

Tolerancia al Estrés Hídrico y Fitosanitario Mediante Indicadores Agronómicos y Fisiológicos en Diferentes Variedades de Frijol (*Phaseolus vulgaris* L.)

Tolerance to Water and Plant Stress Through Agronomic and Physiological Indicators in Different Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Varieties

Aurelio Pedroza Sandoval, Ricardo Trejo Calzada y José Antonio Chávez Rivero, Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas de la Universidad Autónoma Chapingo. Bermejillo, Dgo. CP 35230, México; **José Alfredo Samaniego Gaxiola,** Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, Matamoros, Coah. Correspondencia: apedroza@chapingo.uruza.edu.mx

(Recibido: Noviembre 26, 2013 Aceptado: 18 Marzo, 2014)

Pedroza Sandoval A, Trejo Calzada R, Chávez Rivero JA y Samaniego Gaxiola JA. 2013. Tolerancia al estrés hídrico y fitosanitario mediante indicadores agronómicos y fisiológicos en diferentes variedades de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). Revista Mexicana de Fitopatología 31 (2): 91-104.

Resumen. Las plagas, enfermedades y la sequía son los principales factores adversos en la producción de frijol. El objetivo de este estudio fue evaluar, desde el punto de vista fitosanitario, diferentes variedades de frijol en dos contenidos de humedad edáfica: capacidad de campo (CC) y punto de marchitez permanente (PMP). Se usó un diseño en bloques al azar en un arreglo de parcelas divididas. Las plagas presentes fueron la chicharrita (*Empoasca kraemerii*) y el minador de la hoja (*Xenochalepus signaticollis*); las principales enfermedades incidentes fueron la muerte pre y posemergente (*Rhizoctonia solani* y *Fusarium* sp.), tizón común (*Xanthomonas phaseoli*) y la virosis del frijol (BCMV). No hubo efecto de interacción entre los factores de variación. La variedad Mayocoba fue la más afectada por muerte pre y posemergente (62.5 %), pero menos afectada por tizón común. En general, la muerte pre y posemergente de plantas fue mayor (35.7 %), cuando la humedad del suelo fue próxima a PMP, aunque con menor conductancia y transpiración y mayor eficiencia fotosintética, respecto a cuando se mantuvo la humedad próxima a CC. La variedad Pinto Americano tuvo mayor estabilidad en su actividad fotosintética, al pasar de la condición favorable (CC) a la desfavorable (PMP).

Palabras clave adicionales: Estrés vegetal, Variedades frijol, Fotosíntesis, Fitosanidad.

El frijol es uno de los cultivos básicos en México. En 2012 se sembraron 1.87 millones de hectáreas, con una producción de 1.3 t (SAGARPA, 2013), el 87 % en condiciones de

Abstract. Pest, plant diseases and drought are the main problems in the production of beans. The objective of this study was to evaluate, from a plant health perspective, the response of different bean cultivars to Field Capacity (FC), and Permanent Wilting Point (PWP) of soil moisture. A randomized complete block design arranged in split-plot treatments was used. The main insect pests were the leafhopper (*Empoasca kraemerii*) and the leaf miner (*Xenochalepus signaticollis*). The main plant diseases during the season were the pre and post-emergence plant death (*Rhizoctonia solani* and *Fusarium* sp.), common blight (*Xanthomonas phaseoli*) and bean common mosaic virus (BCMV). No significant interaction effect was detected between factors. Mayocoba bean cultivar was significantly more affected in pre and post-emergence plant death (62.5 %), but less damaged by common blight. In general, the pre and post-emergent plant death was higher (35.7 %), when the plant soil moisture was near to PWP, associated to less conductance and transpiration, but higher photosynthetic efficiency, compared to when soil moisture was near FC. Pinto Americano cultivar was able to maintain photosynthesis stability to the change of optimum to suboptimum soil content.

Additional keywords: Plant stress, Beans cultivar, Photosynthesis, Plant Diseases.

Beans are one of the basic crops in Mexico. In 2012, 1.87 million hectares were planted and 1.3 tons were produced (SAGARPA, 2013), from those, 87 % was under rainfall conditions of high climatic risk, mainly drought. Beans are grown in practically all regions of the country and conditions of soil and climate, ranking second in importance by total surface planted nationwide, only after corn. National demand in recent years has been 910,000 t yr⁻¹, which sometimes has required imports, based on an

temporal de alto riesgo climático, principalmente la sequía. El frijol se cultiva prácticamente en casi todas las regiones del país y condiciones de suelo y clima, ocupando el segundo lugar en importancia por superficie sembrada total a nivel nacional, sólo después del maíz. La demanda nacional en los últimos años ha sido de 910, 000 t año⁻¹, lo cual en algunos períodos ha requerido de importaciones, con base en un déficit estimado de 400,000 t año⁻¹, lo anterior, por el impacto de siniestros de tipo biótico y abiótico y la disminución de la superficie dedicada a este cultivo. Adicionalmente, ante un escenario de menor oferta nacional e internacional, los precios del frijol se han incrementado de manera extraordinaria, correspondiente a un 68 % en EEUU y hasta un 100 % en México, no tanto reflejado en el productor, sino en el consumidor (Manríquez, 2012).

La principal limitante de la productividad es la escasa disponibilidad de agua, fenómeno que se agudiza en regiones con bajo régimen pluvial (Covarrubias y Velázquez, 2010). Aunado a lo anterior, debe agregarse otros factores de causalidad en el impacto negativo de la producción de este cultivo, como son los de tipo fitosanitario. Plagas, enfermedades y sequía, son a menudo factores de alto impacto en la reducción productiva de esta leguminosa y otros cultivos (CONAFOR, 2012), incrementando la vulnerabilidad económica de los productores y repercutiendo en los altos precios en el mercado. Significa que los factores de estrés, son causa de pérdidas económicas en los cultivos, como el frijol. El estrés vegetal se entiende como cualquier factor ambiental biótico o abiótico que reduce la tasa de algún proceso fisiológico, por ejemplo el crecimiento o fotosíntesis, por debajo de la tasa máxima respecto de la que podría alcanzar (Lambers *et al.*, 1998).

En la Comarca Lagunera de los Estados de Coahuila y Durango, el frijol se cultiva tanto en condiciones de riego como de temporal, ésta última mediante la cosecha de agua de ladera. En cualquiera de estos casos, el agua es el recurso crítico; en las zonas de riego ante el abatimiento del acuífero, se hace indispensable identificar especies y variedades, que mantengan su productividad con el mínimo de agua que se les pueda suministrar. En los cultivos de temporal, materiales genéticos deberán también ser útiles ante el errático y disminuido volumen pluviométrico anual del que se dispone, el cual en promedio es de 240 mm, pero que en los últimos 10 años, a causa de las sequías recurrentes, ha sido menor que el promedio histórico regional (Guzmán *et al.*, 2006).

Respecto al patosistema del frijol en el área de estudio, es común la incidencia de mosquita blanca (*Bemisia spp*), minador de la hoja (*Xenochalepus signaticollis* Baly) y esporádicamente algunos barrenadores del tallo; así como las enfermedades reconocidas como la pudrición de raíz (*Rhizoctonia solani* Kuhn y/o *Fusarium spp*), tizón común del frijol (*Xanthomonas phaseoli*) y el virus mosaico común del frijol (BMCV). Debido al complejo fitosanitario presente, es común el impacto negativo en la producción, más aún cuando se combina con los factores ambientales relacionados a la disponibilidad hídrica, tanto en exceso como en deficiencias (Pedroza y Samaniego, 2003). El

estimated 400,000 ton yr⁻¹ deficit, because of the impact of biotic and abiotic sinisters and decrease in the area devoted to this crop. Additionally, in a scenario of lower domestic and international supply, bean prices have increased dramatically, corresponding to 68 % in the U.S. and up to 100 % in Mexico, not so much reflected in the producer but the consumer (Manríquez, 2012).

The main constraint of productivity is the limited availability of water, a phenomenon that is exacerbated in regions with low rainfall regime (Covarrubias and Velázquez, 2010). Besides this, another causal factors in the negative impact of the production of this crop must be added, such as those of the phytosanitary type. Pests, diseases and drought, are often high impact factors in reducing the production of this legume and other crops (CONAFOR, 2012), increasing the economic vulnerability of producers and impacting the high prices in the market. Meaning that stressors cause economic losses in crops, such as beans.

Plant stress is defined as any biotic or abiotic environmental factor that reduces the rate of any physiological process, for example growth or photosynthesis, below the maximum rate compared to the one that could be achieved (Lambers *et al.*, 1998).

