

## Efectos fisiológicos del estrés hídrico en variedades de frijol tolerantes a la sequía

Physiological effects of water stress in cultivars of bean tolerant to drought

Víctor Montero-Tavera<sup>1</sup>, Glenda M. Gutiérrez-Benicio<sup>2</sup>, Ana I. Mireles-Arriaga<sup>3</sup>,  
César L. Aguirre-Mancilla<sup>2</sup>, Jorge A. Acosta-Gallegos<sup>1</sup>, Jorge E. Ruiz-Nieto<sup>3\*</sup>.

<sup>1</sup>Campo Experimental Bajío, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias.

<sup>2</sup>Departamento de Estudios de Posgrado e Investigación, Instituto Tecnológico de Roque, Tecnológico Nacional de México.

<sup>3</sup>Departamento de Agronomía, Universidad de Guanajuato, Km 9 Carretera Irapuato-Silao, Irapuato, Guanajuato, México, 36500.

Correo electrónico: [jorge.ruiz@ugto.mx](mailto:jorge.ruiz@ugto.mx)

\*Autor de correspondencia

### Resumen

El entendimiento de la respuesta fisiológica al estrés hídrico resulta un factor clave para identificar variedades tolerantes en cultivos agrícola como el frijol. El presente estudio tuvo como objetivo determinar los caracteres diferenciales en la respuesta fisiológica a la sequía entre variedades de frijol contrastantes en su tolerancia al estrés hídrico. El experimento se realizó en condiciones de invernadero y utilizando tratamientos de sequía como fuente de variación experimental durante dos etapas fenológicas con cuatro variedades. Las respuestas fisiológicas a la sequía fueron diferentes entre las variedades susceptibles y tolerantes, incluso entre estas. De acuerdo con los resultados, la variedad más tolerante fue Pinto Saltillo (PS). La tasa de fotosíntesis, la producción de semillas, la biomasa del follaje (BF) y la raíz pueden ser criterios útiles en la identificación y selección de genotipos tolerantes a este estrés.

**Palabras clave:** *Phaseolus vulgaris*; estrés hídrico; respuesta fisiológica.

### Abstract

Understanding the physiological response to water stress is a key component to identify tolerant cultivars on crops such as bean. The aim of this study was to determine the differential traits in the physiological response to drought among bean cultivars contrasting in their tolerance to water stress. The experiment was performed in greenhouse conditions using drought treatments as a source of experimental variation during two phenological stages with four cultivars. The physiological responses to drought were different between susceptible and tolerant cultivars. According to the results, Pinto Saltillo (PS) was the most tolerant cultivar. Photosynthesis rate, seed production, foliage and root biomass could be used as criteria to identify and select tolerant genotypes to water stress.

**Keywords:** *Phaseolus vulgaris*; water stress; physiological response.

Recibido: 3 de marzo de 2017

Aceptado: 24 de octubre de 2018

Publicado: 08 de abril de 2019

**Como citar:** Montero-Tavera, V., Gutiérrez-Benicio, G. M., Mireles-Arriaga, A. I., Aguirre-Mancilla, C. L., Acosta-Gallegos, J. A., & Ruiz-Nieto, J. E. (2019). Efectos fisiológicos del estrés hídrico en variedades de frijol tolerantes a la sequía. *Acta Universitaria* 29, e1816. doi: <http://doi.org/10.15174/au.2019.1816>

