

## Desarrollo y distribución de raíces bajo estrés por sequía en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en un sistema de tubos con suelo

### Root development and distribution under drought stress in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in a soil tube system

José A. Polanía<sup>1,2</sup>, Idupulapati M. Rao<sup>1</sup>, Steve Beebe<sup>1</sup> y Ramiro García<sup>1</sup>

#### RESUMEN

Se analizaron diferencias fenotípicas en el desarrollo y distribución de raíces en condiciones de sequía de 16 genotipos de frijol común. Se desarrolló un método utilizando tubos plásticos transparentes insertados en otros de PVC, llenos de mezcla de suelo con arena (2:1, peso:peso), en condiciones de invernadero. 10 días después de emergencia se impusieron dos tratamientos de suministro hídrico: 80% de capacidad de campo (sin estrés) y sin aplicación de agua (para inducir estrés). Durante el ensayo se determinó contenido total de clorofila en hoja y tasa de transpiración. A la cosecha (32 días después de siembra) se determinó: área foliar, biomasa aérea, contenido de carbohidratos totales no estructurales (CTN) en hojas y tallos. El suelo de los tubos fue dividido en cinco estratos de profundidad. Raíces en cada profundidad se lavaron determinándose su longitud, diámetro promedio y biomasa seca. Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con tres repeticiones. El método resultó apropiado para determinar diferencias fenotípicas en longitud total y longitud específica de raíces y distribución de raíces a diferentes profundidades. Las líneas BAT 477, SEA 5 y SER 16 destacaron por su desempeño general en la producción de raíces bajo estrés por sequía.

**Palabras clave:** contenido total de clorofila en hoja, diámetro de raíz, enraizamiento profundo, longitud de raíz, tasa de transpiración.

#### ABSTRACT

Phenotypic differences in root development and distribution of 16 common bean genotypes grown under drought stress were analyzed. We developed a method using transparent plastic tubes (inserted in PVC tubes), filled with a soil-sand mix (2:1, weight: weight), to capture differences in root growth under greenhouse conditions. Ten days after emergence, two water supply treatments were imposed: 80% of field capacity (without stress) and withholding of water (to induce drought stress). Total leaf chlorophyll content and transpiration rate were measured during the trial. At harvest (32 days after planting), leaf area, shoot biomass, leaf and stem total nonstructural carbohydrates content (TNC) were determined. The soil in the tubes was divided into five layers from the top to the bottom of the tube (0-5, 5-10, 10-20, 20-30 and 30-45 cm). Roots were washed from each soil layer to determine their length, diameter and dry biomass. A randomized complete block design was used with three replications. The method was suitable for determining phenotypic differences in total root length, specific root length and root distribution by soil depth. Three lines (BAT 477, SEA 5 and SER 16) were superior in their root development under drought stress.

**Key words:** total leaf chlorophyll content, root diameter, deep rooting, root length, transpiration rate.

## Introducción

La agricultura demanda alrededor de 69% de todas las extracciones de agua en el mundo, mientras que esta cifra asciende a más de 80% en los países en desarrollo. Como el agua es un elemento esencial en la seguridad alimentaria, su carencia es una de las principales causas de hambrunas y subnutrición, especialmente en las zonas rurales donde la población depende de la agricultura local para obtener tanto alimentos como ingresos. Recientemente se estimó

que la sequía es la causante de 60% de las emergencias alimentarias (FAO, 2003).

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es un cultivo de pequeños agricultores en América Latina y África oriental y occidental, donde es a menudo cultivado en condiciones no favorables y con mínimos insumos (Beebe *et al.*, 2008). Es una fuente poco costosa de proteína y calorías para pequeños agricultores de países con pobreza endémica (Rao, 2002). Sus rendimientos se ven afectados por varias causas,

Fecha de recepción: 14 de octubre de 2008. Aceptado para publicar: 19 de febrero de 2009

<sup>1</sup> Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali (Colombia).

<sup>2</sup> Autor de correspondencia. j.a.polania@cgiar.org

entre las cuales la sequía puede generar pérdidas entre 10 y 100%. En 1992, la sequía causada por el fenómeno de El Niño provocó pérdidas agrícolas de cerca de US\$600 millones en Centroamérica y México, y de US\$1 billón en el sureste africano. En 2001 una extensa sequía ocasionó una amplia hambruna y malnutrición en Honduras, oriente de El Salvador y noreste de Nicaragua, donde las pérdidas en cultivos de frijol fueron de 68%. Adicionalmente, los modelos de cambio climático predicen que Centroamérica será más seca en las siguientes décadas. Cerca de 60% de las regiones productoras de frijol sufre condiciones de sequía, que es el segundo factor más importante de reducción en rendimiento después de las enfermedades (Thung y Rao, 1999; Rao, 2002).