At the Comarca Lagunera region, in Coahuila and Durango states, beans are grown under both irrigated and rainfall, this latter by hillside water harvesting. In either case, water is the critical resource; in irrigated areas due to the decrease of the water subsoil, it is essential to identify species and varieties that maintain their productivity with minimal water. In rainfed crops, genetic materials should also be useful because of the erratic and decreased annual rainfall volume available, which on average is 240 mm, but in the last 10 years, because of recurrent drought, it has been lower than the historical regional average (Guzmán *et al.*, 2006).

Regarding the bean pathosystem in the study area, it is common the incidence of whitefly (*Bemisia spp*), leafminer (*Xenochalepus signaticollis* Baly) and sporadically some stem borers; as well as some recognized diseases such as root rot (*Rhizoctonia solani* Kuhn and/or *Fusarium spp*), common bacterial blight (*Xanthomonas phaseoli*) and bean common mosaic virus (BMCV). Due to this phytosanitary complex, is common the negative impact on production, especially when combined with environmental factors related to water availability, either in excess or deficiency (Pedroza and Samaniego, 2003). The aim of this study was to evaluate the impact of water deficit and plant pests and diseases in some agronomic and physiological components in three bean cultivars.

MATERIALS AND METHODS

Geographic Location. The study was conducted in 2011 in the experimental field of the Regional Unit of Arid Zones of the Universidad Autónoma Chapingo in Bermejillo, Durango. The region is located in the parallel 26° 00' and 26° 10' north latitude and meridians 104° 10' and 103° 20' west longitude, and over 1000 to 2000 masl (CONANP, 2006). According to the Koppen climate

objetivo del presente estudio fue evaluar el impacto del déficit hídrico y del fitosanitario en algunos componentes agronómicos y fisiológicos en tres cultivares de frijol.

MATERIALES Y MÉTODOS

Ubicación geográfica. El estudio se llevó a cabo durante el 2011 en el Campo Experimental de la Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas de la Universidad Autónoma Chapingo, en Bermejillo, Durango. La región se encuentra ubicada en los paralelos 26° 00' y 26° 10' de Latitud Norte y los meridianos 104° 10' y 103° 20' de Longitud Oeste y sobre un rango de altitud sobre el nivel del mar que va de los 1000 a los 2000 metros (CONANP, 2006). De acuerdo con el sistema de clasificación climática de Köppen, modificada por García (1973), el clima del área es del tipo BWhw(e), el cual se interpreta como muy árido, semicálido con lluvias en verano y de amplitud térmica extremosa. La precipitación promedio anual es de 199.60 mm, siendo los meses de Julio y Agosto los más lluviosos con 36.1 y 39.7 mm, respectivamente.

Diseño y desarrollo del experimento. Se estableció un experimento en bloques al azar en un arreglo de parcelas divididas con tres repeticiones, con un total de seis tratamientos por repetición producto del factorial 2x3. Las parcelas grandes fueron los niveles de humedad: favorable, cercano a la Capacidad de Campo (CC) (66 a 100 % de la humedad aprovechable) y desfavorable cercano al Punto de Marchitez Permanente (PMP) (0 a 33 % de la humedad aprovechable); considerando la humedad aprovechable (HA) como la diferencia entre CC y el PMP, expresada en porcentaje mediante la ecuación: $HA = (CC - PMP)/100$. Las parcelas chicas fueron las variedades de frijol: Pinto Saltillo, Mayocoba y Pinto Americano. Para los contenidos de humedad, se estableció un sistema de riego presurizado con uso de cintilla, derivada a partir de una regadera principal y conexiones laterales a base de PVC para cada parcela grande, correspondiente a los contenidos de humedad, controladas mediante llave de paso, que permitiera la salida de agua de acuerdo al programa de riego. La siembra fue en cama de 0.30 m de altura y 0.8 m de ancho sembrando a dos hileras y colocada la cintilla entre las dos hileras de plantas y una distancia de 0.20 m entre camas. Cada tratamiento fue de 5 m de largo por 2 m de ancho (dos camas), donde la parcela útil correspondió a los dos surcos medios de las dos camas del tratamiento.

Para los tratamientos de contenido de humedad, se determinaron diferentes características físico-químicas del suelo, tales como: textura, densidad aparente, capilaridad, velocidad de infiltración, calidad del agua, evapotranspiración media diaria y el coeficiente experimental de evaporación, para lo cual se aplicó la metodología citada por Pedroza y Durán (2005). Las determinaciones de la Capacidad de Campo (CC) y el Punto de Marchitez Permanente (PMP), se efectuaron mediante la técnica de la olla de membrana citada por Richards (1948) y por el método biológico, citado por Gavander (1991). Se determinó que la CC fue de 30 %, en tanto que el PMP fue 12 %. El riego de pre-siembra fue generalizado a capacidad de campo; posterior a la siembra, se diferenciaron los

classification system modified by García (1973), the climate of the area is of the type BWhw(e) which is interpreted as very arid, semiwarm with rains in summer and extreme thermal amplitude. The average annual rainfall is 199.60 mm, being July and August the wettest months with 36.1 and 39.7 mm, respectively.

Design and development of the experiment. An experiment in a randomized block split plot arrangement was established with three replications, with a total of six treatments per replicate and product of the factorial 2x3. Large plots were the moisture levels: favorable, near Field Capacity (FC) (66 to 100 % of the available moisture) and unfavorable near the Permanent Wilting Point (PWP) (0 to 33 % of the available moisture); considering the available moisture (AM) as the difference between FC and PWP, expressed as a percentage by the equation: $AM = (FC - PWP)/100$. Small plots were beans varieties: Pinto Saltillo, Mayocoba and Pinto Americano. For moisture contents, a pressurized irrigation system was established with use of tract irrigation, derived from a main sprinkler and lateral PVC connections to each large plot, corresponding to moisture content, controlled by a stopcock that allowed the water to flow on a scheduled irrigation. The planting bed was 0.30 m high and 0.8 m wide, plants in two rows with tract irrigation between them and a distance of 0.20 m between beds. Each treatment was 5 m long and 2 m wide (two beds), where the useful plot corresponded to the two middle rows of the two treatment beds.

For moisture content treatments, different soil physicochemical characteristics were determined, such as: texture, bulk density, capillarity, infiltration rate, water quality, daily evapotranspiration average and the experimental evaporation coefficient, by using the Pedroza and Duran (2005) methodology. Field Capacity (FC) and Permanent Wilting Point (PWP) determinations were made by using the pot membrane technique cited by Richards (1948) and the biological method, cited by Gavander (1991). FC was 30 %, while PWP was 12 %. The pre-sowing irrigation was widespread at field capacity; after the seeding, the moisture contents in the soil were differentiated. Therefore, watering times were established: in order to maintain favorable moisture content, soil moisture was allowed to lower at most one third of the available moisture (66 %), and then applying the recovery irrigation; while in order to keep the moisture content unfavorable, soil moisture was allowed to drop as much to 0 % and then proceeding to provide irrigation to a maximum of 33 % of the available moisture, then a recovery irrigation. In order to measure the moisture content, a meter Lutron Brand (Model PMS-714) was used, which measures soil moisture in real time with digital readout.

Variables evaluated. For each treatment 6 plants within useful plot were used as the sample size. The variables evaluated were: Pre-and postemergence death by direct counting in 2 m of each furrow of the useful plot; Vigor, by using a scale of 0-5, where 0 was complete absence of vigor, almost a wilting state, and 5 corresponded to the most vigorous plants; Iron chlorosis, assessed on a scale of 0-5, where 0 was no iron chlorosis and 5 a

contenidos de humedad en el suelo. Para ello, se establecieron los tiempos de riego: para mantener el contenido de humedad favorable, se dejó bajar la humedad del suelo cuando mucho 1/3 de la humedad aprovechable (66 %), procediendo a dar el riego de recuperación; en tanto que para mantener el contenido de humedad desfavorable, se dejó bajar la humedad del suelo cuando mucho a 0 % y, procediendo a dar el riego a un máximo de 33 % de la humedad aprovechable, dando un riego de recuperación. Para medir el contenido de humedad se usó un medidor Marca Lutron Modelo PMS-714, el cual mide la humedad edáfica en tiempo real con lectura digital.

