio de 31,9° C y una humedad relativa del aire promedio de 32% (Cuadro 4). Se debe destacar, sin embargo, el día 3 de enero fecha en la cual se alcanzó una temperatura ambiente muy superior a la de los otros días de medición. En cuanto a la humedad relativa del aire, también se observó algún grado de variación entre los días de medición, así los días 21 y 28 de diciembre los valores de humedad relativa fueron superiores al 35%.

Cuadro 4. Temperatura ambiente (°C) y humedad relativa del aire (%), durante los días de medición del ensayo, en los momentos de las determinaciones.

Día de medición	Temperatura ambiente (°C)	Humedad relativa del aire (%)
21 de diciembre	28,8	36,1
23 de diciembre	30,2	27,3
26 de diciembre	32,9	28,7
28 de diciembre	30,9	37,3
3 de enero	36,9	30,5

La aplicación de ABA en el cultivar OI, ya sea en la lámina foliar o en el pulvínulo, disminuyó significativamente la magnitud de luz incidente sobre los folíolos comparado con la aplicación de agua y surfactante en la lámina foliar (Figura 8). Sin embargo, en el caso del cultivar AT no se observó efecto alguno de la aplicación de ABA sobre la intensidad luminosa incidente sobre los folíolos. Los tratamientos controles del cultivar OI (sin aplicación de ABA en la lámina y el pulvínulo) alcanzaron los mayores niveles de luz incidente, cercanos a los 2.000  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  promedio. Sin embargo, la luz incidente en el resto de los tratamientos, presentaron valores inferiores a los 1.500  $\mu\text{mol}$  de fotones  $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , los cuales fueron significativamente menores comparados con el tratamiento control (con aplicación de agua y surfactante) en lámina de OI (Figura 8). El ángulo foliar siguió un comportamiento que explica la magnitud de la luz incidente antes descrita, en donde el cultivar OI disminuyó el ángulo foliar al aplicar ABA. Sin embargo, el ángulo foliar en el cultivar AT se mantuvo estable independiente del tratamiento aplicado, donde los folíolos conservaron un ángulo menor evitando la luz (Figura 9).

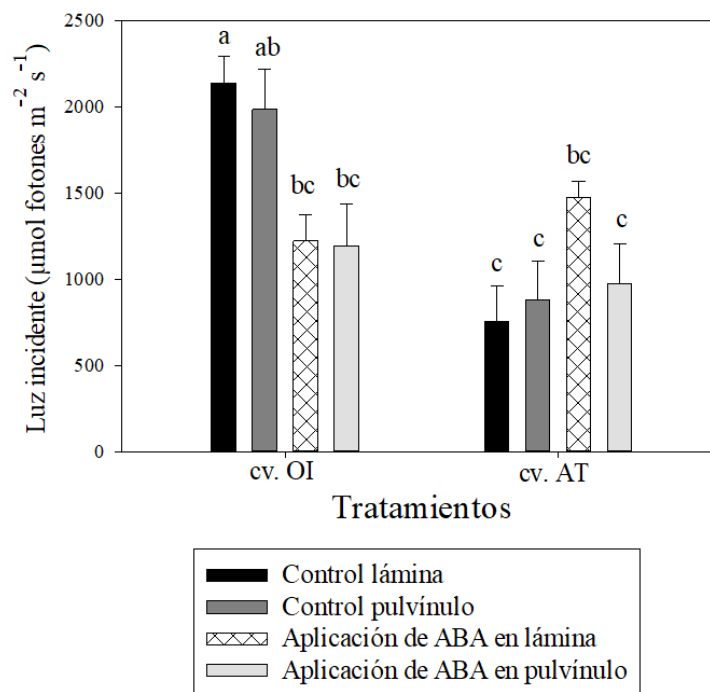


Figura 8. Efecto de la aplicación de ABA sobre la luz incidente ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT). Letras distintas indican diferencias entre tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

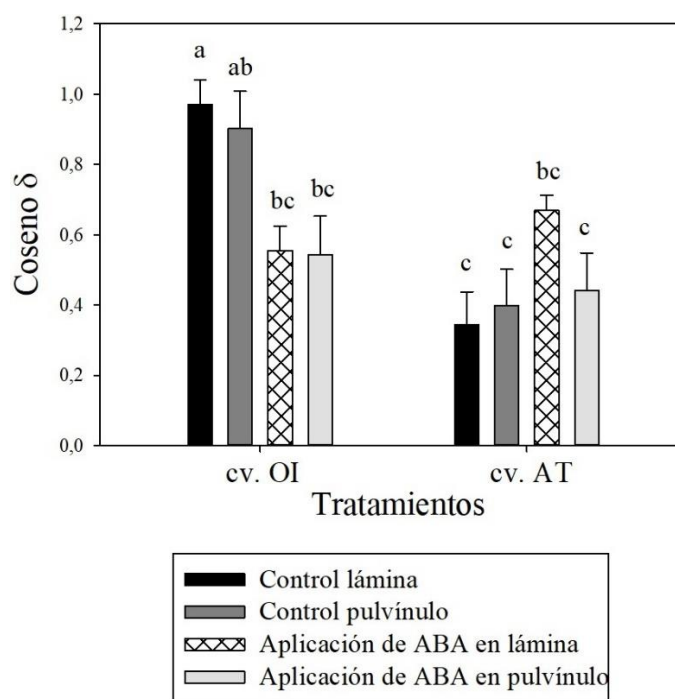




Figura 9. Efecto de la aplicación de ABA sobre el ángulo foliar (coseno  $\delta$ ), en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT). Letras distintas indican diferencias entre tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

En cuanto a la temperatura foliar, no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos en el cultivar OI, con valores cercanos a los 24°C en promedio, para todos los tratamientos (Figura 10A). En el cultivar AT, en tanto, se observó que el tratamiento con aplicación de ABA sobre la lámina foliar provocó un aumento en la temperatura foliar, la que resultó ser significativamente mayor que el resto de los tratamientos en este cultivar (Figura 10A).

Respecto de la conductancia estomática, se observó que en el cultivar OI los tratamientos controles (aplicación de agua y surfactante en lámina y en pulvínulo) y el tratamiento de aplicación de ABA en pulvínulo, tuvieron los valores de conductancia más altos, siendo superiores a los 220  $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , al contrario, el tratamiento de aplicación de ABA sobre la lámina foliar obtuvo el menor valor siendo solo de 132,87  $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Cabe destacar que la conductancia estomática alcanzada por el tratamiento con aplicación de ABA sobre el pulvínulo fue de 325,07  $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , significativamente mayor que su contra parte, el tratamiento control en pulvínulo, el cual alcanzó los 227,87  $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Por otro lado, en el cultivar AT no se observaron diferencias significativas entre los tratamientos, en donde, la conductancia estomática presentó los valores más bajos la cual fluctuó entre 23 y 87  $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Figura 10B).