## Introducción

Las condiciones climáticas que imperan en el mundo resultan en anomalías en la precipitación pluvial, generando severos periodos de sequía, lo que lleva a la agricultura a un problema crítico en la disponibilidad y manejo de los recursos hídricos (Guoju *et al.*, 2016). Los periodos de sequía generan estrés en las plantas, desencadenando reacciones que pueden culminar en una reducción considerable del rendimiento. A fin de reducir estas afectaciones, existen protocolos de selección de variedades tolerantes con base en el perfil genético (Blair, Cortés & Bartels, 2016). Dada la importancia de generar materiales con un alto grado de tolerancia al estrés hídrico y potencial productivo, la identificación de caracteres morfológicos y fisiológicos asociados con la tolerancia a la sequía puede ser un criterio para seleccionar genotipos con dicho carácter en cultivos de importancia agroalimentaria como el frijol. Si bien la magnitud de la respuesta al estrés hídrico varía entre las diferentes variedades de esta especie, como lo demuestran los resultados de Zlatev, Lidon, Ramalho & Yordanov (2006), es indispensable identificar las variedades con el mayor grado de tolerancia al estrés hídrico en cada región agrícola para utilizarlos como modelos comparativos en los programas de mejoramiento genético (Mir, Zaman-Allah, Sreenivasulu, Trethowan & Varshney, 2012). En México, la sequía excepcional que se presentó en el 2011 redujo el rendimiento del frijol 11% y la producción total obtenida 51.2% (567 742 t), respecto al año anterior (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera [SIAP], 2016). De acuerdo con las predicciones del cambio climático para la región Bajío, se espera un incremento en la incidencia, intensidad y duración de las sequías mayor que el promedio mundial; se espera que el siguiente periodo de sequía intensa ocurrirá entre 2019 y 2024, trayendo consigo impactos negativos en la producción agrícola (Boyd & Ibararán, 2009). En el Bajío solo se cultivan principalmente dos variedades tolerantes a la sequía, Pinto Villa (PV) y Pinto Saltillo (PS) (Acosta-Díaz, Trejo-López, Ruiz-Posadas, Padilla-Ramírez & Acosta-Gallegos, 2004; Rosales *et al.*, 2012; Ruiz-Nieto *et al.*, 2015). Se cree que ambas líneas resisten la sequía de diferentes maneras, aunque pocas investigaciones se han realizado para identificar diferencias entre ambas variedades (Villordo-Pineda, González-Chavira, Giraldo-Carbajo, Acosta-Gallegos & Caballero-Pérez, 2015). De acuerdo con Rosales, Cuellar-Ortiz, de la Paz Arrieta-Montiel, Acosta-Gallegos & Covarrubias (2013), variables fisiológicas, como el contenido relativo de agua y la conductancia estomática ( $g_s$ ), deberían de comportarse diferente entre variedades tolerantes y susceptibles a la sequía, mientras que Beebe, Rao, Blair & Acosta (2013) sugieren que las adaptaciones de la raíz y el follaje junto con un incremento de la fotosíntesis ( $A$ ) deberían de conferir tolerancia a las plantas que presenten estas respuestas. El presente estudio tuvo como objetivo determinar los caracteres diferenciales en la respuesta fisiológica a la sequía entre variedades de frijol contrastantes en su tolerancia al estrés hídrico.

## Materiales y Métodos

Se utilizaron cuatro variedades de frijol con antecedentes de comportamiento diferente al estrés hídrico. Como variedades tolerantes se utilizó a PS y PV, mientras que como materiales susceptibles se utilizó a Bayo Madero (BM) y Canario 60 (C60); las cuatro variedades son de fotoperiodo corto, las tres primeras son del acervo genético mesoamericano y la última es de origen andina (Acosta-Díaz *et al.*, 2004; Rosales *et al.*, 2012; Parra, Coello, Acosta & Martínez-Barajas, 2004). Las semillas se germinaron en cámara húmeda y posteriormente se trasplantaron a macetas (16 cm de alto x 18 cm de diámetro) con sustrato tipo turba (Sunshine® mezcla No. 3) previamente homogenizado. Cinco plantas de cada variedad en macetas individuales se mantuvieron en riego hasta que las plantas desarrollaron tres trifolios (V), en este momento el riego se suspendió hasta que se presentaron síntomas de sequía (flacidez y/o marchitez). Posteriormente las plantas se mantuvieron en riego nuevamente. A un segundo grupo de plantas se les suspendió el riego cuando estas iniciaron la floración (R) y un tercer grupo se sometió a sequía en la etapa V, para ser sometidas nuevamente a sequía en la etapa R después de su recuperación; posteriormente, las plantas se mantuvieron en riego hasta terminar su ciclo. Finalmente, como control, un grupo de plantas se mantuvo en condiciones de riego durante todo su ciclo biológico. El experimento se mantuvo durante 75 días en

condiciones de invernadero en las instalaciones del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) Campo Experimental Bajío (Cebaj) situado a los 20° 31' latitud norte y 100° 45' longitud oeste a 1765 m snm, con un clima semiseco semicálido según el Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI, 2018). Durante el experimento, las temperaturas máxima y mínima promedio fueron de 31.8 °C y 14.5 °C, con humedades relativas máxima y mínima promedio de 91.1% y 63.2% de acuerdo con la estación meteorológica local del INIFAP.