VARIABLES EVALUADAS. Se usó un tamaño de muestra en cada tratamiento de 6 plantas dentro de la parcela útil. Las variables evaluadas fueron: Muerte pre y posemergente, mediante conteo directo, tomando 2 m lineales de cada surco de la parcela útil; Vigor, con uso de una escala de 0 a 5, donde 0 fue ausencia total de vigor, casi en estado de marchitez y, 5 correspondió a las plantas más vigorosas; Clorosis férrica, evaluada en una escala de 0 a 5, donde 0 fue ausencia de clorosis férrica y 5 el estado clorótico generalizado en la planta; Fitosanidad, medida con una escala de 0 a 5, donde 0 fue ausencia de daños por plagas y/o enfermedades y 5 para los casos de máximo daño, por cada plaga y enfermedad presente; Fotosíntesis (F) en mol CO₂ m⁻²s⁻¹, con uso del medidor de fotosíntesis a base de rayos infrarrojos, IRGA Modelo LI-6400 (LI-COR Lincoln, Nebraska USA); Conductancia mol H₂Om⁻²s⁻¹; Transpiración (Tr) en mmol H₂Om⁻²s⁻¹; Eficiencia fotosintética obtenida por el cociente F/Tr y temperatura de la hoja (°C). Todas estas variables fueron medidas entre 10 y 11 am.

La evaluación de las principales plagas y enfermedades se efectuó en dos fases en el tiempo: prefloración (45 d después de la siembra) y floración (60 d después de la siembra). La evaluación de los parámetros fisiológicos se hizo durante la fase de floración.

Procesamiento de datos. Los datos se procesaron con el Programa estadístico SAS Versión 9.0, mediante el cual se realizaron diferentes análisis estadísticos como ANOVA y prueba de rango múltiple de medias Tukey ($\alpha=0.05$), para identificar efecto y diferencias entre tratamientos respectivamente. Para ello los valores ordinales fueron transformados a valores porcentuales, los cuales mediante prueba de homogeneidad de varianza y los supuestos de normalidad, indicaron la pertinencia de los análisis paramétricos antes citados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las plagas y enfermedades incidentes de mayor importancia fueron la chicharrita (*Empoasca kraemerii* Ross y Moore), el minador de la hoja (*Xenochalepus signaticollis* Baly), la muerte pre y posemergente asociada a *Rhizoctonia solani* Kuhn y *Fusarium* sp, tizón común (*Xanthomonas phaseoli*) y el virus mosaico común del frijol (BCMV), con un promedio de severidad de daños del complejo fitosanitario de 58.4 %. Este patosistema regional, coincide en lo general por lo reportado por Pedroza y Samaniego (2003). No hubo efecto de interacción entre los

chlorotic state widespread in the plant; Plant health, measured on a scale of 0-5, where 0 was no damage by pests and/or diseases and 5 for the cases of maximum damage for each pest and disease present; Photosynthesis (P) in mol CO₂ m⁻²s⁻¹, measured with a photosynthesis IRGA meter based on infrared Model LI -6400 (LI-COR Lincoln, Nebraska USA); Conductance mol H₂Om⁻²s⁻¹; Transpiration (Tr) in mmol H₂Om⁻²s⁻¹; Photosynthetic efficiency obtained by the ratio P/Tr and Leaf temperature (°C). All these variables were measured between 10 and 11:00 a.m.

The assessment of major pests and diseases was conducted in two phases over time: preflowering (45 d after sowing) and flowering (60 d after sowing). The evaluation of physiological parameters was done during the flowering phase.

Data processing. Data were processed with the SAS version 9.0 statistical program, through which different statistical analysis such as ANOVA and Tukey multiple range mean ($\alpha = 0.05$) tests were performed. These analyses were done to identify effect and differences between treatments, respectively. These ordinal values were transformed to percentage values, which by homogeneity of variance test for and normality assumptions, indicated the relevance of the parametric analysis mentioned above.

RESULTS AND DISCUSSION

Pests and diseases of major incidence were: leafhopper (*Empoasca kraemerii* Ross and Moore), leafminer (*Xenochalepus signaticollis* Baly), the pre and postemergence death associated to *Rhizoctonia solani* Kuhn and *Fusarium* sp, common blight (*Xanthomonas phaseoli*) and bean common mosaic virus (BCMV), with an average of 58.4 % of damage severity of the phytosanitary complex. This regional pathosystem, coincides in general with Pedroza and Samaniego (2003) reports. For most of phytosanitary variables there was no interaction effect between the variation factors evaluated (soil moisture content and bean varieties), which shows the independence of both factors; except for physiological variables, where the interaction effects are statistically and graphically analyzed (Figures 8 to 12).

Effect of varieties on bean pathosystem. The Mayocoba variety was significantly ($P < 0.05$) more affected by pre-and postemergence (62.5 %) death, compared to 11 and 7.5 % of incidence identified in Pinto Saltillo and Pinto Americano, respectively (Figure 1). Common blight severity was significantly lower ($P < 0.05$) in the Mayocoba variety during the pre-flowering stage (Figure 2). In the flowering stage, the three varieties showed the same level of severity. In general, the viral disease was moderate in the three genetic materials and in the two evaluation stages. Leafhopper damage, although moderate was significantly lower in the Mayocoba variety during the flowering phase (Figure 3); but this variety presented a significantly higher iron chlorosis (Figure 4). This indicates that the latter variety has a high susceptibility to iron deficiency, caused by the unavailability of Fe that occurs in alkaline soils (Ortiz-Ortiz and Villanueva, 1990), which is a widespread characteristic in the region under study (Martinez *et al.*,

factores de variación evaluados (contenidos de humedad edáfica y variedades de frijol), para la mayoría de las variables fitosanitarias, lo que identifica la independencia de ambos factores; excepto para las variables fisiológicas, donde se analiza estadística y gráficamente, los efectos de interacción (Figuras 8 a 12).

Efecto de variedades en el patosistema del frijol.

La variedad Mayocoba fue significativamente ($P < 0.05$) más afectada por muerte pre y posemergente (62.5 %), con respecto al 11 y 7.5 % de incidencia identificada en Pinto Saltillo y Pinto Americano, respectivamente (Figura 1). La severidad del tizón común fue significativamente menor ($P < 0.05$) en Mayocoba, en la fase de prefloración (Figura 2). En la fase de floración, las tres variedades registraron el mismo nivel de severidad. La virosis fue moderada en general en los tres materiales genéticos y en las dos etapas de evaluación. El daño por chicharrita, aunque moderado fue significativamente menor en la variedad Mayocoba durante la fase de floración (Figura 3); pero esta variedad presentó una clorosis férrica significativamente mayor (Figura 4). Lo anterior, indica que esta última variedad tiene una alta susceptibilidad a la deficiencia férrica, provocada por la indisponibilidad de Fe que se produce en suelos alcalinos (Ortiz-Villanueva y Ortiz, 1990), lo cual es una característica muy generalizada en la región de estudio (Martínez *et al.*, 2000). Como complejo fitosanitario (severidad de daño por plagas y enfermedades) no hubo diferencia estadística entre variedades en ninguna de las dos fases fenológicas, lo cual coincide con lo reportado por Pedroza (1996). Respecto al vigor, no hubo diferencias significativas entre las tres variedades.

2000). As a phytosanitary complex (severity of damage by pests and diseases) there was no statistical difference between varieties in either phenological phases, which agrees to Pedroza (1996) reports. As for vigor, there were no significant differences between the three varieties.

The Mayocoba variety was the one with the lowest photosynthetic activity, transpiration and stomatal conductance (Figures 5 and 6), probably due to low chlorophyll content product of iron chlorosis, which was around 2.3 on a scale of 0- 5, compared to those in Pinto Saltillo and Pinto Americano varieties, which were 0.66 and 0.94, respectively. However, because of these responses, Mayocoba variety tended to be more efficient in water usage (Figure 7). This was associated with stomatal closure identified by the lowest conductance and transpiration, similar to Núñez *et al.* (1998) reports, where although it also negatively affects photosynthesis, its efficiency compared to water usage, was higher (Tambussi, 2004). Lastly, there were no significant differences in the leaf temperature of the three varieties.

Effect of edaphic humidity content. The edaphic humidity content increased the pre-and postemergence death (35.7 %) when moisture remained near to PWP, compared to when close to FC (Table 1), which means that a moderate edaphic humidity content above PWP, produces a higher pre-and postemergence death in the different varieties used in this study. Pedroza and Téliz (1992), reported that high moisture contents favored root rot caused by these pathogens under greenhouse conditions.