Los resultados obtenidos de transpiración indican que el tratamiento con aplicación de ABA sobre la lámina foliar fue el que presentó valores significativamente menores en el cultivar OI con un promedio de 3,06  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , al contrario, la aplicación de ABA sobre el pulvínulo alcanzó casi el doble de dicho valor, llegando a 5,9  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  como valor promedio (Figura 10C). Por otro lado, en el cultivar AT solo se observaron diferencias significativas entre el tratamiento de aplicación de ABA sobre la lámina foliar y el tratamiento control en pulvínulo, donde en el primero se registró un valor de 1,09  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  promedio versus un 3,08  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  promedio del tratamiento control (Figura 10C). Además, es importante mencionar que los valores promedios de tasa transpiratoria obtenidos en AT solo alcanzaron el 42% de los valores promedios obtenidos en OI, los que alcanzaron 5,08  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

La aplicación de ABA en la lámina y en el pulvínulo en el cultivar OI, provocó una disminución significativa de la tasa fotosintética con valores inferiores a los 8  $\mu\text{mol de fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , en comparación a los tratamientos control (aplicación de agua y surfactante), los cuales alcanzaron valores superiores a los 14  $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Figura 10D). En el caso del cultivar AT, solo se observaron diferencias entre los tratamientos sin aplicación de ABA en el pulvínulo y aplicación de ABA sobre la lámina foliar, en donde este último tuvo un valor significativamente menor llegando a tan solo 2,5  $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Figura 10D). Los datos de estas evaluaciones se encuentran indicados en el Apéndice 5.

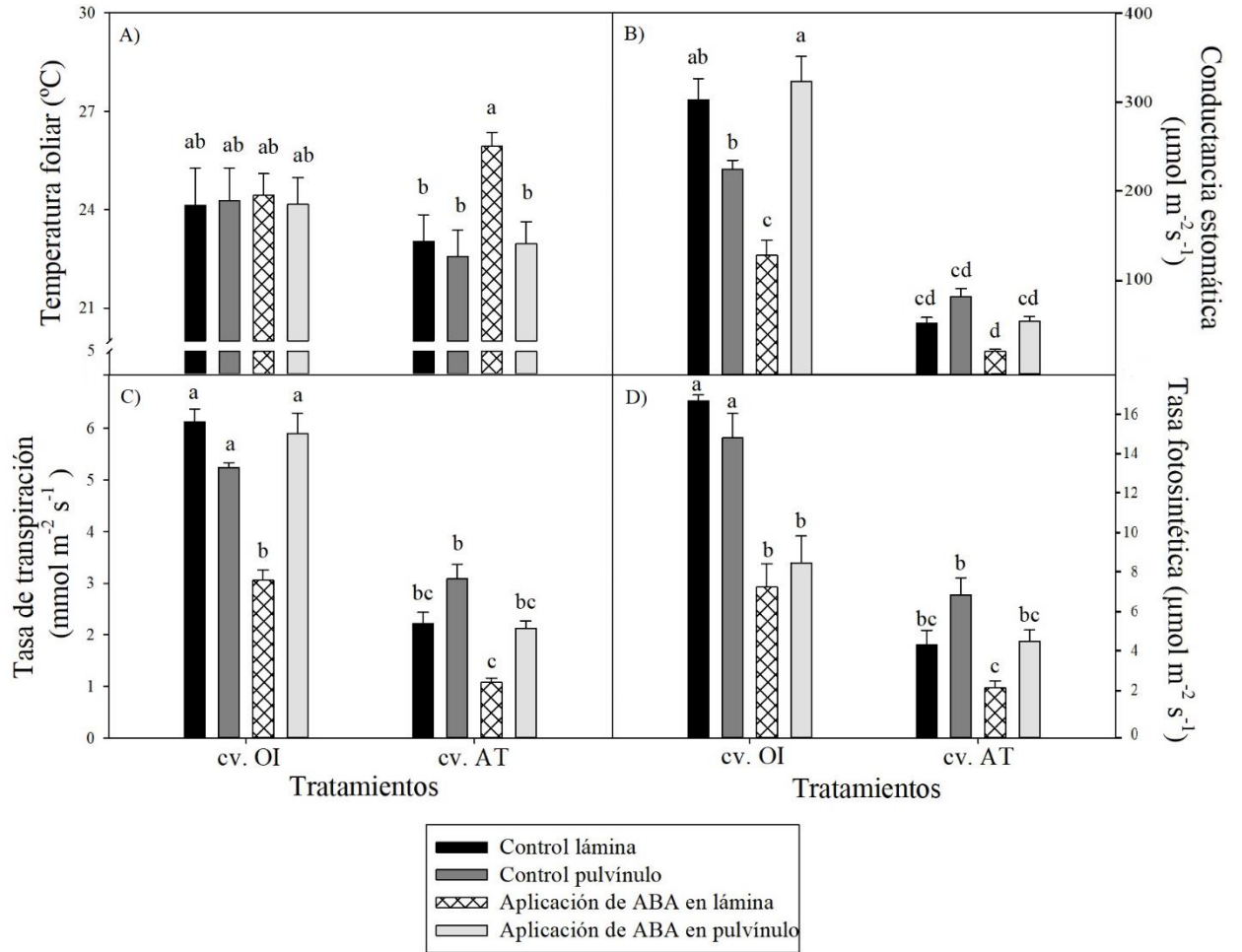


Figura 10. Efecto de la aplicación de ABA en los cultivares Orfeo INIA (OI) y Arroz Tuscola (AT), sobre: a) Temperatura foliar (°C), b) Conductancia estomática ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), c) Tasa de transpiración ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y d) Fotosíntesis neta ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). Letras distintas para cada parámetro evaluado, indican diferencias entre tratamientos ( $p \leq 0,05$ ).

## DISCUSIÓN

### **Efecto de la temperatura ambiente, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos**

En las plantas de poroto ocurren cambios en la orientación de sus folíolos durante el día, aumentando o disminuyendo la intercepción de luz en respuesta a los estímulos ambientales, tales como la sequía, alta temperatura y alta densidad de flujo de fotones, que incrementan los movimientos paraheliotrópicos (Bielenberg *et al.*, 2003). Hay investigadores, como Pastenes *et al.* (2005), que indican que la orientación de los folíolos es estimulada por medio de la luz, pero la alta temperatura induce una reorientación, por lo que la temperatura ambiente desempeña un rol importante en la determinación de la magnitud del ajuste paraheliotrópico. Esto se confirma en el presente estudio, donde las plantas expuestas a una misma radiación, pero con variación en la temperatura ambiente, mostraron diferencias en el ángulo foliar (Figura 4). Es importante hacer notar que existió una diferencia de temperatura de 5°C, entre la temperatura ambiente de los tratamientos control (31°C) y la temperatura ambiente bajo la cubierta de vidrio (26°C), la cual fue suficiente para generar una fuerte incidencia sobre el ángulo foliar y la luz incidente (Figura 3). Por otra parte, y similar a lo reportado por Sarjaz y Chavali (2008), las plantas expuestas a una condición ambiente ligeramente más fría, donde las hojas presentan una mayor interceptación luminosa producto de cambios en el ángulo de sus hojas, no presentaron variaciones en su conductancia estomática ni en la transpiración, pero sí en la asimilación neta, sugiriendo un aumento en la eficiencia del uso del agua a nivel foliar en ambos cultivares, pero más marcadamente en OI (Figura 5). En este sentido los resultados de Feller (2006) indican que, al aumentar la temperatura ambiente, cuando no hay una óptima disponibilidad de agua, tanto la apertura estomática como la transpiración son bajas, sin embargo, cuando hay disponibilidad hídrica ocurre lo contrario y los valores de conductancia estomática y transpiración pueden aumentar. En el presente estudio no se observaron diferencias significativas en conductancia estomática ni en transpiración, en ninguno de los cultivares expuestos a una condición ambiente más fría (Figura 5B y 5C), probablemente debido a un equilibrio alcanzado entre los procesos fisiológicos y la temperatura ambiente, ya que cuando la temperatura ambiente es alta comúnmente se inducen alteraciones en la demanda evaporativa del aire con consecuencias sobre los estomas y el intercambio gaseoso (Wahid *et al.*, 2007), lo cual no fue observado en este estudio. También se puede inferir que el aumento en la fotosíntesis neta observada en el presente ensayo (Figura 5D), fue debido, exclusivamente, al cambio en el ángulo foliar y captación de luz incidente (Figuras 3 y 4), ya que tanto la conductancia estomática, como la transpiración permanecieron constantes.