En las etapas V y R se contabilizó el número de estomas (DE) por 0.137 mm<sup>2</sup> mediante impresiones negativas del envés de las hojas obtenidas con barniz acrílico transparente; se evaluó el contenido relativo de agua en el follaje (CRA, %) mediante el procedimiento descrito por Bernacchia, Salamini & Bartels (1996), para lo cual se obtuvieron muestras de 1.5 cm<sup>2</sup> de las hojas representativas del estado fisiológico de las plantas y estas se pesaron en fresco. Posteriormente, las muestras se mantuvieron sumergidas en agua destilada por 12 h y se obtuvo su peso. Después, las muestras se deshidrataron a 80 °C por 12 h y se obtuvo el peso seco. Finalmente, se calculó el CRA mediante la siguiente fórmula.

$$CRA = \left( \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}}{\text{Peso saturado} - \text{Peso seco}} \right) 100$$

Se evaluó la biomasa, secando las plantas a 80 °C durante 12 h y esta, a su vez, se separó en la correspondiente al follaje (BF) y a la raíz (BR). Se midió la  $g_s$  (mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) y la tasa fotosintética (A) (µmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) mediante un analizador de gases infrarrojo CI-340 (CID Bio-Science, Inc.); las mediciones se realizaron entre las 12:00 h y las 13:00 h, considerando las hojas que mejor reflejaban el estado fisiológico de las plantas. Como un indicador de la intensidad del estrés hídrico, se evaluó el contenido de humedad del sustrato (CHS, %), con base en el porcentaje de la capacidad de campo del sustrato y la determinación previamente reportada de 1.89 g de agua g de suelo<sup>-1</sup> (Ruiz-Nieto *et al.*, 2015). Se pesó la semilla producida (PRO, g) y se evaluó su tamaño mediante el peso de cien semillas (P100S, g). Los resultados se analizaron en un diseño completamente al azar con cinco repeticiones y se realizaron de separación de medias de Tukey ( $p < 0.05$ ) mediante el *software* estadístico SAS System for Windows 9.1. Para las variables CCS, BF, BR, DE, CRA, A y  $g_s$  los análisis se realizaron por cada etapa fenológica, mientras que para las variables PRO y P100S los análisis se realizaron por cada variedad.

El contenido de humedad del sustrato fue diferente en riego, con un promedio de 37.0%, y en sequía, con un promedio de 3.2%, en los tratamientos correspondientes (tabla 1). La biomasa correspondiente al BF presentó diferencias entre variedades, etapas fenológicas y niveles de estrés hídrico. Esto indica que, aunque la plasticidad morfológica forma parte de la respuesta ante el estrés, la disponibilidad de agua modifica la magnitud de la reducción en la BF (Muñoz-Perea *et al.*, 2006). En la etapa V, en riego y sequía, las variedades que formaron más BF fueron PV (3.8 g) y BM (3.7 g), respectivamente, mientras que, en la etapa R, en riego, PS (6.3 g) fue la variedad con una mayor formación de BF y BM (5.2 g) en sequía. El tratamiento de doble sequía consecutiva fue el que más limitó la formación de biomasa en todas las variedades respecto a los demás tratamientos de sequía y el riego. Respecto a la BR, en condiciones de riego en la etapa V, las variedades PV, PS y BM fueron las que generaron más BR. Una respuesta común en condiciones de sequía corresponde al aumento en la formación de raíces con el fin de explorar el sustrato en busca de agua, dicha respuesta fue más evidente en la etapa V, el incremento en PV, PS, BM y C60 fue de 153.3%, 277.8%, 440.0% y 20.0%, respecto sus tratamientos de riego. En la evaluación de la DE se identificaron diferencias altamente significativas ( $p < 0.01$ ), donde la mayor reducción en la DE se observó en las variedades tolerantes, principalmente en la etapa R y de doble sequía consecutiva. De acuerdo con Xu & Zhou (2008), el estrés hídrico severo reduce la DE, pero el estrés moderado incrementa esta variable. Los resultados aquí presentados sugieren que las variedades tolerantes tienen una mayor plasticidad morfológica para modificar su DE y que el estrés hídrico al que se sometió a las plantas fue severo. Aunque los resultados sugieren lo antes mencionado con base en observaciones biológicas, debido a la variación

