

Documento de Trabajo No. 47



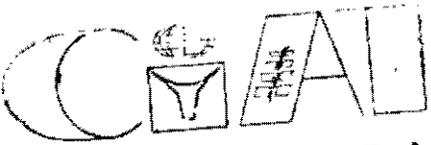
**TEMAS ACTUALES  
EN MEJORAMIENTO  
GENETICO DEL  
FRIJOL COMUN**

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

**7-12 Noviembre, 1988**



**Centro Internacional de Agricultura Tropical  
(CIAT)  
Cali, Colombia**

e.   
BIBLIOTECA

17588

- 1 DIC 1994

Documento de Trabajo No. 47

COLECCION HISTORICA

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

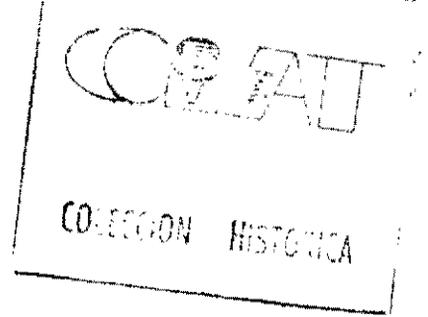
Memorias del Taller Internacional  
de Mejoramiento Genético de Frijol

21596

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</u> L. para los mejoradores de frijol<br>D.G. Debouck and J. Tohme..... | 3    |
| √ El banco de germoplasma de frijol de México<br>Francisco Cárdenas R.....   | 45   |
| \ Razas de frijol común <u>Phaseolus vulgaris</u> L.<br>Shree P. Singh, Daniel G. Debouck y Paul Gepts.....  | 78   |
| Uso de <u>Phaseolus vulgaris</u> silvestre para mejorar frijol por resistencia a los bruchidos<br>Cesar Cardona y Julia Kornegay.....                                      | 94   |
| \ Potencial de la biotecnología en el mejoramiento de frijol <u>Phaseolus</u><br>W.M. Roca, H. Ramírez, P. Chavarriaga y L.C. Muñoz.....                                   | 104  |
| / Potencial del frijol híbrido<br>H. Bannerot.....   | 114  |
| ✓ Perspectiva socio-económica sobre la precocidad en frijol<br>Willem Janssen.....   | 139  |
| ✓ Aspectos fisiológicos de la precocidad en el frijol común<br>Jeffrey W. White.....   | 162  |
| / El desarrollo de variedades de maduración precoz para los sistemas agrícolas de Centroamérica<br>Porfirio Masaya.....  | 189  |
| Conceptos básicos en genética cuantitativa relevantes al mejoramiento de frijol común<br>Julia Kornegay.....   | 201  |
| : La genética cuantitativa en <u>Phaseolus vulgaris</u> : el ejemplo de la resistencia a <u>Xanthomonas campestris</u> pv. <u>phaseoli</u><br>Steve Beebe.....             | 222  |

|   |  |     |
|---|--|-----|
| ✓ | Desarrollo de estrategias apropiadas de mejoramiento por resistencia a <u>Empoasca kraemeri</u> en frijol común<br>Julia Kornegay y Cesar Cardona.....                                     | 240 |
| ✓ | Mejoramiento en frijol común de origen Mesoamericano<br>Shree P. Singh.....  | 259 |
| ✓ | Mejoramiento de frijol común ( <u>Phaseolus vulgaris</u> L.) por rendimiento en asociación<br>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<br>Richard L. Cooper..... | 301 |
|   | Mejoramiento por rendimiento en otras leguminosas<br>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<br>Willem Janssen.....                                 | 349 |
|   | Futuro de los pequeños productores de frijol en México y su relación con la agricultura comercial<br>Rogelio Lépez.....  | 375 |
| ✓ | Producción de frijol en el año 2.000: Producción comercial<br>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<br>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</u> L.<br>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</u> L.   |     |
|   | 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</u> L.) 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</u> L.) en el sistema de relevo con maíz ( <u>Zea mays</u> L.) |     |
|   | 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<br>Pierre Nyabyenda.....   | 430 |
| ✓ | Distribución de frijol y características del suelo en áreas de<br>producción en América Latina<br>J.N. Fairbairn.....   | 435 |
| ✓ | Son los Andes Meridionales una zona más amplia de domesticación del<br>frijol común <u>Phaseolus vulgaris</u> L.?<br>J. Tohme, J. Vargas, W. Roca y D.G. Debouck..... | 437 |
| ✓ | Evidencia bioquímica de dos acervos genéticos diferentes en frijol<br>lima<br>A. Maquet, C.E. Posso y D.G. Debouck.....   | 438 |
| ✓ | Hibridación interespecífica para el mejoramiento de <u>Phaseolus</u><br><u>vulgaris</u><br>V. Schmit.....   | 440 |
| ✓ | Estudio electroforético de faseolina en bancos de germoplasma de<br>frijol común en Africa<br>M. Triana, D.G. Debouck, H. Ramírez y W. Roca.....                      | 442 |
| - | Diferencias varietales en taninos condensados de frijól común<br>L.R. Lareo.....  | 443 |
| ✓ | Mejoramiento por tolerancia a sequía en frijol<br>Jorge Acosta.....   | 444 |
| - | Medición del efecto de la interacción genotipo x ambiente sobre la<br>adaptación y el rendimiento relacionados con el tiempo<br>Donald Wallace.....                   | 446 |
|   | Estrategias para la selección de cultivares de leguminosas<br>H.P. Müller, Th. Büscher, 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 Ph.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 plenarios.

Todos 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 Voyses, Marcial Pastor-Corrales, William Roca, Jeffrey White, Rigoberto Hidalgo e Iván Ochoa, por su ayuda en la revisión de los trabajos en español.

1113124  
06 DIC. 1994

IMPLICACIONES QUE TIENEN LOS ESTUDIOS SOBRE LOS ORIGENES DEL FRIJOL  
COMUN, Phaseolus vulgaris L. PARA LOS MEJORADORES DE FRIJOL

D.G. Debouck y J. Tohme\* /1

Resumen

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.

clímax.

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 aborigineus 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 clímax 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 americanos 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 paralelepípedas, 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 diferencias 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  $C^{14}$  para el 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 Guila 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. oaxacamus 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, ésto 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 expresaría 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'). 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 poquitas 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 Harlan (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 bruchidos 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 cabañas, 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 'T' al sur de este país.

Otra evidencia de esta forma de selección ha sido sugerida por el trabajo sobre resistencia a los brúchidos. 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 brúchidos.

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.*

vulgaris.

La polinización cruzada existe aparentemente en las formas silvestres. En materiales mexicanos, Wall y Wall (1975) y Vanderborcht (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 Harlan (1965) y

Harlan 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 hombre en otros cultivos, incluyendo papa (Schmiediche et al., 1980), maíz (Wilkes, 1977) y chiles (o ajíes) (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.

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

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 períodos 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 frijol 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 Mc 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. (Carter, 1945; Kaplan, 1956).
- 2) Poco después de la Conquista española, hubo un intercambio activo de germoplasma entre México y Perú (E. Hernandez X., com. pers.). Esto podría explicar la presencia de cultivares de faseolina 'T' 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 torna 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 fotoperíodos 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 retornaron 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 Fitomejoradores

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 (Harlan 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 DL2 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  $F_1$ . 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  $F_1$ . Estos materiales mostraron perfiles de isozima alternativos entre el Mesoamericano (con faseolinas 'S' y 'B') y los acervos genéticos andinos (con faseolinas 'T', '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  $F_1$ . Aunque obviamente se necesitan más datos, esto 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', 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 (frijol silvestre por ejemplo), la fijación de nitrógeno se podría mejorar mediante la elección de las contrapartes correctas.

### 3. Consecuencias prácticas para el fitomejoramiento 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 Rhizobium 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. Wildbohnens-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, Cucurbita, 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, Durango, Mexico. Amer. Antiquity 27(3):356-369.
- Brucher, H. 1954. Argentinien, urheimat unserer bohnen. Umschau in Wiss. 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 Resumenes Botánica, Primera Reunión Argentina de Agronomía, Buenos Aires: 52.
- Burkart, A. and H. Brucher. 1953. Phaseolus aborigineus Burkart, die mutnabliche andine stammform der Kultur Bohne. Der Zuchter 23(3):65-72.
- Carter, 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. Ph.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 Peru and Argentina. Intern. 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, Peru. 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, AGPG/IBPGR, 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. Gonzalez 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 Peru?. 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.
- Harlan, J.R. 1965. The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. *Euphytica* 14:173-176.
- Harlan, J.R. 1971. Agricultural origins: centers and non-centers. *Science* 174:468-474.
- Harlan, 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 fitohemagglutinina en Ph. aborigineus y su identidad con la de Ph. vulgaris como argumento quimotaxonómico de la íntima 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. Preceramic Phaseolus from Guila Naquitz. p. 281-284. In K.F. Flannery (ed.). *Guila Naquitz: archaic foraging and early agriculture in Oaxaca, Mexico*. 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 region of Tamaulipas, Mexico. *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, Peru. *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.
- Otonello, 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. *Genetica* 16:177-294.
- Rennie, R.J. and G.A. Kempt. 1983a. N<sub>2</sub>-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<sub>2</sub>-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 accesions. *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 abnormalitites in hubrids of Phaseolus vulgaris L. *J. Hered.* 71(4):218-222.

- Singh, S.P. and J.A. Gutierrez. 1984. Geographical distribution of the  $DL_1$  and  $DL_2$  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 Republica, Bogota.
- Soustelle, J. 1979. *Les Olmeques*. 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 germplasm. 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 common 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. 1961. The Ethnobotany of Pre-Columbian Peru. 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 Mexico. p. 287-305. In C.L. Markert (ed.). Isozymes, Vol. 1, Genetics and Evolution. Academic Press, New York.
- Weeden, N.F. 1984. Distinguishing among white 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 Mexico and Guatemala and the improvement of maize. Econ. Bot. 31:254-293.

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

| Origen     | Peso 100 semillas (g) | Textura hipocotilo | Tamaño/forma bracteola                   | Días 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 países de América Latina.

| País           | 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        | T                      | 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

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;<br>Leakey, 1988 |
| Semilla coloreada/<br>blanca pura                             | 9              | Dominante/recesivo | Leakey, 1988                   |
| Hábito de crecimiento<br>indeterminado/determinado            | 1              | Dominante/recesivo | Norton, 1915;<br>Bliss, 1971   |
| Longitud entrenudo:<br>entrenudos inferiores<br>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<br>via Kenya via USA     | T x S              | Plantas anormales      | Coyne, 1965  |
| Guatemala/Bolivia<br>y sus recíprocos             | S x T              | Clorosis y letalidad   | Shii et al, 1980                                   |
| Sur Andino/Mesoamericano<br>via Turkía via Brasil | T x S              | Plantas enanas         | Singh y Gutiérrez, 1984                            |
| Sur Andino/Mesoamericano<br>via USA via Brasil    | T x S              | Absence of roots       | Gepts y Bliss, 1985<br>(tambien para una revisión) |
| Guatemala/Chile                                   | S x C              | Anormales              | Temple, 1977 (inédito)                             |
| Costa Rica/Sur Andino<br>via Haiti                | 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. hata 1988.

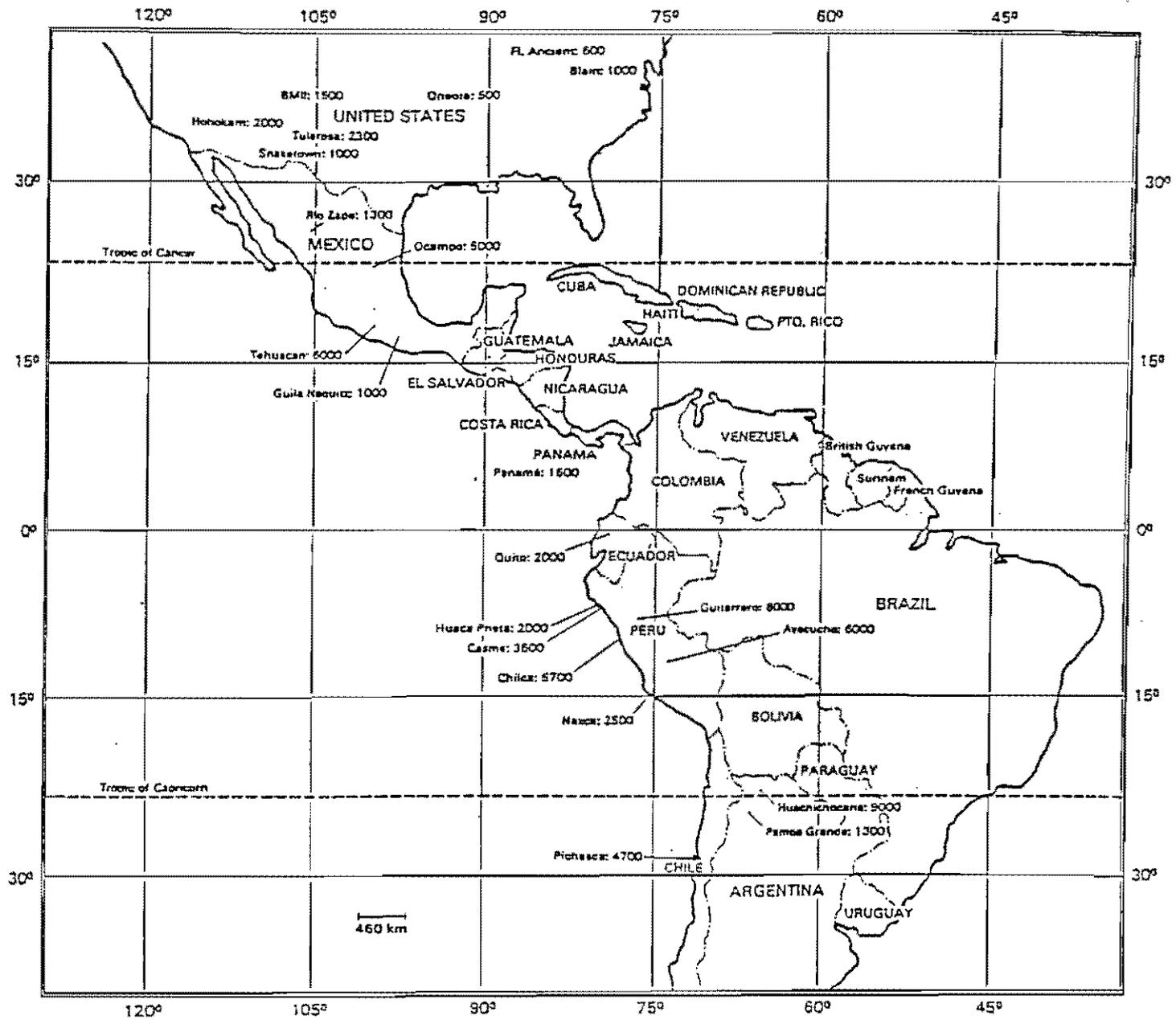


Figura 2. Hallazgos arqueológicos de *Phaseolus vulgaris* L.: lugares y años antes presente.



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

## EL BANCO DE GERMOPLASMA DE FRIJOL DE MEXICO

Francisco Cárdenas R.\*

Introducción

Desde que el hombre apareció en la tierra su sustento ha dependido, en forma directa o indirecta, de los vegetales, pues los animales son incapaces de sintetizar sus propios alimentos a partir de los minerales del suelo, los gases de la atmósfera y la luz solar.

Como consecuencia de la selección natural y de la practicada por el hombre desde los inicios de la agricultura, en el frijol (Phaseolus vulgaris L.), al igual que todas las plantas se ha creado una gran variabilidad genética. Existen ciertas regiones en el mundo donde las características fisiográficas propician el desarrollo y la existencia de un gran número de ecotipos, y son conocidas como centros primarios de variabilidad genética.

Mesoamérica es considerado como uno de los centros primarios de variabilidad genética de frijol.

La variabilidad genética del Phaseolus vulgaris L. al igual que la de otras especies vegetales ha ido disminuyendo, como una consecuencia de: 1) el cambio de uso del suelo; 2) el desarrollo de variedades mejoradas a partir de líneas puras emparentadas; 3) la siembra en grandes extensiones de un mismo cultivar o cultivares fuertemente emparentados; 4) el uso generalizado de prácticas culturales que minimizan el efecto del ambiente

---

\* Director, CENID-Recursos Genéticos, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Apartado Postal 10, Chapingo, Méx., México.

sobre las plantas, tal es el caso del uso de fertilizantes, insecticidas, fungicidas, reguladores de crecimiento, etc.; y 5) en el caso de materiales silvestres, el sobrepastoreo.

Al analizar lo mencionado en el párrafo anterior observamos que las causas de la erosión genética han sido y serán una consecuencia de la evolución de la agricultura. Indudablemente esta presión será mayor en los próximos años, fundamentalmente en los países en proceso de desarrollo.

A fin de disminuir al máximo la pérdida de la variabilidad genética ha sido necesario coleccionar y conservar el mayor número posible de muestras de frijol de los materiales sembrados por los agricultores de México, así como también de aquellos que se desarrollan sin la intervención del hombre.

#### Constitución del Banco de Germoplasma

Desde el año de 1942 se ha llevado a cabo trabajos de prospección y colección de frijol en México. En los últimos años, conjuntamente con el CIAT, se ha colectado, fundamentalmente materiales silvestres del género Phaseolus.

El Banco de Germoplasma está constituido por 10.651 accesiones, el 90.7% de las cuales comprenden a las especies cultivadas: P. vulgaris, P. coccineus, P. lunatus y P. acutifolius y el 9.3% a 24 especies silvestres. En ambos casos, vulgaris representa el 83.5% (Cuadro 1).

El 88.4% de las accesiones de vulgaris fueron colectadas en el continente Americano, el 9.2% en Europa, el 1.7% en Asia y el 0.7% en Africa, como puede observarse en el Cuadro 2. Por otra parte, en México se ha colectado el 66.1% y en América Central el 12.0%, ésto es, más del 68% del banco lo constituyen materiales provenientes de Mesoamérica, que como se indicó anteriormente es un centro primario de diversidad genética del frijol.

Del material no originario de México, aproximadamente el 80% ha sido obtenido del CIAT.

En México se cultiva un promedio anual de 2'000.000 ha de frijol y se puede afirmar que, prácticamente, se siembra en todas las entidades federativas, con un rendimiento medio de alrededor de 650 kg/ha. Estos bajos rendimientos se explican si se toma en cuenta que en el 60%, más o menos, del área cultivada las precipitaciones pluviales son muy bajas, que se siembra en superficies relativamente pequeñas y por campesinos que practican la agricultura tradicional. El consumo promedio per-cápita es aproximadamente de 18 kg por año.

Por lo antes mencionado la colecta de materiales se ha llevado y se lleva a cabo en todo el territorio nacional tomando en consideración la variabilidad ecológica y étnica de las diversas regiones del país. En el Cuadro 3, se presenta el número de accesiones existentes en el banco de plasma germinal colectados en cada una de las entidades federativas del país.

#### Caracterización y Evaluación Preliminar

Durante los últimos siete años en el Campo Experimental del Valle de México (CEVAMEX), en Chapingo, se han caracterizado y evaluado preliminarmente 6.284 accesiones de Phaseolus vulgaris. Los descriptores evaluados son:

1. Color del hipocotilo
2. Longitud del hipocotilo
3. Largo del quinto foliolo impar
4. Ancho del quinto foliolo impar
5. Número de entrenudos a principio de floración
6. Número de entrenudos a fin de floración
7. Hábito de crecimiento

8. Angulo de las ramas secundarias
9. Número de días de siembra a inicio de floración
10. Número de días de siembra a fin de floración
11. Altura de la planta
12. Número de días de siembra a madurez
13. Diámetro del tallo
14. Número de vainas por planta
15. Número de semillas por vaina
16. Peso total de la planta a madurez
17. Rendimiento de grano por planta
18. Índice de cosecha
19. Peso de 100 semillas
20. Volumen de 100 semillas
21. Densidad de la semilla
22. Forma de la semilla
23. Color de la semilla
24. Brillantez de la testa
25. Reacción a enfermedades.
26. Reacción a insectos

En todos los descriptores citados existe una gran variación en cada uno de ellos, así como también una amplia combinación entre los mismos. Dentro de algunas características que tienen importancia en los programas de mejoramiento se han observado, en siembras en CEVAMEX, las variaciones siguientes:

Días de siembra a primera flor: 20 a 120

Días de siembra a última flor: 20 a 65

Días de siembra a madurez: 95 a 180

Peso total de la planta: 31 a 535 gramos

Rendimiento por planta: 6 a 180 gramos

Índice de cosecha: 0.03 a 2.3

Número de vainas por planta: 11 a 270

Peso de 100 semillas: 15 a 55 gr.

Volumen de 100 semillas: 15 a 50 cc.

Densidad: 0.85 a 1.5 gr/cc.

Hábito de crecimiento: 1 a 5

Los cinco tipos de hábitos de crecimiento se definen como sigue:

- I. Determinado, arbustivo, vainas bien distribuidas en la planta, éstas casi no tocan el suelo. Tipo: Canario 101.
- II. Indeterminado, arbustivo, con pequeñas guías que casi no enredan, vainas bien distribuidas, rara vez tocan el suelo. Tipo: Jamapa.
- III. Indeterminado, guías de tamaño intermedio con poca tendencia a enredar, vainas concentradas en la parte inferior de la planta que frecuentemente están en contacto con el suelo. Tipo: Negro 150.
- IV. Indeterminado, guías grandes y enredadoras, vainas bien distribuidas, para que tenga un buen desarrollo necesitan sembrarse con soporte. Tipo: Accesoión 2068.
- V. Igual que el anterior pero con mayor vigor y mayor número de ramas secundarias, generalmente es más tardío. Tipo: Accesoión 3476.

### Evaluaciones Específicas

#### La estabilidad de diez y siete descriptores en 197 accesiones, en cinco ambientes

Uno de los objetivos del mejoramiento del frijol es el de desarrollar cultivares que tengan un rango de adaptación amplio y a la vez que su comportamiento sea lo más estable posible. Por otra parte, cuando se caracterizan accesiones de Phaseolus vulgaris es necesario emplear aquellos

caracteres que sean menos influenciados por los cambios ambientales.

Con estas ideas en mente se sembraron, en cinco ambientes diferentes, 197 accesiones, que fueron seleccionadas como representantes de la amplia variación que existe en el banco de germoplasma. En los Anexos 1 y 2 se presenta la información sobre el año de colecta, altitud, latitud y longitud del sitio de colecta de los materiales ensayados así como también su nombre común. En relación a los sitios de prueba, Chapingo, Celaya, Cotaxtla, Zacatecas y Zapopan, se presentan los parámetros climáticos, altitud, latitud, longitud, temperaturas máxima, mínima y media, y la media mensual de precipitación de mayo a octubre.

De cada una de las accesiones se sembró un surco de 6 m de longitud, separados entre sí 80 cm.; entre plantas la separación fué de 30 cm. Se emplearon soportes en aquellas parcelas que fue necesario. Se etiquetaron cinco plantas con competencia uniforme y en ellas se hicieron las observaciones pertinentes y la media fue usada para hacer las diferentes comparaciones.

Las características color de flor, color, forma y brillo de la semilla, así como el ángulo de las ramas primarias en relación al tallo principal, se mantienen casi constantes; sin embargo, en el caso del color de la semilla, en algunas accesiones originarias de clima templado sembradas en el trópico seco en invierno, noviembre y diciembre, el color de las semillas cosechadas es menos intenso.

Los resultados obtenidos en lo que respecta al diámetro del tallo se pueden resumir de la siguiente manera:

|          | Chapingo | Celaya | Cotaxtla | Zacatecas | Zapopan |
|----------|----------|--------|----------|-----------|---------|
| Rango mm | 4-11     | 4-10   | 4-10     | 6-13      | 4-12    |

Accesiones más estables, 508, 559, 688, 943, 949, 1031, 1215, 2374, 2748.

Con mayor diámetro en Chapingo y Zacatecas: 51, 307, 543, 553, 888, 903, 963, 969, 1546, 1651, 1657.

Con mayor diámetro en Celaya y Zapopan: 1553, 1571, 2475, 3476.

Con mayor diámetro en Cotaxtla: 508, 960, 963, 1049, 1152, 2374.

Los materiales más estables en todos los ambientes, tienen hábitos de crecimiento II y III, siendo algunos precoces y otros intermedios, con un rendimiento por planta medio y con semillas grandes y pequeñas, encontrándose accesiones de los tipos Cacahuete y Negro Tropical.

Los materiales con mayor diámetro en Chapingo y Zacatecas tienen semillas de tamaño medio a grande, plantas de hábitos III, IV y V, generalmente tardíos, se encuentran presentes en este grupo tipos conocidos como Canelo, Rebocero y Morado de Agua.

Flor de Mayo, frijol de Caña y Zenete son tipos que tienen un diámetro de tallo grande y estable en Celaya y Zapopan, poseen semillas de tamaño intermedio, con hábitos III, IV y V, por lo general tardíos y un número de vainas intermedio.

En Cotaxtla los materiales con mayor diámetro son de hábito II, con semillas pequeñas o grandes de precocidad media, con pocas vainas por planta excepto la accesión 508, que además su rendimiento por planta es bueno. Los tipos Cacahuete, Japonés y Huasteco están presentes en este grupo.

En la característica número de entrenudos los resultados encontrados fueron:

|        | Chapingo | Celaya | Cotaxtla | Zacatecas | Zapopan |
|--------|----------|--------|----------|-----------|---------|
| Rango: | 8-37     | 5-47   | 8-32     | 6-49      | 9-35    |

Materiales más estables: 627, 642, 643, 663, 790, 895, 963, 1035, 1460, 1629, 2021, 3287.

Accesiones con mayor número de entrenudos en Chapingo y Zacatecas: 530, 1597, 1638, 1697, 1603, 3420.

En Celaya y Zapopan las accesiones con mayor número de entrenudos fueron: 96, 101, 701, 809, 1571, 1596, 1597, 1638, 2650, 2708 y 3476.

Las accesiones: 518, 530, 959, 1049, 1597, 1651, 1818, 3505 y 3613 son los que tuvieron mayor número de entrenudos en Cotaxtla.

Los materiales estables en su gran mayoría son de tipos I, II y III, plantas intermedias y precoces generalmente, con rendimientos bajos e intermedios con semillas grandes y pequeñas; los tipos Cuarentano, Negro Tropical y Almendrillo se encuentran en este grupo. Los materiales con mayor número de entrenudos en todos los sitios son de hábito IV y V con semillas chicas e intermedias, plantas de precocidad media a tardía y de rendimientos generalmente bajos, estando presentes los tipos: Rosa de Castilla, Mexicano, Acalete y Moro.

El rango de variación en el número de días de siembra a inicio de floración fue como sigue:

|        | Chapingo | Cotaxtla | Zacatecas | Jalisco |
|--------|----------|----------|-----------|---------|
| Rango: | 44-120   | 29-48    | 36-109    | 34-79   |

Las accesiones más estables en los cuatro sitios mencionados fueron los siguientes: 187, 508, 627, 647, 663, 688, 949, 957, 959, 960, 1024, 1035, 1152, 1460, 1629 y 2021. Todos estos materiales inician su floración entre los 35 y 45 días después de la siembra, en su gran mayoría tienen hábito I y II, semillas generalmente grandes o pequeñas, con un número de vainas de pequeños a intermedios y el rendimiento medio por planta es comúnmente bajo y en algunos casos intermedio. Los nombres comunes de algunas accesiones son: Cuarentano, Ejote, Cacahuate, Japonés, Frijola, Huasteco, De Vega, Bonbón, etc.

Las colectas estables y con un número reducido de días de siembra a aparición de las primeras flores en Chapingo y Zacatecas fueron: 187, 627, 647, 895, 960, 1024, 1035, 1152, 1629, 3288 y 3475, los que tienen las mismas características mencionadas en el párrafo anterior.

En Zapopan, las colectas con un período de siembra-inicio floración pequeño fueron: 187, 409, 539, 575, 643, 627, 647, 823, 895, 899, 960, 1011, 1024, 1035, 1152, 1215, 1434, 1469, 1466, 1629, 1638, 2736, 3288 y 3475. Las características de estos materiales son similares a los indicados para el caso de las accesiones estables en todos los ambientes; además se agregan algunos materiales precoces, de semilla grande y con un número de vainas por planta intermedio, los que son conocidos como: Ojo de Cabra, Cuarentano, Canelo y Pastilla.

Bajo condiciones tropicales, en Cotaxtla, todos los materiales iniciaron su floración entre los 35 y 45 días después de sembrados.

El período de floración, número de días de primeras a últimas flores, tuvo los siguientes rangos de variación:

|        | Chapingo | Cotaxtla | Zacatecas | Zapopan |
|--------|----------|----------|-----------|---------|
| Rango: | 29-60    | 11-31    | 10-44     | 22-54   |

Los materiales que mostraron ser más estables fueron: 188, 539, 544, 547, 555, 581, 627, 688, 728, 849, 889, 902, 904, 907, 947, 965, 1011, 1460, 1466, 1651, 1818, 2681 y 3362. El 75% de estas accesiones tienen hábitos de crecimiento III y IV y el resto II y V. El 50% posee semillas grandes y en el otro 50% predominan las semillas de tamaño medio, la precocidad es de intermedia a tardía y el rendimiento por planta va, generalmente, de intermedio a alto, conociéndose algunos de los materiales con los siguientes nombre: Bonbón, Vaquita, Panza de Venado, Bayo Rata, Grullo, etc.

En Zacatecas y Chapingo mostraron estabilidad y un período corto de floración los materiales: 85, 145, 299, 586, 627, 688, 701, 895, 904, 1033, 1035, 1152, 1215, 1460, 1629, 1798, 1818, 1868, 2310, 2375, 2533, 2748 y 3475; tienen hábito I y II, 25% respectivamente y 35% hábito III y el resto hábitos IV y V, encontrándose materiales precoces intermedios y tardíos, con semillas grandes e intermedias y con rendimientos por planta de pequeños, intermedios y grandes. Cuarentano, Cacahuate, Ejote, Español, Garbancillo, etc., son nombres comunes con los que son conocidos los materiales antes citados.

El número de días de siembra a madurez presentó la siguiente variación:

|        | Chapingo | Celaya | Cotaxtla | Zacatecas | Zapopan |
|--------|----------|--------|----------|-----------|---------|
| Rango: | 107-184  | 82-130 | 72-86    | 82-161    | 72-133  |

Las accesiones más estables en los cinco ambientes fueron: 187, 895, 949, 1011, 1024, 1035, 1152, 1469, 1629, 1798 y 3888, los que en un 75%

tienen hábito de crecimiento I y el resto hábito II y III, todos tienen semillas grandes, con un número bajo de vainas por planta y sus rendimientos, generalmente, son bajos. Algunos nombres comunes de estos materiales son: Cuarentano, Canario, Cacahuatate, Ejote, Ojo de Cabra, Peruano, Palacio, etc.

En Chapingo y Zacatecas los materiales estables y con un período de siembra a madurez pequeño fueron: 187, 895, 1011, 1024, 1035, 1469, 1629, 3288, 3402 y 3475. Estas accesiones han sido ya mencionadas en el grupo de las que tienen buena estabilidad en todos los ambientes.

Las accesiones estables y con período corto siembra-madurez en Celaya y Zapopan fueron: 187, 575, 643, 647, 807, 895, 960, 1011, 1024, 1035, 1215, 1409, 1469, 1629, 1638, 1798, 1845, 2533, 3288, 3475. La mitad de estos materiales ya fueron mencionados en el caso de estabilidad amplia y el otro 50% tienen las mismas características de hábito de crecimiento, tamaño de semilla, número de vainas por planta y rendimiento.

En Cotaxtla las diferencias en la precocidad fueron muy bajas, el 95% del material sembrado maduró entre 74 y 80 días.

El rendimiento por planta, expresado en gramos, tuvo las siguientes variaciones:

|        | Chapingo | Celaya | Cotaxtla | Zacatecas | Zapopan |
|--------|----------|--------|----------|-----------|---------|
| Rango: | 6-180    | 11-149 | 9-92     | 19-388    | 11-224  |

En los cinco ambientes de prueba los materiales que mostraron estabilidad fueron: 72, 145, 187, 508, 627, 728, 889, 957, 963, 1023, 1035, 1152, 1818, 2374 y 3397. Dentro de este material se encuentran representantes de los cinco hábitos de crecimiento, el tamaño de las semillas varía desde pequeño a grande, al igual que la precocidad y el

rendimiento por planta. Es común dentro de estos materiales encontrar los nombres de: Cuarentano, Cacahuate, Huasteco, Bonbón, Moro, Almendrillo y Apetito.

Las colectas de mayor rendimiento y estables en Chapingo y Zacatecas fueron: 200, 307, 575, 969, 1596, 1651, 2021, 2068, 2300, 2316, 2337, 2681, 3338 y 3362; el hábito de crecimiento de estos materiales puede ser IV o V, teniendo semillas intermedias o grandes, el número de vainas por planta es alto y en general son tardías, más de 135 días de siembra a madurez y comúnmente se conocen como: Morado de Agua, Grullo, Higuierilla, Zarco, Moro, etc.

En Zapopan y Celaya destacaron por su estabilidad y rendimiento las siguientes accesiones: 96, 121, 145, 307, 727, 889, 957, 963, 969, 1019, 1075, 1657, 1868, 2068 y 3362; éstas, la gran mayoría tienen semillas grandes, hábitos de crecimiento IV y V, siendo intermedias o tardías y conociéndose con los nombres comunes de: De Enredo, Moro, Almendrillo, Blanco Grande, Arroz, etc.

Los materiales estables y con buen rendimiento por planta en Cotaxtla son: 72, 83, 96, 489, 508, 518, 688, 807, 903, 957, 1409, 2748, 3476 y 3613; diez de estas accesiones tienen hábito de crecimiento IV, tres V y una I. El tamaño de la semilla en la mitad es chica y el otro 50% es grande; tienen un número medio de vainas por planta y la gran mayoría son de precocidad intermedia. Se conocen comúnmente con los nombres de: Huasteco, Grullo, Rebocero, Flor de Mayo, Negro Opaco, Isiche, etc.

El peso total de la planta a madurez, expresado en gramos, mostró los siguientes rangos de variación:

|        | Chapingo | Celaya | Cotaxtla | Zacatecas | Zapopan |
|--------|----------|--------|----------|-----------|---------|
| Rango: | 31-535   | 31-283 | 17-156   | 36-752    | 42-604  |

Las accesiones que se mostraron estables con alto peso total de la planta fueron: 121, 307, 555, 1546, 1596, 1651, 2021, 2316, 2681, 2337 y 3420. Las plantas de estos materiales son de hábitos IV y V, tardíos, con un alto número de vainas por plantas y con un rendimiento por planta grande, se conocen comúnmente, como: Borrego, Parreleña, Ovalado, Pecosó, etc.

En los cinco ambientes los materiales que a continuación se mencionan fueron estables en Chapingo y Zacatecas: 299, 508, 627, 642, 643, 963, 994, 1023, 1035, 1152 y 3748. Estos materiales tienen hábitos de crecimiento I, II y III, las semillas son de tamaño intermedio, por lo general, así como también el rendimiento por planta, pudiendo ser precoces e intermedio teniendo un número bajo o medio de vainas por planta. Los nombres comunes con los que frecuentemente se les designan son: Cuarentano, Cacahuaté, Huasteco, Bonbón, Zamorano, Flor de Mayo, Rosita, etc.

En Celaya y Zapopan los materiales que tuvieron un alto peso total de la planta y que se mostraron estables son: 96, 121, 969, 1019, 1075, 1571, 1634, 1676, 1868, 1908, 2650 y 3362; son conocidos vulgarmente como: De Enredo, De Caña, Isiche, Morado de Agua, Ejotero, etc.

Las accesiones que tuvieron un alto peso total de la planta en Cotaxtla fueron: 508, 518, 555, 688, 1045, 1049, 1075, 1129, 1221, 2748, 3476 y 3613; en su gran mayoría son de hábito IV o V, con semillas pequeñas de bajo rendimiento y de precocidad media. Los nombres comunes de estos materiales son: Negro Opaco, Manzano, De Enredo, De Pascua, Ancho, Zinguiño, etc.

Se definió como índice de cosecha la relación entre el rendimiento por planta dividido por peso total de la planta seca al cual se le restó el rendimiento por planta. La variación observada en este carácter fue el siguiente:

|        | Chapingo  | Celaya    | Cotaxtla  | Zacatecas | Zapopan   |
|--------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Rango: | 0.30-2.25 | 0.28-3.11 | 0.10-3.75 | 0.10-3.30 | 0.15-2.47 |

En los ambientes de prueba los materiales más estables fueron: 51, 188, 544, 575, 586, 637, 647, 663, 688, 849, 994, 1651, 1845, 1868 y 3288; los que tienen, principalmente hábitos de crecimiento I, II, III y ocasionalmente IV, el tamaño de la semilla varía de pequeño a grande al igual que el número de vainas por planta y el rendimiento por planta. Estas colecciones son conocidas como: Colima, Flor de Mayo, De Vega, Huasteco, Arroz, Borrego, etc.

Los materiales estables en Chapingo y Zacatecas y que a la vez tienen un alto índice de cosecha fueron: 508, 575, 637, 663, 688, 790, 969, 1460, 1676, 1868, 2558 y 2748. Estas colecciones, excepto dos, tienen hábito IV, semillas de tamaño grande e intermedio, con un período de siembra a madurez de intermedio a tardío, el número de vainas por planta es alto al igual que el rendimiento. Huasteco, De Mata, Pastilla, Morado de Agua, Arroz, Tigre, etc., son los nombres comunes de estos materiales.

En Celaya y Zapopan las accesiones: 602, 637, 762, 907, 963, 993, 1001, 1031, 1460, 1676 y 2374 son estables y con un buen índice de cosecha, el 80% de ellas tienen hábito III y en iguales proporciones se encuentran los hábitos II y IV; nueve de los once materiales tienen semilla grande y el resto pequeña, el número de vainas por planta es bajo, el rendimiento por planta varía de bajo a intermedio y el número de vainas por planta varía en la misma proporción. Se conocen vulgarmente como: Almendrillo, Azufrado, Perla, Cacahuate, Bayo Rata, etc.

Sobresalieron por su alto índice de cosecha, en Cotaxtla, los materiales: 145, 508, 823, 903, 957, 963, 1215, 1409, 1547, 1603, 1629, 1909, 3362, 3475 y 3613, el 70% de los cuales es de hábito IV y el resto de los hábitos I y II, alrededor del 50% tiene semillas grandes y el resto de

chicas a intermedias, los rendimientos por planta, en general son altos al igual que el número de vainas. Burro, Rebocero, Bola, Huasteco, Almendrillo, etc., son nombres comunes con los que son conocidos esas accesiones.

La variación observada en el número de vainas por planta fue la siguiente:

|        | Chapingo | Celaya | Cotaxtla | Zacatecas | Zapopan |
|--------|----------|--------|----------|-----------|---------|
| Rango: | 11-279   | 11-111 | 7-61     | 16-278    | 24-198  |

Destacaron por su estabilidad, en los cinco sitios, las siguientes accesiones: 84, 508, 627, 675, 701, 728, 888, 949, 1023, 1033, 1035, 1152, 1629 y 1469, en las que se encuentran los cinco hábitos de crecimiento, el tamaño de las semillas va de chico a grande, los rendimientos por planta van de bajo a intermedio y el número de días de siembra a madurez fluctúa de precoces a tardíos. Los nombres con que se conocen estos materiales son: Cacahuate, Cuarentano, Huasteco, Bonbòn, Canelo, Patachete, etc.

Los materiales que tuvieron un número alto de vainas por planta y que a la vez fueron estables en Zacatecas y Chapingo fueron: 51, 121, 188, 286, 307, 555, 575, 809, 965, 1603, 1868, 2021, 2068, 2337, 2375, 3007 y 3368. Los hábitos de crecimiento predominantes en estas accesiones son el IV y el V, el tamaño de la semilla va de chico a grande, son tardíos, tienen un alto número de vainas por planta y son de buen rendimiento. Se conocen vulgarmente como: Vaquita, Franelo, Arroz, Garbanza, Pastilla, Pecosó, etc.

En Zapopan y Celaya fueron estables y tuvieron un alto número de vainas por planta, las siguientes accesiones: 70, 96, 121, 188, 307, 581, 701, 728, 1571, 1634, 1676, 1868, 1908, 1919 y 2068, los que tienen plantas de hábito IV y V, de precocidad intermedia o tardía, con rendimientos

medios por planta de intermedios a altos y con semillas de tamaño medio a grande; son conocidas comúnmente como: Vaquita, Moro, Ejotero, Arroz, Guadalupano, etc.

Las accesiones que sobresalieron en Cotaxtla por el número de vainas por planta fueron: 167, 286, 299, 489, 508, 518, 1225, 1547, 1603, 2558, 2748, 3288, 3613 y 4016, en los que predomina el hábito de crecimiento IV, con un rendimiento por planta de medio a bueno, de precocidad media y con semillas de tamaño medio. Los nombres con que se conocen estos materiales son: Negro Opaco, Aceitunado, Zamorano, Amapolo, Zacapeño, Colima, etc.

El rango de variación observado en el número de granos por vaina en los cinco ambientes de pruebas fueron:

|        | Chapingo | Celaya | Cotaxtla | Zacatecas | Zapopan |
|--------|----------|--------|----------|-----------|---------|
| Rango: | 3-6      | 2-8    | 2-8      | 4-7       | 3-7     |

En los cinco sitios los materiales que mostraron estabilidad en esta característica fueron: 489, 508, 543, 663, 688, 919, 957, 969, 1023, 1152, 1215, 1551, 1597, 1909, 2139, 2374, 2744, 3287, 3402, 3475 y 3505. Los hábitos de crecimiento de estas accesiones varían de I al V, el tamaño de las semillas al igual que el rendimiento por planta va desde pequeño a grande lo mismo que número de vainas por planta los rendimientos varían desde bajos a altos. Cacahuate, Huasteco, Cuarenteño, Grullo, Tzama, Lenteja, etc. son nombres comunes con los que son conocidos estos frijoles.

En Chapingo y Zacatecas los materiales que tuvieron un alto número de granos por vaina y que mostraron estabilidad fueron: 489, 508, 530, 555, 663, 804, 895, 1033, 1651, 1657, 1697, 1868, 1909, 2316, 3476 y 3613, los que tienen plantas con hábitos del II al V, predominando los que tienen semillas pequeñas, son de precocidad media a tardía, el rendimiento al igual que el número de vainas por planta varían de medio a alto. Estos

tipos de frijol son conocidos como: Huasteco, Español, Borrego, Bonbón, Arbolito, Jarocho, Acalete, etc.

Las accesiones estables y con alto número de granos por vaina y que fueron estables en Zapopan y Celaya son: 508, 555, 642, 653, 663, 688, 701, 943, 1019, 1034, 1215, 1551, 1908, 1909, 2708, 3287 y 3505. Los hábitos de estos materiales variaron del II al V, la gran mayoría tiene semillas pequeñas, el número de vainas varía de bajo a intermedio, lo mismo que el rendimiento por planta. Blanco Chico, Berrendo, Barreton, Peruano, Mantequilla, Huasteco, son nombres con los que se conocen estos frijoles.

En Cotaxtla las accesiones que tuvieron un elevado número de granos por vaina fueron: 187, 508, 530, 663, 688, 1215, 1225, 1409, 1551 y 2744, en los que predominan el hábito IV, las semillas de tamaño pequeño, siendo los rendimientos de bajos a intermedios y el número de vainas por planta intermedio, al igual que la precocidad.

El peso de 100 semillas varió de la siguiente manera:

|        | Chapingo | Celaya | Cotaxtla | Zacatecas | Zapopan |
|--------|----------|--------|----------|-----------|---------|
| Rango: | 12-51    | 12-59  | 17-61    | 12-56     | 16-50   |

Las accesiones estables en los cinco ambientes fueron: 40, 89, 187, 347, 489, 508, 530, 539, 559, 581, 602, 637, 663, 688, 728, 809, 904, 947, 957, 993, 1019, 1031, 1547, 1868, 1909, 2068, 2316, 2508, 2533 y 3505. En estos materiales predominan los hábitos de crecimiento I, II y III; y en menor frecuencia IV y V, los rendimientos por planta van desde bajos hasta altos, lo mismo sucede con el número de días de siembra a madurez y predominan los números bajos e intermedios de vainas por planta, comúnmente son conocidos, como: Frijola, Huasteco, Manquilla, Grullo, Arroz, Moro, Palacio, Bayo Rata, etc.

Los materiales con semillas de mayor peso y estables en Chapingo y Zacatecas fueron: 145, 200, 544, 547, 559, 711, 804, 892, 899, 903, 923, 957, 960, 969, 997, 1950, 2558, 3288, 3633 y 3888. Las plantas de estas accesiones son generalmente de hábito IV o V, tardíos, con un número de vainas de mediano a grande, al igual que el rendimiento por planta; los agricultores los demoninan: Japonés, Burro, Grullo, Morado de Agua, Panza de Venado, Canelo, Rebocero, etc.

En Zapopan y Celaya las colectas que mostraron estabilidad en el peso de 100 semillas fueron: 347, 539, 544, 559, 575, 899, 902, 903, 907, 919, 957, 969, 1152, 1434, 1651, 3007, 3288, 3362, 3633, 3885 y 3888. El hábito de crecimiento III es el más común en las plantas de estas accesiones, siendo de precoces a intermedios, con un número bajo de semillas por vaina y con rendimientos de bajos e intermedios y conocidos vulgarmente como: Cacahuate, Borrego, Rebosillo, Grullo, Canelo, Pastilla, Franelo, Ojo de Liebre, etc.

Bajo condiciones tropicales, en Cotaxtla, los materiales que tuvieron mayor peso de 100 semillas fueron: 347, 539, 544, 575, 804, 899, 901, 902, 957, 969, 1152, 1434, 1629, 1950, 3362, 3475 y 3633, cuyas plantas tienen hábitos de crecimiento I, III y IV, que poseen vainas con un número bajo de semillas, cuyos rendimientos pueden ser bajos y medianos, el número de vainas por planta es bajo y tienen una precocidad intermedia.

Las accesiones que en los cinco ambientes mostraron menor variación en el mayor número de descriptores se pueden considerar estables en general. Las colectas que mostraron estabilidad en tres o más caracteres se presentan en el Cuadro 4. En este se puede observar que los materiales son de hábitos I, II y III, precoces y las semillas pueden ser grandes o pequeñas.

### Búsqueda de fuentes de tolerancia a sequía

Desde hace más de seis años el Departamento de Frijol inició trabajos sistemáticos a fin de identificar materiales que mostraron la mayor tolerancia posible al estrés producido por la falta de agua en la época más crítica para la producción de grano. Para ello, bajo condiciones controladas de humedad se iniciaron investigaciones probando inicialmente las 197 accesiones a que nos hemos referido anteriormente. De este trabajo inicial se concluyó que las colecciones con hábitos I, II, IV y V, bajo las condiciones ecológicas de Francisco I. Madero, Durango, tenían pocas probabilidades de éxito, por lo que a partir de entonces se han ensayado más de 7.200 materiales cuyo hábito de crecimiento es III. Algunos de los materiales, colectados en México, que han mostrado mayor tolerancia a la sequía se presentan en el Cuadro 5.

### Fuentes de resistencia a once razas fisiológicas o patotipos de *Colletotrichum lindemuthianum*

De las 197 accesiones que se muestran en el Anexo 1, 179 fueron inoculadas con ocho razas fisiológicas o patotipos de *C. lindemuthianum* bajo condiciones de invernadero con el fin de conocer la reacción de los materiales a cada una de las razas y detectar aquellos más resistentes. Los patotipos se originaron en aislamientos hechos de vainas y/o semillas infestadas, las cuales fueron colectadas en: Chapingo, México; Victoria y Madero, Dgo. y Tepame, Jal. y a las cuales se les designó como: MA-11, MA-16, MA-23, MA-24, MA-25, MA-26 y MA-30.

Las 14 colectas que se presentan el Cuadro 6, fueron resistentes a los 18 patotipos, 22 susceptibles a todos ellos y el resto mostraron una gran variabilidad en susceptibilidad y resistencia.

Al examinar el Cuadro 6 nos percatamos que no hubo materiales de hábitos II que fueron resistentes a todos los patotipos, presentándose una

gran variación en relación a días de siembra, a madurez, en el peso de 100 semillas y en otros descriptores.

### Tolerancia a altas temperaturas

A fin de buscar materiales que produjeran aceptablemente cuando las plantas de frijol, en el período de floración a madurez, se encuentran desarrollándose a temperaturas altas y a humedades relativas que varían de 45 a 70%, se sembraron en Cd. Obregón. Son los materiales que se mencionan en el Anexo 1.

La siembra se realizó el 12 de marzo, por lo que las plantas durante el período de inicio de floración a madurez estuvieron sometidas a temperaturas máximas de 33 a 36°C durante el mes de mayo de 34 a 38 en junio. Solamente 73 accesiones produjeron semilla y de las 124 restantes, 23 no produjeron flores y 101 florecieron pero no produjeron vainas.

En el Cuadro 7, se presentan aquellas accesiones cuyo rendimiento y número de vainas por planta fue superior. Al analizar la información se observa que el material colectado en el estado de Chiapas y en especial al originado en Acala son los más tolerantes.

### Perspectivas de utilización del Banco

En un futuro a corto y mediano plazo la utilización de los materiales depositados en el banco, dependerá de la información con que se cuenta actualmente y de aquella que se colecte, pueda transmitirse apropiadamente a los fitomejoradores y que éstos estén convencidos de la importancia de su incorporación a los programas de mejoramiento.

Es necesario que las personas que trabajan en recursos fitogenéticos de frijol reciban de los mejoradores las necesidades de materiales específicos para sus programas. Aquellos deberán enfocar sus trabajos en

esa dirección.

Debido a las limitaciones de recursos humanos y económicos de México y quizás de todos los Centros Nacionales de Investigación Agrícola en América Latina, es necesario buscar acuerdos de trabajo dentro de la propia institución, o bien con entidades nacionales e internacionales, que permitan aumentar los recursos y poder satisfacer adecuadamente las demandas de información y materiales.

Por otra parte, y debido a las limitaciones mencionadas es necesario que se de prioridad a las actividades del banco en función de los problemas que se deban atacar. Es casi imposible, con el estado actual de los conocimientos del banco, poder cumplir satisfactoriamente las peticiones específicas de ciertos materiales.

Tomando en consideración el número de accesiones de algunos bancos grandes, sería conveniente, como en el caso de los trabajos que se han descrito anteriormente, buscar alguna forma de tener, con un número apropiado pero reducido de materiales, una representación amplia de los materiales guardados. Esto permitiría detectar, en un caso dado, en qué tipo o tipos de materiales se encuentra el o los caracteres buscados. Posteriormente la investigación más intensa con mayor número de materiales, se dirigiría específicamente hacia este tipo de accesiones.

Cuadro 1. Composición del banco de germoplasma de Phaseolus del INIFAP. México, 1988.

---

|                         |       |        |
|-------------------------|-------|--------|
| Formas cultivadas       |       | 9.662  |
| <u>Ph. vulgaris</u>     | 8.395 |        |
| <u>Ph. coccineus</u>    | 904   |        |
| <u>Ph. acutifolius</u>  | 218   |        |
| <u>Ph. lunatus</u>      | 145   |        |
| Formas silvestres       |       | 989    |
| <u>Ph. vulgaris</u>     | 499   |        |
| <u>Ph. coccineus</u>    | 210   |        |
| <u>Ph. acutifolius</u>  | 60    |        |
| <u>Ph. lunatus</u>      | 40    |        |
| <u>Ph. maculatus</u>    | 29    |        |
| <u>Ph. pedicellatus</u> | 25    |        |
| <u>Ph. leptostachus</u> | 23    |        |
| <u>Ph. macrocarpus</u>  | 22    |        |
| Otras 16 especies       | 81    |        |
| Total                   |       | 10.651 |

---

Cuadro 2. Origen geográfico de las accesiones de Ph. vulgaris L. del banco de germoplasma del INIFAP, México, 1988.

---

|                |       |
|----------------|-------|
| <u>América</u> |       |
| Del Norte      | 183   |
| México         | 5.545 |
| Central        | 1.009 |
| El Caribe      | 40    |
| Del Sur        | 642   |
| Total          | 7.419 |
| <u>Europa</u>  |       |
| Central        | 120   |
| Occidental     | 387   |
| Oriente        | 58    |
| Mediterráneo   | 198   |
| Septentrional  | 10    |
| Total          | 773   |
| <u>Africa</u>  | 58    |
| <u>Asia</u>    | 143   |
| <u>Oceania</u> | 4     |
| Total          | 8.395 |

---

Cuadro 3. Colectas de Ph. vulgaris cultivado hechas en cada entidad federativa de México. 1988.

| Entidad            | No. | Entidad         | No.   |
|--------------------|-----|-----------------|-------|
| Aguascalientes     | 276 | Nayarit         | 52    |
| Baja California N. | 3   | Nuevo León      | 24    |
| Baja California S. | 8   | Oaxaca          | 215   |
| Campeche           | 27  | Puebla          | 901   |
| Coahuila           | 41  | Querétaro       | 59    |
| Colima             | 15  | Quintana Roo    | 9     |
| Chiapas            | 745 | San Luis Potosí | 163   |
| Chihuahua          | 112 | Sinaloa         | 27    |
| Durango            | 181 | Sonora          | 48    |
| Distrito Federal   | 1   | Tabasco         | 1     |
| Guanajuato         | 232 | Tamaulipas      | 15    |
| Guerrero           | 86  | Tlaxcala        | 139   |
| Hidalgo            | 104 | Veracruz        | 208   |
| Jalisco            | 289 | Yucatán         | 2     |
| México             | 286 | Zacatecas       | 178   |
| Michoacán          | 239 | Desconocida     | 2792  |
| Morelos            | 81  | Por documentar  | 507   |
| Total              |     |                 | 5.046 |

Cuadro 4. Accesiones con tres o más caracteres estables. México, 1988.

| No. de<br>accesión | No. de<br>caracteres | Nombre<br>común | Hábito | Días a*<br>madurez | Peso 100*<br>semillas gr |
|--------------------|----------------------|-----------------|--------|--------------------|--------------------------|
| 508                | 7                    | Huasteco        | II     | 98                 | 19                       |
| 627                | 6                    | Bonbon          | II     | 97                 | 23                       |
| 688                | 6                    | De Mata         | II     | 98                 | 25                       |
| 1035               | 6                    | Cuarentano      | I      | 85                 | 39                       |
| 1152               | 6                    | Cacahuate       | II     | 93                 | 50                       |
| 663                | 5                    | De Vega         | II     | 100                | 20                       |
| 949                | 4                    | Cacahuate       | II     | 85                 | 38                       |
| 957                | 4                    | Grullo          | III    | 113                | 51                       |
| 1023               | 4                    | Amarillo        | III    | 97                 | 28                       |
| 1629               | 4                    | Ejote           | I      | 85                 | 39                       |
| 187                | 4                    | Frijola         | I      | 85                 | 37                       |
| 728                | 4                    | Moro            | III    | 115                | 25                       |
| 963                | 3                    | Almendrilla     | III    | 111                | 30                       |
| 1460               | 3                    | Bayo Rosa       | III    | 99                 | 43                       |
| 2374               | 3                    | Cacahuate       | II     | 98                 | 43                       |

\* Valor medio de los cinco ambientes.

Cuadro 5. Materiales tolerantes a sequía en Francisco I. Madero, Durango. México, 1988.

| No. de<br>accesión | Sitio de colecta |       |        | Días a<br>madurez | Peso<br>100<br>gr | Color grano      |
|--------------------|------------------|-------|--------|-------------------|-------------------|------------------|
|                    | Alt.             | Lat.  | Long.  |                   |                   |                  |
| 282                | 1.941            | 19:43 | 101:11 | 88                | 28                | Morado con crema |
| 339                | 1.611            | 19:26 | 102:05 | 124               | 25                | Bayo             |
| 342                | 1.456            | 19:36 | 102:29 | 157               | 27                | Bayo con rosa    |
| 637                | 1.800            | 16:50 | 92:25  | 110               | 30                | Rojo             |
| 867                | 1.600            | 20:23 | 100:00 | 115               | 17                | Bayo             |
| 975                | 1.979            | 21:53 | 102:18 | 109               | 27                | Negro            |
| 1419               | --               | 28:12 | 105:34 | 101               | 29                | Bayo con morado  |
| 1514               | 1.981            | 21:27 | 100:53 | 103               | 32                | Bayo             |
| 1673               | --               | 18:56 | 99:47  | 103               | 21                | Bayo             |
| 1678               | --               | --    | --     | 110               | 21                | Negro            |
| 1710               | --               | --    | --     | 114               | 45                | Bayo             |
| 1698               | 35               | 16:30 | 100:53 | 81                | 10**              | Gris con negro   |

\* Información proporcionada por el Dr. Jorge Acosta.

\*\* Material silvestre.

Cuadro 6. Accesiones resistentes a ocho patotipos de *C. lindemuthianum*. México, 1988\*.

| No. de<br>accesión | Sitio de colecta                     | Hábito<br>Crec. | Días a<br>madurez | Peso de<br>100 sem. |
|--------------------|--------------------------------------|-----------------|-------------------|---------------------|
| 187                | El Mirador, Gto.                     | I               | 85                | 38                  |
| 518                | Jalacingo, Ver.                      | V               | 130               | 18                  |
| 530                | Atzalán, Ver.                        | V               | 128               | 17                  |
| 701                | Teapizca, Chis.                      | V               | 142               | 28                  |
| 902                | Pabellón, Ags.                       | V               | 140               | 50                  |
| 1049               | San Cristóbal de las Casas,<br>Chis. | V               | 135               | 38                  |
| 1549               | Taxco, Gro.                          | IV              | 121               | 21                  |
| 1603               | El Grullo, Jal.                      | V               | 140               | 18                  |
| 1629               | Tequila, Jal.                        | I               | 85                | 40                  |
| 1798               | Zitacuaro, Mich.                     | I               | 89                | 37                  |
| 2175               | Puebla, Pue.                         | IV              | 115               | 20                  |
| 2604               | Od. Victoria, Tamps.                 | III             | 101               | 22                  |
| 2708               | Estanquilla, Ver.                    | IV              | 108               | 21                  |
| 3505               | San Cristóbal de las Casas,<br>Chis. | V               | 145               | 27                  |

\* Información generada en el trabajo de tesis de Eduardo R. Garrido R.

Cuadro 7. Accesiones que fueron más tolerantes a altas temperaturas en el período de floración a madurez. México, 1988.

| No. de<br>accesion | Sitio de colecta  | Días a<br>1a. flor | Días a<br>madurez | Rend./<br>pl (g) | Vainas/<br>planta | Hábito |
|--------------------|-------------------|--------------------|-------------------|------------------|-------------------|--------|
| 76                 | Yahualica, Jal.   | 53                 | 100               | 17.0             | 35                | IV     |
| 77                 | Teocaltiche, Jal. | 57                 | 104               | 16.9             | 15                | V      |
| 637                | Oxchic, Chis.     | 47                 | 104               | 19.8             | 26                | IV     |
| 650                | Acala, Chis.      | 65                 | 100               | 15.7             | 24                | I      |
| 659                | Acala, Chis.      | 57                 | 100               | 18.4             | 24                | III    |
| 674                | Acala, Chis.      | 59                 | 100               | 17.7             | 25                | II     |
| 685                | Bejuca, Chis.     | 65                 | 100               | 24.8             | 29                | III    |

Anexo 1. Datos de pasaporte de 197 accesiones de *Ph. vulgaris*. México, 1988.

| No. de<br>accesión | Año de<br>colecta | Altitud<br>m | Latitud<br>Norte | Longitud<br>Oeste | Nombre común    |
|--------------------|-------------------|--------------|------------------|-------------------|-----------------|
| 40                 | —                 | 1.700        | 18:51            | 98:25             | Manguito        |
| 51                 | 1945              | 1.700        | 21:10            | 102:28            | Tempranillo     |
| 70                 | 1948              | 2.240        | 21:27            | 102:35            | Burro Bola      |
| 72                 | 1950              | —            | 19:38            | 103:36            | Apetito         |
| 83                 | 1948              | 1.880        | 21:08            | 102:52            | Chicharo        |
| 84                 | 1948              | —            | 21:36            | 102:24            | Tepetate        |
| 85                 | —                 | 2.240        | 21:27            | 102:35            | Tepetate        |
| 89                 | 1948              | —            | 20:08            | 103:11            | Pildora         |
| 96                 | 1950              | 1.960        | 20:49            | 102:46            | Moro            |
| 101                | 1947              | —            | 19:32            | 103:24            | Mexicano        |
| 121                | 1949              | 1.589        | 20:41            | 103:20            | —               |
| 145                | 1952              | 1.932        | 22:23            | 103:11            | Burro           |
| 167                | 1948              | 1.736        | 20:13            | 101:08            | Amapola         |
| 187                | —                 | 1.777        | 20:56            | 101:35            | Frijola         |
| 188                | 1945              | 1.895        | 21:09            | 100:56            | Vaquita         |
| 200                | 1946              | 1.852        | 20:57            | 100:45            | Alubia          |
| 286                | 1948              | 1.575        | 20:03            | 102:44            | Zacapeño        |
| 299                | 1950              | 1.575        | 20:03            | 102:44            | Zamorano        |
| 303                | 1950              | 1.575        | 20:03            | 102:44            | Canutillo       |
| 307                | 1948              | 1.540        | 20:16            | 102:20            | Pecoso          |
| 347                | 1948              | 2.675        | —                | —                 | Rebocillo       |
| 489                | 1955              | 30           | 19:04            | 96:09             | De Arbolito     |
| 508                | 1955              | —            | —                | —                 | Huasteco        |
| 518                | 1955              | 1.944        | 19:49            | 97:18             | Negro Opaco     |
| 530                | 1966              | 1.600        | 19:48            | 97:13             | Acalete         |
| 539                | 1948              | 1.850        | 22:34            | 102:13            | Aceitito        |
| 543                | 1948              | 1.850        | 22:34            | 102:13            | Lenteja         |
| 544                | 1948              | 1.850        | 22:34            | 102:13            | Panza de Venado |
| 547                | 1948              | 1.850        | 22:34            | 102:13            | Morado          |
| 553                | 1948              | 1.800        | 21:22            | 100:52            | Lagunero        |
| 555                | 1948              | 1.800        | 21:22            | 100:52            | Manzanero       |
| 559                | —                 | 1.800        | 22:47            | 102:36            | Manteca         |
| 575                | 1948              | —            | —                | —                 | Pastilla        |
| 581                | 1948              | —            | 22:28            | 103:09            | Origuelo        |
| 586                | —                 | 1.300        | 22:34            | 102:13            | Cuarenteño      |
| 592                | 1954              | 1.300        | 22:34            | 102:13            | Pardo Barqueño  |
| 602                | —                 | 2.612        | 22:38            | 103:40            | Jacalito        |
| 627                | —                 | 200          | 16:06            | 93:45             | Bombón          |
| 637                | 1946              | 1.800        | 16:50            | 92:25             | Tigre           |

Anexo 1. Cont.

| No. de<br>adquisición | Año de<br>colecta | Altitud<br>m | Latitud<br>Norte | Longitud<br>Oeste | Nombre común       |
|-----------------------|-------------------|--------------|------------------|-------------------|--------------------|
| 642                   | 1946              | 1.200        | 16:20            | 92:34             | Shanquil           |
| 643                   | 1946              | 1.530        | 16:15            | 92:08             | Barreton           |
| 647                   | 1946              | 600          | 16:18            | 92:25             | Huet               |
| 651                   | 1946              | 550          | 16:31            | 92:44             | Tsajal-Chelnek     |
| 663                   | 1947              | 1.635        | 16:15            | 92:08             | De Vega            |
| 675                   | —                 | 600          | 16:45            | 93:09             | Patachete          |
| 688                   | 1950              | 1.500        | 15:25            | 92:07             | De Mata            |
| 691                   | 1950              | 1.500        | 15:25            | 92:07             | De Vara            |
| 701                   | 1950              | 1.500        | 16:33            | 92:28             | —                  |
| 711                   | 1948              | 2.435        | 20:09            | 98:43             | Alimonado          |
| 725                   | 1943              | 1.102        | 20:22            | 99:39             | Higuerilla         |
| 728                   | 1948              | 1.102        | 20:22            | 99:39             | Moro               |
| 747                   | 1948              | 2.435        | 20:09            | 98:43             | Garambullo         |
| 752                   | —                 | 2.435        | 20:29            | 99:13             | Franciscano        |
| 762                   | —                 | 2.050        | 20:14            | 99:13             | —                  |
| 785                   | 1952              | 1.734        | 23:50            | 104:14            | —                  |
| 790                   | 1952              | 1.898        | 24:03            | 104:40            | Champurrado        |
| 804                   | —                 | 1.668        | 24:47            | 104:27            | Jarocho            |
| 807                   | 1976              | —            | 23:43            | 103:49            | Ojo de Cabra       |
| 809                   | 1976              | —            | 23:57            | 104:03            | Negro Brillante    |
| 820                   | 1976              | —            | 24:31            | 104:21            | Amarillo Brillante |
| 823                   | 1955              | 3            | 23:12            | 106:25            | Bañarta            |
| 849                   | —                 | 200          | 21:15            | 98:47             | Huatusco           |
| 888                   | 1952              | 1.609        | 25:32            | 103:28            | Canelo             |
| 889                   | 1945              | 1.950        | 22:14            | 102:19            | Bayo               |
| 892                   | 1945              | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Manchado           |
| 895                   | 1945              | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Español            |
| 899                   | 1945              | 1.950        | 22:14            | 102:19            | Canelo             |
| 901                   | 1945              | 2.217        | 22:11            | 102:21            | Panza de Puerco    |
| 902                   | 1945              | 2.217        | 22:11            | 102:21            | Grullo             |
| 903                   | 1945              | 2.217        | 22:11            | 102:21            | Rebocero           |
| 904                   | 1945              | 2.217        | 22:11            | 102:21            | Guero              |
| 907                   | 1945              | 2.217        | 22:11            | 102:21            | Bayo Rata          |
| 919                   | —                 | 1.950        | 22:14            | 102:19            | Ojo de Liebre      |
| 923                   | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Garrapata          |
| 943                   | 1952              | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Mezquitillo        |
| 947                   | 1954              | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Bayo Palacio       |
| 949                   | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Cacahuate          |
| 955                   | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Garbancillo        |
| 957                   | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Grullo             |

Anexo 1. Cont.

| No. de<br>accesión | Año de<br>colecta | Altitud<br>m | Latitud<br>Norte | Longitud<br>Oeste | Nombre común   |
|--------------------|-------------------|--------------|------------------|-------------------|----------------|
| 959                | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Alubia Mediana |
| 960                | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Japonés        |
| 963                | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Almendrilla    |
| 965                | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Garbanza       |
| 969                | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Morado de Agua |
| 972                | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Chivitas       |
| 993                | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Flor de Mayo   |
| 994                | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Flor de Mayo   |
| 997                | —                 | 1.979        | 21:53            | 102:18            | Bayo Rosado    |
| 1001               | —                 | —            | 23:20            | 109:45            | Azufrado       |
| 1011               | 1948              | 1.610        | 15:26            | 100:52            | Peruano        |
| 1019               | 1952              | 1.840        | 28:41            | 100:33            | Blanco Grande  |
| 1023               | 1952              | 1.140        | 25:32            | 103:28            | Amarillo       |
| 1024               | 1965              | 1.589        | 25:25            | 101:00            | Canario        |
| 1031               | 1954              | 494          | 19:15            | 103:44            | Perla          |
| 1033               | 1954              | 494          | 19:15            | 103:44            | Rosita         |
| 1034               | 1954              | 494          | 19:15            | 103:44            | Berrendo       |
| 1035               | 1946              | 2.755        | 16:46            | 92:38             | Cuarentano     |
| 1045               | 1954              | 2.755        | 16:46            | 92:38             | Trapichito     |
| 1049               | 1954              | 2.755        | 16:46            | 92:38             | Frijol Ancho   |
| 1975               | 1954              | 1.530        | 16:15            | 92:08             | De Enredo      |
| 1129               | 1954              | 1.500        | 16:46            | 93:23             | Zinacatan      |
| 1152               | —                 | 137          | 14:55            | 92:16             | Cacahuete      |
| 1215               | 1972              | 564          | 16:39            | 93:48             | Cuarenteño     |
| 1221               | —                 | —            | —                | —                 | De Pascua      |
| 1225               | —                 | —            | —                | —                 | Concecionero   |
| 1351               | 1976              | 500          | 16:34            | 92:48             | Nandalume      |
| 1392               | 1976              | 1.770        | 16:34            | 92:28             | Gato           |
| 1409               | —                 | —            | 28:32            | 107:30            | Ojo de Cabra   |
| 1434               | 1966              | 2.440        | —                | —                 | Chicharo       |
| 1439               | —                 | 900          | 28:10            | 108:30            | De Verano      |
| 1445               | —                 | 900          | 28:10            | 108:30            | Granizo        |
| 1460               | 1977              | 1.600        | 27:57            | 106:07            | Bayo Rosa      |
| 1466               | 1977              | 1.500        | 31:38            | 106:20            | Amarillo Flojo |
| 1469               | 1978              | 1.490        | 31:38            | 106:20            | Ojo de Cabra   |
| 1490               | 1952              | 1.734        | 23:50            | 104:14            | —              |
| 1492               | —                 | —            | 23:57            | 104:03            | Pinto          |
| 1546               | 1946              | —            | —                | —                 | Parraleño      |
| 1547               | —                 | 1.735        | 18:33            | 99:36             | Bola           |
| 1549               | —                 | 1.735        | 18:33            | 99:36             | Acerado        |

Anexo 1. Cont.

| No. de<br>accesión | Año de<br>colecta | Altitud<br>m | Latitud<br>Norte | Longitud<br>Oeste | Nombre común       |
|--------------------|-------------------|--------------|------------------|-------------------|--------------------|
| 1551               | 1952              | 290          | 18:19            | 101:45            | Pan Caliente       |
| 1553               | 1952              | 38           | 17:58            | 101:48            | Plomo              |
| 1571               | 1966              | —            | —                | —                 | De Caña            |
| 1592               | 1955              | 2.181        | 20:05            | 98:22             | Serrano            |
| 1596               | 1945              | —            | 20:08            | 103:03            | Rosa de Castilla   |
| 1597               | 1945              | 1.500        | 19:32            | 103:45            | Rayado             |
| 1603               | —                 | 952          | 18:48            | 104:13            | Café Claro         |
| 1623               | —                 | 1.280        | 20:50            | 104:43            | Garbancillo Grande |
| 1629               | 1965              | 1.215        | 20:52            | 104:51            | Ejote              |
| 1634               | 1965              | —            | 20:20            | 102:46            | Guadalupano        |
| 1638               | 1965              | 1.215        | 20:52            | 103:51            | Frijol del Diezmo  |
| 1651               | 1965              | 1.550        | 20:33            | 101:31            | Borrego            |
| 1657               | 1965              | 1.550        | 20:33            | 102:31            | Zarco              |
| 1659               | —                 | —            | —                | —                 | —                  |
| 1675               | 1957              | 1.847        | 19:12            | 100:08            | Criollo            |
| 1676               | —                 | —            | 18:56            | 99:47             | Ejotero            |
| 1667               | —                 | —            | —                | —                 | Chamacuro          |
| 1768               | —                 | 2.600        | 19:28            | 98:21             | —                  |
| 1769               | 1965              | 1.751        | 19:48            | 102:42            | Rebozo             |
| 1798               | 1965              | 1.993        | 19:26            | 100:23            | Palacio            |
| 1818               | 1972              | —            | —                | —                 | —                  |
| 1845               | —                 | 1.291        | 18:48            | 98:57             | —                  |
| 1868               | —                 | 915          | 21:31            | 104:53            | Arroz              |
| 1884               | 1965              | 1.020        | 21:05            | 104:20            | Capulina           |
| 1980               | 1948              | 2.150        | 16:42            | 94:48             | Cuarenteño         |
| 1909               | 1948              | —            | —                | —                 | Chatito            |
| 1979               | —                 | 1.526        | 16:47            | 96:40             | Coral              |
| 1922               | —                 | 1.526        | 16:47            | 96:40             | Cocona             |
| 1950               | 1965              | 1.572        | 17:48            | 97:47             | —                  |
| 1954               | 1965              | 1.563        | 17:04            | 96:43             | Mixteco            |
| 1963               | —                 | —            | —                | —                 | Colorado           |
| 2021               | 1943              | 1.676        | 18:25            | 97:26             | —                  |
| 2061               | 1943              | 2.458        | 18:52            | 97:22             | Vaquita            |
| 2068               | 1943              | 2.458        | 18:52            | 97:22             | Vaquita            |
| 2123               | 1943              | 1.285        | 19:22            | 98:33             | Ojo de Venado      |
| 2124               | 1943              | 2.278        | 19:17            | 98:27             | De Temporal        |
| 2132               | 1946              | 1.213        | 18:12            | 98:13             | Tabaquillo         |
| 2139               | 1952              | —            | 18:51            | 98:25             | —                  |
| 2151               | 1952              | —            | 19:53            | 98:37             | Tlapeño            |
| 2161               | 1948              | 2.676        | 18:59            | 98:27             | Mantequilla        |

Anexo 1. Cont.

| No. de<br>adquisición | Año de<br>colecta | Altitud<br>m | Latitud<br>Norte | Longitud<br>Oeste | Nombre común         |
|-----------------------|-------------------|--------------|------------------|-------------------|----------------------|
| 2175                  | 1952              | 2.209        | 19:02            | 98:11             | Frijol de Milpa      |
| 2300                  | 1966              | —            | 20:08            | 97:15             | Bayo Arriñonado      |
| 2310                  | 1966              | 350          | 18:40            | 97:40             | Frijol Shinaliea     |
| 2316                  | 1966              | 2.315        | 19:02            | 98:02             | Parrañelo            |
| 2337                  | 1966              | —            | 19:06            | 97:33             | Pinto                |
| 2374                  | —                 | 1.790        | 19:49            | 97:48             | Cacahuate            |
| 2375                  | —                 | —            | —                | —                 | Garbancillo          |
| 2400                  | 1965              | 1.676        | 18:25            | 97:26             | Garabato             |
| 2475                  | 1972              | 350          | 18:40            | 97:40             | Zenete               |
| 2508                  | —                 | —            | —                | —                 | Bayo Rata            |
| 2533                  | —                 | —            | —                | —                 | Lagunero Mantequilla |
| 2558                  | 1973              | —            | 20:49            | 100:00            | Aceitunado           |
| 2559                  | 1973              | —            | 20:49            | 100:02            | Pardo                |
| 2604                  | 1954              | 321          | 23:44            | 99:08             | Bayo Chiquito        |
| 2650                  | 1966              | 2.100        | 19:19            | 98:19             | Enredador            |
| 2681                  | 1963              | 2.340        | 19:18            | 96:46             | Charreado            |
| 2708                  | 1966              | —            | —                | —                 | Ochenteño            |
| 2724                  | 1965              | —            | 18:48            | 97:11             | Charro               |
| 2736                  | —                 | 1.258        | 18:51            | 97:06             | Abalado              |
| 2744                  | 1968              | —            | —                | —                 | Tzoma                |
| 2748                  | 1954              | —            | 22:34            | 102:13            | Zinguño              |
| 3007                  | 1946              | 1.951        | 24:28            | 104:22            | Franelo              |
| 3287                  | —                 | —            | —                | —                 | Blanco Chico         |
| 3288                  | —                 | —            | —                | —                 | Colima               |
| 3362                  | 1973              | —            | 17:08            | 97:44             | —                    |
| 3338                  | 1973              | —            | —                | —                 | Amarillo de Mata     |
| 3397                  | 1976              | —            | —                | —                 | De Carrizo           |
| 3402                  | 1976              | —            | 16:43            | 93:01             | Patashite            |
| 3420                  | 1977              | —            | 18:54            | 97:44             | Blanco Abolado       |
| 3475                  | 1977              | —            | —                | —                 | —                    |
| 3476                  | 1978              | —            | —                | —                 | Flor de Mayo         |
| 3505                  | 1977              | —            | —                | —                 | —                    |
| 3613                  | 1978              | —            | 15:34            | 92:19             | Isiche               |
| 3633                  | 1978              | —            | —                | —                 | Cara de Cabra        |
| 3885                  | —                 | —            | —                | —                 | —                    |
| 3888                  | —                 | —            | —                | —                 | —                    |
| 4016                  | 1979              | —            | 23:36            | 100:42            | Huevo de Viejito     |

Anexo 2. Parámetros meteorológicos de cinco sitios. México, 1988

|   | Mayo | Junio | Julio | Agosto | Septiembre | Octubre | Noviembre |
|---|------|-------|-------|--------|------------|---------|-----------|
| <u>Chapingo</u>   |      |       |       |        |            |         |           |
| Altitud: 2.250 msnm - Latitud: N-19:29 - Longitud: W-98:54  |      |       |       |        |            |         |           |
| Promedio temperatura máxima                                 | 26.9 | 25.7  | 24.3  | 24.3   | 23.5       | 23.5    | 23.4      |
| Promedio temperatura media                                  | 17.3 | 17.3  | 16.2  | 16.0   | 15.8       | 14.6    | 12.8      |
| Promedio temperatura mínima                                 | 8.0  | 9.9   | 9.2   | 9.0    | 9.0        | 6.4     | 3.5       |
| Precipitación total mm                                      | 66.4 | 109.7 | 123.8 | 115.3  | 104.5      | 46.9    | 15.5      |
| No. días con heladas  | 0.86 | 0.15  | 0.00  | 0.09   | 0.36       | 2.40    | 7.52      |
| <u>Zacatecas</u>  |      |       |       |        |            |         |           |
| Altitud: 2.446 msnm - Latitud: N-22:47 - Longitud: W-102:35 |      |       |       |        |            |         |           |
| Promedio temperatura máxima                                 | 26.8 | 25.9  | 24.4  | 24.5   | 23.8       | 22.7    | 19.8      |
| Promedio temperatura media                                  | 19.0 | 19.0  | 17.8  | 17.9   | 17.2       | 16.2    | 14.5      |
| Promedio temperatura mínima                                 | 5.6  | 7.0   | 7.5   | 5.8    | 4.1        | 1.0     | -3.5      |
| Precipitación total mm                                      | 14.7 | 69.1  | 75.1  | 102.1  | 78.4       | 38.1    | 10.2      |
| No. días con heladas  | 0.00 | 0.00  | 0.00  | 0.00   | 0.00       | 0.34    | 3.23      |
| <u>Celaya</u>   |      |       |       |        |            |         |           |
| Altitud: 1.752 msnm - Latitud: N-20:31 - Longitud: W-100:49 |      |       |       |        |            |         |           |
| Promedio temperatura máxima                                 | 32.2 | 30.6  | 28.5  | 28.6   | 27.4       | 26.6    | 25.4      |
| Promedio temperatura media                                  | 23.3 | 22.8  | 21.4  | 21.4   | 20.6       | 19.0    | 15.2      |
| Promedio temperatura mínima                                 | 14.4 | 15.1  | 14.3  | 14.3   | 13.8       | 11.4    | 8.7       |
| Precipitación total mm                                      | 26.5 | 106.0 | 115.6 | 114.7  | 93.4       | 44.1    | 12.4      |
| No. días con heladas  | 0.00 | 0.00  | 0.00  | 0.00   | 0.00       | 0.44    | 2.43      |
| <u>Zapopán</u>  |      |       |       |        |            |         |           |
| Altitud: 1.589 msnm - Latitud: N-20:40 - Longitud: W-103:23 |      |       |       |        |            |         |           |
| Promedio temperatura máxima                                 | 31.2 | 28.7  | 26.0  | 26.0   | 25.6       | 25.5    | 25.2      |
| Promedio temperatura media                                  | 23.2 | 22.3  | 20.5  | 20.5   | 20.1       | 19.0    | 17.2      |
| Promedio temperatura mínima                                 | 14.0 | 15.9  | 15.3  | 15.1   | 15.1       | 12.4    | 9.1       |
| Precipitación total mm                                      | 24.6 | 164.6 | 250.3 | 195.6  | 148.8      | 59.7    | 11.3      |
| No. días con heladas  | 0.00 | 0.00  | 0.00  | 0.00   | 0.00       | 0.06    | 1.50      |
| <u>Cotaxtla</u>   |      |       |       |        |            |         |           |
| Altitud: 30 msnm - Latitud: N-19:32 - Longitud: W-96:06     |      |       |       |        |            |         |           |
| Promedio temperatura máxima                                 | 32.8 | 32.6  | 31.7  | 32.3   | 31.9       | 30.8    | 27.3      |
| Promedio temperatura media                                  | 27.7 | 27.9  | 26.9  | 27.2   | 27.0       | 25.7    | 23.6      |
| Promedio temperatura mínima                                 | 22.7 | 23.3  | 22.1  | 22.2   | 22.1       | 20.7    | 18.6      |
| Precipitación total mm                                      | 50.4 | 253.2 | 313.5 | 247.9  | 245.5      | 83.6    | 39.0      |
| No. días con heladas  | 0.00 | 0.00  | 0.00  | 0.00   | 0.00       | 0.00    | 0.00      |

RAZAS DE FRIJOL COMUN Phaseolus vulgaris L.