La disminución en la temperatura ambiente, que indujo un aumento en el ángulo foliar (Figura 4), no ocasionó cambios sustantivos en la temperatura de las hojas en OI a diferencia de lo que ocurrió con AT. En este sentido, existen estudios donde se ha observado que el paraheliotropismo disminuye la temperatura foliar en poroto en 5°C o 6°C (Ogg y Brick, 1997; Bielenberg *et al.*, 2003), al igual que en soya, donde se ha encontrado que en plantas con riego la temperatura foliar es menor a la temperatura ambiente debido a estos movimientos (Isoda y Wang, 2001). Por tanto, la temperatura foliar en ambos cultivares

expuestos a temperatura ambiente de 31°C, pudo haber sido modulada principalmente por los movimientos paraheliotrópicos, sin embargo, en AT, que presentó una mayor temperatura foliar, se puede inferir que los mecanismos de disipación de calor (incluyendo al paraheliotropismo), son menos eficientes que los utilizados en OI. Estos resultados indican por tanto que existe una diferencia marcada entre estos cultivares en cuanto a su resistencia frente al estrés térmico. En este sentido, autores como Silva *et al.* (1999) y Silva *et al.* (2001) señalan que la presencia de tricomas y el grosor cuticular de las hojas influyen en la temperatura foliar, existiendo diferencias marcadas entre cultivares en estos aspectos morfológicos de las plantas. En este sentido, la respuesta de cada cultivar frente a las mismas condiciones ambientales puede ser diferente, ya sea por su morfología o por la eficiencia de respuesta frente a los estímulos ambientales como se observó en el presente estudio. Respecto a los folíolos expuestos bajo la cubierta de vidrio, la temperatura foliar alcanzada, cercana a los 24°C, fue principalmente influenciada por la disminución de la temperatura ambiente (Figura 5A), ya que el paraheliotropismo mostrado por estos folíolos fue menor comparado al tratamiento control (31°C). Frente a esto es importante considerar los factores de los cuales depende la temperatura foliar; según Amorós *et al.* (2011) y Deva *et al.* (2020), el balance térmico de una hoja está fuertemente determinado por la radiación absorbida y la transpiración, ejerciendo esta última un efecto de enfriamiento (Castellanos *et al.*, 2013). De manera similar, Feller (2006) menciona que la convección del aire y la transpiración contribuyen al enfriamiento foliar. Con respecto a esto, Delgado *et al.* (2017), mencionan que una planta en condición hídrica óptima, transpirando a su máximo potencial, presenta una temperatura de la hoja entre 1 y 4°C menor que la temperatura del aire, lo cual concuerda con la temperatura foliar alcanzada por los folíolos en este estudio, siendo siempre inferiores a las temperaturas ambientales respectivas de cada tratamiento.

La temperatura no solo afecta el movimiento foliar, sino que también el comportamiento pulvinar, inclusive diversos autores afirman que los movimientos paraheliotrópicos son modificados específicamente por la temperatura pulvinar (Isoda *et al.*, 1996; Bielenberg *et al.*, 2003; Raeini-Sarjaz y Chalavi, 2008), sin embargo, esos estudios fueron realizados variando la temperatura ambiente del folíolo completo, lo cual hace cuestionable la afirmación de dichos autores. En este sentido, aún faltan estudios para aclarar si la temperatura es importante a nivel de pulvínulo, lámina foliar u hoja completa.

En síntesis, en el presente estudio al mantener los folíolos sometidos a una luz incidente constante, pero haciendo variar su temperatura ambiente, se generan cambios en el ángulo foliar de ambos cultivares de poroto. Por tanto, se puede inferir que el movimiento paraheliotrópico puede ser controlado solo por la temperatura ambiente, pero no se pudo establecer que parte del folíolo es el que capta la señal del paraheliotropismo.

### **Efecto del sombreado, en la lámina foliar y/o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos**

Hasta el momento no existen estudios específicos que definan cual es el estímulo o el receptor de los movimientos paraheliotrópicos en poroto, sin embargo, lo que sí está claro es que el órgano motor responsable de llevar a cabo dichos movimientos es el pulvínulo (Koller y

Zamski, 2002). Al respecto se ha observado que el pulvínulo reacciona a diferentes espectros de luz, tales como luz blanca, azul y roja, donde cada una de ellas ha provocado la flexión pulvinar (Koller, 2001). Investigadores como Inoue *et al.* (2005), señalan que la luz azul es captada por el pulvínulo causando cambios de turgor en las células motoras, produciendo el movimiento foliar, lo cual también ha sido observado en otras especies (Benavides, 2004; Ueda and Nakamura, 2007). Sin embargo, la mayor parte de los estudios se han realizado en condiciones de oscuridad o enfocándose en movimientos diaheliotrópicos o nictinásticos (Koller, 2001; Benavides, 2004; Inoue *et al.*, 2005; Ueda and Nakamura, 2007), por lo que, aún falta investigación en lo que concierne a los movimientos paraheliotrópicos.

En el presente estudio, se observó que, al cubrir el pulvínulo, las hojas presentaron un aumento en el ángulo foliar, reflejando una disminución en el movimiento paraheliotrópico (Figura 7), lo que podría sugerir que el estímulo puede ser captado en el pulvínulo. Roller y Shak (2008) sugieren que en *Lupinus palaestinus* los fotorreceptores que captan el estímulo de los movimientos nictinásticos se encuentran en el pulvínulo, sin embargo, los que producen los movimientos diaheliotrópicos se encuentran en la lámina foliar, por tanto, es posible inferir que el poroto, pudiera también tener diferentes sitios de percepción de estímulos dependiendo del tipo de movimiento foliar que realicen. Por otra parte, hay estudios que indican que los movimientos diaheliotrópicos dependen más de la radiación interceptada por el pulvínulo que la de la lámina (Berg y Heuchelin, 1990); sin embargo, en la presente investigación también se observó que sombreando solo la lámina foliar y dejando expuesto a la luz el pulvínulo, el movimiento paraheliotrópico del folíolo disminuyó, demostrando un mayor ángulo foliar (Figura 7). Por ello, es posible especular que la transducción de señales que orienten el paraheliotropismo sea distinto del diaheliotropismo observado en leguminosas y, en ese caso, que la lámina foliar sea un órgano receptivo, al igual que el pulvínulo.