en las determinaciones, sería complicado utilizar esta variable para discriminar entre tolerantes y susceptibles. Respecto a la evaluación del CRA, en la etapa R, en las variedades tolerantes se identificó una tendencia de esta variable a incrementar en respuesta a la sequía. Tanto en PV como PS se incrementó la respuesta de 15.1% y 30.1% respecto al riego, mientras que en el tratamiento de doble sequía el incremento fue de 20.1% y 29.8%, respectivamente. De acuerdo con Nayyar & Gupta (2006), cuando las hojas son sometidas a estrés hídrico, estas presentan una reducción del CRA. En nuestros resultados, solamente la variedad susceptible C60 presentó dicha reducción; por lo tanto, al menos las variedades tolerantes poseen mecanismos diferentes para manejar el agua y mantener sus tejidos hidratados aún en condiciones hídricas limitantes, respecto a esta variedad susceptible. Al igual que la variable anterior, pese a las observaciones biológicas, la variabilidad en las determinaciones haría difícil discriminar entre tolerantes y susceptibles.

La respuesta fisiológica que mejor describió la respuesta diferencial fue la tasa de  $A$ ; en todos los tratamientos de sequía, variedades y etapas se observó una reducción en la  $A$  respecto al riego, excepto en la variedad PS en el tratamiento de doble sequía. Aunque en general la  $A$  se redujo debido a la sequía, esta no se inhibió como lo hizo la  $g_s$ . En respuesta a varios tipos de estrés abiótico como la sequía, las células guardan, regulan o cierran los estomas para evitar la pérdida excesiva de agua y la deshidratación excesiva de los tejidos (Daszkowska-Golec & Szarejko, 2013). La mayor reducción de la  $A$  se presentó en PV, C60 y BM en el tratamiento de sequía en la etapa R con una reducción de 19.0%, 20.8% y 31.4%, correspondientemente respecto al riego. En el caso de PS, esta presentó la menor reducción de la  $A$  en esta etapa fenológica (8.6%) y en el tratamiento de doble sequía consecutiva presentó un incremento de 13.8% respecto al riego, lo cual sugiere que la capacidad para mantener una alta  $A$  en sequía es esencial en la tolerancia que presenta esta variedad. Se podría aseverar que en PS la tasa fotosintética fue igual en sequía y riego tanto en la etapa V como en la R. La respuesta de PS resultó diferente incluso a la otra variedad tolerante (PV). En condiciones de riego en las etapas V y R, las variedades PV, BM y C60 presentaron las tasas de  $A$  más altas. De acuerdo con lo esperado, la  $g_s$  fue prácticamente nula en las cuatro variedades debido a la severidad del estrés; es decir, que si el estrés hubiera sido menos intenso, los valores de la  $g_s$  no habrían sido prácticamente cero. En riego en las etapas V y R, la variedad PS fue la que presentó menores valores de  $g_s$ , lo cual sugiere que incluso en condiciones con suficiente agua disponible, esta variedad podría usar este recurso de manera eficiente como ha sido reportado previamente (Ruiz-Nieto *et al.*, 2015).

Tabla 1. Variables morfológicas y fisiológicas evaluadas.

