

Documento de Trabajo No. 47

**TEMAS ACTUALES  
EN MEJORAMIENTO  
GENETICO DEL  
FRIJOL COMUN**

**Memorias del  
Taller  
Internacional de  
Mejoramiento  
Genético de Frijol**

7-12 Noviembre, 1988



Centro Internacional de Agricultura Tropical  
(CIAT)  
Cali, Colombia

Documento de Trabajo No. 47

TEMAS ACTUALES EN MEJORAMIENTO GENETICO  
DEL FRUOL COMUN

Memorias del Taller Internacional  
de Mejoramiento Genético de Frijol

7-12 Noviembre, 1988

Centro Internacional de Agricultura Tropical  
(CIAT)  
Cali, Colombia

Editor: S. Beebe

**Referencia correcta:**

Beebe, S. (ed.). 1989. Temas actuales en mejoramiento genético del frijol común. Documento de Trabajo No. 47. 465 pp. Programa de Frijol, CIAT; Cali, Colombia.

CONTENIDO

	Pág.
Introducción.....	1
Agradecimientos.....	2
Artículos presentados:	
Implicaciones que tienen los estudios sobre los orígenes del frijol común, <u>Phaseolus vulgaris L.</u> para los mejoradores de frijol	
D.G. Debouck and J. Tohme.....	13
El banco de germoplasma de frijol de México	
Francisco Cárdenas R.....	45
Razas de frijol camón <u>Phaseolus vulgaris L.</u>	
Shree P. Singh, Daniel G. Debouck y Paul Gepts.....	78
Uso de <u>Phaseolus vulgaris silvestre</u> para mejorar frijol por resistencia a los bruehidos	
Cesar Cardona y Julia Komegay.....	94
Potencial de la biotecnología en el mejoramiento de frijol <u>Phaseolus</u>	
W.M. Roca, H. Ramírez, P. Chavarriaga y L.C.Muñoz.....	104
Potencial del frijol híbrido	
H. Bannerot.....	114
Perspectiva socio-económica sobre la precocidad en frijol	
Willem Janssen.....	139
Aspectos fisiológicos de la precocidad en el frijol común	
Jeffrey W. White.....	162V"
El desarrollo de variedades de maduración precoz para los sistemas agrícolas de Centroamérica	
Fórfirio Masaya.....	189
Conceptos básicos en genética cuantitativa relevantes al mejoramiento de frijol común	
Julia Komegay.....	201
la genética cuantitativa en <u>Phaseolus vulgaris</u> : el ejemplo de la resistencia a <u>Xanthomonas campestris pv. phaseoli</u>	
Steve Beebe.....	222

Desarrollo de estrategias apropiadas de mejoramiento por resistencia a <u>Empoasca kraemeri</u> en frijol común	
Julia Komegay y Cesar Cardona.....	240
Mejoramiento en frijol común de origen Mesoamericano	
Shree P. Singh.....	259 1
Mejoramiento de frijol común ( <u>Phaseolus vulgaris L.</u> ) por rendimiento en asociación	
María José Oliveira Zimmermann.....	276
Mejoramiento por rendimiento en soya: prueba de generación temprana y adaptación específica a ambientes de alto rendimiento versus ambientes de bajo rendimiento	
Richard L. Cooper.....	301 1
Mejoramiento por rendimiento en otras leguminosas	
F.J. Muehlbauer.....	324
Producción y consumo de frijol seco en el año 2000: proyecciones pensamientos y suposiciones con énfasis en América Latina y Africa	
Willem Janssen.....	349
Futuro de los pequeños productores de frijol en México y su relación con la agricultura comercial	
Rogelio Lépez.....	375
Producción de frijol en el año 2.000: Producción comercial	
Joao Luiz Alberini.....	406
Resúmenes de la Sesión de Carteleras.....	415
Evaluación de poblaciones segregantes de frijol común <u>Phaseolus vulgaris</u> por rendimiento de grano	
Rogelio Lépez y Shree P. Singh.....	416
Respuesta a la selección visual para rendimiento en generaciones F <sub>2</sub> y F <sub>3</sub> en frijol, <u>Phaseolus vulgaris L.</u>	
Harold Patiño -y Shree P. Singh.....	417



Heredabilidad de rendimiento en frijol en suelo con bajo contenido de fósforo Carlos Urrea y Shree P. Singh.....	418
Efecto de la selección en diferentes densidades en el rendimiento del frijol, <u>Phaseolus vulgaris L.</u> J. Ariel Gutiérrez, James García y Shree P. Singh.....	419
Status de la colección mundial de frijoles <u>Phaseolus</u> Rigoberto Hidalgo.....	420
Evidencia de diferencias de alelos de isozimas entre los dos mayores acervos genéticos en <u>Phaseolus vulgaris</u> Susan L. Sprecher y M. Wayne Adams.....	422
Variantes de isozima en dos loci de diaforasa beta-nadh en frijol común ( <u>Phaseolus vulgaris L.</u> ) y sus correlaciones con los acervos genéticos Susan L. Sprecher y M. Wayne Adams.....	423
Polimorfismos de longitud de fragmento de restricción mitocondrial en razas nativas de frijol en Malawi M.M. Khairallah, M.W. Adams y B.B. Sears.....	424
Metodología para evaluar progenies F <sub>5</sub> a partir de selecciones individuales F <sub>4</sub> de frijol voluble ( <u>Phaseolus vulgaris L.</u> ) en el sistema de relevo con maíz ( <u>Zea mays L.</u> ) Alberto Román V.....	426
Análisis de patrones de genotipos en años y de localidades en años, de pruebas regionales de frijol blanco R.J. Redden y I. DeLacy.....	427
Tamizada de germoplasma de <u>Phaseolus vulgaris</u> por habilidad general de nodulación R.J. Redden, A. Diatloff y T. Usher.....	428
Componentes de fijación de nitrógeno en <u>Phaseolus vulgaris</u> J.A. Kipe-Nolt y H. Vargas.....	429

Mejoramiento de frijol en la región de los Grandes Lagos de Africa	
Pierre Nyabyenda.....	430
Distribución de frijol y características del suelo en áreas de producción en América Latina	
J.N. Fairbairn.....	435
Son los Andes Meridionales una zona más amplia de domesticación del frijol común <u>Phaseolus vulgaris L.?</u>	
J. Tohme, J. Vargas, W. Roca y D.G. Debouck.....	437
Evidencia bioquímica de dos acervos genéticos diferentes en frijol lima	
A. Maquet, C.E. Posso y D.G. Debouck.....	438
Hibridación interespecífica para el mejoramiento de <u>Phaseolus</u> <u>vulgaris</u>	
V. Schmit.....	440
Estudio electroforético de faseolina en bancos de germoplasma de frijol común en Africa	
M. Triana, D.G. Debouck, H. Ramírez y W. Roca.....	442
Diferencias varietales en taninos condensados de frijol común	
L.R. Lareo.....	443
Mejoramiento por tolerancia a sequía en frijol	
Jorge Acosta.....	444
Medición del efecto de la interacción genotipo x ambiente sobre la adaptación y el rendimiento relacionados con el tiempo	
Donald Wallace.....	446
Estrategias para la selección de cultivares de leguminosas	
H.P. Müller, Th. Búscher, C. Leonards, S. Pick y D. Schaefer....	447
Apéndice 1. Lista de Participantes.....	448
Apéndice 2. Programa del Taller.....	462

## INTRODUCCION

Muchos de los problemas de producción que limitan los rendimientos del frijol común (Phaseolus vulgaris L.) en América Latina y Africa tropicales se prestan para soluciones genéticas. El Equipo de Frijol del CIAT ha considerado por largo tiempo que las soluciones genéticas son las más económicas y frecuentemente las más fácilmente adoptadas, particularmente por agricultores pequeños, y por lo tanto, ha dedicado una gran parte de su esfuerzo al fitomejoramiento para producir nuevas variedades.

En varias ocasiones CIAT ha invitado a mejoradores del frijol de los Programas Nacionales a participar en talleres para revisar el progreso en la investigación y para refinar objetivos y prioridades. Sin embargo, la audiencia a la cual CIAT sirve - los investigadores de los Programas Nacionales - ha cambiado grandemente desde que CIAT se inició. La mayoría de los mejoradores ya han obtenido grados superiores en fitomejoramiento, o sea al nivel de Ms.C. o Fh.D. Además, con la resolución de problemas relativamente sencillos del primer orden, como el BCMV, la atención ahora se dirige a problemas más complejos, como el potencial de rendimiento. Estos factores, entre otros, nos llevaron a buscar presentar a los científicos de los Programas Nacionales - y a nuestros colegas aquí en el CIAT - temas que no son solamente útiles y prácticos, pero también intelectualmente estimulantes y desafiantes. Cuatro áreas generales fueron escogidas: recursos genéticos; la precocidad; mejoramiento de caracteres cuantitativos; y el futuro de la producción del frijol. También, además a conferencistas de Programas Nacionales y del CIAT, intentamos traer al CIAT científicos de los Estados Unidos y Europa, los cuales podrían ser de interés a la audiencia. Una sesión cartelera fue incluida por primera vez para dar expresión a temas no tratados en las sesiones plenarias.

lodos estuvimos muy complacidos con los resultados, y esperamos que en verdad este taller estimulará no solamente nuestra curiosidad intelectual, sino también investigación más efectiva y resultados prácticos.



## AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a María Eugenia Cobo por su ayuda inapreciable en la organización de este taller; a Patricia Zamorano de Montoya por sus esfuerzos en la preparación y organización de los manuscritos; a los Drs. Oswaldo Voysest, Marcial Pastor-Corrales, William Roca, Jeffrey White, Rigoberto Hidalgo e Iván Ochoa, por su ayuda en la revisión de los trabajos en español.