Al comparar los resultados obtenidos en el presente estudio se puede inferir que, los tratamientos de sombreamiento aplicados en los folíolos permiten a las hojas ser capaces de captar una mayor radiación (Figura 6) producto del aumento en sus ángulos foliares (Figura 7), sugiriendo que el estímulo de luz es necesario para que ocurra el movimiento paraheliotrópico y que, además, el estímulo puede ser captado tanto en la lámina foliar como por el pulvínulo.

### **Efecto de la aplicación de ABA, en la lámina foliar o el pulvínulo, sobre la magnitud de los movimientos paraheliotrópicos**

Las plantas han generado un sistema de respuesta frente a diferentes estreses abióticos, que consisten en la producción de distintas sustancias químicas que interactúan para regular dicho sistema, entre los que se han mencionado las fitohormonas (especialmente el ABA), ROS, péptidos y proteínas, señales eléctricas y moléculas de ARN (Wang *et al.*, 2014; Mittler y Blumwald, 2015). En este sentido, se ha demostrado que ocurre una acumulación de ABA en respuesta al estrés por alta luz incidente (Galvez-Valdivieso *et al.*, 2009). De igual manera se ha descubierto que el ABA es necesario para generar respuestas de las hojas frente al estímulo de estrés por alta temperatura (Suzuki *et al.*, 2013). Estas evidencias indican que el

ABA es un factor importante para la defensa de las plantas frente al estrés y dado que la alta radiación incidente y la alta temperatura inducen el movimiento paraheliotrópico, es posible que exista una relación entre ellos, tal como fue observado en este estudio donde en el cultivar OI, la aplicación de ABA sobre la lámina foliar, estimuló el movimiento paraheliotrópico observándose una disminución en el ángulo foliar (Figura 9) y por ende una menor captación de luz incidente (Figura 8).

En diferentes investigaciones se ha demostrado que el ABA es la hormona que induce el cierre estomático en las plantas (Finkelstein y Rock, 2002; Pospíšilová, 2003), tal y como ocurrió en la presente investigación (Figura 10B), observándose además que la aplicación de ABA sobre la lámina foliar en OI produjo una disminución en la tasa de transpiración (Figura 10C). Esta respuesta se debe a que el ABA promueve el cierre estomático para minimizar la pérdida de agua por transpiración, activando además diversos genes que ayudan a tolerar el estrés (Xiong y Zhu, 2003). Frente a condiciones de estrés se ha observado que una inducción inicial de ABA aplicado exógenamente estimula una biosíntesis adicional de ABA a través de un circuito de retroalimentación positiva (Xiong y Zhu, 2003). Además, se ha comprobado que esta fitohormona es altamente translocable según las condiciones ambientales y que puede ser transportada tanto por el xilema, como por el floema (Peuke, 2016). Incluso puede ser sintetizada en tejidos vasculares (Antoni *et al.*, 2011; Boursiac *et al.*, 2013) y en otros órganos como hojas y frutos (Wilkinson y Davies, 2002; Ikegami *et al.*, 2009). En base a estas evidencias se puede deducir que el ABA puede ser translocado desde la lámina foliar al pulvínulo, lo cual pudo haber ocurrido en el presente estudio, ya que se registró movimiento paraheliotrópico en el tratamiento con aplicación de ABA sobre la lámina foliar, aunque solo en OI, pudiendo ser este un efecto que varía según el genotipo, lo cual requiere ser estudiado. Contrario a esto, la aplicación de ABA sobre el pulvínulo no provocó cambios en la transpiración, con lo cual se puede inferir que no hubo translocación, ni inducción de producción de ABA hacia la lámina foliar, pero sí, se observó movimiento paraheliotrópico. Frente a estas evidencias se puede especular que el estímulo de ABA promovió el movimiento paraheliotrópico siendo captado en el pulvínulo y en la lámina foliar, ocurriendo incluso una posible translocación desde la lámina al pulvínulo, sin embargo, sería interesante realizar más estudios al respecto para asegurar si esto ocurre o no.

Diversos investigadores han reportado que la aplicación exógena de ABA disminuye la tasa fotosintética (Xu *et al.*, 1995; An *et al.*, 2014), lo cual concuerda con el presente estudio para el cultivar OI (Figura 10D), donde ambas aplicaciones de ABA (lámina y pulvínulo) generaron dicha disminución. Posiblemente en cada caso, fueron principalmente los movimientos paraheliotrópicos los causantes de dichos resultados debido a la disminución en la captación lumínica, aun cuando investigadores como Huang *et al.* (2014) plantean que bajo un ambiente estresante es muy probable que el paraheliotropismo sea regulado por la disminución en la actividad del PSII, es decir, que es posible que al ocurrir un estado de fotoinhibición se gatillen los movimientos paraheliotrópicos como respuesta. Sin embargo, también deben ser considerados otros posibles factores que pudieron afectar la tasa fotosintética como lo señalado por Ahmed *et al.* (2002), quienes mencionan que una de las causas de la reducción en la fotosíntesis es la disminución de CO<sub>2</sub> debido al cierre estomático, lo cual también se observó en este estudio al aplicar ABA sobre la lámina foliar. Al respecto Watkins *et al.* (2017), señalan que tanto el ABA como el estrés abiótico, particularmente la alta radiación, generan un aumento en la actividad enzimática de NADPH oxidasa ubicada

en la membrana plasmática, la que aumenta la producción de las EROs en las células de guarda con el objetivo del cierre estomático y, al ocurrir esto, la tasa fotosintética disminuye. Por lo tanto, en el presente ensayo el ABA pudo haber disminuido la asimilación de CO<sub>2</sub> provocando directamente movimientos paraheliotrópicos o afectando otros procesos fisiológicos como los mencionados anteriormente.

Es importante señalar que el cultivar AT mostró un comportamiento singular durante este estudio, ya que los valores obtenidos de conductancia estomática, transpiración y fotosíntesis neta fueron muy inferiores en todos los tratamientos. También al observar en terreno los folíolos, fue muy notoria la diferencia en los ángulos foliares con respecto al cultivar OI, donde AT en todos los tratamientos presentó folíolos mucho más “cerrados” (con ángulos foliares inferiores a los de OI), lo que podría ser una señal de que AT se encontraba bajo un fuerte nivel de estrés. Este hecho podría estar relacionado a que AT es un cultivar más sensible a las condiciones ambientales adversas que OI, como fue observado por González y Pastenes (2008) los que señalan que AT tiene una menor resistencia a altas temperaturas, comparado con OI. Este hecho pudo haber generado las diferencias entre estos dos cultivares, ya que durante este ensayo se registró una temperatura ambiental promedio cercana a los 32°C. A pesar del singular comportamiento observado en AT, se registró una diferencia estadísticamente significativa en la tasa de transpiración y fotosíntesis neta, dentro del mismo cultivar, en el cual se notó una tendencia similar a la observada en OI, tal y como se mencionó anteriormente, la aplicación exógena de ABA puede provocar la disminución de las tasas fotosintética y transpiratoria.