Variable	Etapas	PV-S	PV-DS	PV-R	PS-S	PS-DS	PS-R	BM-S	BM-DS	BM-R	C60-S	C60-DS	C60-R
CHS	V**	2.3 c	-	30.6 a	2.4 c	-	29.5 ab	1.9 c	-	25.7 b	3.1 c	-	29.1 ab
	R**	3.0 d	3.7 d	49.9 a	3.1 d	4.9 d	34.9 c	2.7 d	5.1 d	54.3 a	2.6 d	3.7 d	41.6 b
BF	V**	2.6 d	-	3.8 a	3.2 bc	-	2.9 cd	3.7 ab	-	3.0 cd	2.6 d	-	3.0 cd
	R**	4.4 bcd	3.9 cd	4.7 bcd	3.9 cd	3.5 d	6.3 a	5.2 abc	4.4 bcd	5.6 ab	5.1 abc	4.0 bcd	4.7 bcd
BR	V**	3.8 a	-	1.5 b	3.4 a	-	0.9 b	3.2 b	-	0.5 a	0.6 b	-	0.5 b
	R**	0.9 b	0.9 b	1.6 a	0.8 b	0.7 b	1.6 a	1.1 ab	0.9 b	1.6 a	1.3 ab	0.9 b	1.0 b
DE	V**	40.0 abc	-	45.0 a	39.8 abc	-	43.4 ab	39.2 bcd	-	41.8 abc	33.8 d	-	36.2 cd
	R**	43.2 ab	41.0 abc	48.4 a	38.0 abc	34.4 bc	46.0 ab	39.2 abc	46.0 ab	44.0 ab	40.6 abc	30.4 c	38.0 abc
CRA	V**	65.7 ab	-	67.0 a	67.7 a	-	66.9 a	76.9 a	-	74.6 a	54.6 b	-	69.4 a
	R**	74.0 abc	77.2 abc	64.3 bc	74.3 abc	76.7 abc	59.1 c	71.6 abc	78.6 ab	85.8 a	78.0 abc	82.1 ab	82.6 ab
A	V**	6.5 c	-	7.4 ab	6.1 c	-	6.8 bc	4.7 d	-	6.3 c	6.6 bc	-	7.9 a
	R**	5.1 ef	6.1 bcde	6.3 abcd	5.3 def	6.6 abc	5.8 cde	4.8 f	6.2 abcd	7.0 ab	5.7 cdef	5.8 cde	7.2 a
gs	V**	0.0 d	-	173 b	0.0 d	-	148 c	0.0 d	-	196 a	0.0 d	-	176 b
	R**	0.0 d	0.0 d	166 a	0.0 d	0.0 d	113 c	0.0 d	0.0 d	138 b	0.0 d	0.0 d	141 b

Variedades: Pinto Villa (PV), Pinto Saltillo (PS), Bayo Madero (BM), Canario 60 (C60). Tratamientos: sequía (S), doble sequía evaluada en la etapa reproductiva (DS), riego (R). Etapas fenológicas: vegetativa (V), etapa reproductiva (R). Variables: contenido de humedad del sustrato (CHS, %), biomasa del follaje (BF, g), biomasa de la raíz (BR, g), densidad estomática (DE, estomas por 0.137 mm<sup>2</sup>), contenido relativo de agua (CRA, %), tasa de fotosíntesis (A, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), conductancia estomática (gs, mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), peso de semilla producida por planta (PRO, g), peso de cien semillas (P100S, g). Análisis: valores con la misma letra dentro de hileras de promedios son estadísticamente iguales Tukey ( $p < 0.05$ ), diferencias significativas  $p < 0.05$  (\*), diferencias altamente significativas  $p < 0.01$  (\*\*), sin valor (-).

Fuente: Elaboración propia.