## IMPLICACIONES QUE TIENEN LOS ESTUDIOS SOBRE LOS ORIGENES DEL FRIJOL

COMUN, Phaseolus vulgaris L. PARA LOS MEJORADORES DE FRUOL

D.G. Debouck y J. Tohme\*

### Resulten

Se presenta una revisión de tres líneas de evidencia (resultados botánicos, arqueológicos y bioquímicos) sobre la domesticación múltiple e independiente de poblaciones silvestres de frijol común en las Américas. Estos sucesos de domesticación tuvieron lugar hace por lo menos 10.000 años con diferentes poblaciones silvestres de frijol. Además de la existencia de un efecto "fundador", se habría domesticado un menor número de poblaciones en Mesoamérica que en los Andes meridionales. Se tratan algunas limitaciones relacionadas con la formación de acervos genéticos y con la uniformidad de las presiones selectivas. Se examinan las consecuencias prácticas para el mejoramiento de frijol con relación a la incompatibilidad genética y se presenta un posible caso de co-evolución.

### Parte 1. Orígenes del Frijol Común

#### 1. Evidencia de orígenes múltiples y domesticaciones independientes

1.1 Evidencia botánica. Definiremos como frijol silvestre aquellas formas que son morfo y ecológicamente silvestres, o sea, que poseen todos los atributos de una leguminosa silvestre, como por ejemplo, mecanismos de dispersión de semillas muy activos y que crecen libremente en vegetaciones

---

\* Especialista en Germoplasma y Mejorador de Frijol, respectivamente, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

climax.

El frijol silvestre fue descubierto recientemente en las Américas, y hasta el momento sólo en ese continente (ver Figura 1). Se tiene información sobre frijol en:

- México : Miranda, 1967; Gentry, 1969; Nabhan, 1985.
- Guatemala : McBryde, 1945; Debouck, 1986a.
- Honduras : Burkart y Brücher, 1953.
- Costa Rica: Debouck et al., 1988.
- Colombia : Gepts y Bliss, 1986.
- Venezuela : Berglund-Brücher, 1967.
- Perú : Berglund-Brücher y Brücher, 1976; Debouck, 1986b, 1987; Debouck y Tohme, 1988.
- Bolivia : Berglund-Brücher, 1967; Debouck, 1988a.
- Argentina : Burkart, 1941; Burkart y Brücher, 1953.

El hecho de haber sido hallado en Costa Rica y Colombia permite inferir una distribución casi continua (generalmente a más de 1000 m.s.n.m.) desde Chihuahua en México (Nabhan, 1985) hasta San Luis en Argentina (Burkart y Brücher, 1953). Esto representa una distribución casi continua en las zonas tropicales y subtropicales americanas que cubren una distancia de más de 7000 km.

Es posible que algunos de los materiales presumiblemente silvestres sean ferales en vez de silvestres, pero la teoría de Gentry (1969) de que el frijol silvestre sudamericano aboridineus es sólo una "forma escapada de cultivares anteriores", ha sido refutada por Berglund-Brücher y Brücher (1976) con base en evidencia fitogeográfica. Otras poblaciones silvestres de frijol se han hallado desde entonces en vegetaciones climax en Perú (Debouck, 1986b, 1987; Debouck y Tohme, 1988) y Bolivia (Berglund-Brücher, 1967; Debouck, 1988a). La evidencia bioquímica se revisa más adelante.

Si suponemos que esta distribución no cambió durante los últimos milenios, parece que P. vulgaris silvestre es una planta silvestre bastante común en elevaciones intermedias (1000-3000 m.s.n.m.), en climas no extremos (12-24°C; 400-2000 mm de precipitación/año, con una marcada estación seca que comienza durante el llenado de vainas). Probablemente no fue tan difícil para los primeros recolectores de plantas americanas hallar frijol silvestre precisamente en las zonas donde les gustaba vivir hace miles de años.

Esta distribución casi continua del frijol silvestre no implica una uniformidad morfológica: es claro (Burkart y Brücher, 1953; Gentry, 1969) que los dos extremos del rango se diferencian morfológicamente; ésto es, el frijol silvestre de México no es equivalente al de Argentina. Algunas de estas diferencias se resumen en el Cuadro 1.' Con la adición de frijol silvestre de Costa Rica, Colombia, Perú y Bolivia, las diferencias son menos evidentes. El tamaño grande de la semilla y el hecho de ser anuales han servido para considerar las formas argentinas como ferales (Gentry, 1969), aunque algunas de ellas fueron halladas en habitats de la selva tropical (Burkart y Brücher, 1953; Debouck, 1985). Es quizás demasiado temprano para llegar a una conclusión acerca de un lugar de origen único para P. vulgaris silvestre con base en dichas discusiones, ya que algunas verdaderas especies silvestres de Phaseolus como P. chiapasanus Piper o P. maculatus Scheele también tienen semilla grande (peso de 100 semillas: 16 y 26 g respectivamente) y no se han domesticado. P. microcarpus Mart., un bejuco anual de los bosques tropicales deciduos de México, tampoco fue domesticada.

Como se observa en el Cuadro 1, varios caracteres muestran continuidad a lo largo del rango de distribución. Hasta el norte del Perú (Cajamarca), las semillas tienden a ser **pequeñas** y **redondeadas**, mientras que son más grandes y paralelepipedas, del tipo aborigineus en sentido estricto, desde el sur de Bolivia hasta Argentina. En cuanto a los materiales del sur de los Andes, se puede pensar que posiblemente sean una adaptación a los

habitats forestales en climas nublados donde se necesitan mayores reservas para poder germinar. Generalmente, se observa el hipocotilo lignificado en las plantas viejas que pueden sobrevivir el primer llenado de vainas en algunos materiales, desde México hasta Colombia. Esto se relaciona con la capacidad de las yemas para volver a crecer en el tallo inferior, un carácter que también ha sido observado en algunas formas escapadas (DGD y JSMM # 2077 de Querétaro) . El tamaño de bracteola es algo variable dentro de una misma población; sin embargo, se ha encontrado una clara diferencia en la forma aborigineus que se encuentra desde Bolivia meridional hasta Argentina. Curiosamente, los extremos del rango son de floración más temprana que las formas silvestres de Costa Rica y Colombia, siendo la forma aborigineus la más temprana.

La evidencia sobre el amplio rango de distribución en las Américas y las diferenciéis morfológicas entre las formas silvestres ha sido consolidada por las exploraciones recientes. Estos hechos han conducido a varios autores (Evans, 1976; Heiser, 1979; Vanderborght, 1986) a formular hipótesis acerca de dos centros de domesticación del frijol: Mesoamérica y el sur de los Andes. De interés específico es el hecho de que algunos caracteres morfológicos que separan las formas silvestres, como el tamaño de la semilla, también tienen cierta importancia para separar grupos de variedades criollas cultivadas (Evans, 1976; Vanderborght, 1986). En otras palabras, el frijol, tanto el silvestre como el cultivado, de un mismo origen, comparten hasta cierto punto algunas características similares. Regresaremos a este tema posteriormente.

Para resumir:

- La forma silvestre de frijol común tiene una amplia distribución en las Américas, desde Chihuahua hasta San Luis.
- En esta distribución, se observan cambios morfológicos que reflejan en parte su adaptación a diferentes ambientes (por ejemplo, matorrales

soleados en Jalisco y selvas tropicales en Tucumán).

- El frijol silvestre y sus contrapartes cultivadas domesticadas dentro de la misma zona comparten parcialmente estos caracteres morfológicos.

Ahora revisaremos algunos registros arqueológicos que indican la ocurrencia de antiguas y probablemente independientes domesticaciones en las Américas.

1.2 Evidencias arqueológicas. Como en la mayoría de los casos nos referiremos a restos de plantas antiguas, todas nuestras observaciones estarán vinculadas a su estado de conservación. No será sorprendente hallar entonces que la mayoría de las evidencias se encuentran en zonas áridas y no en América tropical húmeda. En este sentido, como aparece con base en los datos mostrados en la Figura 2, los registros de América Central y Colombia están haciendo falta especialmente. Esta falla se podría corregir en parte dando más énfasis a los registros de polen y a los fitolitos (Pearsall, 1982; Bozarth, 1986), pero este enfoque sólo ahora ha comenzado. Por otro lado, no se debe olvidar que la evidencia arqueológica no es un argumento definitivo, y está pendiente del descubrimiento de otros sitios antiguos novedosos. Otros problemas de interpretación se relacionan con los estudios de estratigrafía (Engel, 1963) y con el uso predominante del método de C para el <sup>14</sup>establecimiento de fechas, existiendo pocas contramedidas (Lynch et al., 1985).

Teniendo ésto en mente y el hecho de que los datos son todavía fragmentarios, los datos de la Figura 2 y los trabajos relacionados (Kaplan, 1956; Kaplan y McNeish, 1960; Brooks et al., 1962; Kaplan, 1965; Kaplan, 1967; Kaplan et al., 1973; Tarrago, 1980; Kaplan, 1981; Ottonello y Lorandi, 1987; Pearsall, en imprenta) indican que:

- Los registros más viejos son de Huachichocana, en el lado occidental de la Quebrada de Humahuaca, Jujuy, Argentina, seguidos por los de las



cuevas de Guitarrero, Ancash, Perú, y por los de Tehuacán, Puebla, México.

- Hay un amplio rango de sitios de mucha antigüedad (7000 km entre Tehuacán y Huachichocana) . El frijol más antiguo es precerámico y se halla en un contexto de agricultura muy incipiente (recolectores de plantas!). Como lo manifiestan Kaplan y Kaplan (1988), la trilogía de plantas americanas (maíz, frijol, calabaza) no existía cuando el frijol se domesticaba.
- Considerando la actual distribución de las formas silvestres, y suponiendo que estas últimas no cambiaron durante los últimos milenios, los antiguos sitios arqueológicos corresponden muy cercanamente (100 km o menos) a su rango.
- El frijol arqueológico parece estar absolutamente domesticado o sea, sus semillas no muestran ninguna transición desde la forma silvestre. También parece ser absolutamente moderno. Por ejemplo, los tamaños y patrones de color de la semilla son comparables a los de tipos del siglo XX todavía presentes en la misma zona. Hay por lo tanto una notoria estabilidad en estas variedades criollas, y una continuidad sobresaliente por parte de los agricultores en cultivarlas. Se encuentra evidencia adicional acerca de esta continuidad en las diferentes fechas correspondientes al mismo lugar (por ejemplo, Huachichocana en informe de Tarrago, 1980; Ocampo en informe de Kaplan y McNeish, 1960).