En cuanto a la temperatura foliar, Pastenes *et al.* (2005) observaron que la evasión de los folíolos a la luz ayuda a disminuir esta temperatura; incluso, hay autores que afirman que dicho comportamiento mantiene los folíolos cercanos a la temperatura óptima fotosintética (Bielenberg *et al.* 2003), lo cual fue observado en el presente estudio, donde los folíolos mantuvieron sus temperaturas entre los 23° C y 26° C aproximadamente, independiente del tratamiento aplicado (Figura 10A). Cabe mencionar que el rango de temperatura promedio de crecimiento del poroto se encuentra entre los 15° C y 27° C, según la variedad, siendo 25°C la temperatura óptima fotosintética (Ruiz *et al.*, 2013; Bejines, 2015). También es importante considerar el efecto de “enfriamiento” causado por la apertura estomática, tal y como fue observado por Feller (2006), quien indica que mientras exista disponibilidad de agua en el suelo para la planta, la apertura estomática y la transpiración constituyen un eficiente sistema de enfriamiento para los folíolos, incluso estando en la sombra donde la fotosíntesis es baja. Debido a que el ABA tiene relación directa con el cierre estomático pudiendo además tener relación con el movimiento foliar, es posible inferir que esta hormona puede afectar de manera indirecta la temperatura foliar tal como fue observado durante este estudio. Es importante mencionar que el tratamiento de aplicación de ABA sobre la lámina foliar en AT alcanzó un valor cercano a los 26°C, siendo el más alto registrado entre los tratamientos (Figura 10A). Este hecho está asociado principalmente al ángulo foliar observado en terreno, el cual a pesar de no ser diferente estadísticamente al de los demás tratamientos de AT (Figura 9), un leve aumento en su ángulo foliar fue suficiente para aumentar la temperatura de los folíolos.

## CONCLUSIONES

La magnitud de los movimientos paraheliotrópicos son dependientes de la temperatura foliar en ambos cultivares.

Los movimientos paraheliotrópicos dependen del estímulo de luz, no existiendo efecto del órgano que reciba este estímulo (pulvínulo, lámina foliar o la hoja en su totalidad).

El ABA es un posible mediador de los movimientos paraheliotrópicos, ya que la aplicación de esta hormona en la lámina foliar y en el pulvínulo induce paraheliotropismo, siendo este efecto dependiente del cultivar.

Existe variabilidad fenotípica en la respuesta paraheliotrópica frente a los estímulos químicos y ambientales, ya que Arroz Tuscola demuestra tener una mayor magnitud en el uso de los movimientos paraheliotrópicos, en comparación a Orfeo INIA, posiblemente como un mecanismo de defensa frente al estrés ambiental.

Con este estudio no es posible identificar el órgano específico que capta la señal o estímulo del paraheliotropismo, debido a posibles efectos de translocación, por lo que hacen falta más estudios al respecto.



**BIBLIOGRAFIA**

- Ahmed, S., H. Higuchi, E. Nawata, and T. Sakuratani. 2002. Effects of exogenous ABA and Ethylene application and waterlogging on photosynthesis in mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczak). *Japanese Journal of Tropical Agriculture* 46: 166-174.
- Amorós, J.A., C. Pérez de los Reyes, y F. Beldad. 2011. Efecto de la temperatura y las precipitaciones en el desarrollo foliar de *Vitis vinifera* cv. Cencibel. *Pilquen* 11: 1851-2852.
- An, Y., Z. Peng, and L. Jinfeng. 2014. Effects of exogenous application of abscisic acid on membrane stability, osmotic adjustment, photosynthesis and hormonal status of two lucerne (*Medicago sativa* L.) genotypes under high temperature stress and drought stress. *Crop and Pasture Science* 65: 274-286.
- Antoni, R., L. Rodriguez, M. Gonzalez-Guzman, G.A. Pizzio, and P.L. Rodriguez. 2011. News on ABA transport, protein degradation, and ABFs/WRKYs in ABA signalling. *Current Opinion in Plant Biology* 14: 547-553.
- Arena, C., L. Vitale and A. Virzo De Santo. 2008. Paraheliotropism in *Robinia pseudoacacia* L.: an efficient strategy to optimise photosynthetic performance under natural environmental conditions. *Plant Biology* 10: 194-201.
- Beebe, S.E., I.M. Rao, M.W. Blair and L. Butare. 2009. Breeding for abiotic stress tolerance in common bean: present and future challenges. 11 p. *In: Australasian Plant Breeding, SABRAO Conference*. Cairns, Queensland, Australia. 14 November, Global Partnership Initiative for Plant Breeding Capacity Building (GIPB). Queensland, Australia.
- Benavides, A. 2004. Respuestas y adaptación de las plantas a la irradiancia y el balance espectral 51p. Tesis Magister. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Departamento de Horticultura, Buenavista, Saltillo, Coahuila, México.
- Bejines, L. 2015. Efecto de la temperatura sobre la fenología y productividad de variedades de frijol común, factor esencial del cambio climático. 89 p. Tesis Magister. Universidad de Guadalajara, Centro universitario de ciencias biológicas y agropecuarias, Zapopan, Jalisco, México.
- 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.
- 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.
- Boursiac, Y., S. Lérant, C. Corratgé-Faillie, A. Gojon, G. Krouk, and B. Lacombe. 2013. ABA transport and transporters. *Trends in Plant Science* 18: 325-333.

Castellanos, E., P.L. Andrade, J.S. Serrato, y S. Berumen. 2013. Diferencia entre la temperatura foliar de la alfalfa y del aire influenciada por el déficit de presión de vapor en la comarca lagunera. *Agrofaz* 13: 33-38.

Comisión Nacional de Riego. 1981. Estudio de suelos del proyecto Maipo. Agrolog Chile Ltda. Santiago, Chile.

Delgado, M.T., F.C. Mena, J.J. Quino, S.G. Villalobos, y R.R. Coela. 2017. Temperatura foliar de la lechuga (*Lactuca sativa*) y aire influenciada por el déficit de presión de vapor. *Revista de Investigación e Innovación Agropecuaria y de Recursos Naturales* 4: 60-66.

Deva, C. R., M.O. Urban, A. J. Challinor, P. Falloon and L. Svitáková. 2020. Enhanced leaf cooling is a pathway to heat tolerance in common bean. *Frontiers in Plant Science* 11 (19): 1-17.

FAO. 1999. Phaseolus bean: post-harvest operations. Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations, Rome, Italy. Disponible en <http://www.fao.org/3/a-av015e.pdf>

FAO. 2016. Legumbres: semillas nutritivas para un futuro sostenible. Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations, Rome, Italy. Disponible en <http://www.fao.org/3/a-i5528s.pdf>

FAO. 2019. Water scarcity one of the greatest challenges of our time. Food and Agriculture Organization (FAO) of the United Nations, Rome, Italy. Disponible en <http://www.fao.org/fao-stories/article/en/c/1185405/>

Feller, U. 2006. Stomatal opening at elevated temperature: an underestimated regulatory mechanism?. *General and Applied Plant Physiology Special issue XXXII*: 19-31.

Finkelstein, R.R., and C. D. Rock. 2002. Abscisic acid biosynthesis and response. *Arabidopsis Book* 1: e0058.