No damage variation was detected by pests related to edaphic humidity, except for leafhopper, which significantly

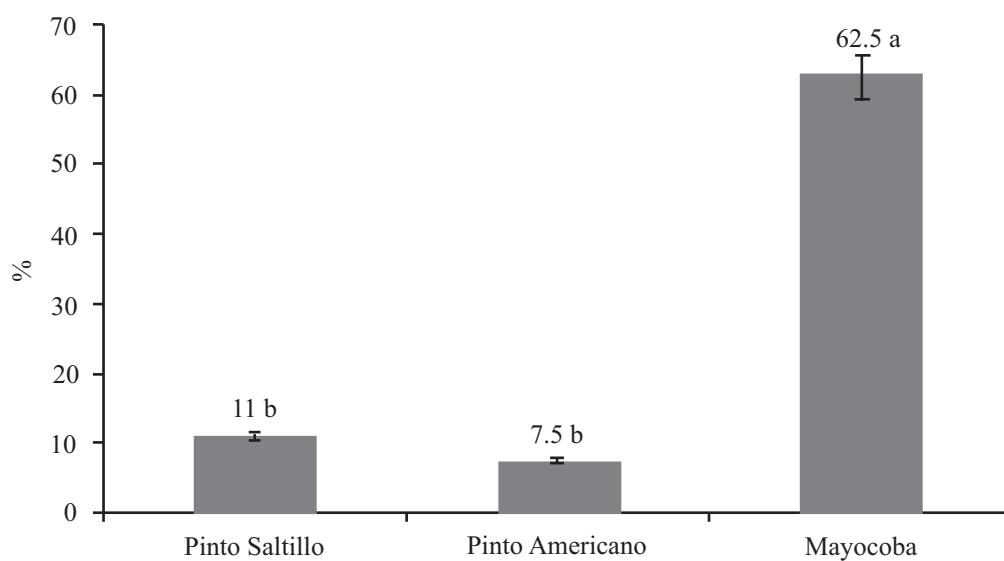


Figura 1. Incidencia por muerte pre y posemergente (asociada a *Rhizoctonia solani* Khun y *Fusarium* sp.) en diferentes variedades de frijol en la etapa de prefloración. Prueba de Tukey ($\alpha=0.05$). Medias con las mismas letras, no son significativamente diferentes.

Figura 1. Incidence by pre and post emergent death (related to *Rhizoctonia solani* Khun and *Fusarium* sp) in different bean varieties in the pre-flowering stage. Tukey test ($\alpha=0.05$). Means with the same letter are not significantly different.

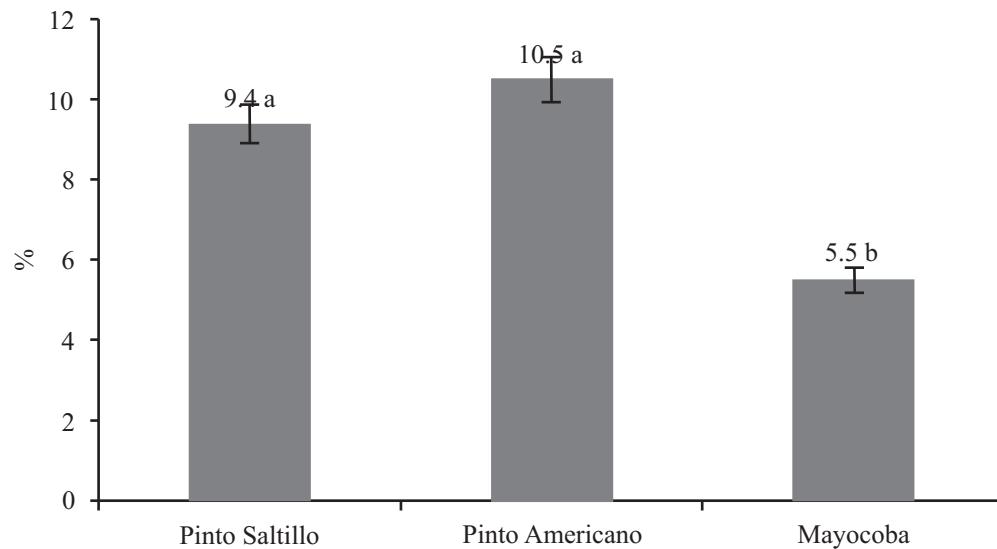


Figura 2. Severidad del tizón común (*Xanthomonas phaesoli*) en diferentes variedades de frijol en la etapa de prefloración. Prueba de Tukey ($\alpha=0.05$). Medias con las mismas letras, no son significativamente diferentes.

Figura 2. Severity of common blight (*Xanthomonas phaesoli*) in different varieties of beans in the pre-flowering stage. Tukey test ($\alpha=0.05$). Means with the same letters are not significantly different.

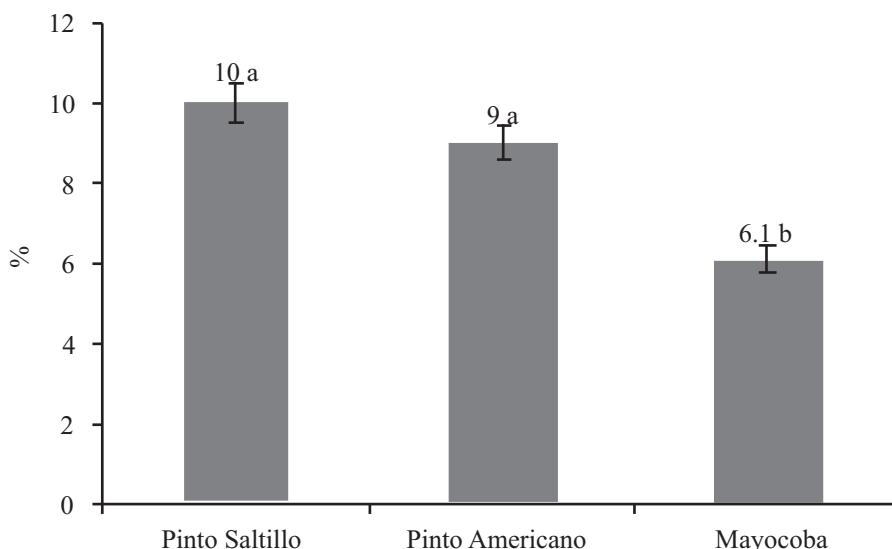


Figura 3. Severidad de daño por chicharrita (*Empoasca kraemerii* Ross y Moore) en diferentes variedades de frijol en la etapa de floración. Prueba de Tukey ($\alpha=0.05$). Medias con las mismas letras, no son significativamente diferentes.

Figura 3. Damage severity by leafhopper (*Empoasca kraemerii* Ross and Moore) on different bean varieties in the flowering stage. Tukey test ($\alpha=0.05$). Means with the same letter are not significantly different.

baja actividad fotosintética, transpiración y conductancia estomática (Figura 5 y 6), probablemente debido al bajo contenido de clorofila producto de la clorosis férrica, la cual fue del orden de 2.3 en una escala de 0 a 5, respecto a la manifestada en las variedades Pinto Saltillo y Pinto Americano, que fueron de 0.66 y 0.94, respectivamente. Sin embargo, producto de dicho comportamiento de respuesta, la variedad Mayocoba tendió a ser más eficiente en el uso del

damaged under favorable moisture conditions (FC) at pre-flowering stage, but this effect was lost in the flowering phase. This is explained as a tendency of bigger damage by this pest, under conditions of higher succulence of plant tissues (Pinto *et al.*, 2004), given the higher vigor observed in conditions of moisture close to FC (Tables 1 and 2).

Separated and varieties-content interaction effects of edaphic humidity in plant physiology. The

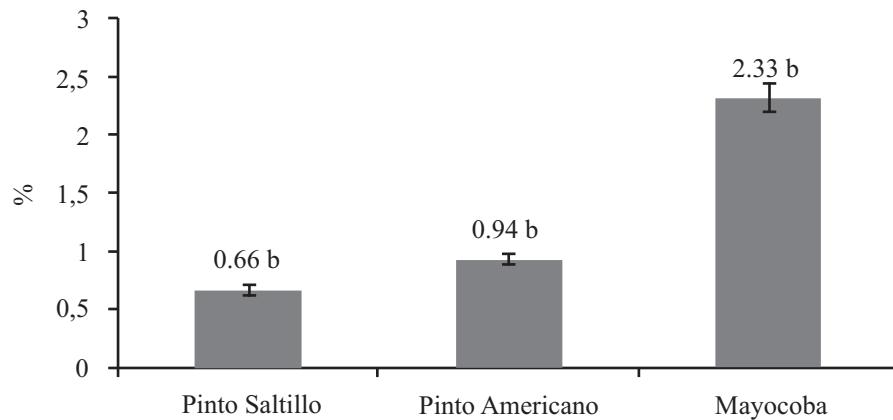


Figura 4. Severidad de la clorosis férrica en diferentes variedades de frijol en la etapa de floración. Prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Medias con las mismas letras, no son significativamente diferentes.

Figura 4. Severity of iron chlorosis of different bean varieties in the flowering stage. Tukey test ($\alpha = 0.05$). Means with the same letter are not significantly different.