Los elementos arriba indicados están a favor de una domesticación independiente del frijol silvestre en las regiones montañosas de Mesoamérica y de América del Sur donde crecían. Sin embargo, con el comienzo de la cerámica, el frijol se convirtió en una importante planta alimenticia y mucho tiempo antes de Colón, se realizaba el comercio de semilla y la difusión de cultivos. En el antiguo Perú, por lo menos en 4000 P.E., el frijol pasó de los altiplanos a la costa (Pickersgill y

Heiser, 1978; Pearsall, 1978; Pearsall, en imprenta). En Mesoamérica antigua, el frijol pasó del noroeste de México al sudoeste de EE.UU. (en 2000 P.E.: Kaplan, 1956; Kaplan y Kaplan, 1988) y probablemente de allí al oriente de los EE.UU. (en 1000 P.E.: Ford, 1985). Qué tanto cambió el frijol durante estos movimientos precolombinos de semilla será un tema que trataremos más adelante.

1.3 Evidencia bioquímica. No hay evidencia de que hace cerca de 10.000 años, los agricultores primitivos y/o animales desempeñaron una parte activa en la dispersión del frijol silvestre. En realidad, el frijol fue probablemente auto-dispersado. En contextos precerámicos (aprox. 8000 P.E.), en Ocampo y Güila Naquitz (Kaplan y McNeish, 1960; Kaplan, 1985, respectivamente), los colectores de plantas recogieron frijol silvestre, pero éstos eran de germinación hipogeal, quizás P. coccineus y P. oaxacainus silvestres, respectivamente. También porque las semillas de frijol silvestre contienen factores antinutricionales como las fitohemaglutininas (Jaffe y Brücher, 1968), se puede suponer que la presente distribución de P. vulgaris silvestre es muy similar a la de ese período.

Si se pudiera hallar un marcador bioquímico con las siguientes propiedades presentes en las poblaciones silvestres y en sus contrapartes cultivadas, éste sería de gran ayuda para aclarar el proceso de domesticación:

- Polimorfismo geográfico: varias formas del marcador deben existir en todo el rango de distribución del ascendiente (s) putativo (s).
- Alta heredabilidad y complejidad de cada una de las variantes del marcador, para que haya poca probabilidad de que la misma variante se produzca varias veces durante la historia del **cultivo**.
- Estabilidad ambiental: la expresión de las variantes no debe ser afectada por las condiciones de crecimiento.

- Estabilidad frente al proceso de domesticación: el marcador no debe ser afectado por el proceso de domesticación, presentándose las presiones de selección en otros caracteres.

Gepts (1984, 1988) demostró que la faseolina, la principal proteína de almacenamiento de las semillas, es un marcador útil para los estudios evolutivos en *P. vulgaris*. A medida que el germoplasma se ha hecho disponible por las exploraciones realizadas en América Latina, se han examinado las variedades criollas y las poblaciones silvestres por sus características de faseolina (Gepts et al., 1986; Gepts & Bliss, 1986; Debouck et al., 1988; Koenig et al., en imprenta; Tohme & Debouck, en imprenta). Los resultados se muestran en el Cuadro 2 y en la Figura 3. Aunque el rango de *P. vulgaris* silvestre no está plenamente cubierto, se puede ver que:

- 1) Hay más tipos de faseolina en los materiales silvestres que en los cultivados. Como se trata más adelante, esto muestra que sólo una porción de la diversidad genética existente en las formas silvestres fue domesticada. Por otro lado, en caso de que el frijol silvestre fuera apenas un tipo feral o herbáceo, no expresarla dicha mayor diversidad en los tipos de faseolina.
- 2) Hay una buena correspondencia entre las variedades criollas de un país específico y el frijol silvestre presente allí. Esto se esperaba dada la relativa estabilidad de las variedades criollas como lo demuestran los registros arqueológicos (ver arriba) y la complejidad molecular de la faseolina que origina su singularidad (Gepts, 1988). Además, la presencia de "tipos extraños" en un país específico se puede explicar por la introducción varietal (por ejemplo, los tipos "cacahuate" en México con faseolina 'T', o los "panamitos" en la costa de Perú con faseolina 'S<sup>1</sup>'). Hay también evidencia de movimientos tempranos de semilla, probablemente precolombina, con la difusión de los cultivares de faseolina 'B' en América Central.

3) Existe más variabilidad en el sur de los Andes, en comparación con el norte de los Andes y México en cuanto a poblaciones silvestres y a materiales cultivados. Suponiendo que el frijol común se originó en México (como ha sido indicado por Gentry, 1969; Heiser, 1979), sería difícil explicar dicha diversidad (esta declaración es válida para los últimos 10.000 años). Se debe considerar, sin embargo, el polimorfismo de la faseolina 'M' en los tipos silvestres de Mesoamérica, que hasta ahora está ausente en los tipos cultivados.

Más evidencias acerca de una domesticación separada en Mesoamérica versus el sur de los Andes se obtiene por el análisis de isozimas (Schinkel et al., 1988), ya que éstas son codificadas por genes (probablemente no ligados) independientes de la faseolina. Los análisis realizados en variedades criollas de América Latina revelan perfiles contrastantes de isozimas entre las dos regiones. Resultados similares se obtuvieron con una colección de germoplasma de Malawi (Sprecher, 1988a) una vez que las accesiones se remontaron a su centro de origen en las Américas usando los tipos de faseolina. Se registraron dos patrones de isozimas alternativas dominantes en 6 enzimas que presentaban polimorfismo. El patrón andino dominante se presentó con una frecuencia de un 76%, mientras que el mesoamericano con una frecuencia de un 15%. El 9% restante se distribuyó entre el acervo genético andino (8%) y el mesoamericano (1%), con variantes de los patrones dominantes respectivos (Sprecher, 1988b). Estas frecuencias halladas en el germoplasma de Malawi llevarían a pensar que, por lo menos para el acervo genético andino, sería posible reconocer subunidades, una conclusión también alcanzada por Schinkel et al. (1988) al trabajar con cultivares americanos. Para una mejor definición de las razas, sería muy útil examinar algunas variedades americanas primitivas adicionales así como más poblaciones de frijol silvestre. El hecho de que se ha hallado más polimorfismo en la habichuela (Weeden, 1984) también sugiere la necesidad de incluir más loci al evaluar poblaciones silvestres.

La presencia de más tipos de faseolina en las poblaciones silvestres

versus las variedades criollas cultivadas plantea interrogantes acerca del proceso de domesticación, dadas las características de la faseolina como marcador. A continuación trataremos algunos de ellos.

## 2. Efecto fundador en la domesticación

Adoptaremos el concepto desarrollado por Ladizinsky (1985) y por lo tanto definiremos el efecto fundador como la reducción de la variabilidad genética cuando los individuos que dan origen a una nueva población sólo portan una parte de la variabilidad genética original.

El efecto fundador en la domesticación del frijol se podría considerar bajo los aspectos siguientes:

- 1) El número de individuos tomado de las poblaciones silvestres e incluido en el proceso de domesticación fue pequeño.
- 2) El flujo de genes entre las reservas domesticadas y sus contrapartes silvestres fue limitado.

2.1 Reserva inicial limitada de genes. La evidencia de que se tocaron algunas partes del rango geográfico se puede hallar en los patrones de faseolina de los tipos cultivados versus los silvestres (Cuadro 2). En Mesoamérica, el tipo de faseolina hallado hasta el presente en los materiales cultivados es 'S', mientras que el tipo 'M' polimorfo común no se ha hallado en ningún genotipo cultivado examinado hasta el momento. Se podría pensar que la faseolina 'M' estaría relacionada con un carácter negativo **rechazado durante el proceso** de domesticación; ha sido transferido a las líneas mejoradas experimentales sin expresar ningún carácter negativo en lo que respecta a rendimiento, etc. (F. Bliss, com. pers.). En el sur de los Andes, los tipos 'I' y 'J' no se han hallado en materiales cultivados hasta el presente, mientras que los tipos 'T', 'C', 'H' están presentes en los genotipos silvestres y cultivados. El hecho de que el

tipo 'A' (hallado hasta ahora sólo en Ayacucho) esté presente en una variedad criolla y no en una población silvestre ilustra, más que nada, a nuestros ojos, la incompleta encuesta que se ha realizado con los materiales del sur de los Andes, tanto cultivados como silvestres. Al examinar la Figura 1, es obvio que el rango de las poblaciones silvestres no ha sido todavía plenamente cubierto, y que quizás sólo el 10% de todas las variedades criollas americanas ha sido procesado.

Como se observa en el Cuadro 2 y en la Figura 3, la situación en Mesoamérica podría ser diferente de la situación en el sur de los Andes, es decir unas poquísimas poblaciones silvestres podrían haber sido domesticadas en México, mientras que varias poblaciones silvestres en un rango más amplio de distribución podrían haber sido domesticadas en una zona que se extiende desde el medio de Perú hasta el noroeste de Argentina. Como indica Gepts (1984, 1988), los tipos verdaderamente silvestres de México que no muestran signos de introgresión de las formas cultivadas se concentran en el occidente de México, que entonces podría ser un lugar de domesticación del frijol. Se debe, sin embargo, recordar que cuando aquellos estudios se hicieron, se conocía poco acerca del frijol silvestre en la región que va desde Chiapas a Nicaragua, donde se sabe que están presentes y que todavía se recogen. La posibilidad de hallar más lugares de domesticación del frijol en Mesoamérica por lo tanto permanece abierta. Identificar un sitio único de domesticación en el sur de los Andes es, por el momento, más difícil y quizás irrelevante. Considerando la extensión latitudinal del frijol silvestre en América del Sur Brücher (1968) y Harían (1971) dudan de la existencia de un centro específico de origen para el frijol común, pero consideraban la posibilidad de una domesticación múltiple allí. Se podría obtener información más detallada mirando al ADN mitocondrial pero este enfoque apenas comienza a desarrollarse ahora.

Más evidencia acerca de que una parte de las poblaciones silvestres, y quizás solamente unas pocas plantas, fue incluida en el proceso de domesticación se halla en los trabajos sobre resistencia a los brúchidos.