Foster, K., M. H. Ryan, D. Real, P. Ramankutty and H. Lambers. 2013. Seasonal and diurnal variation in the stomatal conductance and paraheliotropism of tедера (*Bituminaria bituminosa* var. *albomarginata*) in the field. *Functional Plant Biology* 40: 719-729.

Fu, Q.A., and J.R. Ehleringer. 1989. Heliotropic leaf movements in common beans controlled by air temperature. *Plant Physiology* 91: 1162-1167.

Galvez-Valdivieso, G., M.J. Fryer, T. Lawson, K. Slattery, W. Truman, N. Smirnoff, T. Asami, W.J. Davies, A.M. Jones, N.R. Baker, and P.M. Mullineaux. 2009. The light response in *Arabidopsis* involves ABA signaling between vascular and bundle sheath cells. *Plant Cell* 21: 2143-2162.

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.

- González, J., C. Pastenes, y P. Horton. 2001. Efecto de la temperatura, el estrés hídrico y luminoso sobre la heterogeneidad del fotosistema II en cuatro variedades de poroto (*Phaseolus vulgaris* L.). *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 779-791.
- González, J. y C. Pastenes. 2008. Water stress induced thermotolerance of photosynthesis in two bean varieties (*Phaseolus vulgaris* L.). Abstract 1459-1463. In: Allen J. F., Gantt E., Golbeck J. H., Osmond B. (eds) *Photosynthesis. Energy from the Sun*. Springer, Dordrecht.
- Habermann, G., P.F.V. Ellsworth, J.L. Cazoto, A.M. Feistler, L. da Silva, D.A. Donatti and S.R. Machado. 2011. Leaf paraheliotropism in *Styrax camporum* confers increased light use efficiency and advantageous photosynthetic responses rather than photoprotection. *Environmental and Experimental Botany* 71: 10-17.
- Handwerck, C. 2006. Efectos fisiológicos de la aplicación de los herbicidas Bentazón y Fomesafen en dos cultivares de poroto verde para congelado. 33 p. Memoria para optar al Título Profesional de Ingeniero Agrónomo, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile.
- Haupt, W. 1990. Chloroplast movement. *Plant, Cell and Environment* 13: 595-614.
- Huang, H., S.B. Zhang and K.F. Cao. 2012. Evidence for leaf fold to remedy the deficiency of physiological photoprotection for photosystem II. *Photosynthesis Research* 110: 185-191.
- Huang, W., J.L. Zhang, S.B. Zhang, and H. Hu. 2014. Evidence for the regulation of leaf movement by photosystem II activity. *Environmental and Experimental Botany* 107: 167-172.
- Ikegami, K., M. Okamoto, M. Seo, y T. Koshiba. 2009. Activation of abscisic acid biosynthesis in the leaves of *Arabidopsis thaliana* in response to water deficit. *Journal of Plant Research* 122: 235-243.
- Inoue, S., T. Kinoshita and K. Shimazaki. 2005. Possible involvement of phototropins in leaf movement of kidney bean in response to blue light. *Plant Physiology* 138: 1994-2004.
- Isoda, A., and P. Wang. 2001. Effects of leaf movement on leaf temperature, transpiration and radiation interception in soybean under water stress conditions. *Technical Bulletin of Faculty of Horticulture Chiba University* 55: 1-9.
- Kao, W.Y., and I.N. Forseth. 1992. Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in soybean grown under different nitrogen and water availability. *Plant, Cell and Environment* 15: 703-710.
- Khadri, M., N. A. Tejera, and C. Lluch. 2007. Sodium chloride-ABA interaction in two common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars differing in salinity tolerance. *Environmental and Experimental Botany* 60: 211-218.

- Koller, D. 1990. Light-driven leaf movements. *Plant, Cell and Environment* 13: 615-632.
- Koller, D. 2001. Dynamic aspects of the response of the pulvinus in the leaf of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.) to photoexcitation. *Journal of Plant Physiology* 158: 347-356.
- Koller, D., and E. Zamski. 2002. The phototropic pulvinus of bean *Phaseolus vulgaris* L. - Functional features. *Plant Biology* 4: 584-594.
- Kurepin L., M. Qaderi, T. Back, D. Reid, and R. Pharis. 2008. A rapid effect of applied brassinolide on abscisic acid concentrations in *Brassica napus* leaf tissue subjected to short term heat stress. *Plant Growth Regulation* 55: 165-167.
- Lee, S.C., and S. Luan. 2012. ABA signal transduction at the crossroad of biotic and abiotic stress responses. *Plant, Cell and Environment* 35: 53-60.
- Ludlow, M., and O. Björkman. 1984. Paraheliotropic leaf movement in *Siratro* as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthetic reactions: damage by excessive light and heat. *Planta* 161: 505-518.
- Marler, T. E. 2019. Diurnal *Serianthes nelsonii* Merr. Leaflet paraheliotropism reduces leaflet temperature, relieves photoinhibition, and alters nyctinastic behavior. *Journal of Threatened Taxa* 11: 14112-14118.
- Martínez, J. 1996. Caracterización ecofisiológica de seis cultivares de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) bajo condiciones de estrés hídrico. 115 p. Tesis Ingeniero Agrónomo, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Santiago, Chile.
- Mittler, R., and E. Blumwald. 2015. The role of ROS and ABA in systemic acquired acclimation. *The Plant Cell* 27:64-70.
- Murata, N., S. Takahashi, Y. Nishiyama and S.I. Allakhverdiev. 2007. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta* 1767: 414-421.
- 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.
- Nishiyama Y., S. Allakhverdiev, and N. Murata. 2006. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta* 1757: 742-749.
- ODEPA. 2020. Ficha Nacional. Oficina de Estudios y Políticas Agrarias (ODEPA) del Ministerio de Agricultura, Gobierno de Chile, Santiago. Disponible en <https://www.odepa.gob.cl/estadisticas-del-sector/ficha-nacional-y-regionales>.
- Ogg, J.B., and A. Brick. 1997. Associations between paraheliotropic leaf movement and leaf temperature in common bean. *Plant Physiology and Biochemistry* 40: 73-74.