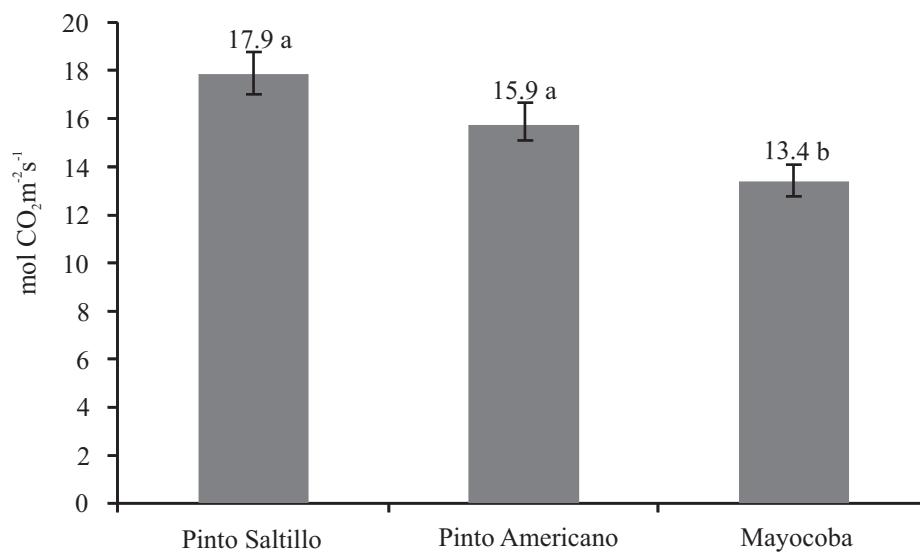


Figura 5. Fotosíntesis en la etapa de floración en tres variedades de frijol. Prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Medias con las mismas letras, no son significativamente diferentes.

Figura 5. Photosynthesis in the flowering stage of three bean varieties. Tukey test ($\alpha = 0.05$). Means with the same letter are not significantly different.

agua (Figura 7). Lo anterior asociado al cierre estomático identificado por la menor conductancia y transpiración, similar a lo reportado por Núñez *et al.* (1998) que, aunque afecta también negativamente a la fotosíntesis, la eficiencia de ésta en relación al uso del agua, fue mayor (Tambussi, 2004). Finalmente, no hubo diferencias significativas en la temperatura de la hoja entre las tres variedades.

Efecto del contenido de humedad edáfica. El contenido de humedad edáfica influyó significativamente en una mayor muerte pre y posemergente (35.7%) cuando se

photosynthesis rate is not affected by edaphic humidity content, as it is less sensitive than other processes to water stress (RODAS, s/f); although conductance and transpiration are lower when the moisture content is near to PWP. Due to the above, the photosynthetic efficiency is increased at this moisture level, the same as the plant temperature (Table 2 and 3). This suggests that, although there is no variation in photosynthesis, it tends to be more efficient, because of lower transpiration, given the lower conductance, despite increasing temperature of the plant,

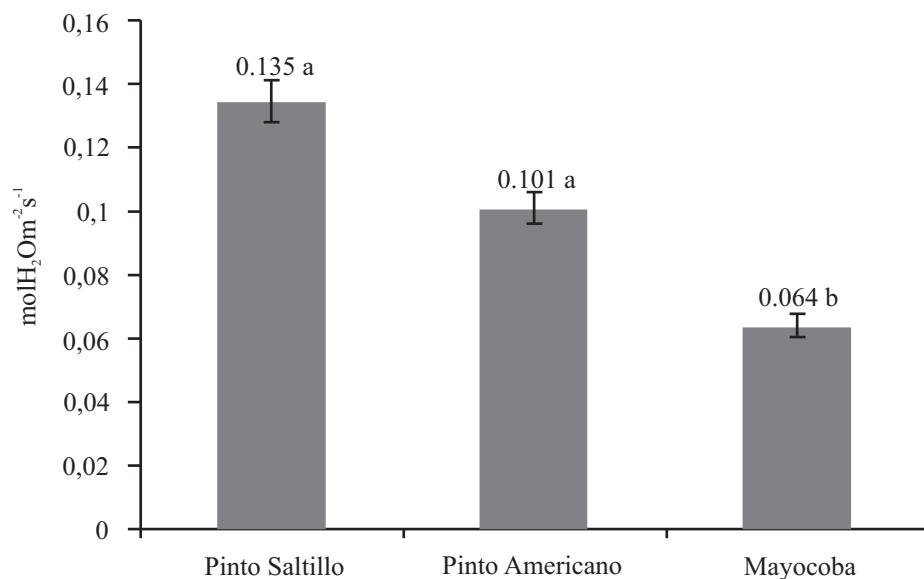


Figura 6. Transpiración en la etapa de floración en tres variedades de frijol. Prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Medias con las mismas letras, no son significativamente diferentes.

Figura 6. Transpiration in the flowering stage of three bean varieties. Tukey test ($\alpha = 0.05$). Means with the same letter are not significantly different.

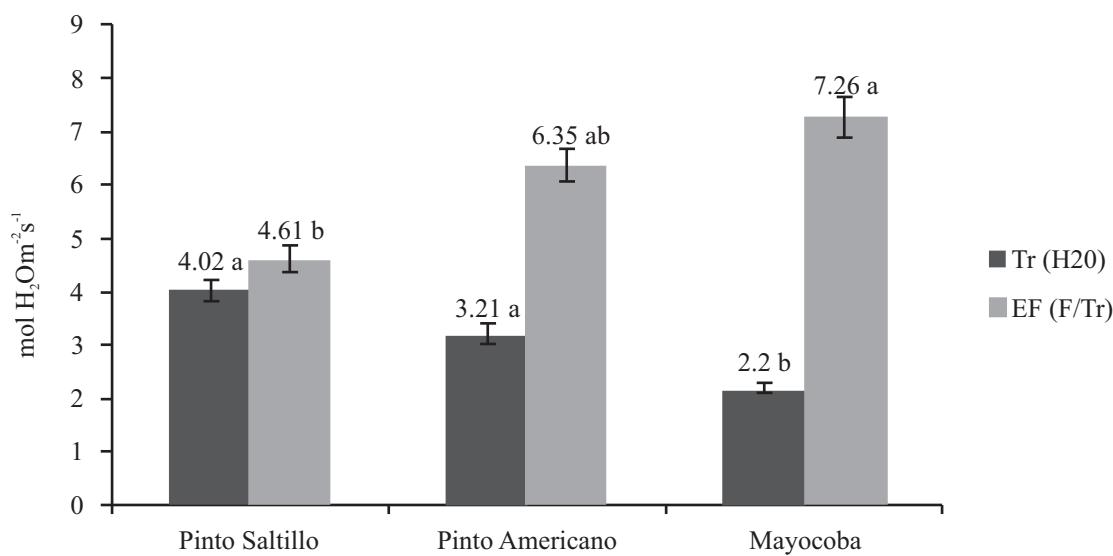


Figura 7. Transpiración y eficiencia fotosintética en la etapa de floración en tres variedades de frijol. Prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Medias con las mismas letras, no son significativamente diferentes.

Figura 7. Transpiration and photosynthetic efficiency in the flowering stage of three bean varieties. Tukey test ($\alpha = 0.05$). Means with the same letter are not significantly different.

mantuvo la humedad próxima a PMP, respecto a cuando se mantuvo próxima a CC (Cuadro 1), lo que significa que un contenido de humedad edáfica moderado por encima de PMP, se produce una mayor muerte pre y posemergente en las diferentes variedades utilizadas en el presente estudio. En tanto que Pedroza y Téliz (1992), reportaron que los altos contenidos de humedad, favorecían la pudrición de raíz causada por estos patógenos, en condiciones de invernadero.

No se detectó variación de daños por plagas

which means that although it produces an stomatal closure, photosynthesis is maintained by the possible CO_2 supply through the photorespiration process (Tambussi, 2004; RODAS, s/f.).

The physiological analysis by variety and according to the principles of phylogenetic resistance to stressors: the material that less decreases their agronomical and/or physiological characteristics when going from a favorable edaphic humidity condition (near FC) to an unfavorable humidity condition (near PWP), will be the one with highest

Cuadro 1. Evaluación fitosanitaria en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en condiciones óptimas y subóptimas de humedad edáfica en la Comarca Lagunera, México. Etapa de prefloración.

Table 1. Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) phytosanitary evaluation under optimal and suboptimal conditions of edaphic humidity at Comarca Lagunera, Mexico. Pre-flowering stage.