Miles de genotipos cultivados han sido examinados por resistencia a esta plaga, pero ni uno solo ha mostrado resistencia (Schoonhoven y Cardona, 1982). Sin embargo, un número reducido de poblaciones silvestres de P. vulgaris de México han mostrado resistencia (Schoonhoven et al., 1983). Se demostró que la resistencia, una reacción de antibiosis, se relacionaba con la presencia de la proteína arcelina (Osborn et al., 1986, 1988). Existe cierto polimorfismo en la arcelina (Osborn et al., 1986), los tipos con los niveles más altos de resistencia se concentran en Guerrero y Michoacán, México, donde, como lo indica Gepts (1984, 1988), no hubo domesticación. La razón por la cual no se halló ninguna fuente de resistencia a los brúchidos en el frijol cultivado simplemente puede ser porque el carácter de interés, el tipo correcto de arcelina, no estaba presente en la población domesticada (s).

Aunque la evidencia es fragmentaria, parece que unas pocas poblaciones a lo largo de su rango en las Américas fueron, en efecto, domesticadas. Aunque la evidencia es aún más escasa, también parece razonable concluir que sólo unas pocas plantas dentro de aquellas poblaciones participaron en realidad en el proceso de domesticación. El frijol silvestre todavía se cosecha como alimento de emergencia en algunas partes de los Andes (Argentina: Brücher, 1954; Perú: Debouck y Tohme, 1988). Cualquier variante específica (por ejemplo, semilla de color, vaina no-dehiscente) puede haber sido notada y seleccionada por los primeros agricultores. Como muchos de los caracteres de alto valor antrópico son altamente heredables (ver Cuadro 3), el progreso en seleccionar por estos caracteres habría sido rápido.

Como lo ha señalado Ladizinsky (1985), no había necesidad de continuar cultivando tipos silvestres una vez que un genotipo más apropiado había sido obtenido (aunque comentaremos sobre esto más adelante). Como se hace todavía hoy en la agricultura tradicional del Perú, los agricultores frecuentemente intercambian semillas entre sí. Cuando ven una planta interesante que no tienen, recogen unas pocas semillas (en algunos casos

solamente una), vuelven a sus cabanas, y las siembran en la siguiente estación para ver cómo crecen.

Esta forma de selección podría explicar la difusión de los tipos 'S' en toda Mesoamérica comenzando con unas pocas plantas domesticadas en el occidente de México. Esto también se observa en Colombia: aunque los primitivos indios colombianos empezaron a seleccionar poblaciones de frijol con faseolina ' B' (Gepts y Bliss, 1986), estaban deseosos por importar tipos 'S' al norte de Colombia y de tipos "I" al sur de este país.

Otra evidencia de esta forma de selección ha sido sugerida por el trabajo sobre resistencia a los bruchidos. Una posible explicación de la ausencia de resistencia en cualquier genotipo cultivado sería que los agricultores no emplearon las poblaciones correctas al domesticar. Se debe también recordar que las arcelinas correctas ocurren con una baja frecuencia en las poblaciones silvestres originales de frijol (alrededor de 20%: Osborn et al., 1986). Por ésto, las pocas plantas que poseen características interesantes de semilla, vaina, o planta probablemente no incluirían la mayor parte de la arcelina que confiere resistencia a los bruchidos.

Un interrogante que queda se refiere a si hubo (o hay) algún tipo de flujo genético desde las poblaciones silvestres y/o los cultivares primitivos hacia los materiales recientemente domesticados.

2.2 Flujo de genes entre genotipos de frijol. El problema de un posible flujo genético para aumentar la diversidad de P. vulgaris cultivado y de este modo limitar el efecto fundador, se puede considerar en dos aspectos: primero, el intercambio de genes durante la domesticación entre formas simpátricas silvestres y cultivares primitivos, y segundo el cruzamiento de genotipos cultivados fuera del rango de las formas silvestres. Pero primero debemos examinar si el flujo de genes es físicamente posible con base en la tasa de cruzamiento natural en P.

esperar a fin que ocupen la misma área geográfica

vulgaris.

V

La polinización cruzada existe aparentemente en las formas silvestres.

En materiales mexicanos, Wall y Wall (1975) y Vanderborght (1982) registraron altos niveles de cruzamiento (3 a 50%), aunque Brücher (1988) habló acerca de "una obvia cleistogamia" en las formas de P. aborigenus. También se presentan cifras incompatibles para genotipos cultivados de P. vulgaris (ver Cuadro 4). Aunque estos resultados necesitan confirmación, especialmente en lo que se refiere a efectos de localidad, condiciones ecológicas, y agentes de polinización (las abejas carpinteras y los abejorros parecen ser muy activos en este sentido: Delgado et al., 1988 y observaciones personales), parece que la cleistogamia quizás no es tan constante como antes se pensaba y que se pueden hallar altas tasas (>10%) de polinización cruzada en el frijol común tanto silvestre como cultivado.

Se puede inferir que quizás tuvo lugar un cruzamiento entre las formas silvestres y los cultivares primitivos con base en lo que se puede ver ahora dónde todavía se cultivan juntos. Entre las especies de Phaseolus, P. vulgaris silvestre se comporta como una maleza en algunos lugares, penetrando en los habitats hechos por el hombre o a los habitats perturbados (en México: Delgado et al., 1988; en Perú: Debouck, 1987; Debouck y Tohme, 1988; en Bolivia, Berglund-Brücher y Brücher, 1976). Hay por lo tanto una posibilidad de hallar formas silvestres y cultivares tradicionales que crecen juntos. Esta situación ha sido recientemente estudiada en Cuzco, Perú (Debouck y Tohme, 1988; Debouck et al., en imprenta). Allí, los agricultores consumen los tipos silvestres y herbáceos y guardan el tipo de grano grande "Amarillo Gigante" para vender en el mercado del domingo. De hecho, además de los tipos silvestres y de los tipos verdaderamente cultivados, también se halló una docena de tipos herbáceos o intermedios en el mismo campo y a veces éstos eran consumidos en la finca. Esa situación y los comentarios hechos por los agricultores condujeron a estos autores (Debouck et al., en imprenta) a formular hipótesis acerca de un "complejo de maleza-cultivo" según Harian (1965) y

Harian y de Wet (1965), donde los tipos herbáceos eran el resultado de los cruzamientos entre las formas silvestres y las cultivadas. Se ha observado una situación similar y un uso posterior por el hambre en otros cultivos, incluyendo papa (Schmiediche et al., 1980), maíz (Wilkes, 1977) y chiles (o ajies) (Pickersgill, 1981). Hay por lo tanto fuertes indicios de que los tipos silvestres han enriquecido las variedades criollas primitivas, y ;aparentemente esto todavía está ocurriendo en 1988 en partes de la zona de distribución! Como se observa en el Cuadro 3, la mayoría de los "caracteres silvestres" son dominantes en las progenies de híbridos naturales que involucran formas cultivadas y silvestres. Como lo ha señalado Ladizinsky (1985), ésto podría conducir a la formación de más razas herbáceas por un lado, y al rechazo de los tipos indeseados por los agricultores tradicionales, por otro. En el caso del frijol, uno se pregunta, sin embargo, cuán fuerte es este rechazo, ya que muchas de las variedades criollas tradicionales de Perú y Bolivia todavía presenta una fuerte dehiscencia de vainas (ver también Brücher, 1988). Por otro lado, en un lugar en Cuzco, Perú, Debouck y Tohme (1988) observaron que los agricultores consumían tipos herbáceos en la finca.

Como un comentario final, se puede notar que los cruzamientos entre las formas silvestres y las cultivadas están teniendo lugar dentro de una zona geográfica restringida dando lugar quizás a una similitud morfológica más estrecha entre las variedades criollas y sus ancestros silvestres (ver también Vanderborght, 1986). Esto podría contribuir también a la formación de acervos genéticos, como lo veremos a continuación. X

El cruzamiento entre variedades criollas dentro del rango, o fuera de él, de los ancestros silvestres podría ser otra forma de reducir el efecto fundador. También se puede estudiar en centros secundarios. En variedades criollas tradicionales de Malawi, el cruzamiento natural ocurre con una baja frecuencia (alrededor de 1%, Martin y Adams, 1987), pero ésto es suficientemente alto para producir recombinantes que pueden ser seleccionados por los agricultores. ¿Qué tanto permite el cruzamiento la X

Completado

creación de una variabilidad nueva? El trabajo de Sprecher (1988b) en la misma colección de Malawi indica que, en efecto, aparece una nueva variabilidad genética pero principalmente dentro de los acervos genéticos y muy poca entre los acervos genéticos (en parte debido a la esterilidad masculina y a otros trastornos genéticos). Sería por lo tanto interesante cuantificar el intercruce entre los acervos genéticos donde se encontraron en contacto durante periodos más largos (por ejemplo en Colombia o en el norte de Perú) para ver si estas barreras genéticas también están presentes.

### 3. Migraciones del frijol Phaseolus y sus consecuencias genéticas posteriores.

Consideraremos sucesivamente las migraciones del frijol dentro de las Américas antes y después de Colón, y en seguida las migraciones a Europa, Africa y Asia, después de Colón. También examinaremos los cambios genéticos que han permitido cultivar allí el frijol con éxito.

3.1 Viajes dentro de las Américas antes de Colón. La evidencia de que el frijol fue intercambiado en épocas precolombinas se deriva de estudios arqueológicos y bioquímicos, y de estudios sobre los contactos culturales. Esta revisión no pretende ser exhaustiva y sólo presentará unos pocos movimientos generales.

Con relación a Mesoamérica:

1) Hay algunas evidencias (Soustelle, 1979) de que los Olmecas tenían contactos comerciales con Oaxaca y Guerrero, y desde su territorio patrio en Veracruz hasta el sudoeste de Costa Rica (1500-2000 P.E.). Esto podría explicar la difusión de algunos frijoles tropicales negros, lo cual ocurre frecuentemente alrededor del Golfo de México y regiones vecinas.