Shree P. Singh, Daniel G. Debouck, y Paul Gepts\*

Resumen

Existe una amplia variación genética en el frijol común (Phaseolus vulgaris L.), pero ésta probablemente no se distribuye aleatoriamente. Con base en las características ancestrales y adaptativas y el habitat ecológico, se han identificado tentativamente seis razas en germoplasma de frijol común cultivado. Tres de éstas son de origen Mesoamericano (razas D, J, y M) y las otras tres de origen Americano Andino (razas C, N, y P). Se describen las características de cada una de estas razas.

Criterios Usados para la Identificación de Razas

Las características de la hoja, del tallo, de la inflorescencia, de la flor, de la vaina y de la semilla, así como la facilidad de cruzamiento, de emparejamiento cromosómico y de intercambio genético se han utilizado para caracterizar especies y para establecer los acervos genéticos primarios, secundarios y terciarios dentro del género Phaseolus (Smartt, 1980, 1985). Se cree que el actual frijol común cultivado (Phaseolus vulgaris L.) evolucionó de su pariente inmediato, el frijol común silvestre. El frijol común silvestre se cruza fácilmente con formas cultivadas y produce progenies normales, fértiles (Weiseth, 1954; Harmsen et al., 1987), y por lo tanto queda comprendido dentro de su acervo genético primario (Smartt, 1984). La distribución geográfica del frijol común silvestre abarca desde el norte de México hasta el extremo sur de los Andes en Argentina (Debouck

---

\* Mejorador de frijol, y Especialista en Germoplasma, respectivamente, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia. Profesor asistente, Dept. of Agronomy and Range Science, U.C., Davis CA 95616, EE.UU.

y Tohme, este volumen).

Hay notables diferencias en la hoja, la inflorescencia, la flor, y las características de la semilla y los habitats del frijol silvestre entre las dos regiones extremas del norte y del sur de América Latina (Burkart y Brücher, 1953; Vanderborght, 1987) aunque algunas accesiones, de Venezuela a Perú, muestran caracteres intermedios (Debouck y Tohme, este volumen). Los actuales cultivares de frijol común difieren sorprendentemente de sus ascendientes silvestres; sin embargo, algunos de los caracteres del frijol silvestre todavía se conservan en los tipos cultivados. A éstos nos referiremos como caracteres ancestrales, los cuales se describirán posteriormente.

La variabilidad en caracteres morfo-agronómicos y moleculares en el frijol común cultivado sigue patrones similares a los del frijol silvestre de regiones diferentes. Harlan (1971, 1975) considera al frijol común un cultivo no-céntrico - es decir, sin un centro específico y localizado de origen, pero con una amplia distribución geográfica de sus parientes silvestres y con múltiples centros de domesticación. Usando patrones de la proteína faseolina de la semilla, Gepts y Bliss (1985) y Gepts et al. (1986) separaron el frijol común silvestre y cultivado de Meso-América de aquel de América Andina del sur, y sugirieron dos principales centros de domesticación.

La variabilidad en las características de hábito de crecimiento, de semilla, de vaina, de madurez, y de adaptación es mucho mayor en las formas cultivadas que en el frijol común silvestre. ¿Esta variabilidad evolucionó después de las domesticaciones iniciales? En ese caso, ella puede reflejar las preferencias y las necesidades de las civilizaciones precolombianas dentro de sus ambientes originales. No obstante, tenemos a nuestra disposición dos grupos de caracteres, a saber, el grupo ancestral y el grupo adaptativo, para estudiar los patrones de variación en el germoplasma cultivado. El término raza se usa aquí para definir grupos de accesiones

de germoplasma que comparten algunos caracteres ancestrales y adaptativos, ocupan nichos ecológicos similares y difieren de otros grupos en estos atributos. En seguida se presenta una breve descripción de los caracteres usados para la identificación de las razas.

### Caracteres ancestrales

Como se ha notado antes, éstos son caracteres del frijol silvestre que todavía se preservan en las razas nativas cultivadas y por lo tanto ayudan a identificar los centros de domesticación: Mesoamérica (MA) vs. América Andina (AA). Estos incluyen:

Forma de la hoja. La forma del foliolo central de la hoja trifoliada puede ser ovalada (MA) o rombohédrica (AA). Estas diferencias han sido señaladas por Brücher (1988) en el frijol silvestre a través de todo su rango.

Bracteolas. Las bracteolas de MA son grandes y ovaladas, excediendo el cáliz y las de AA son pequeñas y lanceoladas o delgadas, sin exceder la longitud del caliz (Gentry, 1969). Las bracteolas pequeñas se hallan generalmente en la forma aborigineus, distribuida en el sur de Bolivia y Argentina (Debouck y Tohme, este volumen).

Estandartes. La base exterior del estandarte tiene rayas y es de color (MA) o es uniforme y verdosa (AA).

Inflorescencia. Multi-inserciones (2-5) (MA) versus pocas (1-2) inserciones (AA). Su carácter sobresaliente, medido por el número de brácteas primarias, fue observado primero por Vanderborgh (1983).

Proteína faseolina de la semilla. El frijol cultivado, así como las formas silvestres de MA llevan patrones de faseolina de tipos S, Sb, y Sd y los de AA poseen tipos T, C, H, A y J (Gepts et al., 1986; Koenig et al.,

1989). Los patrones de faseolina B se han hallado en accesiones de semilla pequeña de frijol cultivado y silvestre de Colombia. Algunos cultígenos de Brasil y América Central también poseen patrones de faseolina B. En general, hay una variabilidad más grande en los patrones de la proteína faseolina en las poblaciones silvestres, una menor proporción de los cuales se halla en los cultígenos (Gepts et al., 1986; Koenig et al., en imprenta).

Patrones de isozima. Una evaluación de nueve loci polimorfos de isozima ha confirmado la existencia de las razas Mesoamericana y Andina. En varios loci de isozima, los genotipos Mesoamericanos y Andinos muestran alelos contrastantes. Por ejemplo, los genotipos Mesoamericanos, en general, muestran el alelo F (rápido) de las enzimas ribulosa bifosfato carboxilasa/oxigenasa y shikimato deshidrogenasa y los alelos S (lentos) de las enzimas diaforasa-1 y aminopeptidasa-3 de leucina; los genotipos Andinos, por otro lado, presentan alelos S y F, respectivamente.

Uno o más de estos caracteres ancestrales ayuda a dividir el germoplasma cultivado en dos grupos, uno por cada centro de domesticación, MA y AA. Se debe, sin embargo, notar que existen formas intermedias para la mayoría de estos caracteres y que algunas accesiones pueden portar uno o más caracteres MA y otros caracteres típicos de poblaciones AA.

#### Caracteres adaptativos

Pubescencia de la hoja. Tricomas pequeños y ralos versus tricomas grandes y densos (AA). Esta distinción no se refiere a los tricomas en forma de ganchos que están siempre presentes en cualquiera especie de Phaseolus sensu stricto (Marechal et al., 1978). Como el frijol silvestre de MA y AA posee hojas pubescentes, su reducción en el germoplasma cultivado de MA podría ser consecuencia de la domesticación.

Punta de la vaina. Esta se extiende derecho desde la sutura dorsal (MA) versus una posición intermedia entre ventral y dorsal (AA).

Adaptación climática. El frijol común es originalmente una especie que florece en respuesta a días cortos y que está favorecido por temperaturas moderadas. En la zona tropical de América, sin embargo, el frijol común crece casi al nivel del mar (temperatura promedio de crecimiento de 25 C) hasta una altitud de 3000 m (temperatura promedio de crecimiento de 12 a 15 C). En consecuencia, existen marcadas diferencias en respuestas foto-termales entre las accesiones de frijol común de ambientes contrastantes dentro de los centros de domesticación (Gniffke, 1986), estas diferencias son tales que cuando se cultiva germoplasma de los altiplanos en las tierras bajas, éste quizás no florezca y viceversa. El germoplasma de frijol común de cada uno de los centros de domesticación puede dividirse ampliamente en germoplasma de tierras altas (1800 a 3000 m), de tierras bajas (0 a 500 m), y de altitudes intermedias.

Tamaño de la semilla. La variación en el tamaño de la semilla del frijol común cultivado es muy grande (de < 15 g a 90 g/100 semillas). Estas se agrupan arbitrariamente en pequeñas (< 25 g), medianas (25 a 40 g), y grandes (> 40 g/100 semillas) (Voysesst, 1983). El frijol silvestre de América del Sur tiene semilla relativamente más grande que sus contrapartes de MA; sin embargo, ambos son de semilla pequeña (> 5 a < 25 g/100 semillas) (Debouck y Tohme, este volumen), y se cree que la evolución se realizó desde las formas de semilla pequeña a las de semilla grande. Las semillas cultivadas de frijol común de MA son en promedio más pequeñas que las de AA (Evans, 1976; Voysesst, 1983).

Forma de la semilla. La forma de la semilla depende de la longitud, la altura y el ancho de la semilla seca plenamente desarrollada. En términos descriptivos éstas pueden ser formas redondas, ovaladas, elípticas, romboides, arriñonadas y cilíndricas. La forma de la semilla del frijol de MA es a menudo elíptica y romboide mientras que los tipos

cilíndricos, arriñonados y redondos predominan en el germoplasma de AA.

Hábito de crecimiento. El tipo de crecimiento de la yema terminal (vegetativo o indeterminado versus reproductivo o determinado), la dureza de los tallos (fuertes vs. débiles), la capacidad de formar enredaderas (ausente, débil, o fuerte), y la distribución de las vainas o de los patrones de fructificación (basal, a todo lo largo, o en mayor parte en la porción superior de la planta) se pueden utilizar para caracterizar y clasificar el germoplasma de frijol común en cuatro principales hábitos de crecimiento (Singh, 1982). Los hábitos de crecimiento determinado erecto (I), indeterminado erecto (II), e indeterminado postrado no-voluble y semivoluble (III) se consideran comúnmente tipos arbustivos. Estos no requieren soportes para lograr un crecimiento y un desarrollo normales y se cultivan ampliamente en monocultivo así como en diversos sistemas de cultivo múltiple. Por otro lado, las plantas de tallo débil, altas, indeterminadas o determinadas (IV) con guías largas (es decir, entrenudos terminales alargados, que son débiles y poseen la capacidad para formar enredaderas) se conocen como frijol voluble o trepador. Este frijol siempre requiere soportes y, en consecuencia, se cultiva en forma asociada con maíz y otros cultivos o se cultiva con soportes o enmallados.

Los principales caracteres morfo-agronómicos y moleculares ancestrales y adaptativos que distinguen al frijol común Mesoamericano y Americano Andino se resumen en el Cuadro 1.

#### Caracterización de Razas

Evans (1973, 1976) agrupó la diversidad genética que presenta Phaseolus vulgaris cultivado en sus centros primarios de domesticación en Mesoamérica (de semilla pequeña) y América del Sur (de semilla grande) en cinco razas, con base en el hábito de crecimiento, el número de nudos del tallo principal, la capacidad de formar enredadera, y el tamaño de la semilla. Puso los tipos volubles y de semilla grande y pequeña de

Mesoamérica y de América del Sur en la Raza 1 y los diferenció mediante la adición de los subgrupos A y B, respectivamente. Algunos grupos importantes de germoplasma de cultivares de semilla mediana y grande de los altiplanos de Mesoamérica y de América del Sur no entraron en esta clasificación. Vanderborcht (1987) halló cuatro grupos naturales estables caracterizados por sus diferentes hábitos de crecimiento en las razas nativas de frijol común cultivado tanto en Mesoamérica como en las sierras andinas.

Entre el germoplasma de cada región de domesticación, Singh (1988, 1989) halló marcadas diferencias en las características de la hoja, del hábito de crecimiento, de la inflorescencia, de la flor, de la vaina, y de la semilla, y en la especificidad de adaptación. Con base en estas características clasificó el frijol común seco en 12 acervos genéticos. El frijol verde o habichuela se agrupó en dos acervos genéticos adicionales.

Con base en las evaluaciones de germoplasma llevadas a cabo hasta el momento fue posible identificar y separar el germoplasma de frijol seco común cultivado del de Mesoamérica y de América del Sur andina en las razas siguientes.

#### Mesoamericano

Raza M (por Mesoamérica). Esta incluye frijol común de semilla pequeña (< 25 g/100 semillas) de todos los colores de semilla (generalmente sin moteado o rayas) y hábitos de crecimiento. El tamaño de la hoja y la longitud del entrenudo se clasifican en pequeño, intermedio o grande. El grupo se caracteriza por poseer un folíolo central ovalado y bracteolas ovaladas cortas, gruesas. Los estandartes florales poseen rayas marcadas en la base exterior. En algunas accesiones se hallan inflorescencias de vainas múltiples. Las vainas tienen 8-15 cm de largo, son delgadas, fibrosas, y fáciles de trillar; poseen seis a ocho semillas. Los patrones de la proteína faseolina de la semilla son predominantemente 'S', pero

también pueden ser 'Sb' y 'B'. La raza se distribuye en tierras bajas y altitudes tropicales intermedias de Mesoamérica, Colombia, Venezuela y Brasil.

La raza D (por Durango). Los cultivares y razas nativas presentan predominantemente un hábito de crecimiento indeterminado postrado III (y IV), que se caracteriza por sus hojas relativamente pequeñas a medianas, sus tallos y ramas delgados, sus entrenudos cortos, y por su fructificación que comienza desde los nudos basales, donde se concentra. El germoplasma de este grupo posee vainas aplanadas de tamaño mediano (5 a 8 cm) con cuatro a cinco semillas aplanadas romboideas o elípticas de tamaño medio (25 a 40 g/100 semillas). Los colores de la semilla son a menudo similares a bayo o con un fondo gris crema o rosado. Los tipos de faseolina son predominantemente 'S', pero algunas accesiones pueden llevar el tipo 'Sd'. La raza se distribuye en los altiplanos semiáridos del centro y norte de México y en el suroccidente de EE.UU.

La raza J (por Jalisco). Esta raza se caracteriza por su hábito de crecimiento IV, indeterminado, voluble. La planta puede alcanzar una altura mayor a 3 m. El folíolo central de las hojas trifoliadas es ovalado y relativamente grande. El tallo y las ramas son débiles y tienen entrenudos largos. La fructificación se efectúa a todo lo largo o principalmente en la parte superior de la planta. Las vainas tienen 8-15 cm de largo y poseen cinco a ocho semillas de tamaño mediano, a menudo de forma redondeada, ovalada o algo alargada. Estas llevan patrones de faseolina 'S'. Su habitat natural está en los altiplanos húmedos del centro de México y Guatemala donde se halla la máxima diversidad.

#### Sudamericano Andino

La raza N (por Nueva Granada). El germoplasma es principalmente de hábitos de crecimiento I, II, y III con semillas medianas y grandes (> 40 g/100 semillas) en formas de riñón y cilíndricas, las cuales varían

enormemente en color. Las hojas son a menudo muy grandes y pubescentes, con folíolos centrales de forma romboidea. Los entrenudos del tallo son de intermedios a largos. Las bracteolas son delgadas, alargadas o lanceoladas. Las vainas secas son fibrosas, duras, de medianas a largas (10 a 20 cm), y poseen cuatro a seis semillas. El origen de la punta de la vaina está entre las suturas ventral y dorsal. Los patrones de proteína de faseolina predominantes son del tipo 'T'. La raza se distribuye en altitudes intermedias (< 2000 m altitud) del norte de los Andes en Colombia, Ecuador y Perú, pero también se halla en Brasil y en algunos países del Caribe, incluyendo República Dominicana, Haití y Cuba.

La raza C (por Chile). Las razas nativas y los cultivares poseen predominantemente el hábito de crecimiento indeterminado III. Estos se caracterizan por poseer hojas alargadas relativamente pequeñas (romboideas), entrenudos cortos, vainas de tamaño mediano (5-8 cm) a menudo con poca fibra y semillas redondas a ovaladas (tres a cinco semillas por vaina). Morfológicamente, en su mayor parte se asemejan al germoplasma de la raza D de Mesoamérica, excepto en que las semillas de la raza C son redondas u ovals y la fructificación es más dispersa y se encuentran a lo largo del tallo y las ramas. En algunas de las variedades criollas, las vainas adquieren rayas coloreadas que las hacen atractivas, y en muchos países se cosecha las semillas fisiológicamente maduras (verdes o 'granados') antes de que empiece el secado. Los patrones de faseolina más comunes son los tipos 'C' y 'H'.

Esta raza se distribuye en regiones relativamente más secas a altitudes inferiores en el sur de los Andes (Bolivia, Chile, y Argentina).

La raza P (por Perú). Las características morfológicas claves del germoplasma que pertenece a esta raza son: hojas grandes romboideas, entrenudos largos y débiles con hábito de crecimiento voluble tipo IV determinado o indeterminado. Las vainas son a menudo largas (10 a 20 cm) y duras. La fructificación se efectúa a lo largo de todo el tallo o sólo en

la parte superior de las plantas. Las semillas son grandes, a menudo redondas u ovaladas. Los patrones de la proteína faseolina son predominantemente tipos C, H y T.

Este grupo es muy sensible al fotoperíodo y se adapta a las temperaturas moderadamente húmedas y frescas. La raza se distribuye desde los altiplanos del norte de Colombia (> 1500 m de altitud) hasta Argentina.

### Discusión

Las diferencias más notables se hallan entre el germoplasma de frijol común de Mesoamérica y de América del Sur Andina. Estas observaciones concuerdan en general con aquellas de Evans (1973, 1976), Gepts y Bliss (1985), Gepts et al. (1986) y Vanderborght (1987). En ambas regiones, sin embargo, parece haber un paralelo entre el clima y el hábito de crecimiento. En ambos centros de domesticación, por ejemplo los tipos arbustivos erectos son más comunes en las altitudes inferiores relativamente más calientes, el frijol postrado no voluble es más común en las regiones semiáridas frías, y los tipos volubles agresivos predominan en los altiplanos frescos y húmedos. Además, en Mesoamérica y América del Sur, predominan formas de semilla relativamente pequeña en climas más calientes y el tamaño de la semilla aumenta con la altitud.

La raza D de Mesoamérica se asemeja morfológicamente, hasta cierto punto, a la raza C de América del Sur. Pero los dos grupos, sin embargo, poseen diferentes proteína-faseolinas, están geográficamente separadas y hay diferencias en las frecuencias alélicas y en las asociaciones genéticas de los caracteres que predominan en un grupo pero son raros en el otro.

La frecuencia de los alelos para semilla alargada, cilíndrica, y arriñonada (Kidney) fue alta entre el germoplasma de raza N de América del Sur. Por el contrario, en las accesiones de raza D de Mesoamérica predominaban las formas de semilla algo aplanadas y romboides. En forma

similar, la frecuencia alélica de los genes que determinan diversos tipos de veteado, manchado, moteado, rayas, pecas y otras marcas en las testas de las semillas fue extremadamente baja en la raza M Mesoamericana, pero fue muy alta en las razas D y J de Mesoamérica y en las tres razas de América del Sur. Las manchas de color verde-pardo, características del frijol pinto, las rayas pardas halladas en 'Ojo de Cabra', y el manchado o moteado circular de color rosado y de otros colores que se hallan en 'Flor de Mayo' y en 'Flor de Abril' de Mesoamérica fueron raros en las razas sudamericanas. En forma similar, el moteado rojo de los genotipos 'Calima', 'Cargamento' y 'Cranberry' y el anillo u ojo alrededor del hilio y los grandes manchones hallados en 'Vaquita' fueron virtualmente inexistentes en las razas de centro de domesticación Mesoamericano.

Si cada una de estas razas es una consecuencia de diferentes eventos de domesticación, cada uno de los cuales se remonta a una población diferente de frijol silvestre, es algo que todavía no se sabe pero las distancias genéticas dentro y entre las razas Mesoamericanas y Americano-Andinas parecen ser considerables. Como consecuencia, aunque la hibridación entre estas razas se efectúa fácilmente, se observan diversos grados y clases de problemas híbridos (Coyne, 1965, 1969; Evans, 1970; Gepts y Bliss, 1985; Gutiérrez y Singh, 1982; Provvidenti y Schroeder, 1969; Rabakoarihanta y Baggett 1983; Singh y Gutiérrez, 1984), comenzando en la generación  $F_1$  y generaciones posteriores e interfiriendo, por lo tanto, con la efectiva introgresión de genes entre las razas. Naturalmente, estos fenómenos son más pronunciados en los cruzamientos entre progenitores que pertenecen a las razas MA y AA. Todo esto sugiere que ha empezado una incipiente especiación en el frijol común cultivado.

#### Perspectiva Futura

Las características morfológicas y los marcadores moleculares actualmente disponibles quizás no basten para clasificar adecuadamente el

rango de variación hallada en el germoplasma de frijol común. Puede ser deseable combinar información sobre estos caracteres con otra información sobre el comportamiento genético y de mejoramiento y con las características adaptativas, para refinar más las razas descritas aquí.

Se debe establecer un número mínimo de accesiones, cada una representando una raza, y el rango total de variabilidad para facilitar la experimentación y la utilización de germoplasma de frijol común.

### Bibliografía

- Brücher, H. 1988. The wild ancestor of Phaseolus vulgaris in South America. In Genetic resources of Phaseolus beans, P. Gepts (ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland, p. 185-214.
- Burkart, A. and H. Brücher. 1953. Phaseolus aborigineus Burkart, die mutnabliche andine stammform der kultur bohne. Der Zuchter 23(3):65-72.
- Coyne, D.P. 1965. A genetic study of "crippled" morphology resembling virus symptoms in Phaseolus vulgaris L. J. Hered. 56:162.
- Coyne, D.P. 1969. Breeding behavior and effect of temperature on expression of a variegated rogue in green beans J. Am. Soc. Hortic. Sci. 94:488-491.
- Evans, A. 1970. Heterosis for yield in Phaseolus vulgaris crosses. Annu. Rep. Bean Impr. Coop. 13:52-54.
- Evans, A. 1973. Exploitation of the variability in plant architecture in Phaseolus vulgaris. Pages 279-286. In Potentials of field beans and other food legumes in Latin America. CIAT, Cali, Colombia. Series, Seminar 2E.
- Evans, A. 1976. Beans. Pages 168-172. In N. W. Simmonds, ed., Evolution of crop plants. Longman, London.
- Gentry, H.S. 1969. Origin of the common bean, Phaseolus vulgaris. Econ. Bot. 23(1):55-69.

- Gepts, P. and F.A. Bliss. 1985. F<sub>1</sub> hybrid weakness in the common bean: Differential geographic origin suggests two gene pools in cultivated bean germplasm. J. Hered. 76:447-450.
- Gepts, P., 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. 40:451-468.
- Gniffke, P.A. 1986. Studies of phenological variation in the common bean (Phaseolus vulgaris L.) as modulated by mean temperature and photoperiod. Diss. Abst. 46:2895B.
- Gutiérrez, J.A. and S.P. Singh. 1982. Hybrid dwarfism in Phaseolus vulgaris L. and its implications in genetic improvement. Ann. Rep. Bean Improvement Coop. 25:96-97.
- Harlan, J.R. 1971. Agricultural origins: Centers and noncenters. Science 174:468-474.
- Harlan, J.R. 1975. Geographic patterns of variation in some cultivated plants. J. Hered. 66:184-191.
- Harmsen, R., F.A. Bliss and T.C. Osborn. 1987. Breeding beans resistant to bruchids. Ann. Rept. Bean Improvement Coop. 30:44-45.
- Koenig, R.L., S.P. Singh and P. Gepts. 1989. Novel phaseolin types in wild and cultivated common bean (Phaseolus vulgaris, Fabaceae). Econ. Bot. (in press).
- Marechal, R., J.M. Mascherpa and F. Stainier. 1978. Etude taxonomique d'un group complexe d'especies des genres Phaseolus et Vigna (Papilionaceae) sur la base de donnees morphologiques et polliniques, traitees per l'analyse infmatique. Boissiera 28:273.
- Providenti, R. and W.T. Schroeder. 1969. Three heritable abnormalities of Phaseolus vulgaris: seedling wilt, leaf rolling, and apical chlorosis. Phytopathology 59:1550-1551.
- Rabakoarihanta, A. and J.R. Baggett. 1983. Inheritance of a leaf distortion tendency in bush lines of beans, Phaseolus vulgaris L., a Blue Lake background. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 108:351-354.

- Singh, S.P. 1982. A key for identification of different growth habits of Phaseolus vulgaris L. Ann. Rep. Bean Improvement Coop. 25:92-95.
- Singh, S.P. 1988. Gene pools in cultivated dry bean. Ann. Rep. Bean Improvement Coop. 31:180-182.
- Singh, S.P. 1989. Patterns of variation in cultivated common bean (Phaseolus vulgaris, Fabaceae). Econ. Bot. (in press).
- Singh, S.P. and J.A. Gutiérrez. 1984. Geographical distribution of the DL<sub>1</sub> and DL<sub>2</sub> genes causing hybrid dwarfism in Phaseolus vulgaris L., their association with seed size, and their significance to breeding. Euphytica 33:337-345.
- Smartt, J. 1980. Evolution and evolutionary problems in food enzymes. Econ. Bot. 34:219-235.
- Smartt, J. 1984. Gene pools in grain legumes. Econ. Bot. 38:24-35.
- Smartt, J. 1985. Evolution of grain legumes 4. Pulses in the genus Phaseolus. Experim. Agric. 21:193-207.
- Vanderborght, T. 1983. Evaluation of P. vulgaris wild types and weedy forms. Plant Gent. Resources Newsl. 54:18-25.
- Vanderborght, T. 1987. The study of common bean (Phaseolus vulgaris L.) variability by the use of multivariate statistical methods applied to a data base. Diss. Abstr. 47:3190B-3191B.
- Voysest, O. 1983. Variedades de frijol en América Latina y su origen. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, 87 p.
- Weiseth, G. 1954. Una variedad silvestre del poroto común (Phaseolus vulgaris), autóctona del Noroeste Argentino y su relación genética con variedades cultivadas. Rev. Agron. Noroeste Argentino 1(2):71-81.

Cuadro 1. Principales características del frijol común de los centros de domesticación mesoamericano y Americano Andino.

|                                   | Mesoamericano  | Americano Andino   |
|-----------------------------------|--|--|
| <u>Ancestral</u>                  |  |  |
| Foliolo central de la hoja        | Ovalada  | Rombohédrica, alargada   |
| Bracteola                         | Oval ancha   | Delgada, alargada o lanceolada   |
| Base de estandarte                | Con rayas (a menudo)   | Uniforme   |
| Inflorescencia                    | Nudos múltiples  | Menos nudos  |
| Patrones de la proteína faseolina | S, Sb, Sd, B   | T, C, H, A, I, J   |
| Isozima                           | <u>Rbcs</u> <sup>F</sup> , <u>Skdh</u> <sup>F</sup> , <u>Me</u> <sup>F</sup> or <u>Me</u> <sup>M</sup><br><u>Diap-1</u> <sup>S</sup> , <u>Lap-3</u> <sup>S</sup> | <u>Rbcs</u> <sup>S</sup> , <u>Skdh</u> <sup>S</sup> , <u>Me</u> <sup>S</sup> ,<br><u>Diap-1</u> <sup>F</sup> , <u>Lap-3</u> <sup>F</sup> |
| <u>Adaptativo</u>                 |  |  |
| Tricomas de la hoja               | Escasas y pequeñas   | Densas & grandes   |
| Posición de punta de la vaina     | Sutura dorsal  | Entre las suturas dorsal & ventral   |
| Tamaño de la semilla              | Pequeña & mediana  | Mediana & grande   |
| Forma de la semilla               | Elíptica, romboide, & redonda  | Cilíndrica, arriñonada, ovalada & redonda  |

Cuadro 2. Algunas características de las razas de frijol común y sus habitats en los centros primarios de domesticación en América.

| Raza                          | Tamaño semilla <sup>a</sup>      | Color semilla                    | Variedades criollas  | Habito crecimiento   | Tipo de faseolina<br>Isozima | Temperatura crecimiento promedio<br>°C | Habitats  |
|-------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|--|--|------------------------------|--|---|
| <u>Mesoamericanas</u>         |                                  |                                  |  |  |                              |  |   |
| D                             | Mediana                          | Todos Colores                    | Pinto, Great Northern, Red Mexican, Sutter Pink, Bayo, Ojo de Cabra, Dermason.   | Indeterminado tallos débiles, no volubles o o semi volubles III. | S, Sd                        | 20                                     | Altiplanicies semiáridas de México y suroccidente de EE.UU.   |
| J                             | Mediana                          | Beige Rosado Amarillo            | Garbancillo Zarco, Frijola, Flor de Mayo, Rosa de Castilla, Conejo, Apetito, Cacahuate Criollo.  | Indeterminado: tallos débiles, voluble IV.                       | S                            | 18                                     | Altiplanicies húmedas de México y Guatemala.  |
| M                             | Pequeña                          | Todos Colores                    | Brazil 2, Oaxa 892, Kupat, Jamapa, Porrillo, Rojo de Seda, Zamorano, Mulatinho, Carioca, Rosinha.  | Determinado I, Indeterminados II, III, y IV.                     | S, Sb, B                     | 22                                     | Tierras bajas y altitudes intermedias de Mesoamérica, Colombia, Venezuela, Brasil.                            |
| <u>América del Sur Andina</u> |                                  |                                  |  |  |                              |  |   |
| C                             | Mediana ovalada, redonda         | Crema Rosado Beige Gris Blanco   | Cranberry, Tortolas, Coscorron, Borlotos, Suaves, Bolita Cristal   | Indeterminado tallos débiles, no voluble o semi voluble III.     | C,H                          | 22                                     | Sur de los Andes y Chile.   |
| P                             | Mediana & grande ovalada redonda | Rojo Rosado Beige Crema Blanco   | Overitos, Caballeros, Nuñas, Bolon Bayo, Bola Canario, Bola Roja, Cargamento, Mortiño.   | Determinado y indeterminado voluble V.                           | T,C H,A                      | 16                                     | Altiplanicies de Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Argentina.  |
| N                             | Mediana y grande alargada        | Rojo Rosado Crema Beige Amarillo | Cargabello, Uribe, Calima, Canario, Pompadour, Chabelo, Antioquia 8, San Martin 8, Chaucha Colorada, Cavalho Amarelo, Jalo, Cacahuate Largo. | Determinado Indeterminado II y III.                              | T                            | 20                                     | Altitudes intermedias de los Andes de Colombia, Ecuador, y Perú; Bolivia, Brasil Haití, República Dominicana. |

<sup>a</sup> Peso de 100 semillas: pequeña < 25 g; mediana entre 25 y 40 g; y grande > 40 g.

USO DE Phaseolus vulgaris SILVESTRE PARA MEJORAR  
FRIJOL POR RESISTENCIA A LOS BRUCHIDOS

Cesar Cardona y Julia Kornegay\*

Introducción

Los bruchidos Zabrotes subfasciatus (Boheman) y Acanthoscelides obtectus (Say) son las más importantes plagas de almacenamiento del frijol en el mundo. Las pérdidas en almacenamiento se han calculado en 13%. Entre los diferentes métodos utilizados para el control de los bruchidos, CIAT ha enfatizado la búsqueda y desarrollo de materiales de frijol con resistencia al ataque de estas plagas. En este trabajo, intentamos resumir el conocimiento actual sobre la utilización de materiales silvestres para conferir resistencia a bruchidos en variedades cultivadas.

Fuentes de Resistencia

La búsqueda de fuentes de resistencia a bruchidos se inició en 1978. Se examinaron más de 8000 cultivares, pero no se hallaron niveles adecuados de resistencia (Schoonhoven y Cardona, 1982). En 1981 y 1982, una pequeña colección de materiales silvestres se sometió a evaluación rutinaria. Un puñado de estos materiales mostró niveles muy altos de resistencia a las dos especies de bruchidos (Schoonhoven et al., 1983). De un total de 380 materiales evaluados, 12 fueron calificados como muy resistentes a Z. subfasciatus y se ha reconfirmado que 14 son resistentes a A. obtectus.

---

\* Entomólogo y Fitomejorador de Frijol, respectivamente, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

Hasta el momento, no se han detectado fuentes de resistencia en frijoles silvestres originarios de otros sitios de América Latina. Todos los materiales con resistencia a los brúchidos son volubles y generalmente poseen hábitos enredaderos. Muestran tendencia a la dehiscencia y tienen semilla pequeña (6-7 g por 100 semillas). La dureza de la testa es característica de estos materiales. También se pueden cruzar fácilmente con las variedades cultivadas.

### Mecanismos de Resistencia

Se ha demostrado que la antibiosis es el mecanismo responsable de la resistencia a las dos especies de brúchidos ya mencionadas (Schoonhoven et al., 1983; Cardona et al., 1989). Los datos presentados en el Cuadro 1 muestran que hay un significativo efecto deletéreo en la biología de los insectos y en su supervivencia: se reduce notoriamente la emergencia de los adultos en los materiales resistentes; el ciclo de vida de los insectos sobrevivientes se prolonga y se reduce el peso de la progenie. Algunos estudios más recientes han revelado que la antibiosis produce tasas negativas de crecimiento de las poblaciones de brúchidos, ciclos de vida prolongados y disparejos, alta mortalidad de los primeros instares tardíos y de los segundos instares tempranos, reducida fecundidad de las hembras, y relaciones de sexos inclinadas a favor de los primeros.

Aún cuando las testa de la semilla pueden ocasionalmente actuar como una barrera física, Cardona et al. (1989) demostraron que los factores responsables de la resistencia son de naturaleza química y se hallan en los cotiledones de la semilla. Cuando se eliminan las testas y los insectos se crían en semillas "artificiales", se pueden distinguir fácilmente las respuestas de resistencia y de susceptibilidad (Cuadro 2).

## Factores de Resistencia

### 1. Zabrotes subfasciatus

La investigación sobre los factores responsables de la resistencia se inició en 1983. Una nueva proteína, presente sólo en variedades silvestres con resistencia a Z. subfasciatus, fue identificada en la Universidad de Wisconsin (Osborn et al., 1986). Esta proteína se llamó arcelina (por Arcelia, la ciudad de México donde se ha colectado la mayor parte de los frijoles resistentes) y se consideró como el factor responsable de la resistencia a los brúchidos. Existen cuatro variantes de la arcelina, las cuales se pueden detectar fácilmente por electroforesis de SDS-Page (Figura 1). La proteína también se puede detectar serológicamente.

Aunque la presencia de la arcelina se correlacionó con la resistencia a Z. subfasciatus, fue necesario probar que la resistencia se relacionaba con la transferencia del gen de la arcelina. Romero Andreas et al. (1986), usando una estrategia de retrocruzamiento y autofecundación, demostraron que la presencia de la arcelina se hereda a través de un solo gen dominante. Estos investigadores introdujeron el alelo arcelina-1 de G 12882 en el cultivar Sanilac. Las semillas de las líneas de retrocruzamiento se sometieron a pruebas de resistencia a Z. subfasciatus (Cuadro 3). Todas las líneas homocigotas para arcelina-1 mostraron altos niveles de resistencia (ciclo de vida prolongado, emergencia reducida). Las líneas que no tenían arcelina-1 fueron completamente susceptibles en comparación con Calima y las líneas heterocigotas mostraron niveles intermedios de resistencia (Osborn et al., 1988). En conjuntos análogos de líneas de retrocruzamiento de diferentes tipos de frijol cultivado se demostró una vez más que la resistencia está asociada a la transferencia del gen de arcelina.

Para demostrar aún más que la arcelina era el factor que confería resistencia a Z. subfasciatus, se prepararon y probaron semillas

"artificiales" que contenían diferentes niveles de arcelina-1 purificada (Osborn et al., 1988). Como se puede observar en el Cuadro 4, hubo una respuesta a la dosificación con crecientes niveles de arcelina-1 en las semillas artificiales. El LD50 en esa prueba, y en otras que le siguieron, fue de aproximadamente 6.5%. Las actividades insecticidas de arc-2 y arc-4 se han demostrado en pruebas más recientes, todavía no publicadas.

Estos hallazgos han facilitado enormemente el mejoramiento por resistencia a Z. subfasciatus. Todas las poblaciones segregantes se prueban rutinariamente para determinar la presencia o ausencia de arcelina mediante una técnica serológica simple y confiable, la placa Ouchterlony. Las semillas que no tienen arcelina se descartan, aquellas que contienen la proteína son seleccionadas y manipuladas como se describe en el Cuadro 5.

## 2. Acanthoscelides obtectus

Se sabe por pruebas múltiples que la presencia de arcelina no confiere necesariamente resistencia a esta especie. Algunos investigadores de la Universidad de Durham (Gatehouse et al., 1987) han sugerido que la resistencia a A. obtectus se debe, al menos parcialmente, a la presencia de un heteropolisacárido que posee un contenido inusualmente alto de arabinosa y fucosa. Esta hipótesis no ha sido confirmada en CIAT ni en ningún otro lugar, como tampoco se ha desarrollado ningún método para detectar la presencia del carbohidrato. La falta de una técnica de selección rápida y confiable por resistencia a A. obtectus ha sido una de las principales limitaciones para el desarrollo de materiales resistentes a esta especie.

## Mejoramiento por Resistencia

### 1. Zabrotes subfasciatus

Se está utilizando un esquema de retrocruzamiento para mejorar el frijol por resistencia a esta especie.

Como se muestra en el Cuadro 5, el esquema se basa considerablemente en la selección por presencia de arcelina en las generaciones  $F_1$  y  $F_2$ . Esto facilita la selección en un gran número de poblaciones segregantes y posee la ventaja adicional de que las características comerciales deseables del progenitor recurrente se recuperan rápidamente. Actualmente, se han desarrollado líneas homocigotas  $F_5$  con niveles muy altos de resistencia y con características aceptables de semilla (Cuadro 6.).

## 2. Acanthoscelides obtectus

Después de un estudio de la herencia que sugirió que la resistencia a A. obtectus podía estar controlada por uno o dos genes recesivos, se adoptó también un esquema de retrocruzamiento para mejorar el frijol por resistencia a esta especie. Como se muestra en el Cuadro 7, la falta de una técnica de selección rápida para seleccionar por resistencia en las primeras poblaciones segregantes constituye una desventaja. Esto nos ha forzado a realizar numerosas pruebas individuales de alimentación con el insecto, un proceso dispendioso. Por ésto, el mejoramiento por resistencia a A. obtectus ha progresado en forma más lenta. Actualmente, se están sembrando los primeros materiales resistentes  $BC_2F_2$  los cuales se someterán a selección y luego a evaluación de resistencia en pruebas replicadas.

## Bibliografía

- Cardona, C., C.E. Posso, J. Kornegay, J. Valor and M. Serrano. 1989. Antibiosis effects of wild dry bean accessions on the Mexican bean weevil and the bean weevil (Coleoptera: Bruchidae). J. Econ. Entomol. 82:310-315.
- Gatehouse, A.M.R., P. Dobie, R.J. Hodges, J. Meik, A. Pusztai and D. Boulter. 1987. Role of carbohydrates in insect resistance in Phaseolus vulgaris. J. Insect Physiol. 33:843-850.

- 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. 71:847-855.
- Osborn, T.C., D.C. Alexander, S.S. Sun, C. Cardona and F. A. Bliss. 1988. Insecticidal activity and lectin homology of arcelin seed protein. Science 240:207-210.
- Romero Andreas, J., B.S. Yandell and F.A. Bliss. 1986. Bean arcelin. 1. Inheritance of a novel seed protein of Phaseolus vulgaris L. and its effect on seed composition. Theor. Appl. Genet. 72:123-128.
- Schoonhoven, A.van and C. Cardona. 1982. Low levels of resistance to the Mexican bean weevil in dry beans. J. Econ. Entomol. 75:567-569.
- Schoonhoven, A.van, C. Cardona and J. Valor. 1983. Resistance to the bean weevil and the Mexican bean weevil (Coleoptera: Bruchidae) in noncultivated common bean accessions. J. Econ. Entomol. 76:1255-1259.

Cuadro 1. Niveles de resistencia a brúchidos en variedades de frijol silvestres en comparación con variedades cultivadas.

| Material                        | Tamaño semilla<br>(g/100 semillas) | Porcentaje<br>emergencia | Días a emergencia<br>de los adultos | Peso por adulto<br>(g x 10 <sup>-3</sup> ) |
|---------------------------------|------------------------------------|--------------------------|-------------------------------------|--|
| <u>Zabrotes subfasciatus</u>    |                                    |                          |                                     |  |
| G 12949                         | 7                                  | 16.2                     | 63.0                                | 0.7  |
| G 12952                         | 6                                  | 17.4                     | 65.2                                | 0.7  |
| G 12953                         | 6                                  | 14.8                     | 67.4                                | 0.6  |
| Calima (susceptible)            | 50                                 | 96.1                     | 33.7                                | 1.6  |
| <u>Acanthoscelides obtectus</u> |                                    |                          |                                     |  |
| G 12891                         | 8                                  | 31.6                     | 52.1                                | 1.8  |
| G 12949                         | 7                                  | 4.0                      | 62.5                                | 2.0  |
| G 12954                         | 6                                  | 7.2                      | 55.1                                | 1.0  |
| Calima (susceptible)            | 50                                 | 58.4                     | 36.6                                | 2.6  |

Cuadro 2. Biología de Zabrotes subfasciatus en semillas "artificiales" e intactas de cuatro variedades.

| Técnica              | Variedad | Clasificación | Porcentaje de<br>emergencia | Días a<br>emergencia<br>de adultos |
|----------------------|----------|---------------|-----------------------------|------------------------------------|
| Semilla "artificial" | Calima   | Susceptible   | 87.7                        | 37.9                               |
|                      | L 12-56  | Susceptible   | 74.7                        | 38.4                               |
|                      | Sanilac  | Susceptible   | 86.1                        | 37.8                               |
|                      | SARC 1   | Resistente    | 18.4                        | 53.7                               |
| Semilla intacta      | Calima   | Susceptible   | 93.0                        | 31.5                               |
|                      | L 12-56  | Susceptible   | 100.0                       | 32.1                               |
|                      | Sanilac  | Susceptible   | 95.9                        | 31.3                               |
|                      | SARC 1   | Resistente    | 7.3                         | 50.7                               |

Cuadro 3. Niveles de resistencia a Z. subfasciatus en líneas derivadas del retrocruzamiento con Sanilac, con arcelina-1 (Arc1/Arc1), sin arcelina-1 (arc/arc), y segregantes por arcelina-1 (Arc1/arc).

| Línea No.               | Genotipo Arcel. | Días a emergencia de adultos | Porcentaje de emergencia |
|-------------------------|-----------------|------------------------------|--------------------------|
| 3                       | Arc1/Arc1       | 53.0                         | 2.5                      |
| 5                       | Arc1/Arc1       | 47.8                         | 2.1                      |
| 4                       | Arc1/arc        | 33.2                         | 20.9                     |
| 7                       | Arc1/arc        | 37.2                         | 38.7                     |
| 8                       | Arc1/arc        | 38.1                         | 34.6                     |
| 9                       | Arc1/arc        | 35.4                         | 30.2                     |
| 1                       | arc/arc         | 34.2                         | 89.5                     |
| 2                       | arc/arc         | 34.7                         | 76.3                     |
| 6                       | arc/arc         | 34.4                         | 93.8                     |
| Calina<br>(susceptible) | arc/arc         | 34.0                         | 92.9                     |

Cuadro 4. Niveles de resistencia a Z. subfasciatus en semillas intactas y artificiales, con y sin adición de arcelina-1 purificada.

| Tratamiento                | Días a emergencia de adultos | Porcentaje de emergencia |
|----------------------------|------------------------------|--------------------------|
| Semilla intacta            |                              |                          |
| Sanilac                    | 31.3                         | 95.9                     |
| Semilla "artificial"       |                              |                          |
| Sanilac                    | 37.8                         | 86.1                     |
| Sanilac + 2.5% arcelina-1  | 38.9                         | 76.1                     |
| Sanilac + 5.0% arcelina-1  | 44.7                         | 76.1                     |
| Sanilac + 10.0% arcelina-1 | 53.4                         | 18.4                     |

Cuadro 5. Esquema de mejoramiento de frijol por resistencia a Zabrotes subfasciatus.

---

Resistente x Susceptible

$F_1$  : retrocruzada con progenitor susceptible.

$BC_1F_1$  : pruebas serológicas de 10-20 semillas por cruce.  $Arc^+$  se retrocruzan con progenitor susceptible.

$BC_2F_1$  : pruebas serológicas de 10-20 semillas por cruce.  $Arc^+$  se siembran y se seleccionan plantas individuales en el campo.

$BC_2F_2$  : pruebas serológicas de 10-20 semillas por planta seleccionada en  $BC_2F_1$ .  $Arc^+$  homocigotas se siembran en pruebas de progenie en el campo y se seleccionan por sus características agronómicas.

$BC_2F_3$  : las semillas se someten a pruebas replicadas de alimentación con el insecto. Las progenies resistentes se siembran en el campo y se seleccionan por sus características agronómicas.

$BC_2F_4$  : las mejores líneas se codifican RAZ.

---

Cuadro 6. Niveles de resistencia a Zabrotes subfasciatus en algunas de las líneas  $F_5$  seleccionadas en 1988.

---

| Línea                           | Porcentaje de emergencia | Días a emergencia de adultos | Peso por adultos (g x 10 <sup>-3</sup> ) |
|---------------------------------|--------------------------|------------------------------|--|
| GG 97-1-2-CM                    | 20.2                     | 40.8                         | 1.1                                      |
| GG 98-10-2-CM                   | 10.8                     | 45.4                         | 1.0                                      |
| GG 98-22-2-CM                   | 19.8                     | 41.5                         | 1.1                                      |
| GG 98-28-2-CM                   | 10.3                     | 46.0                         | 1.0                                      |
| GG 98-28-2-CM                   | 5.3                      | 44.2                         | 1.0                                      |
| GG 98-33-1-CM                   | 4.3                      | 48.3                         | 0.9                                      |
| G 12952 (silvestre, resistente) | 9.7                      | 61.3                         | 0.6                                      |
| Calima (cultivada, susceptible) | 97.4                     | 30.5                         | 1.4                                      |

---

Cuadro 7. Esquema de mejoramiento de frijol por resistencia a Acanthoscelides obtectus.

---

| Resistente x Susceptible |  |
|--------------------------|--|
| $F_1$                    | : aumento de semilla   |
| $F_2$                    | : pruebas de alimentación con semilla individual (200 semillas por cruce) con el insecto. Las semillas resistentes se siembran y retrocruzan con el progenitor susceptible   |
| $BC_1F_1$                | : aumento de semilla   |
| $BC_1F_2$                | : pruebas de alimentación con semilla individual (200 semillas por cruce) con el insecto. Las semillas resistentes se siembran y retrocruzan con el progenitor susceptible   |
| $BC_2F_1$                | : aumento de semilla   |
| $BC_2F_2$                | : pruebas de alimentación con semilla individual (200 semillas por cruce) con el insecto. Las semillas resistentes se siembran y retrocruzan con el progenitor susceptible   |
| $BC_2F_3$                | : pruebas replicadas de alimentación con el insecto para cada una de las plantas individuales seleccionadas en $BC_2F_2$ . Las líneas resistentes se siembran y se seleccionan por sus características agronómicas |
| $BC_2F_4$                | : pruebas repetidas de alimentación con el insecto para cada una de plantas individuales seleccionadas en $BC_2F_3$ . Las líneas resistentes se siembran y se seleccionan por sus características agronómicas      |
| $BC_2F_5$                | : las mejores líneas se codifican RAC  |

---

11/15/86  
- 1 010. 1994

POTENCIAL DE LA BIOTECNOLOGIA EN EL MEJORAMIENTO  
DE FRIJOL Phaseolus

W.M. Roca, H. Ramírez, P. Chavarriaga, L.C. Muñoz\*

Introducción

Entre los cultivos de leguminosas, el frijol Phaseolus es el más importante considerando la producción y el consumo mundiales. El frijol común (Phaseolus vulgaris) es una fuente importante de proteínas alimenticias y calorías en América Latina y Africa (Laing et al., 1984). Los rendimientos obtenidos por los agricultores en América Latina y Africa son bajos, promediando 500-600 kg/ha, aún cuando se ha demostrado que el frijol tiene un rendimiento potencial de 2000 - 3000 kg/ha. Una gran porción de este diferencial se puede atribuir a numerosos factores bióticos y edafo-climáticos que limitan la producción de frijol en países en desarrollo. El mejoramiento de frijol ha progresado en el desarrollo de variedades resistentes a varias enfermedades y plagas; además, con una mayor tolerancia a los suelos ácidos, una mejor capacidad para la fijación simbiótica de nitrógeno y con mejor arquitectura (CIAT, 1987). Hay sin embargo limitaciones en la velocidad y precisión con las cuales muchos caracteres útiles pueden ser identificados, seleccionados y utilizados en el proceso de mejoramiento. Por otro lado, la variabilidad genética para algunos caracteres importantes no está presente u ocurre con una frecuencia muy baja en los bancos de germoplasma mundiales de P. vulgaris (Cardona y Posso, 1987). Hay también grados variables de incompatibilidad entre los acervos genéticos de P. vulgaris así como entre P. vulgaris y otras especies cultivadas de Phaseolus, es decir P. acutifolius, P. coccineus y

---

\* Unidad de Investigación en Biotecnología, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

P. lunatus (Gepts, 1984; Singh y Gutiérrez, 1984). El mejoramiento genético del frijol común se beneficiaría enormemente de la disponibilidad de información sobre la herencia de caracteres importantes, su localización precisa en los cromosomas y su distribución entre los materiales genéticos.

El rápido progreso logrado por las ciencias biológicas en años recientes está proporcionando nuevas herramientas para el estudio de las plantas y su mejoramiento genético. Algunas de estas técnicas ya permiten usar atajos para la producción de líneas genéticamente puras y ayudan en la identificación y localización física de caracteres importantes en los cromosomas. Los futuros avances harán posible la inhibición o la activación selectiva de genes y la introducción y expresión de secuencias de ADN en acervos genéticos seleccionados. Estos enfoques nuevos han sido denominados "biotecnología". En un sentido más restringido, la biotecnología se puede definir como la aplicación de enfoques no-tradicionales, con base en el conocimiento al nivel celular, y genético molecular a la resolución de problemas que no se pueden resolver fácilmente a través de las metodologías tradicionales.

En este documento tratamos, en forma resumida, el estado actual y las perspectivas de la biotecnología en el frijol Phaseolus, con énfasis en las aplicaciones a la evaluación de germoplasma y al mejoramiento genético.

#### Estado Actual de la Biotecnología en Frijol

Estas técnicas se pueden agrupar en dos áreas principales: a) técnicas de cultivo in vitro y b) técnicas para análisis del genoma. Estas incluyen investigación a nivel celular y molecular, el desarrollo de las cuales dictará en gran medida el progreso en otras áreas de la biotecnología de frijol común.

### Técnicas de cultivo in vitro

Con la excepción de la micropropagación de P. vulgaris a través del cultivo de ápices (Allavena, 1984; Muñoz et al., 1987) y la recuperación de plantas de cruzamientos interespecíficos a través del rescate de embriones (Andrade-Aguilar, 1987), el desarrollo del cultivo de células y de tejidos en el frijol común está limitado por la dificultad en lograr la regeneración completa y consistente de las plantas.

La micropropagación ha sido utilizada para: a) multiplicar rápidamente plantas de frijol  $F_1$  y  $M_1$  que muestran una reproducción sexual restringida; b) recuperar mutantes después del tratamiento de meristemas con radiación o mutágenos químicos; y c) multiplicar germoplasma valioso que puede estar disponible en cantidades mínimas.

El rescate de embriones se ha usado especialmente para recuperar híbridos entre P. vulgaris y P. acutifolius o P. coccineus. El genotipo del progenitor recipiente es crítico para lograr el desarrollo de los embriones. Un programa apropiado de retrocruzamiento y selección de las plantas híbridas permitirá una introgresión estable.

Aunque se ha logrado una exitosa regeneración de las plantas en otras leguminosas de granos, por ejemplo Cajanus cajan, Vigna aconitifolia, Vicia faba, Glycine sp. y arvejas, en Phaseolus sólo hay dos informes acerca de la exitosa regeneración de plantas, uno con P. acutifolius (Kumar et al., 1988) y uno con P. coccineus (Allavena et al., 1987).

La técnica de P. acutifolius consiste en la inducción de callo en segmentos de hoja jóvenes; a partir del callo se produce una suspensión celular fina que se usa para la selección de poblaciones celulares isodiamétricas y densamente citoplasmáticas. La selección de células morfogenéticamente capaces se lleva a cabo a través de una serie de filtraciones y sub-cultivos.

También se ha obtenido regeneración de plantas a partir de callo inducido en ejes embrionales de cinco parientes silvestres de P. vulgaris (C. Muñoz, comunicación personal).

Una vez se haya logrado la regeneración consistente de plantas se pueden contemplar las siguientes aplicaciones potenciales en frijol:

- a) Explotar la inestabilidad cromosómica de los cultivos celulares para facilitar la introgresión de caracteres en cruzamientos amplios; el cultivo de células haploides aumentaría la inestabilidad cromosómica. Los cambios en el número cromosómico también pueden proporcionar un medio para obtener poliploidía o aneuploidía en frijol;
- b) La inducción de plantas haploides y haploides dobles puede ser útil para la realización de estudios genéticos, para facilitar la selección de caracteres que son muy afectados por el ambiente, y para acelerar la producción de homocigocidad en el mejoramiento varietal para ecosistemas de ciclo de crecimiento largo.
- c) La transferencia y la expresión de los caracteres útiles por técnicas de ingeniería genética requerirán la capacidad de regenerar plantas.
- d) Algunos caracteres importantes, por ejemplo, la tolerancia al calor y al frío, se pueden expresar al nivel gametofítico y asociarse con la germinación del polen, (Mulcahy y Mulcahy, 1987). Someter el polen  $F_1$  a diversos estreses permitiría hacer una selección de genotipos tolerantes o resistentes. Después de fertilizar con polen seleccionado, se examinaría en la progenie la presencia del carácter deseado. Este enfoque permitiría manejar, en un espacio reducido, numerosos genotipos, de constitución haploide.

## Técnicas para el análisis del genoma

El análisis del genoma, es el área de biotecnología que actualmente recibe mayor atención. El análisis del genoma se basa en el uso de marcadores moleculares a tres niveles: proteínas (análisis de polipéptidos), enzimas (patrones en la actividad de isozimas), y ADN (polimorfismos de longitud de fragmento de restricción = RFLP). Estos marcadores, asociados con los marcadores morfológicos, se pueden usar en el frijol Phaseolus para: a) establecer relaciones biosistemáticas entre especies y sub-especies del género Phaseolus; b) evaluar la variabilidad genética del germoplasma de P. vulgaris; c) estudiar la dispersión evolutiva del germoplasma; d) caracterización de los acervos genéticos de P. vulgaris y evaluación de las compatibilidades intra e inter-específicas; e) desarrollo de mapas de ligamiento genético de P. vulgaris, y f) identificación genética para monitorear el flujo dentro de programas de mejoramiento, como en la introgresión de caracteres de otras especies de Phaseolus y de germoplasma silvestre.

Los marcadores bioquímicos y moleculares, tienen características especiales que los hacen muy útiles para el mejoramiento genético del frijol Phaseolus. Ocurren naturalmente, por lo tanto no es necesaria la inducción artificial; su expresión (isozimas) o presencia (RFLP) está libre de efectos ambientales y epistáticos, en consecuencia un carácter se puede identificar en una población de plantas aunque no se exprese visualmente (Tanskley y Orton, 1983).

El análisis de isozimas permite el análisis de los productos genéticos aún antes de la expresión de los fenotipos. Es relativamente rápido, entre las técnicas de análisis de genomas. El nivel de variabilidad del patrón de isozima (polimorfismo) en P. vulgaris varía con el genotipo. En trabajos recientes efectuados en CIAT sobre la caracterización de razas nativas de P. vulgaris de México, Perú, y Colombia, el polimorfismo más alto correspondió a la diaforasa en germoplasma mesoamericano y a la esterasa en

materiales del sur de los Andes. La diaforasa, la epoxidasa, la esterasa y la fosfatasa ácida mostraron variabilidad entre acervos genéticos (Vargas, 1988). En trabajos realizados en la Universidad de Florida (comunicación personal de E. Vallejos) se halló un alto polimorfismo de isozima en dos líneas de frijol común, una que portaba la resistencia de P. coccineus a la bacteriosis común y la otra una variedad colombiana susceptible.

Análisis de proteínas. La variabilidad en el patrón electroforético de la proteína de la semilla de frijol, faseolina, ha proporcionado una herramienta útil para estudiar la domesticación y la dispersión de germoplasma del frijol común (Gepts y Bliss, 1985). Se han identificado varios tipos electroforéticos de faseolina, por ejemplo S, T, y C; éstos son altamente polimorfos y son específicos para los principales acervos genéticos del frijol. Se están encontrando algunos tipos adicionales de faseolina en poblaciones silvestres de P. vulgaris de meso-América y los Andes. Esta técnica se ha usado en CIAT para rastrear la dispersión de P. vulgaris en Africa Oriental (Triana, 1988) y para caracterizar nuevas colecciones de P. vulgaris silvestre del sur de los Andes. Hay dos carteles en este taller sobre la utilización de tipos de faseolina en estudios sobre la domesticación y dispersión de germoplasma.

Análisis de polipéptidos. A través de electroforesis bidimensional se pueden analizar numerosos polipéptidos simultáneamente. La expresión de algunos polipéptidos se afecta por el ambiente, en consecuencia este análisis puede proporcionar indicios para la asociación de proteínas específicas con ciertos caracteres. El desarrollo de estos métodos en el frijol Phaseolus puede facilitar la identificación de fracciones de polipéptidos que se amplifican en condiciones de estrés, y por lo tanto preparan las condiciones para el aislamiento y la caracterización de las secuencias nucleótidas responsables.

Análisis de RFLP. El análisis de RFLP es un análisis directo del ADN, por lo tanto los RFLP son verdaderos marcadores moleculares genéticos: no

están sujetos a las influencias ambientales; son abundantes y muchos no se expresan en diferencias morfológicas al nivel de la planta, tienen alelos co-dominantes y se pueden registrar a nivel de plántula o de tejido. Usando enzimas de restricción, se corta en pedazos el ADN vegetal. Ya que las enzimas de restricción cortan el ADN en sitios (secuencias) específicas, las diferencias del ADN entre dos variedades dan lugar a fragmentos de diferentes tamaños. Los fragmentos se separan por electroforesis de acuerdo a su tamaño los que se hibridan con sondas (clones cADN o clones genómicos de bajo número de copia, frecuentemente marcados con P32. Diferencias en longitud de los fragmentos de ADN entre dos variedades, a los cuales la sonda se hibrida, producen un patrón en el gel: un marcador de RFLP. Los marcadores de RFLP pueden ser ligados a caracteres heredables específicos y ser usados, por lo tanto, para evaluaciones en generaciones tempranas, otorgando mayor rapidez a un programa de mejoramiento. Las diferencias de RFLPs entre líneas o variedades se pueden atribuir a cambios en los pares de bases únicas o a cambios de inserción, delección, translocación o inversiones (Helentjaris, T. et al., 1985). Es necesario hallar sondas que darán polimorfismos en *P. vulgaris* para desarrollar y aplicar los RFLP. Deben probarse sondas de cloroplasto (cpDNA), ribosomales (rDNA) así como las secuencias de copia repetitiva y única obtenidas al azar, de especies relacionadas, por ejemplo soya, frijol mungo, etc.

Los caracteres importantes controlados por un solo gen pueden proyectarse fácilmente en un mapa, usando RFLPs, sin embargo, el trabajo futuro debe recalcar los caracteres cuantitativos que son más relevantes al mejoramiento genético de *Phaseolus*. Ya que el análisis de genomas por RFLP es lento y costoso, se necesita un esfuerzo concertado por parte de muchos científicos para lograr la meta de proyectar en un mapa los caracteres importantes del frijol *Phaseolus*.

El desarrollo sostenido de mapas altamente saturados de RFLPs en *P. vulgaris* proporcionará información sobre la presencia de genes y su localización en los cromosomas. Se espera que esta investigación acelere la

manipulación genética mediante técnicas de ingeniería genética.

### Transferencia y expresión de genes

P. vulgaris es susceptible a la transformación por vectores de Agrobacterium (CIAT, 1986). Sin embargo, será necesario regenerar plantas de tejidos transformados para estudiar la expresión de genes extraños en plantas transgénicas enteras y su progenie. También será necesario probar otros medios genéticos de transferencia en el frijol Phaseolus: es decir la técnica de disparo de partículas.

### Redes Colaborativas para la Investigación Biotecnológica en Phaseolus

La investigación de biotecnología debe concentrarse en áreas donde: a) las metodologías tradicionales han mostrado promesa limitada para la solución de problemas; y b) cuando hay razón a creer que investigaciones a nivel celular y molecular pueden ayudar en resolver el problema.

La identificación de los problemas principales de la producción de frijol, seguido por una evaluación de las estrategias específicas de investigación que se podrían implementar para resolver dichas limitaciones, facilitará el establecimiento de una red de investigación multi-institucional avanzada para la biotecnología de Phaseolus. Un enfoque de red permitirá usar más racionalmente los recursos, y facilitará el progreso más rápido de la investigación.

La caracterización de cada problema debe incluir: a) una identificación clara de los objetivos de la investigación; b) la justificación biológica y económica para trabajar en la limitación específica; c) las estrategias de investigación propuestas para enfocar el problema; d) las principales áreas de impacto; e) plazo estimado para lograr los resultados y el impacto; f) los vínculos entre la investigación avanzada y la investigación aplicada.

## Bibliografía

- Andrade-Aguilar, J.A. 1987. Interspecific hybridization between Phaseolus vulgaris L. (common bean) and Phaseolus acutifolius A.Gray (tepary bean) by means of embryo culture. Thesis, Dept. Plant Biology, Univ. of Birmingham, 37 p.
- Allavena, A. 1984. Beans (Phaseolus). In: W.K.Sharp, D.A.Evans, P.V. Annicot, Y. Yamada (eds.) Handbook of Plant Cell Culture, Vol. 2. Crop Species, Macmillan, New York, p.137-168.
- Allavena, A., AngeliniRota, R. Rossetti, L. Mazzola. 1987. Morphogenesis from immature cotyledos of P. coccineus and P. vulgaris cultured in vitro. Abstract. Internat. Congress Plant Tissue Culture of Tropical Species (A. Angarita, ed.) Bogota - Colombia, p.15.
- Cardona, C. and C.E. Posso. 1987. Resistancia de variedades de frijol a los gorgojos del grano almacenado. Fuentes, mecanismos y factores responsables. Hojas de Frijol ISSN 0120-2480, Vol 9:1-4.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical. 1986. Biotechnology Research Unit, Annual Report 1985, Cali-Colombia. 66 p.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical. 1987. Bean Program In CIAT Report 1987, Cali-Colombia. pp. 39-55.
- 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. p. 228.
- Gepts, P. and F.A. Bliss. 1985. Usefulness of phaseolin as an evolutionary marker. Bean Improvement Cooperative Ann. Report 28: 60-61.
- Helentjaris, T., G. King, M. Slocun, Ch. Siedenstrang and S. Wegman. 1985. Restriction fragment polymorphisms as probes for plant diversity and their development as tools for applied breeding. Plant Molecular Biol. 5: 109-118.
- Kumar, A.S., O.L. Gamborg and N.W. Nabor. 1988. Regeneration from long-term cell suspension cultures of tepary bean (Phaseolus acutifolius). Plant Cell Reports 7: 322-325.

- Laing, D.R., P.R. Jones and J.H.C. Davis. 1984. Common bean. In: P.R. Goldsworthy, N.M. Fisher (eds.), *The Physiology of Tropical Field Crops*. Wiley, New York. pp. 305-351.
- Mulcahy D.L. and G.B. Mulcahy. 1987. The effects of pollen competition. *American Scientist*. Vol. 75: 44-50.
- Muñoz, L.C., A. Laignelet, R. Hoyos and W.M. Roca. 1987. Differentiation of embryo- like structures from immature sexual embryos and *in vitro* micropropagation of Phaseolus vulgaris and Phaseolus lunatus. Abstract. Internat. Congress Plant Tissue Culture of Tropical Species (A. Angarita, ed.), Bogotá-Colombia p.58-59.
- Singh, S.P. and J.A. Gutierrez. 1984. Geographical distribution of the DLI and DL2 genes causing hybrid dwarfism in Phaseolus vulgaris L., their association with seed size, and their significance to breeding. *Euphytica*, 33: 337-345.
- Triana, M. 1988. Estudio electroforetico de germoplasma de frijol (Phaseolus vulgaris L.) en centros secundarios de diversidad genética: el caso de Africa suroriental. Tesis, Univ. Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Palmira. 92 p.
- Vargas, J. 1988. Caracterización de los acervos genéticos de Phaseolus vulgaris L. por medio de electroforesis de isoenzimas. Tesis, Univ. del Valle, Cali-Colombia. 72 p.

## POTENCIAL DEL FRIJOL HIBRIDO

H. Bannerot\*

### Resumen

Para desarrollar con éxito frijol híbrido  $F_1$ , es necesario cumplir cuatro condiciones:

1. Evaluar la magnitud de la heterosis.

Una revisión de 23 trabajos muestra que la heterosis de rendimiento superior a la del progenitor alto puede variar entre un 20 y un 170%, lo que depende de las combinaciones y de las condiciones de cultivo. Un trabajo reciente informa sobre una heterosis de rendimiento superior a la del progenitor alto, con un promedio de 30% y un máximo excediendo el 100%, lo que corresponde a un rendimiento real de 5t/ha.

Todos los componentes de rendimiento muestran heterosis, en particular el número de vainas/m<sup>2</sup>. Las mejores combinaciones involucran progenitores con diferente hábito de crecimiento.

2. Hallar esterilidades masculinas citoplasmáticas eficientes .

Hasta ahora se han hallado cinco citoplasmas que inducen un nivel relativamente bueno de esterilidad masculina en P. vulgaris: 1 en CIAT, 4 en Versailles. Estos citoplasmas parecen diferir por sus patrones de restricción mtADN con la enzima Sal I, pero son funcionales con el mismo conjunto de mantenedores.

---

\* Directeur de Recherches, Estación de Génétique et d'Amélioration, des Plantes I.N.R.A., Route de Saint-Cyr, 78026 Versailles Cedex, Francia.

La mayoría de los genotipos de P. vulgaris probados son mantenedores pobres que dan una esterilidad masculina parcial cuando se convierten.

Se hallaron menos de 20 genotipos con buena capacidad de mantenimiento. Estos pertenecen a las diferentes categorías: frijol arbustivo, voluble, seco, habichuela, frijol blanco o de color.

Después de la meiosis, los granos de polen de las plantas buenas masculinas estériles permanecen asociado en tetradas y menos de un 10% de ellos se pueden teñir.

3. Transportar polen del progenitor masculino al femenino.

Se evaluó la fertilización cruzada de plantas con esterilidad masculina en el campo, la que se consideró insuficiente en 1987, pero buena en 1988 en la Estación Versailles.

Se inició un programa de selección por capacidad de cruzamiento natural en 1980 en una población derivada de los multicruzamientos de P. vulgaris x P. coccineus. Produjo líneas con una tasa de hibridación natural (sin esterilidad masculina) de 20 a 30% en Versailles, en comparación con una tasa natural de 3% en las variedades de control.

4. Restaurar la producción de polen en los híbridos  $F_1$ .

Hallamos 3 líneas de P. vulgaris con capacidad de restauración dominante. Sus  $F_1$  con buenos genotipos estériles masculinos no eran tan fértiles como el control. Tienen de 30 a 70% de granos de polen que se pueden teñir y que son parcialmente coalescentes.

Otra fuente de restauración dominante se derivó de los multicruzamientos P. vulgaris x P. coccineus. Parecen producir  $F_1$  con mayores niveles de tinción y polen más disperso. En 1988, el nivel de fertilidad de las vainas de  $F_1$  experimentales parece ser suficiente

para expresar muy bien el potencial de rendimiento.

Proponemos comenzar un programa de selección recíproca recurrente con dos grupos complementarios. El primer grupo será la fuente de progenitores femeninos. Por lo tanto, incorporará una alta capacidad de mantenimiento (con el fin de que se transforme fácilmente a esterilidad masculina por retrocruzamientos) y un alto número de semillas (es decir, tamaño de semilla pequeño y hábito de crecimiento intermedio).

Por el contrario, el segundo grupo debe ser seleccionado por su alta capacidad de restauración, tamaño de semilla grande, y alta capacidad de combinación con el grupo 1.

El frijol voluble probablemente representa la meta más apropiada para comenzar el mejoramiento híbrido.

### Introducción

Uno de los retos más difíciles del fitomejoramiento es el desarrollo exitoso de los híbridos  $F_1$  en especies autógamas.