Todas las variedades que fueron sometidas a tratamientos de sequía en la etapa V, R y el doble estrés consecutivo, redujeron su PRO, respecto al riego correspondientemente (tabla 2). En PV, el tratamiento de doble sequía consecutiva fue el que más redujo a la producción de semilla de esta variedad, con una reducción del 69.9%, respecto al riego. La variedad PS fue la que más semilla produjo en riego e incluso en el tratamiento de sequía en la etapa V, la mayor reducción respecto al riego se determinó en el tratamiento de doble sequía consecutivo, con una reducción de 57.8%. Con base en lo anterior, resulta pertinente aseverar que, entre las dos variedades reportadas como tolerantes, PS posee mecanismos que le confieren un mayor grado de tolerancia a la sequía, con respecto a PV. BM fue la variedad que presentó una mayor reducción (70.1%) de su PRO en el tratamiento de sequía en la etapa V. Esto es similar a lo expuesto por Rosales *et al.* (2012), quien menciona que los periodos de sequía inesperados resultan en pérdidas que pueden llegar a reducir la producción 80%. La variedad C60 fue menos afectada por los tratamientos de sequía en cada etapa, por lo que resultó menos susceptible que BM. Como se esperaba, el tratamiento de doble sequía consecutiva fue el que tuvo mayor efecto en la producción de semilla en las cuatro variedades, donde inesperadamente PV, a pesar de su carácter tolerante, resultó ser la variedad más afectada en este tratamiento, reduciendo su PRO 69.6%, respecto al riego, mientras que en C60, BM y PS así como BM y C60, la reducción fue de 41.4%, 47.1% y 57.9%, destacando principalmente la variedad tolerante. La reducción en el tamaño de la semilla P100S de las variedades PV, PS y C60 en el tratamiento de doble sequía fue de 21.2 g, 11.4 g y 6.9 g, respecto al riego. De acuerdo con Anjum *et al.* (2001), una reducción en el llenado del grano se debe a una disminución de la actividad enzimática asociada con la síntesis de sacarosa y almidón. En el tratamiento de doble sequía, las variedades tolerantes redujeron el tamaño de su semilla, mientras que BM incrementó su tamaño 66.0%; es decir, que mientras las tolerantes produjeron semilla pequeña en abundancia, BM produjo pocas semillas, pero de tamaño grande. Si, bien, ambas estrategias son distintas,

cada una tiene sus propias ventajas respecto a asegurar la descendencia, como menciona Moles & Westoby (2006).

**Tabla 2.** Producción y tamaño de semilla.

Variable	Variedad	SV	SR	DS	R
PRO	PV**	1.90 b	1.89 b	0.92 c	3.06 a
	PS**	2.44 b	1.94 bc	1.85 c	4.38 a
	BM**	0.77 c	1.53 b	1.38 b	2.61 a
	C60**	2.09 b	1.58 c	1.53 c	2.61 a
P100S	PV**	27.5 b	28.3 b	24.8 b	46.0 a
	PS**	25.6 b	23.2 b	22.5 b	33.9 a
	BM**	35.8 a	35.3 a	43.5 a	26.2 b
	C60**	26.8 bc	31.4 ab	25.8 c	32.7 a

Variedades: Pinto Villa (PV), Pinto Saltillo (PS), Bayo Madero (BM), Canario 60 (C60). Tratamientos: sequía en la etapa vegetativa (SV), sequía en la etapa reproductiva (SR), sequía consecutiva en las etapas vegetativa y reproductiva (DS), riego (R). Pesó de semilla producida (PRO, g), peso de cien semillas (P100S, g). Análisis: valores con la misma letra dentro de hileras de promedios son estadísticamente iguales Tukey ( $p < 0.05$ ), diferencias significativas  $p < 0.05$  (\*), diferencias altamente significativas  $p < 0.01$  (\*\*).

Fuente: *idem*.

## Conclusiones

Las respuestas fisiológicas a la sequía fueron diferentes entre las variedades susceptibles y tolerantes, incluso entre estas. La tasa de A, la PRO, la BF y la BR pueden ser criterios útiles en la identificación y selección de genotipos tolerantes a este estrés.

## Referencias

- Acosta-Díaz, E., Trejo-López, C., Ruiz-Posadas, L. D. M., Padilla-Ramírez, J. S., & Acosta-Gallegos, J. A. (2004). Adaptación del frijol a sequía en la etapa reproductiva. *Terra Latinoamericana*, 22(1), 49-58.
- Anjum, S. A., Xie, X. Y., Wang, L. C., Saleem, M. F., Man, C., & Lei, W., (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal Agricultural Research*, 6(9), 2026-2032. doi: <https://doi.org/10.5897/AJAR10.027>
- Beebe, S., Rao, I., Blair, M., & Acosta, J. (2013). Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Frontiers Physiology*, 4, 35. doi: <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00035>
- Bernacchia, G., Salamini, F., & Bartels D. (1996). Molecular characterization of the rehydration process in the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Plant Physiology*, 111, 1043-1050. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.111.4.1043>
- Blair, M. W., Cortés, A. J., & This, D. (2016). Identification of an ERECTA gene and its drought adaptation associations with wild and cultivated common bean. *Plant Science*, 242, 250-259. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.08.004>