- 2) También se cree que hubo contactos culturales alrededor de 1500 P.E. (Snarskis, 1985) entre Colombia y Panamá y Costa Rica. Esto podría explicar la difusión de algunos cultivares de faseolina 'B', originalmente de Boyacá, Colombia a Costa Rica y aún a Guatemala (Gepts y Bliss, 1986; Koenig et al., en imprenta). Por el contrario, los mismos contactos podrían explicar la presencia de cultivares 'Sb' en el sudeste de Brasil.
- 3) Los tributos rendidos a los aztecas habrían presentado otra oportunidad para intercambiar grandes cantidades de semillas en Mesoamérica prehispánica (Torres, 1985). La dominación de este grupo habría contribuido en gran escala a la difusión de cultivares de faseolina 'S' en Mesoamérica (ver Gepts et al., 1986).

Con relación a América del Sur:

- 1) La presencia de un tipo sieva de frijol lima en los niveles más altos de Huaca Prieta (costa del norte de Perú) (Towle, 1961) indica contactos culturales cerca de 2500 P.E. entre esa parte de Perú y Colombia o quizás Mesoamérica, donde este frijol se originó (Pickersgill y Heiser, 1978).
- 2) La presencia de frijol lima de semilla grande en Norcinti, Bolivia (Debouck, 1988a) fuera del rango de distribución de sus formas silvestres (Debouck et al., 1987) indicaría una introducción allí y por lo tanto la presencia de contactos culturales entre el sur de Bolivia y el occidente del Perú.
- 3) La presencia de cultivares de faseolina 'T' en el sur de Colombia (Nariño; donde el frijól silvestre no se conoce) indicaría la introducción desde el sur de los Andes donde estos tipos de faseolina son comunes en las formas silvestres y variedades criollas (Gepts et



al., 1986; Tohme y Debouck, en imprenta).

Hay poca información disponible acerca de los cambios genéticos ocurridos en los materiales durante estos milenios. A juzgar por los caracteres de la semilla, muchos colores de granos ya se seleccionaban, incluyendo amarillo (Kaplan, 1980). En el 800 P.E., en Ocampo, Tamaulipas, los tipos arbustivos así como algo de habichuela ya estaban presentes (Kaplan y Me Neish, 1960).

### 3.2 Viajes dentro de las Américas, después de Colón, relacionados con Mesoamérica.

- 1) Un movimiento ya perceptible durante el último periodo precolombino continuó en el Gran Sudoeste y más frijol entró en esa parte de los EE.UU. (Cárter, 1945; Kaplan, 1956).
- 2) Poco después de la Conquista española, hubo un intercambio activo de germoplasma entre México y Perú (E. Hernández X., cctn. pers.) . Esto podría explicar la presencia de cultivares de faseolina "I" en México como ciertos "Cacahuates" o "Japonés". En la dirección opuesta se encuentra la variedad blanca de semilla pequeña en Perú, llamada "Panamito" con faseolina 'S' (Gepts, 1984).
- 3) Haití, parte de Hispaniola, que sirvió como puerto de parada a los galeones españoles en su viaje a Europa, se convirtió pronto en un centro secundario de diversidad, con un énfasis especial en la precocidad (C. Messiaen, com. pers.), dando como resultado el grupo "Pompadour" con faseolina 'T' (Gepts et al., 1988).

Nuevamente, hay poca información disponible. Se puede formular la hipótesis de que cómo el frijol pasó hacia latitudes más altas especialmente en el hemisferio norte, se realizó algo de selección por cultivares sin respuesta a fotoperiodo, es decir, capaces de florecer en

días más largos. También quizás se seleccionó por tipos arbustivos, ya que la estación de crecimiento se toma más corta a mayores latitudes.

3.3. Viajes desde las Américas. y fuera de las Américas, después de Colón. Colón descubrió América en 1492. Menos de 60 años después el frijol común era ampliamente cultivado en el occidente de Europa (León, 1987; Brücher, 1988). De allí, se distribuyó mucho más lejos: sudeste de Europa y el Medio Oriente, Irán e India, otros lugares en Asia, Africa y de regreso a las Américas. Ilustraremos unos pocos casos.

- 1) La mayoría de las variedades de Europa provienen del sur de los Andes y poseen faseolinas 'T' y 'C' (Gepts y Bliss, 1988). Esto plantea los interrogantes siguientes:
  - ¿Se adaptaban mejor a los fotoperiodos más largos y/o a las temperaturas más frescas?
  - ¿Los primeros viajeros las prefirieron por su tamaño más grande de granos?
  - ¿Había una mayor tasa de mutación para las características de la habichuela en estos acervos genéticos?
  
- 2) Algunas variedades europeas retomaron a las Américas, especialmente a EE.UU. y Argentina. Varios casos específicos están bien documentados (Gepts et al., 1988).
  
- 3) El frijol también se introdujo con éxito en Africa, ya sea directamente de Brasil (Evans, 1976) e indirectamente desde el sur de los Andes a través de Europa, ya que los tipos andinos de faseolina son dominantes en Africa (Gepts y Bliss, 1988).

Por la extensión del rango geográfico, se desarrollaron cultivares insensibles al fotoperíodo. También debe mencionarse la aparición de varios caracteres recesivos (vainas cerosas, vainas amarillas, vainas muy largas), según las presiones específicas de selección en el centro

secundario.

## Parte 2. Consecuencias para los Fitomei oradores

En la primera parte, hemos presentado tres grupos de hechos acerca del origen del frijol común, *P. vulgaris*, que son:

- Los orígenes del frijol común son múltiples y las diferentes domesticaciones hace cerca de 10.000 años fueron independientes entre **sí**.
- La domesticación no fue neutral con respecto a la diversidad genética incluida en los materiales que fueron domesticados: hubo un efecto fundador con diferencias entre regiones y también con diferentes intensidades.
- Los cambios genéticos en unos pocos loci que dieron lugar a nuevos caracteres antrópicos de mucha importancia (relacionado con la semilla, la vaina, el hábito de crecimiento) aparecieron temprano en la historia del cultivo de frijol.

Ahora trataremos algunas de sus consecuencias.

### 1. Formación de acervos genéticos y problemas de incompatibilidad

Las domesticaciones independientes con poblaciones silvestres morfológicamente diferentes condujeron a la formación de grupos morfológicamente diferenciados de genotipos cultivados. Como hemos visto arriba y como se ha observado en otros cultivos (Harían y de Wet, 1965; Johns y Keen, 1986; Wilkes, 1977), hay una fuerte posibilidad de que los cruzamientos entre las poblaciones silvestres y/o herbáceas y los cultivares primitivos contribuyeron a la similitud entre estos dos grupos. Las domesticaciones multilocacionales tuvieron otras consecuencias: el

aislamiento físico de grupos de cultivares primitivos, entre sí, durante miles de años (2000-4000 años como se puede deducir de las cifras anteriormente indicadas) condujo a su aislamiento genético y a la formación de acervos genéticos. En ese caso, se deben experimentar problemas de incompatibilidad genética al cruzar entre acervos genéticos y especialmente entre regiones de origen. En el Cuadro 5, se informa sobre algunos de estos cruzamientos.

Aunque a esta revisión le falta mucho para estar completa, parece que el cruzamiento entre los cultivares de Mesoamérica de semilla pequeña y los cultivares del sur de los Andes, de semilla grande, tiene probabilidad de fracasar, con poca o ninguna recombinación verdadera. Como hemos visto arriba y en Sprecher (1988b), en Africa, mientras se producen los cruzamientos, las barreras genéticas evitan la formación de recombinantes entre los acervos genéticos allí traídos y sembrados juntos.

En los cruzamientos investigados hasta el presente, la debilidad híbrida  $F_1$  aparentemente está controlada por 2 genes complementarios: DL1 (por gen letal dependiente de dosificación, Shii et al., 1980) atribuido a Mesoamérica y DL2 al sur de los Andes. Los híbridos  $F_1$  DL1 dl1 Di2 dL2 producen plantas anormales a temperaturas altas y plantas menos anormales a temperaturas inferiores. El hecho de que algunos cruzamientos entre faseolinas 'S' y 'T' tanto en progenitores cultivados como silvestres pueden dar una progenie normal descartaría un ligamiento directo entre los genes que codifican por faseolina y la expresión de la debilidad  $F^$ . Pero, por el contrario, DL1 y DL2 son inseparables respectivamente de ciertos tipos de faseolina. Esto fue manifestado indirectamente por Sprecher (1988a) en una pequeña muestra que incluía líneas estándar para tipos de faseolina y 27 líneas que producían la debilidad híbrida  $F^$ . Estos materiales mostraron perfiles de isozima **alternativos entre** el Mesoamericano (con faseolinas 'S' y 'B') y los acervos genéticos andinos (con faseolinas "I", 'C', 'A' y 'H'). El hecho de que las plantas anormales también se pueden observar en los cruzamientos con tipos de

faseolina 'S' y 'B' indicaría que habría más genes responsables de la debilidad F<sup>^</sup>. Aunque obviamente se necesitan más datos, ésto sería indicativo de una incipiente separación de los materiales colombianos con 'B' de los materiales mesoamericanos, a pesar de su semejanza en los perfiles de isozima (Schinkel et al., 1988).

Una vez más, necesitamos más datos acerca de los problemas relativos a la facilidad o dificultad de cruzamiento en el frijol, también por sus consecuencias prácticas. Pero hay una creciente evidencia de que los extremos del rango, cuando se cultivan, no son siempre fáciles de cruzar. Sería interesante probar las hipótesis siguientes:

- ¿Hay casos de incompatibilidad en tipos de faseolina 'T'?
- ¿Hay otros casos de incompatibilidad entre cultivares mesoamericanos genuinos y cultivares colombianos?
- ¿Es la incompatibilidad resultado de la domesticación?

Aunque el tipo de faseolina puede ser muy útil para predecir los cruzamientos exitosos, no constituye un seguro definitivo. Sería en consecuencia útil desarrollar otros marcadores (moleculares?). Por otro lado, a medida que estas hipótesis se examinen progresivamente, será posible aumentar la variabilidad al cruzar entre diferentes acervos genéticos. Aunque es difícil (ver arriba), podría dar buenos frutos a largo plazo, como lo indica el mayor número de loci donde se expresa el polimorfismo en la habichuela (Weeden, 1984; Sprecher, 1988a).