Contenido de humedad (%)	Muerte pre y posemerg. (%)	Tizón común (%)	Virosis (%)	Chicharrita (%)	Minador de lahoja (%)	Vigor (0-5)	Clor. Férrica (0-5)	SDPE (%)
CC	21.2 b ± 4.8	8.1 a ± 1.18	5.5 a ± 1.44	7.7 a ± 0.97	4.4 a ± 1.23	4.6 a ± 0.09	1.6 a ± 0.35	56.4 a ± 4.73
PMP	35.7 a ± 5.9	8.7 a ± 0.68	5.4 a ± 1.34	4.4 b ± 1.02	7.0 a ± 1.12	2.9 b ± 0.16	1.5 a ± 0.32	60.4 a ± 4.73

Prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$). Cifras con las mismas letras dentro de una misma columna, no son estadísticamente diferentes. Los valores ± debajo de cada valor medio, corresponde al error estándar. CC=Capacidad de campo PMP=Punto de marchitez permanente. SDPE=Severidad de daño por plagas y enfermedades.

asociados a la humedad edáfica, excepto por chicharrita, la cual dañó significativamente más en condiciones de humedad favorable (CC) en fase de prefloración, pero este efecto se pierde en la fase de floración. Lo anterior, se explica como una tendencia de mayor daño por esta plaga, ante condiciones de mayor succulencia de los tejidos de la planta (Pinto *et al.*, 2004), dado el mayor vigor observado en condiciones de humedad próxima a CC (Cuadros 1 y 2).

Efecto por separado y de interacción variedades-contenidos de humedad edáfica en la fisiología de la planta. La tasa de fotosíntesis no se afecta por el contenido de humedad edáfica, ya que es menos sensible que otros procesos al estrés hídrico (RODAS, s/f); aunque la conductancia y la transpiración son menores cuando el contenido de humedad es cercano a PMP. Derivado de lo anterior, la eficiencia fotosintética se incrementa en este nivel de contenido de humedad, lo mismo que la temperatura de la planta (Cuadros 2 y 3). Lo anterior sugiere que, aunque no hay una variación en la fotosíntesis, ésta tiende a ser más eficiente, al haber una menor transpiración, dada la menor conductancia, a pesar de incrementarse la temperatura de la planta, lo cual significa que aunque se produzca un cierre estomático, la fotosíntesis se mantiene gracias al posible suministro de CO₂ por el proceso de la fotorespiración (Tambussi, 2004; RODAS, s/f).

El análisis fisiológico por variedad y de acuerdo a los

perspective, since its selection will be based on the average genotype, of both humidity conditions (Pedroza, 1995). Based on this approach, Saltillo Pinto variety is the one that keeps a physiological behavior of higher activity, compared to the other two varieties, in photosynthesis, conductance and transpiration (Figures 8, 9 and 10); although in terms of photosynthetic efficiency, the situation is reversed, where the Mayocoba variety stands as the best in response, while Pinto Saltillo is the less efficient genetic material (Figure 11). This shows that Mayocoba variety has low physiological activity in both conditions, which might be associated with its iron chlorosis (Figure 10). However, it has high potential of photosynthetic efficiency under conditions of water stress, although with a low rate of biomass productivity because of the low photosynthetic activity (Núñez *et al.*, 1998). Pinto Americano showed the highest response stability, which, although with intermediate physiological values between the other two varieties, it did not only maintained its physiological activity from one humidity condition to another, but in some cases it increased when moving to the unfavorable condition, as it was in terms of photosynthetic efficiency and leaf temperature (Figures 8 and 12, respectively). Similar information has been reported previously in relation to the decrease of photosynthetic activity, conductance and transpiration, when decreasing soil moisture but with an

Cuadro 2. Evaluación fitosanitaria en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en condiciones óptimas y subóptimas de humedad edáfica en la Comarca Lagunera, México. Etapa de floración.

Table 2. Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) phytosanitary evaluation under optimal and suboptimal conditions of edaphic humidity at Comarca Lagunera, Mexico. Flowering stage.

Contenido de humedad (%)	Tizón Común (%)	Virus (%)	Chicharrita (%)	Minador de hoja (%)	Vigor (%)	Clor. Férrica (%)	SDPE (%)
CC	6.6 a ± 0.3	4.8 a ± 1.11	9.3 a ± 1.57	16.4 a ± 1.35	4.6 a ± 0.11	1.1 a ± 0.22	68.5 a ± 4.34
PMP	4.1 a ± 0.19	4.1 a ± 1.02	7.0 a ± 1.4	17.2 a ± 1.31	3.9 b ± 0.12	1.5 a ± 0.19	59.3 a ± 4.46

Prueba de Tukey ($\alpha=0.05$). Cifras con las mismas letras dentro de una misma columna, son estadísticamente iguales. Los valores ± debajo de cada valor medio, corresponde al error estándar. CC=Capacidad de campo PMP=Punto de marchitez permanente. SDPE=Severidad de daño por plagas y enfermedades.

Cuadro 3. Evaluación fisiológica en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en condiciones óptimas y subóptimas de humedad edáfica en la Comarca Lagunera, México. Etapa de floración.

Table 3. Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) physiological evaluation under optimal and suboptimal conditions of edaphic humidity at Comarca Lagunera, Mexico. Flowering stage.

Contenido de humedad (%)	Fotosíntesis mol $\text{CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Conductancia mol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Transpiración mol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$	Eficiencia Fotosintética (mol CO_2 : mmol H_2O)	Temperatura Hoja °C
CC	15.8 a ± 0.69	0.118 a ± 0.01	3.58 a ± 0.31	5.55 b ± 0.64	29.5 b ± 0.24
PMP	15.5 a ± 0.91	0.073 b ± 0.007	2.50 b ± 0.22	6.88 a ± 0.57	30.1 a ± 0.13

Prueba de Tukey ($\alpha=0.05$) Cifras con las mismas letras dentro de una misma columna, nos son estadísticamente diferentes. Los valores ± debajo de cada valor medio, corresponde al error estándar. CC= Capacidad de campo PMP= Punto de marchitez permanente.

principios de la resistencia filogenética a factores de estrés, aquél material que disminuya menos sus características agronómicas y/o fisiológicas al pasar de una condición de humedad edáfica favorable (próxima a CC) a otra condición de humedad desfavorable (próxima a PMP), será el de mayor perspectiva, dado que su selección se hace en función del genotipo promedio, de ambas condiciones de humedad (Pedroza, 1995). Con este enfoque, la variedad Pinto Saltillo es la que mantiene un comportamiento fisiológico de mayor actividad, respecto a las otras dos variedades, tanto en fotosíntesis, conductancia, como en transpiración (Figuras 8, 9 y 10); aunque en términos de eficiencia fotosintética la situación se invierte, donde la variedad Mayocoba sobresale como la de mejor respuesta, en tanto que la Pinto Saltillo pasa a ser el material genético de menor eficiencia (Figura 11). Lo anterior indica que Mayocoba, tiene una baja actividad fisiológica en ambas condiciones, lo cual puede estar asociado a la clorosis férrica que manifestó (Figura 10). Sin embargo, tiene alto potencial de eficiencia fotosintética ante condiciones de estrés hídrico, aunque con un bajo índice de productividad de biomasa, por la baja actividad fotosintética (Núñez *et al.*, 1998). El Pinto americano fue el que mostró mayor estabilidad de respuesta, el cual, aunque con valores fisiológicos intermedios entre las otras dos variedades, no solamente mantuvo sus actividad fisiológica al pasar de una condición de humedad a otra, sino que en algunos casos las incrementó al pasar a la condición desfavorable, como lo fue en términos de eficiencia fotosintética y en temperatura de la hoja (Figuras 8 y 12, respectivamente). Información similar se ha reportado previamente en relación a la disminución de la actividad fotosintética, conductancia y transpiración, al disminuir la humedad del suelo, pero con un incremento en la eficiencia fotosintética (mol $\text{CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$: mmol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y el incremento en la temperatura de la planta (French and Turner, 1991; Tezara *et al.*, 1999; Lawlor and Cornic, 2002; Casierra-Posada y Roa, 2006). Lo anterior, posiblemente debido a una mayor actividad metabólica y respiratoria, lo que debe repercutir en una mayor producción de biomasa y por ende de rendimiento (Núñez, *et al.* 1998), sin que ello signifique una pérdida significativa de su tolerancia al estrés hídrico. En resumen, la variedad Pinto Americano es la de

increase in photosynthetic efficiency (mol $\text{CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$: mmol $\text{H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and an increase in the plant temperature (French and Turner, 1991; Tezara *et al.*, 1999; Lawlor and Cornic, 2002; Casierra-Posada and Roa, 2006). This might be possible due to an increase in metabolic and respiratory activity, which could result in a higher biomass production and hence yield (Núñez, *et al.*, 1998), without implying a significant loss of tolerance to water stress. In summary, Pinto Americano variety is the one with higher tolerance to pests and diseases and water stress.

CONCLUSIONS

The main pests attacking beans were: planthopper (*Empoasca kraemerii* Ross and Moore) and leafminer (*Xenochalepus signaticollis* Baly); while the most common diseases were: the pre and post-emergence death (associated to *Rhizoctonia solani* Kuhn and *Fusarium* sp.), common blight (*Xanthomonas phaseoli*) and bean common mosaic virus (BCMV), with a 58.4 % average of damage severity.