El modelo híbrido  $F_1$  (cruzamiento de dos líneas puras) fue casi simultáneamente propuesto a comienzos de este siglo por Shull y East, con el objeto de mejorar el rendimiento de maíz. Se demoró mucho tiempo (cerca de 40 años) para tener éxito. A pesar de un progreso significativo en el rendimiento y la uniformidad, la grave depresión endogámica de las líneas paternas aumentó enormemente el costo de las semillas comerciales y por lo tanto retardó el desarrollo de variedades híbridas. Gracias a la solución hallada por Jones (híbridos dobles), fue finalmente posible liberar híbridos.

Ahora este tipo de variedad se utiliza universalmente para muchas

especies alógamas: cebolla, remolacha azucarera, girasol, espárrago, zanahoria, calabazas, etc..

Con respecto a las especies autóгамas, los pocos casos raros de híbridos  $F_1$  se hallan en las hortalizas: tomate, pimienta, y berenjena, donde los híbridos reemplazan progresivamente a las antiguas variedades mejoradas. Sin embargo, en China, se cultiva 1 millón de hectáreas de híbridos  $F_1$  de arroz y en Europa los primeros híbridos de trigo se liberaron hace cuatro años, aunque sin gran éxito.

En verdad es difícil desarrollar híbridos  $F_1$  en especies autóгамas, ya que las líneas puras pueden por sí mismas ser productivas, adaptadas a diferentes tipos de agricultura, son muy fáciles de reproducir y por lo tanto se utilizan directamente como variedades comerciales. Este es el caso del frijol cuyas líneas puras son muy satisfactorias. Pero esto no significa que no hay efecto heterótico.

Deben cumplirse cuatro prerrequisitos antes de embarcarse en un programa de creación híbrida.

En primer lugar, es necesario evaluar la magnitud de heterosis, lo que señala la probabilidad de hallar combinaciones que sean suficientemente mejores que las variedades de control.

La heterosis se medirá como la diferencia entre el híbrido y el mejor progenitor, el cuál, en este caso, no debe ser una línea mala oprimida, sino una línea homocigota productiva. Esto explica por qué el valor de la heterosis en las especies autóгамas promedia de 20 a 30% más que la del progenitor alto en vez de 200% como en el maíz.

Veremos que en el caso del frijol común, tenemos la buena fortuna de tener tipos disponibles altamente diversificados capaces de generar efectos de heterosis inesperados.

El segundo prerrequisito trata el proceso de hibridación mismo. En especies hermafroditas, es imposible emascular manualmente a gran escala. La mejor solución es depender de la esterilidad masculina citoplasmática o EMC. La EMC se basa en la interacción de un citoplasma inductor (o más precisamente un mitocondrio inductor) y un núcleo mantenedor en el mismo genotipo.

Tercero, el polen del progenitor masculino se debe llevar profusamente a los estigmas del progenitor femenino. En las leguminosas, este transporte será llevado a cabo por insectos, abejas y abejorros polinizadores. En especies estrictamente autóгамas, el transporte de polen podría ser un problema.

Finalmente, tenemos que cancelar el efecto de esterilización del genoma mitocondrial por acción de genes nucleares llevados por el gametofito masculino. Llamamos a esto restauración de la fertilidad del polen o simplemente restauración. Necesitamos lograr la restauración del  $F_1$  mismo, lo que significa que este sistema restaurador genético nuclear debe ser dominante.

#### 1. Magnitud de la Heterosis

En 1986, Florence Lestienne revisó la literatura relevante a la heterosis en frijol común. Se analizaron 23 referencias desde 1932 (Malinovski) hasta 1986 (Nienhuis y Singh). En general, debido a la dificultad de obtención de la semilla híbrida en cantidades grandes, las evaluaciones se realizaron en plantas únicas o en parcelas a densidades muy bajas.

La heterosis expresada como la diferencia entre el híbrido y el mejor progenitor puede variar en un alto grado: de 20 a 170%, dependiendo de los progenitores y del ambiente.

El trabajo más reciente (Nienhuis y Singh, 1986) es probablemente uno de los más interesantes. Los autores usaron un cruzamiento dialélico grande de 9 x 9, con progenitores elegidos en los tres hábitos de crecimiento existentes de frijol arbustivo y de diferentes tamaños de semilla. Los  $F_1$  y  $F_2$  se evaluaron en dos localidades (Palmira y Popayán, Colombia) por rendimiento, componentes de rendimiento y caracteres arquitectónicos.

Los principales resultados se pueden resumir como sigue:

- Se observó heterosis superior a la del progenitor medio en todos los caracteres medidos.
- Se hallaron significativas interacciones de heterosis x localidad para rendimiento, componentes del rendimiento y tres caracteres arquitectónicos.
- La heterosis de rendimiento superior a la del progenitor alto fue significativa en 20 cruzamientos en Palmira (36% heterosis media) y sólo en 4 cruzamientos en Popayán (23% promedio).
- Los mejores cruzamientos mostraron heterosis de aproximadamente 100%, lo que corresponde a un rendimiento de cerca de 5 t/ha en Palmira, en comparación con un rendimiento progenitor promedio de 2.7 y con rendimiento progenitor mejor de 3.4.
- Los valores de heterosis tienden a aumentar en los cruzamientos de hábito de crecimiento cada vez más divergente, I x II y I x III son mejores que I x I ó II x II.
- La habilidad combinatoria general es mayor que la habilidad combinatoria específica, lo que sugiere que la acción de gen aditivo es más importante en la herencia del rendimiento.

En Versailles, también hallamos una buena habilidad combinatoria entre los diferentes hábitos de crecimiento. Por ejemplo, el  $F_1$  S102 (tipo II) x Red Kloud (tipo I) mostró heterosis superior a la del progenitor alto (S102) de 30% en el campo y de 60% en el invernadero.

Me permito citar este comentario de Nienhuis y Singh (1986) "La heterosis para todos los caracteres medidos y especialmente la heterosis encima del progenitor alto por rendimiento puede ser suficientemente grande para suscitar interés en la factibilidad de la producción comercial de semilla de frijol híbrido".

## 2. Esterilidad Masculina Citoplasmática

### 2.1 Origen de citoplasmas

El primer caso de EMC en frijol se observó en CIAT (Singh et al., 1980). La naturaleza citoplasmática de esta esterilidad masculina se confirmó en los EE.UU. (Basset y Shuh, 1982).

Esta EMC se originó en G 8063, un genotipo típico de P. vulgaris en el cual se observaron 13 plantas con esterilidad masculina en 1977. Sus  $F_1$  con G 3807 fueron estériles o parcialmente estériles, sugiriendo que G 3807 es un mantenedor; posteriormente se halló que las habichuelas americanas Sprite y Triumph eran mantenedores y fueron convertidas en plantas con esterilidad masculina en Gainesville. Las plantas con esterilidad masculina produjeron menos de un 10% de polen que se podía teñir y tetradas persistentes de polen no teñido. Desgraciadamente, esta EMC parecía ser erráticamente inestable, y retornaba a la fertilidad.

También presenta el fenómeno paradójico de la "restauración permanente" ya observada en Vicia faba. La progenie  $F_2$  de P. vulgaris derivada de  $F_1$  EMC Sprite x R351, autofecundado y restaurado, segrega como se esperaba 3 mf: 1 ms. Pero las plantas con esterilidad masculina en la generación  $F_3$  están ausentes. Recientemente, Sally Mackenzie y Chris Chase demostraron que un fragmento de 6 kb de mtADN se cortó en los revertientes y en el  $F_3$  derivado del  $F_1$  restaurado. Este citoplasma se recibió recientemente, y se codificó (Ci) por haberse originado en CIAT.

En 1978, para estudiar las interacciones núcleo-citoplásmicas en frijol, comenzamos a cruzar varios genotipos de P. vulgaris como hembra con varios genotipos de P. coccineus (programa VUCO) y recíprocamente (programa COVU).

El principio del método utilizado consiste en que la progenie de un cruzamiento recibe el citoplasma exclusivamente del progenitor femenino. Por ejemplo, consideremos que el cruzamiento Desiree (hembra) x Maxidor (macho) seguido por nueve retrocruzamientos con Maxidor (macho) dan como resultado la transferencia del núcleo Maxidor en el citoplasma (D) de Desiree. Para describir esta situación de aloplasmia isogénica, usamos la notación (D) Rg Maxidor.

Aquí examinaremos sólo los resultados del programa COVU (es decir la transferencia de varios nucleos de P. vulgaris en 17 citoplasmas de P. coccineus y 2 de P. polyanthus) el único que ha dado resultados útiles para la aplicación (Cuadro 1).

Los cruzamientos que usan P. vulgaris como progenitor femenino x P. coccineus son muy fáciles de llevar a cabo y no presentan problemas. En contraposición, el cruzamiento de P. coccineus como hembra x P. vulgaris macho se considera muy difícil, en verdad imposible con genotipos mejorados; ésto lo hemos confirmado. Para superar este obstáculo e iniciar la transferencia en los citoplasmas de P. coccineus, hemos empleado un genotipo auxiliar ZBD 1.3 que sirvió como puente. Este era un individuo F<sub>4</sub> derivado del cruzamiento complejo codificado ZBD.

ZBD (Wulma x Colorado) x (P. formosus) x P. coccineus, que mantenemos a través de estacas. Como progenitor masculino, se cruza tan bien con P. vulgaris como con P. coccineus. Existe también la ventaja de la presencia de marcadores dominantes de la plantita (antocianina) y de la flor (color púrpura) que se pueden usar como evidencia de los cruzamientos exitosos. Después de un cruzamiento con ZBD (y un segundo cruzamiento, si fuera

necesario) los retrocruzamientos sistemáticos con progenitores recurrentes pueden empezar.

Las modificaciones fenotípicas importantes observadas eran nocivas y específicas para ciertos citoplasmas: pérdida de vigor, senescencia rápida, variegación de hojas y vainas, pérdida de fertilidad.

El primer caso claro de esterilidad masculina apareció en 1980 con citoplasma de Morelos (Mo) y núcleo de Rugally; fue seguido por tres otros (Hq) (Sp) (Da).

## 2.2 Resultados

En el Cuadro 1, hemos resumido los últimos resultados:

- Los citoplasmas (Hq), (Mo), (Sp) y (Da) son inductores de ECM, los otros 15 no lo son.
- Rugally y EO2 son mantenedores para estos 4 citoplasmas y también para (Ci). Contender y Maxidor son mantenedores muy pobres pero no son restauradores.
- La capacidad de mantenimiento de una serie de genotipos fue evaluada por retrocruzamiento con el primer citoplasma obtenido (Mo).

La mayoría de ellos parecía ser mantenedores pobres ya que dieron esterilidad masculina parcial cuando se convirtieron, caracterizada por una producción errática de vainas parcialmente autofecundadas. Relativamente pocos genotipos poseen una buena capacidad de mantenimiento (Cuadro 2). Pertenecen a diferentes tipos de frijol (arbustivo o voluble, seco o habichuela) con tendencia a ocurrir más frecuentemente en la habichuela.

Cuando se convierten en masculino estéril llevan sólo vainas partenocárpicas sin semillas como ya ha sido observado por Singh et al. (1980). Los granos de polen de estas plantas estériles masculinas permanecen asociados después de la meiosis; 90 a un 95% de las tetradas

poseen cuatro granos vacíos, el resto de ellos presentan ocasionalmente 1, rara vez 2, nunca 3 ó 4 granos manchados de polen (Fig. 1). Menos de un 5% de los granos de polen son dispersos, aunque ésto puede ser resultado del procedimiento de tinción (efecto "squash").

Los granos de polen que se pueden teñir, dispersos o asociados representan menos de 10% del polen total. En comparación, el control (el mantenedor mismo con su propio citoplasma) posee 95% a 99% granos de polen disociados que se pueden teñir.

Por lo tanto, necesitamos comprender por qué las denominadas plantas con esterilidad masculina que en efecto producen 5 a 10% granos manchados de polen no son auto fertilizadas. La razón para ésto parece ser la siguiente. Las anteras de estas plantas estériles están casi vacías tal que no pueden estallar. Los raros granos de polen funcional que se liberan se mezclan con los residuos formando un polvo pegajoso. Tienen poca oportunidad de fertilizar.

Hasta donde pudimos observar, la capacidad de mantenimiento (CM) que es eficiente con el citoplasma de Mo parece funcionar en el mismo grado con los 4 otros citoplasmas.

Parece que hay un rango continuo de CM: desde una CM muy buena con Gitana o Rugally hasta una CM muy pobre que produce plantas convertidas casi tan fértiles como los controles con S102 (genotipo de semilla negra brasileña), Maxidor (habichuela europea) o Red Kloud (frijol Light Red Kidney norteamericano). Cuando se cruza como hembra a Gitana, la versión convertida produce  $F_1$  con esterilidad masculina! Esto señala que poseen un sistema de restauración recesivo.

Se realizó un estudio de ADN mitocondrial de las cinco fuentes de EMC. Los patrones electroforéticos obtenidos con la enzima Sal I fueron específicos para cada citoplasma; Hq, Mo y Sp difieren algo y se asemejan a

P. coccineus no inductor pero son muy diferentes de P. vulgaris. El citoplasma Da (P. polyanthus) es único, Ci es muy similar a P. vulgaris normal. Un fragmento de 8.4 Kb, presente en citoplasmas no-inductores está ausente en en Hq, Mo, Sp y Ci, pero presente en el patrón Da (Fig. 2).

### 3. Fertilización Cruzada de Plantas con Esterilidad Masculina

La producción de semillas híbridas en una hembra (planta con esterilidad masculina), implica que el polen producido por el progenitor masculino tiene que llevarse a los estigmas de la planta femenina con esterilidad masculina donde germinará y originará la formación de semillas fertilizadas por cruzamiento.

Esta tarea será llevada a cabo por las abejas y los abejorros que depredan las flores buscando néctar y a veces polen. Los abejorros que recogen néctar en Versailles a menudo perforan la base de la yema floral un día antes de la antesis, lo que es ineficaz para polinización. Observamos plantas con esterilidad masculina en la proximidad de plantas normales en el campo durante las dos estaciones anteriores. La fertilización cruzada se consideró pobre en 1987, pero buena en 1988 aunque menor que en el testigo. No comprendemos las razones para esta diferencia entre años.

En 1978, temiendo una polinización cruzada insuficiente de las plantas con esterilidad masculina, quizás debido a una falta de visitas de polinizadores, comenzamos a seleccionar por capacidad natural de cruzamiento.

Esta selección se basó en la utilización de un marcador que afecta la pigmentación y que es probablemente pleiotrópico; es visible en la semilla, en la plántula y en la flor. Los dos estados posibles de este marcador son los siguientes: recesivo (de semilla blanca, eje y cotiledones verdes, flores de blancas); dominante (semillas negras, eje y cotiledones púrpuras, flores púrpuras).

La selección se llevó a cabo en la población de KH indicada arriba. Esta población mostró rápidamente una tendencia a la alogamia; después de dos generaciones de reproducción natural en el campo, los caracteres vainas púrpuras y amarillas, semillas blancas y rojas estaban presentes en la población. Estos caracteres no estaban presentes en los progenitores de los cruzamientos originales y deben, en consecuencia, haber sido introducidos por cruzamientos naturales con plantas de parcelas vecinas.

Algunas de las plantas tenían flores blancas y dieron semilla blanca. Varias bandejas de progeñe de semilla blanca se sembraron en el otoño en el invernadero en platos cuadrados. Se pueden sembrar 200 semillas en un plato de 36 x 36 cm. Entre los grupos de las progeñes, la mayor parte de la cuál tenía eje y cotiledones verdes, aparecían plantas con eje y cotiledones violetas con una frecuencia variable: éstas sólo podían haber resultado de la hibridación natural con plantas que poseían los marcadores dominantes. Mientras más frecuentes son las plántulas antociánicas entre las progeñes, más tendencia muestra el progenitor femenino a la alogamia. Entre las plantas que presentaban dichas plántulas con mucha frecuencia, varias plántulas híbridas fueron recuperadas, las cuales se cultivaron en el invernadero durante el invierno y se autofecundaron (Fig. 3).

Los marcadores segregaron en la progeñe  $F_2$  con razones observadas de 3: 1 ó, más frecuentemente, de 9: 7. Estas progeñes se sembraron al año siguiente y aquellas que tenían flores blancas se cosecharon. Se seleccionaron las de semilla blanca y el ciclo comenzó nuevamente (Fig. 4). Una variación más costosa de este método consiste en fijar el carácter de semilla blanca cultivando plantas  $F_2$  con eje verde y flores blancas. Este procedimiento requiere una segunda generación en un invernadero a prueba de insectos.

Mientras la tasa promedio de hibridación natural de *P. vulgaris* varía en Versalles entre 2 y un 3%, se obtuvieron líneas con 20 a 30% de híbridos naturales después de un solo ciclo de selección (Fig. 2). Esperamos

aumentar esta tasa aún más.

Esta tendencia a la alogamia debe permitir una mejor fertilización de las plantas con esterilidad masculina que de otro modo no producen suficientes semillas. La frecuencia de hibridación indicada arriba es probablemente una subestimación, ya que los polinizadores parecen elegir un color de flor y polinizar otros accidentalmente.

Desgraciadamente, después de probar el citoplasma Mo por retrocruzamiento, las mejores líneas para alogamia mostraron una pobre capacidad de mantenimiento. Sólo la línea A1 24 K es un buen mantenedor pero sólo produce 7% de cruzamientos naturales. Ahora debemos observar líneas con EMC con plantas vecinas masculinas fértiles en diferentes localidades durante varios años para controlar el rendimiento de semillas híbridas.

#### 4. Restauración de la Fertilidad de Polen

Es probablemente una precaución sabia restaurar la producción de polen en las plantas  $F_1$  en una especie autógena ya que el cruzamiento probablemente sería insuficiente. Por lo tanto, cuando hallamos buena EMC, buscamos de inmediato la capacidad de restauración dominante (CRD). El cruzamiento de prueba para CRD es muy simple; los candidatos restauradores se cruzan con uno o preferentemente dos buenos genotipos con esterilidad masculina diferentes. Así hallamos sólo 3 genotipos de P. vulgaris con suficiente CRD entre unos cincuenta candidatos probados: Borlotto gigante (Borgi), Bo 025 y FH 257.

En efecto, como ya ha observado Sally Mackenzie en el citoplasma de Ci la restauración no es completa. Sólo 30 a 70% del polen se puede teñir y los granos todavía son predominantemente coalescentes.

Este año, por primera vez, se observaron  $F_1$  restaurados entre

diferentes EMC (cinco núcleos diferentes en el mismo (Mo) citoplasma), y los restauradores indicados arriba en el invernadero y en el campo. En el campo, la tasa de fertilización parece ser mejor que en el invernadero, quizás por la actividad de los insectos o el efecto del viento.

Los resultados de las pruebas de invernadero son promisorios; si expresamos la calidad de la restauración por la razón del número medio de semillas/vaina de los  $F_1$  divididos por el número de semillas de un progenitor teórico medio: ((mantenedor + restaurador)  $\times$  0.5), hallamos para esta razón 0.74 para Borgi, 0.84 para Bo 25 y 0.86 para PH 257. El control ideal sería el mismo híbrido, obtenido mediante cruzamiento manual. También buscamos restaurar las especies que habían dado el citoplasma inductor: el mismo *P. coccineus* y genotipos de VUCO, especialmente en las poblaciones de KH indicadas anteriormente.

Esta vez, hemos hallado varios genotipos que producen  $F_1$  con buena EMC, 80% de polen manchado, principalmente disperso.

Estamos actualmente transfiriendo estos genes dominantes por retrocruzamiento del  $F_1$  restaurado con un buen genotipo con esterilidad masculina. La progenie obtenida del RC segrega, generalmente 1 mf: 1 ms (un gen dominante) o 1 mf: 3 ms (dos genes dominantes).

Para la habichuela parece ser necesario un nivel de restauración muy bueno porque una fertilización incompleta disminuye la calidad de la vaina verde. Para el frijol seco, esperamos que haya un efecto de compensación por el insuficiente número de semillas en las vainas, mediante un aumento en el número de vainas.

### Conclusión

La magnitud de heterosis hallada en frijol común es mayor que la observada en general en plantas autóгамas; la calidad de EMC es

satisfactoria con mantenedores ya clasificados como buenos; la polinización cruzada tiene que evaluarse con más precisión. El nivel de restauración actualmente obtenido se debe también probar en condiciones prácticas. Proponemos comenzar ahora mismo un programa de selección recurrente recíproca con una atención especial al problema del costo de la semilla híbrida.

La primera población, fuente de los progenitores femeninos futuros podría estar orientada hacia un tipo de planta que produzca un gran número de semillas. Esto significa un tamaño de semilla pequeño y un alto número de vainas (es decir tipos II, III o IV). Otros caracteres necesarios son la capacidad de mantenimiento y cruzamiento.

La población complementaria, fuente de los progenitores masculinos futuros debe corregir o compensar todos los "defectos" introducidos en el primer grupo: el tamaño de semilla grande corregirá el tamaño pequeño, la capacidad dominante de restauración superará la esterilidad masculina y la alta habilidad combinatoria mejorará el rendimiento.

### Bibliografía

- Adams, M.V. 1967. Basis of yield component compensation in crop plants with special reference for the field beans, Phaseolus vulgaris. Crop Science 7:505-510.
- Adams, M.V. and R. Duarte. 1961. The nature of heterosis for a complex trait in a field bean cross. Crop Science 1:380.
- Albuquerque, M. and C. De Vieira. 1974. Manifestation of heterosis in Phaseolus vulgaris L. beans. Revista Ceres 21(114):148-166.
- Bannerot, H., J.M. Bell, B. Bosc and R. Camut. 1987. Un gene dominant de stérilité male chez le haricot. Agronomie 7(8):563-566.
- Bannerot, H. 1983a. Creation of allogamous vulgaris x coccineus populations in order to breed new types of beans. Eucarpia Meeting on Phaseolus Bean Breeding, Hamburg, 19-21 july.

- Bannerot, H. 1983b. Transfer of Phaseolus vulgaris nuclei into Phaseolus coccineus cytoplasm and reciprocally. First results. Eucarpia Meeting on Phaseolus Bean Breeding, Hamburg, 19-21 July.
- Bannerot, H. and L. Charbonnier. 1987. Induction de stérilités cytoplasmiques par alloplasmie dans le genre Phaseolus : étude génétique et moléculaire. In: Variabilité génétique cytoplasmique et stérilité male cytoplasmique. Colloque de l'INRA, n 45, Sainte-Sabine (France), 22-23 avril 1987.
- Basset, M.J. and D.M. Shuh. 1982. Cytoplasmic male sterility in common bean. J. Amer. Soc. Hortic. Sci., 107(5):791-793.
- Bell, J.M. 1986. Etude génétique, cytologique et physiologique de différentes stérilités males géniques et cytoplasmique chez Phaseolus vulgaris L. These Univers. Paris 11, n d'ordre 111.177 p.
- Chung, J.H. and D.S. Goulden. 1971. Yield components of haricot beans (Phaseolus vulgaris L.) grown at different plant densities. New Zealand J. Agric. Res. 14:227-234.
- Chung, J.H. and E. Stevenson. 1973. Diallel analysis of the genetic variation in some quantitative traits in dry beans. New Zealand J. Agr. Res. 16(2):223-231.
- Coyne, D.P. 1965. Component interaction in relation to heterosis for plant height in Phaseolus vulgaris L. variety crosses. Crop Science 5:17-18.
- Coyne, D.P. 1968. Correlation, heritability and selection of yield components in field beans (Phaseolus vulgaris L.). Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 93:388-396.
- Evans, A. 1970. Heterosis for yield in Phaseolus vulgaris crosses. Annual report of the Bean Improvement Cooperative 13:52-54.
- Foolad, M.R. and A. Bassiri. 1983. Estimates of combining ability, reciprocal effects and heterosis for yield and yield components in a common bean diallel cross. J. Agric. Sci. 100(1):103-108.

- Ghaderi, A., N.W. Adams and A.M. Nassib. 1984. Relationship between genetic distance and heterosis for yield and morphological traits in dry edible bean and faba beans (Phaseolus vulgaris, Vicia faba). *Crop. Science* 24(1):37-42.
- Gutierrez, J.A. and S.P. Singh. 1985. Heterosis and inbreeding depression in dry bush beans, Phaseolus vulgaris. *Can. J. Plant Sci.* 65(2):p.243.
- Hag, M.N., G.R. Lane and J. Smartt. 1980. The cytogenetics of Phaseolus vulgaris L., Phaseolus coccineus L., their interspecific hybrids, derived amphidiploid and backcross progeny in relation to their potential exploitation breeding. *Cytologia* 45:791-798.
- Laing, D.R., P.G. Jones and J.H.C. Davis. 1984. Common beans (Phaseolus vulgaris L.). In: Goldaworthy, P.R. and Fisher, N. (Ed.). *The Physiology of tropical field crop*. John Wiley and Sons, New York, 305-352.
- Lefort-Buson, M. 1985. Distance génétique et hétérosis. 1. Mise en évidence d'une relation entre heterosis et divergence génétique. In: Lefort-Buson, M. and De Vienne, D. (Eds). *Les distances génétiques, estimations et applications*, INRA, 111-118.
- Lestienne, F. 1986. Etude de l'hétérosis pour le rendement chez le haricot grain. *Mémoire de fin d'études*, ENSH, Versailles, 46p.
- Mackenzie, S.A. M.J. and Bassett. 1987. Genetics of fertility restoration in cytoplasmic male sterile Phaseolus vulgaris L. 1. Cytoplasmic alteration by a nuclear restorer gene. *Theor. Appl. Genet.* 74:642-645.
- Mackenzie, S.A., D.R. Pring, M.J. Bassett and C.D. Chase. 1988. Mitochondrial DNA rearrangement associated with fertility restoration and cytoplasmic reversion to fertility in cytoplasmic male sterile Phaseolus vulgaris L. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 85:2714-2717.
- Mackenzie, S.A., D.R. Pring and M.J. Bassett. Large double-stranded RNA molecules in Phaseolus vulgaris L. are not associated with cytoplasmic male sterility. *Theor. Appl. Genet.* 76:59-63.
- Malinowski, E. 1932. Phénomènes de l'accroissement de vigueur chez les hybrides de Phaseolus vulgaris L. *Compte rendus de la Société de Biologie de Paris.* 111:1035-1036.

- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1984. Diallel analysis of yield components and architectural traits in dry bush beans Phaseolus vulgaris. Hortscience 19(3) sect. 2:p.599 (abstract).
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1985. Effects of location and plant density on yield and architectural traits in dry beans. Crop Sci. 25(4):579-584.
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1986. Combining ability analysis and relationships among yield, yield components and architectural traits in dry beans. Crop Sci. 26:21-27.
- Sarrafi, A., M.C. Amirshahi and K. Seadati. 1973. Heterosis and heritability for yield components in reciprocal F1 and F2 hybrids of two american and iranian bean varieties Phaseolus vulgaris. Agronomy, abstracts p.13.
- Sarrafi, A., B. Yazdi-Samadi and A.A. Zali. 1976. Heterosis and heritability for yield and yield components in F1 and F2 generation of a bean cross. Iranian J. Agric. Res. 4(1):3-6.
- Singh, S.P., J.W. White and J.A. Gutierrez. 1980. Male sterility in dry beans. Ann. Rep. Bean Improv. Coop. 23:55-57.
- Singh, S.P. 1982. A key for identification of different growth habits of Phaseolus vulgaris L. Ann. Rep. Bean Improv. Coop. 25:92-94.
- Singh, S.P. and S.S. Saini. 1983. Heterosis and combining ability studies in french bean. Sabrao J. 15(1):17-22.
- Srivastava, H.K. 1980. Heterosis for chiasma frequency and quantitative traits in common beans (Phaseolus vulgaris L.). Theor. Appl. Genet. 56(1/2):25-29.
- Tonguthaisri, T. 1977. Genetic analysis of morphological characteristics of yield beans (Phaseolus vulgaris L.) as expressed in a diallel cross. Dissertation Abstracts International B. 37(12):5902B-5903B.
- Voysesst, O. 1972. The effect of heterosis on yield and its primary components in french bean, Phaseolus vulgaris L. Investigaciones Agropecuarias, 3(1):10-16.

Cuadro 1. Transferencia de diferentes núcleos de *P. vulgaris* nucleii en diferentes citoplasmas de *P. coccineus* o *P. polyanthus*

| Código | Donante de citoplasma                      | Número de retrocruces en |         |         | EO <sub>2</sub> | Modificaciones observadas                    |
|--------|--|--------------------------|---------|---------|-----------------|--|
|        |  | Contender                | Maxidor | Rugally |                 |  |
| D      | Désirée                                    | 10                       | 9       | -       | 2               | Severamente deprimido, variegación           |
| P      | Petaco                                     | 11                       | 12      | -       | 2               | Variegación                                  |
| T      | Tres cumbres<br>( <i>P. purpurascens</i> ) | 14                       | 11      | -       | 2               | Pérdida de fertilidad, apergaminado?         |
| Mo     | Morelos 662                                | 15                       | 13      | 21      | 28              | Esterilidad masculina                        |
| X      | Mexique F                                  | 12                       | 10      | -       | 2               | Normal?                                      |
| Q      | N1 407<br>( <i>P. obvallatus</i> )         | 4                        | -       | -       | -               | Gran debilitamiento, casi letal              |
| C      | CL 4x                                      | 10                       | 11      | -       | 3               | Normal? pérdida de fertilidad                |
| H      | HB 18                                      | 9                        | 7       | -       | -               | Deprimido, variegación                       |
| L      | LTE 8                                      | 13                       | -       | -       | -               | Variegación                                  |
| 58     | DGD 58                                     | 5                        | 1       | -       | 3               | Normal?                                      |
| 67     | NC 67<br>( <i>P. formosus</i> )            | 5                        | -       | -       | -               | Pérdida de fertilidad, apergaminado? como T  |
| 125    | DGD 125                                    | 9                        | -       | -       | -               | Normal?                                      |
| 141    | DGD 141                                    | 12                       | -       | -       | -               | Normal?                                      |
| 726    | N1 726=DGD361                              | 7                        | -       | -       | 2               | Severamente deprimido, pérdida de fertilidad |
| Sp     | N1 756=Patzum                              | 16                       | 8       | 7       | 17              | Esterilidad masculina                        |
| 886    | N1 886                                     | 9                        | -       | -       | 2               | Normal?                                      |
| Hq     | N1 889                                     | 14                       | 10      | 9       | 7               | Esterilidad masculina                        |
| 757    | N1 757<br>( <i>P. polyanthus</i> )         | 3                        | -       | -       | 3               | Normal?                                      |
| Da     | N1 758<br>( <i>P. polyanthus</i> )         | 5                        | 3       | 3       | 3               | Esterilidad masculina                        |

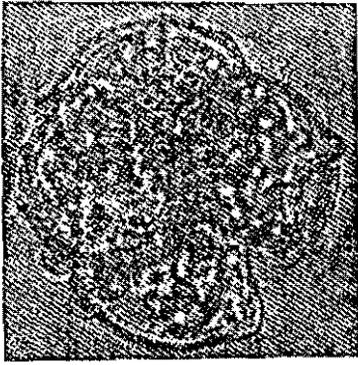
Cuadro 2. Niveles de capacidad de mantenimiento (CM) hallados en P. vulgaris con el diferente citoplasma inductor de EMC (1)

|   | CI               | Da | Hq | Mo  | Sp  |
|---|------------------|----|----|-----|-----|
| <u>Buena CM</u>   |                  |    |    |     |     |
| Gitana (arbusto, habichuela)  | 5 <sup>(1)</sup> | 5  | 5  | 5   | 5   |
| Rugally (arbusto, habichuela)   | 4                | 4  | 4  | 4   | 4   |
| Prélude (arbusto, habichuela)   | 4                | 4  | 4  | 4   | 4   |
| Sprite (arbusto, habichuela)  | -                | -  | 5  | 5   | 5   |
| Triumph (arbusto, habichuela)   | 4                | -  | 5  | 5   | 5   |
| EO <sub>2</sub> (arbustivo, seco)   | 4                | 4  | 4  | 4   | 4   |
| PH200 (arbustivo, seco)   | -                | -  | 4  | 4   | 4   |
| GM10 (pole, habichuela)   | -                | -  | -  | 5   | -   |
| VX193 (pole, habichuela)  | -                | -  | -  | 4   | -   |
| Copau (pole, seco)  | -                | -  | -  | 4   | -   |
| Al 24K (pole, seco)   | -                | -  | -  | 5   | -   |
| <u>P. mexicanus</u> y progenies   | -                | -  | -  | 4   | -   |
| <u>CM Intermedia</u>  |                  |    |    |     |     |
| Mayoría de genotipos examinados quedan aquí (Carioca, navy, Great Northern) | -                | -  | -  | 2-3 | -   |
| <u>CM Pobre</u>   |                  |    |    |     |     |
| Contender   | 2                | 2  | 2  | 2   | 3   |
| Maxidor   | 1                | 1  | 1  | 1   | 2-3 |
| Red Kloud   | 2                | 2  | 2  | 2   | 3   |
| S 102   | 1                | 1  | 1  | 1   | 2   |

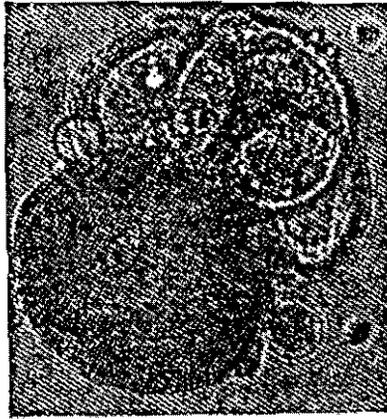
(1) Puntaje basado en fertilidad de la vaina  
 0 = fertilidad del control = no esterilidad  
 5 = completa esterilidad de versión convertida

## Figuras

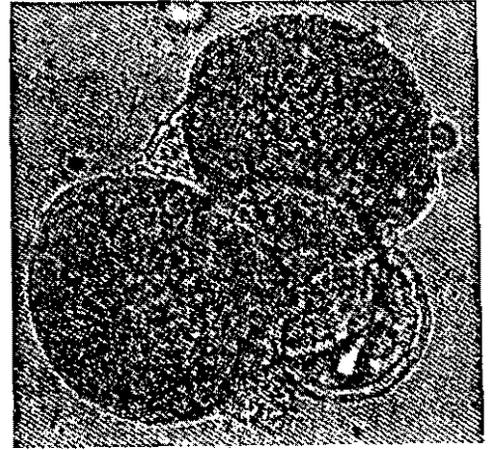
- Fig. 1. Tetradas de 1, 2, 3, o 4 granos teñidos de polen.
- Fig. 2. Comparación de patrones de mt ADN (enzima Sal I).
- Fig. 3. Alogamia porcentual en KH en 1983 (200 plantas).
- Fig. 4. Selección por mayor alogamia.



(0C)



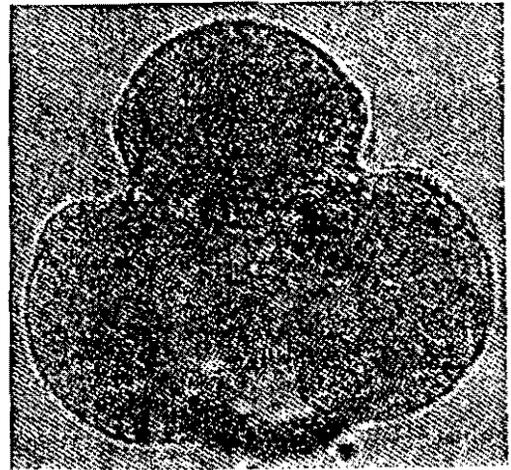
(1C)



(2C)

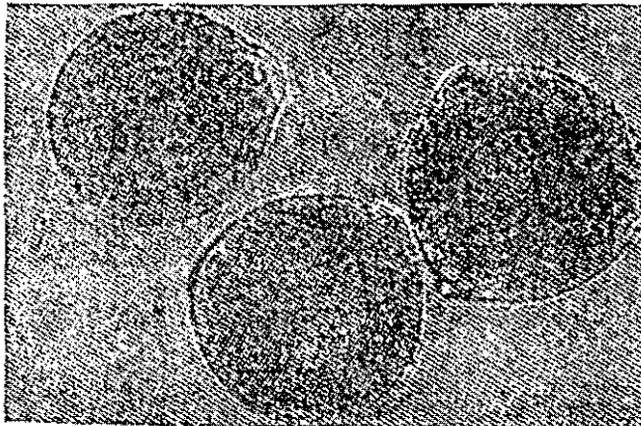


(3C)



(4C)

Control normal: granos de polen teñidos dispersos



planta mf (antesis)

Figura 1. Tetradas de 1, 2, 3 o 4 granos teñidos de polen.

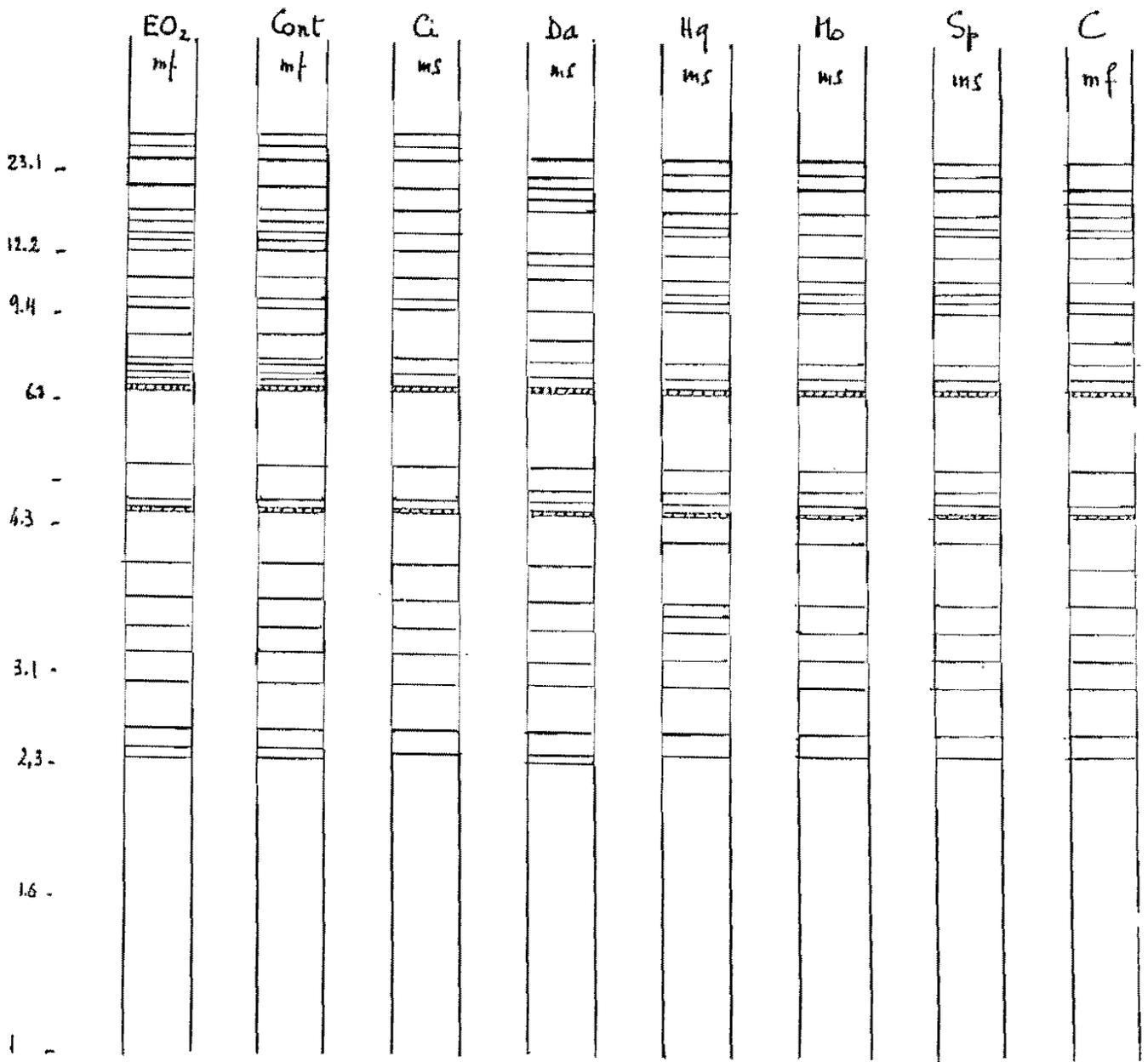
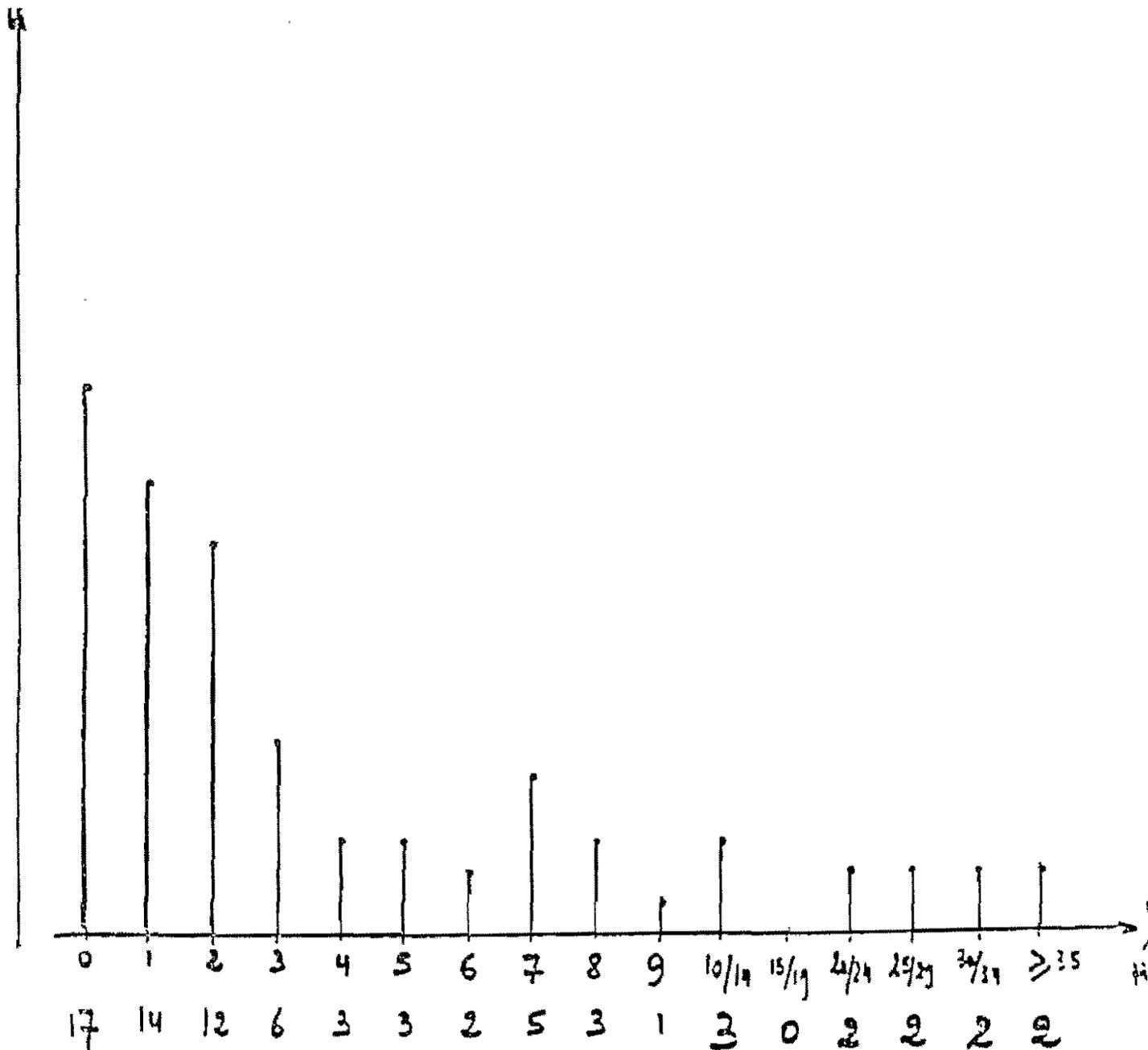


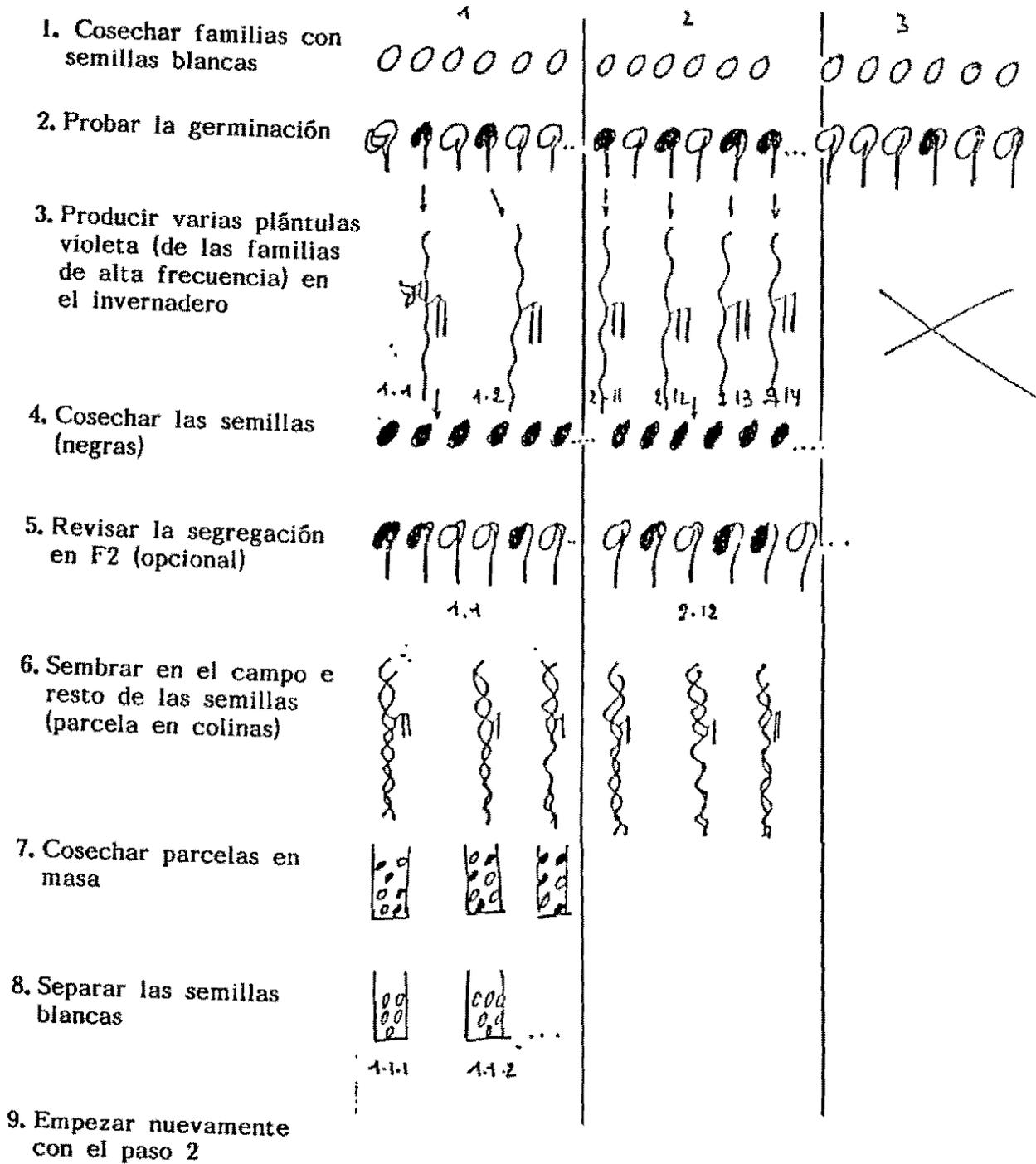
Figura 2. Comparación de patrones de mt ADN (enzima Sal I).

Figura 3. Alogamia porcentual en KH en 1983 (200 plantas).



77 progenies presentaron granos blancos

Figura 4. Selección por mayor alogamia.



## PERSPECTIVA SOCIO-ECONOMICA SOBRE LA PRECOCIDAD EN FRIJOL

Willem Janssen\*

Resumen

La precocidad es un concepto de fitomejoramiento y producción que presenta muchas dimensiones diferentes. Afecta el riesgo, el manejo de cultivos, la mano de obra, el uso de la tierra y del capital, las posibilidades de venta y la disponibilidad de alimentos durante el año. Se está prestando más atención a la precocidad en parte porque ha recibido poca atención en el pasado, lo que ha conducido a la producción de variedades tardías, con problemas de adopción.

Como la precocidad tiene tantas dimensiones, el concepto sólo puede comprenderse en un contexto de sistemas de producción. El autor cree que a menudo se sobrestima la función de la precocidad como un mecanismo de escape a la sequía a menudo a expensas de su impacto especialmente en la mano de obra y la productividad de la tierra y del capital. Una de las razones para la escasa atención que se ha dado a las otras dimensiones de la precocidad, es que los beneficios no aparecen dentro del cultivo sino en el resto del sistema de producción.

Para todas las dimensiones que se pueden distinguir en la precocidad, sí existen alternativas. El manejo de varias alternativas, sin embargo, es más complejo que el cultivo de variedades tempranas, que combinan varias ventajas en un carácter, de fácil manejo. Además, muchas alternativas poseen un fuerte componente institucional, que está fuera del alcance del agricultor individual. Tanto como un mecanismo de escape a la sequía, la

---

\* Economista, Programa de Frijol, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

precocidad parece ser un mecanismo de escape a la "deficiencia institucional".

La precocidad tiene un precio, en términos de reducción del potencial de rendimiento. Sin embargo poquísimos estudios (o ninguno) se han realizado para calcular el valor de este carácter. Esto es porque el carácter multidimensional de la precocidad hace difícil medir correctamente su valor, porque ha recibido poca atención en la agricultura de clima templado y porque no es un problema en el cual los economistas se interesen instintivamente.

Se presentan algunas sugerencias sobre como medir su valor. Una estrategia promisoriosa parece ser la generación de metodologías análogas al análisis del riesgo.

El carácter de precocidad tiene que asociarse con las personas pobres. Las personas pobres a menudo no pueden esperar hasta la próxima semana para recibir dinero o alimentos. Para sobrevivir, lo necesitan hoy. En consecuencia viven con un horizonte de tiempo muy corto. La precocidad es un carácter que los ayuda en su lucha para sobrevivir. Sin embargo, si los pequeños agricultores de América Latina y Africa no necesitaran más la precocidad, ésto probablemente implicaría que su situación de producción y sus condiciones de vida habrían mejorado considerablemente.

### Introducción

La precocidad como un objetivo de mejoramiento ha sido una inquietud en muchos cultivos. Su valor se ha probado de una manera muy convincente en arroz, donde el desarrollo de variedades de maduración temprana, de alto rendimiento permitió la inclusión de un tercer cultivo en el ciclo anual de producción (Zandstra et al., 1981). En el caso del frijol, no se ha producido una prueba tan clara sobre el valor de la precocidad. No obstante, intuitivamente la importancia de la precocidad para el

mejoramiento de frijol es clara. Muchos agricultores en el mundo en desarrollo alaban el frijol por ser un cultivo rápido. Entre los alimentos de primera necesidad, es probablemente el cultivo que ocupa el campo el tiempo más corto. En efecto, un agricultor en Costa Rica comentó que le gustaba el frijol, porque "todo concluía" en menos de tres meses.

Cualquier juicio inicial sobre el valor de la precocidad se debe situar en alguna parte entre dos expresiones coetáneas. La primera es "el tiempo es oro" y la segunda "de la prisa no queda sino el cansancio". Este trabajo tratará de explicar en más detalle las ventajas que las desventajas de la precocidad. Sin embargo, debe quedar claro que, en iguales circunstancias, las variedades tempranas tienen menos potencial de rendimiento que las variedades tardías. Los beneficios de la precocidad no son gratuitos.

La expresión "el tiempo es oro" se asocia principalmente con los empresarios adinerados de los Estados Unidos de América. No sólo los empresarios adinerados, sino también las personas pobres en los países subdesarrollados viven con esta expresión en mente. Las personas pobres casi siempre están necesitadas de dinero y preferirían recibir una pequeña cantidad de dinero hoy, que una cantidad más grande la próxima semana. Viven al día y no están capacitados, ni tampoco acostumbrados, a esperar el dinero o los alimentos.

"De la prisa no queda sino el cansancio" es una expresión que representa valores científicos. Frecuentemente, los científicos son personas que tienen ingresos estables, han pasado largos años de su vida estudiando, y se adiestran para producir resultados cuidadosos, y no para producir rápidamente. El reto que representa explicar la precocidad a un público científico yace en el diferente sistema de valores de los agricultores y los investigadores.

### ¿Que Es Precocidad?

La precocidad es un concepto relativo. Una variedad es temprana si completa su ciclo de cultivo en menos tiempo que la variedad tradicional. Lo que esto significa en el número de días es muy específico a la localidad. En el sudeste de Guatemala las variedades tempranas tienen un ciclo de cultivo de unos 65 días y las variedades intermedias uno de alrededor de diez días más. En el extremo sur de Colombia (Ipiales) las variedades tempranas tienen un ciclo de 210 días y las variedades tradicionales (que son tardías) de 245 días.

La precocidad es también un concepto relativo en un contexto de fitomejoramiento. En la búsqueda de rendimiento y resistencia, a menudo se ha descuidado la precocidad. En consecuencia muchas variedades mejoradas son menos tempranas que las variedades tradicionales. Esto significó algunos problemas en la adopción de estas variedades. Para muchos mejoradores la precocidad implica reducir el ciclo de cultivo de las variedades mejoradas hasta alcanzar el de las tradicionales; no significa tanto la reducción de los ciclos de cultivo a tiempos más cortos que los de las variedades tradicionales.

### Precocidad y Objetivos de los Agricultores

La precocidad puede sólo comprenderse en el contexto de sistemas de producción. El primer interrogante es cuáles son los objetivos del agricultor. Estos varían ampliamente, pero con mayor frecuencia involucran los componentes siguientes: ingreso, especialmente en América Latina; nutrición adecuada, especialmente en Africa; seguridad y bienestar familiar, importante en ambos continentes.

Para cumplir estos objetivos el agricultor usa ciertos recursos. Tradicionalmente se distinguen cuatro recursos principales: tierra, mano de obra, capital y manejo. El agricultor no puede usar libremente estos

recursos. Su finca sólo tiene cierto tamaño, su familia y sus vecinos sólo proporcionan una cierta cantidad de mano de obra, sus ahorros y sus facilidades de crédito en el banco son limitados, como también lo es su educación. Fuera de estas limitaciones, las condiciones climáticas, de suelo y de mercado reducen aún más las opciones del agricultor.

El agricultor trata de satisfacer sus objetivos empleando los recursos disponibles en diferentes actividades. La producción de frijol y la producción de otros cultivos anuales, así como la producción de cultivos perennes y ganado bovino se cuentan entre sus actividades agrícolas. El agricultor también puede trabajar al día, o usar su tiempo y capital en actividades comerciales.

La precocidad adquiere muchas dimensiones si consideramos cómo equilibran los agricultores los objetivos con los recursos disponibles y las actividades alternativas. Se pueden distinguir por lo menos cinco áreas donde la precocidad puede significar una diferencia en la operación de la finca. Estas son: el manejo de los cultivos; el uso eficiente de los recursos; la disponibilidad de alimentos durante el año; las oportunidades para vender los productos; y el área de riesgo e incertidumbre en la producción agrícola.

### Riesgo e Incertidumbre

Una de las ideas más ampliamente difundidas sobre la precocidad es que sirve como un mecanismo de escape a la sequía. En zonas donde la estación lluviosa es corta e irregular, las variedades tempranas tienen más oportunidad de haber pasado el estado de floración antes de comenzar la estación seca. Los agricultores están conscientes de que, con suficiente lluvia, las variedades tardías superan a las variedades tempranas, pero están dispuestos a aceptar una reducción en el potencial de rendimiento por una mayor oportunidad de obtener un cultivo exitoso. En una encuesta realizada en 1985 en el sudeste de Guatemala, 43% de los agricultores

sembraban variedades tempranas para escapar a la sequía. En la misma encuesta, 66% de los agricultores sembraban sólo variedades tempranas, 26% sembraban variedades tempranas y tardías y 8% sembraban sólo variedades tardías.

La evidencia sobre la estabilidad de las variedades tempranas no es muy convincente en el caso de Guatemala. El Cuadro 1 muestra el resultado de una encuesta en el primer semestre (A) y en el segundo semestre (B) de 1985. En la encuesta del primer semestre se hizo una distinción según el ciclo de cultivo. Los rendimientos por hectárea fueron iguales para las variedades tempranas, intermedias y tardías. No hay un patrón claro en la adaptación a diferentes sistemas de cultivo, con la excepción del bajo rendimiento de las variedades tardías en monocultivo. En dicha situación son preferibles las variedades tempranas. Producen tanto como las variedades tardías, y en menos tiempo.

La segunda encuesta hizo una distinción entre las variedades mejoradas y las variedades tradicionales. La mayoría de las variedades tradicionales (pero no todas ellas) eran tempranas, en tanto que todas las variedades mejoradas eran tardías. En esta encuesta las variedades mejoradas (tardías) superaron considerablemente a las variedades tradicionales. Esta diferencia de rendimiento se podría explicar por la resistencia al mosaico dorado del frijol, para la cual las variedades mejoradas fueron desarrolladas e introducidas. La diferencia de rendimiento por día, sin embargo, fue mínima y el comportamiento relativo de las variedades mejoradas en asociación fue menor que en monocultivo. Los interrogantes que no se pudieron responder apropiadamente fueron el efecto de la precocidad en el rendimiento del cultivo asociado, la comparabilidad de las condiciones de producción, y la importancia del tiempo y de la sincronización por parte del agricultor.

Parece que en 1985 la precocidad no significó una ventaja para las variedades tradicionales en función del potencial de rendimiento. En las

variedades mejoradas, se observó claramente una ventaja de rendimiento en la segunda estación. El interrogante para el agricultor entonces consiste en si no sería posible introducir el potencial de rendimiento en las variedades tempranas. Este es un interrogante especialmente estimulante ya que aparentemente las variedades tempranas tradicionales se cultivaban en suelos pobres (laderas), mientras que las variedades mejoradas se cultivaban en suelos planos más fértiles y más húmedos (Viana et al., 1986). La precocidad no sólo se asociaba con el escape a la sequía sino también con la eficiencia del agua y los nutrientes y posiblemente con los rendimientos del cultivo asociado.

Además, la superioridad de las variedades mejoradas dependía de los criterios usados. Si se usaba rendimiento por hectárea, los rendimientos eran mejores, pero si se usaba rendimiento por hectárea por día, el comportamiento era igual al de las variedades tempranas tradicionales.

Un comentario final con respecto al riesgo e incertidumbre se refiere a la resiembra. Muchos agricultores adquieren su semilla en tiendas de productos alimenticios o las almacenan durante casi un año en la finca. La germinación de esta semilla es muy variable. En las variedades tempranas la posibilidad para resembrar, sin problemas de sequía, es mayor que en las variedades tardías.

El ICTA ha estado conciente del valor de la precocidad, especialmente después de la introducción de las primeras líneas resistentes al BGMV. Sus esfuerzos para producir más variedades tempranas constituyen realmente una respuesta muy apropiada a estas necesidades (Ruiz et al., 1988).

#### Manejo de cultivos

Las variedades tempranas brindan cuatro ventajas obvias en el manejo de cultivos. En rotaciones, una variedad temprana dará más tiempo para preparar y sembrar el próximo cultivo. Los beneficios de dicha precocidad

se expresarán en los rendimientos del próximo cultivo, así como en los costos monetarios de la producción (menos necesidad de contratar mano de obra).

Las variedades tempranas, muchas de las cuales son de hábito de crecimiento tipo III, pueden cubrir el campo más rápidamente y necesitan menos control de malezas. Esta ventaja se puede expresar en el rendimiento del cultivo de frijol, pero más probablemente repercutirá en el costo de producción por hectárea.

En asociaciones de cultivo, la variedad temprana se cosechará más rápidamente y proporcionará menos competencia. Esto dará lugar a mayores rendimientos para el cultivo asociado. Se debe notar que la precocidad en las asociaciones puede también repercutir negativamente, cuando la variedad temprana de frijol es más competitiva con los otros cultivos, poco después de sembrar, que una variedad tardía.

Finalmente, la precocidad puede ayudar a escapar a la acumulación de insectos y de enfermedades hasta niveles de daño económico. En este caso, los rendimientos del frijol pueden aumentar y el costo del control de insectos y enfermedades se puede reducir.

Una observación importante sobre la precocidad en el manejo de los cultivos es que ella repercute principalmente en los costos de producción y rendimientos de otros cultivos. La organización de las investigaciones por productos básicos es beneficiosa en muchos aspectos, pero puede reducir incorrectamente la atención debida a la interacción con el resto del sistema de producción.

#### Uso de capital y mano de obra

Para casi todos los pequeños agricultores del mundo en desarrollo el capital es extremadamente escaso. Los servicios bancarios (crédito y

ahorros) son insuficientes. Las variedades tempranas resuelven parcialmente estos problemas, ya que se pueden cosechar antes, proporcionan una mayor tasa de retorno y hacen los préstamos más factibles. También permiten que el agricultor reembolse sus préstamos rápidamente y pueda reducir los intereses. Además, el ingreso producido por un cultivo temprano de frijol puede ser una fuente intermedia de financiación, por ejemplo, para pagar el control fitosanitario de otros cultivos. Finalmente, las variedades tempranas significan dinero en efectivo para el agricultor al iniciarse el ciclo de producción. Esto permite que la familia del agricultor haga sus gastos de consumo al empezar el año y facilita el manejo de los flujos de dinero en efectivo.

La mano de obra es un recurso que los pequeños agricultores parecen poseer abundantemente. Aunque la razón global mano de obra/tierra es alta, los agricultores a menudo enfrentan períodos en los cuales la mano de obra se necesita simultáneamente en muchas actividades. Estos son casi siempre los períodos del año cuando otros agricultores también están ocupados, por lo que es difícil contratar mano de obra. Para la producción de frijol, la siembra y la cosecha son períodos críticos en el año. Las variedades tempranas que se pueden sembrar posteriormente en el año permiten al agricultor cultivar un área más grande de frijol, ampliando la estación de siembra. Si se amplía el período de siembra el período de cosecha también se ampliará.

La precocidad también afecta la mano de obra en otra forma. Permite a los agricultores participar activamente en empleos fuera de sus fincas, por ejemplo como jornaleros o agentes rurales. Por ejemplo, en Brasil parece que los pequeños agricultores obtienen hasta un 65% de su ingreso por actividades realizadas fuera de la finca (Schuh, 1988). En muchas regiones, los pequeños agricultores migran temporalmente a otras zonas, para obtener un ingreso en la cosecha de otros cultivos. Es claro que cada día que ahorren en la producción de sus cultivos significa un día extra de

ingreso en el empleo alternativo.

Para la agricultura latinoamericana, la productividad de la mano de obra tiene un valor crítico. La razón consumidores urbanos/productores rurales ha aumentado rápidamente durante los últimos 30 años. Los agricultores ahora necesitan ser más productivos para proveer suficientes alimentos a los mercados urbanos. Además, la productividad laboral afecta considerablemente el ingreso rural. Si este ingreso no aumenta lo suficiente, la migración de la mano de obra rural hacia las zonas urbanas continuará y el continente dependerá más de las importaciones.

#### Uso de la tierra

En Asia los cultivos de arroz de maduración tempranas permitieron la inclusión de un tercer cultivo en el ciclo de producción. En muchas zonas de clima temporal el cultivo intensivo puede ser imposible, pero el uso de variedades tempranas puede permitir un cultivo doble en vez de un cultivo único.

Como sucede con la productividad de mano de obra y capital, el aumento del uso de la tierra es complejo. Usaremos un ejemplo de Ipiales, al extremo sur de Colombia, para ilustrar dicha complejidad.

El Cuadro 2 muestra dos sistemas de cultivo tradicionales y dos sistemas de cultivo experimentales para esta región. Para intensificar la producción de frijol (sistema 2), se desarrolló un sistema nuevo (3) en el cual el frijol voluble se reemplazó por una variedad arbustiva temprana. Ya que no era posible hallar una variedad de maíz que fuera compatible en duración y calidad, el frijol arbustivo se cultivó en monocultivo. Después de cosechar el frijol arbustivo se puede sembrar un segundo cultivo de cebada o de papa. Alternativamente, se diseñó un sistema de producción, en el cual se asoció una variedad promisoría de frijol voluble con maíz (sistema 4).

El sistema de producción que incluye el frijol arbustivo (3) ocupa la tierra por más tiempo. Es efectivo en cuanto a aumentar el uso de la tierra durante el año. Sus beneficios son mayores que los obtenidos con el sistema tradicional de producción, por hectárea como por día. El sistema alternativo de producción (4), sin embargo, produce beneficios netos aún mayores por hectárea y por día. También su costo en dinero en efectivo es inferior que el del sistema con frijol arbustivo.

¿Cuál es la posibilidad de éxito del sistema de producción que aumenta el uso de la tierra? Por varias razones, no parece ser promisorio. Los costos de dinero en efectivo son mayores (riesgo!) y los beneficios por día sólo aumentan marginalmente. Por otro lado, el sistema necesita mano de obra para la cosecha y la siembra cuando los agricultores estén cosechando papa y cebada (sistema de producción 1). En tanto que el sistema de producción 1 proporciona a la cebada la fertilidad residual del cultivo de papa, el frijol arbustivo no proporciona dicha fertilidad residual, ya que no se fertiliza tanto como la papa. Por último, los agricultores usan el campo de frijol/maíz para el pastoreo de animales durante el resto del año. Esto se podría practicar durante unos 120 días en el sistema tradicional y sólo unos 40 a 70 días en el sistema nuevo.

Además, hay un sistema alternativo de producción de frijol/maíz que ofrece mayores beneficios esperados. Aunque este sistema no aumenta el uso de la tierra durante el año, hace su uso más intensivo durante el ciclo de cultivo a través de una asociación. No sólo importa el uso de la tierra durante el año sino también su intensidad de uso.

La precocidad tiene un potencial inminente para aumentar el uso de la tierra mediante la intensificación del ciclo de cultivo. Para comprender este potencial debe analizarse en su totalidad el sistema de producción y es necesario comparar las ventajas de algunos sistemas de cultivo específicos con lo que sucede a los otros sistemas de cultivo de la finca. Naturalmente dicho análisis es muy específico a la localidad.

### Disponibilidad de alimentos durante el año

La importancia de la precocidad para la disponibilidad de alimentos durante el año se puede demostrar con un ejemplo de Africa (Bittenbender et al., 1984). Cuando el cultivo de frijol está en su estado de crecimiento vegetativo, los agricultores consumen las hojas. Más adelante, cuando las vainas se están llenando, consumen vainas verdes. Cuando el cultivo alcanza la madurez, consumen frijol verde. Finalmente, cuando se cosecha y seca el frijol, se consume frijol seco.

En un sistema donde personas dependen parcialmente del frijol para sus necesidades alimentarias desde muy temprano, la importancia de las variedades tempranas es obvia. Se debe señalar que para fines de disponibilidad alimentaria es muy ventajoso complementar los materiales tempranos con materiales tardíos que proporcionan alimentos después del periodo de cosecha.

### Oportunidades de venta

La precocidad mejora las posibilidades de venta para el agricultor individual. Esto se puede apreciar en la Figura 1, que muestra los precios mensuales promedio de frijol a nivel de mayoristas en Bucaramanga, Colombia, de 1982 a 1987, para la variedad Radical. La mayor parte de la cosecha se realiza en julio (primer ciclo) y en diciembre (segundo ciclo). Durante ambos periodos de cosecha, los precios a nivel de mayoreo tienden a descender. Para un agricultor es ventajoso vender su frijol temprano, ya que ésto puede causar una diferencia de 20% en el precio que él recibe. No sólo el precio al por mayor tiene importancia para el agricultor. Si ofrece su frijol antes de que la mayoría de los agricultores ofrezcan frijol, necesitará menos esfuerzo para venderlo, se enfrentará a menos restricciones de calidad y tendrá una mayor oportunidad de pago en efectivo, porque los comerciantes todavía tienen dinero en vez de frijol.

La precocidad como un medio para mejorar las oportunidades de venta es una estrategia dudosa. Si sólo un grupo limitado de agricultores tiene acceso a los materiales tempranos, este grupo venderá a precios mayores. Sin embargo, si todos los agricultores han obtenido acceso a los materiales tempranos, surgirá una demanda de materiales aún más tempranos. Esto finalmente puede conducir a una trampa donde se sacrificaría continuamente el potencial de rendimiento por la facilidad de mercadeo. Además, los materiales tempranos parecen tener granos más pequeños en promedio que los materiales tardíos, lo que afecta aún más la viabilidad de la precocidad como un medio para mejorar las oportunidades de venta (Kornegay, 1988). Sin embargo, para aumentar la factibilidad de una nueva introducción varietal, la precocidad es muy importante. Si los agricultores están orientados hacia el mercado no aceptarán rápidamente una variedad que retarda su acceso al mercado.

#### Alternativas a la precocidad

Los agricultores aprecian la precocidad por muchas razones, como se ha indicado en las secciones anteriores. Los agricultores están dispuestos a sacrificar el potencial de rendimiento o la capacidad de fijación de nitrógeno para obtener sus cosechas más temprano. ¿Por qué es tan apreciada la precocidad? En un alto grado ésto se puede comprender estudiando las alternativas a la precocidad.

Con respecto al riesgo, las alternativas a la precocidad son: mejores sistemas radicales (sequía); un sistema de seguros de cultivo; un sistema de distribución de semillas de alta calidad para evitar resiembras.

Con respecto a los aspectos de manejo de cultivos, en cuanto a la precocidad, se pueden considerar factores como los insumos protectores, la educación y, hasta cierto punto, otros cultivos.

El eficiente uso de los recursos se ha señalado como una razón importante para preferir variedades tempranas. Como una alternativa al uso eficiente de la tierra se puede considerar una mejor disponibilidad de fertilizante o los programas de reforma agraria. Para un uso más eficiente de la mano de obra, se puede considerar la mecanización. La precocidad para reducir las necesidades de capital se puede sustituir por una mejor disponibilidad de crédito y mediante la existencia de préstamos a tasas de interés razonables.

La disponibilidad alimentaria durante el año se puede mejorar con métodos de almacenamiento o con esquemas de distribución de alimentos y de crédito (para comprar alimentos). Finalmente, el deseo del agricultor por variedades tempranas para vender a mejores precios se podría sustituir con esquemas de apoyo de mercados.

La precocidad constituye una alternativa a muchas cosas diferentes, desde la mecanización hasta los seguros de cultivo. La precocidad es atractiva para muchos agricultores porque combina diferentes alternativas en un solo carácter. Las diversas alternativas a la precocidad son probablemente más difíciles de administrar y comprender. Además, muchas de las alternativas están fuera del alcance del agricultor individual y necesitan implementarse a nivel de la comunidad.

En total, se indicaron catorce alternativas a la precocidad, nueve de las cuales tienen una total o casi total dimensión institucional. Los programas de apoyo de mercados por ejemplo son inexistentes en muchos países o funcionan mal. En conclusión, para el pequeño agricultor individual, la precocidad es la alternativa a numerosas soluciones institucionales. Es la respuesta del pequeño agricultor al sector agrícola subdesarrollado en el cuál él opera. Esto también sugiere que si los arreglos institucionales mejoran, la demanda de los agricultores por variedades precoces probablemente se reducirá.

## Midiendo el Valor de la Precocidad

El autor de este documento no conoce la existencia de estudios que traten explícitamente de medir el valor económico de la precocidad. Hay tres razones para explicar esta falta. Primero, las metodologías económicas a menudo se desarrollan en las zonas templadas y después se aplican en las zonas tropicales. Como la precocidad es menos importante en las zonas templadas, allí probablemente nunca se desarrollaron métodos. Segundo, medir los beneficios de la precocidad es muy difícil, porque tiene tantas dimensiones diferentes. Tercero, como se ha indicado en la sección anterior, la precocidad es la respuesta de los agricultores pobres a los arreglos institucionales deficientes. Esto significa una "segunda mejor solución". La mayoría de los economistas están más interesados en estudiar los mercados e instituciones que están funcionando bien que en estudiar una "segunda mejor solución".

Se pueden hacer algunas sugerencias para medir el valor de la precocidad. Se puede estudiar la evidencia de adopción. ¿Cuántos kilos extra por hectárea se necesita cosechar para compensar una cierta falta de precocidad? Por ejemplo, ICTA-Quetzal en Guatemala es una variedad mejorada con una razonable difusión, sin reemplazar a las variedades tradicionales. Produce unos 320 kg más por hectárea pero se tarda 25 días más. Entonces, parece que en Guatemala la precocidad de un día tiene un valor de aproximadamente 13 kg.

El problema con este método es que fuera de la longitud del ciclo de crecimiento y rendimiento, otras diferencias (tamaño de granos, resistencia) puede afectar la comparación. Esto se puede evitar usando métodos de elicitación, que se usan también a menudo en el análisis de riesgos (Binswanger, 1980). En estos métodos se obtienen las opiniones de los agricultores sobre el valor relativo de la precocidad versus el rendimiento. Esto se hace en situaciones hipotéticas. Tiene la ventaja de no involucrar otras diferencias pero también tiene la desventaja de que la

comparación es artificial.

Una manera completamente diferente de medir el valor de la precocidad es mediante el estudio y el cuestionamiento de los agricultores sobre sus objetivos, actividades, actitudes, recursos y limitaciones. Con base en esta información se puede construir un modelo de producción que representa el comportamiento del agricultor. En este modelo se puede simular el efecto de las variedades tempranas. En comparación con los métodos anteriormente descritos, este método amplía la comprensión de por qué los materiales tempranos gustan a los agricultores. Sin embargo, el procedimiento metodológico es más complejo; el procedimiento es normativo (incluye una regla de decisión); y es muy difícil especificar un modelo de producción completo.

### Conclusiones

La precocidad tiene muchas dimensiones. Puede mejorar el uso de mano de obra, tierra y capital, disminuir el riesgo y la inseguridad, facilitar el manejo de los cultivos, proporcionar alimentos poco después de sembrar y mejorar las perspectivas de mercado. En el mejoramiento por precocidad es muy importante saber cuál dimensión se está considerando, para hacer una evaluación rigurosa (de mejoramiento o institucional) de las alternativas. Debe estar muy claro que la precocidad es mucho más que un mecanismo de escape a la sequía.

Para comprender la precocidad, no es suficiente estudiar el cultivo de frijol, ni aún la asociación de frijol. A menudo se valora la precocidad porque mejora la organización del sistema de producción y facilita el manejo agrícola. De igual manera, el estudio del sistema de producción puede ayudar a comprender por qué no se necesita precocidad.

La precocidad se puede combinar útilmente con la "tardicidad". Si se usan variedades tempranas para ampliar el período de siembra, para obtener

alimentos rápidamente, o para tener acceso a capital intermedio para fines de producción, no es necesario que todo el frijol sembrado sea temprano. Un agricultor puede tener parcelas con diferente capacidad de retención de agua. Podría sembrar variedades tempranas en la tierra seca y tardías en la tierra húmeda.