2. ¿Estamos frente a un caso de co-evolución entre el cultivo y su ambiente biótico y abiótico?

Si nuestra anterior hipótesis fuera correcta y las variedades criollas se domesticaron en parcelas aisladas y se separaron entre sí durante miles de años, entonces habría importantes casos de co-evolución entre estas variedades criollas y los agentes bióticos o abióticos presentes en su

ambiente. En otras palabras, deben hallarse fuertes correlaciones entre algunas variedades criollas específicas y algunas cepas de enfermedades, algunos estreses climáticos, etc. Este enfoque en frijol, sugerido por Gepts y Bliss (1985), apenas ha comenzado y se están acumulando evidencias. Consideraremos dos casos: enfermedades y Rhizobium.

Stavely (1984 y 1988) ha informado acerca de la variabilidad de la roya en los EE.UU., destacando la susceptibilidad diferencial de los cultivares de frijol a las razas de roya: algunos cultivares de habichuela altamente susceptibles a razas de EE.UU. reaccionaron de la misma manera, sugiriendo una clase de reacción específica hospedero patógeno. Compuesto Negro Chimaltenango, originalmente una mezcla de frijol negro de Guatemala, mostró el nivel más alto de resistencia a una amplia serie de razas (Stavely, 1986), quizás por su mayor base genética. Más adelante, se probaron otras líneas (Stavely, 1988) y PI 181996 y 189013, de Guatemala, también fueron altamente resistente a razas de EE.UU. Otro cultivar interesante, Ecuador 299, posee una faseolina 'S<sup>1</sup>', al igual que Compuesto Negro Chimaltenango (P. Gepts, com. pers.).

Después de un estudio electroforético sobre 55 aislamientos de mancha angular, Correa (1987) halló que los dos patrones resultantes de cuatro enzimas se podían asociar con la clase de frijol que infectan, hallándose un patrón en aislamientos que infecta cultivares de semilla grande y el otro en aislamientos que infectan cultivares de semilla pequeña. Se necesita una confirmación para tener la seguridad de que un patrón se halla sólo en los materiales de semilla grande en una zona geográfica específica y viceversa. Pero estos dos ejemplos indican que la variabilidad del patógeno no se distribuye aleatoriamente. En este caso, muchas prácticas agronómicas y métodos de evaluación deberían revisarse.

Rennie y Kemp (1983a, b) indicaron que al probar varios cultivares de frijol por su eficiencia en la fijación de nitrógeno usando cepas individuales de Rhizobium, el efecto de los cultivares fue significativo,

como fue la interacción cepa-cultivares. Si estos resultados son ciertos en más materiales (fríjol silvestre por ejemplo), la fijación de nitrógeno se podría mejorar mediante la elección de las contrapartes correctas.

### 3. Consecuencias prácticas para el fitomeioramiento y el manejo de germoplasma

Los resultados anteriores, aunque fragmentarios en algunos casos, indican claramente que el mejoramiento de frijol de ahora en adelante se preocupará más acerca del origen de los materiales usados como progenitores potenciales. Se pueden formular tres clases de necesidades:

- 1) Necesidad de información acerca de los materiales: un acceso libre a los datos completos de pasaporte de cualquier accesión parece ser un requisito en cualquier trabajo de mejoramiento. Sin toda la información y coordinadas geográficas, las accesiones de germoplasma pierden gran parte de su valor. Alrededor de 60% de los materiales cultivados de P. vulgaris contenidos en bancos de germoplasma carecería de sus datos completos de pasaporte, limitando por lo tanto su uso futuro. Ojalá, gracias a los marcadores bioquímicos (isozimas, ADN nuclear y mitocondrial) y a las colecciones bien documentadas de P. vulgaris silvestre, será posible mejorar esta situación.
- 2) Necesidad de información acerca de las relaciones genéticas: el futuro mejoramiento de frijol tomará más en cuenta a cual acervo genético pertenece un progenitor potencial, para evitar los problemas de incompatibilidad o para asegurar una mejor complementariedad entre **los progenitores**. Los marcadores bioquímicos que pueden indicar estas incompatibilidades a niveles nucleares y/o citoplasmáticos se usarán intensivamente. Aquí también, el frijol silvestre puede desempeñar una función clave al presentar una muestra amplia de variabilidad.
- 3) Necesidad de un enfoque sintético a la biodiversidad del frijol: es

cada vez más evidente que mucha diversidad genética se perdió durante el proceso de domesticación, y a través de las operaciones y manipulación de los bancos de germoplasma. Los ejemplos de caracteres interesantes que están presentes en bajas frecuencias en las poblaciones originales están aumentando: brúchidos (Osborn et al., 1986), gen I en accesiones silvestres de frijol (J. Tohme, com. pers.). Se han publicado normas en otros trabajos (Debouck, 1988b) sobre cómo recolectar estas raras variantes en el sitio de colección. Las pérdidas de variabilidad genética en los bancos de germoplasma (Roos y Centner, 1984; Klein et al., 1988) debe ser evitadas usando mejores procedimientos. Se debe recordar que los mejoradores actualmente no tienen y no tendrán acceso a la variabilidad original, es decir en su contexto original. Es por lo tanto de capital importancia muestrear las poblaciones originales, tratando de preservar tanto como sea posible de la diversidad genética real, en todo el proceso de conservación de germoplasma. En el futuro, sería también muy útil saber más acerca de la variabilidad de las enfermedades, de las plagas y de Khizobium en los sitios originales, y correlacionar esta información con la diversidad del germoplasma de frijol. En caso de que se hallen más evidencias de co-evolución y concentración local de caracteres interesantes, entonces los mejoradores y los especialistas de germoplasma deben centrarse más en las variedades criollas muy primitivas y en el frijol silvestre, ya que la distribución de este último podría reflejar más la distribución regional de las limitaciones bióticas y abióticas.

### Bibliografía

- Berglund-Brucher, O. 1967. Wildbohlen-Funde in Sudamerika. Naturwiss. 54(17):466-468.
- Berglund-Brucher, O. and H. Brucher. 1976. The south american wild bean (Phaseolus aborigineus Burk.) as ancestor of the common bean. Econ. Bot. 30: 257-272.



- Bliss, F.A. 1971. Inheritance of growth habit and time of flowering in beans, Phaseolus vulgaris. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 96(6): 715-17.
- Bozarth, S. 1986. Morphologically distinctive Phaseolus. Cucúrbita, and Helianthus annuus phytoliths. p. 56-66. In I. Rovner (ed.). Plant opal phytolith analysis in archaeology and palaeoecology. Proc. 1984 Phytolith Research Workshop, North Carolina State University, Raleigh, NC, U.S.A,
- Brooks, R.H., L. Kaplan, H.S. Cutler and T.W. Whitaker. 1962. Plant material from a cave on the Rio Zape, Dorango, México. Amer. Antiquity 27(3):356-369.
- Brucher, H. 1954. Argentinien, urheimat unserer bohnen. Umschau in Wissenschaft u Technik 54(1):14-15.
- Brucher, H. 1968. Die evolution der gartenbohne Phaseolus vulgaris L. aus der sudamerikanischen wild bohne P. aborigineus Burk. Angew. Botanik. 42(3-4):119-128.
- Brucher, H. 1988. The wild ancestor of Phaseolus vulgaris in South America. p. 185-214. In P. Gepts (ed.). Genetic resources of Phaseolus beans. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland.
- Brunner, B.R. and J.S. Beaver. 1988. Estimation of outcrossing of dry beans in Puerto Rico. Ann. Rept. Bean Improvement Coop. 31:42-42.
- Burkart, A. 1941. Sobre la existencia de razas silvestres de "Phaseolus vulgaris y "Phaseolus lunatus" en el Norte Argentino. Resoluc. y Resúmenes Botánica, Primera Reunión Argentina de Agronomía, Buenos Aires: 52.
- Burkart, A. and H. Brucher. 1953. Phaseolus aborigineus Burkart, die mutmabliche andine stammform der Kultur Bohne. Der Zuchter 23(3):65-72.
- Cárter, G.F. 1945. Plant geography and culture history in the American Southwest. Viking Fund Publications in Anthropology 5:1-140.**
- Correa, V.F.J. 1987. Pathogenic variation, production of toxic metabolites, and isoenzyme analysis in Phaeoisariopsis griseola (Sacc.) Ferr. Eh.D thesis, Michigan State University, East Lansing Michigan, USA, 154 pp.

- Coyne, D.P. 1965. A genetic study of "crippled" morphology resembling virus symptoms in Phaseolus vulgaris L. J. Hered. 56 (4):162.
- Crispin, M. 1960. Cruzamiento natural en el frijol. Agricultura Técnica México 11:38-39.
- Debouck, D.G. 1985. Trip report to Perú and Argentina. Intem. Board for Plant Genetic Resources, Rome, Italy AGPG/IBPGR, 85/123:31p.
- Debouck, D.G. 1986a. Phaseolus germplasm collection in western Guatemala, C.A. International Board for Plant Genetic Resources, Rome, AGPG/IBPGR, 86/40:30p.
- Debouck, D.G. 1986b. Phaseolus germplasm collection in Cajamarca and Amazonas, Perú. International Board for Plant Genetic Resources, Rome, Italy, AGPG/IBPGR, 86/161:38p.
- Debouck, D.G. 1987. Recolección de germoplasma de Phaseolus en el Centro y Centro-Sur del Perú. International Board for Plant Genetic Resources, Rome, Italy, AGFG/IBFGR, 87/112: 36p.
- Debouck, D.G. 1988a. Recolección de Germoplasma de Phaseolus en Bolivia. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, mimeographed, 24 pp.
- Debouck, D.G. 1988b. Phaseolus germplasm exploration. p. 3-29. In P. Gepts (ed.). Genetic resources of Phaseolus beans. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland, p.3-29.
- Debouck, D.G., R. Araya, W.G. González and J. Tohme. 1988. Presencia de formas silvestres de Phaseolus vulgaris L. en Costa Rica. Actas XXXIV Reunión Anual Programa Centroamericano para el Mejoramiento de Cultivos Alimenticios, PCCMCA, San José, Costa Rica, 21-25 marzo 1988, p. 75.
- Debouck, D.G., F.M. Gamarra, A.V. Ortiz and J. Tohme. Presence of a wild-weed-crop complex in Phaseolus vulgaris L. in Perú?. Ann. Rept. Bean Improvement Coop., submitted.
- Debouck, D.G., J.H. Liñan Jara, S.A. Campana and J.H. De La Cruz Rojas. 1987. Observations on the domestication of Phaseolus lunatus L. Plant Genetic Resources Newsl. 70: 26-32.