La investigación y el desarrollo de materiales vegetales adaptados a sequía es esencial para contribuir a la seguridad alimentaria de una población creciente que requiere incrementos significativos en la producción de alimentos. La investigación se ha concentrado más en la respuesta aérea de la planta a estrés por sequía que en la radicular, debido a las dificultades en la observación de las raíces en el campo (Huang y Gao, 2000). Sin embargo, las raíces son importantes para mantener la absorción de agua en suelos secos como característica de adaptación (Turner, 1979; Huang y Gao, 2000). Raíces profundas y extensión de estas en la profundidad del suelo son fundamentales para el comportamiento de los cultivos en limitaciones de suministro de agua si existe agua disponible en perfiles profundos del suelo (Sponchiado *et al.*, 1989; Blum, 2002). Ho *et al.* (2005) sugieren que un superficial y abundante sistema radical es más efectivo en la absorción de nutrientes en los primeros 20 cm del suelo donde los nutrientes están concentrados, mientras que raíces profundas favorecen la adquisición de agua y la resistencia a sequía. La producción de raíces finas puede ser una estrategia para permitir la adquisición de agua y la entrada de minerales cuando el agua en el suelo es limitada; las raíces finas “son económicas de construir”, pero son esenciales para la adquisición de agua y nutrientes debido a su alta área superficial por unidad de masa (Eissenstat, 1992; Huang y Fry, 1998).

El objetivo del presente trabajo fue evaluar en invernadero el desarrollo y la distribución de raíces de 16 genotipos de frijol común bajo estrés por sequía, validar un método de tubos con suelo desarrollado para evaluación de raíces, e identificar y caracterizar los mecanismos radicales asociados a la tolerancia e igualmente algunos mecanismos de respuesta en la parte aérea de la planta.

## Materiales y métodos

La investigación se realizó en las instalaciones del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) situado en Palmira (Valle del Cauca, Colombia), a 3°31' N y 76°19' W a 965 msnm, en condiciones de invernadero, con temperaturas entre 20 y 35°C, humedad relativa entre 70 y 90% y radiación fotosintéticamente activa máxima de 1.100  $\mu\text{mol}$  fotones  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Como sustrato se usó un suelo Andisol (Soil Survey Staff, 1993), con pH ácido y alta capacidad de fijación de P, el cual se mezcló con arena de río lavada y tamizada en una relación 2:1 en base peso; la densidad aparente de la mezcla era de 1,13  $\text{g cm}^{-3}$ . El suelo se fertilizó en  $\text{kg ha}^{-1}$  con 80 N, 50 P, 100 K, 101 Ca, 29,4 Mg, 20 S, 2 Zn, 2 Cu, 0,1 B y 0,1 Mo, con el objetivo de eliminar cualquier otro estrés abiótico. Las plantas crecieron por 32 d en tubos de acetato (50 cm de altura y 7,5 cm de diámetro) cubiertos por tubos de PVC, que contenían 2.400 g del sustrato.

El ensayo incluyó 15 líneas avanzadas de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) del programa de mejoramiento del CIAT (BAT 477, BAT 881, BFB 139, DOR 364, EAP 9510-77, MCD 2004, RAB 651, RAB 655, SEA 5, SEA 15, SEC 16, SEN 34, SER 7, SER 8 y SER 16) y una accesión de germoplasma (G 21212) de frijol. El experimento se estableció en un diseño de bloques completos al azar con dos niveles de suministro de agua: 80% capacidad de campo (CC) (riego) y sin riego (sequía terminal) con tres repeticiones.

Las plantas crecieron en condiciones óptimas de riego (80% CC) durante los primeros 10 d y después de este periodo de establecimiento fueron sometidas a los tratamientos de suministro de agua. El tratamiento con riego (80% CC) consistió en pesar los cilindros cada 3 d y aplicar la cantidad de agua consumida, mientras que a los cilindros bajo sequía terminal no se les aplicó riego.

Varios parámetros fisiológicos fueron medidos durante los 32 d de crecimiento y desarrollo de las plantas: contenido total de clorofila con un clorofilómetro MINOLTA SPAD® 502 (Soil Plant Analysis Development), y tasa de transpiración, con un porómetro Licor LI-1600. A los 32 d después de germinación, se midieron las variables: área foliar, distribución de biomasa área, contenido de carbohidratos totales no estructurales (CTN) en hoja y tallo, biomasa de raíces y longitud de raíces en diferentes profundidades del suelo. El tubo fue cortado en cinco profundidades (0-5, 5-10, 10-20, 20-30 y 30-45 cm); las raíces en cada corte se extrajeron y lavaron para eliminar el sustrato, y fueron escaneadas con un equipo Epson expression 1680. Los datos de longitud

y diámetro promedio de raíces fueron determinados con un sistema de análisis de imágenes WinRHIZO Pro 2003b (Regent Instruments, Canadá); después las raíces se secaron en horno a 60°C por 48 h. El contenido de CTN en hojas y tallos fue determinado con el método de Kand y Brink (1995). Se aplicó análisis de varianza con el sistema estadístico SAS y el nivel de error fue de  $P \leq 0,05$ .