Desde una perspectiva socio-económica la precocidad parece ser, más que un mecanismo de escape a la sequía, un mecanismo de escape a la "deficiencia institucional". Para muchos agricultores la precocidad es una manera de tratar con mercados, facilidades de crédito y servicios de mecanización que funcionan mal. Esto sugiere que el mejoramiento de cultivos se debe integrar en planes de desarrollo más completos. Los componentes institucionales de dichos planes se podrían centrar en el uso de créditos y la mecanización, reduciendo los objetivos y las limitaciones del componente de mejoramiento de cultivos.

La precocidad tiene un precio. Esto se aprecia más claramente en el reducido potencial de rendimiento. Donde las deficiencias institucionales son considerables y hay una gran necesidad de precocidad, los agricultores están dispuestos pagar un precio alto por ella. Desgraciadamente, el autor no ha hallado estudios económicos que traten, de una manera sistemática, de calcular el precio de la precocidad.

En América Latina, la precocidad tiene un gran potencial para aumentar la productividad laboral. Aún en fincas pequeñas la productividad se ve limitada por puntos máximos estacionales en la mano de obra. Si la precocidad puede contribuir a reducir estos máximos estacionales extendiendo las actividades agrícolas durante una mayor parte de la estación de cultivo, ésto tendría un gran valor estratégico en la lucha para aumentar el ingreso de los pequeños agricultores.

Finalmente, la precocidad tiene que asociarse con la pobreza. Las personas pobres viven al día y no esperarán hasta la próxima semana, si

pueden obtener algo mañana. Es bien conocido que la incapacidad para ahorrar e invertir se correlaciona firmemente con la pobreza. La conclusión final es que la precocidad no se relaciona con las expresiones "el tiempo es oro" ni "de la prisa no queda nada". Se relaciona con ambas expresiones al mismo tiempo. A menudo ayuda a las personas a sobrevivir día tras día y año tras año. Sin embargo, si pudieran prescindir de la precocidad, ésto querría decir que ellos han alcanzado condiciones de vida sustancialmente mejores.

### Bibliografía

- Binswanger, H.P. 1980. Attitudes towards risk; Experimental measurement in Rural India. *American Journal of Agricultural Economics*, vol 62 (3) pp. 395-407.
- Bittenbender, H.C., R.P. Barret, B.M. Indire-Lavasa. 1984. Beans and cowpeas as leaf vegetables and grain legumes. East Lansing, Michigan State University, Bean/Cowpea CRSP, monograph No.1.
- CECORA, 1988. Internal price data, Bogota, Colombia.
- Kornegay, J. 1988. Comunicación personal. CIAT, Cali, Colombia.
- Ruiz, M., A. Viana and S.H. Orozco. 1988: Aceptación y pronóstico de impacto en Guatemala con la variedad de frijol ICTA-Ostua, Trabajo presentado en la reunión del PCCMCA, 21-25 marzo, San Jose, Costa Rica.
- Schuh, G.E. 1988. Agricultural Development and Technology Demand in Latin America towards the year 2000: some issues presented to NARDS think tank, CIAT, Cali, Colombia. October 3-7, 1988. Mimeograph.
- Viana, A., S.H. Orozco and D. Pachico. 1986. El impacto tecnológico y económico de las nuevas variedades de frijol generadas y transferidas para agricultores del sur-oriente de Guatemala, Centro América. Mimeógrafo, CIAT, Cali, Colombia.
- Zandstra, H.G., E.C. Price, J.A. Litsinger and R.A. Morris. 1981. A methodology for on-farm cropping systems research. IRRI, Los Baños, The Philippines.

## Agradecimiento

A Abelardo Viana, CIAT-Guatemala, quien ha estado recalcando la precocidad desde 1984 y quien proporcionó valiosas sugerencias para este trabajo.

Cuadro 1. Rendimientos por hectárea de diferentes tipos de frijol x diferentes sistemas de cultivo, en el sudeste de Guatemala, 1985.

|                             | A (primer semestre) <sup>1</sup> |                        |                    | B (segundo semestre)     |                      |
|-----------------------------|----------------------------------|------------------------|--------------------|--------------------------|----------------------|
|                             | Variedades tempranas             | Variedades intermedias | Variedades tardías | Variedades tradicionales | Variedades mejoradas |
| Monocultivo                 | 1350                             | 1818                   | 1038               | 976                      | 1464                 |
| Asociación con maíz         | 1364                             | 909                    | 1402               | 864                      | 1135                 |
| Asociación con sorgo y maíz | 1122                             | 1364                   | 1243               | 694                      | 990                  |
| Asociación con sorgo        | 1092                             | 779                    | 1266               | 841                      | 1179                 |
| Rendim. promedio            | 1232                             | 1218                   | 1237               | 844                      | 1192                 |
| Rend. promedio/día          | 19.0                             | 15.6                   | 13.7               | 13.0                     | 13.2                 |

1. No hay referencias específicas a variedades tradicionales ni mejoradas.

Fuente: Datos internos, Economía de Frijol, CIAT.

Cuadro 2. Sistemas de producción tradicionales y experimentales, Ipiiales, Colombia 1988.

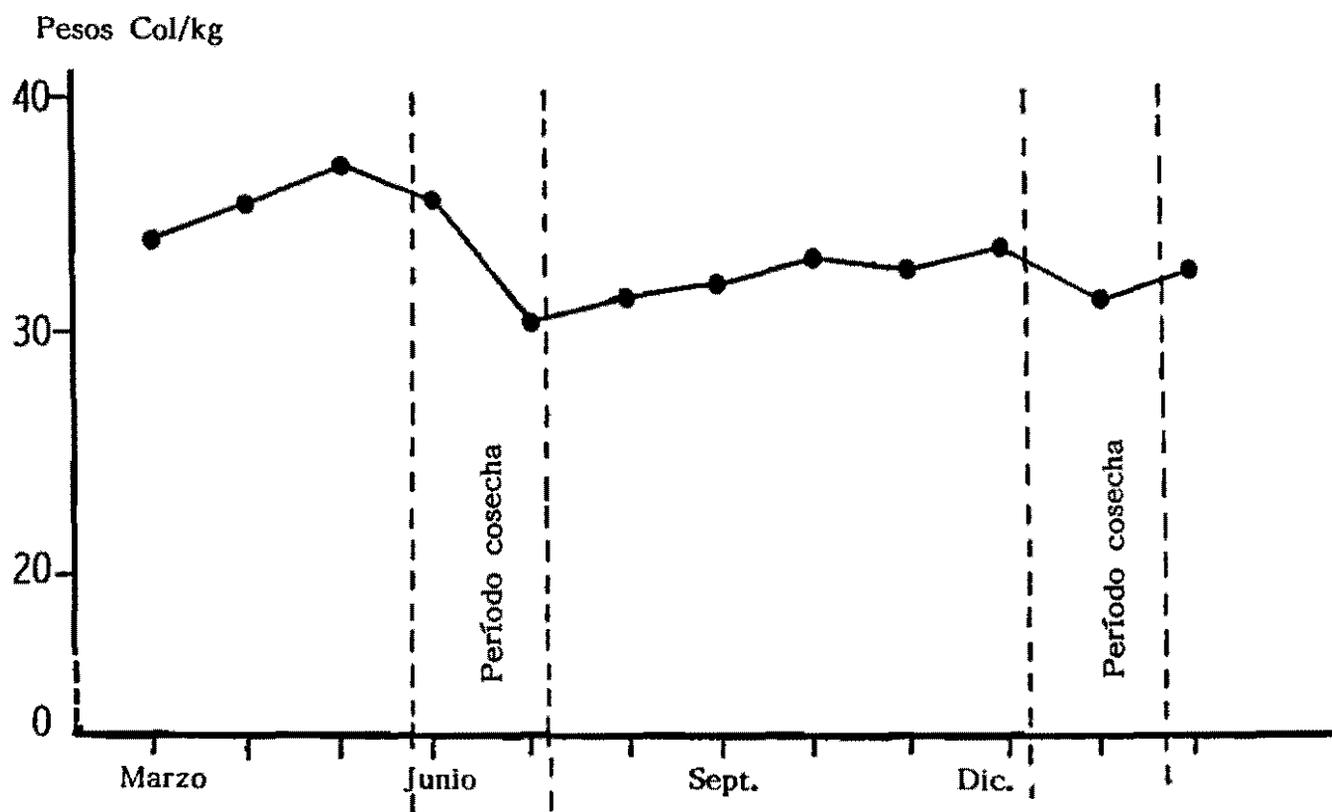
|  | Tradicional            |                          | Experimental                               |  |
|--|------------------------|--------------------------|--|--|
|  | (1)                    | (2)                      | (3)  | (4)  |
|  | Papa seguida de cebada | Frijol asociado con maíz | Frijol arbustivo seguido por cebada y papa | Frijol mejorado asociado con maíz mejorado |
| Duración (días)                                    | 150 + 120              | 245                      | 165 + 135                                  | 220  |
| Beneficio neto (US\$/ha)                           | n.a.                   | 703                      | 970  | 1046                                       |
| Costos en efectivo                                 |                        |                          |  |  |
| Costos totales                                     | n.a.                   | 0.32                     | >0.45                                      | 0.32                                       |
| Beneficio neto/día (US\$/ha/día)                   | n.a.                   | 2.87                     | 3.23                                       | 4.75                                       |
| Fertilidad residual                                | sí                     | --                       | no   | --   |
| Período disponible para pastoreo del ganado (días) | 70                     | 120                      | 40 - 70                                    | 145  |

Fuente: Datos internos, Sistemas de Producción de Frijol, CIAT.

## Figuras

Fig. 1. Colombia: precios promedio por mes 1982-1987. Radical,  
Bucaramanga.

Figura 1. Colombia: precios promedio por mes 1982-1987.  
Radical, Bucaramanga.



Fuente: CECORA, Bogotá

## ASPECTOS FISIOLÓGICOS DE LA PRECOCIDAD EN EL FRIJOL COMÚN

Jeffrey W. White\*

### Introducción

El interés reciente en el desarrollo de cultivares de maduración precoz de frijol ha planteado muchas preguntas relacionadas con la fisiología de cultivos de frijol. Primero es si la precocidad realmente ofrece ventajas que compensen la pérdida aparentemente inherente del potencial de rendimiento asociado con los ciclos cortos de crecimiento. Aceptando que la precocidad es deseable, uno puede preguntar cómo producir cultivares que combinen el nivel deseado de precocidad con un potencial de rendimiento aceptable. Este problema tiene dos facetas donde pueden ayudar las investigaciones de fisiología. La primera trata los efectos genéticos y ambientales sobre la fenología del frijol. Dado que el frijol es típicamente un cultivo que florece en respuesta a días cortos, los efectos del fotoperiodo son de interés específico. La segunda faceta es si ciertas características morfológicas o fisiológicas se pueden identificar para que los mejoradores las puedan usar como criterios de selección por rendimiento en materiales de maduración precoz. Este documento revisa la información disponible sobre estas cuestiones fisiológicas.

### Relación Entre Rendimiento y Madurez

En la ausencia de variaciones estacionales marcadas en los estreses, en particular la sequía o las temperaturas bajas, los genotipos de frijol de maduración tardía típicamente rinden sustancialmente más que materiales similares pero de maduración tempranas. Como un ejemplo, la Figura 1

---

\* Fisiólogo de cultivos, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

presenta datos de una prueba de rendimiento de 42 genotipos que varían en madurez de 52 a 83 días en CIAT Palmira. Esta diferencia en maduración se asoció con una diferencia de rendimiento de casi 2000 kg/ha resultando en una correlación lineal de  $r = 0.80$  ( $p = 0.01$ ).

Otra ilustración de la misma tendencia se halla en la revisión de Laing y co-investigadores (1984). Usando tratamientos de fotoperiodo para retardar la floración de Porrillo Sintético, hallaron que un retraso de 10 días en la madurez se asoció con un aumento de 1000 kg/ha de rendimiento. Algunos ejemplos adicionales son tratados por White e Izquierdo (1990) y el fenómeno es bien conocido en otros cultivos (Charles-Edwards, 1982).

Dada la fuerte evidencia acerca de la pérdida de potencial de rendimiento con la precocidad, es imperativo buscar pruebas de los supuestos beneficios de la precocidad que compensarían la pérdida esperada de potencial de rendimiento. Una situación donde los genotipos de maduración temprana puedan superar a los de maduración tardía es cuando un estrés importante aumenta durante el ciclo de cultivo, y la madurez temprana resulta en por lo menos un "escape" parcial del estrés. La sequía y las heladas son los ejemplos más obvios, pero para cualquier enfermedad o problema de plagas que aumenta en gravedad con el transcurso del tiempo, la madurez temprana también puede permitir el escape.

Se hallan pruebas circunstanciales para el escape a la sequía en viveros de frijol para sequía (White y Castillo, 1988). Cuando se comparan rendimiento y madurez, frecuentemente se encuentra una relación negativa, aunque ocurren muchas excepciones. Como un ejemplo único, la Figura 2 muestra una correlación negativa significativa entre rendimiento y madurez para 72 genotipos evaluados bajo sequía en Palmira. Un análisis simple del potencial de precipitación y evapotranspiración por periodos de cinco días durante el ciclo de crecimiento señaló que comenzando aproximadamente 25 días después de siembra, había un periodo de 40 días con sólo 22 mm de precipitación pero un potencial de evapotranspiración de 193 mm.

Un caso interesante en particular acerca del escape a la sequía es mostrado por *P. acutifolius*. Estudios independientes realizados en Honduras y en CIAT han sugerido que algunos genotipos de *P. acutifolius* son mucho más tempranos que las líneas típicas de *P. vulgaris*, y que esto puede explicar algo de la adaptación a la sequía asociada con *P. acutifolius* (Zuluaga et al., 1988; White y Castillo, 1988).

En lugar de preguntar si el escape a la sequía a través de la precocidad es una característica útil, un enfoque más productivo es preguntar bajo qué condiciones el escape a la sequía es útil. Desgraciadamente, responder esto requiere soluciones muy específicas a un sitio dado, ya que la respuesta depende de variables como distribución de precipitación, retención de humedad del suelo, y voluntad de los agricultores para tomar riesgos.

En vez de atribuir utilidad a la precocidad basada en escape a un estrés único, también se puede argumentar que la precocidad permite escapar de una variedad amplia de estreses que pueden variar en importancia de una estación a otra. Un enfoque para el estudio de dicho efecto es a través del análisis de pruebas de rendimiento multilocacionales. Al usar un análisis de tipo Finlay y Wilkinson (1963), se esperaría que los cultivares de maduración precoz muestren respuestas de regresión inferiores (B) y desviaciones más pequeñas de regresión (D).

En una revisión de datos de los Viveros Internacionales de Rendimiento y Adaptación de Frijol (IBYANs) a través de siete años, sólo el IBYAN de 1975 produjo una relación significativa entre días promedios a la madurez y B (White, 1984; Fig. 4), y no se hallaron correlaciones significativas. Esta evidente falta de relación entre precocidad y estabilidad se atribuyó al mismo rango típicamente estrecho en días a madurez hallado entre genotipos individuales del IBYAN.

Esta pregunta sólo ha recibido atención limitada en otros cultivos. Trabajando con 54 genotipos de sorgo en 48 ambientes, Saeed y Francis (1983) hallaron que más de la mitad de la variación en B se atribuyó a efectos de madurez, y D también fue afectado por la madurez.

### Control de la Precocidad

Si se acepta que la precocidad es un carácter deseable para ser buscado en el frijol común, la pregunta surge de cómo mejorar por precocidad para una región dada. Aunque dicho trabajo se podría efectuar en una base estrictamente empírica, la información sobre el control genético de la precocidad y sobre los efectos del fotoperiodo y la temperatura podría mejorar la eficiencia de mejoramiento.

Los estudios sobre la herencia de la precocidad en frijol común son pocos. Sin embargo, sólo dos o tres genes principales parecen ser de interés. Uno o dos genes ejercen un efecto directo sobre la madurez, mientras otro parece modificar la fenología indirectamente a través de sus efectos sobre el hábito de crecimiento.

Masaya et al. (1986) informaron que para el cruzamiento ICTA Quetzal x Rabia de Gato, la precocidad fue dominante y estaba controlada por un gen único cuando se evaluó en un sitio con una temperatura promedio de 29°C. Un trabajo reciente en CIAT (White et al., en preparación) con 19 genotipos de maduración precoz y de hábito indeterminado parece confirmar esto. Usando cruzamientos de prueba de los genotipos precoces con A 301 (como el progenitor femenino), todas las 19 poblaciones F<sub>1</sub> florecieron y maduraron casi tan temprano como el progenitor precoz respectivo. Las poblaciones F<sub>2</sub> fueron algo menos precoces, pero todavía fueron más precoces que el respectivo progenitor-medio (Cuadro 1). Se necesitan estudios adicionales para determinar si el mismo patrón de herencia se halla en genotipos determinados, y si los diferentes progenitores precoces comparten el mismo alelo dominante.

Otro gen conocido por ejercer un efecto importante sobre la fenología es el que gobierna el cambio entre hábito de crecimiento indeterminado a determinado. La mayoría de los estudios han sugerido que el hábito determinado es recesivo, mostrando una razón de segregación de 3 a 1, y se asocia con un aumento de 5 a 8 días en la precocidad (por ejemplo Bliss, 1971). Sin embargo, un trabajo reciente sugiere que las excepciones al patrón de herencia del tipo de tallo sí ocurren (O. Ortiz, 1988, comunicación personal).

La comprensión del control básico de la precocidad es un paso importante en predecir cuán precoz una progenie de un cruzamiento será. Sin embargo, dados los efectos conocidos de la temperatura y del fotoperiodo en la fenología del frijol común, se prevé fácilmente que la identificación de los genes básicos que controlan la precocidad será insuficiente, en particular cuando los materiales se cultivan bajo diferentes fotoperiodos o regímenes de temperatura. Por ejemplo, la Figura 4 presenta datos para evaluaciones de tiempo a madurez para 25 genotipos precoces cultivados en Cotaxtla, Veracruz, México (E. Lopez S., 1988, comunicación personal) y en CIAT Palmira. Aunque la correlación general es altamente significativa ( $r = 0.68$ ,  $p = 0.01$ ), algunos genotipos cambiaron su madurez hasta en ocho a diez días con relación a otros materiales. Además, en este caso, la respuesta al fotoperiodo no parece tener una asociación obvia con estos cambios. Ejemplos adicionales se hallan en Masaya et al. (1986) donde se encontró que las razones de segregación variaron cuando las poblaciones se cultivaron en dos sitios que diferían en temperatura media.

Nuestro conocimiento de los efectos del fotoperiodo y la temperatura en la fenología del cultivo no está todavía en la etapa donde uno puede predecir la fenología para cualquier genotipo bajo un conjunto dado de condiciones ambientales (Masaya y White, 1990). Sin embargo, cuatro principios proporcionan alguna guía:

1. Cada genotipo tiene un tiempo mínimo característico a la floración ("tendencia a florecer", "tasa de floración máxima"). Esto se expresa bajo fotoperíodos cortos y, temperaturas típicamente altas. Los problemas con la inestabilidad de la precocidad tienden a ocurrir como floración retardada, no precocidad excesiva.
2. Para genotipos sensibles al fotoperíodo, si la longitud del día es mayor que una longitud mínima crítica, la floración se retardará.
3. Las mayores temperaturas aumentan la sensibilidad al fotoperíodo. Este efecto se expresa más singularmente en materiales andinos adaptados a regiones más frescas.
4. Independiente del efecto en la sensibilidad al fotoperíodo, la tasa de desarrollo aumenta con la temperatura. Por lo tanto, si no ocurre un efecto fotoperiódico, las temperaturas más altas aceleran la floración y la madurez.

En selección por precocidad, los peores problemas con la inestabilidad probablemente ocurrirían cuando los materiales sean seleccionados bajo fotoperíodos cortos (latitudes bajas o estaciones invernales de cultivo) y entonces se cambien a fotoperíodos largos. Sin embargo, en algunos casos los efectos de la temperatura ciertamente serán un factor de confusión adicional.

La herencia de la respuesta al fotoperíodo en frijol requiere estudio adicional, pero la mayoría de las pruebas sugiere que dos genes están involucrados (Wallace y Masaya, 1987, comunicación personal). Una considerable variación en la sensibilidad al fotoperíodo ocurre dentro de materiales de maduración precoz (Cuadro 1).

## Criterios de Selección por Rendimiento en Materiales Precoces

Dado que la madurez temprana implica pérdida del potencial de rendimiento, la necesidad de hallar maneras eficientes para seleccionar por rendimiento bajo precocidad es aún más fuerte que cuando la madurez no es un factor. Si no se toman precauciones, la selección por rendimiento en precocidad indudablemente conducirá a la pérdida de la precocidad deseada.

Siguiendo las sugerencias en cuanto a maneras para aumentar el potencial de rendimiento en genotipos con madurez normal, un enfoque es sugerir características específicas de la planta que determinan parcialmente el potencial de rendimiento de genotipos de maduración precoz. Hasta el momento, el único intento para formular una lista de hipótesis que relacionen el rendimiento con las características de líneas de maduración precoz parece ser el de Rodríguez (1986) quien comparó el crecimiento de 13 genotipos precoces con el de 3 normales en dos semestres en CIAT Palmira. La prueba de dichas hipótesis no es tan simple como a primera vista se puede sugerir, porque ellas contienen implícitamente la sub-hipótesis de que una característica no solamente afecta el rendimiento sino que este efecto varía con la longitud del ciclo de crecimiento de genotipos individuales. Por ejemplo, no es suficiente decir que un índice de cosecha alto es deseable; se debe decidir si el índice de cosecha debe ser relativamente mayor en genotipos precoces o de maduración tardía. La manera más simple para probar dichas hipótesis es a través de regresiones múltiples. Usando el rendimiento como la variable dependiente, una prueba para los efectos significativos de la madurez, de la característica en cuestión y de la interacción entre la madurez y la característica debe sugerir si la característica es de importancia especial en materiales precoces. El significado de la interacción con la madurez es la prueba crítica ya que señala si el efecto de la característica varía con la longitud del ciclo de crecimiento.

Para ilustrar este enfoque, se examinaron cinco hipótesis usando datos de la misma prueba de 42 genotipos presentados en la Fig. 1. Las hipótesis fueron:

1. Llenado de vainas relativamente largo: ya que el rendimiento se correlaciona altamente con la longitud del período de llenado de vainas, pero la madurez temprana implica un acortamiento del período de llenado de vainas, la proporción relativa del ciclo de crecimiento asignado a llenado de vainas se debe aumentar en genotipos de maduración temprana. (La proporción del ciclo de crecimiento representado por el período de llenado de vainas se define como la longitud del período de llenado de vainas dividido por días a la madurez).
2. Tasa alta de crecimiento: el ciclo corto de crecimiento pone un límite fuerte en el crecimiento general, de manera que una tasa alta de crecimiento es imperativa. Un índice aproximado de la tasa de crecimiento es la biomasa a madurez.
3. Mayor índice de cosecha: nuevamente, ya que el crecimiento es limitado, el crecimiento que ocurre debe convertirse eficientemente en rendimiento, y el índice de cosecha debe ser especialmente alto. Además, con un tamaño más pequeño de planta, se necesita menos apoyo estructural. Esto también debe permitir un índice mayor de cosecha en genotipos precoces.
4. Semillas más grandes: la madurez temprana implica un período reducido para el establecimiento vegetativo. Ya que el tamaño grande de la semilla debe permitir una mayor tasa de crecimiento inicial del cultivo, la semilla grande puede ser particularmente deseable en genotipos de maduración precoz.

5. Menos semillas por vaina: con un período acortado de llenado de vainas, la tasa con la cual las vainas individuales se pueden llenar puede ser limitante. Por lo tanto sería deseable tener vainas más pequeñas, pero más numerosas. Como ya se argumentó que las semillas más grandes son deseables, la única alternativa es tener menos semillas por vaina.

Los análisis de varianza para las variables asociadas con estas cinco hipótesis se presentan en el Cuadro 2. En todos los casos, el efecto de la madurez es muy grande. La única hipótesis donde un efecto significativo de otras variables se halló fue en peso seco del cultivo. Ninguna interacción con madurez se halló en ninguna de las cinco características. Si se aceptan estos análisis como definitivos, uno concluiría que todas las hipótesis tienen que rechazarse. Una conclusión más generosa es que dichos análisis se deben intentar en un rango mayor de pruebas.

El problema relacionado de cómo seleccionar directamente por rendimiento en materiales precoces cuando los mayores rendimientos se asociarán con la madurez tardía también se puede enfocar a través del análisis de regresiones. Este enfoque parece superior al más convencional de calcular el rendimiento por día (rendimiento dividido por días a madurez) o la acumulación del rendimientos durante el llenado de vainas (rendimiento dividido por longitud del período de llenado de vainas) a pesar de la popularidad evidente de dichos índices (por ejemplo Wallace y Masaya, 1988; CIAT, 1987).

El rendimiento por día presenta un importante sesgo que frecuentemente favorece a los genotipos de maduración tardía, pero dependiendo de la relación concreta entre rendimiento y madurez en una prueba dada, también puede favorecer genotipos precoces intermedios. Este sesgo se ilustra mejor al considerar una línea que representa un nivel constante de rendimiento por día en un gráfico de rendimiento vs días a la madurez. Dicha línea es exactamente equivalente a definir un límite fijo para la

selección con base en el rendimiento por día. Si los datos de la Fig. 1 se re-proyectan incluyendo el origen en los dos ejes, se halla que una línea para el rendimiento por día = 25 kg ha<sup>-1</sup> pasa a través del origen, y en verdad cualquier línea para un rendimiento constante por día pasará a través del origen (Fig. 5). Esto se muestra mediante reorganización de la definición de rendimiento por día (RPD) como una función de rendimiento (R) y días a madurez (M).

$$RPD = R/M,$$

por lo tanto se convierte en

$$R = RPD * M,$$

el cuál es la ecuación de una línea a través del origen y con pendiente de RPD. Los cultivares que quedan por encima de la línea en la Figura 5 tienen por lo tanto rendimientos por día mayores de 25 kg/ha/día (por ejemplo RAB 60), y aquellos que quedan debajo, menos de 25 (por ejemplo G 2923). Para este conjunto de datos, si imaginamos límites inferiores sucesivos de rendimiento por día, es claro que todos los genotipos de maduración tardía serán seleccionados primero.

El tipo y gravedad del sesgo varía de prueba a prueba, según la relación concreta hallada entre rendimiento y días a madurez. Re-proyectando los dos semestres de datos de Rodr'iguez (1986), se halla que en el primer semestre el uso del rendimiento por día nuevamente favorecería a las líneas de maduración tardía (Fig. 6a), mientras que en el segundo semestre, habría un sesgo pequeño porque la relación entre rendimiento y días a madurez definiría una línea similar al del rendimiento constante por día (Fig. 6b). Para el caso dónde no se halla ninguna relación entre rendimiento y días a madurez, aquí ilustrado por datos de Masaya y co-investigadores (1988), la selección basada en el rendimiento por día probablemente favorecería líneas de maduración temprana (Fig. 7).

Afortunadamente, el análisis de regresiones ofrece una simple y más robusta alternativa. Si se calcula la regresión de rendimiento como una función de días a madurez (Fig. 1), los valores residuales para cada genotipo (desviaciones de la regresión) son equivalentes a los rendimientos corregidos para un efecto de la madurez. Por lo tanto, los genotipos superiores simplemente serán aquellos con los residuales positivos más grandes. Los resultados de usar diferentes criterios para la selección son evidentes en el Cuadro 3, donde se seleccionarían conjuntos muy diferentes de genotipos dependiendo de si se usa rendimiento por día, rendimiento en llenado de vaina, o desviaciones de regresión.

En la mayoría de las pruebas, un modelo lineal debe ser adecuado, pero donde los genotipos tempranos y tardíos son desventajosos (como puede suceder a latitudes mayores), la adición de un término cuadrático al modelo puede ser necesaria. Argumentos análogos se aplican a la selección basada en la acumulación de rendimientos durante el llenado de vainas. En este caso, días a madurez es reemplazado por duración de llenado de vainas.

### Conclusión

El mejoramiento por precocidad es una oportunidad importante y apasionante para los mejoradores de frijol. Aunque los estudios fisiológicos de precocidad son pocos (debido en parte a la escasez de genotipos precoces con niveles mínimos de resistencia a las enfermedades), la información fisiológica existente debe ayudar a que los mejoradores logren sus metas más eficientemente.

No parece haber dudas en que el escape a la sequía a través de la precocidad es una característica útil. Sin embargo, se necesitan estudios para señalar qué niveles de precocidad se necesitan para una zona productora dada. Los argumentos para el valor de precocidad como un mecanismo más generalizado de escape parecen plausibles, pero hacen falta datos concretos.

El control genético básico de la precocidad parece relativamente simple, y muchos genotipos precoces son ya conocidos. Quizás más problemática que el logro de precocidad en un sitio dado será la tarea de determinar los efectos de la temperatura y del fotoperíodo cuando los materiales precoces se siembren en ambientes diferente de aquellos en los cuales fueron seleccionados. Debe tenerse en mente que muchos materiales que son tempranos en CIAT muestran una sensibilidad intermedia o alta al fotoperíodo.

Estamos todavía lamentablemente lejos de poder sugerir un ideotipo para los genotipos de maduración temprana. Las hipótesis son fáciles de generar, pero las pruebas concretas son más problemáticas. Un enfoque promisorio es usar una regresión múltiple, permitiendo pruebas para las interacciones deseadas con la madurez.

Finalmente, los mejoradores del frijol no deben subestimar el problema inherente en el mejoramiento por rendimiento en genotipos precoces debido al hecho que el rendimiento generalmente varía directamente con la madurez. El uso tradicional de rendimiento por día parece de valor dudoso, pero nuevamente, el análisis de regresión o el uso de la madurez como una covariable en el análisis de varianza parece promisorio.

### Bibliografía

- Bliss, F.A. 1971. Inheritance of growth habit and time of flowering in beans, Phaseolus vulgaris L. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 96:715-717.
- Charles-Edwards, D.A. 1982. Physiological determinants of crop growth. Academic Press; Sydney. 161 pp.
- CIAT. 1987. Annual Report 1986 Bean Program. Working Document No. 27. CIAT; Cali, Colombia.
- Finlay, K.W. and G.N. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. Aust. J. Agric. Res. 14:742-754.

- Laing, D.R.L., P.G. Jones and J.H.C. Davis. 1984. Common bean (Phaseolus vulgaris L.) p. 305-351. In P.R. Goldsworthy and N.M. Fisher (eds.). The physiology of tropical field crops. John Wiley & Sons; New York.
- Masaya, P.M., D.H. Wallace and J.W. White. 1986. Genetic control of flowering behavior of tropical bean cultivars under two subtropical temperature regimes. Annu. Rept. Bean Improv. Coop. 29:54-55.
- Masaya S., P.M., R. Rodríguez C., G. Gálvez, S.H. Orozco and C. Orellana. 1988. Potencial de rendimiento y estabilidad de precocidad de algunas variedades tradicionales y poblaciones de fréjol en Centroamérica. Trabajo presentado en la XXXIV Reunión Anual del PCCMCA, San José; Costa Rica.
- Masaya, P.M. and J.W. White. 1990. Adaptation to photoperiod and temperature. In A. van Schoonhoven and O.V. Voysest (eds.). Bean (Phaseolus vulgaris L.) production and improvement in the tropics. CIAT; Cali, Colombia.
- Rodríguez C., R.R. 1986. Caracterización morfo-fisiológica e identificación de caracteres para mayor rendimiento en genotipos precoces de frijol común (Phaseolus vulgaris L.). M.Sc. Thesis. Colegio de Postgraduados; Chapingo, México. 178 pp.
- Saeed, M. and C.A. Francia. 1983. Yield stability in relation to maturity in grain sorghum. Crop Sci. 23:683-687.
- Wallace, D.H. 1985. Physiological genetics of plant maturity, adaptation and yield. Plant Breed. Rev. 3:21-167.
- Wallace, D.H. and P.N. Masaya. 1988. Using yield trial data to analyze the physiological genetics of yield accumulation and the genotype x environment interaction effects on yield. Annu. Rept. Bean Improv. Coop. 31:vii-xxiv.
- White, J.W. 1984. Associations among yield, yield stability and duration of growth cycle in IBYAN trials. p. 380-400. In International bean trials workshop. CIAT; Cali, Colombia.

- White, J.W. and J. Castillo. 1988. Studies at CIAT on mechanisms of drought tolerance in bean. p. 146-164. In J.W. White, G. Hoogenboom, F. Ibarra and S. Singh (eds). Research on drought tolerance in common bean. Documento de Trabajo No. 41. CIAT; Cali, Colombia.
- White, J.W. and J. Izquierdo. 1990. Physiology of yield potential and stress tolerance. In A. van Schoonhoven and O.V. Voyses (eds.). Bean (Phaseolus vulgaris L.) production and improvement in the tropics. CIAT; Cali, Colombia.
- White, J.W., S. Singh and C. Pino A. Inheritance of earliness in indeterminate bush common bean (Phaseolus vulgaris L.). (In preparation).
- Zuluaga, S., C.M. Elvir, C. Rodríguez S. and J.D. Erazo. 1988. Investigaciones sobre tolerancia a sequía en frijol en Honduras. p. 69-90. In J.W. White, G. Hoogenboom, F. Ibarra and S. Singh (eds). Research on drought tolerance in common bean. Documento de Trabajo No. 41. CIAT; Cali, Colombia.

Cuadro 1. Días a madurez de 19 genotipos precoces, A 301, y las respectivas generaciones F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub> de cruces con A 301 cultivado en CIAT-Palmira (White et al., en preparación).

| Genotipos precoces | Origen      | Hábito crecim. | Peso semilla | Foto. <sup>1</sup> resp. | Días a madurez |       |                |                |
|--------------------|-------------|----------------|--------------|--------------------------|----------------|-------|----------------|----------------|
|                    |             |                |              |                          | Geno. precoz   | A 301 | F <sub>1</sub> | F <sub>2</sub> |
|                    |             |                | mg           |                          |                |       |                |                |
| Aguascal. 11 4     | México      | 3              | 250          | S                        | 56             | 70    | 58             | 60             |
| G 2923             | El Salvador | 2              | 260          | N                        | 55             | 70    | 63             | 60             |
| G 3017             | Guatemala   | 3              | 220          | N                        | 56             | 70    | 60             | 62             |
| Orgullosa          | Nicaragua   | 3              | 280          | N                        | 56             | 70    | 61             | 62             |
| O.C. Sta. Rita     | México      | 3              | 350          | S                        | 56             | 70    | 58             | 60             |
| G 1345             | Nicaragua   | 3              | 220          | N                        | 57             | 69    | 59             | 62             |
| G 1344             | Nicaragua   | 3              | 200          | N                        | 58             | 69    | 62             | 66             |
| Zacaticano         | México      | 3              | 300          | S                        | 58             | 71    | 58             | 60             |
| O.C. 24 MV         | México      | 3              | 350          | S                        | 59             | 69    | 59             | 62             |
| Pata de Zope       | Guatemala   | 3              | 230          | N                        | 59             | 72    | 66             | 66             |
| Chile 20           | Chile       | 3              | 270          | S                        | 59             | 72    | 62             | 61             |
| A 59               | CIAT        | 2              | 270          | I                        | 60             | 71    | 62             | 64             |
| G 1965             | Guatemala   | 2              | 290          | I                        | 60             | 75    | 63             | 64             |
| Dilmason           | Turquía     | 3              | 330          | S                        | 61             | 71    | 61             | 65             |
| BAT 304            | CIAT        | 3              | 200          | I                        | 61             | 72    | 63             | 65             |
| RAB 60             | CIAT        | 3              | 230          | N                        | 61             | 71    | 61             | 66             |
| Rabia de Gato      | Guatemala   | 3              | 200          | N                        | 61             | 72    | 64             | 66             |
| Cuarenteno         | Nicaragua   | 3              | 350          | I                        | 62             | 71    | 63             | 65             |
| Favinha            | Brasil      | 3              | 410          | S                        | 64             | 71    | 62             | 65             |
| Media              |             |                |              |                          | 59             | 71    | 61             | 63             |

<sup>1</sup> Respuesta al fotoperíodo resumida de la escala CIAT del 1 al 8, donde N (1 ó 2) neutro al día, I (3 ó 4) es intermedia en sensibilidad y S (5 to 8) es sensible al fotoperíodo. Puntajes se basan en demora en floración bajo 18 horas de fotoperíodo artificialmente extendido en CIAT Palmira.

Cuadro 2. Resultados de regresiones múltiples en el rendimiento para cinco variables que hipotéticamente interactúan con días a madurez. Basado en datos de 42 genotipos en CIAT-Palmira.

| Fuente de variación                                       | DF | Cuadrado medio | F       |
|---|----|----------------|---------|
| <u>Proporción de ciclo como llenado de vaina (PROPOD)</u> |    |                |         |
| Días a madurez  | 1  | 6054347        | 67.5**  |
| PROPOD  | 1  | 4923           | 0.1     |
| PROPOD x madurez  | 1  | 7550           | 0.1     |
| Residuo   | 38 | 89638          |         |
| <u>Peso seco del cultivo a la madurez</u>                 |    |                |         |
| Días a madurez  | 1  | 6054347        | 124.3** |
| Peso seco cultivo   | 1  | 1519564        | 31.2**  |
| Peso seco cultivo x madurez                               | 1  | 7721           | 0.2     |
| Residuo   | 38 | 48696          |         |
| <u>Índice de cosecha</u>                                  |    |                |         |
| Días a madurez  | 1  | 6054347        | 76.8**  |
| Índice cosecha  | 1  | 267308         | 3.4     |
| Índice cosecha x madurez                                  | 1  | 154261         | 2.0     |
| Residuo   | 38 | 78872          |         |
| <u>Semillas por vaina</u>                                 |    |                |         |
| Días a madurez  | 1  | 6054347        | 70.4**  |
| Semillas por vaina  | 1  | 90822          | 1.0     |
| Semillas por vaina x madurez                              | 1  | 60480          | 0.7     |
| Residuo   | 38 | 85985          |         |
| <u>Peso semillas</u>                                      |    |                |         |
| Días a madurez  | 1  | 6054347        | 71.5**  |
| Semillas por vaina  | 1  | 1              | 0.0     |
| Semillas por vaina x madurez                              | 1  | 203214         | 2.4     |
| Residuo   | 38 | 84619          |         |

\*\* Significativo a nivel  $p = 0.01$ .

Cuadro 3. Comparación de días a floración y madurez, rendimiento y tres parámetros usados para corregir los efectos de longitud del ciclo de crecimiento en el rendimiento. Rendimiento en llenado de vainas es rendimiento dividido por duración de llenado de vainas. Desviación de la regresión es el residuo de la regresión en rendimiento como función de días a madurez.

| Genotipo  | Días a  |         | Rendim.<br>Rend.    | Rendim.<br>por día                    | Rendim. en<br>llen.vain. | Desviaciones<br>de regresión |
|-----------|---------|---------|---------------------|---------------------------------------|--------------------------|------------------------------|
|           | Florac. | Madurez |                     |                                       |                          |                              |
|           |         |         | kg ha <sup>-1</sup> | kg ha <sup>-1</sup> día <sup>-1</sup> |                          | kg ha <sup>-1</sup>          |
| G 4524    | 40      | 82      | 2351                | 28.6*                                 | 55.5x                    | -272                         |
| PVAD 1028 | 34      | 73      | 1785                | 24.7                                  | 46.4                     | -80                          |
| BAT 304   | 33      | 72      | 1794                | 25.1*                                 | 46.5                     | 16                           |
| BAT 37    | 38      | 71      | 1888                | 26.5*                                 | 55.9x                    | 132                          |
| G 3807    | 38      | 71      | 1860                | 26.1*                                 | 56.1x                    | 120                          |
| NAG 30    | 36      | 71      | 1847                | 26.0*                                 | 52.0x                    | 109                          |
| XAN 141   | 34      | 71      | 1802                | 25.3*                                 | 49.2                     | 73                           |
| XAN 145   | 38      | 71      | 1920                | 27.3*                                 | 58.2x                    | 217+                         |
| A 260     | 35      | 70      | 1986                | 28.0*                                 | 55.8x                    | 302+                         |
| XAN 146   | 35      | 70      | 1970                | 27.9*                                 | 56.4x                    | 294+                         |
| RAO 14    | 35      | 70      | 1416                | 20.2                                  | 40.5                     | -253                         |
| FVAR 1479 | 32      | 70      | 1325                | 18.9                                  | 34.8                     | -343                         |
| RAB 60    | 34      | 70      | 2135                | 30.5*                                 | 59.6x                    | 470+                         |
| G 6416    | 32      | 70      | 1447                | 20.8                                  | 38.5                     | -185                         |
| G 1965    | 31      | 69      | 1248                | 18.0                                  | 32.7                     | -364                         |
| A 496     | 30      | 69      | 1466                | 21.3                                  | 37.4                     | -139                         |
| DOR 200   | 36      | 69      | 1663                | 23.9                                  | 50.5x                    | 72                           |
| G 12494   | 30      | 69      | 1452                | 20.9                                  | 37.3                     | -137                         |
| FVAR 1474 | 33      | 69      | 1317                | 18.9                                  | 36.6                     | -271                         |
| BAT 41    | 35      | 69      | 1867                | 27.0*                                 | 55.3x                    | 286+                         |
| BAT 1388  | 32      | 69      | 2007                | 29.2*                                 | 53.6x                    | 433+                         |
| G 577     | 31      | 69      | 977                 | 14.3                                  | 26.1                     | -562                         |
| PVBZ 1776 | 33      | 68      | 1686                | 24.7                                  | 48.0                     | 151                          |
| A 59      | 32      | 68      | 1293                | 19.0                                  | 36.4                     | -205                         |
| G 2858    | 31      | 68      | 1811                | 26.7*                                 | 48.6                     | 324+                         |
| A 186     | 31      | 67      | 1441                | 21.4                                  | 39.8                     | 1                            |
| PVAD 823  | 32      | 67      | 1357                | 20.4                                  | 38.8                     | -63                          |
| PVMX 1604 | 31      | 67      | 1959                | 29.3*                                 | 55.1x                    | 561+                         |
| G 1344    | 31      | 67      | 1181                | 17.6                                  | 33.3                     | -209                         |
| G 4450    | 31      | 65      | 1300                | 19.8                                  | 38.5                     | 20                           |
| G 1621    | 31      | 65      | 611                 | 9.6                                   | 18.0                     | -619                         |
| G 274     | 31      | 64      | 716                 | 11.1                                  | 21.6                     | -472                         |
| G 7121    | 30      | 64      | 1270                | 19.8                                  | 37.9                     | 92                           |
| G 51      | 30      | 64      | 1565                | 24.4                                  | 46.5                     | 391+                         |
| G 57      | 31      | 64      | 1192                | 18.8                                  | 36.4                     | 22                           |
| G 1345    | 31      | 63      | 1461                | 23.0                                  | 45.5                     | 327+                         |
| G 122     | 30      | 63      | 1112                | 17.6                                  | 34.0                     | 8                            |
| G 4965    | 32      | 60      | 594                 | 9.9                                   | 21.1                     | -315                         |
| G 2923    | 30      | 60      | 1222                | 20.3                                  | 40.7                     | 344+                         |
| G 3017    | 29      | 59      | 890                 | 15.4                                  | 30.0                     | 116                          |
| G 3255    | 31      | 59      | 372                 | 6.5                                   | 13.4                     | -394                         |
| G 2883    | 27      | 52      | 263                 | 4.9                                   | 10.4                     | -1                           |

\* Genotipos seleccionados con base en rendimiento por día mayor que 25 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>

x Genotipos seleccionados con base en rendimiento en llenado de vainas mayor que 50 kg ha<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>.

+ Genotipos seleccionados con base en la desviación de la regresión mayor que 200 kg ha<sup>-1</sup>.

## Figuras

- Fig. 1. Relación entre rendimiento y días a madurez para 42 genotipos cultivados en CIAT Palmira.
- Fig. 2. Relación entre rendimiento y días a madurez para 72 genotipos cultivados en CIAT Palmira. A. Rendimiento vs días a madurez. B. Distribución de precipitación durante estación de crecimiento.
- Fig. 3. Relación entre el coeficiente de regresión para rendimiento y días a madurez para 20 genotipos de IBYAN 1975.
- Fig. 4. Comparación de días a madurez de 25 genotipos de maduración temprana cultivados en Cotaxtla, Ver., México y en CIAT Palmira. Los símbolos N, I, y S indican respuesta al fotoperiodo: neutra al día, intermedia, y sensible como se describe en el Cuadro 1.
- Fig. 5. Relaciones entre rendimiento y días a madurez que ilustran el sesgo introducido al usar rendimiento por día como criterio de selección. La línea corresponde a un rendimiento constante por día de  $25 \text{ kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$ . Los datos son de 42 genotipos cultivados en CIAT Palmira.
- Fig. 6. Relación entre rendimiento y días a madurez que ilustra el sesgo introducido al usar rendimiento por día como criterio de selección. Las líneas corresponden a un rendimiento constante por día según se indicó. Los datos son de 16 genotipos cultivados en CIAT Palmira en dos semestres de 1985, y son del trabajo de Rodríguez (1986). A. Semestre A. B. Semestre B.
- Fig. 7. Relación entre rendimiento y días a madurez que ilustra el sesgo introducido al usar rendimiento por día como criterio de selección. La línea corresponde a un rendimiento constante por día de  $20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$ . Los datos son de 122 genotipos cultivados en Jutiapa, Guatemala según descritos por Masaya et al. (1988).

Figura 1. Relación entre rendimiento y días a madurez para 42 genotipos cultivados en CIAT Palmira.

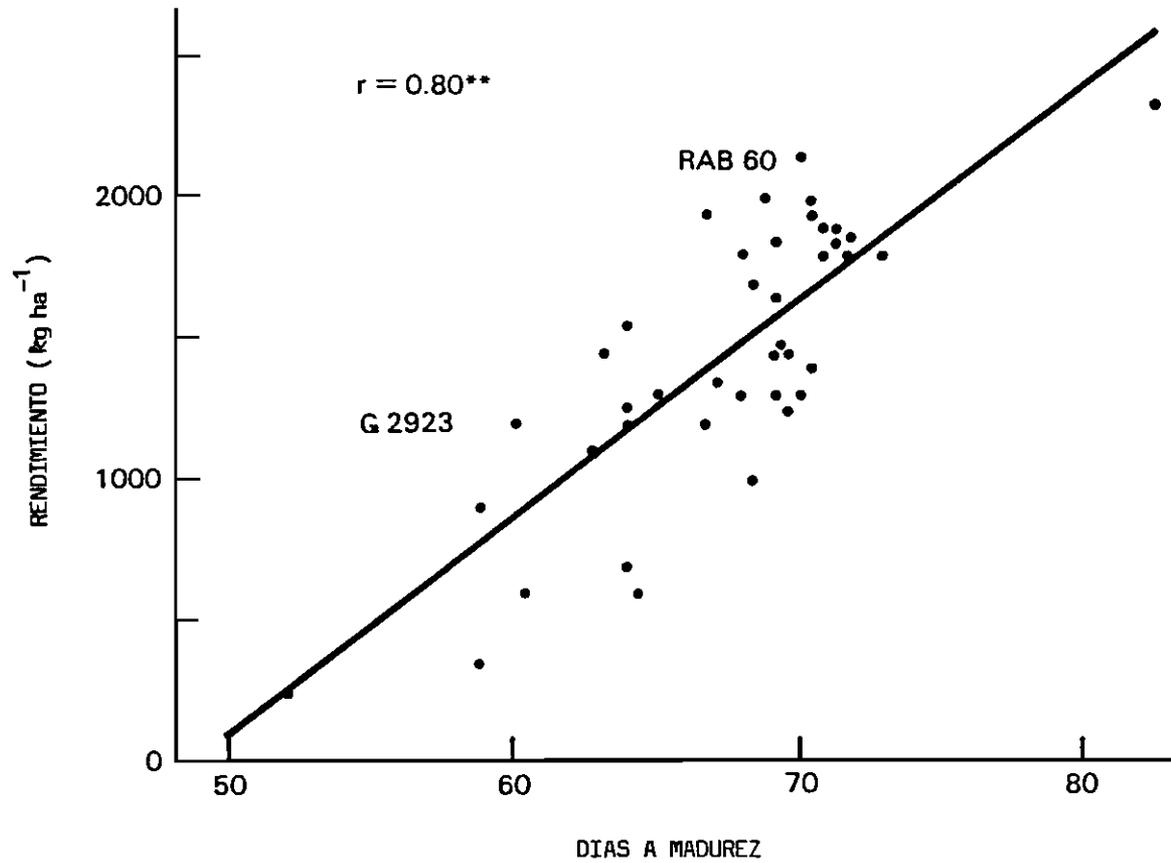


Figura 2A. Relación entre rendimiento y días a madurez para 72 genotipos cultivados en CIAT Palmira.

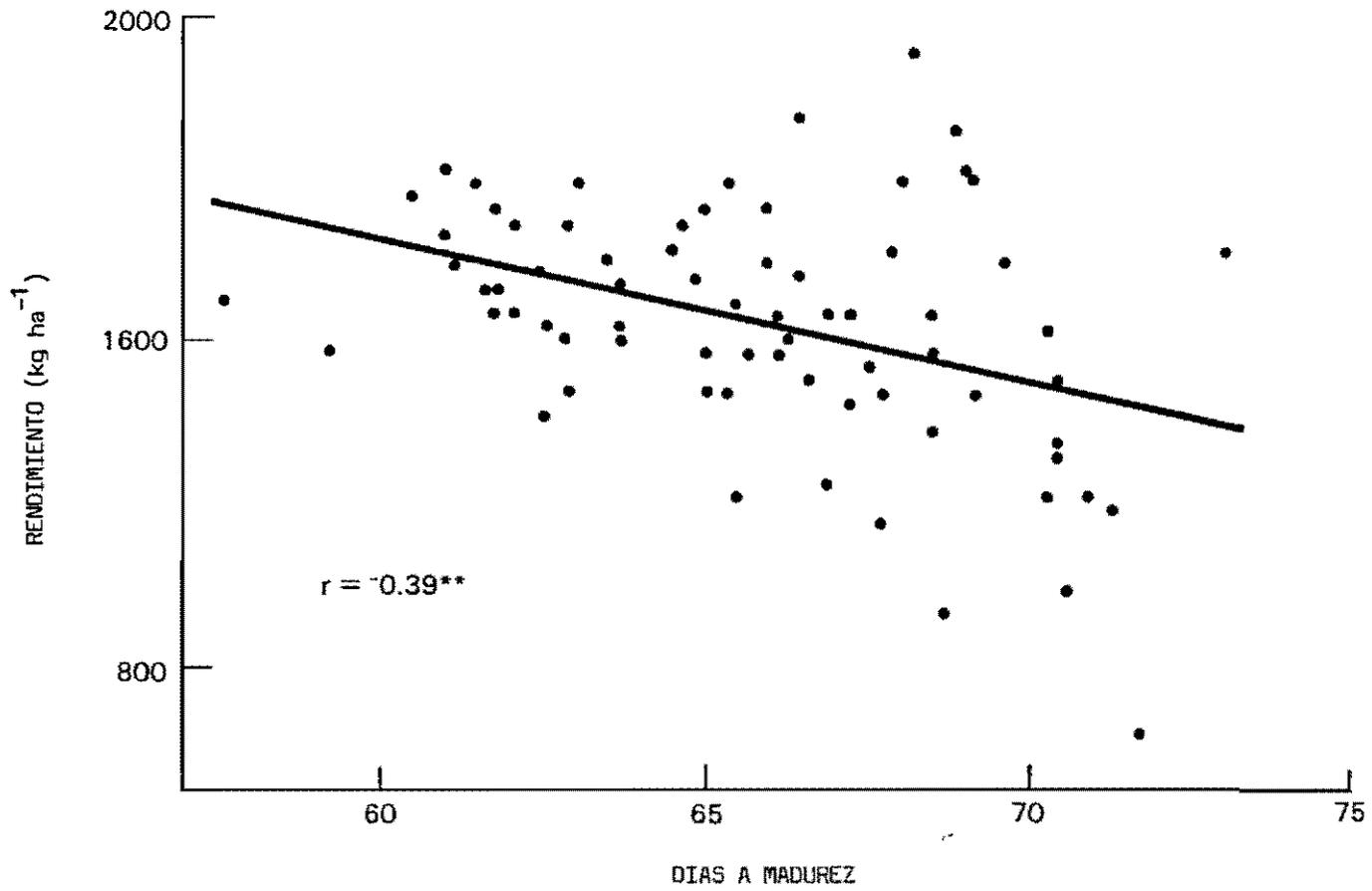


Figura 2B. Relación entre rendimiento y días a madurez para 72 genotipos cultivados en CIAT Palmira.

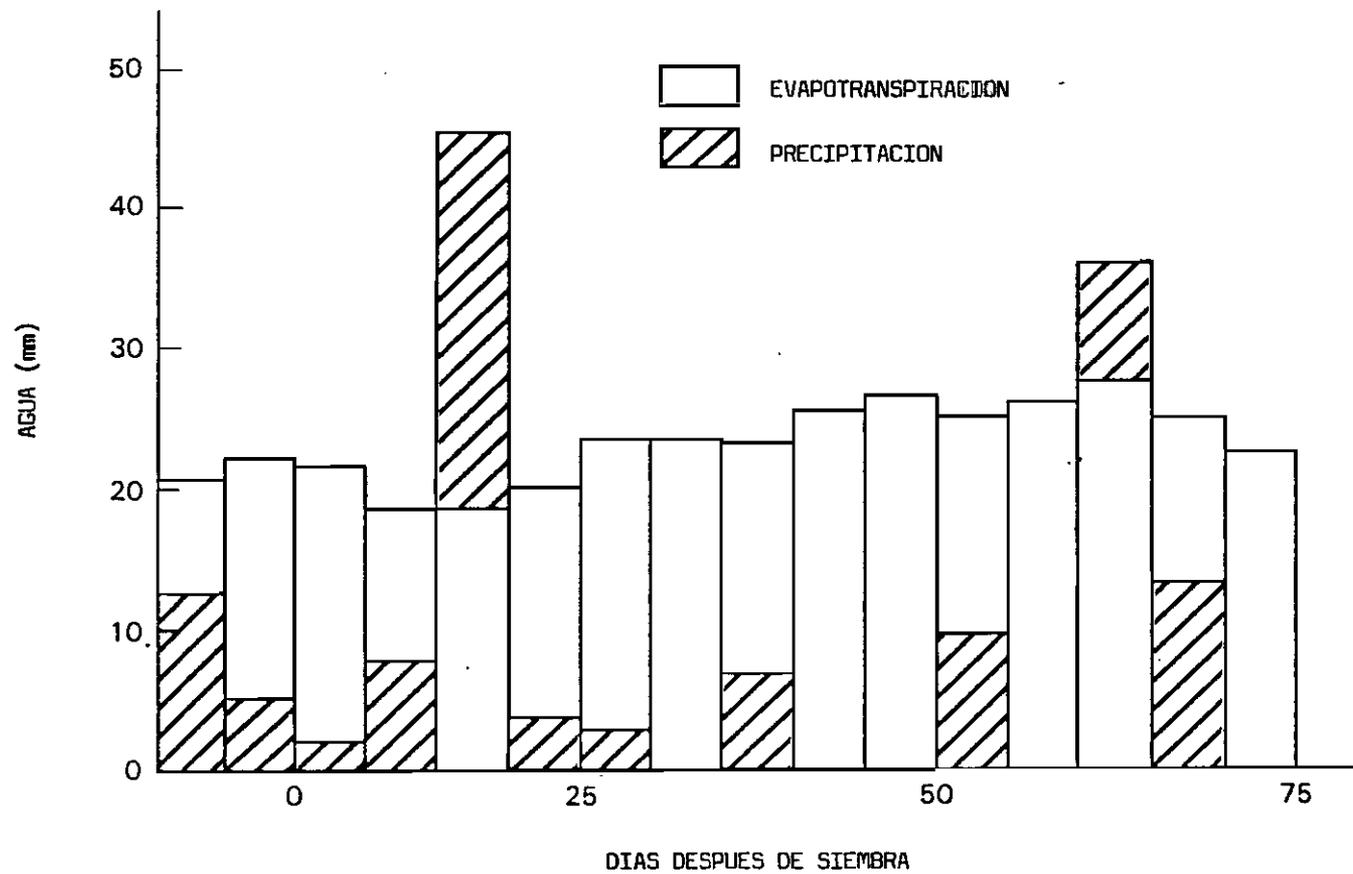


Figura 3. Relación entre el coeficiente de regresión para rendimiento y días a madurez para 20 genotipos de IBYAN 1975.

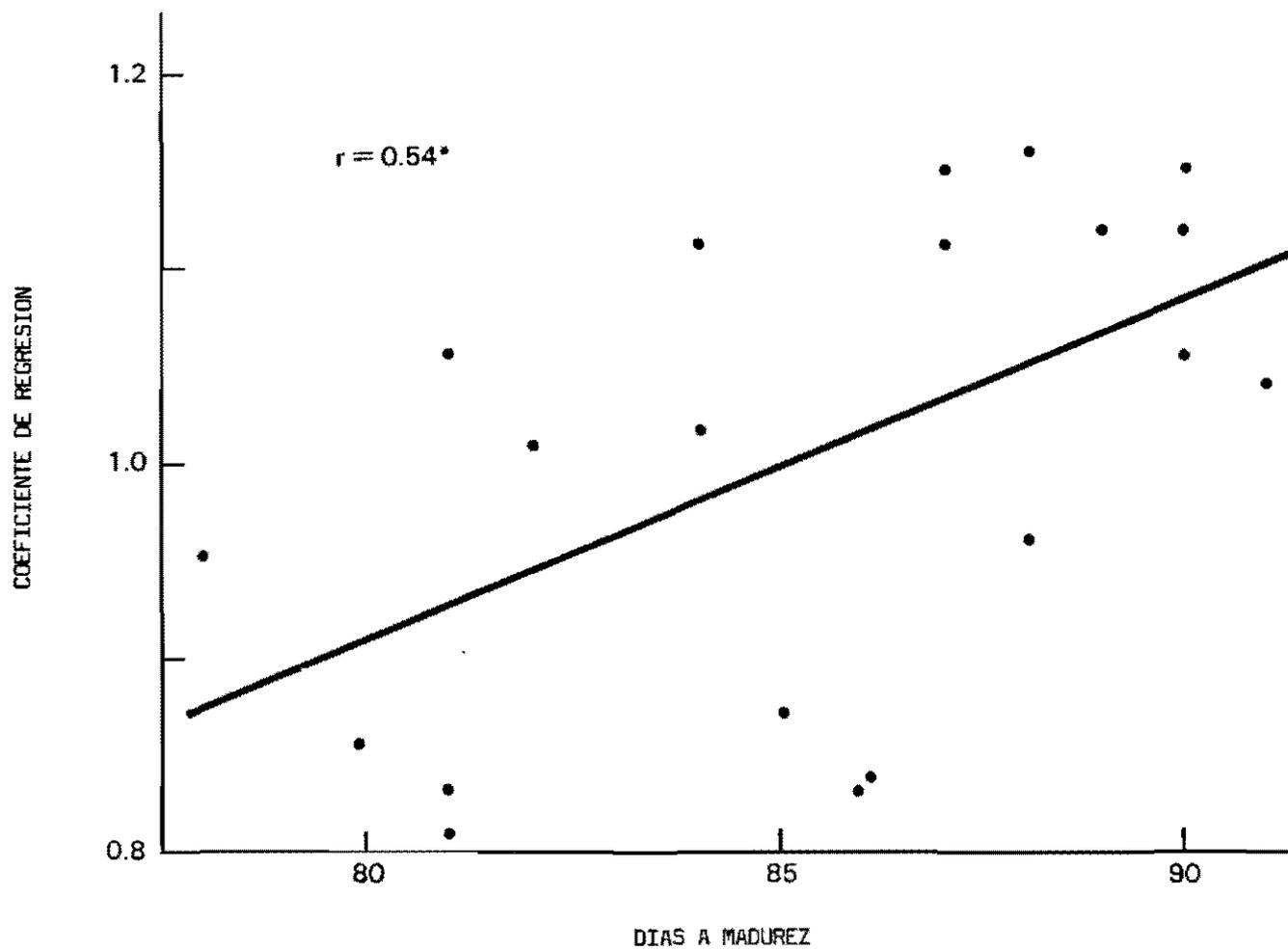


Figura 4. Comparación de días a madurez de 25 genotipos de maduración temprana en Cotaxtla, Ver., México y en CIAT Palmira. Los símbolos N, I, y S indican respuesta al fotoperíodo: neutra al día, intermedia, y sensible como se describe en el Cuadro 1.

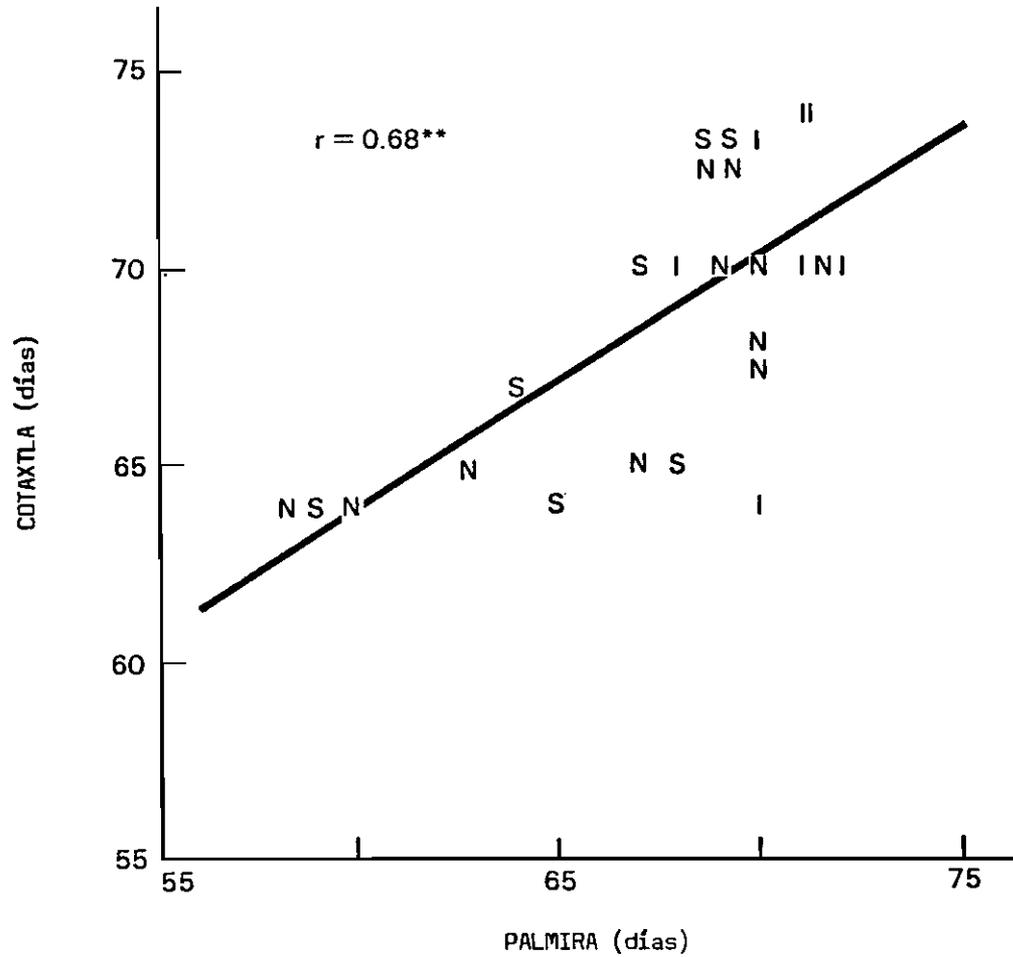


Figura 5. Relaciones entre rendimiento y días a madurez que ilustran el sesgo introducido al usar rendimiento por día como criterio de selección. La línea corresponde a un rendimiento constante por día de  $25 \text{ kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$ . Los datos son de 42 genotipos cultivados en CIAT Palmira.

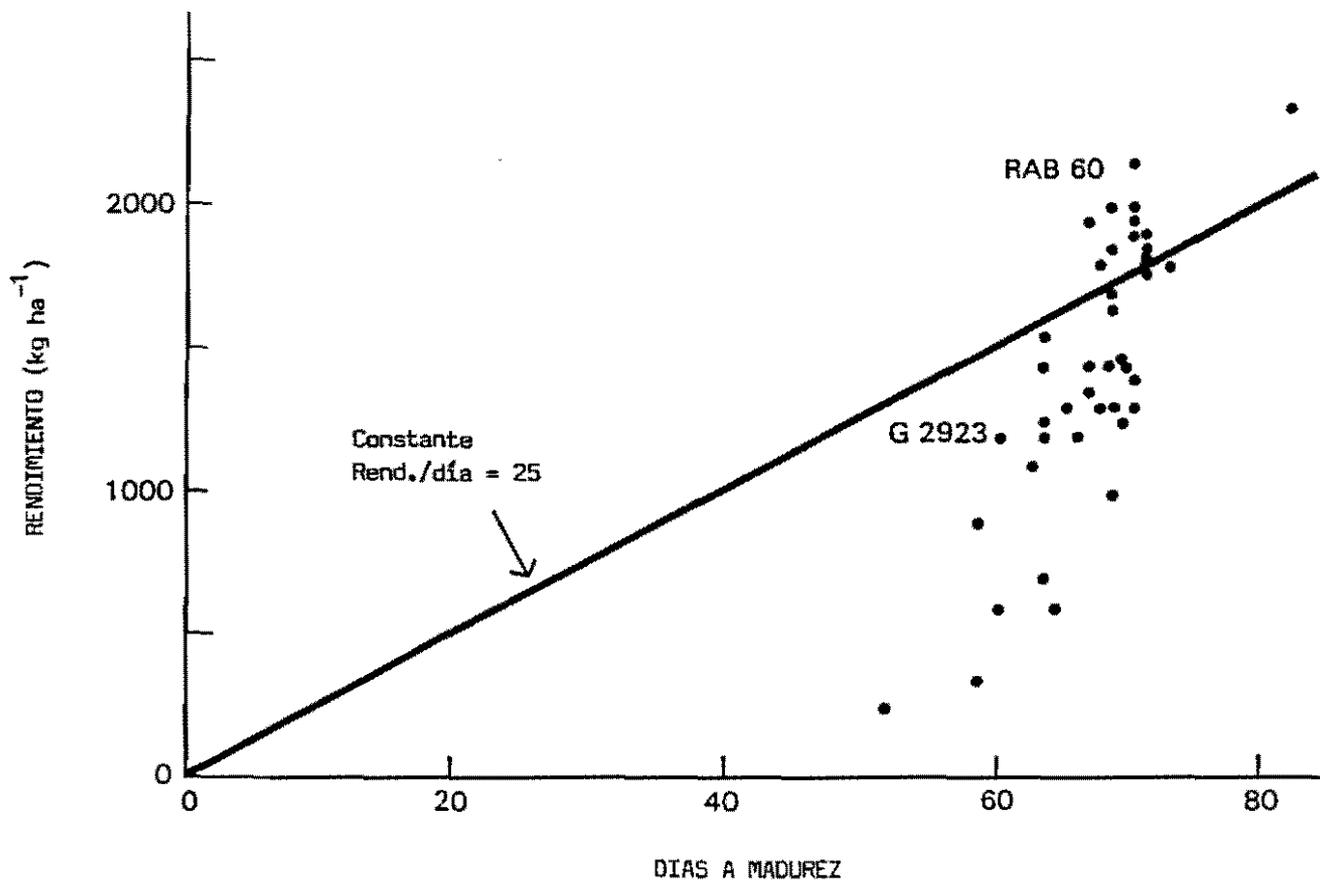


Figura 6A. Relación entre rendimiento y días a madurez que ilustra el sesgo introducido al usar rendimiento por día como criterio de selección. Las líneas corresponden a un rendimiento constante por día según se indicó. Los datos son de 16 genotipos cultivados en CIAT Palmira en dos semestres en 1985, y son del trabajo de Rodríguez (1986). Semestre A.

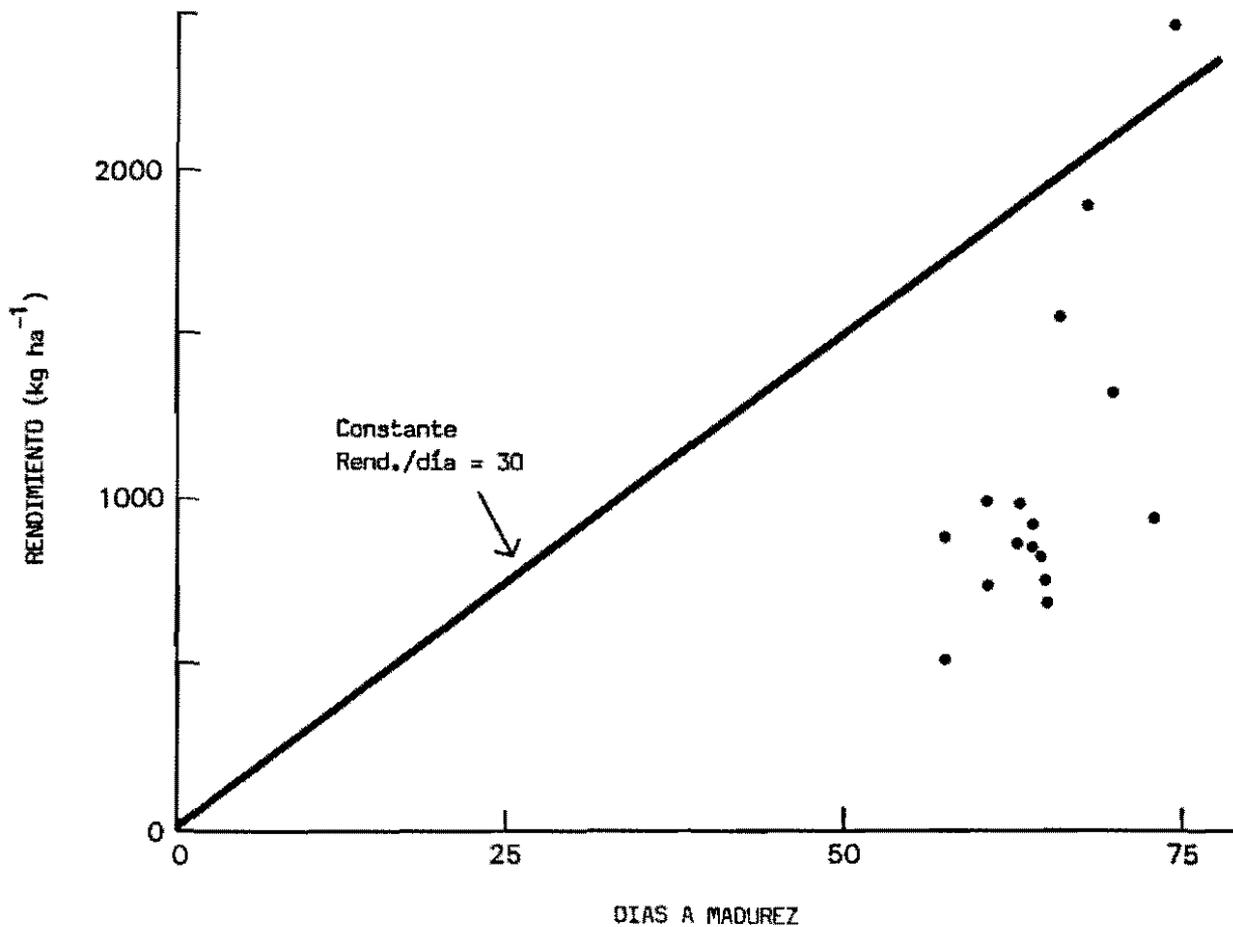


Figura 6B. Relación entre rendimiento y días a madurez que ilustra el sesgo introducido al usar rendimiento por día como criterio de selección. Las líneas corresponden a un rendimiento constante por día según se indicó. Los datos son de 16 genotipos cultivados en CIAT Palmira en dos semestres en 1985, y son del trabajo de Rodríguez (1986). Semestre B.