- Debouck, D.G. and J. Tohme. 1988. Recolección de Germoplasma de Phaseolus en el Centro-Sur del Perú. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, Mimeografo, 23 pp.
- Delgado, S.A., A. Bonet and P. Gepts. 1988. The wild relative of Phaseolus vulgaris in Middle America, p. 163-184. In P. Gepts (ed.). Genetic resources of Phaseolus beans. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland.
- Engel, F.A. 1963. Datations a l'aide du radio-carbone 14, et problemes de la préhistoire du Pérou. J. Soc. Américanistes 52:101-132.
- Evans, A.M. 1976. Beans Phaseolus spp. (Leguminosae- Papilionatae). p. 168-172. In N.W. Simmonds (ed.). Evolution of crop plants. Longman, London, New York.
- Ford, R. 1985. Patterns of prehistoric food production in north America, p. 341-364. In R.I. Ford (ed.). Prehistoric food production in north America. Univ. Michigan, Mus. Anthropol. Papers, No. 75.
- Gentry, H.S. 1969. Origin of the common bean, Phaseolus vulgaris. Econ. Bot. 23(1):55-69.
- Gepts, P.L. 1984. Nutritional and evolutionary implications of phaseolin seed protein variability in common bean (Phaseolus vulgaris L.) Ph.D. thesis, Univ. Wisconsin, Madison, USA, 209 pp.
- Gepts P. 1988. Phaseolin as an evolutionary marker. p. 215-241. In P. Gepts. (ed.). Genetic resources of Phaseolus beans. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland.
- Gepts, P. and F.A. Bliss. 1985. F1 hybrid weakness in the common bean: differential geographic origin suggest two gene pools in cultivated bean germplasm. J. Hered. 76:447-450.
- Gepts, P.L. and F.A. Bliss. 1986. Phaseolin variability among wild and cultivated common beans (Phaseolus vulgaris) from Colombia. Econ. Bot. 40(4):469-478.
- Gepts, P. and F.A. Bliss. 1988. Dissemination pathways of common bean (Phaseolus vulgaris. Fabaceae) deduced from phaseolin electrophoretic variability. 2. Europe and Africa. Econ. Bot. 42(1):86-104.

- Gepts, P., K. Kmiecik, P. Pereira and F.A. Bliss. 1988. Dissemination pathways of common bean (Phaseolus vulgaris, Fabaceae) deduced from phaseolin electrophoretic variability. 1. The Americas. *Econ. Bot.* 42(1):73-85.
- Gepts, P.L., T.C. Osborn, K. Rashka and F.A. Bliss. 1986. Phaseolin protein variability in wild forms and landraces of the common bean (Phaseolus vulgaris): evidence for multiple centers of domestication. *Econ. Bot.* 40(4):451-468.
- Harian, J.R. 1965. The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. *Euphytica* 14:173-176.
- Harian, J.R. 1971. Agricultural origins: centers and non-centers. *Science* 174:468-474.
- Harian, J.R. and J.M.J. de Wet. 1965. Some thoughts about weeds. *Econ. Bot.* 18:16-24.
- Heiser, C.B. 1979. Origins of some cultivated new world plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:309-326.
- Jaffe, W. and O. Brucher. 1968. La presencia de fitohemagglutina en Ph. aborigineus y su identidad con la de Ph. vulgaris como argumento quimotaxonomico de la intima relación entre estas dos especies. *Res. Acta. Cient. Venez.* 19:20.
- Johns, T. and S.L. Keen. 1986. Ongoing evolution of the potato on the altiplano of Western Bolivia. *Econ. Bot.* 40(4):409-424.
- Kaplan, L. 1956. The cultivated beans of the prehistoric Southwest. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 43:189-251.
- Kaplan, L. 1965. Archeology and domestication in American Phaseolus (beans). *Econ. Bot.* 19:358-368.
- Kaplan, L. 1967. Archaeological Phaseolus from Tehuacan. p. 201-210. In D.S. Byers (ed.). *The prehistory of the Tehuacan Valley. Environment and subsistence. vol. 1, Chapt. 10*, Univ. Texas Press, Austin.
- Kaplan, L. 1980. Variation in the cultivated beans. p. 145-148. In T.F. Lynch (ed.). *Guitarrero cave: early man in the Andes. Chapt. 7*, Academic Press, New York.

- Kaplan, L. 1981. What is the origin of the common bean? *Econ. Bot.* 35(2):240-254.
- Kaplan, L. 1985. Pre-ceramic Phaseolus from Güila Naquitz. p. 281-284. In K.F. Flannery (ed.). Güila Naquitz: archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, México. Academic Press, New York.
- Kaplan, L. and L.N. Kaplan. 1988. Phaseolus in archeology. p. 125-142. In P. Gepts (ed.). Genetic resources of Phaseolus beans. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, Holland.
- Kaplan, L., Th.F. Lynch and C.E. Smith, Jr. 1973. Early cultivated beans (Phaseolus vulgaris) from an intermontane Peruvian Valley. *Science* 179:76-77.
- Kaplan, L. and R.S. MacNeish. 1960. Prehistoric bean remains from caves in the Ocampo región of Tamaulipas, México. *Bot. Mus. Leaflet. Harvard Univ.* 19(2):33-56.
- Klein, R.E., S.D. Wyatt and W.J. Kaiser. 1988. Bean common mosaic virus and the USDA Phaseolus germplasm collection. *Ann. Rept. Bean Improvement Coop.* 31:68-69.
- Koenig, R.L., S.P. Singh and P. Gepts. Novel phaseolin types in wild and cultivated common bean (Phaseolus vulgaris, Fabaceae). *Econ. Bot.* in press.
- Ladizinsky, G. 1985. Founder effect in Crop-plant evolution. *Econ. Bot.* 39(2):191-199.
- Leakey C. L. A. 1988. Genotypic and phenotypic markers in common bean. p. 245-237. In P. Gepts (ed.). Genetic resources of Phaseolus beans. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland.
- León, J. 1987. Botánica de los cultivos tropicales. Editorial Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, IICA, San José, Costa Rica, 445 pp.
- Lynch, T.F., R. Gillepsie, J.A.J. Gowlett and R.E.M. Hedges. 1985. Chronology of Guitarrero Cave, Perú. *Science* 229:864-867.
- Mackie, W.W. and F.L. Smith. 1935. Evidence of field hybridization in beans. *J. Americ. Soc Agron.* 27:903-909.

- Martin, G.B. and M.W. Adams. 1987. Landraces of Phaseolus vulgaris (Fabaceae) in northern Malawi. 2. Generation and maintenance of variability. *Econ. Bot.* 41(2):204-215.
- McBryde, F W. 1945. Cultural and historical geography of **Southwest** Guatemala. Smithsonian Inst. Washington, Publ. 4:184p.
- Miranda Colin, S. 1967. Origen de Phaseolus vulgaris L. (Frijol común). *Agrociencia* 1 (2):99-109.
- Miranda Colin, S. 1971. Cruzamiento natural en frijol. *Agricultura Técnica México* 3(2):48-52.
- Nabhan, G.P. 1985. Native Crop Diversity in Aridoamerica: Conservation of regional gene pools. *Econ. Bot.* 39(4):387-399.
- Norton, J.B. 1915. Inheritance of habit in the common bean. *Amer. Nat.* 49(585):547-59.
- Osborn, T.C., T. Blake, P. Gepts and F.A. Bliss. 1986. Bean arcelin. 2. Genetic variation, inheritance and linkage relationships of a novel seed protein of Phaseolus vulgaris L. *Theor. Appl. Genet.* 71(6):847-855.
- Osborn, T.C., D.C. Alexander, S.S.M. Sun, C. Cardona and F.A.Bliss. 1988. Insecticide activity and lectin homology of arcelin seed protein. *Science* 240:207-210.
- Ottonello, M.M. and A.M. Lorandi. 1987. Introducción a la arqueología y etnología. Diez mil años de historia argentina. Editorial Universitaria de Buenos Aires, EUDEBA, Buenos Aires, Argentina, 210p.
- Pearsall, D. M. 1978. Paleoethnobotany in western South America: Progress and problems. p. 389-416. In R.I. Ford (ed.). The nature and status of ethnobotany. *Anthropological Papers, Museum of Anthropology, Univ. of Michigan*, no. 6.
- Pearsall, D.M. 1982. Phytolith Analysis: applications of a new paleoethnobotanical technique in archaeology. *Amer. Anthropol.* 84(4):862-871.
- Pearsall, D.M. in press. The origins of plant cultivation in south America. In P.D. Watson and C.W. Cowan (eds.). *Origins of agriculture in world perspective*. Smithsonian Inst., Washington.