## Resultados y discusión

Durante el crecimiento y desarrollo de las plantas, el rango de la temperatura máxima del aire fue entre 28 y 39°C, y el rango de la temperatura mínima del aire osciló entre 18 y 22°C. La humedad final de suelo al momento de cosecha (32 d) fue de 25% CC (Fig. 1). La relación entre temperatura máxima y humedad del suelo indica que las plantas sufren considerable estrés por sequía desde los 15 d de desarrollo.

Se observaron diferencias genotípicas significativas en términos de producción de biomasa en los tratamientos de riego y sequía. El estrés por sequía redujo marcadamente la producción de biomasa total de los 16 genotipos evaluados cuando se comparan con la producción bajo riego (tabla 1). La producción de biomasa total fue relativamente menos

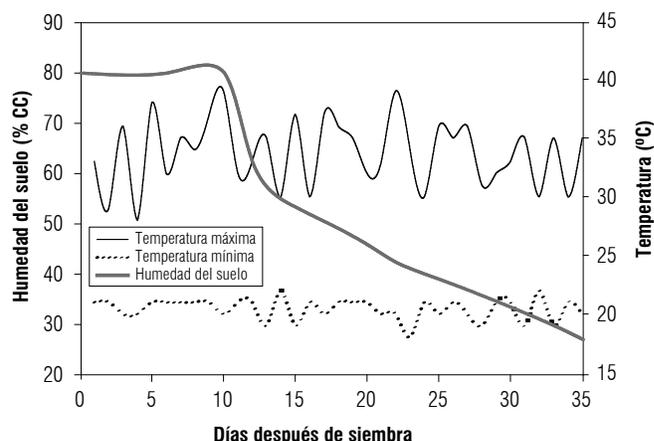


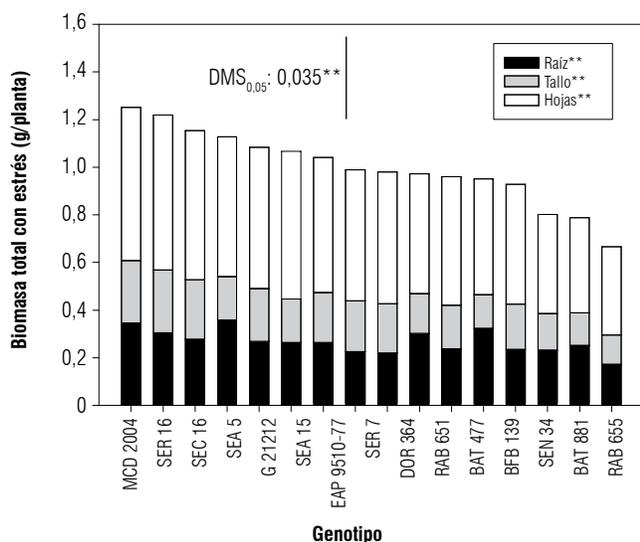
FIGURA 1. Humedad del suelo, temperatura máxima y mínima durante el período de crecimiento y desarrollo activo de las plantas en invernadero, Palmira 2005.

afectada para las líneas MCD 2004 y SER 16 (Fig. 2, Tab. 1) con una inhibición de producción de biomasa de 49 y 47%, respectivamente. En el otro extremo, BAT 881 y RAB 655 tuvieron una reducción en su producción de biomasa de 61 y 69%, respectivamente. Según Davies y Zhang (1991), a medida que el déficit hídrico crece, el proceso que se ve más afectado es la expansión y el crecimiento celular, debido a la reducción de la turgencia. Si el estrés es más

TABLA 1. Influencia de riego (R) y sequía terminal (ST) sobre atributos aéreos en 16 genotipos de frijol común bajo condiciones de invernadero.