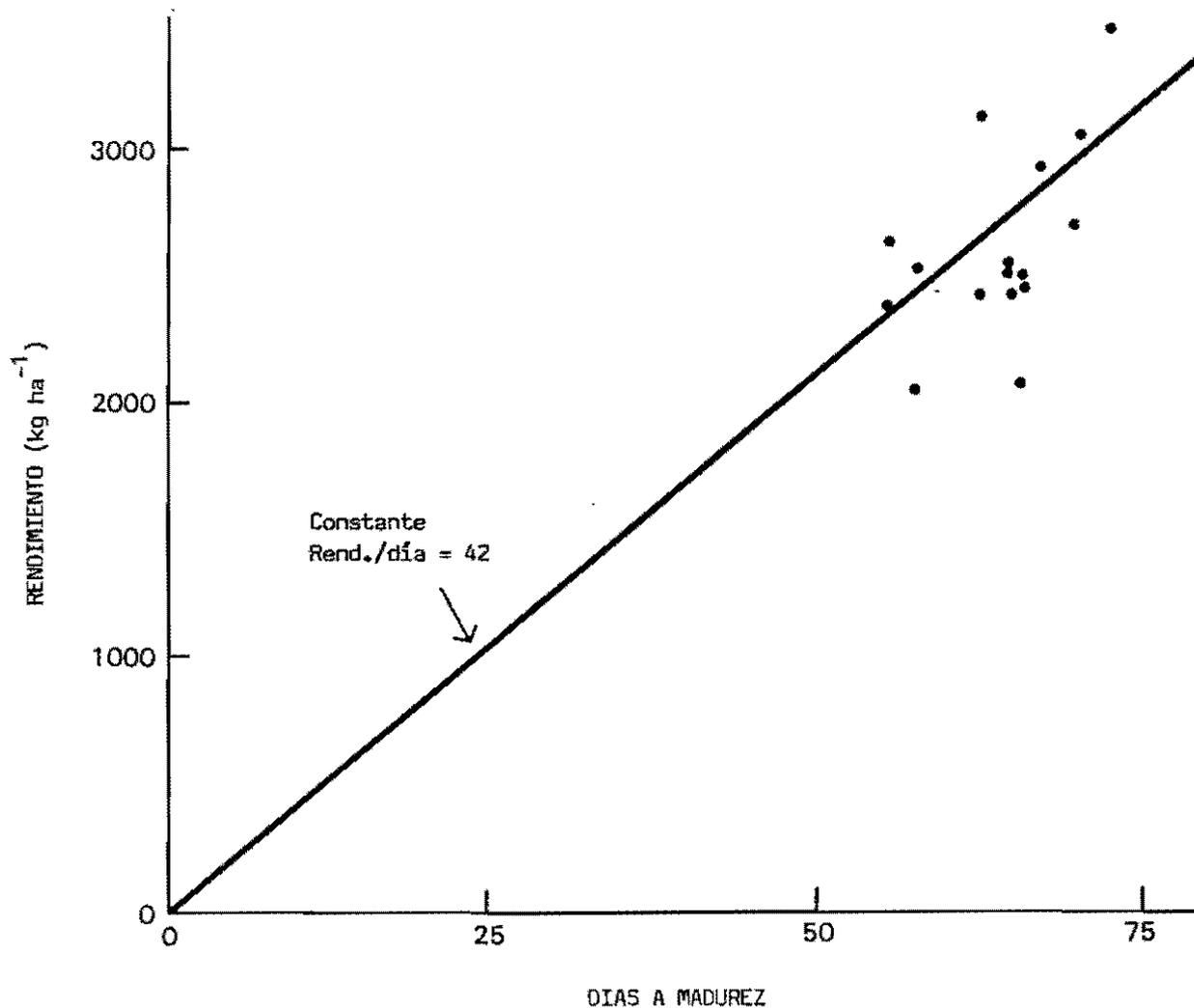
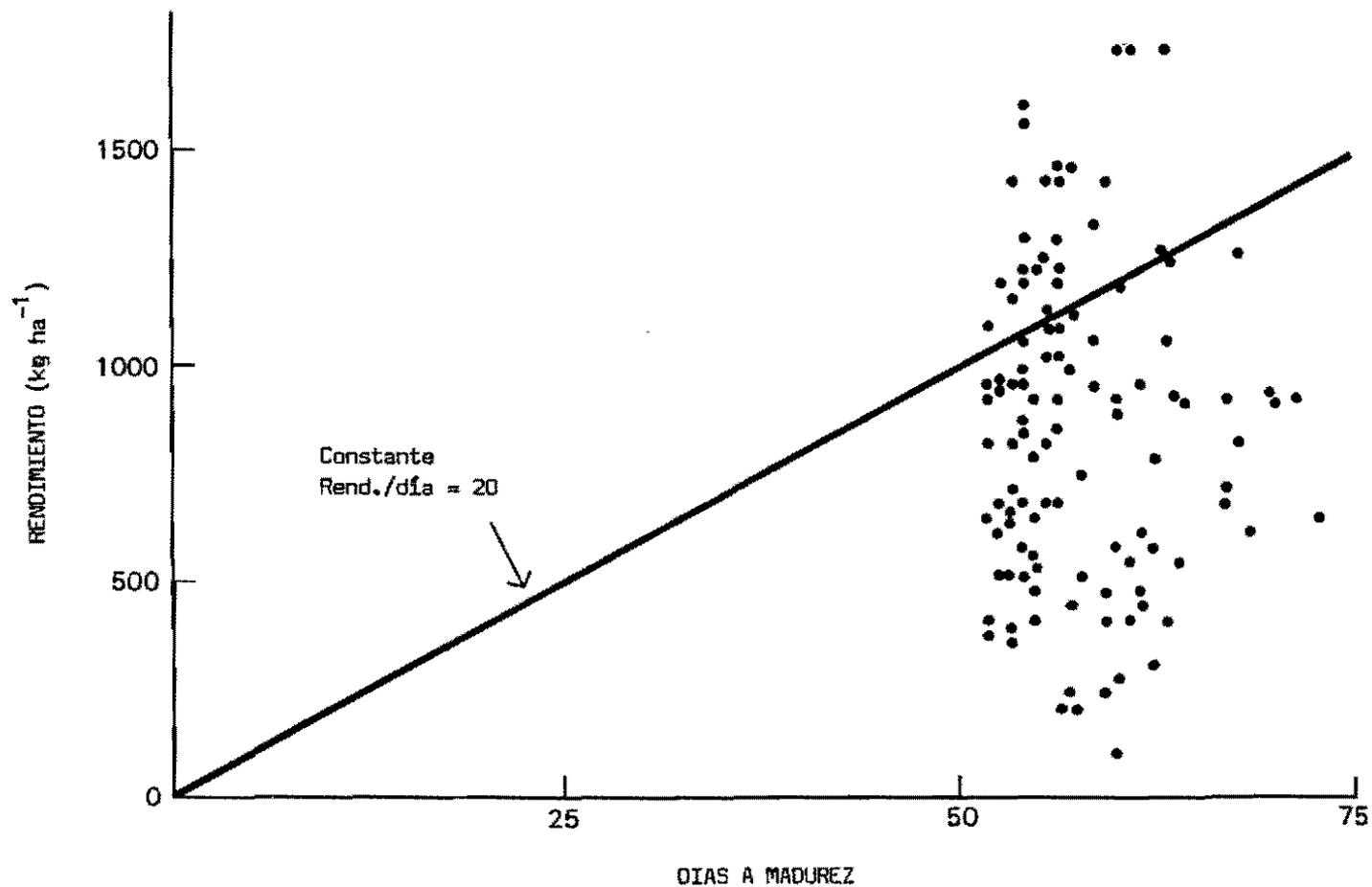


Figura 7. Relación entre rendimiento y días a madurez que ilustra el sesgo introducido al usar rendimiento por día como criterio de selección. La línea corresponde a un rendimiento constante por día de  $20 \text{ kg ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$ . Los datos son de 122 genotipos cultivados en Jutiapa, Guatemala según descritos por Masaya et al., (1988).



EL DESARROLLO DE VARIEDADES DE MADURACION PRECOZ PARA LOS  
SISTEMAS AGRICOLAS DE CENTROAMERICA

Porfirio Masaya S.\*

1. Introducción

La producción de frijol en Centroamérica tiene ciertos rasgos comunes a través de los cinco países.

- a. La mayor parte de la producción ocurre de abril a noviembre.
- b. Se cultivan predominantemente los tipos II y III con grano pequeño del tipo Mesoamericano (pool genético del grupo de faseolina S).
- c. Es un cultivo de pequeñas fincas.
- d. Es frecuente la producción en sistemas mixtos o en cultivos secuenciales.
- e. Con frecuencia, la familia que lo produce, es a la vez, consumidora de una parte significativa del volumen producido.

En República Dominicana, Cuba, y en época reciente en Guatemala, un volumen apreciable de la producción proviene de siembras que se hacen durante el periodo seco bajo riego que comienza en octubre, aprovechando algunas lluvias en climas bajo influencia de vientos que se mueven de Norte a Sur durante invierno del Hemisferio Norte.

En todos los países de Centroamérica y el Caribe los gobiernos se enfrentan al dilema de mantener los precios de los alimentos populares, a niveles bajos para los pobres de los centros urbanos y al mismo tiempo

---

\* Fitomejorador, Programa de Frijol, ICTA, Apartado Postal 231 "A",  
Zona 10, Guatemala, Guatemala.

mejorar las condiciones de vida de los productores de dichos alimentos populares que son campesinos pobres.

Esta situación y la creciente presión sobre la tierra cultivable estimula el desarrollo de sistemas de producción intensivos en los cuales el ciclo de un cultivo limita las opciones para que otro cultivo de relevo ocupe la misma área de terreno durante la temporada de clima favorable.

En el caso del frijol común, las variedades actuales se adaptan a zonas de temperatura media alrededor de 23°C. Estas temperaturas ocurren en los trópicos americanos en elevaciones entre 800 y 1400 metros sobre el nivel del mar. Estas son zonas de valles pequeños rodeados de montañas, por lo que la mecanización, que permite abaratar la producción de alimentos, no se ha podido extender. Las llanuras costeras o las tierras bajas mecanizables son demasiado húmedas y demasiado calurosas o con frecuencia carecen de vías de comunicación o presentan deficiencias o excesos de algún elemento mineral o un pH inadecuado. En esas zonas el control de malezas y el drenaje adecuados son problemáticos.

Como consecuencia de esta situación, se ha planteado la necesidad de desarrollar variedades de maduración precoz, con resistencia a las principales enfermedades y plagas en la región, arquitectura erecta y alto potencial de rendimiento. El Programa Cooperativo Regional de Frijol de Centroamérica, México y el Caribe, inició en 1987 un proyecto para ayudar a resolver la urgencia de este tipo de variedades.

## 2. Fenología, Adaptación y Rendimiento

El valor agrícola de una variedad de frijol está definido por la armonía entre los dos procesos fisiológicos más integrales, en la planta: el crecimiento y el desarrollo. El crecimiento ha sido definido como el aumento irreversible en tamaño de una célula, órgano o planta. El desarrollo es el cambio irreversible en las funciones o forma de una célula

o grupo de células de una planta.

En la prueba de variedades de los cultivos a menudo hablamos de adaptación, entendiéndose por adaptación la capacidad de la planta para cumplir sus funciones vitales en un medio ambiente dado. Cuando hablamos de frijol, una planta anual senescente que cultivamos por sus semillas, debemos entender adaptación como la habilidad de la planta para germinar, crecer, florecer y formar frutos y semillas.

Por otro lado, el agricultor define la adaptación de variedades de frijol por la capacidad de éstas para crecer, florecer y producir semillas dentro de los límites de su sistema agrícola. Estos límites están definidos por el clima, el suelo y las características socioeconómicas de la finca.

En Centroamérica y el Caribe, ha surgido la necesidad de variedades de frijol que se adapten a rotaciones de cultivos o a períodos de lluvias cortos, dando origen a la búsqueda de variedades precoces. Sucede también que el tipo de planta de frijol que se ajusta a tales requerimientos es más eficiente pero requerirá mejor manejo agronómico por ser el tipo "no competitivo" visualizado como ideotipo de alto rendimiento (Donald, 1968).

### 3. Control Genético del Tiempo de Floración y Madurez

El tiempo de madurez en Phaseolus vulgaris está determinado por una tendencia a florecer o patrón de desarrollo básico, como sigue:

#### 3.1 Crecimiento determinado vs crecimiento indeterminado

3.1.1 Variedades determinadas. En variedades determinadas, el gene recesivo fin determina la diferenciación del meristemo apical en una inflorescencia. El alelo dominante Fin codifica para un crecimiento vegetativo en el meristemo apical. Es posible que exista un meristemo

terminal reproductivo que nunca llega a producirse, bajo las condiciones normales de cultivo en los cultivares indeterminados. Probablemente el estímulo codificado por el gene fin es necesario para la diferenciación del meristemo terminal como una estructura reproductiva pero no suficiente para la diferenciación ulterior de las diferentes estructuras florales, como sépalos, pétalos, anteras y estigma (Bidwell, 1974).

3.1.2 Variedades indeterminadas. Las variedades indeterminadas, carecen de un gene para diferenciación de un meristemo floral apical. El gene Fin presente en estas plantas permite el mantenimiento de la dominancia apical para un crecimiento vegetativo. Por ello estas variedades continúan creciendo y formando nudos en el tallo principal en forma prolongada.

### 3.2 Modulación de la floración por el fotoperíodo y la temperatura

Las múltiples investigaciones que se han realizado sobre el fotoperiodismo en varias especies (Bidwell, 1974; Vince-Prue, 1975) y las que se han realizado en Phaseolus vulgaris (Ojehomon, 1966) permiten hacer algunas conclusiones.

Existen por lo menos dos loci en la planta que codifican para la respuesta a las condiciones de fotoperíodo y temperatura.

Al menos un alelo en cada locus, provoca el retraso en el desarrollo del meristemo floral que normalmente se diferencia primero. En las variedades determinadas (Tipo I) dicho meristemo floral ocurre en la axila del nudo más alto en el tallo principal (Evans, 1975). En las variedades indeterminadas dicho meristemo floral ocurre en la axila de la primera hoja trifoliada del tallo principal (Masaya and Wallace, 1984), cuando la temperatura media es de 16 a 18°C.

De acuerdo a los resultados en otras especies vegetales podemos

suponer que en la planta de frijol en variedades indeterminadas una substancia desconocida que actúa como estímulo floral activa genes para la diferenciación de un meristemo en la axila de la primera hoja trifoliada. Este estímulo floral se sintetiza en las hojas y se transporta al meristemo. Una vez iniciado el proceso de síntesis y traslado, sus efectos son permanentes e irreversibles (Bidwell, 1974). Sin embargo, parece necesaria la subsecuente activación de los mismos genes o quizás genes diferentes para la ulterior diferenciación de las diferentes estructuras florales. Hay indicaciones de que se necesita la interacción de azúcares y de hormonas para la completa puesta en marcha del inicio de la floración (Bidwell, 1974).

Hay también indicaciones de que el óptimo de temperatura para el desarrollo de estructuras florales y crecimiento del fruto es más bajo que el óptimo para crecimiento de tallos y hojas en todas las especies de plantas. Probablemente por ello, cuando las plantas de frijol crecen en regímenes de temperatura más altas que 16-18°C se desarrollan ramas en las axilas de la primera hoja trifoliada y las hojas subsiguientes en vez de racimos florales. Esto se presenta en el Cuadro 1 con datos tomados de un estudio realizado en Guatemala en 1983.

De acuerdo con esta hipótesis, la no diferenciación del meristemo axilar de la primera hoja en el tallo principal se debería a un aumento en la fotosíntesis neta sin que ocurra un aumento correspondiente en el número de ciclos inductivos nocturnos. Es de hacer notar que éste es un efecto de la temperatura sobre el crecimiento y desarrollo.

El fotoperiodo tiene también un efecto similar. Los días largos son en realidad noches cortas. De acuerdo a lo que se conoce sobre el mecanismo de acción del fotoperiodo y de los fenómenos asociados con el fotoperiodismo, podemos interpretar los resultados experimentales observados como una interacción entre una fotosíntesis más alta durante el día y un ciclo inductivo más corto y por ello más débil.

El efecto de días largos tiene así un mecanismo de acción doble. Por una parte, el periodo de luz más prolongado produce una cantidad mayor de productos de la fotosíntesis acumuladas durante el día. Por otro lado, una noche corta (asociada a un día más largo) reduce la cantidad de estímulo floral sintetizado (ver Cuadro 3). La participación de los productos de la fotosíntesis en los procesos de inducción y diferenciación es bien conocido (Bidwell, 1974). En el caso del frijol, el efecto de la fotosíntesis sobre la inducción floral se puede notar también por los efectos de cualquier tratamiento o práctica cultural, que aumente la fotosíntesis sobre la posición de la primera inflorescencia en el tallo principal. Por ejemplo, el uso de espalderas en comparación con el crecimiento como planta postrada aumenta la fotosíntesis neta medida como acumulación de biomasa y también produce la aparición de la primera inflorescencia en el tallo principal en un nudo más alto, indicando una demora en la inducción floral, tal como se aprecia en el Cuadro 2. La fotosíntesis más intensa produjo un retraso fisiológico, en la inducción y/o diferenciación de las inflorescencias pero no un retraso en tiempo, ya que el número de días a primera flor fue esencialmente igual.

Podemos concluir entonces que tanto las temperaturas medias superiores a  $16-18^{\circ}\text{C}$  como la duración del día más allá de 12 horas, demoran fisiológicamente la inducción hacia meristemas florales y la diferenciación de las estructuras florales. Este proceso sucede tanto en variedades llamadas "sensitivas" como en las insensitivas. Desafortunadamente estos procesos han permanecido ignorados por los mejoradores y el énfasis de la investigación en los años anteriores se ha centrado casi exclusivamente en la fenología del cultivo.

El número de días requeridos para la antesis será entonces la resultante del número de ciclos día-noche requeridas (ciclos inductivos) y de la tasa de crecimiento de los primordios florales. Los alelos presentes en las variedades "sensitivas" requieren un mayor número de ciclos inductivos y/o noches más largas y cálidas.

Las variedades insensitivas son sinónimo de variedades precoces. Estas variedades florecen en aproximadamente 28 días bajo condiciones de temperatura alrededor de 24°C. Bajo regímenes de temperatura media inferior a ese valor, la floración se demora.

#### 4. Precocidad y Rendimiento

Las variedades mejoradas de frijol producen rendimientos máximos si combinan una distribución espacial de las hojas que permita el aprovechamiento máximo de la luz y el CO<sub>2</sub> en los espacios entre las diferentes hojas o niveles de hojas, con una duración óptima del crecimiento y una eficiencia máxima de la acumulación de fotosíntesis hacia semillas. Las variedades precoces tienen alta eficiencia pero tamaño pequeño. El tamaño de la planta es fuertemente definido por el número de nudos en la planta el que a su vez está definido por el número de días entre germinación y floración y por la temperatura.

Los agricultores Centroamericanos prefieren una variedad precoz pero quizás no están concientes de que el rendimiento se reduce, en comparación con variedades tardías, a menos que se cambien las distancias de siembra y posiblemente las cantidades de fertilizante aplicado.

El término precocidad ha sido usado libremente, siendo necesario definir para cada área de producción el número de días que definen el tiempo de madurez.

Los diferentes alelos que seguramente existen para los por lo menos dos loci que son influenciados por los días largos producen cambios profundos en el tamaño y morfología de una planta, aún cuando los correspondientes cambios en la fenología, no sean profundos. En frijol, los efectos genéticos sobre la tasa de desarrollo de estructuras florales van asociados con efectos en el tamaño y distribución de biomasa en la planta. El uso de modelos de simulación, probando variaciones en las tasas

de desarrollo, ha confirmado esto (Wallace, 1985).

#### 5. Prioridades de Investigación Futura

Los investigadores y mejoradores de frijol pueden tener una mejor comprensión de las necesidades en cada región de producción si se conviene en definir ambientes de producción o más bien ambientes de adaptación, y a la vez se definen tipos de madurez en el frijol común.

Los efectos genéticos se visualizarían mejor si conociéramos los efectos principales de las genes de respuesta al fotoperíodo y a la temperatura. Tomando en cuenta el principio en sistemas biológicos hacia la simpleza y ahorro de energía no parece probable que se hayan duplicado genes que cumplan funciones iguales en la planta. Aunque la observación superficial de los efectos sobre la fenología produzca la impresión de que los diferentes genes de respuesta a fotoperíodo y temperatura tienen funciones vitales similares, (desde un punto de vista de su utilidad a la supervivencia de la especie), seguramente difieren en sus funciones o en los factores del ambiente a las cuales responden.

Hay evidencia de que existen diferentes genes con efectos de diferente intensidad sobre la fenología pero cuyos efectos sobre la distribución de biomasa y morfología podemos explotar en el mejoramiento. Esto significa por ejemplo, que podemos seleccionar cultivares precoces pero sensitivos al fotoperíodo con adaptación local a cada región de adaptación. Se pueden citar algunos ejemplos. La variedad Pata de Zope (G-37) es un tipo precoz en el Sur Oriente de Guatemala ( $23^{\circ}\text{C}$  - 13.5 horas) pero tardío (sensitivo) en los Estados Unidos, y parece responder más a los días largos que a las temperaturas altas.

La variedad San Martín, es un tipo precoz en el altiplano de Guatemala ( $16-19^{\circ}\text{C}$  - 13.5 horas) pero tardío y desadaptado en las zonas bajas costeras y parece que responde más a las temperaturas altas que a los días

largos. Lo importante de señalar en este caso es que ambas variedades son consideradas tipos precoces en la zona de su adaptación y cultivo comercial.

Para algunos mejoradores los tipos de maduración precoz son también los más eficientes y por lo tanto el ideotipo de alto rendimiento. El número reducido de hojas permite una mejor intercepción de luz aún en las hojas inferiores y un mejor desarrollo de vainas. Sin embargo, la mayoría de variedades precoces centroamericanas son de tipo II o III y su arquitectura es más bien pobre. Uno de los objetivos prioritarios inmediatos debe ser el desarrollo de un número significativo de líneas con arquitectura erecta y maduración precoz. Hay evidencia de que la combinación de ambos caracteres es factible. Estas líneas deben mostrar algún tipo de retraso en la floración para que las vainas se desarrollen a partir del tercer nudo en el tallo principal y evitar las pérdidas por pudrición.

Una vez que exista ese conjunto de líneas precoces erectas es necesario investigar la densidad de siembra, variando principalmente la distancia entre surcos para compensar la pérdida en rendimiento debida a un período más corto de crecimiento. Estos estudios deberán incluir el estudio de las opciones de fertilización.

### Bibliografía

- Bidwell, R.G.S. 1974. Plant Physiology. Macmillan; New York.
- Donald, C.M. 1968. The breeding of crop ideotypes. Euphytica 17:385-403.
- Evans, L.T. 1975. Crop Physiology. Cambridge Univ. Press; London.
- Masaya, P. and D.H. Wallace. 1984. Effect of elevation (temperature) on number of days to and node of flowering in beans. Bean Improv. Coop. 27:199-202.
- Ojehomon, O.O. 1966. The development of flower primordia of Phaseolus vulgaris. Ann. Bot. 30:487-492.

- Vince-Prue, D. 1975. *Photoperiodism in plants*. McGraw-Hill; New York.
- Wallace, D.H. 1985. Physiological genetics of plant maturity, adaptation and yield. *Plant Breed. Reviews* 3:21-166.

Cuadro 1. Nudo de inserción de la primera flor en plantas de tres variedades de frijol cuando crecieron en varios regímenes de temperatura media, en Guatemala.

| Localidad     | Temp. Media<br>°C | Variedad      |            |          |
|---------------|-------------------|---------------|------------|----------|
|               |                   | Rabia de Gato | San Martín | JU-80-11 |
| Tecpán        | 15                | 2.0           | 2.1        | 2.8      |
| Chimaltenango | 19                | 2.0           | 3.8        | 4.7      |
| Guatemala     | 21                | 3.6           | 4.2        | 5.5      |
| Jutiapa       | 24                | 3.6           | 4.2        | 5.6      |
| Mita          | 26                | 3.7           | 6.8        | 6.9      |
| Cuyuta        | 29                | 6.0           | 10.9       | 7.7      |

Masaya, P. y D.H. Wallace, 1984.

Cuadro 2. Biomasa acumulada al final del ciclo de vida, nudo donde aparece la primera inflorescencia en el tallo principal y número de días a floración en cultivares de frijol, sensitivos e insensitivos a días largos bajo dos condiciones de crecimiento en Palmira, Colombia.

| Cultivar               | Floración | Total g/planta | Nudo de primera flor |
|------------------------|-----------|----------------|----------------------|
| JU-78-12 (insensitivo) |           |                |                      |
| Postrado               | 43.0      | 101            | 8.7                  |
| Espaldera              | 43.0      | 180            | 8.7                  |
| GI7648 (sensitiva)     |           |                |                      |
| Postrado               | 42.0      | 87             | 9.3                  |
| Espaldera              | 42.0      | 151            | 11.0                 |
| XAN 112 (sensitiva)    |           |                |                      |
| Postrado               | 41.3      | 106            | 8.0                  |
| Espaldera              | 42.0      | 174            | 8.7                  |

P. Masaya y J.W. White, 1985. Datos no publicados.

Cuadro 3. Posición del primer racimo sobre el tallo principal en plantas de tres variedades de frijol bajo tres tratamientos de fotoperiodo.

| Cultivar | 12.5h (a) | 13.5h (b) | 14.5h (b) |
|----------|-----------|-----------|-----------|
| JU-18-12 | 7.7       | 8.3       | 8.7       |
| G17648   | 6.7       | 9.0       | 11.0      |
| XAN 112  | 6.3       | 6.7       | 8.7       |

(a) Fotoperiodo natural.

(b) Fotoperiodo natural y extensión con iluminación artificial.

P. Masaya y J.W. White, 1985. Datos no publicados.

CONCEPTOS BASICOS EN GENETICA CUANTITATIVA RELEVANTES AL  
MEJORAMIENTO DE FRIJOL COMUN

Julia Kornegay\*

Introducción

Los mejoradores de frijol están bien conscientes de que muchos de los caracteres que ellos están tratando de mejorar son de una naturaleza compleja y que la herencia de estos caracteres depende de los genes en muchos loci. Una revisión reciente de la genética del frijol por Singh (1988) resume la información disponible hasta el momento sobre los mecanismos genéticos en frijol. Es obvio, cuando se compara con otros cultivos como el maíz y la soya, que la información disponible sobre genética del frijol es limitada y que la investigación sobre los mecanismos genéticos que controlan muchos caracteres importantes del frijol es incompleta o no existe.

La mayor parte de los estudios genéticos cuantitativos se ha hecho sobre el rendimiento y los componentes del rendimiento del frijol (Coyne, 1968; Chung y Stevenson, 1933; Hamblin y Morton, 1977; Sarafe, 1978; Fooland y Bassiri, 1983; Zimmermann et al., 1984; Conti, 1985; Nienhuis y Singh, 1986, 1987; y otros). Otros estudios, sin embargo, también han mostrado que la resistencia al añublo bacteriano común (revisión de Beebe, 1988), Fusarium (Boomstra y Bliss, 1977), Phythium (York et al., 1977) y pudriciones radicales causadas por Rhizoctonia (Dickson y Boettger, 1977), saltahojas Empoasca (Kornegay y Temple, 1986), tolerancia a suelos de bajo contenido de fósforo (Fawole et al., 1982), cantidad y calidad de proteína de la semilla (Bliss y Brown, 1984), taninos de la semilla (Ma y Bliss,

---

\* Fitomejorador Frijol, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

1978) y tiempo de cocción (Wassimi, 1986) también se heredan cuantitativamente; aunque en algunos casos, hay evidencias incompatibles en cuanto a los mecanismos genéticos responsables de la herencia del carácter y los resultados deben considerarse en el contexto de las líneas progenitoras elegidas para el estudio, el análisis genético empleado y las condiciones ambientales presentadas durante el estudio.

Con respecto a muchos otros caracteres de interés no se han publicado estudios genéticos formales, aunque la evidencia empírica de los viveros de mejoramiento sugiere que la resistencia al añublo de *Ascochyta*, al mosaico dorado del frijol, a la mustia hilachosa, a los barrenadores de vainas *Apion*, a la mosca africana, así como la fijación de nitrógeno en el frijol y los mecanismos genéticos de tolerancia a la sequía, también pueden ser controlados poligénicamente con niveles de bajos a moderadamente altos de heredabilidad.

Con el fin de que los mejoradores diseñen programas exitosos para mejorar los caracteres heredados cuantitativamente, es importante tener un conocimiento básico acerca del mecanismo genético que controla un carácter dado. El fin de este informe es definir en términos amplios la ciencia de la genética cuantitativa y su utilidad en el mejoramiento del frijol.

### Genética Cuantitativa - Definiciones y Terminología

La genética cuantitativa trata aquellas diferencias entre los individuos de una población que son de una naturaleza continua, que varía imperceptiblemente de un extremo al otro. La herencia de las diferencias cuantitativas a menudo depende de las diferencias de genes en muchos loci, cuyos efectos no se pueden distinguir individualmente (Falconer, 1960; Sprague, 1966). Los caracteres generalmente se expresan en función de unidades métricas como longitud, peso, tiempo, o proporciones y por esto requieren un mayor uso de estadísticas en el análisis de datos.

La ciencia de la genética cuantitativa se basa en los principios de la genética clásica (o Mendeliana) (como segregación, interacción, vinculación y recombinación de genes) y extiende los principios revelados a través del estudio de categorías discretas, las cuales son relativamente insensibles al ambiente, al estudio de una variación continua que es muy sensible a la variación ambiental (Sprague, 1966; Mather y Jinks, 1977). En términos más sencillos, cada uno de los genes que controlan un carácter heredado cuantitativamente sigue las mismas leyes de transmisión que los genes que afectan los caracteres cualitativos (o de un solo gen). Sin embargo, estamos tratando generalmente con muchos genes que ejercen pequeños efectos individuales y sólo cuando el conjunto completo de genes que controlan un carácter están presente en un individuo, es posible obtener la expresión máxima de un carácter.

#### Frecuencias Genéticas y Genotípicas

A través de los estudios de genética poblacional sabemos que las propiedades genéticas de una población de plantas son teóricamente expresables en función de las frecuencias genéticas y de las frecuencias genotípicas.

Frecuencias genéticas. La especificación de todos los alelos presentes en cada locus y los números (o proporciones) de los diferentes alelos en cada locus.

Frecuencias genotípicas. La frecuencia de un genotipo específico entre los individuos de una población.

En la vida real, sin embargo, no sabemos las frecuencias genéticas de un carácter cuantitativamente heredado en una población de plantas (por ejemplo una generación  $F_2$ ) y las diferencias genotípicas son sólo cuantificables cuando estamos preocupados con un locus único cuando los genotipos se pueden distinguir fenotípicamente (es decir AA vs aa) o cuando

estamos midiendo las diferencias entre líneas altamente endógamas (Falconer, 1960). Así, uno puede preguntarse, ¿cómo es posible determinar el mecanismo genético de un carácter cuantitativamente heredado cuando las dos propiedades genéticas básicas de una población no son cuantificables? La respuesta a este interrogante reside en la ciencia de la genética cuantitativa aplicada.

### Medias y Varianzas

Un carácter cuantitativamente heredado se puede describir en unidades métricas. La distribución de frecuencias de las unidades métricas usadas para describir el carácter se aproximará más o menos a una curva normal, donde las categorías discretas no son distinguibles. Al estudiar los caracteres métricos es, en consecuencia, posible usar la distribución normal de las unidades y aplicar el análisis estadístico apropiado. Se debe notar, sin embargo, que cuando la curva no se distribuye normalmente (oblicua hacia un lado o hacia el otro), entonces los datos se deben transformar para que la distribución se torne aproximadamente normal (Steel y Torrie, 1980) para cumplir una de los supuestos básicos de los análisis de varianza.

Entonces, se pueden analizar los datos tomados como unidades métricas y se pueden determinar tres propiedades que describen una población: medias, varianzas y covarianzas. A través de la distribución de medias, varianzas y covarianzas, se puede obtener información en cuanto a la cantidad de variabilidad genética en una población y el tipo de acción genética involucrada.

Para interpretar los resultados generados a través del análisis de las unidades métricas, se necesita una comprensión básica de la acción genética. Para hacer ésto, deben definirse varios términos genéticos cuantitativos.

## Valores Fenotípicos y Genotípicos

Un valor es la medición de un carácter y se expresa en unidades métricas.

El valor fenotípico, en consecuencia, es el valor observado cuando el carácter se mide en una familia o línea individual de plantas. Todas las observaciones (ya sea medias, varianzas, o covarianzas) se deben basar claramente en las mediciones del valor fenotípico.

Para analizar las propiedades genéticas de una población, el valor fenotípico tiene que dividirse en sus partes componentes atribuibles a diferentes causas.

$$P = G + E$$

donde P = valor fenotípico

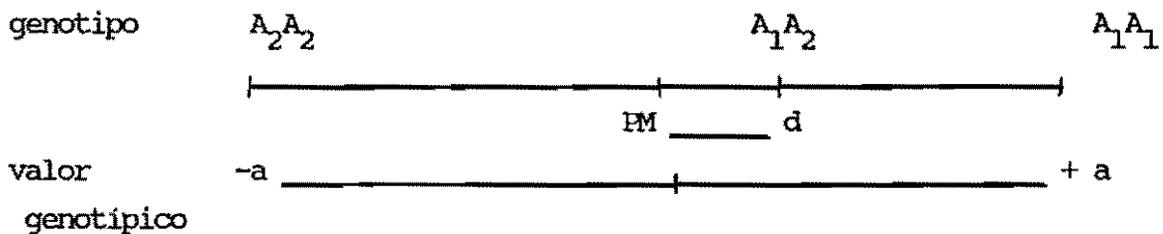
G = valor genotípico

E = desviación ambiental

El genotipo es el conjunto específico de genes que poseen una planta individual.

El valor genotípico entonces es la expresión métrica del genotipo. El valor genotípico = valor fenotípico cuando las desviaciones ambientales (positivas y negativas) suman cero a través del uso del diseño experimental apropiado y la repetición.

En la generación  $F_2$  de un cruzamiento entre dos líneas endogámicas avanzadas, cada locus puede presentar uno de tres estados



En este caso, el alelo  $A_1$  aumenta la expresión de un carácter. (No implica dominancia como en la genética Mendeliana). Los valores genotípicos son  $+a$  y  $-a$  para los homocigotos y  $d$  para el heterocigoto. El valor de  $d$  depende del grado de dominancia. (Falconer, 1960. Nota: Mather y Jinks, 1977, usan un sistema de nomenclatura algo diferente para los valores genotípicos).

Teniendo este simple diagrama en mente, podemos usarlo para ayudar a explicar la acción genética total de un carácter cuantitativamente heredado. El valor genotípico se puede subdividir en 3 grupos básicos de acción genética.

$$G = A + D + I$$

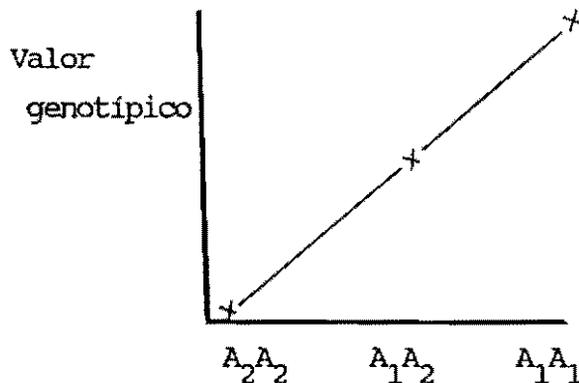
donde  $G$  = valor genotípico

$A$  = efectos genéticos aditivos

$D$  = desviaciones de dominancia

$I$  = interacción o desviaciones epistáticas

Los efectos genéticos aditivos son aquellos que se deben a la acción genética mediante la cual los efectos sobre un carácter genético son mejorados por cada gen adicional, ya sea un alelo en el mismo locus o genes en diferentes loci. Primero consideramos los efectos genéticos aditivos y las desviaciones de aditividad en loci individuales.



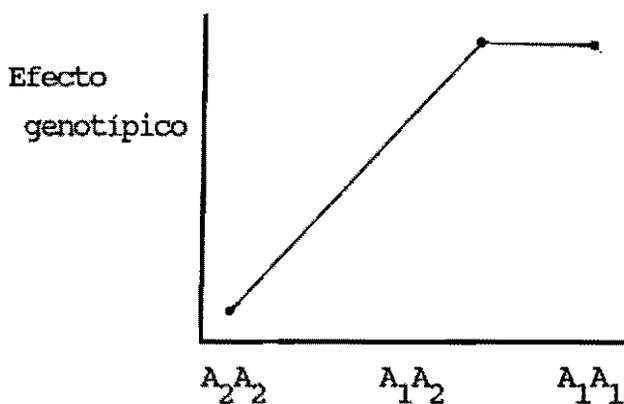
En este caso cada alelo adicional agrega un incremento igual al valor genotípico y el resultado forma una relación lineal. En otras palabras, lo que está presente en una posición alélica no ejerce efecto en la expresión en otra posición alélica. En consecuencia, en un locus dado, los genes que no muestran dominancia se dice que actúan aditivamente.

Ahora, con respecto a la variación continua, no podemos distinguir individualmente los genes que contribuyen a la expresión de un carácter cuantitativo. Si consideramos dos líneas homocigotas, el alejamiento de cada una de ellas del valor medio-progenitor reflejará la acción simultánea de todos los genes que afectan el carácter por el cual las líneas difieren. Si suponemos que los efectos de estos genes son simplemente aditivos, el alejamiento del progenitor medio será la suma de los varios valores de "a", uno de cada uno de los genes, tomando en cuenta el signo.

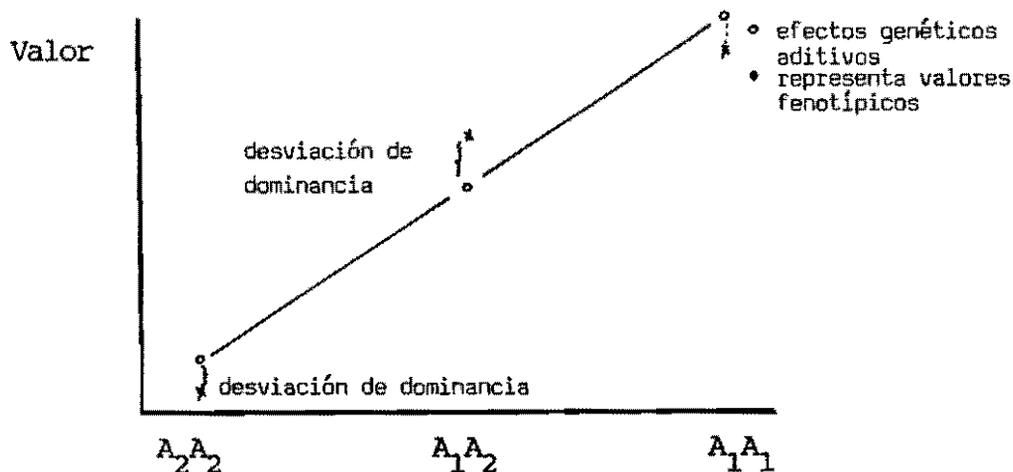
Cuando estos dos individuos se cruzan, los genes de los dos individuos pasan a sus progenies. Por lo tanto, la transmisión de valor del progenitor a las progenies no puede estar determinada por el valor genotípico solamente, ya que los progenitores pasan sus genes y no sus genotipos a la próxima generación, creándose genotipos nuevos en cada generación. Para medir el valor de los genes, se necesita un concepto nuevo. Esto se llama el valor reproductivo. El valor reproductivo es el valor de los genes de un individuo, estimado por el valor medio de sus progenies. En consecuencia, cuando estimamos el valor reproductivo de un

individuo (es decir, una línea progenitora) estamos estimando el efecto promedio de un grupo de genes que la progenie recibió de un progenitor. O en otras palabras, la suma de los efectos promedios de genes sobre todos los alelos y loci.

La desviación de dominancia es la acción genética que se desvía de los efectos aditivos de tal manera que el heterocigoto es más similar a un progenitor que al otro. Es una propiedad de dominancia entre alelos en un locus y en términos estadísticos representa interacciones entre alelos, o interacciones intralocus. Si la acción genética dominante ocurre, entonces la relación en un solo locus sería cuadrática:



O considerada como una desviación de los efectos genéticos aditivos:



Los efectos genéticos de dominancia en cultivos autofecundados como el frijol son poco útiles. Sólo en los cultivos donde los híbridos se hacen fácilmente, y muestran una heterosis significativa, se pueden explotar los efectos genéticos de dominancia. En el frijol, los únicos efectos genéticos que podemos usar son los efectos genéticos aditivos (y aditivos x aditivos) porque el estado genético de una línea endogámica es de homocigocidad en todos los loci. En consecuencia, en mejoramiento buscamos la óptima combinación de los genes que se combinan aditivamente para mejorar cuantitativamente los caracteres heredados. Las líneas progenitoras con el mejor valor de mejoramiento, en consecuencia, son aquellas que pueden pasar a sus progenies un complemento superior de genes.

La interacción o desviación epistática ocurre cuando el valor genotípico puede contener una desviación adicional debido a la combinación no-aditiva cuando los alelos en un locus influyen en la expresión de los alelos en uno o más de otros loci. Tres clases de interacción son conocidas:

aditiva x aditiva

aditiva x dominante

dominante x dominante

En el mejoramiento y selección de un cultivo autógamo se puede aprovechar la acción genética de tipo aditiva x aditiva.

Para ser breves, remitimos a las personas interesadas en explicaciones más profundas sobre las desviaciones de interacción a los trabajos de Falconer (1960) y Mather y Jinks (1977).

#### Interpretación de la acción genética a través de medias y varianzas

El desarrollo de un programa efectivo de fitomejoramiento depende de la existencia de variabilidad genética. La cantidad de variación se mide y

se expresa en medias y varianzas. Los componentes de varianza son aquellos descritos para la acción genética, donde:

$$\sigma^2 P = \sigma^2 G + \sigma^2 E$$
$$\text{and } \sigma^2 G = \sigma^2 A + \sigma^2 D + \sigma^2 I$$

La VA, varianza genética aditiva, es producto de los efectos aditivos de los genes en todos los loci segregantes. También se describe como la varianza de valores de mejoramiento y se considera el componente más importante de la varianza genética ya que es la principal causa de la similaridad entre familiares. En consecuencia, es la principal causa de las propiedades genéticas observables de una población que pueden ser seleccionadas (Falconer, 1960).

Para los mejoradores de frijol, el componente más importante de la varianza genética es la varianza genética aditiva, siendo las restantes (varianza genética no-aditiva y varianza ambiental) no fijables. Este desglosamiento nos da la proporción:

$$\frac{\sigma^2 A}{\sigma^2 P}$$

que es la heredabilidad de un carácter definido en el sentido estrecho ( $h^2_{NS}$ ) que considera sólo los efectos genéticos aditivos relativos al valor fenotípico. Las heredabilidades también se se pueden definir en el sentido amplio ( $h^2_{BS}$ )

$$\frac{\sigma^2 G}{\sigma^2 P}$$

aunque aquí, otras propiedades de la varianza genotípica también se pueden

expresar en el valor de heredabilidad calculado las cuales no pueden ser utilizadas por los mejoradores de frijol.

El tema de la heredabilidad se revisará en el informe sobre la herencia del añublo bacteriano común y, en consecuencia, no se detallará aquí. Sin embargo, es importante notar que la heredabilidad es una propiedad no sólo de un carácter, sino también de la población específica y de las circunstancias ambientales a las cuales los individuos se someten. Ya que el valor calculado de la heredabilidad depende de la magnitud de todos los componentes de la varianza genética, un cambio en cualquiera de éstos afectará la estimación. En consecuencia, cuando se indica un valor para la heredabilidad de un carácter dado se debe considerar que éste se refiere a una población específica en un conjunto específico de condiciones.

### Diseños de Apareamiento para Estimar Mecanismos Genéticos en Caracteres Cuantitativos

#### Regresión progenie-progenitor

Las regresiones progenie-progenitor también se usan para determinar la heredabilidad de un carácter. Empezando con una población de referencia (es decir, la generación  $F_2$ ), uno hace mediciones individuales de plantas para el carácter de interés (por ejemplo, rendimiento, resistencia a las enfermedades). La semilla se cosecha de las plantas evaluadas en la población y luego las mediciones se repiten en las progenes (es decir, las plantas  $F_3$ ) de cada progenitor (individuo  $F_2$ ).

Usando este procedimiento se puede determinar el grado de asociación entre los caracteres medidos en los progenitores y su progenie respectiva con un análisis de regresión. El Y (o valor dependiente) es la medición de la progenie y el X (o valor independiente) la medición de las plantas progenitoras. Se usa el modelo de regresión estándar de  $Y_i = a + bX_i + e_i$ .

Deseamos hallar el valor calculado de  $b$ , que es la regresión de  $Y_i$  en  $X_i$ . Esto nos da una medida de la covarianza progenitor-progenie.

Para determinar la heredabilidad ( $h^2_{NS}$ ), podemos calcularla usando dos métodos:

un progenitor-progenie

progenitor medio-progenie

$$h^2_{NS} = 2b = \frac{\sigma^2 A}{\sigma^2 P}$$

or

$$h^2_{NS} = b = \frac{\sigma^2 A}{\sigma^2 P}$$

En el caso de análisis progenitor medio-progenie, registramos las mediciones de caracteres en cada progenitor usado en los cruzamientos y hacemos la regresión de medición  $Y$  de la progenie sobre la media de las mediciones de los dos progenitores,  $X$ . Este método es más comúnmente usado en cultivos alógamos.

En cultivos autógamos, el valor  $b$  se debe corregir para representar el grado de relación ( $r_{XY}$ ) entre el progenitor  $Y$  y su progenie  $X$ . Las correcciones fueron esbozadas por Smith y Kerman (1965).

| <u>Generación progenitor-progenie</u> | <u><math>r_{XY}</math></u> | <u><math>h^2_{NS} = b(2r_{XY})</math></u> |
|---------------------------------------|----------------------------|---|
| $F_1, F_2$                            | 1/2                        | $b F_2, F_1$                              |
| $F_2, F_3$                            | 3/4                        | $(2/3)b F_3, F_2$                         |
| $F_3, F_4$                            | 7/8                        | $(4/7)b F_4, F_3$                         |
| $F_4, F_6$                            | 15/16                      | $(8/15)b F_5, F_6$                        |
| $F_5, F_6$                            | 31/32                      | $(16/32)b F_6, F_5$                       |

De esta manera, las estimaciones de heredabilidad se tornan más conservadoras cuando tenemos una autofecundación continua. La principal limitación es que se necesitan numerosos progenitores y progenies para obtener estimaciones con una precisión aún modesta (Falconer, 1960).

### Análisis de medias de generación (Gamble, 1962)

Se pueden obtener las estimaciones de parámetros genéticos usando un mínimo de seis generaciones derivadas del cruzamiento de dos líneas homocigotas. Las medias de generación usados son:

$$\overline{P_1} \quad \overline{P_2} \quad \overline{F_1} \quad \overline{F_2} \quad \overline{BCP_1} \quad \overline{BCP_2}$$

Las estimaciones de los efectos genéticos promedios (m), aditivos (a), de dominancia (d), aditivo x aditivo (aa), aditivo x dominancia (ad) y dominancia x dominancia (dd) se pueden calcular de los medias.

Las ventajas del Análisis de Medias de Generación son 1) se usan medias de generaciones que se puede medir con más precisión que las varianzas; 2) las generaciones son relativamente fáciles de preparar en cultivos autógamos; 3) el modelo se puede extender a patrones de herencia más complejos; y 4) el ligamiento genético no introduce sesgo en los efectos aditivos y de dominancia como sucede con las estimaciones de varianzas.

Las desventajas son 1) puede ocurrir la cancelación de los efectos aditivos positivos y negativos; 2) existen problemas potenciales de muestreo en las generaciones segregantes; 3) hay posibles efectos de borde cuando las generaciones tienen diferentes niveles de vigor; y 4) la información acerca de las medias no permite estimar la heredabilidad.

Para estimar los valores de heredabilidad, se han diseñado modificaciones del análisis de medias de generación (Warner, 1952; Mather y Jinks, 1977).

### Análisis de dialelos

Los cruzamientos dialélicos se usan para describir un procedimiento en el cual un conjunto de líneas endogámicas se inter cruzan de una manera

dialéctica. El análisis dialéctico puede incluir o excluir el uso de progenitores, generaciones  $F_1$  o  $F_2$ ; tampoco es necesario incluir híbridos recíprocos  $F_1$  dependiendo del método de análisis elegido (Griffing, 1956). La acción genética se puede inferir de los resultados del análisis con varias restricciones impuestas en la interpretación.

La interpretación depende de si se usó un modelo al azar o fijo. En modelos fijos, los progenitores utilizados son los únicos genotipos en consideración y las estimaciones de los parámetros genéticos se aplican sólo a los genotipos incluidos en el estudio y no se pueden extender a una población hipotética de referencia. El modelo al azar incluye progenitores que son una muestra al azar de los genotipos de una población de referencia y la interpretación de los resultados se pueden extender a la población de referencia (Hallauer y Miranda, 1981).

En mejoramiento de frijol, estamos generalmente interesados en estudiar un conjunto específico de progenitores y, por lo tanto, las interpretaciones genéticas que podemos hacer se limitan a la estimación de los efectos generales de la capacidad de combinación (CCG) y de los efectos de capacidad de combinación específica (CCE).

CCG es el comportamiento promedio de los progenitores en combinación híbrida y es principalmente una medida de la variancia aditiva y/o digénica (que también puede incluir algo de variancia de dominancia y epistática).

CCE es la desviación (positiva y negativa) de los cruzamientos individuales del comportamiento promedio de sus líneas progenitoras y se considera como el resultado de los efectos de dominancia y epistáticos.

En el modelo fijo, el análisis dialéctico proporciona considerable información acerca del conjunto fijo de progenitores usados en el estudio—información que puede ser útil para la selección de progenitores que tienen una buena capacidad de combinación general en una serie de

cruzamientos y una buena capacidad de combinación específica para pares específicos de progenitores.

La desventaja del diseño de cruzamiento dialélico es que es difícil evaluar un gran número de líneas progenitoras a causa del número de cruzamientos requerido y que no se puede hacer una estimación directa de los efectos genéticos.

### Diseño II

El Diseño II fue desarrollado por Comstock y Robinson (1948) para estimar los componentes de la varianza genética con base en las covarianzas de los progenitores. A menudo se le llama "arreglo de cruzamiento factorial" y puede usar aproximadamente el doble de progenitores, en comparación con el cruzamiento dialélico, para hacer el mismo número de cruzamientos.

El arreglo de cruzamiento Diseño II se puede visualizar de esta manera:

|   |    | hembras |     |     |     |
|---|----|---------|-----|-----|-----|
|   |    | f1      | f2  | f3  | fn  |
| m | m1 | P11     | P12 | P13 | P1n |
| a | m2 | P21     | P22 | P23 | P2n |
| l | m3 | P31     | P32 | P33 | P3n |
| e | m4 | P41     | P42 | P43 | P4n |
| s | mm | Pm1     | Pm2 | Pm3 | Pmn |
|   |    |         |     |     |     |

Las estimaciones de CCG y CCE se pueden hacer con base en los datos así como las estimaciones de  $\sigma^2 A$  y  $\sigma^2 D$ .

Calculando la covarianza esperada de los conjuntos de medio-hermanos paternos (MHP) de los conjuntos de medio-hermanos maternos (MHM), dos fórmulas se pueden derivar cuando se han utilizado líneas endogámicas

paternas:

$$\text{COV(MHM)} = \sigma^2 m = (1/2) \sigma^2 A$$

$$\begin{aligned} \text{COV(MHP)} &= \sigma^2 f = (1/2) \sigma^2 A \\ \sigma^2 mf &= \sigma^2 D \end{aligned}$$

Como tenemos dos conjuntos de progenitores en el Diseño II, tenemos dos estimaciones independientes de  $\sigma^2 A$  y una estimación independiente de  $\sigma^2 D$ .

#### Otros diseños

Otros diseños de cruzamiento también se pueden usar para estimar los mecanismos genéticos en los caracteres cuantitativamente heredados. Sin embargo, muchos de los otros diseños (por ejemplo Diseños I y III) todavía no se han usado para frijol. Las estimaciones de las varianzas genéticas también se pueden obtener de cruzamientos triples y dobles y del uso de líneas endogámicas sin selección. Hallauer y Miranda (1981) dan descripciones exhaustivas de diseños de cruzamiento para caracteres cuantitativos. Aunque sus ejemplos se refieren al maíz, las ideas en la mayoría de casos se pueden ajustar a los cultivos autógenos.

#### Ganancia obtenida con la selección

El fin primario para la obtención de estimaciones de los parámetros genéticos es proporcionar normas para el desarrollo de programas de mejoramiento y para predecir las futuras ganancias de la selección. La ganancia de la selección se puede calcular usando el valor calculado  $h^2_{NS}$ :

$$GS = \frac{\bar{X}_s - \bar{X}}{\sigma^2 p} \sigma^2 A$$

donde:  $\bar{X}_s$  = promedio de los individuos seleccionados, y  
 $\bar{X}$  = promedio simple de la población

Quando la selección se practica entre familias en lugar de entre individuos es necesario modificar la fórmula.

$$GS \text{ (familias)} = \frac{(\bar{X}_s - \bar{X})^2}{2\sigma^2 p} \sigma^2 A$$

La selección cambia las frecuencias genéticas y las frecuencias genotípicas en una población. Sin embargo, para los caracteres complejos, como aquellos afectados por muchos loci con efectos pequeños, las varianzas genéticas probablemente cambiarían muy lentamente con la selección. Si éste es el caso, especialmente para los caracteres de baja heredabilidad, es improbable que haya cambios drásticos en las varianzas con la selección y las estimaciones de varianza en las poblaciones originales pueden servir para hacer predicciones durante varios ciclos de selección.

### Conclusión

Este informe ha intentado proporcionar un breve resumen de los conceptos básicos de la genética cuantitativa. Nuestro principal énfasis ha sido la explicación de la acción genética que se puede interpretar mediante la manipulación estadística de medias, varianzas y covarianzas. Se describen varios diseños de cruzamiento que han sido usados por los mejoradores de frijol para estudiar los caracteres cuantitativos. La ciencia de la genética cuantitativa, sin embargo, es mucho más compleja de lo que puede resumir este informe. No se han tratado aquí temas importantes como la heterosis, las interacciones genotipo x ambiente y los efectos del ligamiento genético y nos permitimos remitir a las personas interesadas en explorar estos temas a las referencias citadas al final del

informe.

El máximo objetivo de un mejorador de frijol es producir variedades que son superiores de alguna manera a aquellas que ya se producen comercialmente. Para realizar esto, el mejorador debe crear un programa de mejoramiento que le permita producir y reproducir genotipos que representen, hasta que sea posible, la óptima combinación de genes para una zona específica. La información referente a la variación que existe en la población de mejoramiento es de importancia fundamental para la planeación de dicho programa. El estudio de la varianza genética y de la heredabilidad puede ayudar a los mejoradores a responder estos interrogantes:

1. ¿Hay suficiente variabilidad presente para permitir el mejoramiento?
2. ¿Qué tan exhaustivas deben ser las pruebas para identificar progenitores superiores o poblaciones superiores?
3. ¿Qué poblaciones o líneas en el germoplasma son las más promisorias?
4. ¿Qué procedimiento de mejoramiento producirá más rápida y eficientemente niveles aceptables de mejoramiento?

Para los caracteres con una heredabilidad alta, los esquemas de mejoramiento de pedigrí pueden ser efectivos en la identificación y selección de progenies superiores. Para los caracteres con una heredabilidad baja, sin embargo, la selección de generación temprana probablemente será ineficiente y el mejorador arriesga la pérdida de las pocas progenies superiores que pueden encontrarse en el extremo final de la curva de distribución. Para los caracteres de baja heredabilidad, se recomienda emplear estrategias de mejoramiento masal, haciendo selecciones individuales en generaciones relativamente avanzadas cuando el genotipo de los individuos está en un estado más homocigoto y la varianza causada por

los efectos genéticos aditivos es la principal causa de la diferencia entre los genotipos.

### Bibliografía

- Beebe, S. 1988. La genética cuantitativa en Phaseolus vulgaris: el ejemplo de la resistencia a Xanthomonas campestris pv. phaseoli. Memorias del Taller Internacional de Mejoramiento Genético de Frijol, Nov. 7-12, 1988. Cali, Colombia, 1988.
- Bliss, F.A. and J.W.S. Brown. 1984. Breeding common bean for improvement of quantity and quality of seed protein. *Plant Breeding Rev.* 1984 pp 59-96.
- Boomstra, A.G. and F.A. Bliss. 1977. Inheritance of resistance to Fusarium solani f. sp. phaseoli in beans (Phaseolus vulgaris L.) and breeding strategies to transfer resistance. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 102: 186-188.
- Chung, J.H. and E. Stevenson. 1973. Diallel analysis of the genetic variation in some quantitative traits in dry beans. *N.Z.J. Agric. Res.* 16:223-231.
- Comstock, R.E. and H.F. Robinson. 1948. The components of genetic variation in populations of biparental progenies and their use in estimating average degree of dominance. *Biometrics* 4:254-266.
- Conti, L. 1985. Conclusive results of a selection programme for obtaining a dwarf bean (Ph. vulgaris) resistant to some viruses and characterized by agronomic qualities. *Genet. Agr.* 39:51-63.
- Coyne, D.P. 1968. Correlation, heritability, and selection of yield components in field beans, Phaseolus vulgaris L. *Proc. Am. Soc. Hort. Sci.* 93:388-396.
- Dickson, M.H. and M.A. Boettger. 1977. Breeding for multiple root rot resistance in snap beans. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 102:373-377.
- Falconer, D.S. 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman House, UK. p. 340.

- Fawole, I, W.H. Gabelman, G.C. Gerloff and E.V. Nordheim. 1982. Heritability of efficiency in phosphorus utilization in beans (Phaseolus vulgaris L.) grown under phosphorus stress. J. Am. Soc. Hort. Sci. 107:94-97.
- Foolad, M.R. and A. Bassiri. 1983. Estimates of combining ability, reciprocal effects and heterosis for yield and yield components in a common bean diallel cross. J. Agric. Sci., Camb. 100:103-108.
- Gamble, E.E. 1962. Gene effects in corn (Zea mays L.) 1. Separation and relative importance of gene effects for yield. Canad. J. Plant Sci. 42:339-347.
- Griffing, B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. Austral. J. Biol. Sci. 9: 463-493.
- Hamblin, J. and J.R. Morton. 1977. Genetic interpretations of the effects of bulk breeding on four populations of beans (Phaseolus vulgaris L.). Euphytica 26:75-83.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda. 1981. Quantitative genetics in maize breeding. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa. p. 468.
- Kornegay, J.L. and S.R. Temple. 1986. Inheritance and combining ability of leafhopper defense mechanisms in common bean. Crop Sci. 26:1153-1158.
- Ma, Y. and F.A. Bliss. 1978. Tannin content and inheritance in common bean. Crop Sci. 18:201-204.
- Mather, K. and J.L. Jinks. 1977. Introduction to Biometrical Genetics. Cornell Univ. Press. p. 231.
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1986. Combining ability analyses and relationships among yield, yield components, and architectural traits in dry bean. Crop Sci. 26:21-27.
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1988. Genetics of seed yield and its components in common bean (Phaseolus vulgaris L.) of middle-American origin. I. General combining ability. Plant Breeding 101:143-154.

- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1988. Genetics of seed yield and its components in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) of middle-American origin. II. Genetic variance, heritability and expected response from selection. *Plant Breeding* 101:155-163.
- Sarafi, A. 1978. A yield-component selection experiment involving American and Iranian cultivars of the common bean. *Crop Sci.* 18:5-7.
- Singh, S.P. 1990. Bean Genetics. In *Common beans: research for crop improvement*. (Eds. A. v. Schoonhoven and O. Voysest). CIAT, Cali, Colombia. In press.
- Smith, J.D. and M.L. Kinman. 1965. The use of parent-offspring regression as an estimator of heritability. *Crop Sci.* 5:595-596.
- Sprague, G.F. 1966. Quantitative genetics in plant improvement. In *Plant Breeding* (ed. K.J. Frey) Iowa State Univ. Press, Iowa. pp 315-354.
- Steel, R.G.D. and J.H. Torrie. 1980. *Principles and Procedures of Statistics*. 2nd ed. McGraw-Hill Book. Co, N.Y. p. 633.
- Warner, J.N. 1952. A method for estimating heritability. *Agron. J.* 44:427-430.
- Wassimi, N.N. 1986. Genetic analyses of cooking time, nutritional and culinary quality in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Diss. Abstr.* 46:2137B.
- York, D.W, M.H. Dickson and G.S. Abawi. 1977. Inheritance of resistance to seed decay and pre-emergence damping-off in snap beans caused by *Phythium ultimum*. *Plant Dis. Rep.* 61:285-289.
- Zimmermann, M.J.O., A.A. Rosielli, J.W. Waines and K.J. Foster. 1984. A heritability and correlation study of grain yield, yield components and harvest index of common bean in sole crop and intercrop. *Field Crops Res.* 9:109-118.

LA GENÉTICA CUANTITATIVA EN Phaseolus vulgaris: EL EJEMPLO  
DE LA RESISTENCIA A Xanthomonas campestris pv. phaseoli

Steve Beebe\*

Introducción

Aunque la genética cuantitativa no ha tenido aplicación muy amplia al mejoramiento del frijol común (Phaseolus vulgaris), varios autores han publicado estudios sobre análisis cuantitativos de la resistencia a Xanthomonas campestris pv. phaseoli, agente patogénico de la bacteriosis común. Por tanto, el caso de la resistencia a Xanthomonas es único en frijol, ya que nos permite, en cierto grado, comparar resultados con diferentes métodos estadísticos, y las interpretaciones que diferentes autores dan a éstos. Por supuesto, tal comparación es posible en otros cultivos y con otros caracteres. El propósito de este artículo es, primero, revisar los trabajos realizados, y segundo, considerar la aplicación de sus resultados y el progreso en el mejoramiento de la resistencia del frijol a la bacteriosis común.

Resumen de Trabajos Realizados

Los trabajos de genética cuantitativa sobre la resistencia a Xanthomonas están resumidos en el Cuadro 1. Parámetros estudiados incluyen la heredabilidad, el número de genes controlando el carácter, y las varianzas que indican si los genes actúan en forma aditiva, por dominancia, o con interacción (por epistasis).

Los resultados no son totalmente comparables, ya que no se utilizaron

---

\* Fitomejorador Frijol, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

las mismas fuentes de resistencia en todos los ensayos. Sin embargo, la mayoría de investigadores trabajaron con genes derivados de dos fuentes principales: Great Northern #1 Sel. 27, y PI 207262. Este es el caso para los trabajos de Borges (1987), Faure (datos no publicados), Oliveira (1987), Coyne y Schuster (1974), Webster (1980), Valladares et al. (1983) y en parte para Rava et al. (1987).

Otro grupo de investigadores trabajaron con Phaseolus acutifolius. McElroy (1985) y Drijfhout (1987) reportaron sus resultados con PI 319443, y Ochoa (datos no publicados) trabajó con genes de este mismo ya introducidos en P. vulgaris. Scott y Michaels (1988) trabajaron con tres accesiones no especificadas de P. acutifolius.

También, diferentes autores han estudiado la reacción en diferentes formas, usando como el tejido a ser evaluado la hoja unifoliada; la hoja trifoliada y la copa entera (Cuadro 1).

Estos hechos limitan las posibles conclusiones, sin embargo, hay suficiente en común entre varios estudios para poder señalar algunos puntos importantes. También, algunos autores han reportado resultados obtenidos por más que un método, el cual permite una comparación entre métodos.

### Heredabilidad

La heredabilidad debe representar la proporción de un carácter, expresado en el progenitor, que se llega a expresar en sus progenies. Es decir, es la parte de un carácter que las progenies heredan del progenitor.

Estimativos de valores de heredabilidad (representado como  $h^2$ ) son calculados en dos formas generales: en sentido amplio y en sentido estrecho.

Heredabilidad en sentido amplio ( $h^2_{sa}$ ) es un concepto muy general que

relaciona la variabilidad genética de dado carácter, con la variabilidad total (genética más ambiental):

$$h^2_{sa} = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_g + \sigma^2_a} = \frac{\sigma^2_g}{\sigma^2_T}$$

Si hay mucha variabilidad ambiental, y  $\sigma^2_g$  es relativamente pequeña,  $h^2_{sa}$  es menor. Para la selección de líneas o plantas individuales en el campo, si hay mucha variabilidad ambiental, uno no sabe si una línea o planta está expresando su propio potencial genético, o si su comportamiento es meramente un efecto del ambiente, y por tanto, no será heredado por las progenies. Por lo tanto, se dice que la heredabilidad es baja.

Hay que señalar que  $h^2_{sa}$  no está basada propiamente en una comparación de progenitores y progenies y la proporción de un carácter que las progenies heredan. Por eso, es un concepto general o amplio de heredabilidad. Presupone que la razón por la cual una progenie no es como su progenitor es por el efecto ambiental, y que por tanto, si se cuantifica la proporción del efecto ambiental, será posible predecir que tanto del fenotipo del progenitor se mantendrá en las progenies.

Heredabilidad en sentido estrecho ( $h^2_{se}$ ) es calculada en dos formas muy diferentes, que en este artículo serán tratadas aparte. La primera forma requiere un estimativo de la varianza aditiva. Es decir, la varianza genética total ha de ser desglosada en varios componentes para llegar a un estimativo de la parte aditiva. Esto requiere de un plan de cruzamientos y retrocruzamientos y la resolución de unas ecuaciones que no serán detalladas aquí. Basta señalar que  $h^2_{se}$  está definida como la relación entre varianza aditiva y la varianza total:

$$h^2_{se} = \frac{\sigma^2_a}{\sigma^2_T}$$

Ya que  $\sigma^2_a$  tiene que ser igual o menor que  $\sigma^2_g$ ,  $h^2_{se}$  tiene que ser igual o menor que  $h^2_{sa}$ .

El cálculo de  $h^2_{se}$  está basado sobre una comparación de varianzas de diferentes generaciones (progenitores,  $F_2$  y retrocruzas) pero tampoco se basa propiamente en la relación entre un progenitor y una progenie. Es decir, está calculado en un contexto artificial, suponiendo que es posible definir y medir los factores causales de la relación progenitor-progenie, para extrapolar estos resultados al trabajo de selección en el campo.

La otra forma de calcular heredabilidad en sentido estrecho es como la regresión del valor de la progenie sobre el valor del progenitor:  $\beta_{ph}$ . Este método involucra una comparación de progenitores y progenes, y tiene la ventaja de ser calculado en el contexto de selección que el mejorador está practicando. Es bastante empírico, y por lo tanto, práctico.

Es interesante notar que cuando Galton desarrolló el concepto de regresión - que ha tenido aplicación en toda rama de la ciencia - lo hizo en el contexto de heredabilidad.

Para propósitos de discusión en este artículo,  $h^2_{se}$  se referirá solamente a  $h^2$  calculada sobre varianzas genéticas derivadas en la forma descrita. Heredabilidad calculada como regresión progenitor-progenie será representada como  $\beta_{ph}$ .

Con estos comentarios introductorios sobre métodos de calcular la heredabilidad en mente, hagamos referencia a el Cuadro 1. Aquí vemos valores de heredabilidad relativamente bajos (.14, .15, e inclusive .00!), valores intermedios (.28, .34, .54) y valores altos (.69, .87, .98). Con tales resultados, es difícil decir si la heredabilidad es alta o baja! Aún reconociendo las limitaciones citadas anteriormente, vamos a explorar qué efecto el método estadístico puede tener en los resultados.

Observemos los resultados de Faure (datos no publicados), reproducidos en la Cuadro 2. Faure encontró un valor promedio de  $h^2_{sa}$  de .44, y un valor promedio de  $\beta_{ph}$  de .75, aplicando dos métodos distintos a los mismos datos tomados en 6 poblaciones. Estas cifras representan una diferencia bastante amplia en la estimación de  $h^2$ , desde intermedia hasta alta. Más, fijándose en los valores de cada población, no hay una relación constante entre los dos métodos. Por ejemplo, la población de DOR 60 x XAN 112 tiene la  $h^2_{sa}$  más alta (.59) pero la  $\beta_{ph}$  más baja (.52).

Oliveira (1987) también ha presentado estimativos de heredabilidad calculados por distintos métodos, y sobre evaluaciones de la enfermedad hechas en trifolios o sobre toda la copa (Cuadro 3). También comparó la  $\beta_{ph}$  calculada sobre progenitores y progenies sembrados en semestres sucesivos, o en el mismo semestre. En general, resultados con trifolios y con la copa entera son parecidos. La siembra de progenitores en la época anterior, o en la misma época con las progenies parece haber influido sobre el valor de  $\beta_{ph}$ , pero no dramáticamente. El efecto más grande fué el efecto del método estadístico, y tampoco fue un efecto constante. En una población (Rio Doce x XAN 112)  $h^2_{sa}$  se dió valores un poco por encima de la  $\beta_{ph}$ . En las otras dos poblaciones valores de  $h^2_{sa}$  fueron menores de la  $\beta_{ph}$ . La diferencia más amplia se observa en la población (Ouro x XAN 112), donde  $h^2_{sa}$  fue .34 y la  $\beta_{ph}$  tuvo un valor promedio de .62.

De estos dos ejemplos, es evidente que el método estadístico empleado tiene un gran efecto sobre los valores obtenidos, y sobre la evaluación de heredabilidad como alta, mediana o baja. Tampoco hay necesariamente una buena correlación entre métodos. Dada esta situación, cada investigador debe escoger el método que asemeje más a la situación real en la cual el investigador desea aplicar los resultados. En este sentido, este autor prefiere la  $\beta_{ph}$ .

El otro punto para señalar en relación a la heredabilidad (en cualquier sentido) es que siempre es reducida por la variabilidad

ambiental. Buena técnica de campo (es decir, un manejo agronómico apropiado y uniforme) siempre resultará en mayor heredabilidad. También, algún método mejorado para distinguir genotipos servirá para aumentar heredabilidad. En el caso de la resistencia a Xanthomonas, el método de inoculación tiene un efecto grande sobre  $h^2$ . Vemos este efecto en los resultados de Faure (datos no publicados) y de Coyne (1974). Los dos calcularon  $\beta_{ph}$  de familias  $F_3$  sobre plantas  $F_2$ , y los dos trabajaron con los mismos genes de resistencia derivados de PI 207262 (en el trabajo de Faure representados en el XAN 19). Sin embargo, Faure reportó una  $\beta_{ph} = .90$ , y Coyne una  $\beta_{ph} = .14$ . La diferencia en heredabilidad se explica por la forma de inoculación y evaluación. Coyne utilizó un método de aspersión que permite más escapes en el campo y un desarrollo difuso de síntomas. Faure inoculó trifolios planta por planta con cuchillas de afeitar, eliminando así escapes y creando una lesión discreta y fácil de cuantificar. El resultado fue una evaluación más acertada del potencial genético de cada planta, y una mayor heredabilidad.

#### Herencia: Número de Genes

De los varios autores que han publicado sobre la resistencia a bacteriosis derivada de PI 207262 y GN # 1 Sel. 27, sólo Oliveira (1987) ha intentado determinar el número de genes que controlan la reacción en frijol a Xanthomonas. Aplicando las ecuaciones apropiadas a las respectivas varianzas, Oliveira concluyó que había un solo gen actuando en la reacción de trifolios, copa y vainas, en los casos donde fué posible aplicar las ecuaciones. Sin embargo, había otros casos donde el análisis indicó que existía epistasis. La existencia de interacción epistática no permite aplicar las ecuaciones para determinar número de genes. Sin embargo, la existencia de epistasis en unos casos implica la acción de más de un gen.

En una población (Ouro x XAN 112), Oliveira observó segregación transgresiva. Además, XAN 112 en sí representa segregación transgresiva ya que combina resistencia de GN # 1 Sel. 27 y PI 207262, y es más resistente

que cualquiera de sus progenitores. La existencia de segregación transgresiva también implica la acción de más que un gen. Coyne y Schuster (1974) también habían notado evidencia de genes diferentes en estas dos fuentes.

En este caso, la genética cuantitativa nos dice una cosa, y los conocimientos biológicos nos dicen otra.

En el caso de la resistencia de *P. acutifolius*, varios autores han reportado sobre su herencia (Cuadro 1). McElroy (1985) interpretó sus datos de segregación por dos métodos: formando clases discretas y aplicando la genética mendeliana; y a través de la aplicación de ecuaciones de Mathers y Jinks (1977) a las apropiadas varianzas. Por el método mendeliano, McElroy concluyó que había un solo gen dominante. El método de Mathers and Jinks sugirió tres genes. McElroy reconcilió estos resultados diciendo que existía un gen mayor dominante y dos genes menores. Una interpretación alternativa sería que uno u otro método es correcto, pero no los dos. Donde una interpretación mendeliana parece explicar los hechos, ésta puede ser menos teórica y más cerca de la realidad biológica y por lo tanto preferible. Por cierto, Drijfhout (1987), trabajando con la misma fuente de resistencia, concluyó que un solo gen controlaba la reacción.

Estos dos ejemplos son ofrecidos aquí para ilustrar que la genética cuantitativa es una descripción estadística de la biología, y puede o no ser una descripción verídica. No debemos esperar que sea precisa, sino reconocer que ofrece estimativos. No siendo precisa la genética cuantitativa, debemos comparar sus conclusiones con los hechos biológicos. Aún más, debemos siempre buscar una interpretación biológica a las conclusiones estadísticas.

#### Modo de Acción Genética

Coyne et al. (1966) reportaron datos sugiriendo que la resistencia de

Great Northern # 1 Sel 27 fue ligeramente recesiva en el campo. Después, Coyne y Schuster (1974) encontraron que la resistencia de PI 207262 fue ligeramente dominante en el campo. Valladares et al. (1983) en un estudio dialélico incluyendo estas dos fuentes, encontraron principalmente efectos aditivos. Todos estos estudios se realizaron en Nebraska, U.S.A, bajo días largos en verano. Sin embargo, Webster (1980) demostró que la resistencia a *Xanthomonas* puede ser aparentemente alterada por una respuesta fotoperiódica, días largos favoreciendo crecimiento vegetativo y reduciendo expresión de síntomas. Por tanto, segregación por madurez en los estudios en Nebraska, tal como fue descrito por Coyne y Schuster (1974), podría ser confundida con segregación de reacción a la bacteria. Siendo así, los datos son difíciles de interpretar.

Tanto Oliveira (1987) como Rava et al. (1987) estudiaron el modo de acción genética por el método de medias de generaciones. Aunque trabajaron con algunos de los mismos genes derivados de G.N. Jules y PI 207262, Rava et al., estudiaron los genes en cruzas con los genotipos originales, mientras Oliveira utilizó líneas avanzadas (XAN 40 y XAN 112) que combinaron genes de las dos fuentes. Además, Rava et al., incluyeron otras fuentes de resistencia. Sin embargo, las conclusiones no son muy diferentes.

Los dos estudios encontraron que los efectos aditivos eran los más comunes en la resistencia del follaje, frecuentemente siendo el efecto mayor. Efectos de dominancia frecuentemente fueron significativos, especialmente en el estudio de Oliveira. En el estudio de Rava et al., Jules presentó principalmente efectos aditivos, mientras PI 207262 como fuente también presentó dominancia. Oliveira encontró interacción dominancia-dominancia en dos cruzas, mientras Rava et al., encontraron todo tipo de interacción.

En cuanto a reacción en vaina, Oliveira reportó solamente efectos aditivos y de dominancia, mientras Rava et al., también encontraron

interacciones.

McElroy realizó un estudio de medias de generaciones sobre la resistencia de P. acutifolius en el PI 319443, encontrando tanto los efectos aditivos como los efectos de dominancia a ser significativos.

Ochoa (datos no publicados), trabajando con genes derivados del PI 319443 pero ya introducidos en P. vulgaris, analizó su acción genética usando el modelo de Mather y Jinks (1977), y la modificación de Cavalli (1983). Encontró que el modelo aditivo-dominante para tres parámetros definitivamente no se ajustó, mientras al incluir las interacciones epistáticas se presentó un buen ajuste, lo cual sugiere un mínimo de dos genes con alto grado de interacción que controlan la resistencia. Sin embargo, había ciertos valores en las medias de las retrocruzas que fueron difíciles de explicar.

#### Aplicación de Resultados de Estudios Cuantitativos

¿En qué han servido los estudios cuantitativos para mejorar la resistencia a la bacteriosis?

Los estimativos de  $h^2$  por lo general han sido intermedios a altos, confirmando la posibilidad de seleccionar en poblaciones segregantes si el mejorador lo desea. Sin embargo, una buena heredabilidad depende de un buen método de inoculación. En los últimos diez años ha habido avances en desarrollar métodos seguros y rápidos que pueden ser utilizados al nivel de campo. Los valores de  $h^2$  (particularmente los de  $\beta_{ph}$ ) reflejan la efectividad de estos métodos.

El resultado que la acción genética aditiva es la más importante en la mayoría de los casos, confirma la posibilidad de seleccionar en generaciones tempranas. Sin embargo, ésta es básicamente la misma conclusión que derivamos de los estimativos de  $\beta_{ph}$ , y mientras  $\beta_{ph}$  sea

alta, no es crítico saber de la acción genética. Además, requiere menos trabajo estimar la  $\beta_{ph}$  que estudiar la acción genética por análisis de medias de generaciones, por estudios dialélicos, etc. En esta situación, y dada la naturaleza imprecisa de la información que uno derive de estudios de la genética cuantitativa, el mejorador debe considerar si vale la pena hacer tal análisis para estudiar la acción genética. Hay más justificación para estudiar la acción genética donde existen problemas en la selección que el mejorador desee aclarar.