The pre and post-emergence death significantly increased (35.7 %) when edaphic humidity content was close to PWP.

In general, plants growed at a soil moisture content near to PWP, showed a significantly lower conductance and transpiration, and higher photosynthetic efficiency.

Pinto Americano variety was the best prospect because of its higher photosynthetic efficiency under water deficit and presence of pests and diseases.

LITERATURA CITADA

- Casierra-Posada, F., y Roa, H.A. 2006. El déficit hídrico moderado en el suelo sobre el crecimiento y distribución de materia seca en granadilla (*Passiflora ligulans* Juss). Revista U.D.C.A. Actualidad & Divulgación Científica 9: 169-180.
- Cobarruvias, y Velázquez, R. 2010. Manejo integrado fitosanitario de plagas y enfermedades del frijol en Zacatecas. INIFAP-Centro de Investigación Regional Norte. Folleto No. 24.
- CONAFOR. 2012. Sequía en terrenos forestales de México. Recuperado de: www.inegi.org.mx/.../2012/sequias.../P1_003JORGELOUISGARCIA.pdf (consulta,

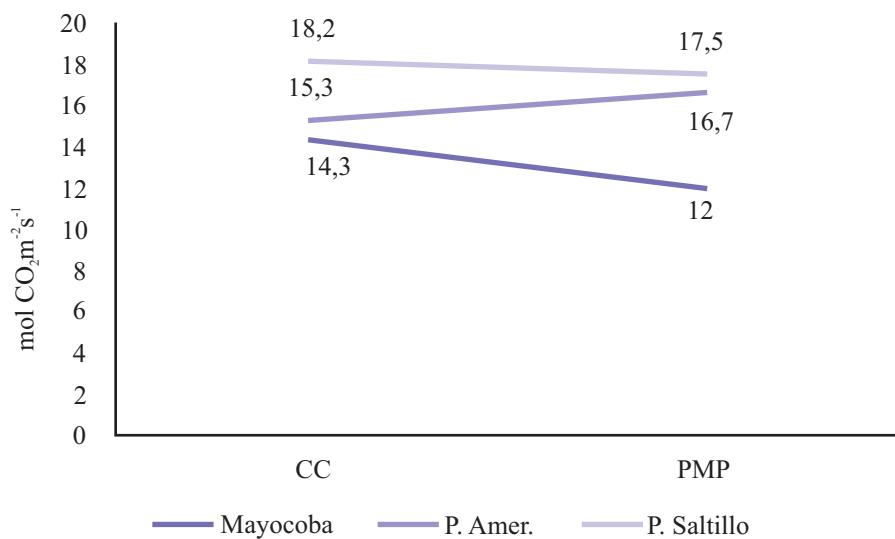


Figura 8. Fotosíntesis en la etapa de floración en diferentes variedades de frijol, al pasar de una condición favorable de humedad edáfica (CC) a una desfavorable (PMP).

Figura 8. Photosynthesis in the flowering stage of different bean varieties when going from a favorable edaphic humidity condition (FC) to an unfavorable one (PWP).

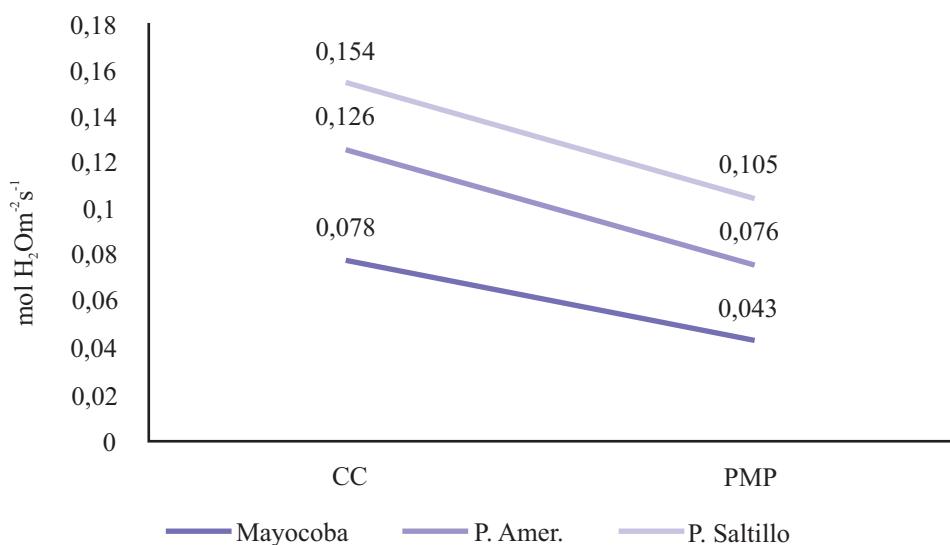


Figura 9. Conductancia estomática en la fase de floración en diferentes variedades de frijol, al pasar de una condición favorable de humedad edáfica (CC) a una desfavorable (PMP).

Figura 9. Stomatal conductance in the flowering stage of different bean varieties when going from a favorable edaphic humidity condition (FC) to an unfavorable one (PWP).

mayor perspectiva en términos de tolerancia a las plagas y enfermedades y al estrés hídrico.

CONCLUSIONES

Las principales plagas del frijol fueron la chicharrita (*Empoasca kraemerii* Ross y Moore) y el minador de la hoja (*Xenochalepus signaticollis* Baly); en tanto que, las enfermedades fueron la muerte pre y pos-emergente

04 abril, 2014).
 CONANP. 2006. Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Mapimí. Primera Edición. SEMARNAT/CONANP. México D.F. 178 pp.

French, R.J., and Turner, N.C. 1991. Water deficit change dry matter partitioning and seed yield in narrow-leaved lupins (*Lupinus agustifolius* L.) Australian Journal Agriculture Research 42: 471-484.

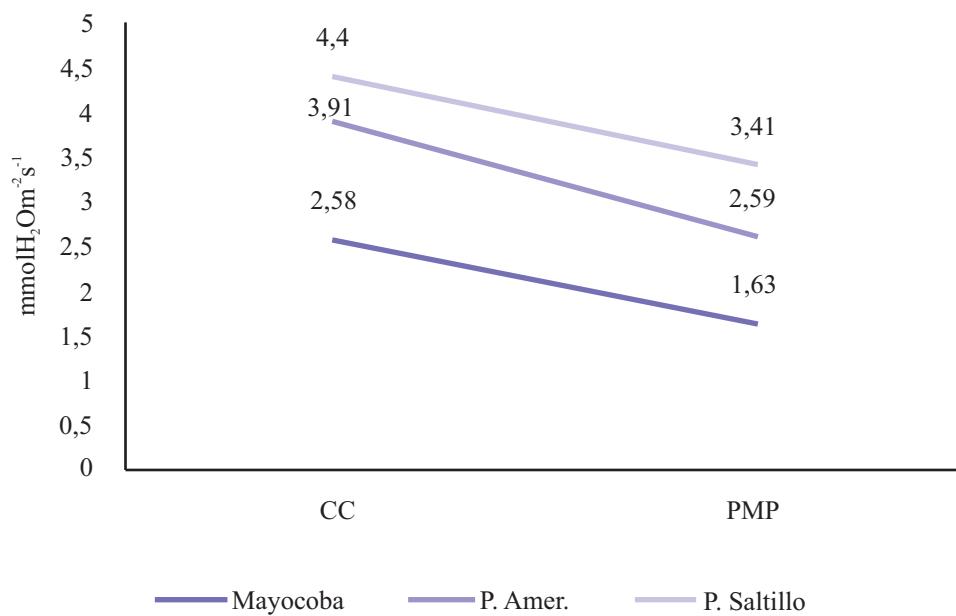


Figura 10. Transpiración en la etapa de floración en diferentes variedades de frijol, al pasar de una condición favorable de humedad edáfica (CC) a una desfavorable (PMP).

Figura 10. Transpiration in the flowering stage of different bean varieties when going from a favorable edaphic humidity condition (FC) to an unfavorable one (PWP).