Genotipo	Contenido de clorofila en hoja (SPAD)		Biomasa total (g/planta)		Contenido de CTN <sup>1</sup> en hoja (mg g <sup>-1</sup> )		Contenido de CTN en tallo (mg g <sup>-1</sup> )		Tasa de transpiración (mmol m <sup>2</sup> s <sup>-1</sup> )	
	R	ST	R	ST	R	ST	R	ST	R	ST
BAT 477	37	42	2,40	0,95	180	196	40	84	1,22	0,75
BAT 881	41	45	2,02	0,79	143	197	35	61	1,30	0,71
BFB 139	39	47	1,86	0,93	159	180	40	163	1,11	0,67
DOR 364	35	40	2,16	0,97	147	140	43	84	1,30	0,64
EAP 9510-77	35	42	1,95	0,99	152	145	37	107	1,28	0,59
G 21212	34	43	<b>1,97</b>	<b>1,07</b>	<b>178</b>	<b>195</b>	<b>51</b>	<b>64</b>	<b>0,98</b>	<b>0,76</b>
MCD 2004	32	40	2,46	1,25	147	99	43	64	1,25	0,62
RAB 651	35	42	2,36	0,96	178	177	45	61	1,16	0,67
RAB 655	37	36	2,17	0,67	146	124	37	47	1,24	0,67
SEA 15	32	42	1,99	1,04	150	128	40	159	1,30	0,55
SEA 5	37	44	1,89	1,13	169	151	51	<b>37</b>	<b>1,28</b>	<b>0,69</b>
SEC 16	36	40	3,00	1,15	181	97	46	76	1,29	0,67
SEN 34	38	41	2,29	0,80	192	117	43	56	1,26	0,87
SER 16	35	36	2,30	1,22	213	137	46	99	1,33	0,71
SER 7	37	44	2,55	0,98	216	217	57	119	1,02	0,63
SER 8	32	41	2,41	1,08	165	166	37	74	1,22	0,53
Promedio	36	42	2,24	1,00	170	154	43	85	1,22	0,67
DMS ( $P \leq 0,05$ )	4	4	NS	0,35	NS	50	16	54	NS	0,17

<sup>1</sup> CTN, contenido de carbohidratos totales no estructurales.



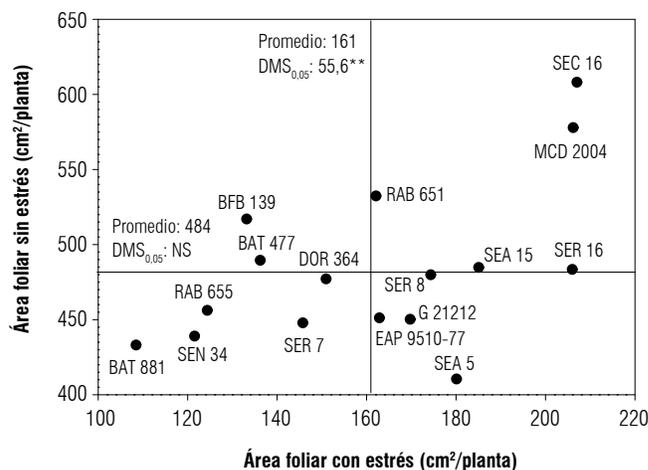
**FIGURA 2.** Influencia de sequía terminal sobre la distribución de materia seca en 16 genotipos de frijol común en cilindros plásticos en condiciones de invernadero.

severo, la fotosíntesis y la transpiración se abaten debido al cierre estomático y al bloqueo de la difusión de  $\text{CO}_2$  hacia el mesófilo, disminuyendo el crecimiento de la planta (Kumar *et al.*, 1994).

El estrés hídrico incrementó el contenido de clorofila en las hojas de la mayoría de los genotipos (excepto de uno) (Tab. 1). Los resultados en el contenido de CTN en las hojas no mostraron ninguna tendencia particular (Tab. 1); sin embargo, los valores de CTN en tallo en general mostraron altas cantidades en condiciones de estrés, lo cual indica menos movilización de CTN desde los tallos hacia la formación de nuevas hojas. SEA 5 mostró menos CTN en los tallos en condiciones de estrés y G 21212 no acumuló CTN en cantidades significativas.

Los valores de área foliar en condiciones de estrés fueron mayores para SEC 16, SER 16 y MCD 2004 que para otros genotipos (Fig. 3). Los genotipos más sobresalientes que tuvieron un considerable buen desarrollo de área foliar tanto en sequía como en riego fueron SEC 16 y MCD 2004, seguidos de SER 16 y SEA 15. Los genotipos G 21212 y SEA 5 mostraron buena respuesta en términos de área foliar en estrés hídrico pero menor desarrollo de área foliar bajo irrigación. BAT 881, SEN 34 y RAB 655 obtuvieron el menor desarrollo de área foliar bajo sequía terminal.