En cuanto al número de genes que controlan la reacción a Xanthomonas es poca la información sobre las fuentes más utilizadas (PI 207262; Jules y genotipos relacionados). Sin embargo, todos los estudios reportados están de acuerdo que la herencia no es compleja, independiente de la fuente utilizada! (Cuadro 1). Esto es un poco sorprendente en el caso de un carácter cuantitativo.

Todos estos hechos (buena heredabilidad, acción genética aditiva y herencia relativamente sencilla) deberían facilitar la incorporación de la resistencia, cuanto más ya que hay mínima o nada de interacción de fuentes de resistencia con aislamientos del patógeno. Sin embargo, el progreso ha sido lento, aparentemente debido a ligamientos genéticos a factores negativos. Los casos de ligamientos aparentes se detallan enseguida:

1. Resistencia con brillantez de semilla: Fue observado consistentemente en CIAT y en IAPAR, Brasil (Dra. Tara Mohan, comunicación personal) que las selecciones resistentes tuvieron semilla brillante. Por supuesto, esto fue una limitación solamente en el mejoramiento de variedades de grano opaco. El ligamiento probablemente ocurrió en Jules, que parecía contribuir la mayor parte de la resistencia. Sin embargo, fue posible recuperar recombinantes de grano opaco, tal que este ligamiento no fue limitante al largo plazo. La tasa de recombinación nunca fue cuantificada.

2. Resistencia con inestabilidad de color: Muchas selecciones resistentes de grano negro y derivadas de Jules y/o PI 207262 sufrieron de una tendencia a producir grano morado o "lavado". Debido a que la penetrancia del grano morado fue baja, este carácter fue difícil de eliminar, pero se ha logrado minimizarlo a través de selección. En el caso de grano rojo brillante, ha sido hasta ahora imposible recuperar resistencia en genotipos de grano rojo claro (tipo centroamericano) de las mencionadas fuentes, y aunque existen selecciones de rojo oscuro, muchas de éstas también sufren de "lavado" de grano. Por otro lado, ha sido posible recuperar la resistencia de XAN 159 (derivado de PI 319442, *P. acutifolius*) con grano rojo claro, después de dos ciclos más de cruzamiento y selección.
  
3. Resistencia con mala adaptación y/o inestabilidad de rendimiento: Mientras éste es un efecto difícil de cuantificar, probablemente es un problema principalmente en genotipos de grano negro. Las fuentes originales, Jules y PI 207262, son de muy mala adaptación en los trópicos. Sin embargo, fue posible en los primeros ciclos de cruzamiento y selección de superar la mayor parte de la mala adaptación y producir líneas de grano negro como XAN 87 y XAN 112. En subsecuentes ciclos de selección, líneas resistentes con aún mejor adaptación en CIAT fueron recuperadas, y muchas de éstas han sido distribuidas ampliamente. Sin embargo, después de tres ciclos de cruzamiento y selección intensiva a partir de las fuentes originales, las líneas resistentes aún tienen cierta tendencia a ser inferiores a las variedades comerciales de grano negro en condiciones de estrés. Es decir, las líneas resistentes no demuestran la rusticidad que es típica de variedades de grano negro. Esta es una observación subjetiva. Hasta ahora no hay una evaluación estadística de la estabilidad de las líneas, pero pronto estos datos podrán estar disponibles de ensayos en Cuba (Benito Faure, comunicación personal). Es posible que en ciertos ambientes, las líneas tengan suficiente adaptación y estabilidad para servir como variedades. Por cierto, en

Cuba algunas de ellas han tenido muy buena adaptación en ensayos preliminares, y en Argentina, XAN 112 será lanzada como variedad. En cuanto a rojos, las líneas resistentes de grano oscuro parecen ser tan rendidoras y estables como las variedades comerciales. Pero en este caso, las variedades comerciales rojas en si no son tan estables como lo son los negros.

En el caso de la resistencia de *P. acutifolius*, la adaptación de las selecciones resistentes sigue siendo mala después de tres ciclos de selección.

No ha habido ningún intento de demostrar en un estudio formal un ligamiento entre la resistencia y la inestabilidad de rendimiento ni el lavado de grano. Esto sería muy difícil, dada la baja penetrancia del lavado, y la cantidad del trabajo que implica cuantificar estabilidad. Sin embargo, es lógico sospechar de problemas de ligamiento (o pleiotropía) cuando los mismos problemas siguen relacionados con la resistencia después de dos o tres ciclos de selección.

#### Búsqueda de Nuevas Fuentes de Resistencia

Como una respuesta a los problemas citados, en CIAT se están buscando fuentes alternas de resistencia. Hace unos años se han utilizado el G 4399 (Tamaulipas 9-B) y su progenie, XAN 91 como fuentes. Estos tienen buena resistencia pero también son mal adaptados en CIAT. Hasta ahora no hay suficiente experiencia con ellas para indicar si hay problemas relacionados con su resistencia.

Desde el año pasado se ha iniciado una evaluación amplia del Banco de Germoplasma. Ha sido sorprendente la baja frecuencia de resistencia en el germoplasma del frijol. Entre las primeras 12.000 accesiones evaluadas, sólo tres de grano pequeño han tenido un nivel intermedio-alto de resistencia en tres pruebas de confirmación: G 6700 (MSU 183), G 6708

(MSU 305), y G 6772 (Colima 9). El G 6700 y el G 6708 aparentemente provienen de Michigan State University, USA, y no se sabe del origen de su resistencia. El G 6772 aparentemente es una variedad criolla.

En un segundo grupo de germoplasma de 3.000 accesiones, varias parecían promisorias, pero aún no hay confirmación de su resistencia.

### Conclusiones

Esta revisión de trabajos de la genética cuantitativa aplicada a la resistencia del frijol a la bacteriosis común ha sido desarrollada para ilustrar varios puntos sobre la genética cuantitativa. Sus conclusiones no son originales y sería posible repetir tal revisión en otros cultivos, con referencia a otros caracteres. Sin embargo, dentro de la especie de Phaseolus vulgaris, hay más estudios sobre resistencia a Xanthomonas que cualquier otro carácter.

Es evidente que los resultados de los estudios dependen en gran parte de las metodologías estadísticas empleadas. Por lo tanto, el investigador debe escoger con cuidado sus métodos, y emplear aún más cuidado en la interpretación de los resultados. Es un error dar excesiva credibilidad a cualquier resultado en un sentido muy específico. Las conclusiones deben ser generales: por ejemplo, que heredabilidad sea baja, intermedia o alta, y no que sea precisamente tal cifra.

Sobre todo, es importante comparar, cuando sea posible, los resultados de la genética cuantitativa con cualquier otra información disponible de naturaleza biológica. Al fin y al cabo, es la biología la que debe tener la última palabra. La genética cuantitativa no es perfecta y está sujeta a errores. Pero éstos se pueden minimizar considerando que representan los resultados biológicamente.

Aunque la información de tipo cuantitativo es más completa para la

resistencia a la bacteriosis que cualquier otro carácter del frijol, desafortunadamente el progreso en desarrollar variedades resistentes ha sido detenido por la asociación de la resistencia con algunas características negativas. En este artículo se ha hablado principalmente de problemas de ligamiento genético pero tampoco se puede eliminar la posibilidad de pleiotropía.

Por tanto, se ha buscado fuentes de resistencia que no sufren de tales asociaciones. Mientras algunas fuentes alternas están disponibles, es aún temprano para saber si resuelven el problema mencionado.

### Bibliografía

- Adams, M.W., J.D. Kelly and A.W. Saettler. 1988. A gene for resistance to common blight (Xanthomonas campestris pv. phaseoli). Ann. Rept. Bean Improv. Coop. 31:73-74.
- Borges F., O.L. 1987. Selección para resistencia a la quemazón bacteriana (Xanthomonas campestris pv. phaseoli) y a la roya (Uromyces appendiculatus (Pers.) Unger) en caraota (Phaseolus vulgaris L.). U. Central de Venezuela, Maracay, Venezuela. 123 pp.
- Coyne, D.P. and M.L. Schuster. 1974. Inheritance and linkage relations of reaction to Xanthomonas phaseoli (E.F. Smith) Dowson (common blight), stage of development and plant habit in Phaseolus vulgaris L. Euphytica 23:195-204.
- Drijfhout, E. and W.J. Blok. 1987. Inheritance or resistance to Xanthomonas campestris pv. phaseoli in tepary bean (Phaseolus vulgaris). Euphytica 36:803-808.
- Faure, B. Datos no publicados.
- Mather, K. and J.L. Jinks. 1977. Introduction to biometrical genetics. Cornell University Press; Ithaca, N.Y.
- McElroy, J.B. 1985. Breeding for dry beans, Phaseolus vulgaris L., for common blight resistance derived from Phaseolus acutifolius A. Gray. Ph.D. Thesis. U. Cornell; Ithaca, N.Y. 45 pp.

Ochoa, I. Datos no publicados.

Oliveira e Silva, L. 1987. Método de inoculacao, heranca e ganho genético da resistencia a Xanthomonas campestris pv. phaseoli (Smith) Dye em cruzamentos de feijoeiro-comum (Phaseolus vulgaris L.). Tesis de M.Sc. U. Federal de Vicosa; Minas Gerais, Brazil. 91 pp.

Rava, C.A., M.J. de O. Zimmermann and R. da Silva Romeiro. 1987. Inheritance of resistance to Xanthomonas campestris pv. phaseoli (Smith) Dye in Phaseolus vulgaris L. Rev. Brasil. Genet. (Brazil. J. Genetics) X,4:709-727.

Scott, M.E. and T.E. Michaels. 1988. Inheritance of resistance to common bacterial blight in common bean. Annu. Rept. Bean Improv. Coop. 31:72.

Valladares-Sanchez, N.E., Coyne, D.P. and R.F. Mumm. 1983. Inheritance and associations of leaf, external and internal pod reactions to common blight bacterium in Phaseolus vulgaris L. J. Am. Soc. Hort. Sci. 108:272-278.

Webster, D.M., S.R. Temple and H.F. Schwartz. 1980. Selection for resistance to Xanthomonas phaseoli in dry beans. Crop Sci. 20(4):519-522.

Cuadro 1. Resumen de los trabajos realizados en genética cuantitativa sobre la resistencia en follaje de frijola Xanthomonas campestris pv. phaseoli.

| Autor                   | Unidad foliar                  | Heredabilidad ( $h^2$ )                      |                       |  | Numero de genes | Acción genética                          | Fuente original de genes                                   |
|-------------------------|--------------------------------|--|-----------------------|--|-----------------|--|--|
|                         |                                | Sentido amplio (bs)                          | Sentido estrecho (ns) | $\beta$ ph                                 |                 |  |  |
| Adams et al. (1988)     | Trifolio                       |  |                       |  | 1               | Recesiva                                 | Co-60  |
| Borges (1987)           | Trifolio                       | .39  |                       | .15( $F_3F_4$ )                            |                 |  | PI 207262  |
| Coyne y Schuster (1974) | Copa                           |  |                       | .14( $F_2F_3$ )                            |                 | Dominante                                | PI 207262  |
| Drijfhout (1987)        |                                |  |                       |  | 1               | Dominante                                | PI 319443  |
| Faure (1988)            | Trifolio                       | .44  |                       | .75( $F_2F_3$ )                            |                 |  | PI 207262,<br>GN Neb. 1 Sel 27,<br>G 4399                  |
| McElroy (1985)          | Trifolio                       |  |                       |  | 1 ó 3           | Aditiva, dominante                       | PI 319443  |
| Ochoa                   | Trifolio                       |  |                       |  |                 | Recesiva                                 | PI 319443  |
| Oliveira (1987)         | Trifolio<br>Copa               |  | .18-.54<br>.34-.76    | .28-.87( $F_3F_4$ )<br>.26-.69( $F_3F_4$ ) | 1               | Aditiva > dominante,<br>poca interacción | PI 207262,<br>GN Neb 1 Sel 27                              |
| Rava et al. (1987)      | Unifolio                       | .63-.98 <sup>1</sup><br>.41-.93 <sup>2</sup> | 0-.90<br>.09-.93      |  |                 | Más aditiva que otras                    | PI 207262,<br>GN Neb. 1 Sel 27<br>Mexico 168,<br>Mexico 29 |
| Scott y Michaels (1988) | Trifolio                       |  |                       |  | 2               | Dominante                                | P. acutifolius   |
| Valladares (1983)       |                                |  |                       |  |                 | Aditiva                                  | PI 207262,<br>GN Neb. 1 Sel 27                             |
| Webster (1980)          | Unifolio-<br>Trifolio-<br>Copa |  |                       | .16-.68( $F_2F_3$ )                        |                 |  | PI 207262,<br>GN Neb. 1 Sel 27                             |

<sup>1</sup> Calculado sobre valores máximos entre cuatro inoculaciones en cada planta.

<sup>2</sup> Calculado sobre promedio de cuatro inoculaciones en cada planta.

Cuadro 2. Heredabilidad de la reacción de Phaseolus vulgaris a Xanthomonas campestris pv. phaseoli calculada por dos métodos estadísticos utilizando los mismos datos (Faure, 1988).

| Población          | Heredabilidad  |              |
|--------------------|----------------|--------------|
|                    | Sentido amplio | $\beta_{ph}$ |
| DOR 41 x XAN 91    | 40             | 90           |
| DOR 60 x XAN 112   | 59             | 52           |
| BAT 58 x XAN 112   | 51             | 52           |
| BAT 304 x XAN 112  | 42             | 88           |
| XAN 19 x ICA Pijao | 46             | 90           |
| DOR 44 x XAN 87    | 25             | 75           |
|                    | $\bar{X}$      | 44           |

Cuadro 3. Heredabilidad de la reacción de Phaseolus vulgaris a Xanthomonas campestris pv. phaseoli calculada por dos métodos estadísticos para las mismas cruzas (Oliveira, 1987).

| Cruza              | Unidad foliar | $h^2_{ns}$<br>(por varianza) | $\beta_{ph}$     |                          |
|--------------------|---------------|------------------------------|------------------|--------------------------|
|                    |               |                              | Sobre dos épocas | Dentro de la misma época |
| Rio Doce x XAN 112 | Trifolio      | .54                          | .51              | .37                      |
|                    | Copa          | .76                          | .26              | .46                      |
| Ouro x XAN 112     | Trifolio      | .33                          | .87              | .57                      |
|                    | Copa          | .34                          | .63              | .41                      |
| Catu x XAN 40      | Trifolio      | .18                          | .41              | .28                      |
|                    | Copa          | .34                          | .69              | .37                      |

11/503  
21 DIC. 1994

DESARROLLO DE ESTRATEGIAS APROPIADAS DE MEJORAMIENTO POR  
RESISTENCIA A Empoasca kraemeri EN FRIJOL COMUN

Julia Kornegay y César Cardona\*

Introducción

El saltahojas Empoasca kraemeri (Homoptera: Cicadellidae) es generalmente considerado como la plaga de insectos más importante del frijol común en muchas zonas de América Latina y las Islas del Caribe, con pérdidas de rendimiento hasta del 96% (Bonnefil, 1965; Gutiérrez et al., 1975; Eskafi y Schoonhoven, 1981).

El daño causado por la alimentación de E. kraemeri es más grave durante las condiciones climáticas calientes y secas, especialmente si éstas ocurren durante los periodos de floración y llenado de vainas (Schoonhoven et al., 1978). Los síntomas del daño por alimentación de saltahojas son amarillamiento y curvamiento de las hojas hacia abajo, seguido por necrosis de las puntas y de los márgenes de la hoja. Se retarda el crecimiento de las plantas, y se reducen el número de vainas y el peso de la semilla. En infestaciones intensas, las variedades susceptibles pueden morir.

Evaluaciones de Germoplasma por Fuentes de Resistencia

En CIAT, se han realizado tamizados de germoplasma de frijol por resistencia a E. kraemeri desde 1974. Se han evaluado más de 18,000 materiales de frijol del Banco de Germoplasma mundial de P. vulgaris.

---

\* Fitomejorador y Entomólogo, respectivamente, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

El germoplasma se califica con base en una calificación de daño visual de 1-9, donde 1= ningún daño y 9=daño grave (hojas encocadas y amarillas, a menudo mostrando necrosis del tejido de la hoja, y retardo del crecimiento de las plantas) (Kornegay y Cardona, 1988). Aquellos materiales que muestran el menor daño por alimentación se reevalúan en viveros replicados; en este caso se usan los puntajes de daño por alimentación y una estimación visual del número de vainas como los criterios de selección.

Los resultados del tamizado de germoplasma han indicado que no existe un nivel alto de resistencia a E. kraemeri en estos materiales. Sólo se han identificado niveles de resistencia de bajos a moderados (CIAT, 1983) siendo las líneas de frijol arbustivo de semilla pequeña, de color negro o crema, de hábito de crecimiento indeterminado y madurez tardía las que muestran los niveles más altos de resistencia.

#### Mecanismos de Resistencia

La tolerancia al daño por alimentación de saltahojas es el más predominante y, hasta la fecha, el más importante mecanismo de resistencia en el frijol. Las líneas tolerantes de frijol pueden resistir niveles de población moderada del insecto sin una pérdida correspondiente de los rendimientos, en comparación con un testigo susceptible. Sin embargo, cuando las poblaciones de saltahojas son altas, aún los materiales más resistentes pueden sufrir una considerable pérdida de rendimientos (Kornegay y Temple, 1986).

También se ha identificado no preferencia (antixenosis) a la oviposición del saltahojas en unas pocas líneas de frijol resistente en estudios realizados en condiciones de invernadero y de campo (Kornegay et al., 1986; Kornegay et al., 1988). En general, sin embargo, las líneas de frijol con resistencia por antixenosis a la oviposición tienen un menor contenido de biomasa de la planta y rendimientos inferiores a las líneas de frijol tolerantes a la alimentación por saltahojas (Kornegay et al., 1988).

## Herencia de la Resistencia

En estudios que involucraban cruzamientos simples y dobles entre 14 líneas tolerantes de frijol se mostró que la resistencia al saltahoras se hereda cuantitativamente (CIAT, 1978). Algunos estudios adicionales indicaron que la heredabilidad del mecanismo de resistencia por tolerancia era baja y que la progenie  $F_3$  de plantas superiores  $F_2$  segregaba ampliamente, con pocas plantas que mostraban un nivel de tolerancia alto y uniforme al ataque del saltahoja (Galwey y Evans, 1982). Se concluyó que los bajos estimativos de heredabilidad estaban afectados por la limitada variación genética por resistencia y por las dificultades de calificar adecuadamente la reacción de resistencia de las plantas.

Kornegay y Temple (1986) realizaron estudios de la herencia y de la habilidad combinatoria en líneas de frijol que contenían mecanismos de resistencia por tolerancia y antixenosis. Se realizó un análisis de medias de generación usando líneas progenitoras,  $F_1$ ,  $F_2$  y generaciones de retrocruzamiento, con EMP 81 (una línea de frijol tolerante) y EMP 89 y EMP 94 (no preferidas para la oviposición) cruzadas con un cultivar susceptible, BAT 41. Los resultados indicaron que el modelo genético de dominancia aditiva era suficiente para explicar la herencia de la resistencia por tolerancia y no preferencia (Cuadro 1). Estos resultados señalaron que los efectos epistáticos ejercieron un efecto mínimo sobre la expresión de los caracteres estudiados. Tanto los efectos genéticos aditivos (d) como los de dominancia (h) fueron significativos para las calificaciones de daño visual y el rendimiento no protegido, aunque los efectos de la dominancia fueron más importantes en la herencia de rendimiento. Para los recuentos de ninfas (una medida indirecta de no preferencia a la oviposición) sólo los efectos genéticos aditivos fueron significativos para la progenie de EMP 89 y EMP 94. La variación genética no significativa para el recuento de ninfas en el cruzamiento tolerante por susceptible (EMP 81 x BAT 41) sugirió que EMP 81 y BAT 41 fueron similares en todos o en la mayoría de los loci que afectan su capacidad para la

oviposición por E. kraemeri.

Para determinar si los niveles generales de resistencia se podían aumentar por la combinación de diferentes mecanismos de resistencia, se realizó un estudio dialélico usando la progenie  $F_1$  y  $F_2$  de cruzamientos entre cinco líneas de frijol resistente: EMP 81 y EMP 82, tolerantes al daño por alimentación del saltahoja, y tres líneas (EMP 89, EMP 94 y EMP 97) no preferidas para la oviposición (Kornegay y Temple, 1986).

La habilidad combinatoria general (HCG) que refleja el comportamiento promedio de un genotipo en una combinación híbrida y es principalmente una medida de la varianza digénica y/o aditiva, fue significativa para los recuentos de ninfas y las calificaciones de daño en las generaciones  $F_1$  y  $F_2$ , y para el rendimiento protegido de  $F_1$  (Cuadro 2).

La habilidad combinatoria específica (HCE), que se detecta cuando las combinaciones específicas híbridas funcionan mejor o peor de lo esperado, con base en el comportamiento promedio de las líneas progenitoras y que es un resultado de la dominancia y de otra acción genética no aditiva, fue significativa para las calificaciones de daño en  $F_1$  y  $F_2$  y para el rendimiento no protegido, el rendimiento protegido de  $F_1$ , y los recuentos de ninfas de  $F_2$  (Cuadro 2).

Para los recuentos de ninfas, los puntajes de daño, y el rendimiento protegido de  $F_1$ , los cuadrados medios de HOG fueron mayores que HCE (Cuadro 2). Para el rendimiento no protegido, los mayores cuadrados medios de HCE señalaron que la dominancia y otros efectos genéticos no aditivos eran más importantes en la herencia de este carácter.

Las estimaciones sobre los efectos de HOG mostraron que la progenie de los cruzamientos que involucran las líneas tolerantes EMP 81 y EMP 82 tienden a presentar mayores poblaciones ninfales, mientras que la progenie de las líneas resistentes a la oviposición del saltahoja, EMP 89 y EMP 94

presentan menores poblaciones ninfales (Cuadro 3).

Las estimaciones de los efectos de HCE para el rendimiento no protegido indicaron que ciertas combinaciones de cruzamiento funcionaron mejor (o peor) que lo que se había esperado con base en el comportamiento de los progenitores (Cuadro 4). En la generación  $F_2$  un cruzamiento que combinaba líneas tolerantes y no preferidas (EMP 81 x EMP 94) tuvo significativos efectos positivos de HCE mientras que otro cruzamiento de tolerancia por antixenosis (EMP 82 x EMP 97) tuvo significativos efectos negativos de HCE. El cruzamiento de mayor rendimiento en condiciones no protegidas fue entre dos líneas no preferidas (EMP 94 x EMP 97). Estos resultados señalan que se puede obtener segregación transgresiva por mayores niveles de resistencia al saltahoja en la progenie de los cruzamientos de líneas resistentes.

#### Desarrollo de una Estrategia de Selección Apropriada para Obtener Resistencia al Saltahoja

En 1976, se inició en CIAT un programa de mejoramiento para aumentar la resistencia al saltahoja en frijol. Los progenitores originales eran materiales de germoplasma que contenían niveles de resistencia de bajos a moderados. Se usaron procedimientos de selección por pedigrí en las generaciones avanzadas siendo el principal criterio de selección el bajo puntaje de daño visual. Las pruebas de rendimiento se realizaron en generaciones  $F_5$  y posteriores con las líneas superiores posteriormente codificadas como líneas EMP. Estas líneas y otro germoplasma promisorio entonces se inter cruzaron para formar el segundo ciclo de un programa de selección recurrente.

Después de cinco ciclos, se habían logrado progresos en la diversificación de los mecanismos de resistencia (Kornegay et al., 1986) aunque el progreso general medido por los mayores rendimientos no protegidos en comparación con los testigos superiores, no era significativo

(Pino y Kornegay, 1985). Existían varias razones para la falta de progreso general:

1. Bajos niveles de resistencia en el germoplasma de P. vulgaris
2. Resistencia asociada con tipos específicos de frijol
3. Efectos genéticos de dominancia más importantes en la herencia de resistencia
4. Significativa interacción genotipo x ambiente lo cual hace más variables los resultados de la selección y de la evaluación
5. Sólo hay una moderada correlación entre el puntaje de daño por alimentación (el principal criterio de selección) y el rendimiento no protegido
6. No hay ninguna correlación entre los recuentos de insectos y el rendimiento no protegido

En 1985, la estrategia de mejoramiento por resistencia a Empoasca cambió. Los cambios reflejaron una mejor comprensión de los problemas enumerados arriba y ofrecieron una solución alternativa para superar las limitaciones genéticas de la resistencia al saltahoja.

El primer objetivo del nuevo programa de mejoramiento fue iniciar un programa de mejoramiento de poblaciones para desarrollar una población base de líneas diferentes de frijol, con altos niveles de resistencia al saltahoja, de las cuales se podrían desarrollar variedades resistentes.

La estrategia utiliza un programa modificado de selección recurrente y de inter cruzamiento donde el rendimiento no protegido es el principal criterio de selección para resistencia (Cuadro 4). Las pruebas de rendimiento se realizan en las generaciones  $F_3$ ,  $F_5$  y  $F_6$ , bajo infestaciones naturales del saltahoja, durante la estación seca. Las generaciones  $F_2$  y  $F_3$  se dejan avanzar como descendencia de semillas únicas (en realidad una vaina/planta) haciendo algo de selección entre las poblaciones, para eliminar los cruzamientos inferiores en comparación con los testigos. Los

mejores materiales (alto rendimiento no protegido y baja reducción porcentual del rendimiento) de la prueba de rendimiento  $F_6$  se cruzan entre sí y también se cruzan con otras fuentes de resistencia al saltahoja, comenzando, por lo tanto, el siguiente ciclo del programa de selección recurrente. Para el primer objetivo, se asigna poca importancia al color de los granos, al tipo de planta o a la resistencia a otras enfermedades o plagas.

El segundo objetivo del programa de mejoramiento es desarrollar variedades de frijol resistentes al saltahoja en una amplia variedad de tipos de granos y con caracteres agronómicos aceptables. Las líneas seleccionadas provenientes del programa de selección recurrente que tienen colores de semilla y hábitos de crecimiento comercialmente aceptables se pueden incrementar de inmediato para las pruebas varietales, o se pueden cruzar con otras variedades agronómicamente aceptables que representen una amplia variedad de tipos de frijol. Estos cruzamientos se pueden manejar de varias maneras. Una manera es incorporar los cruzamientos a un programa de mejoramiento central donde las progenies se evalúan por su valor agronómico general, incluyendo la resistencia a varias enfermedades u otros factores limitantes y la aceptabilidad de los tipos de granos. En general, se presenta una dilución de la resistencia al saltahoja en este tipo de programa, pero las variedades con niveles inferiores de resistencia múltiple a varios factores limitantes importantes pueden ser adecuadas para zonas donde se presentan varias limitaciones al mismo tiempo. Una segunda manera es introducir los cruzamientos en el vivero de mejoramiento de saltahoja y seleccionar por altos niveles de resistencia en tipos comerciales. Pueden ser necesarias grandes poblaciones para hallar el genotipo deseado, y nuevamente, se recomiendan las prácticas masales o de descendencia de semillas únicas para avanzar generaciones. Es necesario realizar pruebas de rendimiento durante varias estaciones para detectar una posible interacción genotipo x ambiente.

### Resultados preliminares de una nueva estrategia de mejoramiento

Los primeros materiales  $F_6$  que se originaron de la nueva estrategia de mejoramiento mostraron que se había logrado un positivo progreso en el aumento de los niveles generales de resistencia al saltahoja. Por primera vez, las selecciones resistentes tenían un mayor rendimiento no protegido y una menor reducción porcentual de los rendimientos que el control resistente ICA PIJAO (Cuadro 6). También se obtuvo progreso en la transferencia de resistencia al frijol tipo arbustivo determinado de tamaño de grano medio (Cuadro 7), y las poblaciones  $F_3$  de los materiales de semilla blanca presentaron mayores rendimientos no protegidos que el mejor control de semilla blanca, EMP 175 (Cuadro 8).

Los tres conjuntos de materiales señalan que el nuevo programa de mejoramiento está cumpliendo sus objetivos: primero, aumentando la resistencia general y superando el nivel de resistencia del mejor control, y segundo, por la transferencia de resistencia a tipos determinados y de semilla blanca - dos grupos donde se había obtenido poco progreso en anteriores esfuerzos de mejoramiento.

### Conclusión

El programa modificado de selección recurrente iniciado en 1985, utiliza las mediciones de rendimiento como criterio para la selección de progenies resistentes y se han obtenido líneas mejoradas con niveles superiores de resistencia en varios tipos de granos de frijol. Las ventajas de esta estrategia de mejoramiento son: 1) que la selección por efectos genéticos aditivos que condicionan la resistencia dentro de las familias se mejora si se espera hasta las generaciones  $F_4$  y  $F_5$  (cuando los genotipos son relativamente fijos) para hacer la mayoría de las selecciones dentro de las familias; 2) la selección se hace contra cruzamientos inferiores en las generaciones  $F_2$  y  $F_3$ , avanzando sólo aquellas poblaciones con habilidad combinatoria específica superior; 3) las prácticas de

descendencia de semillas únicas se usan para avanzar tantos genotipos diferentes y potencialmente favorables, como sea posible, hasta un estado más homocigoto en un espacio mínimo. Esta práctica aumenta la oportunidad de hallar mayores niveles de recombinantes resistentes, especialmente con caracteres cuantitativamente heredados; 4) las interacciones genotipo x ambiente son reducidas al mínimo mediante la selección y prueba de rendimientos repetidos de las poblaciones a través del tiempo, bajo infestaciones naturales de saltahojas.

Aunque el mejoramiento por resistencia a *E. kraemeri* es un proceso largo de intercrucamiento y selección, se puede obtener un progreso aceptable cuando los mejoradores y los entomólogos trabajan juntos para comprender la interacción del insecto con la planta hospedante. Se necesita un conocimiento minucioso de la genética de la resistencia para diseñar una apropiada estrategia de mejoramiento por resistencia. Las infestaciones controladas de los campos son esenciales para identificar pequeñas diferencias en los niveles de resistencia. El producto final es el desarrollo de líneas de frijol resistentes al saltahoja. La resistencia de la planta hospedante se considera el enfoque más razonable para el control de esta plaga por aquellos agricultores que no pueden obtener o pagar los plaguicidas.

### Bibliografía

- Bonnefil, L. 1965. Las plagas del frijol en Centroamérica y su control. p. 95-103. In XI Reunión Anual PCCMCA, Panamá.
- CIAT. 1978. Annual Report 1977. Cali, Colombia, pp. B20-B28.
- CIAT. 1983. Annual Report 1982. Cali, Colombia, pp. 54-63.
- CIAT. 1985. Annual Report 1984. Cali, Colombia, 302 p.
- CIAT. 1986. Annual Report 1985. Cali, Colombia, 372 p.
- CIAT. 1987. Annual Report 1986. Cali, Colombia, 383 p.

- Eskafi, F.M. and A. van Schoonhoven. 1981. Interactions of leafhopper population, varietal resistance, insecticide treatment, and plant growth on bean yields in a tropical environment. *J. Econ. Entom.* 74:7-14.
- Galwey, N.W. and A.M. Evans. 1982. The inheritance of resistance to Empoasca kraemeri Ross and Moore in the common bean, Phaseolus vulgaris L. *Euphytica* 31:933-952.
- Gutiérrez, U.M., M. Infante and A. Pinchinat. 1975. Situación del cultivo de frijol en América Latina. Centro Internacional de Agricultura Tropical, CIAT. Series ES-19.33 p.
- Kornegay, J.L., C. Cardona and A. van Schoonhoven. 1986. The mechanisms of resistance in common beans to the leafhopper Empoasca kraemeri. *Entom. Exp. Appl.* 40:273-279.
- Kornegay, J.L. and S.R. Temple. 1986. Inheritance and combining ability of leafhopper defense mechanisms in common bean. *Crop Sci.* 26:1153-1158.
- Kornegay, J.L. and C. Cardona. 1988. Breeding for insect resistance in beans. CIAT publication (in press).
- Kornegay, J.L., C. Cardona, J. van Esch and M. Alvarado. 1988. Identification of common bean lines with ovipositional resistance to Empoasca kraemeri (Homoptera: Cicadellidae). *J. Econ. Entomol.* 82:649-654.
- Pino, A.C. and J. Kornegay. 1985. Evaluación de líneas de frijol (Phaseolus vulgaris L.) provenientes de cinco ciclos de fitomejoramiento por selección recurrente para obtener resistencia a Empoasca kraemeri Ross and Moore. In Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología, 12o, Medellín, Colombia, SOCOLEN, 1985. Resúmenes.
- Schoonhoven, A. van, L.A. Gómez and F. Avalos. 1978. The influence of leafhopper (Empoasca kraemeri) attack during various bean (Phaseolus vulgaris) plant growth stages on seed yield. *Ent. Exp. Appl.* 23:115-120.

Cuadro 1. Estimaciones de los efectos promedios (m), aditivos (d) y de dominancia (h) del análisis de medias de generaciones de la resistencia al saltahoja<sup>a</sup>.

| Cruzamientos (x BAT 41)       | [m]     | [d]     | [h]     | $\chi^2$ <sup>b</sup> | P         |
|-------------------------------|---------|---------|---------|-----------------------|-----------|
| <u>Ninfas</u>                 |         |         |         |                       |           |
| EMP 81                        | 6.70**  | 0.72    | 0.72    | 0.72                  | 0.90-0.75 |
| EMP 89                        | 5.25**  | 0.67**  | 0.59    | 0.16                  | 0.99-0.97 |
| EMP 94                        | 7.01**  | 1.90*   | -2.29   | 1.43                  | 0.75-0.50 |
| <u>Calificaciones de daño</u> |         |         |         |                       |           |
| EMP 81                        | 3.78**  | 0.53**  | -0.34*  | 0.94                  | 0.90-0.75 |
| EMP 89                        | 3.67**  | 0.65**  | -0.58** | 0.71                  | 0.90-0.79 |
| EMP 94                        | 3.67**  | 0.65**  | -0.68** | 0.13                  | 0.99-0.90 |
| <u>Rendimiento/planta</u>     |         |         |         |                       |           |
| EMP 81                        | 14.25** | -5.04** | -7.06** | 6.89                  | 0.10-0.05 |
| EMP 89                        | 13.81** | -4.25** | 8.39**  | 3.88                  | 0.50-0.25 |
| EMP 94                        | 13.87** | -4.55** | 9.53**  | 1.84                  | 0.75-0.50 |

\*,\*\* Significativo a los niveles de P = 0.05 ó P = 0.01, respectivamente.

<sup>a</sup> Adaptado de Kornegay y Temple (1986).

<sup>b</sup>  $\chi^2$  denota valor de chi-cuadrado para probar la calidad de ajuste; P denota nivel de probabilidad.

Cuadro 2. Cuadrados medios del análisis dialélico por resistencia al saltahoja en generaciones  $F_1$  y  $F_2^a$ .

| Fuente de<br>variación | df | Cuadrados medios       |        |                 |        |                    |        |                 |       |
|------------------------|----|------------------------|--------|-----------------|--------|--------------------|--------|-----------------|-------|
|                        |    | Calificación de ninfas |        | Puntaje de daño |        | g/plant            |        |                 |       |
|                        |    | $F_1$                  | $F_2$  | $F_1$           | $F_2$  | Rend. no protegido |        | Rend. protegido |       |
|                        |    |                        |        |                 |        | $F_1$              | $F_2$  | $F_1$           | $F_2$ |
| Genotipos              | 14 | 5.96**                 | 28.2** | 0.47**          | 0.72** | 3.23**             | 32.2** | 4.44**          | 32.9  |
| HCG                    | 4  | 14.56**                | 65.4** | 0.77**          | 1.24** | 2.35               | 14.9   | 5.65**          | -     |
| MCE                    | 10 | 2.52                   | 13.3** | 0.35**          | 0.51** | 3.59**             | 39.2** | 3.95**          | -     |
| Error                  | 28 | 2.23                   | 3.8    | 0.06            | 0.15   | 1.21               | 6.27   | 0.89            | 29.5  |

\*\* Cuadrados medios significativos a nivel de  $P = 0.01$ .

<sup>a</sup> Adaptado de Kornegay y Temple, 1986.

Cuadro 3. Promedios de progenies y valores estimados de los efectos de habilidad combinatoria general (HCG) para cada línea progenitora en análisis dialélico de F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub> por resistencia al saltahojas<sup>b</sup>, Empoasca kraemeri.

| Progenitor | Cuento de ninfas  |        |                |         | Calificación de daño |        |                |         |
|------------|-------------------|--------|----------------|---------|----------------------|--------|----------------|---------|
|            | F <sub>1</sub>    |        | F <sub>2</sub> |         | F <sub>1</sub>       |        | F <sub>2</sub> |         |
|            | Promedio          | HCG    | Promedio       | HCG     | Promedio             | HCG    | Promedio       | HCG     |
| EMP 81     | 7.9b <sup>a</sup> | 0.74   | 13.2cd         | 1.38*   | 2.8b                 | 0.33** | 2.8b           | 0.30**  |
| EMP 82     | 8.1b              | 1.06** | 14.0d          | 2.23**  | 2.4a                 | -0.04  | 2.7b           | 0.11    |
| EMP 89     | 6.2a              | -0.92* | 9.4a           | -1.52** | 2.3a                 | -0.12  | 2.2a           | -0.34** |
| EMP 94     | 5.9a              | -0.97* | 11.2bc         | -1.74** | 2.4a                 | -0.05  | 2.3a           | -0.12   |
| EMP 97     | 7.1ab             | 0.04   | 10.7b          | -0.34   | 2.3a                 | -0.12  | 2.6b           | 0.04    |

\*,\*\* Valores significativamente diferentes de cero a los niveles de P = 0.05 y P = 0.01, respectivamente.

a Medias dentro de una columna seguidas por la misma letra no son significativamente diferentes (comparación múltiple de Waller-Duncan, razón K = 100).

b Adaptado de Kornegay y Temple, 1986.

Cuadro 4. Promedios y estimaciones de los valores de los efectos de habilidad combinatoria específica (HCE) para el rendimiento no protegido (g/planta) en generaciones  $F_1$  y  $F_2$  en un análisis dialélico de 5 progenitores<sup>b</sup>.

| Cruzamiento     | $F_1$               |        | $F_2$    |        |
|-----------------|---------------------|--------|----------|--------|
|                 | Promedio            | HCE    | Promedio | HCE    |
| EMP 81 X EMP 82 | 3.9 ab <sup>a</sup> | 0.10   | 11.0 cde | 0.93   |
| EMP 81 X EMP 89 | 5.9 b               | 2.42** | 13.9 def | 2.40   |
| EMP 81 X EMP 94 | 3.6 a               | 0.59   | 14.9 ef  | 3.44*  |
| EMP 81 X EMP 97 | 3.0 a               | -0.34  | 6.7 ab   | -2.91  |
| EMP 82 X EMP 89 | 3.1 a               | -0.37  | 8.4 abc  | -2.24  |
| EMP 82 X EMP 94 | 3.3 a               | 0.36   | 10.2 bcd | -0.40  |
| EMP 82 X EMP 97 | 4.0 ab              | 0.67   | 4.9 a    | -3.86* |
| EMP 89 X EMP 94 | 2.5 a               | -0.22  | 13.4 def | 1.37   |
| EMP 89 X EMP 97 | 3.3 a               | 0.23   | 7.0 abc  | -3.18  |
| EMP 94 X EMP 97 | 3.3 a               | 0.76   | 15.7 f   | 5.56** |

\*,\*\* Estimaciones de los efectos de la HCE significativamente diferentes a los niveles de  $P = 0.05$  y  $P = 0.01$ , respectivamente.

<sup>a</sup> Promedios dentro de una columna seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes (comparación múltiple de Waller-Duncan, razón  $K = 100$ ).

<sup>b</sup> Adaptado de Kornegay y Temple, 1986.

Quadro 5. Programa de selección recurrente por resistencia a Empoasca en frijol<sup>a</sup>

| Generación                  | Procedimientos para el mejoramiento de la población  |
|-----------------------------|--|
| (Ciclo 1)<br>Líneas progen. | Los intercruzamientos se hacen entre materiales del Banco de Germoplasma y líneas de frijol que previamente han demostrado poseer resistencia a <u>E. kraemeri</u> .   |
| F <sub>1</sub>              | Los híbridos se cultivan en condiciones protegidas para obtener la máxima cantidad y calidad de semillas. Se junta masalmente la semilla F <sub>2</sub> de cada cruzamiento.   |
| F <sub>2</sub>              | La semilla F <sub>2</sub> (600-1000) de cada cruzamiento se siembra en una parcela en el campo, bajo infestación natural de saltahojas.<br><br>A la cosecha, las poblaciones F <sub>2</sub> que son visualmente inferiores se eliminan. Del resto de la población, se toma 1 vaina (aprox. 3 semillas) de cada planta de un cruzamiento y la semilla se cosecha masalmente (aprox. 1500 semillas/cruzamiento). |
| F <sub>3</sub>              | Cada grupo masal se evalúa por rendimiento bajo estrés de saltahojas. La selección entre las poblaciones F <sub>3</sub> se hace con base en los datos de rendimiento comparados con los testigos resistentes y susceptibles. La semilla F <sub>4</sub> se cosecha masalmente.  |
| F <sub>4</sub>              | La semilla masal se siembra espaciada en el campo, en condiciones de estrés de saltahojas. Las selecciones de plantas individuales con el mayor rendimiento visible se hacen dentro de cada población F <sub>4</sub> .   |
| F <sub>5</sub>              | Las pruebas de progenie de las selecciones individuales se siembran en condiciones de estrés de saltahojas. Las selecciones se hacen entre líneas hermanas al momento de la cosecha, de las líneas de mayor rendimiento, y cada línea seleccionada se cosecha masalmente.  |

Cont.

Cuadro 5. Cont.

---

| Generación                  | Procedimientos para el mejoramiento de la población   |
|-----------------------------|---|
| F <sub>6</sub>              | Se siembra una prueba de rendimiento de las líneas seleccionadas con tratamientos de campo de no protección y de protección. El rendimiento no protegido y la reducción porcentual del rendimiento se utilizan para seleccionar las líneas con los mayores niveles de resistencia |
| (Ciclo 2)<br>Líneas progen. | El segundo ciclo de inter cruzamiento se hace con selecciones resistentes más otro germoplasma.   |

---

<sup>a</sup> CIAT (1985)

Cuadro 6. Rendimiento de las mejores líneas F<sub>6</sub> desarrolladas con la nueva estrategia de mejoramiento para aumentar los niveles de resistencia general a Empoasca kraemeri (CIAT, 1986)<sup>c</sup>

| Líneas                 | Color | Rendimiento (kg/ha) |           | % reducción del rendimiento |
|------------------------|-------|---------------------|-----------|-----------------------------|
|                        |       | No protegido        | Protegido |                             |
| EMP 187                | 9     | 1711                | 3137      | 45.4                        |
| EMP 188                | 3     | 1335                | 2971      | 55.1                        |
| EMP 189                | 9     | 1276                | 2820      | 54.7                        |
| EMP 190                | 3     | 1238                | 2795      | 55.7                        |
| EMP 191                | 9     | 1233                | 3115      | 60.4                        |
| EMP 192                | 9     | 1151                | 3286      | 65.0                        |
| EMP 193                | 3     | 1109                | 2342      | 52.6                        |
| EMP 84 <sup>a</sup>    | 9     | 1061                | 3010      | 64.7                        |
| EMP 135 <sup>a</sup>   | 3     | 788                 | 2841      | 72.3                        |
| ICA PIJAO <sup>a</sup> | 9     | 1297                | 3863      | 66.4                        |
| BAT 41 <sup>b</sup>    | 6     | 263                 | 1786      | 85.3                        |
| DMS 5%                 |       |                     | 412.9     | 700.8                       |
| CV                     |       |                     | 29.9      | 17.0                        |

a Testigo resistente

b Testigo susceptible

c Adaptado de CIAT (1986)

Cuadro 7. Mejores líneas de frijol de hábito determinado desarrolladas con la nueva estrategia de mejoramiento por resistencia a Empoasca kraemeri<sup>a</sup>

| Líneas           | Color | Peso (g)<br>100 semillas | Rendim. no protegido (kg/ha) |       | % reduc-<br>ción del<br>rendimiento |
|------------------|-------|--------------------------|------------------------------|-------|-------------------------------------|
|                  |       |                          | 1986B                        | 1987A |                                     |
| EMP 177          | 6M    | 29                       | 1114                         | 385   | 29.8                                |
| EMP 178          | 6M    | 34                       | 1102                         | 596   | 35.5                                |
| EMP 179          | 7M    | 25                       | 903                          | 600   | 39.9                                |
| EMP 182          | 6M    | 33                       | 807                          | 495   | 39.9                                |
| EMP 184          | 7M    | 34                       | 776                          | 399   | 53.9                                |
| EMP 185          | 7M    | 30                       | 749                          | 488   | 50.4                                |
| EMP 186          | 6M    | 26                       | 718                          | 383   | 52.9                                |
| <u>Testigos:</u> |       |                          |                              |       |                                     |
| ICA P 11         | 6M    | 35                       | 459                          | 89    | 67.1                                |
| BAT 1366         | 6M    | 32                       | 404                          | 203   | 66.8                                |
| LINEA 24         | 6M    | 39                       | 365                          | 114   | 75.7                                |
| A 36             | 6M    | 30                       | -                            | 200   | 63.2                                |
| DMS 5%           |       |                          | 254                          | 177   | -                                   |
| CV               |       |                          | 22.6                         | 25.6  | -                                   |

<sup>a</sup> Adaptado de CIAT (1987)

Quadro 8. Mejores poblaciones F<sub>3</sub> desarrolladas con la nueva estrategia de mejoramiento por resistencia a *Empoasca kraemerii*<sup>b</sup>

| Población            | Color | Rendimiento (kg/ha) |           | % reducción del rendimiento |
|----------------------|-------|---------------------|-----------|-----------------------------|
|                      |       | No protegido        | Protegido |                             |
| ER 13815-CM(V)       | 1     | 896                 | 984       | 8.9                         |
| ER 13816-CM(V)       | 1     | 866                 | 964       | 10.2                        |
| ER 13817-CM(V)       | 1     | 870                 | 1027      | 15.3                        |
| ER 13861-CM(V)       | 1     | 967                 | 1024      | 5.6                         |
| ER 13870-CM(V)       | 1     | 1085                | 1296      | 16.3                        |
| ER 13844-CM(V)       | 6     | 931                 | 1134      | 17.9                        |
| ER 13848-CM(V)       | 6     | 756                 | 894       | 15.4                        |
| EMP 175 <sup>a</sup> | 1     | 702                 | 1058      | 33.6                        |
| BAT 41 <sup>a</sup>  | 6     | 675                 | 1325      | 49.0                        |
| DMS 5%               |       | 287                 | 393       | -                           |
| CV                   |       | 20.6                | 20.1      | -                           |

<sup>a</sup> Testigos

<sup>b</sup> Adaptado de CIAT (1987)

7604  
-1 10 1994

## MEJORAMIENTO EN FRIJOL COMUN DE ORIGEN MESOAMERICANO

Shree P. Singh\*

### Resumen

Debe tenerse un extremo cuidado en la selección de los progenitores para la hibridación, en el mejoramiento por rendimiento en el frijol común, Phaseolus vulgaris L. Para los ambientes sin estrés, se deben cruzar los progenitores de alto rendimiento y los progenitores con capacidad positiva de combinación general con otros caracteres que promuevan el rendimiento. En ambientes con estrés, a estas combinaciones debe agregarse la tolerancia a los factores que causan las pérdidas de rendimiento.

Se debe probar el rendimiento de las poblaciones híbridas en pruebas repetidas en  $F_2$  y  $F_3$  y deben descartarse los cruzamientos de bajo rendimiento tan pronto como sean identificados. De esta manera, la selección por líneas mejoradas sólo debe hacerse en poblaciones grandes y entre las familias de los cruzamientos de alto rendimiento.

### Introducción

El propósito de la mayoría de los programas de mejoramiento es aumentar y estabilizar el rendimiento a un costo de producción que maximice los retornos económicos a los agricultores. Donde las condiciones de cultivo sean consistentemente favorables, se puede suponer que los aumentos de rendimiento por mejoramiento se logran por acumulación de genes que maximizan la producción de biomasa y la eficiente distribución de asimilados. En ambientes desfavorables, se pueden obtener aumentos

---

\* Fitomejorador Frijol, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

iniciales del rendimiento, como también un rendimiento estable y una reducción de los costos de producción, mediante el mejoramiento por tolerancia a los factores que causan las pérdidas de rendimiento (por ejemplo, enfermedades, insectos, sequía y baja fertilidad del suelo). Sin embargo, los subsiguientes aumentos del rendimiento sólo se podrán lograr mediante la acumulación simultánea de genes favorables por rendimiento y por tolerancia a los factores bióticos y abióticos adversos.

La mayor parte de la producción de frijol seco (*Phaseolus vulgaris* L.) se presenta en condiciones de estrés donde los rendimientos promedio de frijol seco son bajos (iguales o menores a 600 kg/ha). Estas regiones de producción están en áreas tropicales y sub-tropicales de América Latina, donde el tamaño de las fincas es pequeño, el frijol se cultiva en asociación con otras especies, para la subsistencia y los agricultores rara vez aplican insumos. Las graves pérdidas de rendimiento se deben a enfermedades, insectos, factores climáticos y edáficos adversos y otros problemas.

Singh (1988, 1989) describió 12 acervos genéticos para el frijol seco cultivado y su relación con la capacidad de rendimiento, los sistemas de producción y el ambiente de cultivo, con el objeto de facilitar el trabajo de fitomejoramiento y la administración de recursos de germoplasma. Seis de éstos pertenecían a cada uno de los centros de domesticación de Mesoamérica y América del Sur. Actualmente se cultiva en forma comercial germoplasma que representa cada uno de los 12 acervos genéticos del frijol seco, aunque ellos varían considerablemente en su potencial de rendimiento y su relativa importancia económica mundial. El objetivo de este trabajo es discutir el mejoramiento por rendimiento máximo, en ambientes favorables, para el frijol común de Mesoamérica.

## Criterios de Selección

Frecuentemente se sugiere usar como criterios de selección para obtener el máximo rendimiento, factores morfológicos, fisiológicos o de rendimiento. La utilidad de estos caracteres se discutirá aquí con relación al mejoramiento del rendimiento del frijol.

### Caracteres fisiológicos

A menudo se ha sugerido que los caracteres fisiológicos sean empleados como criterios de selección (Wallace, 1973; Wallace et al., 1972; Wallace y Munger, 1966; Laing et al., 1984; Vieira et al., 1973), pero en raras ocasiones han probado su validez (Wallace et al., 1976; Kueneman et al., 1979) y han sido utilizados en programas de selección para maximizar el potencial de productividad del frijol común.

### Caracteres morfológicos

En el frijol común el número de nudos y hojas y la altura de la planta se relacionan positivamente con el número de vainas, y por consiguiente, con el rendimiento de semilla (Adams, 1982; Aggarwal y Singh, 1973; Coyne, 1968; Denis y Adams, 1978; Duarte y Adams, 1972; Laing et al., 1984; Nienhuis y Singh, 1985; Prakash y Ram, 1981). Adams (1973, 1982) sugirió que se utilizaran los caracteres morfológicos como criterios de selección y proporcionó la descripción de un ideotipo para monocultivo, para maximizar el rendimiento del frijol blanco en Michigan. Sin embargo, a causa del mayor control genético aditivo (Paniagua y Pinchinat, 1976) y a la facilidad de visualización, la selección por caracteres arquitectónicos es mucho más fácil que la selección por caracteres fisiológicos, por rendimiento y por componentes del rendimiento. Por ejemplo, la selección por un alto número de nudos para desarrollar líneas de semilla pequeña a mediana con hábitos de crecimiento I y II tales como 'A 132', 'A 156', 'A 157' y 'A 475', y otras (Singh y Gutiérrez, 1982) se logró seleccionando

plantas altas, de porte erecto, con hojas pequeñas. Algunas de éstas se compararon en 16 combinaciones de ambientes y de densidad de plantas, con alta aplicación de insumos (Nienhuis y Singh, 1985). Sin embargo, ninguna de las líneas con caracteres arquitectónicos mejorados produjo rendimientos significativamente mejores que los de sus respectivos cultivares testigo. Entre las causas del bajo rendimiento podrían considerarse la compensación de componentes, (Adams, 1967), un deficiente manejo agronómico y las limitaciones del ambiente de cultivo. Sin embargo, contrariamente a los resultados anteriores, ciertos arquetipos mejorados de frijol blanco superaron en rendimiento a los cultivares testigo de tipo clásico con hábito de crecimiento II similar, en pruebas comparativas de rendimiento realizadas en Michigan (Adams, 1982; Izquierdo y Hosfield, 1983). Se consideró que el aumento en el rendimiento se debía a una mejor resistencia al volcamiento por la menor ramificación y el estrechamiento de la copa foliar.

#### Rendimiento y componentes del rendimiento

En el frijol seco, algunos intentos para mejorar el rendimiento de semilla han sido ineficaces (Coyne, 1968; Duarte, 1966; Mcferson, 1983; Patiño y Singh, 1989; Sarafi, 1978; Singh et al., 1989b; Sullivan y Bliss, 1983; Tolla, 1978). La falta de éxito en aumentar los rendimientos de semilla en el frijol se atribuye a: 1) la falta de alelos deseables en la población base (Singh et al., 1989b, Tolla, 1978); 2) la baja heredabilidad en el sentido estrecho en el frijol (Chung y Stevenson, 1973; Coyne, 1968; Mutschler y Bliss, 1981; Nienhuis y Singh, 1988b; Paniagua y Pinchinat, 1976; Zimmermann et al., 1984); 3) la considerable interacción genotipo x ambiente (Coyne, 1968); 4) el efecto compensatorio negativo de los caracteres que promueven el rendimiento (Adams, 1982, 1967; Nienhuis y Singh, 1985); 5) capacidad de combinación general de cero o negativa en los cultivares comerciales de semilla pequeña y alto rendimiento (Nienhuis y Singh, 1988a); y 6) la dependencia en la selección visual para el rendimiento de semilla en las primeras generaciones segregantes.

### Comportamiento de los Progenitores y Capacidad Combinatoria

El rendimiento de semilla y sus componentes en el frijol se heredan cuantitativamente. Hamblin y Evans (1976) y Nienhuis y Singh (1988b) proporcionaron evidencia acerca de la importancia de la varianza genética aditiva en la heredabilidad del rendimiento y de sus componentes. Esto sugirió que los progenitores con un rendimiento alto y estable deben producir buenas progenies (siempre que éstas no lleven genes complementarios para disgénesis híbrida) y que se deben descartar sin ninguna vacilación los cruzamientos de bajo rendimiento en las generaciones tempranas. En un estudio subsiguiente sobre la habilidad combinatoria general (HCG) de numerosas líneas y cultivares de frijol, la mayor parte de semilla pequeña, se halló que los cultivares de frijol de alto rendimiento de los hábitos de crecimiento I y III en América Latina (por ejemplo, 'ICA Pijao', 'Porrillo Sintético', 'Jamapa', 'Carioca' y 'Río Tibagi' etc.) poseían una HCG de cero o negativa para el rendimiento y la mayoría de los componentes del rendimiento (Nienhuis y Singh, 1988a). Además, los cruzamientos entre tales progenitores no producían líneas con rendimientos mayores que los del mejor progenitor (Singh et al., 1989b). Sin embargo, con base en análisis genéticos cuantitativos, fue evidente que para aumentar el rendimiento en el frijol común, entre el rendimiento y los componentes del rendimiento, el rendimiento por sí mismo debería ser utilizado como el principal criterio de selección (Nienhuis y Singh, 1988b). De esta manera se hizo necesario considerar simultáneamente: 1) el comportamiento de los progenitores per se; 2) la capacidad de combinación general de los progenitores; y 3) las pruebas de rendimiento de generación temprana en cualquier programa de selección diseñado para mejorar el rendimiento de los cultivares de Mesoamérica. Algunos datos obtenidos en experimentos de selección apoyan estas conclusiones (Singh et al., 1988a).

## Heterosis y Depresión de Endogamia

En tanto que la heterosis por rendimiento no se puede explotar comercialmente en el frijol actualmente (Gutiérrez y Singh, 1985; Nienhuis y Singh, 1986), los cruzamientos con altos valores heteróticos positivos deberían producir una mayor variabilidad de recombinación en  $F_2$  y generaciones subsiguientes y, por lo tanto, deberían proporcionar mayores oportunidades para hacer una eficaz selección por factores de rendimiento (Ghaderi et al., 1984). Tales cruzamientos serían de especial valor si sus rendimientos fueran más altos que los de los cultivares testigo de mayores rendimientos y no presentaran depresión de endogamia en la generación subsiguiente. En el Cuadro 1, se presentan ejemplos de cuatro tipos de cruzamientos únicos de frijol arbustivo, con base en sus rendimientos de  $F_1$  y  $F_2$ . Los cruzamientos heteróticos de altos rendimientos con una mínima depresión de endogamia y que muestran segregación transgresiva en la generación  $F_2$  (los dos grupos de abajo en el Cuadro 1) deberían ser elegidos para más evaluaciones y selección, ya que ellos portan una gran proporción de los genotipos de alto rendimiento.

## Métodos de Selección

### Selección recurrente

Después de repetidos ciclos de selección recurrente con base en las pruebas de  $F_2$ , fue posible combinar tipos de plantas vigorosos, erectos, enhiestos (hábitos de crecimiento IIA y IIB) de cultivares de semilla pequeña, con un hábito de crecimiento rastrero III, de tallos débiles (Kelly y Adams, 1987). Los datos comparativos de rendimiento no están todavía disponibles para indicar si las líneas recombinantes rinden lo mismo o mejor que los arquetipos pinto o de semilla pequeña usados como fuente de tallos erectos en este programa. Duarte (1966), después de dos ciclos de selección recurrente en el cruzamiento de 'Algarrobo' x 'Michelite' no observó ningún aumento en el rendimiento en ninguna de las

tres localidades en América del Norte o en América del Sur. Tolla (1978) no logró aumentar ni el rendimiento ni el contenido de proteína después de dos ciclos de selección recurrente. Sullivan y Bliss (1983) fueron capaces de aumentar el contenido de proteína pero no pudieron obtener aumentos de rendimiento por selección masal recurrente con base en un índice de aumento deseado en frijol común.

#### Retrocruzamiento seguido por autofecundación repetida

St. Clair y Bliss (com. pers., 1988) han utilizado con éxito el procedimiento de retrocruzamiento seguido por autofecundación repetida para transferir y combinar la alta fijación de N y el alto rendimiento del cultivar de frijol 'Puebla 152' a 'Sanilac'. El cultivar 'Puebla 152' es un tipo III indeterminado de las tierras altas de México. Por otra parte, 'Sanilac' es una frijol blanco de semilla pequeña (menos de 25 g/100 semillas), determinado, de hábito de crecimiento I de Michigan. En su programa, dos retrocruzamientos con el progenitor recurrente seguidos por dos o tres generaciones de autogamia son suficientes.

#### Pruebas de rendimiento de generación temprana

Frey (1954) y Lupton y Whitehouse (1957) discutieron las limitaciones de los métodos de pedigrí convencional y selección masal en el mejoramiento de cultivos de cereales de autopolinización y dieron énfasis al valor que tienen para la selección los datos cuantitativos de rendimiento en las generaciones tempranas. Los últimos autores propusieron dos métodos: pruebas de progenie  $F_2$  seguidas por pruebas de rendimiento sin más selecciones en  $F_4$ ,  $F_5$  y  $F_6$ , y el método de ensayo de pedigrí (por ejemplo, selección convencional de pedigrí combinado con prueba de rendimiento a partir de la  $F_4$ ). Frey (1954) usó solamente el primero de los dos métodos en cruzamientos con cebada y halló que era superior a los métodos convencionales de pedigrí y masal híbrido.

Harrington (1940) en el trigo e Immer (1941) en la cebada, informaron que se podía obtener un estimativo confiable del valor de un cruzamiento como fuente de líneas de altos rendimientos estudiando los rendimientos obtenidos en pruebas de bulks no seleccionadas, en generaciones tempranas. Por otra parte, Atkins y Murphy (1949) en avena y Fowler y Heyne (1955) en trigo, no pudieron hallar dicha relación.

La utilización de cualquier forma de método de selección masal no sería deseable cuando puede reducir significativamente la frecuencia de ciertos genotipos deseables. En estudios realizados sobre los efectos de la competencia intergenotípica en mezclas mecánicas de líneas de frijol seco de diferentes hábitos de crecimiento y tamaños de semilla, generalmente se halló que las líneas de altos rendimientos en monocultivo, caracterizadas por su semilla pequeña y hábito de crecimiento indeterminado, tenían una ventaja competitiva en las mezclas, en comparación con los genotipos determinados de semilla grande y poco rendimiento (Dessert, 1987). Las últimas se eliminaban cuando se practicaba la selección por rendimiento de semilla en cruzamientos de éstas con tipos indeterminados de semilla pequeña (Singh et al., 1989a).

Hamblin (1977) y Hamblin y Morton (1977) observaron que en el frijol común el método de mejoramiento masal no alteraba el comportamiento de rendimiento promedio en el transcurso de las generaciones en los cruzamientos de alto rendimiento, pero que el rendimiento aumentaba en los cruzamientos de bajo rendimiento.

Las pruebas de rendimiento en ensayos repetidos con una alta densidad poblacional (menos o igual a 250.000 plantas/ha) en las generaciones  $F_2$  y  $F_3$  se incorporaron a nuestro programa en 1986 (Figura 1). Por lo menos 20% de los cruzamientos de menores rendimientos son eliminados en cada generación sucesiva, dejando sólo un 60% de las poblaciones  $F_2$  iniciales para las selecciones de una sola planta en la  $F_4$ .

Por varias razones, estamos encontrando que este método (Figura 1) es útil para nuestro programa. Nos permite manejar un gran número de cruzamientos (200/año). En las generaciones  $F_2$  y  $F_3$  de las poblaciones híbridas, se cosechan vainas únicas de cada planta (single pod descent o SPD) y se juntan masalmente por cruzamiento antes de cosechar las parcelas por rendimiento. Después de los análisis de datos sólo se guarda el conjunto masal de las vainas de los cruzamientos seleccionados para las pruebas de rendimiento de la próxima generación. Además, las pruebas de rendimiento de las generaciones  $F_2$  y  $F_3$  se realizan en diferentes localidades con el objeto de maximizar el efecto genotipo x ambiente y buscar una adaptación y una estabilidad de comportamiento relativamente mayores en las líneas experimentales de las generaciones avanzadas. La SPD se prefiere a la descendencia de una sola semilla (single seed descent o SSD) (Brim, 1966) porque facilita la cosecha, minimiza el costo de mano de obra y reduce la probabilidad de una completa pérdida de los alelos favorables (Sneep, 1977) ya que toda la semilla se junta masalmente para las pruebas de rendimiento en el campo con cierta presión de competencia intergenotípica y de selección natural (a diferencia de las generaciones avanzadas de SSD en parcelas altas separadas para cada planta derivada de  $F_2$  en invernadero en ambiente templado). En SSD, las líneas experimentales avanzadas se pueden trazar fácilmente a sus plantas originales  $F_2$  pero no sucede lo mismo con el método SPD adoptado en nuestro programa. En general, hay cierto aumento (40-60%) en el tamaño de la población en las sucesivas generaciones de SPD.

### Bibliografía

- Adams, M.W. 1967. Basis of yield component compensation with special reference to the field bean Phaseolus vulgaris. Crop Sci. 7:505-510.
- Adams, M.W. 1973. Plant architecture and physiological efficiency in the field bean. p. 266-278. In: Potentials of field bean and other legumes in Latin America. Series Seminars No. 2E. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia.

- Adams, M.W. 1982. Plant architecture and yield breeding. Iowa State J. Res. 56:225-254.
- Aggarwal, V.D. and T.P. Singh. 1973. Genetic variability and interrelation in agronomic traits in kidney-bean (Phaseolus vulgaris L.). Indian J. Agric. Sci. 43:845-848.
- Atkins, R.E. and H.C. Murphy. 1949. Evaluation of yield potentialities of oat crosses from bulk hybrid tests. J. Amer. Soc. Agron. 41:41-45.
- Brim, C.A. 1966. A modified pedigree method of selection in soybeans. Crop Sci. 6:220.
- Chung, J.H. and E. Stevenson. 1973. Diallel analysis of genetic variation in some quantitative traits in dry beans. N. Z. J. Agric. Res. 16:223-231.
- Coyne, D.P. 1968. Correlation heritability and selection of yield components in field beans, Phaseolus vulgaris L. Proc. Am. Soc. Horticult. Sci. 93:338-396.
- Denis, J.C. and M.W. Adams. 1978. A factor analysis of plant variables related to yield in dry beans. I. Morphological traits. Crop Sci. 18:74-78.
- Dessert, J.M. 1987. Changes over time in the proportion of beans in a varietal mixture. Annu. Rep. Bean Impr. Coop. 30:79-80.
- Duarte, R.A. 1966. Responses in yield and yield components from recurrent selection practiced in a bean hybrid population at three locations in North and South America. Diss. Abstr. 27:1339B-1340B.
- Duarte, R.A. and M.W. Adams. 1972. A path coefficient analysis of some yield component interaction in fields beans (Phaseolus vulgaris L.). Crop Sci. 12:579-582.
- Fowler, W.L. and E.G. Heyne. 1955. Evaluation of bulk hybrid tests for predicting performance of pure line selections in hard red winter wheat. Agron. J. 47:430-434.
- Frey, K.J. 1954. The use of  $F_2$  lines in predicting the performance of  $F_3$  selections in two barley crosses. Agron. J. 46:541-544.

- Ghaderi, A., M.W. Adams and H.M. Nassib. 1984. Relationship between genetic distance and heterosis for yield and morphological traits in dry edible bean and faba bean. *Crop Sci.* 24:37-42.
- Gutiérrez, J.A. and S.P. Singh. 1985. Heterosis and inbreeding depression in dry bush beans, Phaseolus vulgaris L. *Can. J. Plant Sci.* 65:243-250.
- Hamblin, J. 1977. Plant breeding interpretations of the effects of bulk breeding on four populations of beans (Phaseolus vulgaris L.). *Euphytica* 26:157-168.
- Hamblin, J. and A.M. Evans. 1976. The estimation of cross yield using early generation and parental yield in dry beans (Phaseolus vulgaris L.) *Euphytica* 25:515-520.
- Hamblin, J. and J.R. Morton. 1977. Genetic interpretations of the effects of bulk breeding on four populations of beans (Phaseolus vulgaris L.). *Euphytica* 26:75-83.
- Harrington, J.B. 1940. Yielding capacity of wheat crosses as indicated by bulk hybrid tests. *Canad. J. Res.* 18:578-584.
- Immer, F.R. 1941. Relation between yielding ability and homozygosis in barley crosses. *J. Amer. Soc. Agron.* 33:200-206.
- Izquierdo, J.A. and G.L. Hosfield. 1983. The relationship of seed filling to yield among dry beans with differing architectural forms. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108:106-111.
- Kelly, J.D. and M.W. Adams. 1987. Phenotypic recurrent selection in ideotype breeding of pinto beans. *Euphytica* 36:69-80.
- Kueneman, E.A., D.H. Wallace and P.M. Ludford. 1979. Photosynthetic measurements of field-grown dry beans and their relation to selection for yield. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104:480-482.
- Laing, D.R., P.G. Jones and J.H.C. Davis. 1984. Common beans (Phaseolus vulgaris L.) p. 305-352. In: P. R. Goldsworthy and N. Fisher (eds.). *The physiology of tropical field crops.* John Wiley and Sons, New York.

- Lupton, F.G.H. and R.N.H. Whitehouse. 1957. Studies on the breeding of self-pollinating cereals. I. Selection methods in breeding for yield. *Euphytica* 6:169-184.
- McFerson, J.R. 1983. Genetic and breeding studies of dinitrogen fixation in common bean (Phaseolus vulgaris L.). Diss. Abstr. 44:701B.
- Mutschler, M.A. and F.A. Bliss. 1981. Inheritance of bean seed globulin content and its relationship to protein content and quality. *Crop Sci.* 21:289-294.
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1985. Effect of location and plant density on yield and architectural traits in dry bush beans. *Crop Sci.* 25:579-584.
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1986. Combining ability analyses and relationships among yield, yield components, and architectural traits in dry bean. *Crop Sci.* 26:21-27.
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1988a. Genetics of seed yield in common bean of Middle-American origin. I. General combining ability. *Plant Breed.* 101:143-154.
- Nienhuis, J. and S.P. Singh. 1988b. Genetics of seed yield in common bean of Middle-American origin. II. Genetic variance, heritability, and expected response from selection. *Plant Breed.* 101:155-163.
- Paniagua, C.V. and A.M. Pinchinat. 1976. Criterios de selección para mejorar el rendimiento de grano de frijol (Phaseolus vulgaris L.). *Turrialba* 26:126-131.
- Prakash, K.S. and H.H. Ram. 1981. Path coefficient analysis of morphological traits and developmental stages in french bean. *Indian J. Agric. Sci.* 51:76-80.
- Sarafi, A. 1978. A yield component selection experiment involving American and Iranian cultivars of common bean. *Crop Sci.* 18:5-7.
- Singh, S.P. 1988. Gene pools in cultivated dry bean. *Annu. Rept. Bean Improv. Coop.* 31:180-182.
- Singh, S.P. 1989. Patterns of variation in cultivated common bean (Phaseolus vulgaris, Fabaceae). *Econ. Bot.* 101:155-163.

- Singh, S.P., C. Cajiao, J.A. Gutiérrez, J. García, M.A. Pastor-Corrales and F.J. Morales. 1989a. Response to selection for seed yield in high and low input environments in inter-gene pool crosses of common bean. *Crop Sci.* (In press).
- Singh, S.P. and J.A. Gutiérrez. 1982. Sources of some architectural traits in dry bush beans, Phaseolus vulgaris L. *Annu. Rep. Bean Impr. Coop.* 25:6-8.
- Singh, S.P., C. Urrea, J.A. Gutiérrez and J. García. 1989b. Selection for yield at two fertilizer levels in small-seeded common bean. *Can. J. Plant Sci.* (submitted).
- Sneep, J. 1977. Selection for yield in early generations of self-fertilizing crops. *Euphytica* 26:27-30.
- Sullivan, J.G. and F.A. Bliss. 1983. Recurrent mass selection for increased seed yield and seed protein percentage in the common bean (Phaseolus vulgaris L.) using a selection index. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 108:42-46.
- Tolla, G.E. 1978. Effect of post-bloom nutrient applications and recurrent selection on seed yield and seed proteing in common bean (Phaseolus vulgaris L.). Ph.D. Thesis, Univ. of Wisconsin, Madison.
- Vieira, C., F.C. Santa Cecilia and C.S. Sedyama. 1973. Índice de colheita de alguns cultivares de feijao. *Rev. Ceres* 20:120-128.
- Wallace, D.H. 1973. Commentary upon plant architecture and physiological efficiency in the field bean. p. 287-294. In: Potentials of field beans and other food legumes in Latin America. Series Seminar 2E. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia.
- Wallace, D.H. and H.M. Munger. 1966. Studies of the physiological basis for yield differences. II. Variations in dry matter distribution among areal organs for several dry bean varieties. *Crop Sci.* 6:503-507.
- Wallace, D.H., J.L. Ozbun and H.M. Munger. 1972. Physiological genetics in crop yield. *Adv. Agron.* 24:97-146.

- Wallace, D.H., M.M. Peet and J.L. Ozbun. 1976. Studies of CO<sub>2</sub> metabolism in Phaseolus vulgaris L. and applications in breeding. p. 43-58. In: R. H. Burris and C. C. Black (eds.). CO<sub>2</sub> metabolism and plant productivity, University Park Press, Baltimore, USA.
- Zimmermann, M.J.O., A.A. Rosielle and J.G. Waines. 1984. Heritabilities of grain yield of common bean in sole crop and in intercrop with maize. Crop Sci. 24:641-644.

Quadro 1. Rendimiento promedio de las generaciones F<sub>1</sub> y F<sub>2</sub> de algunos cruzamientos simples de frijol seco cultivados en pruebas repetidas en CIAT-Palmira, Colombia .

| Cruzamiento       | Generación          |                |
|-------------------|---------------------|----------------|
|                   | F <sub>1</sub>      | F <sub>2</sub> |
|                   | kg ha <sup>-1</sup> |                |
| G 4770 X A 23     | 2030                | 2624           |
| A 23 X G 7148     | 2329                | 2394           |
| ICA L 23 X G 3807 | 3143                | 2702           |
| ICA L 23 X A 30   | 3178                | 2418           |
| A 23 X G 5066     | 3023                | 3103           |
| A 21 X Carioca    | 3225                | 3384           |
| G 3807 X Carioca  | 2875                | 3146           |
| Carioca X G 7148  | 3089                | 3953           |

Fuente: Gutiérrez y Singh, 1985.

## Figuras

Fig. 1. Uso de pruebas de generación temprana para mejoramiento por rendimiento en frijol seco en CIAT.

Figura 1. Uso de pruebas de generación temprana para mejoramiento por rendimiento en frijol seco en CIAT.

| Mes        | Generación                  | Actividades   | Localidad* |
|------------|-----------------------------|---|------------|
| Marzo      | Progenitor                  | Intercruce entre progenitores seleccionados   | C          |
| Junio      | Progenitor & F <sub>1</sub> | Intercruce entre progenitores seleccionados & cruzamientos. Guardar semilla F <sub>2</sub> de cruzamientos simples seleccionados. | C          |
| Septiembre | Progenitor & F <sub>1</sub> | Cultivar y guardar semillas F <sub>2</sub> de cruzamientos seleccionados.   | Q          |
| Marzo      | F <sub>2</sub>              | Prueba de rendimiento en ensayos repetidos. Guardar semilla masal (una sola vaina de cada planta) de cruzamientos seleccionados.  | P          |
| Septiembre | F <sub>3</sub>              | Prueba de rendimiento y guardar semilla masal de cruzamientos seleccionados.  | Q          |
| Marzo      | F <sub>4</sub>              | Sembrar plantas espaciadas de cruzamientos seleccionados para número máximo de cosechas de una sola planta.                       | P          |
| Septiembre | F <sub>5</sub>              | Cultivar hileras de planta-progenie. Guardar semilla masal de líneas seleccionadas.   | Q          |
| Marzo      | F <sub>6</sub>              | Vivero de observación   | P          |
| Septiembre | F <sub>7</sub>              | Prueba de rendimiento en parcelas repetidas. Producción de semilla limpia en Vijes.   | Q,P        |
| Enero      | F <sub>8</sub>              | Líneas codificadas seleccionadas para más evaluaciones.   | VEF<br>NAR |

\* C = CIAT - Palmira, P = Popayán, Q = Quilichao.

MEJORAMIENTO DE FRIJOL COMUN (Phaseolus vulgaris L.) POR  
RENDIMIENTO EN ASOCIACION

María José de Oliveira Zimmermann\*

Resumen

A pesar de la industrialización creciente, de la mayor modernización y tecnificación de la agricultura, y a pesar del hecho que las investigaciones siempre se han concentrado en los monocultivos, los cultivos múltiples siempre representarán una buena proporción de la producción de frijol, especialmente en zonas tropicales, debido a razones económicas, técnicas y sociales.