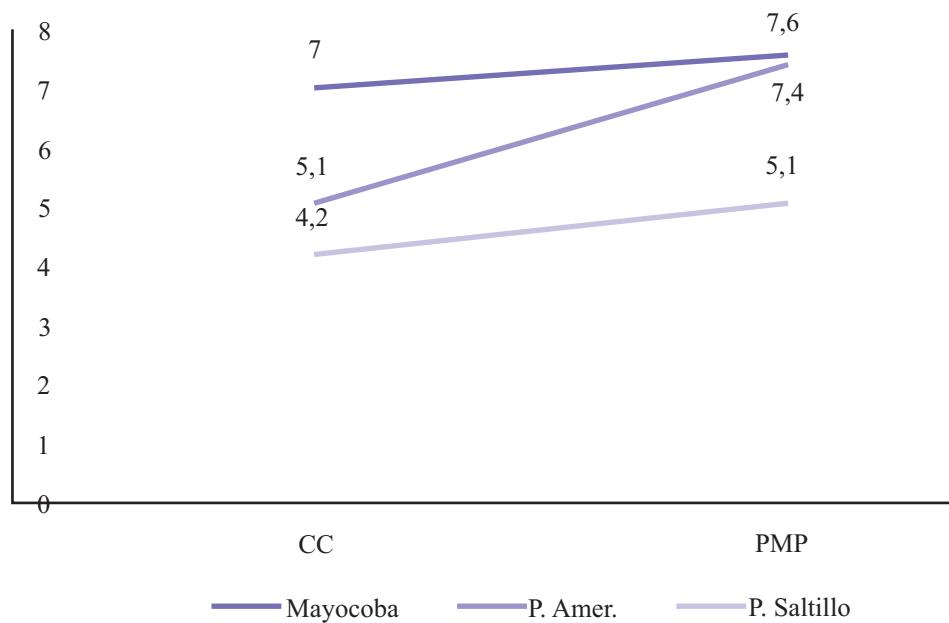


Figura 11. Eficiencia fotosintética (Tr/F) en la etapa de floración en diferentes variedades de frijol, al pasar de una condición favorable de humedad (CC) a una desfavorable (PMP).

Figura 11. Photosynthetic efficiency (Tr/ F) in the flowering stage of different bean varieties when going from a favorable humidity condition (FC) to an unfavorable one (PWP).

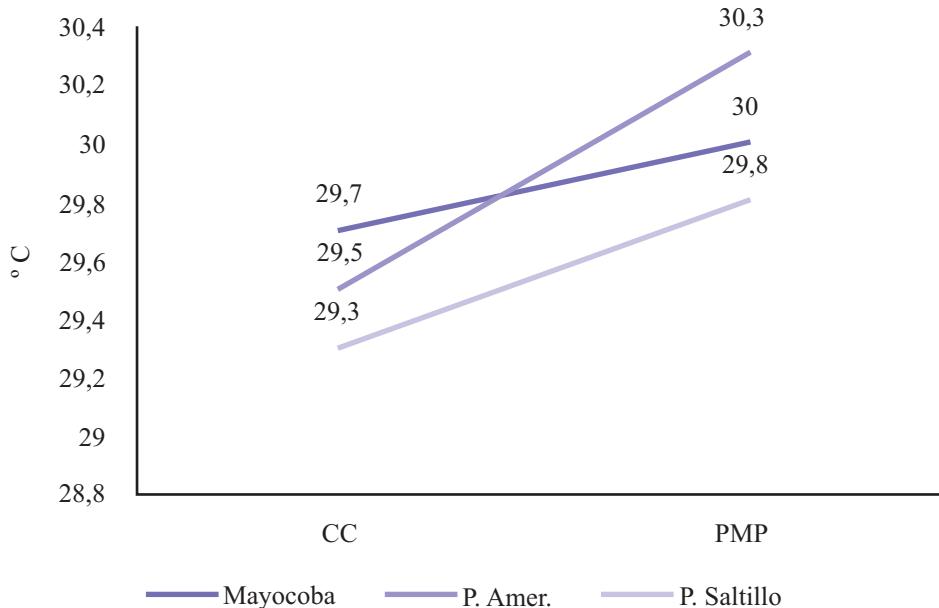


Figura 12. Temperatura de la planta en la etapa de floración en diferentes variedades de frijol, al pasar de una condición favorable de humedad edáfica (CC) a una desfavorable (PMP).

Figura 12. Temperature of the plant in the flowering stage of different bean varieties when going from a favorable edaphic humidity condition (FC) to an unfavorable one (PWP).

(asociada a *Rhizoctonia solani* Kuhn y *Fusarium* sp.), tizón común (*Xanthomonas phaseoli*) y el virus mosaico común del frijol (BCMV), con una severidad de daño promedio del 58.4 %.

La muerte pre y pos-emergente se incrementó significativamente (35.7 %) cuando el contenido de humedad edáfica fue próxima a PMP.

En general, las plantas desarrolladas a un contenido de humedad del suelo cercano a PMP, registraron una conductancia y transpiración significativamente menores y mayor eficiencia fotosintética.

La variedad Pinto Americano fue la de mejor perspectiva por su mayor eficiencia fotosintética en condiciones de déficit hídrico y presencia de plagas y enfermedades.

García, E. 1973. Apuntes de Climatología. Universidad Autónoma de México. 155 p

Gavander, S.A. 1991. Física de suelos. Principios y aplicaciones. 8^a Edición. Ed. Limusa, S.A. México, D.F. 351 pp.

Guzmán, S.E., García, S. J. A., Mora, F.J.S., Fortis, Valdivia, H. R., y Portillo, V. M. 2006. La demanda de agua en la Comarca Lagunera, México. Agrociencia 40: 793-804.

Lambers, H., F.S. Chapin III and T.L. Pons. 1998. Plant physiological ecology. Springer-Verlag, Berlin, 540 p.

Lawlor, D.W., and Cornic, G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant Cell and Environment 25: 275-294.

Manríquez, N.J.A. 2012. Panorama del frijol en 2012. Recuperado de: URL: eleconomista.com.mx/columnas/agro-negocios/.../panorama-frijol-2012 (consultado, 15 octubre, 2013)

Martínez-Rodríguez, O.A., Gómez-Gallegos, C., y Santamaría-Cesar, E. 2000. Aplicación de quelatos para corregir la deficiencia de fierro en durazno (*Prunus persica* Battch). Revista Chapingo Serie Zonas Áridas p. 63-69.

Núñez, B.A., Ritchie, J., y Smucker, A.J.M. 1998. El efecto de la sequía en el crecimiento, la fotosíntesis y la intercepción de luz en el frijol común. Agronomía Mesoamericana 9: 1-8.

Ortíz-Villanueva, B., y Ortíz, S.C. 1990 Edafología. Universidad Autónoma Chapingo. Departamento de Suelos. 394 pp.

Pedroza, S.A. 1995. El déficit hídrico en las plantas. Principios y técnicas de manejo. Universidad Autónoma Chapingo, Unidad Regional Universitaria de Zonas Áridas. 162 pp.

Pedroza, S.A., y Samaniego, G.A. 2003. Efecto del subsoleo, materia orgánica y diferentes variedades en el patosistema del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). Revista Mexicana de Fitopatología 21: 272-280.

Pedroza, S.A. y Téliz, O.D. 1992. Patogenicidad relativa de *Rhizoctonia solani*, *Fusarium solani*, *Pythium* spp y *Macrophomina phaseolina* en el cultivo del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) Revista Mexicana de Fitopatología 10:134-138.

Pedroza, S.A. 1996. Evaluación de genotipos de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) al patosistema de la región de

- Bermejillo, Dgo. Revista Mexicana de Fitopatología 14: 25-30.
- Pedroza, S.A. y Durán, B.S. 2005. Efecto del acolchado plástico, fertilización nitrogenada y composta orgánica en el crecimiento y desarrollo de la sábila *Aloe barbadensis* M. con riego por goteo automatizado. Revista Chapingo Serie Zonas Áridas 4: 1-7.
- Pinto, V.M., Cruz, P.O., Ramírez, A.S., Solís, A.J.F. y Castillo, M.L.E. 2004. Evaluación de alternativas para el manejo integrado de plagas del frijol ejotero en Chapingo, México. Revista Fitotecnia Mexicana 27: 385-389.
- Richards, L.A. 1948. Porous plate apparatus for measuring moisture retention and transmission by soil. Soil Science 66:105-110.
- RODAS. s/f. Efecto del estrés hídrico en plantas. Recuperado de: URL: rodas.us.es/file/4949d71b-4d3d.../1/...estres_hidrico.../pagina_04.htm (consulta, 03 abril, 2014).
- SAGARPA. 2013. Sistema Producto Frijol. Recuperado de: www.sisprofrijol.org.mx/2012/frijol.php?sec=origen (consulta, 22 abril, 2014)
- Tambussi, E.A. 2004. Fotosíntesis, Fotoprotección, Productividad y Estrés abiótico: Algunos casos de estudio. Divisió de Ciéncias Experimentals: Matematiques. Facultad de Biología. Departament de Biología Vegetal. Universitat de Barcelona. 203 pp.
- Tezara, W., Mitchell, V. J., Driscoll, S.D., and Lawlor, D.W. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. Nature 140: 914-917.