Resultados en la longitud total de raíz mostraron diferencias significativas entre genotipos en condiciones de sequía terminal (Fig. 4). Las líneas SEA 5 y BAT 477 fueron sobre-



**FIGURA 3.** Influencia de sequía terminal y riego sobre producción de área foliar en 16 genotipos de frijol común bajo condiciones de invernadero.

salientes en su longitud total de raíz pero también tuvieron valores bajos de longitud específica de raíz (Fig. 5), lo cual indica el desarrollo de raíces ligeramente más gruesas. El anterior comportamiento de la línea BAT 477 usando este método de tubos concuerda con resultados obtenidos por otros investigadores que reportan a BAT 477 resistente a sequía y que posee la habilidad de raíces profundas (White *et al.*, 1994a, 1994b) con gran eficiencia de absorción de agua (Guimaraes *et al.*, 1996). Varias investigaciones han concluido que el sistema radicular es un rasgo importante en sequía. White y Castillo (1992) exponen que en frijol común las diferencias en redimiendo están determinadas por el sistema de raíces. Sponchiado *et al.* (1989) encontraron que grandes producciones de raíces se asocian a mayor tolerancia a sequía en frijol común, sugiriendo una evasión a la sequía debida al incremento de la extracción de agua del suelo. La tolerancia a estrés por sequía ha sido asociada a mayor capacidad para extraer agua del suelo. Una mayor capacidad para profundizar raíces en el perfil del suelo puede proveer a un genotipo una mejor adaptación a condiciones de estrés hídrico (White y Castillo, 1989). Entre los 16 genotipos evaluados, EAP 9510-77 y RAB 655 tuvieron pobre desarrollo de raíces en condiciones de sequía terminal.

Los resultados de diámetro promedio de raíz mostraron diferencias significativas entre genotipos en condiciones de riego y sequía terminal (Fig. 6). La línea RAB 655 fue sobresaliente en el desarrollo de raíces delgadas en condiciones de estrés, mientras las líneas SEC 16, SER 16 y RAB 651 tuvieron raíces delgadas en condiciones de riego y sequía. La producción de raíces finas es importante en la adquisi-

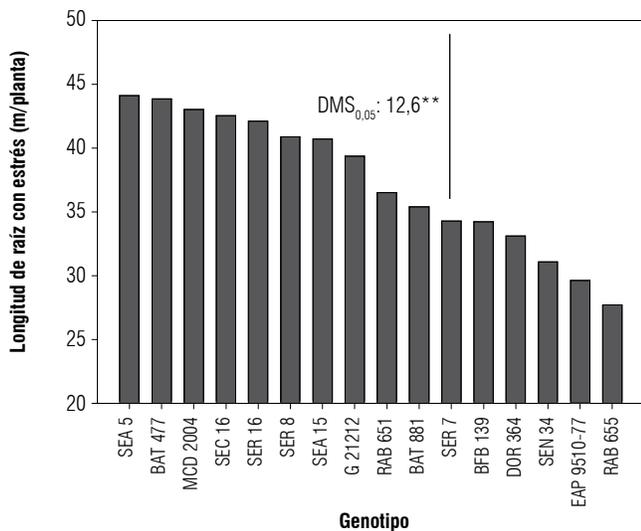


FIGURA 4. Influencia de sequía terminal sobre longitud total de raíz en 16 genotipos de frijol común en condiciones de invernadero.

ción de agua y la entrada de minerales debido a su alta área superficial por unidad de masa (Eissenstat, 1992; Huang y Fry, 1998). En ese sentido la línea RAB 655 presentó la mayor producción de raíces finas bajo estrés por sequía, y a la vez el menor desarrollo de longitud total de raíz y el peor vigor y producción de masa aérea. Un sistema radical con estas características sería importante y útil en zonas que se presentan sequía intermitente, porque al tener raíces finas superficiales puede aprovechar las disponibilidades de agua que se presentan con cierta intermitencia por lluvia. Las líneas MCD 2004 y DOR 364 fueron sobresalientes en el desarrollo de raíces gruesas en condiciones de sequía terminal. Las líneas MCD 2004 y SEA 5 tuvieron alto valor de volumen de raíz en condiciones de sequía terminal, mientras BAT 477 y SEC 16 mostraron altos volúmenes de raíz en ambas condiciones. Las líneas RAB 655, EAP 9510-77 y BAT 881 tuvieron un menor volumen de raíces en condiciones de sequía.