- Okasaki, Y., K. Azuma and Y. Nishizaki. 2000. A Pulse of Blue Light Induces a Transient Increase in Activity of Apoplastic K<sup>+</sup> in Laminar Pulvinus of *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Cell Physiology* 41: 230-233.
- Palma, F., C. Lluch, C. Iribarne, J.M. García-Garrido, and N.A. Tejera. 2009. Combined effect of salicylic acid and salinity on some antioxidant activities, oxidative stress and metabolite accumulation in *Phaseolus vulgaris*. *Plant Growth Regulation* 58: 307-316.
- 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.
- 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.
- Peña-Cabriales, J. J., y F. Zapata. 1999. Aumento de la fijación biológica del nitrógeno en el frijol común en América Latina. 203p. Improsa. Irapuato, Guanajuato, México.
- Pérez-Llorca, M., A. Casadesús, M. Müller and S. Munné-Bosch. 2019. Leaf orientation as part of the leaf developmental program in the semi-deciduous shrub, *Cistus albidus* L.: diurnal, positional, and photoprotective effects during winter. *Frontiers in Plant Science* 10: 767.
- Peuke, A.D. 2016. ABA flow modelling in *Ricinus communis* exposed to salt stress and variable nutrition. *Journal of Experimental Botany* 67: 5301-5311.
- Polanía, J., S. Beebe, I.M. Rao, C. Poschenrieder, C. Cajiao, S. Barrera, M. Grajales, M. Rivera, N. Barbosa, E. Melo y N. Chaves. 2017. Adaptación del frijol común al cambio climático: avances en tolerancia a sequía y calor. 30 p. *In: El cambio climático un desafío para la producción agrícola del mundo*. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad de Colombia. 29 de Septiembre, International Center for Tropical Agriculture (CIAT), Cali, Colombia.
- Pospíšilová, J. 2003. Participation of phytohormones in the stomatal regulation of gas Exchange during water stress. *Biologia Plantarum* 46: 491-506.
- Raeini-Sarjaz, M., and V. Chalavi. 2008. Pulvinus activity, leaf movement and leaf water-use efficiency of bush bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in hot environment. *International Journal of Biometeorology* 52: 815-822.
- Roller, D. and T. Shak. 2008. Light-driven movements in the solar-tracking leaf of *Lupinus palaestinus* Boiss. *Photochemistry and Photobiology* 52(1): 187-195.
- Ruiz, J.A., G. Medina, I. J. González, H. E. Flores, G. Ramírez, C. Ortiz, K. F. Byerly, y R. A. Martínez. 2013. Requerimientos agroecológicos de cultivos. 2<sup>da</sup> edición. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias. Tepatitlán de Morelos, Jalisco, México.

- Sarjaz, M.R., and V. Chalavi. 2008. Pulvinus activity, leaf movement and leaf water-use efficiency of bush bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in a hot environment. *International Journal of Biometeorology* 52: 815-822.
- Setha, S., S. Kondo, N. Hirai, and H. Ohigashi. 2004. Xanthoxin, abscisic acid and its metabolite levels associated with apple fruit development. *Plant Science* 166: 493-499.
- 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*. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 219-235.
- Silva, H., E. Acevedo, y P. Silva. 2001. Anatomía del tejido fotosintético de diez taxa de *Opuntia* establecidos en el secano árido mediterráneo de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 74 (2): 341-351.
- Suh, S., N. Moran and Y. Lee. 2000. Blue light activates potassium-efflux channels in flexor cells from *Samanea saman* motor organs via two mechanisms. *Plant Physiology* 123: 833-843.
- Suzuki, N., G. Miller, C. Salazar, H.A. Mondal, E. Shulaev, D.F. Cortes, J.L. Shuman, X. Luo, J. Shah, K. Schlauch, V. Shulaev, and R. Mittler. 2013. Temporal-spatial interaction between reactive oxygen species and abscisic acid regulates rapid systemic acclimation in plants. *Plant Cell* 25: 3553-3569.
- Takahashi, S., and M. R. Badger. 2011. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science* 16(1): 53-60.
- Ueda M., and Y. Nakamura. 2007. Chemical basis of plant leaf movement. *Plant Cell Physiology* 48: 900-907.
- Villanueva, L., B. Ormazábal y O. Bustamante. 2020. Hablemos de sequía. 68 p. *In*: Outlook Estacional Invierno 2020, Chile. 3 Junio. Sección de Emergencias y Gestión de Riesgos Agrícolas (SEGRA), Ministerio de Agricultura de Chile, Chile.
- Wahid, A., S. Gelani, M. Ashraf and M.R. Foolad. 2007. Heat tolerance in plants: an overview. *Environmental and Experimental Botany* 61: 199-223.
- Wang, X., K. Haga, Y. Nishizaki and M. Iino. 2001. Blue-Light-Dependent Osmoregulation in Protoplasts of *Phaseolus vulgaris* Pulvini. *Plant Cell Physiology* 42: 1363-1372.
- Wang, P.T., and C.P. Song. 2008. Guard cell signaling for hydrogen peroxide and abscisic acid. *New Phytologist* 178: 703-718.
- Wang, C., M. El-Shetehy, M.B. Shine, K. Yu, D. Navarre, D. Wendehenne, A. Kachroo, and P. Kachroo. 2014. Free radicals mediate systemic acquired resistance. *Cell Reports* 7:348-355.

Watkins, J.M., J.M. Chapman, and G.K. Munday. 2017. Abscisic acid-induced reactive oxygen species are modulated by flavonols to control stomata aperture. *Plant Physiology* 175: 1807-1825.

Wilkinson, S., and W.J. Davies. 2002. ABA-based chemical signaling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell and Environment* 25: 195-210.

Xiong, L., and J. K. Zhu. 2003. Regulation of abscisic acid biosynthesis. *Plant Physiology* 133: 29-36.

Xu, Q., R. L. Henry, J.A. Guikema, and G.M. Paulsen. 1995. Association of high-temperature injury with increased sensitivity of photosynthesis to abscisic acid in wheat. *Environmental and Experimental Botany* 35(4): 441-454.

Yasuda, M., A. Ishikawa, Y. Jikumaru, M. Seki, T. Umezawa, T. Asami, A. Maruyama-Nakashita, T. Kudo, K. Shinozaki, S. Yoshida, and H. Nakashita. 2008. Antagonistic interaction between systemic acquired resistance and the abscisic acid-mediates abiotic stress response in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiology* 20: 1678-92.

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

## APENDICES

### 1. Análisis sencillo de fertilidad de suelo.

Análisis	Nº Lab	Rangos Adecuados	112718
	Unidad		SUELO///

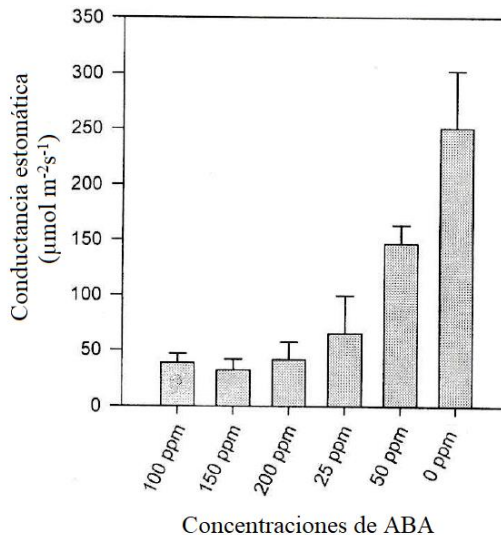
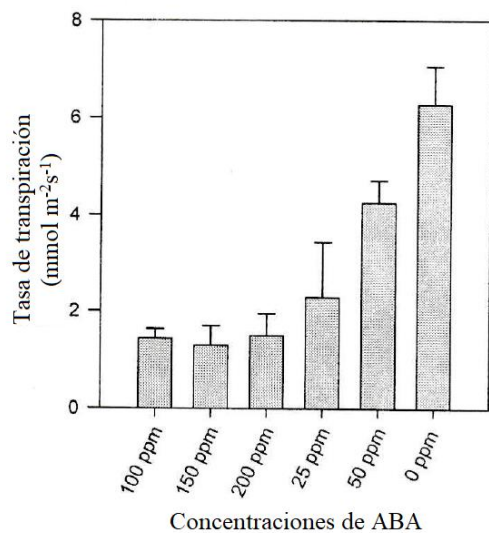
#### PROPIEDADES QUIMICAS

pH susp.	-	-	8,03
M.O	%	-	2,52
CE susp.	mS/cm	< 0,5	0,23
N	mg/Kg	*	3
P Olsen	mg/Kg	20 - 40	7
K	mg/Kg	150 - 300	115
CIC	meq/100gr	5 - 40	11,8