Entre los investigadores de frijol, los mejoradores siempre han sido cuestionados sobre su trabajo, porque la mayoría del mejoramiento se ha efectuado en monocultivo.

El presente trabajo trata algunos resultados de la literatura en cultivos múltiples, intentando responder las preguntas que se presentan generalmente a los mejoradores, siendo las conclusiones: 1 - El germoplasma desarrollado para monocultivo puede ser bueno para asociación, pero eso no es siempre verdadero. 2 - Se desconoce como deben ser las plantas de frijol, para adaptarse a la asociación, pero la resistencia a las enfermedades es importante en todos los sistemas. 3 - Debido a algunos objetivos incompatibles, los programas especiales de mejoramiento por asociación quizás no sean una buena opción en general. 4 - Un enfoque

---

\* Mejoradora de Frijol, Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijao (CNPAP), Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA). Rod. GYN 12, Km. 10, Caixa Postal 179, 74000 Goiânia, Goiás, Brasil.

mejor puede ser un esquema combinado de selección, donde la selección en generaciones tempranas se hace en monocultivo, examinando las mejores líneas de cada especie en asociación, en todas las combinaciones de líneas superiores de las especies, tomando las decisiones de distribución de cultivares con base en la producción promedio de todos los sistemas examinados.

### Introducción

El frijol común (Phaseolus vulgaris L.) es una leguminosa anual autógena, a menudo cultivada en asociación con otras especies de plantas, en particular donde se practica la agricultura de subsistencia (Wiley y Osiru, 1972). En las especies que se cultivan de forma múltiple, el arreglo espacial y la densidad relativa entre ellas, pueden variar con las localidades y agricultores. Más comúnmente, el frijol se cultiva de forma múltiple con maíz, pero también con café, sorgo, yuca, caña de azúcar y otros cultivos.

Se entiende como cultivos múltiples la siembra de dos o más cultivos simultáneamente en el mismo campo, donde la competencia entre ellos ocurre durante todo o parte del ciclo de crecimiento de las plantas (Andrews y Kassam, 1976). El término más general "cultivos múltiples" se refiere a todos los sistemas que incluyen el cultivo de dos o más especies en el mismo campo en un año.

No hay cifras claras sobre cuánta área sembrada con frijol está cultivada de forma múltiple en cualquier país, pero se estima que cerca del 70% de la producción de frijol en América Latina viene de asociación y que la especie acompañante es generalmente maíz (Pinchinat et al., 1976).

Con el mayor movimiento hacia la industrialización en los países del mundo en desarrollo, el trabajo agrícola va disminuyendo paulatinamente y las prácticas agrícolas están cambiando para aumentar la eficiencia de la

agricultura en su totalidad. Como consecuencia de esto, las zonas de cultivos múltiples tenderán a disminuir. Este sistema es de uso intensivo de la tierra y de la mano de obra. Se proyecta que el descenso continuará hasta alcanzar un "punto de equilibrio". Dicho punto es desconocido no obstante; sin embargo, en las zonas tropicales el cultivo múltiple probablemente será siempre importante para la producción del frijol común. Hay muchas razones para que esto ocurra. Algunas de ellas son:

- a) Los cultivos múltiples son una práctica de conservación del suelo muy eficiente debido a la explotación de diferentes capas del suelo gracias a las diferentes profundidades alcanzadas por los sistemas radiculares de las dos o más especies de cultivos.
- b) Donde la luz de sol no es un factor limitante, la temperatura es alta y la disponibilidad de agua no siempre es ideal, un cultivo más alto como maíz o sorgo, puede reducir los problemas de calor y estrés de agua para un cultivo más pequeño como frijol, por la sombra que el cultivo más alto hace y también por su efecto de rompe-viento. Dicho efecto puede reducir las pérdidas de agua por transpiración en el cultivo de menor tamaño.
- c) Los cultivos múltiples son sistemas más seguros y más estables de explotación agrícola que el cultivo único, para áreas pequeñas con inversiones y disponibilidad laboral bajas. Si fracasa un cultivo, el otro todavía puede dar algún rendimiento (Andrews, 1974; Willey y Osiru, 1972).
- d) Los cultivos múltiples permiten la producción de dos o más cultivos al mismo tiempo y en la misma área (diversificación de dietas).

Aunque se acepta que los cultivos múltiples son importantes para la producción de frijol común en todos los países donde el frijol es un producto agrícola importante, las investigaciones siempre se han centrado

sobre el monocultivo y el desarrollo de germoplasma siempre se ha efectuado bajo este sistema. Pocos intentos se han hecho para seleccionar cultivares para asociación (Francis et al., 1976) y en la mayoría de casos fueron sobre asociaciones de frijol voluble-maíz, que tienen ventajas obvias porque el maíz proporciona el apoyo necesario para las plantas de frijol, que de otro modo debe ser proporcionado por estacas (Davis et al., 1980). Sin embargo, la mayoría de los agricultores que cultivan frijol con maíz, prefieren tipos de plantas arbustivas porque facilitan la cosecha.

Por muchos años, los fitogenetistas han sido cuestionados acerca de su trabajo en relación a cultivos múltiples. Las preguntas principales son:

- I - ¿El germoplasma que fue desarrollado para monocultivo, será siempre bueno para cultivos de forma múltiple?
- II - ¿Cómo diferirá el germoplasma que fue seleccionado para monocultivo del germoplasma desarrollado para asociación?
- III - ¿Hay una necesidad de programas especiales de mejoramiento por cultivos múltiples?
- IV - ¿Cómo podrían los programas de mejoramiento de frijol enfocar la cuestión de cultivos múltiples?

I. ¿El Germoplasma Que Fue Desarrollado Para Monocultivo Será Siempre Bueno Para Asociación?

Varios artículos informan sobre los rendimientos de cultivares de frijol en monocultivo y en asociación con maíz. En la mayoría de casos los coeficientes de correlación entre los rendimientos en monocultivo y en asociación fueron positivos, altos y significativos (Cuadro 1). Estas correlaciones positivas han conducido a la conclusión que los cultivares que son buenos para monocultivo también pueden ser buenos para asociación.

Sin embargo, se ha registrado una significativa interacción de genotipo por sistemas de cultivo (Francis et al., 1978a). Paniagua (1977) halló que no todos los cultivares de frijol que son buenos en asociación eran también buenos en monocultivo.

Hamblin y Zimmermann (1986) indicaron que es posible calcular cuán exitosa puede ser la selección en un sistema (monocultivo o asociación) para el otro sistema, al clasificar los cultivares por rendimiento en cada sistema, aplicando una presión definida de selección (en su caso 33%) en un sistema y observando cuántos de los genotipos seleccionados estuvieron entre los 33% más altos en el otro ambiente. La eficiencia de selección (ES) en el ambiente alternativo se define como:

$$ES\% = \frac{\text{no. seleccionado en sistema alternativo} - \text{no. esperado por azar}}{\text{no. elegido en sistema de selección} - \text{no. esperado por azar}} \times 100$$

El número esperado por azar, se calcula asumiendo que habría la misma probabilidad de tomar al azar buenos genotipos para el sistema alternativo entre los seleccionados, según sea la intensidad de selección. Por ejemplo: la prueba de Santa Cecilia y Ramalho (1982) incluyó 40 genotipos. Con una presión de selección de un 30% en monocultivo, se identificaron los 12 mejores genotipos para ese sistema. Siguiendo la racionalidad descrita, la probabilidad de haber tomado los mejores por azar, fue de  $0,30 \times 12 = 3$ . Entre los 12 que fueron seleccionados para monocultivo, había 7 que estuvieron en el grupo de los 12 superiores en asociación. El número esperado por azar fue nuevamente el mismo (3), porque nuevamente se calculó sobre los 12 superiores. Así la eficiencia de selección en ese caso fue:

$$ES\% = \frac{7 - 3}{12 - 3} \times 100 = 44\%$$

Lo que significa que sólo 44% de los genotipos que fueron seleccionados en un sistema fueron también seleccionados para el otro sistema, aunque el porcentaje de material seleccionado en un sistema que fue bueno para el otro (respuesta correlacionada) fue de 58%. Estos son porcentajes bajos considerando que había una correlación altamente significativa para rendimiento de frijol entre los dos sistemas de siembra.

El Cuadro 2, tomado de Hamblin y Zimmermann (1986), muestra la eficiencia de selección para asociación cuando se aplica una intensidad de selección de 33% en monocultivo. En sólo dos casos, la eficiencia de selección fue mayor que un 50%, pero este resultado se puede deber a la resistencia diferencial a las enfermedades de los cultivares. En el caso de Vieira y Aidar (1984), se correlacionaron datos de rendimiento y datos de antracnosis en monocultivo y en asociación. También, los datos de incidencia a las enfermedades en monocultivo se correlacionaron con los mismos datos en asociación, y los niveles de resistencia a la antracnosis para cada genotipo fueron similares a través de sistemas.

Los resultados son muy similares, en términos generales, para cultivos en relevo (siembra de frijol entre líneas de maíz cuando el maíz alcanza la madurez fisiológica) y para cultivos múltiples simultáneos. Aunque la competencia de cultivos se reduce en cultivos en relevo, porque las plantas de maíz no están creciendo activamente cuando se siembra el frijol, las correlaciones entre el rendimiento en cultivos en relevo y el monocultivo son positivas y bajas, y la eficiencia de selección a través de sistemas fue aún inferior que la asociación simultánea (Cuadro 3).

En conclusión, el germoplasma desarrollado para monocultivo no siempre será bueno para asociación, aunque puede ser bueno muchas veces. La

selección para resistencia a las enfermedades se puede practicar en el sistema más conveniente para expresión a las enfermedades, pero el rendimiento tiene que medirse en el mismo sistema en que se cultivará el germoplasma.

## II. ¿Cómo Diferirá el Germoplasma Que Fue Seleccionado Para Monocultivo del Germoplasma Desarrollado Para Asociación?

Los parámetros de selección en frijol común varían con el programa y región para donde están siendo seleccionados. Generalmente para monocultivo, el frijol es seleccionado por resistencia a las enfermedades predominantes y a algunos estreses ambientales. Estas resistencias son útiles en todos los sistemas de siembra y se consideran de importancia igual para asociación y monocultivo. Es en los rasgos morfofisiológicos que se reflejará más la adaptación o no al cultivo múltiple. Algunos caracteres pueden ser más importantes para un sistema que para el otro, y en general algunos caracteres parecen ser de importancia especial al seleccionar para adaptación al cultivo múltiple pero ellos realmente no se comprenden.

Zimmermann et al. (1984b) han estudiado la importancia relativa de algunos caracteres en poblaciones segregantes en asociación y en monocultivo. Se informó que las mismas interacciones observadas para variedades también ocurrieron en poblaciones segregantes. En esos estudios de poblaciones segregantes, el índice de cosecha del frijol se relacionó negativamente con el rendimiento en monocultivo y positivamente en asociación y dichas correlaciones son no sólo fenotípicas sino también genéticas (Cuadro 4). Para todos los otros caracteres estudiados las correlaciones genéticas con rendimiento de granos fueron en la misma dirección para ambos sistemas, aunque para las correlaciones fenotípicas había algunos cambios de signo. Aquellas correlaciones indican que es importante, al seleccionar para rendimiento en asociación, evitar una reducción correlacionada en el índice de cosecha con el fin de no obtener

plantas con crecimiento vegetativo excesivo (Donald y Hamblin, 1976 y 1983).

Un análisis de "path coefficients" para componentes del rendimiento y para rendimiento de granos de frijol (Zimmermann et al., 1984b) indicó que la importancia de dichos componentes para el rendimiento de granos varió con el sistema (Cuadro 5), siendo el efecto directo del peso de 100 semillas más importante para la asociación que para el monocultivo y siendo opuesto el efecto directo del número de vainas por planta. También, para rendimiento de granos de progenies  $F_4$  y  $F_5$  derivadas de  $F_2$ , las correlaciones genotípicas entre sistemas de cultivo (Zimmermann et al., 1984a) fueron mayores para los cruzamientos donde Dark Red Kidney 2602, (un cultivar de semilla grande, y de hábito determinado) fue uno de los progenitores, que para aquellos otros cruzamientos donde los progenitores fueron de semilla pequeña de hábitos indeterminados (Cuadro 6).

El tamaño de semilla mayor da a las plantas una ventaja competitiva porque tienen más reservas al comenzar el ciclo de vida (Black, 1958; Donald, 1963). En situaciones altamente competitivas, Hamblin (1975) también halló que el tamaño de la semilla se relacionaba positivamente con la capacidad competitiva medida como rendimiento de granos. Estas situaciones altamente competitivas incluyeron diferentes cultivares de la misma especie (Phaseolus vulgaris L.). Parece que la misma relación de tamaño de la semilla x capacidad competitiva existe cuando la competencia es impuesta por otra especie (como maíz) como los resultados de Zimmermann han demostrado.

Guazzelli (1975) evaluó líneas de frijol por su capacidad competitiva en mezclas, y aún entre líneas de frijol negras, de semilla pequeña, de hábitos indeterminados, se podían detectar diferencias. En un trabajo complementario, el mismo autor (1976), aplicó la selección por capacidad competitiva alta y baja en cuatro variedades de frijol (poblaciones), y obtuvo líneas que difirieron de las otras por su capacidad competitiva.

Posteriormente, aquellas líneas se examinaron en situaciones de asociación (Vieira y Aïdar, 1984; Guazzelli y Kluthcouski, 1988), y algunas de las que dieron los mejores resultados para asociación fueron aquellas que habían sido seleccionadas por su alta capacidad competitiva en mezclas de frijol común, que es técnicamente un monocultivo porque incluye sólo una especie.

La ventaja de un cultivar de frijol más competitivo en asociación, sugiere que el ambiente no es explotado plenamente por los cultivares actuales, lo que significa que se pueden esperar ganancias a corto plazo por el perfeccionamiento de la capacidad competitiva del frijol. A medio y a largo plazo esto quizás no sea así porque el frijol se cultiva para su producción de semillas (crecimiento reproductivo) y la capacidad competitiva está relacionada con el crecimiento vegetativo (Donald y Hamblin, 1983). Donald y Hamblin (1983) sugieren que algunas características comunes a las líneas de alto rendimiento, adaptadas al monocultivo, hacen que las plantas sean pobres competidores pero el cultivo explota plenamente el ambiente. Aquellas características son:

- . Capacidad para responder a densidades altas
- . Resistencia al volcamiento
- . Hábito anual y crecimiento determinado
- . Mejor cubierta vegetal para intercepción eficiente de la luz
- . Alto rendimiento biológico
- . Alto rendimiento
- . Capacidad competitiva mínima entre plantas
- . Capacidad para responder a altos niveles nutricionales
- . Adaptación climática amplia

Algunas de estas características quizás no prueben ser tan buenas como otras para frijol, o sean difíciles de combinar, pero generalmente son valiosas. Davis y Garcia (1983) también sugirieron que los cultivares de frijol indeterminado con baja capacidad competitiva pueden tener también una ventaja para los cultivos múltiples.

En consecuencia la respuesta a "cómo difiere el germoplasma para monocultivo de aquel desarrollado para asociación" todavía no es clara. Ya que no hay un ideotipo claramente definido para cualquier situación, no se sabe en cuáles características deben diferir los cultivares uno de otro. Hay sólo indicaciones de algunos caracteres a los cuales se debe prestar atención, para evitar algunos efectos secundarios indeseables de la selección (como índice de cosecha reducido, o mayor tamaño de la semilla cuando se prefiere la semilla pequeña).

### III. ¿Hay Una Necesidad de Programas Especiales de Mejoramiento Por Cultivos Múltiples?

Esta pregunta se abordó en el trabajo de Zimmermann (Zimmermann, 1983; Zimmermann et al., 1984a; Zimmermann et al., 1984b; Zimmermann et al., 1985) a través de estudios de efectos genéticos, heredabilidades, correlaciones y ganancias de selección para frijol en monocultivo y asociación con maíz bajo condiciones constantes. Un mayor número de efectos genéticos significativos (Zimmermann et al., 1985) se halló para el rendimiento de grano y el índice de cosecha de frijol cultivado en asociación con maíz que como monocultivo (Cuadro 7). Hamblin y Evans (1976) también habían hallado que los efectos epistáticos disminuyeron con la mayor densidad de siembra.

Zimmermann et al. (1984a), registraron heredabilidades unitarias estándar (Cuadro 8) que fueron más grandes para el rendimiento de grano del frijol en asociación que en monocultivo. En el mismo trabajo (Cuadro 9) se indicó que la selección directa para cada sistema fue más eficiente que la selección indirecta. Los efectos de la selección indirecta para asociación con base en la selección practicada en monocultivo fueron mucho más pequeños que los efectos de la selección directa y que los efectos de la selección en promedio de ambos sistemas. Los efectos de la selección indirecta para monocultivo con base en la selección en asociación, fueron variables y a veces más grandes que los efectos de la selección directa,

pero la selección basada en los promedios de ambos sistemas dió casi los mismos y a veces mejores resultados que la selección directa para monocultivo. Estos datos mostraron que aunque la selección sólo para asociación no se justificara, aún así la selección basada en los promedios de ambos sistemas puede mejorar la eficiencia de selección. En forma similar, Hamblin y Zimmermann (1986) también hallaron que la selección por rendimiento promedio de monocultivo y asociación fue siempre más eficiente para ambos sistemas de siembra que la selección en ambiente único para el sistema alternativo (Cuadro 10), y los promedios fueron un mejor criterio de selección para mejorar el rendimiento en ambos sistemas que la "tolerancia al estrés" definida como la diferencia entre rendimiento en monocultivo y en asociación. Estos autores llegaron a la conclusión que las líneas malas se pueden eliminar con base en sólo un sistema (por ejemplo monocultivo) pero la identificación final de las mejores líneas tiene que hacerse incluyendo todos los ambientes a qué se deben adaptar. El frijol y el maíz, u otra especie cultivada de forma múltiple se cultiva en cada región geográfica no sólo en un sistema de cultivo, y las líneas recomendadas deben comportarse bien en todas o en la mayoría de las diferentes condiciones bajo las cuales se cultivan. También hay dudas, si un cultivar especialmente desarrollado para ser sembrado en condiciones de asociación sería el mejor enfoque para un programa de producción de semillas que tiene que seguir el mejoramiento de un cultivar nuevo.

De todo lo presentado surge como conclusión que los programas especiales de mejoramiento por asociación no serían justificables a menos que los cultivos múltiples sean casi el único sistema de siembra utilizado.

#### IV. ¿Cómo Podrían Enfocar los Programas de Mejoramiento de Frijol la Cuestión de Cultivos Múltiples?

En toda la discusión anterior se consideró sólo al frijol como el componente de interés de un sistema. Desde otro punto de vista, en el caso de la asociación frijol-maíz, el maíz generalmente no se afecta o sufre muy

poco con la competencia de la planta de frijol, sin embargo el frijol puede sufrir un descenso grave del rendimiento que puede alcanzar más del 80%. Además, hay interacciones de los cultivares de maíz y de frijol en función de los rendimientos de frijol, cuando se usan diferentes cultivares de maíz (Davis y Garcia, 1983; Ramalho et al., 1983). Harper (1967) y Fyfe y Rogers (1965) habían sugerido anteriormente que si dos especies se cultivan juntas, el mayor nivel de capacidad de combinación ecológica se logrará mediante el mejoramiento de ambos cultivos simultáneamente. Hamblin et al. (1976), había sugerido un método que permite efectuar esto, basado en un diseño dialélico. Hamblin y Zimmermann (1986) concluyeron que para obtener máximos rendimientos del cultivo en asociación, los fitogenetistas deben hacer mejoramiento por el sistema de cultivo en lugar de hacerlo para los componentes individuales.

Geraldi (1983) usó un enfoque dialélico con líneas de maíz y de frijol en combinación, cada una de ellas con todas las otras. Los rendimientos resultantes de cada cultivo se convirtieron en "producción equivalente" basada en las relaciones del precio de mercado de maíz-frijol, y se analizaron los datos como una adaptación del modelo de Gardner y Eberhart (1966) para cruzamientos dialélicos. Las mejores combinaciones de maíz-frijol fueron aquellas donde había grandes efectos generales de cultivos múltiples. En el caso de los cultivares de frijol, los mejores fueron aquellos que interfirieron menos con maíz (alta "habilidad combinatoria"). También ocurrieron algunas excepciones de alta habilidad combinatoria específica. El único problema con ésta y otras metodologías dialélicas es el tamaño de experimentos necesarios para examinar todas las combinaciones de las líneas de las dos especies. Para 10 líneas de frijol y 10 líneas de maíz, siendo 10 un número muy pequeño de líneas a considerar en cualquier programa de mejoramiento, se necesita una prueba de 100 tratamientos. Para cifras algo más grandes, pero todavía pequeñas, el tamaño experimental se torna demasiado grande para manejarse eficientemente.

Un enfoque más razonable sería, para todas las especies de interés, el trabajar en la selección en generaciones tempranas (fase de "screening") con un gran número de líneas en el sistema más simplificado (monocultivo), seguido por un ensayo posterior de un número mucho más pequeño de introducciones de las diferentes especies en todos los sistemas que se deben cultivar en la región, en todas las combinaciones posibles con las mejores líneas de las otras especies. Aumenta el trabajo solamente en las fases finales del programa. La decisión final sobre qué línea se debe nombrar y distribuirse para cada especie se debe tomar con base en el promedio de rendimiento de las líneas en todos los ambientes de ensayo. Para hacer ganancias rápidas de rendimiento en asociación, la selección en las etapas tempranas (monocultivo) se podría practicar a una alta densidad de siembra como la usada por Guazzelli (1976).

Con base en programas como el sugerido arriba, sería posible crear e identificar genotipos que funcionarían mejor en el promedio de un rango de diferentes sistemas de cultivo, pero en algunos casos, su comportamiento podría no ser tan bueno en cada uno de ellos como si se hubieran desarrollado especialmente para ese sistema desde el comienzo, aunque la diferencia quizás no sea tan grande para considerarse.

### Conclusiones

Como comentarios finales, es importante apuntar lo siguiente:

- . El germoplasma de frijol desarrollado para monocultivo también puede ser bueno para asociación o para cultivo de relevo, pero esto no es siempre verdadero. Las interacciones existen y tienen que considerarse.
- . No hay una respuesta clara sobre cuán diferentes o cuán similares deben ser las líneas de frijol especialmente desarrolladas para asociación o para cultivo de relevo. No hay un ideotipo definido para esos sistemas. La capacidad competitiva parece dar una ventaja

inmediata de rendimiento a los genotipos cultivados en asociación pero la selección para aumentar la capacidad competitiva puede causar efectos secundarios indeseados que pueden disminuir la eficiencia de la planta para la producción de semillas. La resistencia a las enfermedades, por otro lado, es importante para todos los sistemas de cultivo.

- . Los programas especiales de mejoramiento, dedicados totalmente a la asociación no son una opción buena a menos que los cultivos múltiples sean el único sistema de siembra para los cultivos de una región.
- . Para todas las especies que se cultivan en una situación de asociación con frijol, la selección de generaciones tempranas se debe hacer en la situación más fácil de manejar (monocultivo) haciendo una evaluación final de las mejores líneas seleccionadas de cada especie en todos los sistemas y en todas las combinaciones entre ellos. Las decisiones finales sobre las variedades que se deben lanzar se deben basar en promedios a través de todos los sistemas de prueba.

Por último, pero no menos importante, los cultivos múltiples probablemente disminuirán en importancia en todo el mundo con el tiempo, pero en el futuro cercano (hasta el final del siglo por lo menos), es de este sistema que una proporción grande de producción de frijol vendrá. Hasta que no se desarrollen buenas máquinas para cosechar frijol, mientras existan agricultores pobres, con terrenos pequeños y sin sistemas costosos y sofisticados de producción, sin instalaciones de riego, el cultivo múltiple seguirá siendo responsable de una proporción significativa de la producción de frijol.

### Bibliografía

- Andrews, D.J. 1974. Responses of sorghum varieties to intercropping.  
Exp. Agr. 10:57-63.

- Andrews, D.J. and A.H. Kassam. 1976. The importance of multiple cropping in increasing world food supplies. In: Papendick, R.I.; Sanchez, P.A. and Triplett, G.B. (eds.). Multiple cropping, pp.1-11. A.S.A. Special Publ. 27, Amer. Soc. Agron., Madison, WI.
- Antunes, I.F. and M.G. Teixeira. 1982. Produtividade de genotipos de feijao em monocultivo e no cultivo associado com milho nas épocas das águas e da seca em Goiânia, GO. In: EMBRAPA- Proc. 1a. RENAFE, 83-88.
- Black, J.N. 1958. Competition between plants of different initial seed sizes in swards of subterranean clover (*Trifolium subterraneum* L.) with particular reference to leaf area and the light microclimate. Aust. J. Agr. Res., 9:299-318.
- Chagas, J.M. and A.R.L. Aquino. 1981. Yield of climbing bean cultivars under two cropping systems. Ann. Rep. Bean Improv. Coop., 24:56-57.
- Davis, J.H.C., S. Garcia and G. Tejada. 1980. Selección en generaciones tempranas de frijoles volubles en asociación con maíz. XXVI Reunión Anual del Programa Cooperativo Centroamericano para el Mejoramiento de Cultivos Alimenticios (PCCMA)-Guatemala. 16pp.
- Davis, J.H.C. and S. Garcia. 1983. Competitive ability and growth habit of indeterminate beans and maize for intercropping. Field Crops Res., 6:59-75.
- Donald, C.M. 1963. Competition among crop and pasture plants. Adv. Agron., 15:1-118.
- Donald, C.M. and J. Hamblin. 1976. The biological yield and harvest index as agronomic and plant breeding criteria. Adv. Agron., 28:361-405.
- Donald, C.M. and J. Hamblin. 1983. The convergent evolution of annual seed crops in agriculture. Adv. Agron., 36:97-143.
- Francis, C.A., C.A. Flor and S.R. Temple. 1976. Adapting varieties for intercropped systems in the tropics. In: Papendick, R.I.; Sanchez, P.A. and Triplett, G.B. (eds.). Multiple cropping, pp.235-254. A.S.A. Spec. Publ. 27. Amer. Soc. Agron., Madison-WI.

- Francis, C.A., M. Prager, D.R. Laing and C.A. Flor. 1978a. Genotype x environment interactions in bush bean cultivars in monoculture and associated with maize. *Crop Sci.*, 18:237- 242.
- Francis, C.A., M. Prager and D.R. Laing. 1978b. Genotype x environment interactions in climbing bean cultivars in monoculture and associated with maize. *Crop Sci.*, 18:242- 246.
- Fyfe, J.L. and H.H. Rogers. 1965. Effects of varying variety and spacing on yields and composition of mixtures of lucerne and tall fescue. *J. Agr. Sci. (Cambridge)*, 64:351-359.
- Gardner, C.O. and S.A. Eberhart. 1966. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, Raleigh, 22:439-452.
- Geraldi, I.O. 1983. Método de análise estatística para combinacao de cultivares em consórcio. Doctor Degree Thesis, ESALQ, USP, Piracicaba, SP, Brasil, 120pp.
- Guazzelli, R.J. 1975. Competicao intergenotípica em feijao (Phaseolus vulgaris L.): estimacao da capacidade competitiva. Master Degree Diss., ESALQ, USP, Piracicaba, SP, Brasil, 62pp.
- Guazzelli, R.J. 1976. Competicao intergenotípica em feijao (Phaseolus vulgaris L.): estimacao de parâmetros genéticos. Doctor Degree Thesis, ESALQ, USP, Piracicaba, SP, Brasil, 88pp.
- Guazzelli, R.J. and J. Kluthcouski. 1988. Avaliacao de germoplasma de feijao (Phaseolus vulgaris L.) para o consórcio simultâneo com milho. EMBRAPA-CNPAP. Comunicado Técnico no. 21.F( no prelo).
- Hamblin, J. 1975. Effect of environment, seed size and competitive ability on yield and survival of Phaseolus vulgaris genotypes in mixtures. *Euphytica*, 24:435-445.
- Hamblin, J. and A.M. Evans. 1976. The estimation of cross yield using early generation and parental yields in dry beans (Phaseolus vulgaris L). *Euphytica*, 25:510-520.
- Hamblin, J., J.G. Rowell and R. Redden. 1976. Selection for mixed cropping. *Euphytica*, 25:97-106.

- Hamblin, J. and M.J.O. Zimmermann. 1986b. Breeding common bean for yield in mixtures. In: Janick, J. (ed.). Plant breeding reviews, 4:245-272. AVI Publ. Co. Westport, Conn.
- Harper, J.L. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. J. Ecol., 55:247-270.
- Paniagua, C.V. 1977. Identification and stability analysis of traits important to yield of beans in associated culture. Ph.D. Thesis, Michigan State University, East Lansing, MI. 76pp.
- Pinchinat, A.M., J. Soria and R. Bazan. 1976. Multiple cropping in tropical America. In: Papendick, R.I.; Sanchez, P.A. and Triplett, G.B. (eds.). Multiple cropping. pp.51-62. A.S.A. Special Publ. 27. Amer. Soc. Agron., Madison, WI.
- Ramalho, M.A.P., A.C. Oliveira de and J.C. Garcia. 1983. Recomendacoes para o planejamento e análise de experimentos com as culturas de milho e feijao consorciadas. EMBRAPA- CNPMS. Documentos, 2. 74pp.
- Santa-Cecilia, F.C.S. and M.A.P. Ramalho. 1982. Comportamento de cultivares de feijao em monocultivo e em associacao com milho. Ciencia e Prática, 6:45-54.
- Serpa, J.E.S. and A.C Barreto. 1982. Competicao de cultivares de feijao em consorciacao com o milho, nas micro regioes homogeneas 123 e 130 do Estado de Sergipe. EMBRAPA-UEPAE Aracaju. Pesquisa em Andamento No. 6. 6pp.
- Teixeira Monteiro, A.A., C. Vieira and C.C. Silva. 1981. Yields of twenty bean cultivars under two cropping systems. Ann. Rept. Bean Imp. Coop., 23:49-50.
- Vieira, R.F. and H. Aidar. 1984. Avaliacao de cultivares e linhagens de feijao em consórcio com o milho e em monocultivo. (EMBRAPA-CNPAF. Pesquisa em Andamento, 51). 7pp.
- Wiley, R.W. and D.S.O. Osiru. 1972. Studies on mixtures of maize and beans (Phaseolus vulgaris L.) with particular reference to plant population. J. Agr. Sci. (Cambridge), 79:517-529.

- Zimmermann, M.J.O. 1983. Genetic studies on common bean in sole crop and intercropped with maize. Ph.D. Dissertation. Univ. of California, Riverside, CA, 86pp.
- Zimmermann, M.J.O., A.A. Rosielle and J.G. Waines. 1984a. Heritabilities of grain yield of common bean in sole crop and in intercrop with maize. *Crop Sci.*, 24:641-644.
- Zimmermann, M.J.O., A.A. Rosielle, J.G. Waines and K.W. Foster. 1984b. A heritability and correlation study of grain yield, yield components and harvest index of common bean in sole crop and intercrop. *Field Crops Res.*, 9:109-118.
- Zimmermann, M.J.O., A.A. Rosielle, K.W. Foster and J.G. Waines. 1985. Gene action for grain yield and harvest index of common bean grown in sole crop and in intercrop with maize. *Field Crops Res.*, 12:319-329.

Cuadro 1. Correlación entre los rendimientos de cultivares de frijol en monocultivo y en asociación con maíz (Adaptado de Hamblin y Zimmerman, 1986).

| No. de cultivares | r         | Referencia                                | Comentarios  |            |
|-------------------|-----------|---|--------------|------------|
| 19                | 0.88**    | Francis et al., 1978a                     | Prueba 2     |            |
| 20                | 0.51*     | Francis et al., 1978a                     | Prueba 3     |            |
| 17                | 0.72***   | Francis et al., 1978a                     | Prueba 2     | comunes    |
| 17                | 0.55*     | Francis et al., 1978a                     | Prueba 3     | cultivares |
| 20                | 0.81***   | Francis et al., 1978b                     | Prueba 2     |            |
| 20                | 0.41 n.s. | Francis et al., 1978b                     | Prueba 3     |            |
| 18                | 0.83***   | Francis et al., 1978b                     | Prueba 2     | comunes    |
| 18                | 0.54*     | Francis et al., 1978b                     | Prueba 3     | cultivares |
| 59                | 0.66***   | Antunes y Teixeira, 1982                  | Prueba 1     |            |
| 64                | 0.54***   | Antunes y Teixeira, 1982                  | Prueba 2     |            |
| 34                | 0.69***   | Antunes y Teixeira, 1982                  | Prueba 1     | comunes    |
| 34                | 0.50***   | Antunes y Teixeira, 1982                  | Prueba 2     | cultivares |
| 49                | 0.84***   | Vieira y Aidar, 1984                      |              |            |
| 40                | 0.65***   | Santa-Cecilia y Ramalho, 1982             | Año1         | comunes    |
| 40                | 0.89***   | Santa-Cecilia y Ramalho, 1982             | Año2         | cultivares |
| 8                 | 0.28 n.s. | Chagas y Aquino, 1981                     |              |            |
| 10                | 0.61 n.s. | Davis y Garcia, 1983                      | Maíz corto   |            |
| 10                | 0.24 n.s. | Davis y Garcia, 1983                      | Maíz mediano |            |
| 10                | 0.41 n.s. | Davis y Garcia, 1983                      | Maíz alto    |            |
| 9                 | 0.43 n.s. | Serpa y Barreto, 1982                     | Sitio 1      | comunes    |
| 9                 | 0.91***   | Serpa y Barreto, 1982                     | Sitio 2      | cultivares |
| 40                | 0.64***   | Ramalho et al., 1983                      |              |            |
| 8                 | 0.89***   | Araujo, R.S. (comun. personal) N Aplicado |              |            |
| 8                 | 0.43 n.s. | Araujo, R.S. (comun. personal) N Rizobial |              |            |

\*, \*\*, \*\*\* = significativo a los niveles de probabilidad de 5% , 1% y 0.1%, respectivamente.  
n.s. = no significativo.

Cuadro 2. Efecto de la selección del 33% de los cultivares de mayor rendimiento en un ambiente sobre el número seleccionado en el ambiente alterno, y eficiencia de selección (Adaptado de Hamblin y Zimmermann, 1986).

| No. cult. | No. sel. | No. amb. alt. | No. esper. azar | Sel eff. % | Corr.     | Referencia                    |
|-----------|----------|---------------|-----------------|------------|-----------|-------------------------------|
| 19        | 6        | 4             | 2               | 50         | 0.88***   | Francis et al., 1978a         |
| 20        | 6        | 2             | 2               | 0          | 0.51*     | Francis et al., 1978a         |
| 20        | 6        | 3             | 2               | 25         | 0.81***   | Francis et al., 1978b         |
| 20        | 6        | 1             | 2               | 25         | 0.41 n.s. | Francis et al., 1978b         |
| 59        | 20       | 13            | 7               | 46         | 0.66***   | Antunes y Teixeira, 1982      |
| 64        | 21       | 13            | 7               | 43         | 0.54***   | Antunes y Teixeira, 1982      |
| 49        | 16       | 14            | 5               | 82         | 0.84***   | Vieira y Aidar, 1984          |
| 40        | 13       | 7             | 4               | 33         | 0.65***   | Santa-Cecilia y Ramalho, 1982 |
| 40        | 13       | 11            | 4               | 78         | 0.98***   | Santa-Cecilia y Ramalho, 1982 |
| 40        | 13       | 5             | 4               | 11         | 0.64***   | Ramalho et al., 1983          |

\*, \*\*\* = Significativo a los niveles de probabilidad de 5% y 1%, respectivamente.

n.s. = no significativo.

Cuadro 3. Correlaciones entre monocultivo y asociación o cultivo de relevo (Adaptado de Hamblin y Zimmerman, 1986).

| Fuente datos                   | Coef. correl. | Comentarios                                  |          |
|--------------------------------|---------------|--|----------|
| Francis et al., 1978a          | 0.72***       | Monocultivo x asociación simultánea,         | prueba 2 |
| Francis et al., 1978a          | 0.55*         | Monocultivo x asociación simultánea,         | prueba 3 |
| Francis et al., 1978b          | 0.83***       | Monocultivo x asociación simultánea,         | prueba 2 |
| Francis et al., 1978b          | 0.54*         | Monocultivo x asociación simultánea,         | prueba 3 |
| Antunes y Teixeira, 1982       | 0.69***       | Monocultivo x asociación simultánea,         | prueba 1 |
| Antunes y Teixeira, 1982       | 0.50**        | Monocultivo x asociación simultánea,         | prueba 2 |
| Santa-Cecilia y Ramalho, 1982  | 0.65***       | Monocultivo x asociación simultánea,         | año 1    |
| Santa-Cecilia y Ramalho, 1982  | 0.89***       | Monocultivo x asociación simultánea,         | año 2    |
| Teixeira Monteiro et al., 1981 | 0.71**        | Monocultivo x cultivo de relevo, localidad 1 |          |
| Teixeira Monteiro et al., 1981 | 0.29          | Monocultivo x cultivo de relevo, localidad 2 |          |
| Antunes y Teixeira, 1982       | 0.33**        | Monocultivo x cultivo de relevo, año 1       |          |
| Antunes y Teixeira, 1982       | 0.46***       | Monocultivo x cultivo de relevo, año 2       |          |

\*, \*\*, \*\*\* = Significativo a niveles de probabilidad de 5%, 1% y 0.1%, respectivamente.

n.s. = no significativo.

Cuadro 4. Correlaciones fenotípicas y genotípicas entre cuatro características del frijol común y rendimiento de grano en monocultivo y asociación (Adaptado de Zimmermann et al., 1984b).

| Característica<br>correlacionada con<br>rendim. grano | <u>Correlación genética</u> |           | <u>Correlación fenotípica</u> |            |
|---|-----------------------------|-----------|-------------------------------|------------|
|   | Asociación                  | Monocult. | Asociación                    | Monocult.  |
| Número de vainas                                      | 3.58                        | 1.30      | -0.34**                       | 0.42 n.s.  |
| Semillas/vaina  | -0.95                       | -0.14     | -0.21 n.s.                    | 0.05 n.s.  |
| Peso de 100 semillas                                  | 1.39                        | 0.20      | 0.68**                        | 0.06 n.s.  |
| Índice cosecha  | 1.80                        | -0.20     | 0.77**                        | -0.11 n.s. |

\*, \*\* = Significativo a niveles de probabilidad de 5% y 1%, respectivamente.

n.s. = no significativo.

Cuadro 5. Análisis de "path coefficients" de los efectos del rendimiento de grano en los componentes de rendimiento de frijol cultivado en asociación con maíz y en monocultivo (Adaptado de Zimmerman et al., 1984b).

| Tipo de efecto                         | Asociación | Monocultivo |
|--|------------|-------------|
| Efecto de número total de vainas       |            |             |
| Efecto directo                         | 0.451      | 1.115       |
| Efecto indirecto via semillas/vaina    | 0.399      | 0.307       |
| Efecto indirecto via peso de 100 sems. | -1.190     | 1.002       |
| Correlación total                      | -0.34**    | 0.42        |
| Efecto de número semillas/vaina        |            |             |
| Efecto directo                         | 0.782      | 0.472       |
| Efecto indirecto via número de vainas  | 0.230      | 0.724       |
| Efecto indirecto via peso de 100 sems. | -1.222     | -1.146      |
| Correlación total                      | -0.21 n.s. | 0.05 n.s.   |
| Efecto de peso de 100 semillas         |            |             |
| Efecto directo                         | 1.608      | 1.318       |
| Efecto indirecto via número vainas     | -0.334     | -0.847      |
| Efecto indirecto via semillas/vaina    | -0.594     | -0.411      |
| Correlación total                      | 0.68**     | 0.06 n.s.   |

\*, \*\* = Significativo al nivel de probabilidad de 1%.  
n.s. = no significativo.

Cuadro 6. Correlaciones genotípicas entre dos sistemas de cultivo para progenies F4 y F5 derivadas de F2 de tres cruzamientos (Adaptado de Zimmermann et al., 1984a).

| Cruzas                                       | Correlaciones |
|--|---------------|
| Dark Red Kidney 2602 x Turtle Soup 39        | 1,08          |
| California Small White 7775 x Turtle Soup 39 | 0,41          |
| Gloria x Turtle Soup 39                      | 0,25          |
| Todas las líneas                             | 0,99          |

Cuadro 7. Modelos que se ajustan a los datos observados para rendimiento de grano e índice de cosecha de tres cruzamientos de frijol común. Los parámetros genéticos incluidos en los modelos mostraron valores estimados dos veces mayores que los estimativos de sus errores estándar (Adaptado de Zimmermann et al., 1985).

| Cruzas   | Modelos     |           |                |           |
|--|-------------|-----------|----------------|-----------|
|  | Rend. grano |           | Índice cosecha |           |
|  | Asociac.    | Monocult. | Asociac.       | Monocult. |
| Dark Red Kidney 2602<br>x<br>Turtle Soup 39        | m+a-d+dd    | m+ad      | m-d+dd         | m+a+aa    |
| California Small White 7775<br>x<br>Turtle Soup 39 | m-a+d       | m+d+ad    | m-a+d+ad-dd    | m+d       |
| Gloria x Turtle Soup 39                            | m+d         | m-a+d+aa  | m+a+d+aa       | m+a       |

m = valor promedio progenitores; a = efecto aditivo; d = efecto de dominancia; aa = epistasis aditivo por aditivo; ad = epistasis aditivo por dominante; dd = epistasis dominante por dominante.

Cuadro 8. Porcentaje de heredabilidades de unidad estándar por correlaciones entre rendimiento de grano de líneas de frijol F4 y F5 para dos sistemas de cultivo (Adaptado de Zimmermann et al., 1984a).

| Cruzas  | Heredabilidades % |           |
|---|-------------------|-----------|
|   | Asociac.          | Monocult. |
| Dark Red Kidney 2602 x Turtle Soup 39           | 53                | 51        |
| California Small White 7775 x<br>Turtle Soup 39 | 36                | 40        |
| Gloria x Turtle Soup 39                         | 50                | 28        |
| Todas las líneas                                | 60                | 54        |

Quadro 9. Respuesta de selección realizadas (kg/ha) a una intensidad de selección de 40% para rendimiento de grano, expresada como desviaciones del promedio poblacional (Adaptado de Zimmermann et al., 1984).

| Cruzas                      | Selección para asociación |                 |                | Selección para monocultivo |               |                |
|-----------------------------|---------------------------|-----------------|----------------|----------------------------|---------------|----------------|
|                             | Directa                   | Indirecta       |                | Directa                    | Indirecta     |                |
|                             |                           | En mono-cultivo | Sobre la media |                            | En asociación | Sobre la media |
| Dark Red Kidney 2602        |                           |                 |                |                            |               |                |
| x                           | 78                        | 29              | 45             | 53                         | 67            | 49             |
| Turtle Soup 39              |                           |                 |                |                            |               |                |
| California Small White 7775 |                           |                 |                |                            |               |                |
| x                           | 42                        | 33              | 39             | 83                         | 53            | 82             |
| Turtle Soup 39              |                           |                 |                |                            |               |                |
| Gloria x Turtle Soup 39     | 53                        | 12              | 52             | 43                         | -9            | 84             |
| Todas las líneas            | 91                        | 45              | 63             | 140                        | 30            | 139            |

Cuadro 10. Porcentaje de eficiencia de selección de tres criterios de selección: rendimiento promedio  $(M + A)/2$ , tolerancia  $(M-A)$  y selección de un solo ambiente (S) para el sistema alterno (Adaptado de Hamblin y Zimmermann, 1986).

| Fuente                         | Criterios de selección | Ambientes de prueba |            |         |
|--------------------------------|------------------------|---------------------|------------|---------|
|                                |                        | Monocult.           | Asociación | Alterno |
| Antunes and Teixeira (1982)    |                        |                     |            |         |
| Año 1. Asociación simultánea   | $(M+A)/2^*$            | 86                  | 57         | -       |
|                                | $(M-A)$                | -57                 | -29        | -       |
|                                | S                      | -                   | -          | 43      |
| Año 2. Cultivo relevo          | $(M+A)/2$              | 57                  | 29         | -       |
|                                | $(M-A)$                | -57                 | 14         | -       |
|                                | S                      | -                   | -          | 14      |
| Año 2. Asociación simultánea   | $(M+A)/2$              | 86                  | 57         | -       |
|                                | $(M-A)$                | -29                 | 0          | -       |
|                                | S                      | -                   | -          | 43      |
| Año 2. Cultivo relevo          | $(M+A)/2$              | 43                  | 86         | -       |
|                                | $(M-A)$                | -43                 | 14         | -       |
|                                | S                      | -                   | -          | 29      |
| Santa-Cecília y Ramalho (1982) |                        |                     |            |         |
| Sitio 1. Asociación simultánea | $(M+A)/2$              | 78                  | 66         | -       |
|                                | $(M-A)$                | -22                 | 33         | -       |
|                                | S                      | -                   | -          | 33      |
| Sitio 2. Asociación simultánea | $(M+A)/2$              | 89                  | 89         | -       |
|                                | $(M-A)$                | -22                 | -22        | -       |
|                                | S                      | -                   | -          | 78      |

\* M = rendimiento en monocultivo, A = rendimiento en asociación

MEJORAMIENTO POR RENDIMIENTO EN SOYA: PRUEBA DE GENERACION TEMPRANA Y  
ADAPTACION ESPECIFICA A AMBIENTES DE ALTO RENDIMIENTO VERSUS  
AMBIENTES DE BAJO RENDIMIENTO

Richard L. Cooper\*

Resumen Analítico

La selección de un procedimiento de mejoramiento apropiado puede tener una repercusión significativa en el éxito de un programa de mejoramiento. Antes de 1960, casi todos los mejoradores de soya usaron el procedimiento de pedigrí para desarrollar líneas puras de alto rendimiento. Sin embargo, una importante desventaja del procedimiento de pedigrí es que la selección por potencial de rendimiento en las generaciones tempranas tiene como base estimaciones visuales del rendimiento, lo que puede ser bastante incorrecto. A principios de la década de los 70, los mejoradores de soya empezaron a adoptar un procedimiento de pedigrí modificado que se ha conocido como el procedimiento de descendencia de semillas únicas (DSU, single seed descent). En este método, se deja avanzar una semilla única de cada planta  $F_2$  y el procedimiento se repite cada generación subsiguiente hasta que se alcanza la homocigosidad en la generación  $F_5$  ó  $F_6$ , dando como resultado una línea pura única de cada planta  $F_2$ . Este procedimiento tiene la ventaja, en comparación con el procedimiento de pedigrí, que se pueden muestrear más plantas  $F_2$  por cada cruzamiento; se puede alcanzar la homocigosidad mucho más rápidamente (se pueden cultivar por lo menos 2 generaciones por año) y todas las prueba de rendimientos se efectúan con líneas puras, aumentando la eficiencia de la selección. Sin embargo, una

---

\* USDA, ARS Research Agronomist and Adjunct Professor, Dept. of Agronomy, Ohio Agricultural Research and Development Center, The Ohio State University, Wooster, Ohio 44691, U.S.A.

desventaja importante del procedimiento DSU es la falta de oportunidad para seleccionar dentro de familias  $F_2$  seleccionadas. Hay dos principales cuellos de botella en el mejoramiento de cultivos autógamos. El primero es la selección de los progenitores a usar en un cruzamiento. Si los genes necesarios para la obtención de un recombinante de alto rendimiento no están presentes en los progenitores, ningún procedimiento de mejoramiento será efectivo. El segundo es la planta individual  $F_2$ . Como no hay ningún interapareamiento durante el progreso de las generaciones hasta la homocigosidad todos los genes necesarios para un recombinante de alto rendimiento deben estar presentes dentro de la única planta  $F_2$ . Por lo tanto si se pueden identificar plantas  $F_2$  que contienen un complemento superior de genes de rendimiento, la selección por recombinantes de alto rendimiento dentro de estas familias  $F_2$  debe ser efectiva. Un procedimiento de prueba de generaciones tempranas (PGT) se ha desarrollado en soya para la identificación de los mejores cruzamientos en  $F_3$ , las mejores líneas derivadas de  $F_2$  en  $F_4$  y las mejores líneas puras, de la mejor familia  $F_2$  de los mejores cruzamientos, en la generación  $F_5$  y generaciones posteriores.

[ A medida que los rendimientos de soya han aumentado, se ha tornado más difícil seleccionar un cultivar único que tenga el rendimiento más alto a través de el rango de rendimientos. Los cultivares ampliamente adaptados, "universales", tienden a ser demasiado pequeños en los ambientes de bajo rendimiento y a ser demasiado altos y a volcarse en los ambientes de alto rendimiento. En 1969, inicié un programa de mejoramiento para desarrollar cultivares semienanos con adaptación específica a ambientes de alto rendimiento. El enfoque tomado fue hacer cruzamientos entre dos diversos acervos de germoplasma diversos, cultivares indeterminados ( $Dt_1$ ) adaptados al norte de EE.UU. y cultivares determinados ( $dt_1$ ) adaptados al sur de EE.UU. y seleccionar de estos cruzamientos, los tipos determinados adaptados al medio oeste. Cuando el carácter determinado ( $dt_1$ ) se introduce en cultivares indeterminados por retrocruzamiento, para producir isolíneas  $dt_1$ , se obtienen tipos de planta pequeños, semienanos pero los

rendimientos se reducen significativamente en comparación con el progenitor recurrente  $Dt_1$ . Sin embargo, mediante selección simultánea por el tipo deseado semienano determinado y de alto rendimiento, usando el procedimiento de pruebas de generación temprana, las plantas semienanas determinadas  $F_2$ , de cruzamientos norte por sur, que recibieron los genes del fondo genético necesario para producir un tipo de planta semienano determinado de alto rendimiento, podían ser identificadas. Usando este procedimiento, 8 cultivares semienanos determinados de alto rendimiento han sido identificados y liberados. En ambientes de alto rendimiento donde el volcamiento temprano de los cultivares indeterminados más altos es frecuentemente una barrera para lograr mayores rendimientos, estos cultivares semienanos determinados han excedido los rendimientos de los cultivares indeterminados en 1000 a 1500 kg/ha. Estos resultados sugieren que el procedimiento PGT puede ser efectivo en otros cultivos autógamos donde la meta es introducir genes de rendimiento de fuentes de germoplasma diverso para desarrollar cultivares de alto rendimiento de un tipo específico de planta. ]

#### Filosofía y Experiencia Inicial con Pruebas de Generación Temprana

En 1962, cuando empecé mi carrera en mejoramiento de soya (*Glycine max* (L.) Merr.), el método de pedigrí era el procedimiento estándar usado por casi todos los mejoradores de soya. Una de las principales debilidades del procedimiento de pedigrí, sin embargo, es que la selección por potencial de rendimiento desde  $F_3$  hasta  $F_5$  tiene como base las estimaciones visuales. Las investigaciones han indicado que en soya, la capacidad del fitomejorador para identificar visualmente las líneas de mayor rendimiento es muy limitada (Hanson et al., 1962). Mi propia experiencia en Minnesota confirmó esto. Un número sorprendente de líneas de bajo rendimiento avanzaron a  $F_6$  cuando usé el procedimiento de pedigrí. La dificultad con las estimaciones visuales de rendimiento se magnifica cuando se involucran diferencias en el tipo de planta, en el espaciamiento de los surcos y en la tasa de siembra.

Con la publicación de un artículo sobre el procedimiento de descendencia de semillas únicas (DSU) por Brim en 1966, muchos mejoradores de soya empezaron a pasar del procedimiento de pedigrí al DSU. El principal atractivo del procedimiento DSU era el rápido recambio de generaciones, por lo menos 2 generaciones por año, que disminuían el tiempo transcurrido desde el cruzamiento a la liberación de un cultivar nuevo proveniente de un cruzamiento.

Parte de la filosofía del procedimiento DSU es la presunción de que los fitomejoradores no pueden seleccionar eficazmente por rendimiento en generaciones tempranas, así que por qué no avanzar los materiales genéticos hasta la homocigosidad tan rápidamente como sea posible y efectuar todas la prueba de rendimientos con líneas homocigotas. Otra ventaja del procedimiento DSU, en comparación con el procedimiento de pedigrí, es que se pueden muestrear más plantas  $F_2$ , con un descendiente de línea pura de cada una de muchas plantas  $F_2$ .

Hay, sin embargo, algo que me preocupó de esta ventaja del procedimiento DSU. Hay muy poco o ningún muestreo dentro de la familia  $F_2$  por este procedimiento. Por lo tanto una planta  $F_2$  que recibió un complemento superior de genes de rendimiento tendría, en el sentido más puro del procedimiento DSU, sólo una línea pura descendiente para representarla. El interrogante básico entonces sería, es mejor probar una línea pura de cada una de 1000 plantas  $F_2$  ó 100 líneas puras de cada una de 10 plantas seleccionadas  $F_2$ . La clave a esta respuesta es si en efecto los mejoradores de soya pueden identificar aquellas plantas  $F_2$  que han recibido un complemento superior de genes de rendimiento. Con esta base empecé mis investigación en 1966 para desarrollar y probar un procedimiento de prueba de generaciones tempranas (PGT) para la soya. Con el sistema de pedigrí y el procedimiento DSU, el rendimiento es el último carácter seleccionado, no obstante ser el más importante. El objetivo del procedimiento PGT fue revertir esta prioridad y seleccionar primero por rendimiento.

En un cultivo autógamo como la soya hay dos principales cuellos de botella para lograr éxito en el desarrollo de recombinantes de línea pura de rendimiento superior. El primero es la selección de los progenitores, generalmente dos en soya. Si los genes para producir un recombinante de rendimiento superior no están presentes en los dos progenitores, ningún método de mejoramiento será efectivo para desarrollar un cultivar de rendimiento superior con base en ese cruzamiento. Es por esto que la mayoría de los mejoradores de soya hacen muchos cruzamientos por año (100 o más) en búsqueda de ese mejor cruzamiento. Segundo, y quizás menos obvio, es que todos los genes necesarios para un recombinante de superior rendimiento deben estar presentes dentro de la única planta  $F_2$ . Esto es así porque en la mayoría de los programas de mejoramiento de cultivos autógamos no hay interapareamiento en las generaciones tempranas a medida que las líneas son avanzadas por autofecundación hasta la homocigosidad. Una presunción básica del procedimiento PGT era que si todos los genes necesarios para un recombinante de rendimiento superior están presente dentro de una planta única  $F_2$ , estos genes deben expresarse a sí mismos en el rendimiento de su progenie  $F_3$  (línea  $F_3$  derivada de  $F_2$ ). Las investigaciones de Brim y otros autores han informado que la acción genética para el rendimiento en la soya es principalmente aditiva, apoyando por lo tanto esta hipótesis (Brim y Cockerham, 1961).

En un exhaustivo estudio de investigación de tesis por Roger Boerma (actualmente Dr. Boerma, mejorador de soya en la Universidad de Georgia), el procedimiento PGT se comparó con los procedimientos de pedigrí y DSU, usando cuatro cruzamientos diferentes. Los resultados de esta investigación se publicaron en *Crop Science* en tres artículos (Boerma y Cooper, 1975a, 1975b, 1975c). Como muchos de tales estudios a largo plazo, se tornó obvio hacia la finalización del estudio que se necesitarían algunas modificaciones en el procedimiento PGT para hacerlo un método práctico. Debía hallarse alguna manera de reducir la gran cantidad de pruebas de rendimientos requerida en las generaciones tempranas. Sin embargo, se aprendió mucho acerca del procedimiento PGT en este estudio

de 10 años.

Primero, se estableció que las plantas  $F_2$  que recibieron un complemento superior de genes de rendimiento lo expresaron en el rendimiento de la progenie  $F_3$  derivada de  $F_2$ . Segundo, también se estableció que el rendimiento de una línea heterogénea derivada de  $F_2$  era indicativo del potencial de rendimiento de las líneas puras que se podían derivar de ella. Una sorpresa, sin embargo, fue cuán uniformes parecían ser algunas líneas derivadas de  $F_2$ , casi tan uniformes en apariencia como una línea pura. Naturalmente algunas líneas derivadas de  $F_2$  eran muy variables en cuanto a la madurez, lo que limitaría el valor de los datos de rendimiento obtenidos. Sin embargo, en este estudio un rango de madurez de hasta 10 días se consideró aceptable. La segregación para caracteres no relacionados con el rendimiento como color de flor, color de la pubescencia y color del hilio no se consideró un problema.

En este estudio a largo plazo, se realizó un esfuerzo para eliminar algo de la varianza genotipo x ambiente usando repeticiones y localidades múltiples en las líneas  $F_4$  y  $F_5$  derivadas de  $F_2$ . En  $F_3$  y  $F_4$  se usaron parcelas de un surco y en  $F_5$  parcelas de 3 hileras, cosechando el surco medio para reducir al mínimo los efectos de borde. Los resultados de este estudio señalaron que la evaluación de rendimientos en tres pruebas sin bordes (1 localidad en  $F_3$  y 2 localidades en  $F_4$ ) dió lugar a la pérdida de líneas tempranas de alto rendimiento debido a los efectos de borde que favorecieron a las líneas de maduración más tardía. Las líneas tempranas, de alto rendimiento se obtuvieron de los mismos cruzamientos donde se usó el procedimiento DSU. Además, la prueba de todas las líneas en múltiples repeticiones, localidades y años para permitir la selección de líneas derivadas de  $F_2$  basadas en el promedio de  $F_3$ ,  $F_4$ ,  $F_5$  dió como resultado un programa de pruebas de rendimientos grande y costoso. Como los rendimientos de las mejores líneas puras obtenidas por el procedimiento PGT en este estudio fueron iguales a los del procedimiento DSU, pero no mejor, se llegó a la conclusión de que el procedimiento DSU era más eficiente por

el menor número de pruebas de rendimientos requerido (Boerma y Cooper, 1975a).

Sin embargo, fui incentivado por los resultados de este estudio que confirmó que las presunciones básicas del procedimiento PGT eran válidos, a saber, que las plantas  $F_2$  que reciben un complemento superior de genes de rendimiento reflejan esto en el rendimiento de sus progenies derivadas de  $F_2$  y segundo, el rendimiento de una línea heterogénea derivada de  $F_2$  es indicativo del potencial de rendimiento de las líneas puras que pueden derivarse de ella. Por lo tanto, aún antes de finalizar este estudio, empecé a adoptar el procedimiento PGT como el método estándar en mi principal programa de mejoramiento, modificando el procedimiento para superar la desventaja principal de este procedimiento, a saber la gran cantidad de pruebas de rendimientos requerida en las generaciones tempranas.

#### Modificación del Procedimiento de Pruebas de Generación Temprana

Razoné que en un programa estándar de pruebas de rendimiento de líneas puras, el fitomejorador no prueba todas sus líneas en localidades y años múltiples antes de hacer sus selecciones. De hecho, los mejoradores hacen selecciones cada año, avanzando sólo las líneas de mayor rendimiento a las pruebas del próximo año. De manera que por qué no manejar las líneas heterogéneas derivadas de  $F_2$  como líneas puras, a saber, avanzando sólo las líneas de rendimiento superior, por ejemplo el 33% más alto, al próximo año? Usando este enfoque, el procedimiento modificado PGT redujo enormemente la cantidad de pruebas de rendimiento requerida en las generaciones tempranas, convirtiéndose en una alternativa práctica y viable a otros procedimientos de mejoramiento (Cooper, 1982).

En el resto de mi presentación sobre métodos de mejoramiento, trataré el procedimiento PGT modificado que he estado usando durante los últimos 15 años en el desarrollo y distribución de 8 cultivares de soya de alto

rendimiento. El procedimiento se esboza en el Cuadro 1.

Los números reflejan los recursos disponibles de mi proyecto, los cuales determinaron el tamaño del programa. Estos números, por ejemplo, el número de cruzamientos por año, se pueden modificar hacia arriba o hacia abajo, dependiendo de los recursos disponibles. Al reducir el número de líneas derivadas de  $F_2$  desde 300 por cruzamiento, usado en el procedimiento Boerma-Cooper original, hasta 30 líneas derivadas de  $F_2$  por cruzamiento y usando datos de una sola repetición y una sola localidad como base para la selección desde  $F_3$  hasta  $F_6$ , fue posible aumentar el número de cruzamientos que se podían evaluar anualmente de 10 a 100, usando el mismo número de parcelas de rendimiento. Para compensar parcialmente las desventajas de los datos de una sola repetición, se practica la selección sobre familias, usando las líneas dentro de una familia (o cruzamiento) como una forma de repetición. Por ejemplo, si un 90% de las líneas puras derivadas de una línea única derivada de  $F_2$  fueran de alto rendimiento, todas las líneas avanzarían a un segundo año de pruebas de rendimientos. Otra importante diferencia con el procedimiento de Boerma-Cooper es la alternación de parcelas de rendimiento de 1 surco y de 4 surcos para reducir al mínimo la selección sesgada contra líneas más tempranas y más pequeñas, ocasionada por los efectos de borde de las parcelas adyacentes. En  $F_3$  y  $F_5$ , se usaron parcelas de un solo surco por las limitaciones de semilla de una sola planta. En  $F_4$  (líneas  $F_4$  derivadas de  $F_2$ ) y en  $F_6$  (líneas  $F_6$  derivadas de  $F_4$ ) hay suficiente semilla disponible de las parcelas de 1 surco del año anterior para permitir la siembra de parcelas con bordes. También, esto permite sacar plantas únicas de los surcos del borde de las líneas derivadas de  $F_2$  para obtener líneas derivadas  $F_2$  sin afectar los datos de rendimiento obtenidos de los 2 surcos centrales (nota, también se podrían usar las parcelas de 3 surcos, pero las parcelas de 4 surcos permiten la cosecha directa con una combinada para parcelas).

Básicamente el procedimiento consta de cruzamientos y cultivo de  $F_1$  en el primer año; plantas  $F_2$  en el segundo año ; en el tercer año 30 líneas  $F_3$

derivadas de  $F_2$  por cruzamiento, para pruebas de rendimiento en parcelas de 1 surco, de 3 m; en el cuarto año cultivo de las líneas  $F_3$  derivadas de  $F_2$  de mayores rendimientos como líneas  $F_4$  derivadas de  $F_3$  en parcelas de 4 surcos, 6 m y selección de 10 a 50 plantas de los bordes para trillar como plantas individuales, como fuente de líneas derivadas de  $F_4$ . Estas plantas individuales se guardan hasta que los datos de rendimiento de las líneas derivadas de  $F_2$  se hayan analizado y sólo aquellas plantas de las líneas de alto rendimiento se trillan y avanzan para pruebas de rendimiento como líneas  $F_5$  derivadas de  $F_4$  en parcelas de 1 surco, 1 metro, el quinto año. En el sexto año después de hacer el cruzamiento, las líneas  $F_6$  derivadas de  $F_4$  que tienen mayores rendimientos se prueban por rendimiento en parcelas de 4 surcos, 6 m. Por lo tanto líneas que alcanzan las pruebas de rendimiento  $F_6$  han sido seleccionadas con base en 3 años de pruebas de rendimientos anteriores, permitiendo que el fitomejorador concentre los estados avanzados de las pruebas de rendimiento en los materiales genéticos de conocido potencial de alto rendimiento. En casos en los cuales una línea  $F_3$  derivada de  $F_2$  segrega muy ampliamente para obtener datos de rendimiento valiosos, se pueden sacar plantas únicas y empezar las pruebas de rendimiento en líneas  $F_4$  derivadas de  $F_3$ .

Las 30 líneas  $F_3$  derivadas de  $F_2$  por cruzamiento proporcionan una forma de repetición en determinar el potencial de rendimiento de cada cruzamiento y a menudo permiten la eliminación de muchos cruzamientos en la generación  $F_3$ . En las líneas  $F_4$  derivadas de  $F_2$  que están probadas en un surco con bordes, aquellas plantas  $F_2$  que recibieron un complemento superior de genes de rendimiento, dentro de los cruzamientos seleccionados, se puede identificar y se pueden sacar plantas individuales de los bordes para adelantar a pruebas de rendimiento como líneas puras derivadas de  $F_4$ . Por lo tanto el objetivo de este procedimiento modificado PGT es identificar primero los mejores cruzamientos, luego las mejores plantas  $F_2$  dentro de los mejores cruzamientos y por último las mejores líneas puras de las mejores plantas  $F_2$  de los mejores cruzamientos. Este método secuencial de selección permite al fitomejorador controlar el tamaño de su programa de

mejoramiento con base en datos de rendimiento reales y concentrar las más costosas etapas avanzadas de las pruebas (con repeticiones y localidades múltiples) en materiales de conocido y alto potencial de rendimiento. El procedimiento PGI permite que el fitomejorador base sus decisiones tempranas de selección sobre el carácter de mayor importancia para el mejoramiento de soya, el rendimiento de semillas.

Una debilidad importante del procedimiento de pedigrí es que aunque el rendimiento sea el carácter más importante, es el último carácter por el cual se selecciona. Como se ha indicado, las estimaciones visuales del rendimiento tienen limitaciones serias, especialmente si se comparan diferencias en el tipo de planta. En soya, muchas líneas a menudo se dejan avanzar, con base en estimaciones visuales del rendimiento, sólo para descubrir en la primera prueba de rendimiento, generalmente en la generación  $F_6$ , que no son competitivas en rendimiento con los cultivares existentes. Los procedimientos DSU tienen como base la presunción de que la prueba de generaciones tempranas no sería efectiva para la identificación de cruzamientos o familias  $F_2$  dentro de estos cruzamientos con mayor potencial de rendimiento. Si ésto es cierto, usando el procedimiento DSU para avanzar las progenies de un cruzamiento hasta la homocigosidad y concentrar las pruebas de rendimiento solamente en las líneas puras sería el más eficiente.

En comparación con el procedimiento de pedigrí (usado por casi todos los mejoradores de soya antes de mediados de la década de los 60) el procedimiento DSU, descrito por Brim en 1966, ofrecía las ventajas siguientes:

1. Permite el muestreo de un mayor número de líneas  $F_2$ .
2. El avanzar las plantas  $F_2$  por descendencia de semillas únicas hasta la generación  $F_4$  ó  $F_5$  aumenta la varianza entre promedios de progenies y por lo tanto aumenta el progreso esperado de la selección por rendimiento.

3. El más rápido recambio de generaciones acorta el periodo desde los cruzamientos hasta la distribución de un cultivar nuevo.
4. Se requieren menos registros.

Por estas ventajas sobre el procedimiento pedigrí, el procedimiento DSU ahora ha sido adoptado por muchos mejoradores de soya.

La principal desventaja del procedimiento DSU es la pérdida de la oportunidad para seleccionar dentro de familias  $F_2$  seleccionadas. Fue esta inquietud que me condujo a explorar la posibilidad de un procedimiento de pruebas de generación temprana que permitiría la identificación de las plantas  $F_2$  que recibieron un complemento superior de genes de rendimiento y que permitiría al fitomejorador aprovechar la varianza genética dentro de estas familias  $F_2$  seleccionadas. Comparado con el procedimiento DSU, el procedimiento modificado de pruebas de generación temprana tiene las ventajas y desventajas siguientes.

#### Ventajas:

- 1) Los cruzamientos con potencial de rendimiento superior se pueden identificar en la generación  $F_{2,3}$ .
- 2) Las plantas  $F_2$  que reciben un complemento superior de genes de rendimiento se pueden identificar y sus progenies se puede muestrear más ampliamente.
- 3) El método secuencial de selección de rendimiento permite al mejorador, con base en datos de rendimiento, controlar el tamaño de su programa en las generaciones tempranas.
- 4) Los estados avanzados más costosos de las pruebas de rendimiento (múltiples repeticiones, localidades y años) se limitan a los materiales genéticos de conocido y alto potencial de rendimiento.

### Desventajas:

- 1) Se muestrean menos plantas  $F_2$  por cruzamiento. Sin embargo, esto se compensa parcialmente al utilizar recombinación dentro de subpoblaciones  $F_2$  seleccionadas (por alto rendimiento), y concentrando el esfuerzo en los mejores cruzamientos.
- 2) El mayor costo de las pruebas de rendimiento de generación temprana. Esto se compensa parcialmente por ahorrar los costos del vivero invernal asociados con el método DSU.
- 3) El progreso más lento de las generaciones. Aunque los datos comparativos con otros métodos de mejoramiento no están todavía disponibles, este procedimiento modificado PGT ha demostrado ser un procedimiento de mejoramiento efectivo y práctico en soya y otros cultivos autógamos y una alternativa viable a los procedimientos más comúnmente usados de pedigrí y DSU. Este procedimiento ahora está siendo adoptado por otros mejoradores de soya en los EE. UU.

### Desarrollo de Cultivares Con Adaptación Específica a Ambientes de Alto y de Bajo Rendimiento

Históricamente la meta de la mayoría de los mejoradores de soya ha sido seleccionar cultivares con una amplia adaptación a una amplia variedad de ambientes, el enfoque de "variedad universal". Cuando los rendimientos de la soya estaban en el rango de 1000 kg/ha a 3000 kg/ha, esto no era una tarea demasiado difícil. Dentro de los últimos 10 años, sin embargo, rendimientos de los mejores productores han aumentado al rango de 4000 kg/ha y ocasionalmente alcanzan el nivel de 5000 kg/ha. La investigación sobre el rendimiento máximo ha indicado que es posible alcanzar rendimientos tan altos como 6700 kg/ha (PPI, 1983a, 1983b, 1984; Cooper, 1984; Lawn et al., 1984; CSIRO, 1983). Por lo tanto se ha tornado más difícil desarrollar un cultivar único que sea el de mayor rendimiento a través del rango total de rendimiento (1000 a 6700 kg/ha). Aquellos cultivares que producen el mayor rendimiento en el rango de rendimiento

inferior (1000 a 3000 kg/ha) tienden a ser demasiado altos y a volcarse en los ambientes más productivos (3500 a 5500 kg/ha). Por el contrario, aquellos cultivares resistentes al volcamiento que producen el mayor rendimiento en ambientes de rendimiento alto tienden a ser demasiado pequeños para obtener los mejores rendimientos en los ambientes de rendimiento pequeños.

#### A. Cultivares semienanos

Al principio cuando empecé mi investigación en soya en Illinois en 1967, en un suelo altamente productivo en el centro de Illinois (rendimientos de maíz de 13.000 kg/ha) los mejores cultivares entonces disponibles alcanzaban una altura de casi 5 pies antes de volcarse gravemente en los estados tempranos de llenado de vainas después de una grave tormenta de lluvia. Las posteriores investigaciones en este ambiente, usando apoyos artificiales para evitar el acame, demostraron que el volcamiento temprano podía reducir el rendimiento potencial hasta en 21% en la soya (3700 kg/ha vs 4700 kg/ha) (Cooper, 1971a, 1971b).

Con base en estas observaciones, inicié en 1969 un programa de mejoramiento de tipos semienanos en soya, análogo a los programas exitosos de tipos semienanos en trigo y arroz, para superar la barrera que constituye el volcamiento al logro de mayores rendimientos de soya (Cooper, 1981, 1985). Se consideraron varios enfoques al desarrollo de tipos semienanos, por ejemplo, tipos pequeños de crecimiento indeterminado ( $Dt_1$ ), semideterminado ( $Dt_2$ ) o de crecimiento determinado ( $dt_1$ ) (Bernard, 1972). Las investigaciones preliminares señalaron que el carácter determinado, presente en casi todos los cultivares del sur de EE.UU., cuando se introducía por retrocruzamiento en los cultivares indeterminados del norte producían un tipo de planta semienano, pequeño, muy resistente. El carácter semideterminado,  $Dt_2$ , no pudo reducir suficientemente el volcamiento en ambientes de alto rendimiento mientras que los cambios en la altura indeterminada fueron de una naturaleza más continua sin cambios

notables en la altura de la planta o en la resistencia al volcamiento. Por lo tanto, se seleccionó el carácter determinado (caracterizado por la abrupta terminación de los tallos después de la formación de una yema floral terminal) para usar en el desarrollo de un tipo de planta semienano de alto rendimiento.

El acervo de germoplasma determinado en soya y el acervo de germoplasma indeterminado en su mayor parte se habían mantenido separados por muchos años debido a la selección de tipos indeterminados en el norte de China y de tipos determinados en el sur de China (Probst y Judd, 1973). Esta separación de los acervos de germoplasma continuó en los Estados Unidos, siendo separados los cultivares de soya fotoperiódicamente sensibles en tipos determinados, adaptados a los días más cortos del sur de los EE.UU. (Grupos de Madurez V a VIII) y los tipos indeterminados, adaptados a los días más largos en el norte de los EE. UU. (Grupos de Madurez 00 a IV). Los cruzamientos entre estos dos acervos de germoplasma dieron lugar a muchos tipos no adaptados, ampliamente segregantes para madurez y para tipos de terminación del tallo. Estos resultados desestimularon los anteriores esfuerzos realizados por los mejoradores de soya para desarrollar cultivares de los cruzamientos entre cultivares determinados del sur y cultivares indeterminados del norte.

El desarrollo de isolíneas  $dt_1$  a partir de un fondo indeterminado redujo la altura de la planta casi 50% en algunos cultivares, pero desgraciadamente también redujo significativamente los rendimientos (Hicks et al., 1969). Por lo tanto se tornó obvio que el enfoque de retrocruzamiento para introducir el carácter  $dt_1$  en cultivares indeterminados del norte no sería efectivo para desarrollar cultivares de alto rendimiento, determinados, semienanos. Se consideró que con el aislamiento de estos dos acervos de germoplasma, los fitomejoradores, al seleccionar por rendimiento en tipos determinados en las latitudes más meridionales habían seleccionado empíricamente por un fondo genético que complementaba el carácter determinado ( $dt_1$ ). En forma similar, los

mejoradores en las latitudes más al norte habían seleccionado por un fondo genético que complementaba el carácter indeterminado ( $Dt_1$ ). Esto ayudaría a explicar por que las isolíneas en cualquier dirección (es decir,  $dt_1$  en un fondo indeterminado o  $Dt_1$  en un fondo determinado) tendieron a producir genotipos de inferior rendimiento.

Por lo tanto, el objetivo del programa de mejoramiento de tipos semienanos no sólo consistía en introducir el carácter determinado en un genotipo de maduración más temprana adaptado al norte de los EE.UU., sino también en obtener de los cultivares determinados del sur, genes desconocidos complementarios al carácter determinado. Esto se realizó mediante el cruce de cultivares determinados del sur, de alto rendimiento, con cultivares indeterminados de alto rendimiento del norte y cultivando una población de  $F_2$  grande. Se seleccionaron tipos determinados ( $dt_1$ ) de plantas  $F_2$  con una madurez suficientemente temprana para adaptarse al norte de EE.UU. y la progenie se sometió a pruebas de rendimiento como líneas  $F_3$  derivadas de  $F_2$  por el procedimiento de mejoramiento PGT. Seleccionando por plantas tempranas  $dt_1$  más un alto rendimiento, se obtuvieron empíricamente (es decir sin saber cuál gen o genes estaban involucrados) plantas  $F_2$  que recibieron los genes complementarios necesarios del germoplasma determinado del sur para obtener tipos de plantas semienanas determinadas, de alto rendimiento.