Se encontraron diferencias significativas en la distribución de la longitud de raíces a través de la profundidad del suelo entre genotipos en condiciones de sequía en profundidades de 10-20, 20-30 y 40-43 cm (Fig. 7). Las líneas SEA 15, SEA 5 y G 21212 tuvieron mayor longitud de raíz en la profundidad de suelo de 30-43 cm, con valores de 11,8; 11,7 y 10,9 m/planta, respectivamente, lo cual indica que fueron las líneas con el sistema radical con tendencia a profundizar. La disponibilidad de agua tiende a incrementar con la profundidad, y un sistema de raíz profundo sería ventajoso en condiciones de sequía (Ryser, 2006; Ho *et al.*, 2005). En los datos de distribución de raíces por perfil del suelo se pudo observar que la línea registrada como tolerante a sequía

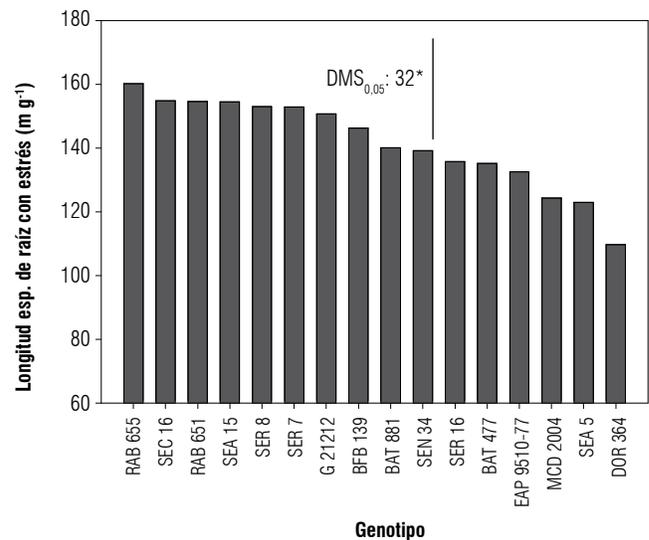


FIGURA 5. Influencia de sequía terminal sobre longitud específica de raíz en 16 genotipos de frijol común en condiciones de invernadero.

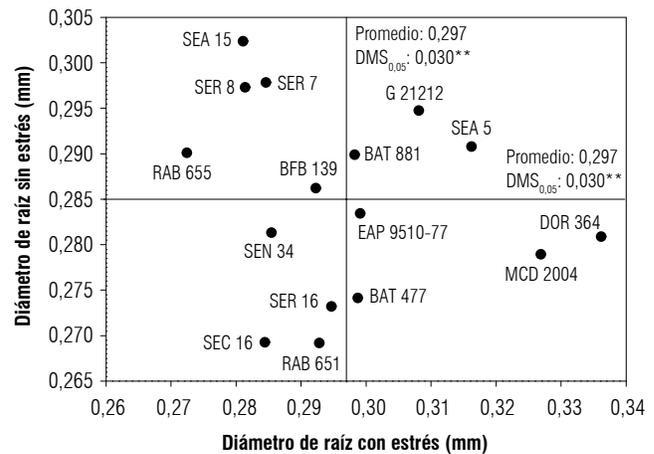
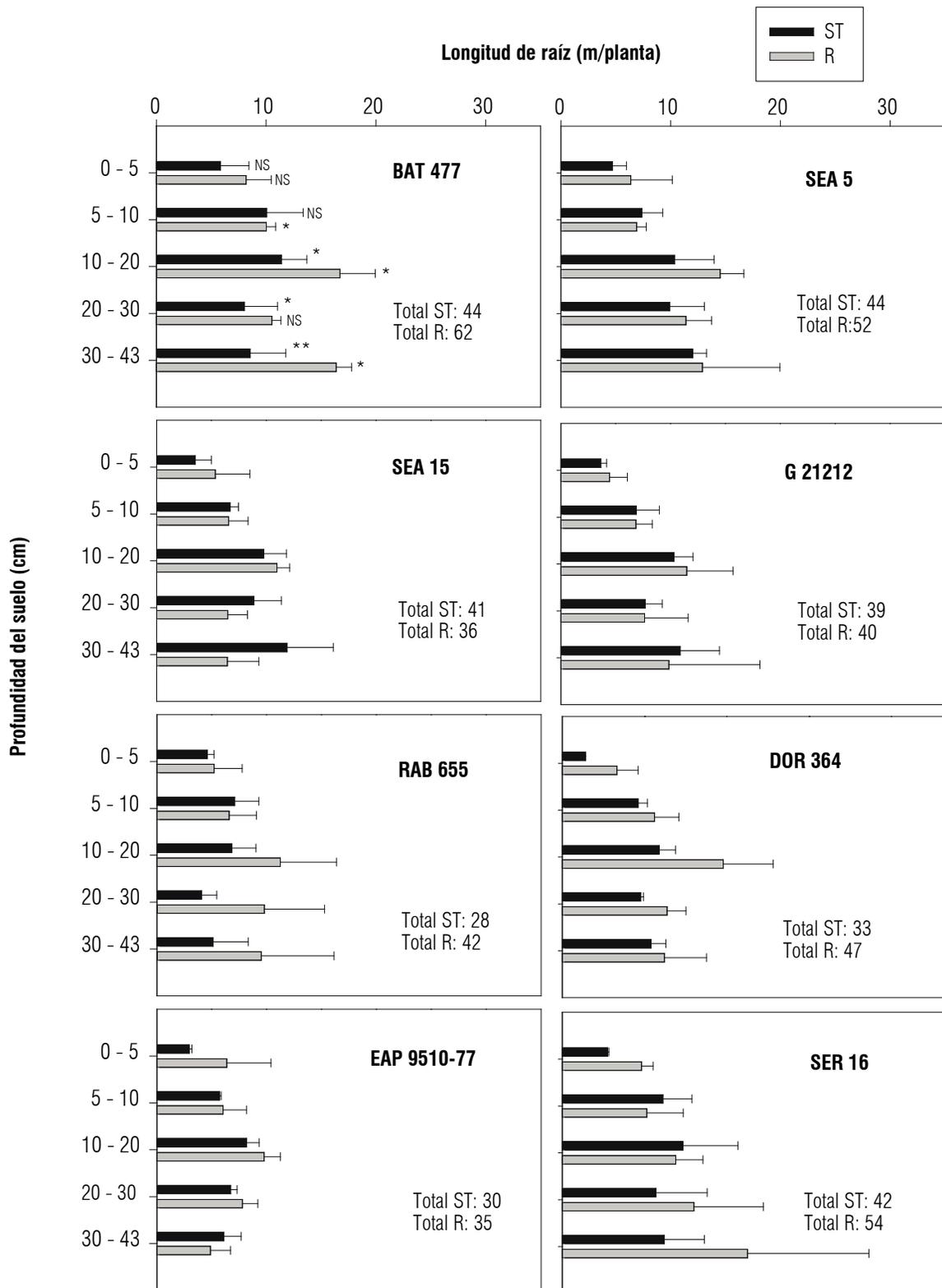