- Boyd, R., & Ibararán, M. E. (2008). Extreme climate events and adaptation: an exploratory analysis of drought in Mexico. *Environment Development Economics*, 14(03), 371-395. doi: <https://doi.org/10.1017/S1355770X08004956>
- Daszkowska-Golec, A., & Szarejko, I. (2013). Open or close the gate—stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. *Frontiers in Plant Science*, 4, 138. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00138>
- Guoju, X., Fengju, Z., Juying, H., Chengke, L., Jing, W., Fei, M., Yubi, Y., Runyuan, W., & Zhengji, Q. (2016). Response of bean cultures' water use efficiency against climate warming in semiarid regions of China. *Agricultural Water Management*, 173, 84-90. doi: <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.05.010>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2018. *Climatología*. Recuperado el 18 de marzo del 2018 de <http://siap.gob.mxhttps://www.inegi.org.mx/temas/mapas/climatologia/>
- Mir, R. R., Zaman-Allah, M., Sreenivasulu, N., Trethowan, R., & Varshney, R. K. (2012). Integrated genomics, physiology and breeding approaches for improving drought tolerance in crops. *Theoretical Applied Genetics*, 125(4), 625-645. doi: <https://doi.org/10.1007/s00122-012-1904-9>
- Moles, A. T., & Westoby, M. (2006). Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos*, 113(1), 91-105. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14194.x>
- Muñoz-Perea, C. G., Terán, H., Allen, R. G., Wright, J. L., Westermann, D. T., & Singh, S.P. (2006). Selection for drought resistance in dry bean landraces and cultivars. *Crop Science*, 46(5), 2111-2120. doi: <https://doi.org/10.2135/cropsci2006.01.0029>
- Nayyar, H., & Gupta, D. (2006). Differential sensitivity of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants to water deficit stress: Association with oxidative stress and antioxidants. *Environmental and Experimental Botany*, 58(1-3), 106-113. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2005.06.021>
- Parra, C., Coello, P., Acosta, G. J., & Martínez-Barajas, E. (2004). Respuesta a la deficiencia de fosfato de genotipos de frijol contrastantes en su capacidad de crecer en suelos con bajo contenido de fósforo. *Agrociencia*, 38(2), 131-139.
- Rosales, M. A., Ocampo, E., Rodríguez-Valentín, R., Olvera-Carrillo, Y., Acosta-Gallegos, J., & Covarrubias, A. A. (2012). Physiological analysis of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars uncovers characteristics related to terminal drought resistance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 56, 24-34. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2012.04.007>
- Rosales, M. A., Cuellar-Ortiz, S. M., de la Paz Arrieta-Montiel, M., Acosta-Gallegos, J., & Covarrubias, A. A. (2013). Physiological traits related to terminal drought resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 93(2), 324-331. doi: <https://doi.org/10.1002/jsfa.5761>
- Ruiz-Nieto, J. E., Aguirre-Mancilla, C. L., Acosta-Gallegos, J. A., Raya-Pérez, J. C., Piedra-Ibarra, E., Vázquez-Medrano, J., & Montero-Tavera, V. (2015). Photosynthesis and chloroplast genes are involved in water-use efficiency in common bean. *Plant Physiology and Biochemistry*, 86, 166-173. doi: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.11.020>
- Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera (SIAP). 2016. *Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera*. Recuperado el 10 de octubre de 2016 de <https://www.gob.mx/siap/acciones-y-programas/produccion-agricola-33119>
- Villordo-Pineda, E., González-Chavira, M. M., Giraldo-Carbajo, P., Acosta-Gallegos, J. A., & Caballero-Pérez, J. (2015). Identification of novel drought-tolerant-associated SNPs in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Frontiers of Plant Science*, 6, 546. doi: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00546>
- Xu, Z., & Zhou, G. (2008). Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*, 59(12), 3317-3325. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/ern185>
- Zlatev, Z. S., Lidon, F. C., Ramalho, J. C., & Yordanov, I. T. (2006). Comparison of resistance to drought of three bean cultivars. *Biologia Plantarum*, 50(3), 389-394. <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007%2Fs10535-006-0054-9.pdf>