- Pickersgill, B. 1981. Biosystematics of crop-weed complexes. *Kulturplanze* 29:377-388.
- Pickersgill, B. and C.B. Heiser. 1978. Origins and distribution of plants domesticated in the New World Tropics. p. 133-165. In D.L. Bowman (ed.). *Advances in Andean Archaeology*. Mouton Publishers, The Hague, Paris.
- Prakken, R. 1934. Inheritance of colours and pod characters in Phaseolus vulgaris L. *Genética* 16:177-294.
- Rennie, R.J. and G.A. Kempt. 1983a. N-fixation in field beans quantified by <sup>15</sup>N isotope dilution. (1) Effect of strains of Rhizobium phaseoli. *Agron. J.* 75:640-644.
- Rennie, R.J. and G.A. Kemp. 1983b. N-fixation in field beans quantified by <sup>15</sup>N isotope dilution. (2) Effect of cultivars of beans. *Agron. J.* 75:645-649
- Roos, E.E. and M.S. Centner. 1984. Characterization and maintenance of genetic variability in germplasm collections. *Ann. Rept. Bean Improvement coop.* 27:68-70.
- Schinkel, C., S.P. Singh and P. Gepts. 1988. Patterns of genetic diversity in Phaseolus beans. *Ann. Rept. Bean Improvement Coop.* 31:40-41.
- Schmiediche, P.E., J.G. Hawkes and C.M. Ochoa. 1980. Breeding of the cultivated potato species Solanum x juzepczukii Buk. and Solanum x curtilobum Juz. et Buk. 1. A study of the natural variation of S. x juzepczukii. S. x curtilobum and their wild progenitor, S. acaule Bitt. *Euphytica* 29:685-704.
- Schoonhoven, A.v. and C. Cardona. 1982. Low levels of resistance to the Mexican bean weevil in dry beans. *J. Econ. Entomol.* 75:567-569.
- Schoonhoven, A.v., C. Cardona and J. Valor. 1983. Resistance to the Bean and the Mexican Bean Weevil (Coleoptera: Bruchidae) in non cultivated common bean accessions. *J. Econ. Entomol.* 76(6):1255-1259.
- Shii, C.T., M.C. Mok, S.R. Temple and D.W.S. Mok. 1980. Expression of developmental abnormalities in hybrids of Phaseolus vulgaris L. *J. Hered.* 71(4):218-222.

- Singh, S.P. and J.A. Gutiérrez. 1984. Geographical distribution of the  $DL^+$  and  $DL^-$  genes causing hybrid dwarfism in Phaseolus vulgaris L., their association with seed size, and their significance to breeding. *Euphytica* 33:337-345.
- Snarskis, M.J. 1985. The comparative iconography of metal work and other media in precolumbian Costa Rica. p. 121-136. In *Precolumbian American Metallurgy*, 45th International Congress of Americanists, Banco de la República, Bogotá.
- Soustelle, J. 1979. *Les Olmèques*. Arthaud, Paris, 221 p.
- Sprecher, S.L. 1988a. Isozyme genotype differences between the large seeded and small seeded gene pools in Phaseolus vulgaris L. *Ann. Rept. Bean Improvement Coop.* 31:36-37.
- Sprecher, S.L. 1988b. Allozyme differentiation between gene pools in common bean (Phaseolus vulgaris L.), with special reference to Malawian genoplasm. Ph.D. thesis, Michigan State University, East Lansing Michigan, USA, 207 p.
- Stavely, J.R. 1984. Pathogenic specialization in Uromyces phaseoli in the United States and rust resistance in beans. *Plant disease* 68(2):95-99.
- Stavely, J.R. 1986. Pathogenic variability, resistance sources, and progress towards developing stable resistance to bean rust. *Ann. Rept. Bean Improvement Coop.* 29:24-25.
- Stavely, J.R. 1988. Rust resistance in beans: the plant introduction collection as a resource and resistance development. *Ann. Rept. Bean Improvement Coop.* 31:64-65
- Stoetzer, H.A.I. 1984. Natural cross-pollination in bean in Ethiopia. *Ann. Rept. Bean Improvem. Coop.* 27:99-100.
- Tarrago, M.N. 1980. El proceso de agriculturización en el noroeste argentino, zona valliserrana. p. 181-217. In *Actas de V Congreso Nacional de Arqueología Argentina*, Tomo 1. Universidad Nacional de San Juan, Instituto de **Investigaciones Arqueológicas** y **Museo**, San Juan, Argentina.



- Tohme, J. and D.G. Debouck. Towards a broader area of domestication of the caramon bean, Phaseolus vulgaris L., in the Southern Andes? Ann. Rept. Bean Improvement Coop., submitted.
- Torres, B.W. 1985. Las plantas útiles en el México antiguo según las fuentes del siglo XVI. p. 53-128. In T. Rojas Rubiela and W.T. Sanders (eds.). Historia de la agricultura, época prehispánica siglo XVI. Vol 1, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, DF, México.
- Towle, M.A. 1951. The Ethnobotany of Pre-Columbian Perú. Viking Fund Publ. Anthropol. 30:1-180.
- Tucker, C.L. and J. Harding. 1975. Outcrossing in common bean, Phaseolus vulgaris L. J. Am. Soc. Hort. Sci. 100:283-285.
- Vanderborght, T. 1982. Seed increase and evaluation of the wild Phaseolus vulgaris germplasm. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, mimeographed: 69 pp.
- Vanderborght, T. 1986. L'étude de la variabilité chez le haricot commun (Phaseolus vulgaris) par l'utilisation de méthodes statistiques multivariées appliquées a une banque de données. These de Doctorat, Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat, Gembloux, Belgique, 229p.
- Wall, J.R. and S.W. Wall. 1975. Isozyme polymorphisms in the study of evolution in the Phaseolus vulgaris - P. coccineus complex in México, p. 287-305. In C.L. Markert (ed.). Isozymes, Vol. 1, Genetics and Evolution. Academic Press, New York.
- Weeden, N.F. 1984. Distinguishing among vavilovite seeded bean cultivars by means of allozyme genotypes. Euphytica 33:199-208.
- Wells, W.C., W.H. Isom and J.G. Waines. 1988. Outcrossing rates of six common bean lines. Crop Sci. 28:177-178.
- Wilkes, H.G. 1977. Hybridization of maize and teosinte in México and Guatemala and the improvement of maize. Econ. Bot. 31:254-293.

**Cuadro 1. Algunos caracteres morfo-fisiológicos de *P. vulgaris silvestre* observados en PaImira y Popayán, Colombia.**

Origen	Peso 100 semillas (g)	Textura hipocotilo	Tamaño/forma bracteola	Dias a floración
México	5-8	Lignificado	Grande, ovalado	40-50
Guatemala	6-9	Lignificado	Grande, orbicular	50-65
Costa Rica	5-6	Herbáceo?	Grande, ovalado	>100
Colombia	8-12	Lignificado	Grande, ovalado	65-75
Perú				
Norte	15-16	Lignificado?	Medio a grande, ovalado	55-65
Sur	10-16	Herbáceo	Grande, lanceoladoe	45-55
Bolivia	9-12	Herbáceo	Grande, lanceolado & pequeño, triangular	40-50
Argentina	12-16	Herbáceo	Pequeño, triangular	35-40

**Cuadro 2. Tipos de faseolina de poblaciones silvestres y variedades criollas de *P. vulgaris* de diferentes mises de América Latina.**

Pais	Poblaciones silvestres	Variedades criollas	Fuentes
México	M, S	S, Sd, T	1, 4
Guatemala	M,S	S, B	1, 4
Costa Rica	M	S, B	3, 1, 4
Colombia	CH, B	S, T, C, B	2, 4
Perú			
Norte	I	T, C, H, S	1, 4
Centro	T,C	T, C, H, A, S	5, 1
Sur	C,K	T, C, H, S	5, 1
Bolivia	<b>T</b> ; chileno	T, C, S	5, 1
Argentina	(NW) T, H, C, J	T, H	4, 1

- Fuentes:**
1. Gepts et al., 1986
  2. Gepts and Bliss, 1986
  3. Debouck, et al., 1988
  4. Koenig et al., en imprenta
  5. Tohme y Debouck, en imprenta

CH = <7=> silvestre de Colombia  
[chileno]

**Cuadro 3. Algunos caracteres morfológicos de alta importancia antrópica y su herencia**

Carácter	Número de Loci	Herencia	Referencia
Vaina dehiscente/no dehiscente	2 or 3	Dominante/recesivo	Prakken, 1934; Leakey, 1988
Semilla coloreada/ blanca pura	9	Dominante/recesivo	Leakey, 1988
Hábito de crecimiento indeterminado/determinado	1	Dominante/recesivo	Norton, 1915; Bliss, 1971
Longitud entrenudo: entrenudos inferiores largos/cortos	1	Dominante/recesivo	Leakey, 1988

Cuadro 4. Tasas de cruzamiento estimadas en *P. vulgaris* cultivado

---

Lugar	Tasa (%)	Referencia
Berkeley, California	0.7	Mackie y Smith, 1935
Davis, California	0-0.007	Tucker y Harding, 1975
Irvine, California	9-69	Wells et al., 1988
Lilongwe, Malawi	0.8	Martin y Adams, 1987
Awassa, Etiopia	3-5	Stoetzer, 1984
Varios lugares, México	1-4	Crispin, 1960
Chapingo, México	1-3	Miranda Colin, 1971
Mayaguez, Puerto Rico	0.04-17.6	Brunner y Beaver, 1988

---

Cuadro 5. Algunos cruzamientos de *P. vulgaris* cultivado de diferentes orígenes y problemas encontrados.

Orígenes	Tipos de faseolina	Síntomas/anormalidades	Referencia
Sur Andino/Mesoamericano via Kenya via USA	T x S	Plantas anormales	Coyne, 1965
Guatemala/Bolivia y sus recíprocos	S x T	Clorosis y letalidad	Shii et al, 1980
Sur Andino/Mesoamericano via Turkia via Brasil	T x S	Plantas enanas	Singh y Gutiérrez, 1984
Sur Andino/Mesoamericano via USA via Brasil	T x S	Absence of roots	Gepts y Bliss, 1985 (también para una revisión)
Guatemala/Chile	S x C	Anormales	Temple, 1977 (inédito)
Costa Rica/Sur Andino via Haití	S x T	Anormales	Temple, 1977 (inédito)
México/Colombia	S x B	Anormales	Temple, 1977 (inédito)

## Figuras

- Fig. 1. Distribución de accesiones de semilla de Phaseolus vulgaris L. hasta 1988.
- Fig. 2. Hallazgos arqueológicos de Phaseolus vulgaris L.: lugares y años antes presente.
- Fig. 3. Tipos de faseolina en Phaseolus vulgaris L. silvestre hasta 1988.



Figura 1. Distribución de accesiones de semilla de *Phaseolus vulgaris* L. hasta 1988,



Figura 2. Hallazgos arqueológicos de *Phaseolus vulgaris* L.: lugares y años antes presente.





Figura 3. Tipos de faseolina en *Phaseolus vulgaris* L. silvestre hasta 1988,