FIGURA 6. Influencia de sequía terminal y riego en diámetro promedio de raíz en 16 genotipos de frijol común bajo condiciones de invernadero.

SEA 5 (Singh *et al.*, 2001) es sobresaliente en la producción de raíces en la profundidad del tubo de 30-43 cm. La línea SER 16, identificada como adaptada a condiciones de sequía (Rao *et al.*, 2006), también presentó una sobresaliente producción de longitud total de raíz acompañada de una buena profundización de raíces (Figs. 4 y 7). Las líneas RAB 655 y EAP 9510-77 tuvieron la menor longitud de raíz en la profundidad de suelo de 30-43 cm con valores de 5,13 y 6,10 m/planta, respectivamente. Las líneas BAT 477 y SEA 5 tuvieron la mayor longitud de raíz en la profundidad del suelo de 0-5 cm, con 5,05 y 4,69 m/planta, respectivamente, mientras la línea DOR 364 mostró la menor longitud de raíz, con 2,12 m/planta en la profundidad de 0-5 cm. Sistemas radicales abundantes en los primeros centímetros del suelo son importantes para la absorción de nutrientes,



**FIGURA 7.** Influencia de sequía terminal (ST) y riego (R) sobre distribución de longitud de raíz a través de la profundidad del suelo en ocho genotipos de fríjol común bajo condiciones de invernadero.

los cuales están concentrados en este estrato del suelo (Ho *et al.*, 2005). Igualmente esta característica contribuye a la adaptación por sequía intermitente en lugares donde periódicamente hay suministro de agua a través de lluvia, y un sistema radicular fino y no tan profundo puede tomar ventaja de estas condiciones.

## Conclusiones

La evaluación de 15 líneas avanzadas y una accesión de germoplasma de frijol común en invernadero usando un método de tubos con suelo para evaluación de desarrollo y distribución de raíces bajo estrés por sequía resultó en la identificación de tres líneas (SEA 5, BAT 477 y SER 16) superiores en desarrollo de raíces en condiciones de estrés hídrico. En trabajos anteriores, en condiciones de campo, estas líneas han sido registradas y reportadas como tolerantes a sequía por su buen desempeño. Un sistema radical profundo y vigoroso es un atributo importante para selección por estrés a sequía, como se observa en los resultados de esta investigación y lo reportado por otros investigadores. El sistema de evaluación de tubos plásticos transparentes con suelo es adecuado para identificar diferencias fenotípicas en raíces en términos de profundización y otros atributos radicales en frijol común. Este nuevo método que involucra un cilindro transparente introducido en un tubo de PVC permite hacer un seguimiento a la dinámica de crecimiento de la raíces, e igualmente cuantificar diferencias en enraizamiento, el cual es difícil y costoso de realizar en condiciones de campo; y correlacionado con rendimiento y otros atributos determinados en campo puede brindar conocimientos más detallados sobre la fisiología del frijol y otras especies bajo estrés a sequía.