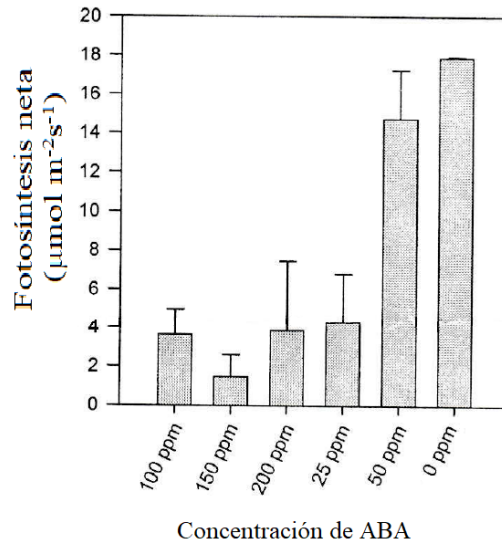
\*Los niveles de N son solo un indicador del N disponibles en un momento determinado y no corresponde al suministro del suelo.

### 2. Ensayo previo para determinar la concentración de ABA a utilizar en el ensayo III.

Se utilizaron cinco concentraciones de ABA para este mini ensayo (25 ppm, 50 ppm, 100 ppm, 150 ppm y 200 ppm), los cuales fueron aplicados en la lámina foliar del folíolo central de 5 plantas de poroto cv. OI al azar (para cada concentración), incluyendo un tratamiento control (sin concentración de ABA). Luego de 20 minutos se obtuvieron los resultados y se determinó que 1 mL de concentración de ABA era suficiente para generar cambios fisiológicos significativos.







Efecto de la aplicación de ABA en hojas de poroto OI con distintas concentraciones de aplicación, donde: 0 ppm = Sin concentración de ABA; 25 ppm = 0,25 mL de ABA; 50 ppm = 0,5 mL de ABA; 100 ppm = 1 mL de ABA; 150 ppm = 1,5 mL de ABA; 200 ppm = 2 mL de ABA; sobre la tasa de transpiración ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), conductancia estomática ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y la fotosíntesis neta ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).

### 3. Valores promedios de resultados obtenidos en el ensayo I:

a) Valores promedios de luz incidente ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y ángulo foliar ( $\text{Cos } \delta$ ).

Tratamiento	Luz incidente	Ángulo foliar
cv. OI + temperatura ambiente	585,73 b	0,26 b
cv. OI + baja temperatura	1.146,80 a	0,52 a
cv. AT + temperatura ambiente	413,01 b	0,19 b
cv. AT + baja temperatura	1.098,53 a	0,50 a

Letras distintas verticalmente indican diferencias significativas.

b) Valores promedios de Temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ), conductancia estomática ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), tasa de transpiración ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y fotosíntesis neta ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).

Tratamiento	Temperatura foliar	Conductancia estomática	Tasa de transpiración	Fotosíntesis neta
cv. OI + temperatura ambiente	23,97 b	148,0	4,51	8,32 b
cv. OI + baja temperatura	24,87 b	128,8	4,14	14,24 a
cv. AT + temperatura ambiente	27,37 a	164,6	4,70	11,16 ab
cv. AT + baja temperatura	24,42 b	196,4	4,87	14,48 a

Letras distintas verticalmente indican diferencias significativas.

#### 4. Valores promedios de resultados obtenidos en el ensayo II

Valores promedios de luz incidente ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y ángulo foliar ( $\text{Cos } \delta$ ).

Tratamiento	Luz incidente	Ángulo foliar
cv. OI sin sombreamiento	728 b	0,33 b
cv. AT sin sombreamiento	912 b	0,41 b
Sombreamiento de lámina foliar en cv. OI	1.384 a	0,62 a
Sombreamiento de lámina foliar en cv. AT	1.571 a	0,71 a
Sombreamiento de pulvínulo en cv. OI	1.434 a	0,65 a
Sombreamiento de pulvínulo en cv. AT	1.801 a	0,81 a
Sombreamiento de lámina foliar y pulvínulo en cv. OI	1.990 a	0,89 a
Sombreamiento de lámina foliar y pulvínulo en cv. AT	2.022 a	0,91 a

Letras distintas verticalmente indican diferencias significativas.

## 5. Valores promedios de resultados obtenidos en el ensayo III:

a) Valores promedios de luz incidente ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y ángulo foliar ( $\text{Cos } \delta$ ).

Tratamiento	Luz incidente	Ángulo foliar
Aplicación de agua y surfactante en lámina foliar de cv. OI	2137 a	0,97 a
Aplicación de agua y surfactante en lámina foliar de cv. AT	756 c	0,34 c
Aplicación de agua y surfactante sobre pulvínulo de cv. OI	1.983 ab	0,90 ab
Aplicación de agua y surfactante sobre pulvínulo de cv. AT	878 c	0,40 c
Aplicación de ABA en lámina foliar de cv. OI	1.221 bc	0,56 bc
Aplicación de ABA en lámina foliar de cv. AT	1.471 bc	0,67 bc
Aplicación de ABA sobre pulvínulo de cv. OI	1.195 bc	0,54 bc
Aplicación de ABA sobre pulvínulo de cv. AT	972 c	0,44 c

Letras distintas verticalmente indican diferencias significativas.

b) Valores promedios de Temperatura foliar ( $^{\circ}\text{C}$ ), conductancia estomática ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), tasa de transpiración ( $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) y fotosíntesis neta ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ).

Tratamiento	Temperatura foliar	Conductancia estomática	Tasa de transpiración	Fotosíntesis neta
Aplicación de agua y surfactante en lámina foliar de cv. OI	24,13 ab	0,97 a	6,12 a	16,79 a
Aplicación de agua y surfactante en lámina foliar de cv. AT	23,03 b	0,34 c	2,21 bc	4,65 bc
Aplicación de agua y surfactante sobre pulvínulo de cv. OI	24,27 ab	0,90 ab	5,24 a	14,95 a
Aplicación de agua y surfactante sobre pulvínulo de cv. AT	22,57 b	0,40 c	3,08 b	7,12 b
Aplicación de ABA en lámina foliar de cv. OI	24,43 ab	0,56 bc	3,06 b	7,53 b
Aplicación de ABA en lámina foliar de cv. AT	25,93 a	0,67 bc	1,09 c	2,50 c
Aplicación de ABA sobre pulvínulo de cv. OI	24,17 ab	0,54 bc	5,90 a	8,73 b
Aplicación de ABA sobre pulvínulo de cv. AT	22,97 b	0,44 c	2,12 bc	4,83 bc

Letras distintas verticalmente indican diferencias significativas.