## Agradecimientos

Al gobierno de Alemania por contribuir al financiamiento parcial de este trabajo con una donación a través de BMZ-GTZ (No. 2002.7860.6-001.00; contrato No. 81060499 y No. 05.7860.9 - 001.00; contrato No. 81084613).

## Literatura citada

Beebe, S., I.M. Rao, C. Cajiao y M. Grajales. 2008. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. *Crop Sci.* 48, 582-592.

Blum, A. 2002. Drought tolerance - is it a complex trait? pp. 17-22. En: Saxena, N.P. y J.C. O'Toole (eds.). *Field screening for drought tolerance in crop plants with emphasis on rice*. Proc. International Workshop on Field Screening for Drought Tolerance in Rice, 11-14 Dic. 2000. ICRISAT, Patancheru y Rockefeller Foundation, New York, NY.

Davies, W.J. y J. Zhang. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 55-57.

Eissenstat, D.M. 1992. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *J. Plant Nutr.* 15, 763-782.

FAO. 2003. Estadística anual 2003. En: [http://www.fao.org/waicent/portal/statistics\\_es.asp](http://www.fao.org/waicent/portal/statistics_es.asp); consulta: 12 de febrero de 2009.

Guimaraes, C.M., O. Brunini y L.F. Stone. 1996. Adaptação do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) a seca. I. Densidade e eficiencia radicular. *Pesq. Agropec. Bras.* 31, 393-399.

Ho, M.D., J.C. Rosas, K.M. Brown y J.P. Lynch. 2005. Root architecture tradeoffs for water and phosphorus acquisition. *Funct. Plant Biol.* 32, 737-748.

Huang, B. y J.D. Fry. 1998. Root anatomical, physiological, and morphological responses to drought stress for tall fescue cultivars. *Crop Sci.* 38, 1017-1022.

Huang, B. y H. Gao. 2000. Root physiological characteristics associated with drought resistance in tall fescue cultivars. *Crop Sci.* 40, 196-203.

Kang, J.H. y G.E. Bringk. 1995. White clover morphology and physiology in response to defoliation interval. *Crop Sci.* 35, 264-269.

Kumar, A., D. Sing y P. Sing. 1994. Influence of water stress on photosynthesis, transpiration, water use efficiency and yield of *Brassica juncea* L. *Field Crops Res.* 37, 95-100.

Rao, I.M. 2002. Role of physiology in improving crop adaptation to abiotic stresses in the tropics: The case of common bean and tropical forages. pp. 583-613. En: Pessarakli, M. (ed.). *Handbook of plant and crop physiology*. Marcel Dekker, New York, NY.

Rao, I.M., S. Beebe, J. Polanía, M.A. Grajales y R. Garcia. 2006. Differences in drought resistance of advances lines developed for the last 3 decades. pp. 2-6. En: Project IP-1: Bean improvement for the tropics. CIAT Annual report 2006. CIAT, Cali, Colombia.

Ryser, P. 2006. The mysterious root length. *Plant Soil* 286, 1-6.

Singh, S.P., H. Teran y J.A. Gutiérrez. 2001. Registration of SEA 5 and SEA 13 drought tolerant dry bean germoplasm. *Crop Sci.* 41, 276-277.

Sponchiado, B., J. White, J. Castillo y P. Jones. 1989. Root growth of four common bean cultivars in relation to drought tolerance in environments with contrasting soil types. *Exp. Agric.* 25, 249-257.

Thung, M. e I. Rao. 1999. Integrated management of abiotic stresses. pp. 331-370. En: Singh, S. (ed.) *Common bean improvement in the twenty-first century*. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, The Netherlands.

Turner, N.C. 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. pp. 343-372. En: Mussell, H. y R.C. Staples, (eds.). *Stress physiology in crop plants*. Wiley Interscience, New York, NY.

White, J. y J. Castillo. 1989. Relative effect of root and shoot genotypes on yield of common bean under drought stress. *Crop Sci.* 29, 360-362.

- White, J. W. y J. A. Castillo. 1992. Evaluation of diverse shoot genotypes on selected root genotypes of common bean under soil water deficits. *Crop Sci.* 32, 762-765.
- White, J.W., J.A. Castillo, J.R. Ehleringer, J.A. García, C. y S.P. Sing. 1994a. Relations of carbon isotope discrimination and other physiological traits to yield in common bean (*Phaseolus vulgaris*) under rainfed conditions. *J. Agric. Sci.* 122, 275-284.
- White, J.W., R.M. Ochoa, F.P. Ibarra y S.P. Sing. 1994b. Inheritance of seed yield, maturity and seed weight of common bean (*Phaseolus vulgaris*) under semi-arid rainfed conditions. *J. Agric. Sci.* 122, 265-273.