El procedimiento de pruebas de generación temprana desempeñó una función clave en el éxito obtenido en el desarrollo de cultivares semienanos determinados de alto rendimiento. A causa de los tipos contrastantes de plantas habría sido imposible identificar visualmente las líneas de alto rendimiento. Además, no sabía como sería el aspecto de una variedad semienana determinada de alto rendimiento. Afortunadamente, con el uso del procedimiento PGT, no necesitaba saberlo. Dejé que los datos de rendimiento de las líneas  $F_3$  y  $F_4$  derivadas de  $F_2$  identificaran dichos tipos de planta para mí.

Algunos investigadores han sugerido que el procedimiento PGT sería efectivo sólo en cruzamientos restringidos. No estoy de acuerdo con esto y presento el éxito logrado en el desarrollo de cultivares de soya semienanos, de alto rendimiento, de los cruzamientos realizados entre dos acervos de germoplasma diversos, como evidencia de que el procedimiento PGT funciona bien en cruzamientos amplios si se aplica adecuadamente. La clave del éxito del procedimiento PGT en cruzamientos amplios es la selección simultánea por el tipo de planta deseado (arquitectura, tamaño de la semilla, madurez, etc.) y por el rendimiento. De esta manera, el mejorador puede identificar aquellos cruzamientos que tienen la mejor habilidad combinatoria para alto rendimiento, dentro del tipo deseado de planta, y obtener el complemento del fondo de genes de las fuentes paternas necesarias para combinar el tipo de planta deseado con un alto rendimiento. Al retrasar las pruebas de rendimiento hasta alcanzar la homocigosidad, como en el procedimiento pedigrí, se pierde gran parte de la oportunidad para seleccionar por rendimientos dentro de familias  $F_2$  de rendimiento superior. En el procedimiento DSU no hay ninguna oportunidad para seleccionar dentro de familias  $F_2$  seleccionadas de alto rendimiento.

Cito como un ejemplo de la efectividad del procedimiento PGT en cruzamientos amplios los resultados de una prueba de rendimiento de  $F_4$  derivado de  $F_2$  en 1973. Después de tres años decepcionantes en tratar de identificar tipos de plantas semienanos, de alto rendimiento, noté 3 parcelas de un tipo de planta excepcional en la prueba de 102 líneas  $F_4$  derivadas de  $F_2$  que provenían de 34 cruzamientos diferentes. Las tres parcelas eran extremadamente resistentes al volcamiento, de corta estatura y expresaban una senescencia retardada de las hojas, con relación a su madurez. Cuando se tomaron los rendimientos, estas líneas se clasificaron en primer, segundo y séptimo lugar, en rendimiento y todas provenían del mismo cruzamiento de Williams, un cultivar indeterminado del Grupo de Madurez III, con Ransom, un Grupo cultivar determinado VII. Las dos líneas de mayor rendimiento igualaron el rendimiento del cultivar testigo, indeterminado de alto rendimiento, Williams. Por su rendimiento

excepcional, aproximadamente 50 plantas se sacaron de los surcos del borde de cada línea para ser trilladas como plantas únicas y se probó su rendimiento como líneas  $F_5$  derivadas de  $F_4$  al año siguiente. Fue evidente en la generación  $F_5$  que el rendimiento de las líneas derivadas de  $F_2$  era indicativo del potencial de rendimiento de las líneas puras que se podían derivar de ellas. Casi todas las líneas derivadas de  $F_4$  tomadas de las líneas  $F_4$  de menor rendimiento (clasificadas en séptimo lugar) derivadas de  $F_2$  tuvieron rendimientos inferiores que las líneas de menor rendimiento obtenidas de las otras dos líneas derivadas de  $F_2$ . De las dos líneas de mayor rendimiento derivadas de  $F_2$ , se obtuvieron 54 líneas puras (derivadas de  $F_2$ ), las más pobres de las cuales superaron al cultivar Williams (el testigo estándar), por una ventaja en rendimiento promedio de 1080 kg/ha. La línea de alto rendimiento (posteriormente liberada como el cultivar semienano determinado, Sprite) excedió el rendimiento de Williams en 2150 kg/ha. Tres cultivares, que variaban en madurez por 14 días, se liberaron de una familia  $F_2$  (Pixie, Elf y Gnome) y dos cultivares de la otra familia  $F_2$  (Sprite y Hobbit). Muchas otras líneas de alto rendimiento se abandonaron para evitar una repetición indebida. Por el procedimiento DSU, sólo una línea pura se habría obtenido de cada una de estas plantas  $F_2$ .

En ambientes de alto rendimiento, donde el volcamiento es frecuentemente una barrera a los mayores rendimientos de soya, los cultivares semienanos, Sprite y Hobbit, han excedido el rendimiento de Williams en 1000 a 1500 kg/ha (Cooper, 1981, 1985). En años secos, sin embargo, esta ventaja se puede perder porque el agua se convierte en el principal factor limitante del rendimiento. Para compensar para la adaptación específica de los cultivares semienanos a los ambientes de alto rendimiento, se ha desarrollado un sistema de producción de soya adaptado específicamente para cultivares semienanos (Cooper, 1981, 1985). Primero, se deben sembrar sólo en ambientes con una historia de alto rendimiento ( $> 3.000$  kg/ha) y deben ser sembrados sólidamente en surcos de 17 cm de anchura a una tasa de siembra de 750.000 semillas/ha. Esto es en contraposición a anchos de surco de 76 cm a 375.000 semillas/ha usados

comúnmente para cultivares indeterminados. En promedio de 10 años en dos ambientes diversos en Ohio, el cultivar Sprite sembrado sólidamente alcanzó un promedio de rendimiento mayor en 800 kg/ha al del cultivar Williams en surcos de 75 cm en una localidad, y en 1000 kg/ha más en la otra localidad. La ventaja de rendimiento varió de 0 a 2000 kg/ha, dependiendo de la precipitación durante la época de crecimiento. Como el cultivar Sprite sembrado sólidamente igualó el rendimiento de Williams, sembrado en surcos de 75 cm, en años secos, y fue mucho mayor en años de humedad favorable, éste produjo mayores rendimientos promedio en el período de 10 años. Con base en estos resultados, un sistema de producción llamado HYSIP (high yield system in place), o sistema de alto rendimiento, ha sido desarrollado para la producción de soya (Cooper, 1987). Ya que no es posible predecir con anticipación los años con humedad favorable, se estimula al productor a tener en su lugar el sistema de alto rendimiento (en este caso el sistema semienano sembrado sólidamente) cada año para aprovechar los años de humedad favorable y los mayores rendimientos promedios a largo plazo.

#### B. Cultivares tolerantes a la sequía

Cuando llegué a Ohio por vez primera en 1977, noté que había muchos suelos marginales (demasiado húmedos a principios de la estación y demasiado secos a finales de la estación) donde los cultivares indeterminados normales cultivados eran muy pequeños y de bajo rendimiento. Como un resultado de mi programa de mejoramiento indeterminado (realizado antes de iniciarse el programa de tipos semienanos determinados), se identificó una línea mejorada muy alta, de crecimiento vegetativo vigoroso, que presentaba un potencial de rendimiento superior en suelos con tendencia a la sequía donde los rendimientos estaban en el rango de 2000 a 3000 kg/ha. Sin embargo, en ambientes de alto rendimiento, esta línea se volcaba severamente y se consideraba por ésto indeseable en ambientes donde el potencial de rendimiento era superior a los 3300 kg/ha. Esta línea se liberó como el cultivar Amcor, y se recomendó específicamente para suelos marginales y para cultivos dobles, donde su mayor crecimiento vegetativo le

daba una ventaja de rendimiento en comparación con los cultivares más cortos indeterminados (Walker y Cooper, 1982). En 1978, inicié un programa nuevo de mejoramiento con el objetivo de desarrollar cultivares con adaptación específica a suelos marginales (principalmente con tendencia a la sequía). El enfoque tomado consistió en seleccionar por cultivares más altos, de crecimiento más vigoroso, que producirían un adecuado crecimiento vegetativo en las condiciones temporales de sequía a menudo experimentadas en algunos suelos del medio oeste. El requerimiento de resistencia al volcamiento no se enfatizó, ya que los cultivares desarrollados de este programa no se recomendarían para los ambientes más productivos donde el acame se puede convertir en un problema. Las primeras líneas de este programa apenas ahora están entrando a los estados avanzados de prueba. Como con el programa de tipos semienanos, he hallado relativamente fácil obtener un tipo nuevo de planta (e.g. semienanos pequeños, determinados o indeterminados muy altos, vigorosos). La parte difícil está en combinar estos nuevos tipos de planta con un alto rendimiento. Es aquí donde he hallado que el procedimiento PGT es un método de mejoramiento superior para el desarrollo de nuevos tipos de plantas de alto rendimiento de cruzamientos amplios. Como toda la selección por rendimiento, empezando en la generación  $F_3$ , tiene su base en datos concretos de rendimiento, no tengo que saber cómo se verá el nuevo tipo de planta de alto rendimiento. Puedo usar los datos de rendimiento obtenidos para identificar cuáles líneas semienanas determinadas o en este caso, líneas indeterminadas altas, portan los genes de rendimiento necesarios para un cultivar de rendimiento superior.

### Resumen

Como se ha indicado anteriormente, es la creencia de algunos investigadores que el procedimiento PGT se limita sólo a cruzamientos estrechos de líneas buenas x líneas buenas. No estoy de acuerdo con esta conclusión, con base en mi experiencia en el uso exitoso del procedimiento PGT en cruzamientos amplios para desarrollar nuevos tipos de plantas de

alto rendimiento. A ustedes le corresponde decidir si el procedimiento PGT será de valor en sus programas de mejoramiento de Phaseolus. Si ustedes tienen como una meta principal combinar el alto rendimiento con ciertos tipos específicos de plantas a partir de cruzamientos amplios, considero que el procedimiento PGT, como aquí se ha descrito, sería un método de mejoramiento efectivo.

### Bibliografía

Bernard, R.L. 1972. Two genes affecting stem termination in soybeans, Crop Sci. 12:235-239.

PPI (Potash and Phosphate Institute). 1983a. New world record corn and soybean research yields in 1982. Better Crops 67, 4-5, PPI, Atlanta, Georgia.

PPI (Potash and Phosphate Institute). 1983b. Soybeans topped 100 bu/A in maximum yield research in Ohio. Better Crops 67, 8-9, PPI, Atlanta, Georgia.

PPI (Potash and Phosphate Institute). 1984. 1983 soybean research yields top 118 bu/A. Better Crops 68, 6, PPI, Atlanta, Georgia.

Boerma, H.R. and R.L. Cooper. 1975a. Comparison of three selection procedures for yield in soybeans. Crop Sci. 15:225-229.

Boerma, H.R. and R.L. Cooper. 1975b. Performance of pure lines obtained from superior yielding heterogeneous lines in soybeans. Crop Sci. 15:300-302.

Boerma, H.R. and R.L. Cooper. 1975c. Effectiveness of early generation yield selection of heterogeneous lines in soybeans. Crop Sci. 15:313-315.

Brim, C.A. and C.C. Cokerham. 1961. Inheritance of quantitative characters in soybeans. Crop Sci. 1:187-190.

Brim, C.A. 1966. A modified pedigree method of selection in soybeans. Crop Sci. 6:220.

Cooper, R.L. 1971a. Influence of early lodging on yield of soybean [Glycine max (L.) Merr.]. Agron. J. 63:449-450.

- Cooper, R.L. 1971b. Influence of soybean production practices on lodging and seed yield in highly productive environments. *Agron. J.* 63:490-493.
- Cooper, R.L. 1981. Development of short-statured soybean cultivars. *Crop Sci.* 21:127-131.
- Cooper, R.L. 1982. Early generation testing as an alternative to the single seed descent breeding method in soybeans. *Agron. Abstr.* p. 62.
- Cooper, R.L. 1984. Maximum yield research in soybeans (> 5500 kg/ha). *Agron. Abstr.* p. 124.
- Cooper, R.L. and D.L. Jeffers. 1984. Use of nitrogen stress to demonstrate the effect of yield limiting factors on the yield response of soybeans to narrow row systems. *Agron. J.* 76:257-259.
- Cooper, R.L. 1985. Breeding semidwarf soybeans. Chpt. pp. 289-309. In: J. Janick (ed.) *Plant Breeding Reviews*. Vol. 3. AVI Publishing Company, Inc., Westport, Conn.
- Cooper, R.L. 1987. The High-Yield-System-In-Place (HYSIP) concept for soybean production. *Agron. Abstr.* p. 108.
- Hanson, W.D., R.C. Leffel and H.W. Johnson. 1962. Visual discrimination for yield among soybean phenotypes. *Crop Sci.* 2:93-96.
- Hicks, D.R., J.W. Pendleton, R.L. Bernard and T.J. Johnston. 1969. Responses of soybean plant types to planting patterns. *Agron. J.* 61:290-293.
- Lawn, R.J., R.J. Troedson, A.L. Garside and E.E. Byth. 1984. Soybeans in saturated soil - a new way to higher yields. Program and Abstracts. World Soybean Research Conference III. pp. 67-68. August 12-17, 1984, Iowa State University, Ames, Iowa.
- CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization). 1983. Soybean response to controlled waterlogging. *Rural Research*, 120, 4-8, CSIRO, East Melbourne, Victoria, Australia.

Probst, A.H. and R.W. Judd. 1973. Origin, U.S. history and development, and world distribution. p. 1-15. In: B. E. Caldwell (ed.), Soybeans: Improvement, production and uses. Amer. Soc. Agron., Madison, WI.

Walker, A.K. and R.L. Cooper. 1982. Adaptation of soybean cultivars to low yield environments. Crop Sci. 22:678-680.

Cuadro 1. Procedimiento modificado de pruebas de generación temprana (PGT) para soya.

| Año | Generación*      | Número   | Tamaño de parcela   |
|-----|------------------|--|---|
| 1   | Cruzamiento      | 100/año  | bloque de cruzamiento en el campo   |
| 1   | F <sub>1</sub>   | 5 plantas/cruzamiento                              | plantas espaciadas, vivero invernal   |
| 2   | F <sub>2</sub>   | 300 plantas/cruzamiento                            | surco de 18 m, 17 sems/m, ancho de surco 75 cm  |
| 3   | F <sub>2.3</sub> | 30 líneas/cruzamiento                              | 1 surco, parcelas de 3 m, ancho de surco 100 cm, cosecha 2,5 m, 1 rep                           |
| 4   | F <sub>2.4</sub> | 1 a 30 líneas/familia F <sub>2</sub> seleccionada  | 4 surcos, parcelas de 6 m, ancho de surco 75 cm, cosecha 5 m, 2 surcos centrales, 1 rep         |
| 5   | F <sub>4.5</sub> | 10 a 50 líneas/familia F <sub>2</sub> seleccionada | 1 surco, parcelas de 3 m, ancho de surco 100 cm, cosecha 2.5 m, 1 rep                           |
| 6   | F <sub>4.6</sub> | 1 a 50 líneas/familia F <sub>2</sub> seleccionada  | 4 surcos, parcelas de 6 m, ancho de surco 75 cm, cosecha 5 m, 2 surcos centrales, 1 rep, 1 loc. |

\* La selección en F<sub>2.3</sub>, F<sub>2.4</sub>, F<sub>4.5</sub> y F<sub>4.6</sub> se sostiene en datos reales de rendimiento (F<sub>2.3</sub> = línea F<sub>3</sub> derivada de F<sub>2</sub>, F<sub>4.5</sub> = línea F<sub>5</sub> derivada de F<sub>4</sub>, etc.).

## MEJORAMIENTO POR RENDIMIENTO EN OTRAS LEGUMINOSAS

F.J. Muehlbauer\*

### Introducción

Los rendimientos de leguminosas alimenticias de estación fría (arveja, lenteja, garbanzo y haba) se consideran en general bajos cuando se comparan con los de otros importantes cultivos como el trigo y el maíz. Las explicaciones para los bajos rendimientos crónicos de las leguminosas alimenticias van desde las a menudo citadas "barrera de rendimiento", "estrecha base genética", "falta de investigación en leguminosas alimenticias en general" hasta "limitaciones biológicas". De estas explicaciones tan sucintas para los bajos rendimientos, la última puede ser un factor importante para explicar por qué los rendimientos de las leguminosas alimenticias no se han mantenido a la par de los cereales de grano más importantes. Además, es posible, como dicen algunos, que estas leguminosas simplemente no respondan a la selección por rendimiento o sean indiferentes a la selección (Bunting, 1988). Sin embargo, los programas de investigación han empezado a identificar factores importantes que limitan la productividad y los fitomejoradores han empezado a lograr ciertos progresos en los rendimientos.

Los programas de mejoramiento sobre la mayoría de estos cultivos se han iniciado recientemente y es posible que los sistemas de mejoramiento y la filosofía de mejoramiento desarrollados para los cereales de grano, y que han comprobado su efectividad en éstos, no sean fácilmente transferibles a las leguminosas. Por otra parte, muchos de los primeros

---

\* Genetista de Investigación, Departamento de Agricultura de los EE.UU.,  
Agricultural Research Service, Pullman, WA 99164, EE.UU.

programas de mejoramiento para las leguminosas alimenticias han mostrado tendencia a concentrarse en el mejoramiento por calidad nutricional (generalmente una mayor concentración de proteína) y no en la obtención de mejores rendimientos. En retrospectiva, esta dirección del fitomejoramiento puede haber frenado o reducido los avances en rendimiento que de otro modo se podrían haber hecho. Más recientemente, los programas de fitomejoramiento han empezado a concentrarse en la superación de los estreses bióticos y abióticos, con la esperanza, a menudo satisfecha, de que mejoren los rendimientos.

De acuerdo con el desarrollo de programas de mejoramiento para las demás leguminosas alimenticias, muchos centros e instituciones de investigación han realizado un esfuerzo conjunto para recoger y preservar las razas nativas y formas silvestres de estas leguminosas, y para poner estas colecciones a disposición de los mejoradores.

Los enfoques para el aumento de los rendimientos incluyen una fenología apropiada, tipos arquitectónicos alterados, distribución más favorable de la biomasa en las semillas y una más amplia adaptación así como una mayor estabilidad de los rendimientos, dependiendo de la localidad y de la estación. Los recientes desarrollos en biotecnología hacen posible comprender mejor los mecanismos genéticos que gobiernan el rendimiento y otros rasgos cuantitativos que afectan el rendimiento. En este trabajo se tratan éstos y otros temas que afectan el fitomejoramiento.

#### Germoplasma Disponible

Las razas nativas de leguminosas alimenticias han sido recolectadas y se mantienen en numerosas colecciones mundiales (Cuadro 1). Algunas regiones del mundo no están bien representadas en estas colecciones, incluyendo zonas donde estos cultivos han evolucionado o donde son ahora importantes. Entre los ejemplos básicos se incluyen China para habas, Afganistán para lentejas, y China y Etiopía para arvejas. El número

aparentemente grande de accesiones (Quadro 1) mantenido para estos cultivos pueden ser desorientador. Los intercambios entre fitomejoradores y encargados del germoplasma han resultado indudablemente en mucha repetición entre las colecciones. En lugar de ser una carga indeseada, esto debe considerarse probablemente como una buena medida preventiva contra la pérdida de accesiones. En cualquier caso, parece haber una suficiente variación genética en las leguminosas alimenticias para poder basar los programas de mejoramiento.

Las bancos de germoplasma contienen principalmente razas nativas y cultivares autóctonos mejorados recogidos en zonas fácilmente accesibles a los colectores. Desgraciadamente, muchas expediciones iniciales para recolección de germoplasma han ignorado las especies ancestrales silvestres que se podrían haber fácilmente recogido. Los habitats de las especies silvestres de estos cultivos se pueden definir y caracterizar fácilmente al igual que las fechas adecuadas para la recolección de semillas. Afortunadamente, es poco probable que las especies silvestres se pierdan fácilmente dada su naturaleza autóctona y su capacidad para sobrevivir en sus habitats nativos. Algunas expediciones exitosas (Ladizinsky et al., 1984; Muehlbauer et al., 1988) y otras han proporcionado numerosas accesiones de especies silvestres que actualmente se mantienen en la colección de Introducciones Vegetales del Departamento de Agricultura de los EE.UU en Pullman, Washington, y en la colección de ICARDA en Aleppo, Siria.

Los esfuerzos de mejoramiento en garbanzo, frijol, lenteja y haba eran muy limitados hasta que los centros internacionales, ICARDA e ICRISAT, empezaron un trabajo exhaustivo en este grupo de cultivos. Hay germoplasma disponible y parece que se está desarrollando una red de fitomejoradores en los programas nacionales dedicados al mejoramiento de estos cultivos. Los esfuerzos a corto plazo se han dirigido a una adaptación amplia y a ciertos problemas de enfermedades. Las metas a largo plazo se centran en la obtención de un mayor potencial de rendimiento.

## Limitaciones al Rendimiento

Hay numerosas limitaciones al rendimiento en las leguminosas alimenticias de estación fría. El haba tiene un potencial de rendimiento excepcionalmente alto que se ha estimado en 5-6 toneladas/ha; sin embargo, el problema consiste principalmente en la inestabilidad del rendimiento. Las infestaciones de Orobanche en la región mediterráneo y en el norte de Africa, particularmente en Egipto, son un grave problema. La mancha chocolate, también se considera un factor limitante grave. Se considera que la inestabilidad del rendimiento es el resultado de un alto porcentaje de aborto de flores y vainas causado por el calor, la sequía y otros estreses. En este último caso, un suministro vascular independiente (Bond et al., 1985) a las vainas en desarrollo puede definitivamente mejorar los rendimientos.

La adaptación de la lenteja a los medios mecánicos de cosecha es actualmente la principal meta del mejoramiento en las zonas áridas del Medio Oriente. El alto costo de la mano de obra necesaria para cosechar el cultivo de lenteja lo está tornando prohibitivo y en realidad ha reducido la zona sembrada con lenteja en muchos países que producían tradicionalmente este cultivo. Se está progresando en el desarrollo de genotipos altos, que no se acaman, los cuales se espera serán más adaptables a la cosecha mecánica.

Otras limitaciones a los rendimientos de lenteja incluyen el rompimiento del grano (Erskine, 1984), la roya de la lenteja (Uromyces habae), el añublo de Ascochyta, el gorgojo Sitona, la susceptibilidad a numerosos virus, y el parasitismo por varias especie de Orobanche.

El añublo de Ascochyta (A. rabiei) es la principal limitación a la producción de garbanzo en casi todas las regiones donde esta leguminosa se cultiva. Se ha identificado resistencia en ICARDA y ésta se está incorporando a los cultivares mejorados. Sin embargo, la variación entre

los biotipos del hongo puede superar las actuales fuentes de resistencia y causar dificultades en el mejoramiento. Los cultivos de garbanzo también pueden ser seriamente afectados por el marchitamiento de Fusarium (Fusarium oxysporum f. sp. ciceri) y diversas pudriciones radicales aunque hay resistencia disponible y se está incorporando a los cultivares mejorados.

La pudrición radical de la arveja causada por el Fusarium solani f sp. lisi y Pythium ultimum se considera la enfermedad más devastadora de la arveja. Además, Aphanomyces eutechies es una enfermedad de la raíz especialmente devastadora de la arveja en las regiones húmedas frías. El marchitamiento de Fusarium, incitado por Fusarium oxysporum f. sp. lisi, los mildes causados por Peronospora viciae y Erysiphe polygoni, respectivamente, también pueden limitar el rendimientos de la arveja. Las plagas, como el gorgojo de la arveja (Bruchus pisorum) y el gorgojo de la hoja (Sitona lineatus) limitan seriamente los rendimientos. Numerosos virus transmitidos por áfidos también pueden afectar el cultivo de arveja.

#### Métodos de Mejoramiento por Rendimiento

El mejoramiento de los rendimientos de las leguminosas alimenticias por medios diferentes a la reducción de los efectos depresivos que tienen en el rendimiento las enfermedades y plagas ha involucrado cierta combinación de una fenología apropiada para evitar los periodos de estrés, alteración de la arquitectura de la planta, adaptación al ambiente y una mayor biomasa total, y su distribución más favorable hacia las semillas. Los métodos de mejoramiento han variado desde la selección de líneas puras en razas nativas hasta la selección recurrente cíclica para obtener combinaciones favorables de genes.

## Métodos convencionales de mejoramiento de leguminosas alimenticias de estación fría

Los métodos de mejoramiento de leguminosas alimenticias son los mismos utilizados para otros cultivos autógamos. Estos métodos incluyen: selección masal y de líneas puras, mejoramiento de poblaciones masales, selección por pedigrí, descendencia de semillas únicas, y esquemas cíclicos. Estos métodos de mejoramiento de las leguminosas alimenticias han sido bien documentados (Bond et al., 1985; Davies et al., 1985; Hawtin et al., 1980; Muehlbauer y Slinkard, 1985; Muehlbauer et al., 1980; Robertson, 1985; y Singh et al., 1985).

Selección masal y de líneas puras. La selección dentro del germoplasma introducido y de razas nativas autóctonas ha conducido a una mayor uniformidad del cultivo y a una mejor aceptación por los usuarios; sin embargo, el potencial rendimiento en general y la adaptación al ambiente no han cambiado apreciablemente. Este enfoque ha sido seguido por programas recientemente establecidos para proporcionar rápidamente cultivares mejorados. La mayoría de los programas pasan rápidamente a la hibridación y a la selección para recombinar caracteres considerados importantes.

Hibridación y selección. Los programas de mejoramiento para las leguminosas alimenticias producen normalmente grandes números de cruzamientos diseñados para recombinar caracteres deseados. Los procedimientos para hibridación se han descrito en detalle (Bond et al., 1980; Gritton, 1980; Muehlbauer et al., 1980; Auckland et al., 1980). Después de la hibridación, las poblaciones se manejan generalmente con técnicas convencionales. El método de población masal parece ser el más popular. La siguiente es una descripción de estos métodos y cómo se emplean en las leguminosas alimenticias:

Población masal. El método de mejoramiento masal se ha convertido en

el método preferido para el mejoramiento de la lenteja y del garbanzo por su facilidad de aplicación y las dificultades que a menudo se encuentran con otros métodos. Su sencillez y el costo relativamente bajo lo hacen un método atractivo para los programas que intentan producir cultivares con adaptación amplia. Con el método masal, se dispone de grandes poblaciones para evaluación y selección multi-locacional. Sin embargo, hay una posibilidad de que la variación genética se pierda debido a cambios genéticos dentro de generaciones sucesivas de poblaciones masales. Esto es especialmente cierto en los cruzamientos amplios en los cuales los progenitores difieren enormemente en caracteres tales como altura de la planta, tiempo de floración y tamaño de la semilla. Los segregantes altos, de floración tardía que producen numerosas semillas pequeñas se pueden convertir rápidamente en predominantes durante el avance de las generaciones. Los genotipos deseados fácilmente pueden encontrarse a una frecuencia tan baja en la población, en las generaciones posteriores, que su selección puede ser difícil.

El programa de mejoramiento de leguminosas alimenticias en Pullman, Washington, EE.UU. ha adaptado una modificación del método de población masal que combina ciertos aspectos de la selección masal. Las poblaciones híbridas son seleccionadas en masa en cada generación por sus caracteres altamente hereditarios. La selección entonces se practica en  $F_5$  y generaciones posteriores.

Una modificación del método masal, la descendencia de semillas únicas, se conoce por mantener la variación genética en el mejoramiento de poblaciones durante generaciones sucesivas de autofecundación (Haddad y Muehlbauer, 1981). Sin embargo, el método no se usa ampliamente para el mejoramiento de leguminosas de granos porque tiende a ser tedioso y ocasionalmente se ha perdido un alto porcentaje de plantas, reduciendo por lo tanto la variación disponible para la selección.

ICARDA usa una combinación de los métodos de población masal y de

pedigrí. Las poblaciones generalmente se dejan avanzar hasta  $F_4$  por el método masal después de lo cual se emplea el método de pedigrí. Con esta modificación, se pueden identificar poblaciones masales promisorias para una posterior selección de plantas individuales. Después de la selección de plantas individuales, generalmente en  $F_4$ , se manejan las progenies mediante procedimientos de selección de pedigrí. Una desventaja posible de este procedimiento es la excesiva confianza en la selección de plantas  $F_4$  y la suposición de que habrá alguna correlación con el comportamiento posterior de una generación más avanzada. Slinkard, en Saskatoon, Canadá, usa poblaciones masales derivadas de  $F_2$  y selecciona principalmente para capacidad de rendimiento (Muehlbauer y Slinkard, 1985).

El método de pedigrí no se usa generalmente en las leguminosas de grano posiblemente por la plasticidad presentada por las plantas individuales y por su tendencia a ampliarse y a ocupar el espacio disponible. El comportamiento de las plantas individuales, con base en el cual se practica generalmente la selección, puede ser en consecuencia muy diferente de aquel de poblaciones más densamente sembradas, como el utilizado en la evaluación final de un nuevo cultivar potencial. También, puede haber un alto grado de efectos genéticos no-aditivos en las generaciones tempranas de poblaciones híbridas, especialmente en las de cruzamientos amplios, que pueden conducir a prejuicio por parte del selector.

Método de retrocruzamiento. El retrocruzamiento ha sido especialmente útil en las leguminosas de granos para transferir determinados genes a genotipos de otro modo aceptables. El método se ha usado con éxito en la transferencia de genes por resistencia a las enfermedades y para la incorporación de genes que afectan el hábito de la planta, la estructura de la hoja, el tiempo de floración y otros caracteres simplemente heredados. El método de retrocruzamiento impone una limitación en los avances que se pueden lograr con el mejoramiento, ya que generalmente no se hacen cambios adicionales en el progenitor recurrente.

Mejoramiento de poblaciones. El mejoramiento de poblaciones o selección cíclica involucra el mejoramiento general del Banco de Germoplasma usado para la obtención de cultivares mejorados. Los métodos de mejoramiento de poblaciones y la forma en que dichos métodos se aplican a las leguminosas de granos se revisaron recientemente (Muehlbauer et al., 1988). La falta general de un eficiente mecanismo de esterilidad masculina y la dificultad en la obtención de cantidades grandes de semilla híbrida en las leguminosas de granos ha impedido la adopción de métodos de mejoramiento de poblaciones en la mayoría de las leguminosas de granos excepto el haba. En este cultivo, el alto porcentaje de cruzamiento natural hace que la selección recurrente sea factible. Debe considerarse el intercruzamiento controlado de las otras leguminosas alimenticias por polinización manual. El Sistema de Cruzamiento Dialélico Selectivo (Diallel Selective Mating System) de Jensen (1978) es un medio sistemático para obtener poblaciones de selección recurrente con un mínimo de polinizaciones cruzadas manuales.

#### Mejoramiento por Mejor Potencial de Rendimiento

Frecuentemente se hacen comparaciones del rendimiento de las leguminosas alimenticias con el de los cereales siendo el resultado generalmente desfavorable para las leguminosas. La investigación mínima que se ha realizado en las leguminosas, en comparación con los cereales puede ser la razón; sin embargo, los requerimientos de energía para el rendimiento de semilla en las leguminosas pueden ser mayores que los de los cereales y en consecuencia tales comparaciones pueden ser equívocas. También, ha habido una tendencia general hacia el desplazamiento de leguminosas alimenticias a tierras marginales y a restringir los insumos de producción para las leguminosas.

Varios enfoques se han usado para efectuar un mejoramiento por mayor potencial de rendimiento en las leguminosas alimenticias. Estos incluyen alteraciones de la arquitectura de la planta, una distribución de

asimilados más favorable, una mejor adaptación al ambiente, y la adaptación a los estreses abióticos.

### Alteraciones de la arquitectura de la planta

Se dispone de variaciones genéticas y del hábito de crecimiento para "forma de la planta" en las leguminosas alimenticias. Hay genes para alterar la estructura de la hoja, el tiempo de floración, manera de formación de vainas y numerosos otros genes que afectan la estructura y forma de la planta. Las alteraciones de la forma de la planta que actualmente se están intentando para mejorar el rendimiento se describen del siguiente modo:

Arvejas. Algunas formas de plantas de arveja no anteriormente disponibles fueron posibles con el descubrimiento del gen 'afila' por Goldenburg (1965). El gen afila (af) convierte las hojitas en zarcillos, lo cual ha probado ser un rasgo valioso para mejorar la capacidad de establecimiento. Los zarcillos adicionales de las plantas afila se interenroscan y producen una cubierta vegetal que resiste el acame. El área foliar de la cubierta vegetal se reduce en aproximadamente 25-30 por ciento; sin embargo, los rendimientos han sido comparables a los de tipos con hojas normales. La razón puede ser que la hoja afila permite que la irradiación solar alcance las hojas de la parte inferior de la cubierta vegetal para que se efectúe la fotosíntesis. En tipos con hojas normales, tiende a haber mucha sombra mutua entre las hojas, lo que a la vez puede reducir su actividad fotosintética. Además del supuesto beneficio de una mayor penetración de la luz, la menor área foliar y la mejor capacidad de establecimiento pueden reducir la incidencia de enfermedades foliares como el moho blanco de Sclerotinia, el moho gris de Botritis y posiblemente otros (Davies et al., 1985). Los tipos de área foliar reducida parecen promover la madurez temprana y rápida que tiene especial importancia para producir arvejas secas de calidad. Los mejoradores de la Comunidad Económica Europea han empezado a centrar sus esfuerzos en el desarrollo de

los denominados cultivares semi-deshojados (af) de arveja para cosecha mecánica. Las arvejas se destinan para el uso como suplemento proteínico en la alimentación animal y en consecuencia un alto rendimiento constituye el principal objetivo del mejoramiento.

La dehiscencia de las vainas de arvejas destinadas a la cosecha de semillas secas puede ser un problema serio que puede reducir significativamente los rendimientos. Hay genes disponibles que pueden reducir el problema y esto incluye a los genes *p* y *y* para reducir la fibra de la vaina. Algunos cultivares como 'Colt' y 'Umatilla' tienen uno de estos genes, y ya se han liberado.

Como resultado del trabajo de Murfet (1977) sobre los principales genes que controlan la floración en las arvejas es ahora claro que este carácter, alguna vez considerado de herencia cuantitativa, puede ahora ser explicado por la acción de varios genes principales. Como resultado de este trabajo, el tiempo de floración y por lo tanto la fenología de la arveja se puede predecir con precisión con base en el genotipo. Una apropiada fenología para los cultivares de arveja es esencial si se desea que la leguminosa aproveche al máximo el ambiente en el cuál se cultiva.

La lenteja. La obtención de mayores y más estables rendimientos de grano es el principal objetivo de los programas de mejoramiento de lentejas a nivel mundial. La adaptación a los ambientes de estrés, especialmente en regiones de baja precipitación, es también un objetivo primario. Como los cereales de mayores rendimientos y más fáciles de producir ocupan las mejores superficies terrestres, las lentejas han sido desplazadas a zonas progresivamente más marginales, generalmente con menos precipitación, suelos más pobres y en zonas generalmente pedregosas. Esta situación presenta un reto difícil para los mejoradores que tienen que mantener o mejorar los rendimientos para zonas de producción generalmente más pobres. Lo que hace el problema especialmente difícil es la ausencia de métodos eficientes de cosecha mecánica.

Actualmente, la mayoría de los cultivos de lenteja en el Medio Oriente y norte de Africa se cosechan a mano, mediante un tirón, porque la poca altura de la guía y la áspera superficie del suelo excluyen la cosecha mecánica. Una meta principal para la mayoría de los programas de mejoramiento en esa región es aumentar la altura de la cubierta vegetal para acomodar la cosecha mecánica. Un mayor rendimiento de paja y de residuos es también importante debido al valor que tiene la paja de la lenteja como forraje. En algunos casos, la paja y los residuos de la operación de trilla han obtenido precios mayores que los granos. El rendimiento biológico total de los cultivos de lenteja es por lo tanto un criterio importante en la selección. La correlación entre los rendimientos de semilla y los de paja es fuerte y positiva y es posible seleccionar simultáneamente por estos caracteres.

Varios caracteres se consideran importantes para el éxito de la cosecha mecánica, incluyendo una mayor altura de la planta, vainas bien elevadas por encima de la superficie del suelo, hábito de crecimiento erecto, mejor capacidad de establecimiento, menor dehiscencia de la vaina y reducción de la caída de vainas.

Una distancia de aproximadamente 15 cm entre la superficie del suelo y la vaina más baja se requiere para lograr éxito en el corte o el tirón mecánico de las plantas de lenteja (Khayrallah, 1981; Diekmann y Papazian, 1985). Esto lleva a considerar que la cosecha mecánica de la lenteja se facilitaría por la introducción de cultivares altos con las vainas inferiores a mucha distancia de la superficie del suelo. La variación genética para altura de la planta y para altura de las vainas más bajas varía en la colección de ICARDA desde 10 a 45 cm y desde 6 a 30 cm, (Solh y Erskine, 1981). También se halló que los dos caracteres se correlacionan positivamente lo que señala que la selección por ambos caracteres es posible. Sin embargo, las plantas altas muestran tendencia al volcamiento y ambos caracteres son altamente afectados por el ambiente (Saxena y Hawtin, 1981).

Se ha identificado indehiscencia relativa de la vaina en la lenteja, y la selección por este rasgo es factible simplemente por el retardo de la cosecha. Sin embargo, una significativa variabilidad para la caída de las vainas, que representa casi dos veces la pérdida causada por la dehiscencia de las vainas, no parece estar disponible (Erskine, 1985).

Los cultivares de lenteja que no se acaman podrían significar un logro importante para el éxito de la cosecha mecánica en zonas pedregosas y también para reducir las pérdidas en aquellas zonas donde la lenteja ya se cosecha mecánicamente. El grosor del tallo, la lignificación del tallo, y la mayor producción y actividad de los zarcillos pueden ser importantes contribuciones para obtener resistencia al acame en la lenteja. Se está progresando en la obtención de tipos que retengan la estructura de la cubierta vegetal en la madurez.

Los tipos de lenteja altos y erectos, como aquellos considerados importantes para una exitosa cosecha mecanizada, pueden tener un potencial de rendimiento reducido. Con base en la experiencia, parece que los genotipos erectos con ángulos de ramificación agudos tienden a rendir relativamente poco y no compiten bien con las malezas. Su baja capacidad competitiva es el resultado de una menor capacidad para llenar el espacio disponible. Por no cubrir la superficie de suelo tan rápidamente como los tipos de mayor propagación, puede haber pérdidas de la limitada humedad del suelo. Además, las tasas más lentas de cierre de la cubierta vegetal en los tipos erectos tienden a proporcionar una ventaja a las malezas, que entonces agotan aún más el agua. Los genotipos que cubren rápidamente la superficie del suelo y desarrollan una cubierta vegetal total deben permitir una cosecha mecánica exitosa, con rendimientos aceptables de semilla y paja. Parece que existe en el germoplasma de lenteja suficiente variabilidad para los caracteres que contribuirían al éxito de la cosecha mecánica.

En ausencia de mejoras básicas en el potencial de rendimiento, la

reducción de las pérdidas debida a la dehiscencia o caída de vainas podría mejorar los rendimientos de cosecha significativamente. Tales pérdidas han alcanzado un promedio de 15% en los EE.UU. y Erskine (1985) ha informado sobre pérdidas similares por esta causa. Erskine informó que la caída de vainas era el más serio de los dos tipos de pérdidas. Algunas lentejas de semilla pequeña tienen vainas que retienen su integridad durante la trilla. El rasgo de vaina firmemente indehisciente, portado por algunos genotipos de lenteja de semilla pequeña, debe ser transferido a los cultivares de semilla grande para reducir pérdidas por dehiscencia de las vainas.

La introgresión de tipos microsperma (de semilla pequeña) con tipos de macrosperma (de semilla grande) se considera como una estrategia potencialmente productiva para la hibridación porque los dos tipos evolucionaron y se tornaron importantes en diferentes regiones ecológicas y en consecuencia probablemente poseen diferentes genes y complejos adaptativos. ICARDA ha utilizado accesiones de Lens orientalis, que se considera progenitor de la forma cultivada, en su programa de hibridación y se han hecho selecciones que han aparecido recientemente en pruebas internacionales de rendimiento.

Garbanzo. El objetivo principal de los programas de mejoramiento de garbanzos en las principales zonas productoras es superar los efectos devastadores del añublo de *Ascochyta*. El mejoramiento del potencial de rendimiento no se puede considerar cuando se enfrenta con esta enfermedad. Para evitar pérdidas por la enfermedad, el cultivo se siembra en la primavera cuando las condiciones secas inhiben la propagación de la enfermedad. En consecuencia, el potencial de rendimiento se reduce enormemente.

Se podría lograr un mejor rendimiento potencial si fuera posible sembrar el cultivo en el otoño o a principios del invierno y permitir que el cultivo aproveche la estación invernal húmeda y fresca para el crecimiento de las plantas. La siembra en otoño o invierno produce un

rendimiento de garbanzos sustancialmente mayor cuando se compara con los cultivos sembrados en primavera; sin embargo, una epidemia del añublo de *Ascochyta* puede destruir completamente el cultivo. La resistencia a la enfermedad permitirá la siembra invernal y la obtención de mayores rendimientos. Esto es un ejemplo básico de cómo la resistencia a una enfermedad puede permitir obtener una mayor eficiencia en el uso del agua mejor. Las fases reproductiva y vegetativa temprana se presentan en condiciones frías y húmedas, en tanto que los períodos de alta demanda evaporativa vienen posteriormente.

El hábito de planta alta y erecta para el garbanzo es también un criterio importante en la selección para los mejoradores de garbanzo quienes están intentando adaptar el cultivo a la cosecha mecánica. Los cultivares más altos y erectos se pueden cultivar con mayores poblaciones de plantas, lo que, dependiendo de la humedad disponible, podría mejorar el potencial de rendimiento.

Haba. Los rendimientos del haba son erráticos entre estaciones y sitios donde se cultiva. El excesivo aborto de flores y vainas es generalmente considerado como la causa más probable para esto.

Un suministro vascular independiente para las flores individuales y para el desarrollo de frutos podría ser de gran importancia para el desarrollo de cultivares con estabilidad en el llenado de vainas y en los rendimientos de semilla (Bond et al., 1985).

Los cultivares con tallos fuertes, pocas ramas y un llenado de vainas concentrado son muy solicitados por los mejoradores. El menor crecimiento vegetativo después de la formación final de los frutos también puede ser beneficioso para obtener un alto rendimiento.

Se han aislado tipos verdaderamente determinados de haba, los cuales pueden ser promisorios para el futuro mejoramiento por su mayor estabilidad

de rendimiento. Los mejoradores han centrado sus esfuerzos en el hábito de planta determinado, pero los cultivares determinados de alto rendimiento todavía no están disponibles.

En zonas de poca actividad de insectos, los cultivares de haba autofértiles son útiles. El carácter de autofertilidad se está usando para el mejoramiento de cultivares de alto rendimiento para tales zonas. Las líneas autofértiles requerirán una alteración de los enfoques al mejoramiento (Bond et al., 1985).

### Distribución de Asimilados

Se considera en general que, para todas las leguminosas, los rendimientos de granos se pueden mejorar a través de la obtención de una mayor biomasa y una distribución de asimilados más favorable hacia las semillas. Los tipos altos y erectos que son relativamente compactos y no competitivos con las plantas vecinas en una población podrían permitir una mayor densidad de plantas y un mayor rendimiento biológico total. Con una distribución comparable hacia las semillas, los rendimientos aumentarían mientras que los residuos de cultivo adicionales proporcionarían un forraje muy necesario para el ganado.

### Mejoramiento por Adaptación y Rendimiento

#### Pruebas multi-locacionales

Los resultados de las pruebas por potencial de rendimiento son en general menos consistentes que los resultados de las pruebas con otros caracteres. Los grandes efectos ambientales pueden ser estimados mediante pruebas multi-locacionales proyectadas hacia las principales zonas productoras. Los grandes efectos de genotipo x ambiente no son generalmente deseados pero a menudo causan complicaciones en la selección. A menudo es necesario decidir entre el desarrollo de cultivares por

adaptación amplia o por adaptación específica. Los centros internacionales, con su mandato para el mejoramiento de cultivos para una zona amplia, han usado con mucho éxito las pruebas multi-locacionales para identificar genotipos de amplia adaptación. A medida que estos programas han avanzado, ha habido un mayor énfasis en la adaptación y en la selección específica de genotipos para usos más especializados.

### Análisis de regresión

Se ha sugerido hacer la regresión de los rendimientos de los genotipos obtenidos en localidades específicas sobre los promedios de todos los genotipos en localidades específicas (Finlay y Wilkinson, 1963) como un medio de identificar selecciones con adaptación amplia. El método no se usa ampliamente, posiblemente por la necesidad de un gran número de genotipos y localidades de prueba para obtener estimaciones confiables. También, es probable que el comportamiento de los genotipos, incluyendo su adaptación, se pueda estimar directamente sin tener que usar métodos de regresión.

### Enfoques Moleculares al Mejoramiento de Cultivos

Hasta hace poco, sólo se disponía de marcadores morfológicos para los estudios genéticos en especies vegetales. Su uso en fitomejoramiento estaba limitado por el relativamente bajo número disponible en la mayoría de los cruzamientos, por sus efectos a menudo nocivos, y por sus efectos epistáticos sobre otros caracteres. Por estas razones el uso de marcadores morfológicos en mejoramiento ha sido muy limitado. Los marcadores moleculares parecen tener una utilidad mayor para el mejoramiento aplicado. Es posible hallar numerosos alelos en los loci de los marcadores moleculares. Se pueden determinar fácilmente genotipos de plantas individuales debido a la expresión codominante de los marcadores moleculares. Los marcadores moleculares son generalmente neutrales y no ejercen efectos nocivos.

Isozima es un término acuñado para resumir "isoenzima" y se refiere a las enzimas que catalizan la misma reacción. Las isozimas pueden ser distinguidas por su movilidad diferencial en cierto tipo de estratos; generalmente geles de almidón o geles de poliacrilamida. Los patrones de isozimas de plantas individuales se pueden determinar en muestras relativamente pequeñas de hojas, semillas, o raíces. En consecuencia, se pueden usar ampliamente en estudios genéticos y de mejoramiento similares al uso de marcadores morfológicos. Weeden et al. (1988) recientemente revisaron la aplicación de análisis de isozimas en leguminosas.

El análisis de isozimas está limitado por el número de enzimas disponibles que se pueden detectar y el grado de polimorfismo disponible en la especie de interés. Afortunadamente, se dispone de otro tipo de marcador molecular denominado "Polimorfismos de Longitud de Fragmento de Restricción" (RFLPs). Los RFLPs se detectan directamente a nivel de ADN y fueron posibles por el uso de una amplia variedad de endonucleasas de restricción, utilizadas para aislar secuencias de ADN únicas del genoma vegetal. Dichas secuencias únicas pueden ser clonadas y utilizadas como sondas para identificar secuencias específicas en geles que contengan ADN nuclear digerido. El polimorfismo de ADN digerido se puede identificar de la misma manera que otros marcadores moleculares o morfológicos. Virtualmente no hay ningún límite al número de RFLPs que se pueden detectar en un genoma y en consecuencia es posible desarrollar mapas de "alta saturación" de genes que pueden ser empleado en análisis genéticos detallados y en fitomejoramiento. Los usos posibles pueden incluir la identificación de marcadores de para genes importantes, el estudio de la variación genética cuantitativa y el seguimiento de la introgresión de genes de fuentes exóticas.

#### Marcadores de genes importantes

Se conocen algunos ligamientos útiles entre los marcadores de isozima y los genes de resistencia a las enfermedades en la arveja. El ligamiento

de una esterasa de semilla (Est-s) con el gen para la resistencia a la raza silvestre de *Fusarium 1* (Fw) fue demostrada por Hunt y Barnes (1982). El estrecho ligamiento mencionado permite seleccionar plantas con resistencia a esta raza silvestre al elegir plantas con el alelo Est-s asociado con el gen dominante para resistencia. En forma similar, una alozima de fosfo-glucó-mutasa (Pgm-p) se puede usar como un marcador para el gen que controla la resistencia al virus del mosaico amarillo del frijol en la arveja (Weeden et al., 1984). Otros ligamientos estrechos, podrían permitir el mejoramiento y la selección por resistencia a ciertas enfermedades sin tener en realidad la enfermedad presente.

#### Estudio de la variación cuantitativa

Los mapas de genes de alta saturación han sido propuestos y usados con éxito para el estudio de la variación genética cuantitativa en plantas cultivadas (Stuber et al., 1982; Stuber et al., 1987). Recientemente, Havey y Muehlbauer (en imprenta), desarrollaron un mapa de ligamiento genético para la lenteja que contiene 37 marcadores morfológicos, de isozima y de ADN. Se estimó que un 50% del genoma de lenteja estaría ligado dentro de 10 cM de uno o más de los loci proyectados. En consecuencia, se pueden realizar los estudios de variación cuantitativa.

#### Introgresión de genes de fuentes exóticas

Los marcadores moleculares pueden ser muy útiles para demostrar la introgresión de genes de fuentes amplias en el banco genético usado por los mejoradores. Se considera que muchas de las leguminosas alimenticias carecen de la suficiente variación genética para obtener un mejoramiento significativo. La transferencia de marcadores moleculares alélicos hallados en fuentes de germoplasma silvestres o exóticos a parientes cultivados facilitaría la introgresión de loci estrechamente ligados que pueden ser difíciles de identificar en poblaciones de mejoramiento.

## Resumen

Casi todos los programas de mejoramiento para las leguminosas alimenticias han tenido como meta el aumento del rendimiento de granos y una mayor estabilidad del rendimiento por estaciones y localidades. El progreso en la resistencia a enfermedades comunes de éstos cultivares, incluyendo el añublo de *Ascochyta*, el moho gris de *Botritis*, la pudrición radical y el marchitamiento, entre otros, ha hecho a estos cultivos generalmente más estables en función del rendimiento y, en algunos casos, ha permitido su cultivo en estaciones más favorable para el crecimiento y los rendimientos. La resistencia al añublo de *Ascochyta* en el garbanzo es un ejemplo clásico de cómo el cultivo finalmente puede aprovechar totalmente la estación invernal húmeda y fría en la región mediterránea y en el Medio Oriente.

Una fenología apropiada, para aprovechar el tiempo disponible para el crecimiento de los cultivos, es un concepto importante que los mejoradores deben considerar en sus programas de hibridación y selección. En forma similar, una mejor morfología de la planta para la obtención de resistencia al acame en tipos altos y erectos que se adapten a la cosecha mecánica es también una consideración importante de la selección, ya que reduce las pérdidas a causa de dehiscencia y caída de vainas.

Los mejoradores todavía dependen de las pruebas multi-locacionales de materiales mejorados para identificar selecciones con adaptación amplia y rendimientos estables.

El mejoramiento de poblaciones que involucra formas de selección recurrente no ha sido ampliamente utilizado en el mejoramiento de leguminosas alimenticias con excepción del haba. La falta de un sistema eficiente de esterilidad masculina para facilitar el intercrucamiento es la razón primaria de que el método no se haya usado ampliamente. El uso de parientes silvestres de las leguminosas de grano es factible en Cicer y

Lens.

El uso de mapas de genes de alta saturación para estudiar los caracteres cuantitativamente heredados puede proporcionar una comprensión más clara de dichos caracteres y además una base para la selección paterna.

### Bibliografía

- Auckland, A.K. and L.J.G. van der Maesen. 1980. Chickpea. In: W.R. Fehr and H.H. Hadley (eds.), *Hybridization of Crop Plants*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, U.S.A. p. 249-259.
- Bond, D.A., D.A. Lawes and M.H. Poulsen. 1980. Broadbean. In: W.R. Fehr and H.H. Hadley (eds.). *Hybridization of Crop Plants*. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, U.S.A. p. 203-213.
- Bond, D.A., D.A. Lawes, G.C. Hawtin, M.C. Saxena and J.H. Stephens. 1985. Faba bean (*Vicia faba* L.). In: R.J. Summerfield and E.H. Roberts (eds.), *Grain Legume Crops*. Collins. London. p. 199-265.
- Bunting, A.H. 1988. A personal review of the International Food Legume Research Conference. In: R.J. Summerfield (ed.), *World Crops: Cool Season Food Legumes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 1155-1167.
- Davies, D.R., G.J. Berry, M.C. Heath and T.C.K. Dawkins. 1985. Pea (*Pisum sativum* L.). In: R.J. Summerfield and E.H. Roberts (eds.), *Grain Legume Crops*. Collins. London. p. 147-198.
- Diekmann, J. and J. Papazian. 1985. Mechanization of production of faba beans, chickpeas and lentils. In: M.C. Saxena and S. Varma (eds.). *Proceedings, Faba Beans, Kabuli Chickpeas and Lentils for the 1980's. An International Workshop 16-20 May, 1983*. ICARDA. Aleppo, Syria. p. 281-290.
- Erskine, W. 1984. Selection for pod retention and pod indehiscence in lentils. *Euphytica* 34:105-112.
- Findlay, K.W. and G.N. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Aust. J. Agric. Res.* 14:742-754.

- Goldenburg, Jose B. 1965. "Afila" a new mutation in pea (Pisum sativum L.) Boletin Genetico, Instituto de Fitotecnica, Castelar, Argentina, p. 27-28.
- Gritton, E.T. 1980. Field Pea. In: W.R. Fehr and H.H. Hadley (eds.), Hybridization of Crop Plants. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, U.S.A. p. 347-356.
- Haddad, N.I. and F.J. Muehlbauer. 1981. Comparison of random bulk population and single-seed-descent methods for lentil breeding. Euphytica 30: 643-651.
- Hawtin, G.C., K.B. Singh and M.C. Saxena. 1980. Some recent developments in the understanding and improvement of Cicer and Lens. In: R.J. Summerfield and A.H. Bunting (eds.), Advances in Legume Science. HMSO. London. p. 613-624.
- Hunt, J.S. and M.F. Barnes. 1982. Molecular diversity and plant disease resistance: An electrophoretic comparison of near-isogenic lines of wilt resistant or susceptible Pisum sativum L. cv. William Massey. Euphytica 31:341-348.
- Jensen, N.F. 1978. Composite breeding methods and the DSM system in cereals. Crop Science 18:622-626.
- Khayrallah, W.A. 1981. The mechanization of lentil harvesting. In: C. Webb and G.C. Hawtin (eds.). Lentils. Commonwealth Agricultural Bureaux. Farnham Royal. England. p. 131-141.
- Iadizinsky, G., D. Braun, D. Goshen and F.J. Muehlbauer. 1984. The biological species of the genus Lens L. Bot. Gaz. 145:253-261.
- Muehlbauer, F.J. and A.E. Slinkard. 1985. Lentil Improvement in the Americas. In: M.C. Saxena and S. Varma (eds.), Proceedings, Faba Beans, Kabuli Chickpeas and Lentils in the 1980's, An International Workshop 16-20 May, 1983. Aleppo, Syria. pp. 351-366.
- Muehlbauer, F.J., W.J. Kaiser and Z. Kutlu. 1988. Collection of food legume germplasm in Turkey. Plant Genetic Resources Newsletter (in press).

- Muehlbauer, F.J., A.E. Slinkard and V.E. Wilson. 1980. Lentil. In: W.R. Fehr and H.H. Hadley (eds.), *Hybridization of Crop Plants*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin U.S.A. p. 417-426.
- Muehlbauer, F.J., R.J. Redden, A.M. Nassib, L.D. Robertson and J.B. Smithson. 1988. Population improvement in pulse crops: an assessment of methods and techniques. In: R.J. Summerfield (ed.), *World Crops: Cool Season Food Legumes*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 943-966.
- Murfet, I.C. 1977. The physiological genetics of flowering. In Sutcliffe, J.F. and Pate, J.S. (eds.), *The Physiology of the Garden Pea*, London: Academic Press, p. 385-430.
- Robertson, L.D. 1985. Genetic improvement of faba beans for increased yield and yield stability. In: M.C. Saxena and S. Varma (eds.). In: *Proceedings, Faba Beans, Kabuli Chickpeas and Lentils in the 1980's. An International Workshop 16-20 May, 1983*. ICARDA. Aleppo, Syria. p. 35-53.
- Saxena, M.C. and G.C. Hawtin. 1981. Morphology and growth patterns. In: C. Webb and G.C. Hawtin (eds.) *Lentils*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal. England. p. 39-52.
- Singh, K.B., M.V. Reddy and R.S. Malhotra. 1985. Breeding kabuli chickpea for high yield, stability and adaptation. In: M.C. Saxena and S. Varma (eds.). *Proceedings, Faba Beans, Kabuli Chickpeas and Lentils in the 1980's. An International Workshop 16-20 May, 1983*. ICARDA. Aleppo, Syria. p. 71-90.
- Solh, M. and W. Erskine. 1981. Genetic Resources. In: C. Webb and G.C. Hawtin (eds.) *Lentils*. Commonwealth Agricultural Bureaux. Farnham Royal. England. p. 53-67.
- Stuber, C., M. Goodman and R. Moll. 1982. Improvement of yield and ear number resulting from selection at allozyme loci in a maize population. *Crop Science* 22:737-740.
- Stuber, C., M. Edwards and J. Wendel. 1987. Molecular marker-facilitated investigations of quantitative trait loci in maize. II. Factors influencing yield and its component traits. *Crop Science* 27:639-648.

- van der Maesen, L.J.G., W.J. Kaiser, G.A. Marx and W. Worede. 1988. Genetic basis for pulse crop improvement: collection preservation and genetic variation in relation to needed traits. In: R.J. Summerfield (ed.), World Crops: Cool Season Food Legumes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 55-66.
- Weeden, N.F., R. Provvidenti and G.A. Marx. 1984. An isozyme marker for resistance to bean yellow mosaic virus in Pisum sativum. Journal of Heredity 75:411.412.
- Weeden, H.F., D. Zamir and Y. Tadmor. 1988. Application of isozyme analysis in pulse crops. In: R.J. Summerfield (ed.), World Crops: Cool Season Food Legumes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Cuadro 1. Accesiones de leguminosas alimenticias de estación fría en importantes colecciones de germoplasma. (Tomado de van der Maesen et al., 1988).

| Instituto y Localidad                                   | Especies conservadas |      |       |                   |
|---|----------------------|------|-------|-------------------|
|   | Cicer                | Lens | Pisum | Vicia sect. faba  |
| 1. Ege Agric.Res.Introd.Centre<br>Menemen, Turkey       |                      |      | 2000  |                   |
| 2. Ethiopian Genebank<br>Addis Ababa, Ethiopia          | 717                  | 413  | 1860  | 1298              |
| 3. Geneva Pisum Collection<br>Geneva, NY, USA           |                      |      | >5000 |                   |
| 4. Germplasm Laboratory<br>Bari, Italy                  |                      |      | 5000  | 2000 <sup>a</sup> |
| 5. ICARDA<br>Aleppo, Syria                              | 4500                 | 6000 |       | 5000              |
| 6. ICRISAT<br>Patancheru, India                         | 14400                |      |       |                   |
| 7. INIA<br>Mexico City, Mexico                          | 1600                 |      |       |                   |
| 8. John Innes Institute<br>Norwich, England             |                      |      | 2000  |                   |
| 9. NSPGR<br>New Delhi, India                            |                      |      | 1400  |                   |
| 10. Netherlands Genebank<br>Wageningen, The Netherlands |                      |      | 800   | 700               |
| 11. Nordic Genebank<br>Lund, Sweden                     |                      |      | 5000  |                   |
| 12. NSSL<br>Fort Collins, CO, USA                       | 2698                 | 702  | 2213  | 18                |
| 13. Pakistan Agr.Res.Council<br>Islamabad, Pakistan     | 626                  | 144  | 10    | 13                |
| 14. USDA NE Reg. Station<br>Geneva, NY, USA             |                      |      | 2800  |                   |
| 15. USDA NW Reg. Station<br>Pullman, WA, USA            | 3431                 | 1973 |       | 295               |
| 16. Vavilov Inst.Pl.Industry<br>Leningrad, USSR         | 1685                 | 2470 | 5550  | 2525 <sup>a</sup> |
| 17. ZG Kulturpfl.<br>Gatersleben, DDR                   | 40                   | 160  | 2000  | 1300              |

<sup>a</sup> También se incluyen otras secciones.

1608  
- 1 DIC 1994

PRODUCCION Y CONSUMO DE FRIJOL SECO EN EL AÑO 2000: PROYECCIONES,  
PENSAMIENTOS Y CREENCIAS CON ENFASIS EN AMERICA LATINA Y AFRICA

Willem<sup>G</sup> Janssen\*

Resumen

Se analizan las tendencias de producción de frijol en América Latina y Africa de 1966 a 1976 y de 1976 a 1986. En el primer período de producción el crecimiento en Africa fue satisfactorio, pero se basó principalmente en la ampliación de las zonas de cultivo. En el segundo período, el crecimiento de la producción en Africa se desaceleró considerablemente, con la excepción de la región meridional africana.

En América Latina el comportamiento del sector productor de frijol fue muy diferente. De 1966 a 1976 el crecimiento de la producción fue muy lento, posteriormente experimentó un rápido crecimiento, especialmente en México y América Central. El mejoramiento de la producción de frijol se debió más a la ampliación de zonas de cultivo que a los aumentos de producción.

En el año 2000 la producción de frijol en Africa tiene que ser un 72% mayor que los presentes niveles para satisfacer la demanda. En América Latina la producción tiene que aumentar en un 42%. Los aumentos de la producción de Africa deberán basarse en mayor grado que antes en el aumento de los rendimientos. Se necesita mejorar drásticamente el comportamiento del sector de frijol. En América Latina, se requieren menos aumentos de la producción y el comportamiento del sector productor de frijol es mejor. En consecuencia, la oportunidad para satisfacer la demanda futura parece ser

---

\* Economista, Programa de Frijol, CIAT, A.A. 6713, Cali, Colombia.

mayor en esta región.

La producción de frijol en América Latina estará cada vez más determinada por las fuerzas del mercado. Los agricultores se orientarán más hacia el mercado; comenzarán a depender en mayor grado de los insumos adquiridos; y cultivarán variedades de frijol que proporcionen más ingresos. La decisión de cultivar frijol se basará en la rentabilidad. El caso de los rendimientos de soya versus los rendimientos de frijol muestra que la marginalización del frijol depende mucho de su rentabilidad. Es necesario que el frijol sea más productivo para mantener su importancia en el sector agrícola.

Dentro de América Latina, el frijol seguirá siendo un cultivo alimentario importante para los consumidores pobres. Sin embargo, para que el frijol mantenga su importancia en la dieta urbana, deben dedicarse más esfuerzos a los factores de digestibilidad, comodidad, almacenamiento y necesidad de mercadeo. El frijol será cultivado probablemente por los pequeños agricultores, pero por razones diferentes a las históricas. En vez del consumo doméstico, las ventas serán el principal objetivo. Esto sugiere que se necesita dar mayor énfasis al potencial de rendimiento y a la calidad comercial.

En África, la seguridad alimentaria es el principal objetivo del aumento de la producción de frijol. Los datos sobre ingresos urbanos versus rurales sugieren que la seguridad alimentaria presentará mayores riesgos en las zonas rurales. Los agricultores africanos están menos integrados al mercado y las estrategias tradicionales de mejoramiento de la producción, que recalcan más la resistencia que la calidad comercial, serán apropiadas.

La evidencia sugiere que los aumentos en la producción de frijol se podrán obtener más fácilmente en América Latina que en África. Los retos

futuros son muy grandes, especialmente en Africa, pero se deben enfrentar con confianza y entusiasmo.

### Reconocimientos

A Douglas Pachico, por facilitar el acceso a sus datos sobre frijol en Africa y América Latina y a Jairo Castaño por su apoyo en el procesamiento de datos.

### Introducción

Las investigaciones dedicadas a los problemas de hoy son a menudo una actividad de dudoso valor. Cuando se hayan encontrado soluciones apropiadas, pueden haber ocurrido cambios drásticos, lo que reduce la relevancia de las soluciones propuestas. Las investigación se deben basar en una correcta evaluación de la producción y el consumo futuros. El programa de investigación de hoy es una función de las circunstancias esperadas del futuro.

Naturalmente una comprensión profunda de las circunstancias actuales es vital para predecir en forma exacta la producción y el consumo. En efecto, la única manera de hacer predicciones razonables es comprender los eventos históricos, proyectándolos y modificándolos hacia el futuro. Debe quedar claro, sin embargo, que el valor de comprender el presente y el pasado reside en el futuro.

Este documento tratará de contribuir con alguna información y con algunas teorías a nuestra comprensión de la producción y el consumo de frijol en el año 2000. La mayor parte de la información proviene del análisis de las tendencias y del análisis de sección transversal de la producción y el consumo de frijol. La teorización involucra un juicio sobre la relevancia de las tendencias pasadas para las proyecciones futuras. Se necesita información y teorización para obtener una visión del

cultivo de frijol en el año 2000 que sea más que un análisis mecánico o una mera opinión.

La perspectiva del año 2000 es más urgente de lo que nos podamos imaginar muchos de nosotros. Por ejemplo, el desarrollo de una variedad mejorada, toma alrededor de seis años y medio, no como promedio sino como mínimo (J. Kornegay, 1988). La extensión y difusión exitosa de una variedad mejorada toma otros tres o cuatro años. Esto significa que los cruzamientos de las variedades que esperamos ver cultivadas con éxito en el año 2000, se deben hacer antes de 1991.

Este trabajo primero analizará la producción histórica y las tendencias de consumo en Africa y América Latina y derivará proyecciones por el año 2000. Después, se describirán algunos de los principales retos que enfrentará el sector de frijol en Africa y América Latina. Se tratarán los temas recientemente surgidos sobre producción y consumo de frijol, analizando principalmente los eventos de América Latina. Finalmente, se extraerán algunas conclusiones sobre el futuro del frijol.

### Tendencias Históricas en la Producción de Frijol

La zona sembrada con frijol creció muy rápidamente en la mayor parte de Africa al finalizar la década de los 60 y comenzar la de los 70. Después la tasa de ampliación de zonas se redujo considerablemente a niveles de aproximadamente 1.8% por año. En ambos periodos la ampliación de áreas fue el principal componente de los aumentos en la producción de frijol. La reducción de la tasa de ampliación de áreas durante el segundo periodo señala la escasez de tierra que enfrentan las regiones productoras de frijol en Africa (Cuadro 1).

En América Latina las tendencias son más complejas. Brasil mantuvo una ampliación anual de las áreas de cultivo mayor al 2% durante gran parte de los últimos 25 años. En los países andinos la zona sembrada con frijol

disminuyó en el periodo de 1976 a 1986. México y América Central son casos donde se aceleró el crecimiento de áreas en la segunda parte del periodo. De 1976 a 1986, las limitaciones de tierra no fueron tan apremiantes en América Latina como en Africa (Cuadro 1).

Los rendimientos de frijol en Africa aumentaron en el primer periodo, a una tasa considerable en los Grandes Lagos y a una tasa más modesta en el sur de Africa. En el oriente de Africa el aumento del rendimiento fue negativo. A principios de la década de los 70 y comienzos de los 80 sólo el sur de Africa fue capaz de mantener una tasa de crecimiento razonable en los rendimientos. En los Grandes Lagos los aumentos de rendimiento fueron más modestos que antes, en el oriente de Africa los rendimientos continuaron disminuyendo (Cuadro 2).

En Brasil, los rendimientos descendieron durante ambos periodos, rápidamente al comienzo y más lentamente a finales de la década de los 70 y a principios de los 80. En la region andina y México los aumentos de rendimiento se nivelaron durante los veinte años de estudio. Sólo en América Central los niveles de rendimiento descendientes se convirtieron en niveles de rendimiento ascendentes (Cuadro 2).

El crecimiento de la producción es aproximadamente la suma del crecimiento del área y de los rendimientos. El crecimiento de la producción se niveló en el oriente de Africa y en los Grandes Lagos africanos. En el sur de Africa la producción de frijol creció a una tasa constante de 2.6% por año (Cuadro 3).

En Brasil una tendencia a la disminución de la producción se convirtió en una tendencia al aumento. En México tuvo lugar una conversión similar pero aún más marcada. También América Central pudo aumentar la dinámica de su producción de frijol. Sólo en la región andina se redujo el crecimiento de la producción.

La producción de frijol fue más dinámica en Africa que en América Latina a finales de los 60 y principios de los 70. La ampliación de las zonas de cultivo fue la principal razón. En los años 1976 a 1986, la ampliación de zonas de cultivo en Africa disminuyó, en tanto que los rendimientos no aumentaban más rápidamente que antes. Al contrario de Africa, en América Latina la ampliación de zonas de cultivo fue muy lenta en los 60 y los 70 pero alcanzó un mayor impulso hacia la década de los 80. Esta fue la principal razón para el dinámico crecimiento de la producción en el segundo período de diez años. Los rendimientos, en América Latina, no mostraron un aumento consistente.

¿El crecimiento en la producción de frijol, como ocurrió durante la última década, será suficiente para mantener los niveles de consumo? Para evaluar esto, se presenta el crecimiento demográfico esperado desde 1985 hasta 2000 en el Cuadro 3. Estos datos indican que la producción de frijol creció rápidamente sólo en México y en América Central, lo suficiente para satisfacer el crecimiento demográfico. En todas las otras regiones el consumo de frijol tendrá que disminuir, o será necesario importar este producto, si continúan las actuales tendencias.

Esta conclusión concuerda con lo que se ha observado en los últimos 20 años. Los niveles aparentes de consumo de leguminosas (incluyendo otras especies, que para las regiones en cuestión son de importancia secundaria) descendieron de 13.1 a 12.2 kg per capita por año en Africa y de 16.2 a 13.2 en América Latina. La producción se ha quedado a la zaga del crecimiento demográfico, y, en consecuencia, el consumo per capita ha estado disminuyendo.

#### Proyecciones de las tendencias de consumo de frijol

Con base en las elasticidades disponibles de ingreso y en el ingreso y el crecimiento demográfico, se ha estimado la demanda de frijol para el año 2000. Los resultados de estas proyecciones para Africa se presentan en el

Cuadro 4. Debido al alto crecimiento de la población, la proyección de la demanda de frijol muestra que ésta aumentará muy rápidamente. Para cada región, la producción de frijol tiene que aumentar alrededor de 70% en los próximos quince años, para satisfacer la demanda. Esto será un gran desafío, especialmente para la región de los Grandes Lagos donde el crecimiento de la producción fue muy bajo en el período entre 1976 y 1986.

En el Cuadro 5 se presentan las mismas cifras para América Latina. En América Latina el crecimiento del consumo será considerablemente más lento que en Africa, principalmente por el menor crecimiento demográfico. En consecuencia el crecimiento de la producción para satisfacer la demanda es más modesto. La producción tiene que aumentar en un 42% si los países exportadores de frijol (Argentina y Chile) se excluyen del análisis. Si éstos se incluyen, la producción sólo tiene que aumentar en un 32%. Los mayores déficits corresponden a México y América Central. Sin embargo, éstas fueron las únicas dos regiones que mantuvieron tasas de crecimiento de la producción mayores que el crecimiento demográfico en la última década, en parte para eliminar las importaciones de frijol. Sus déficits proyectados son más altos, pero siguen siendo las regiones con mayor potencial para realmente satisfacer la futura demanda de frijol.

El reto de producción que enfrenta Africa es enorme y necesitará una especial atención por parte de los científicos, de los especialistas en desarrollo y de los gobiernos nacionales. Dentro del escenario actual y excluyendo medidas totalitarias que desvíen el frijol desde el consumo doméstico hacia la exportación, la posibilidad de exportar frijol parece extremadamente remota. Para América Latina, el escenario es algo mejor.

#### Consideraciones estratégicas para el desarrollo de la producción de frijol en América Latina y Africa

La producción de frijol tiene que ser consistente con el sector agrícola y la economía nacional en la cual tiene lugar. Como puede verse

en el Cuadro 6, América Latina y Africa están en estados muy diferentes de desarrollo.

En primer lugar, el ingreso promedio en América Latina es cerca de tres veces el ingreso promedio de Africa. En América Latina, la mayoría de las personas viven actualmente en un ambiente urbano y hallan empleos no relacionados con la agricultura. En Africa la mayoría de las personas todavía viven en el campo y dependen de la agricultura para vivir. Las diferencias de ingreso entre el sector agrícola y el resto de la economía son grandes en ambos continentes. Sin embargo, el hecho de que los ingresos no-agrícolas en Africa sean casi seis veces los ingresos agrícolas, indica que en Africa la mayor parte de la pobreza todavía se concentra en el campo. Al mismo tiempo, la disponibilidad promedio de proteína y calorías es más preocupantes en Africa que en América Latina.

En América Latina el mercado se convertirá en el foco de desarrollo de la producción de frijol. La mayor parte del frijol para consumo será adquirida. De manera similar, los agricultores estarán más orientados hacia el ingreso y tratarán de maximizar sus ingresos por día de trabajo. Si no son capaces de lograr un ingreso razonable en el campo, probablemente emigrarán. La futura producción de frijol en América Latina tendrá que prestar cada vez mayor atención a las solicitudes de mercado (calidad!) y al deseo de los agricultores de aumentar la productividad de la mano de obra tecnificando su producción. Para resumir, se debe realizar un gran esfuerzo para hacer del frijol un cultivo más atractivo para productores y consumidores.

En Africa, la seguridad alimentaria es el tema principal (Mellor, Delgado y Blackie, 1987). La seguridad alimentaria debe estar centrada en las zonas rurales, donde se encuentra actualmente la mayoría de la población pobre. La posibilidad de ampliar la zona de producción es limitada y se debe centrar la atención en la productividad de la tierra. El escaso potencial para ampliar las áreas de cultivo sugiere también que

los problemas de sostenibilidad agrícola serán muy importantes en esta región.

Con respecto a Africa, se deben hacer otras dos sugerencias. Africa depende considerablemente de la agricultura para obtener divisas. Por lo tanto la producción de frijol tiene que integrarse con cultivos comerciales o cultivos de exportación. Por último, parece que el frijol tiene un buen potencial de consumo en ciertas regiones, donde no se consume tradicionalmente (por ejemplo la Provincia Central de Zambia). Si se pueden encontrar zonas de producción factibles, se podría estimular el consumo de frijol en dichas zonas no-tradicionales.

#### Consumo Futuro de Frijol: Otros Temas

Como se dijo anteriormente, la importancia de los mercados es un tema importante con respecto al consumo de frijol. El Cuadro 7 muestra lo que implica la urbanización con respecto a los mercados. Aunque los consumidores urbanos dependen menos del frijol que los consumidores rurales, las compras de frijol son considerablemente mayores en las zonas urbanas. Esto no es cierto sólo en un sentido relativo (% de frijol adquirido) sino también en un sentido absoluto (gramos de frijol adquirido). Como consecuencia de esto, las características de calidad del frijol que son apreciadas en el mercado aumentarán en importancia con relación a las características agronómicas. En forma similar, el almacenamiento y el mercadeo se tomarán tan criticos para los niveles de consumo como los costos de producción.

En el futuro, el frijol seguirá siendo un producto alimenticio muy importante para muchos consumidores pobres. Estos son muy numerosos, también en América Latina. En Brasil, el sesenta por ciento más pobre de la población tiene un ingreso anual de unos US\$448. En México el 40% más pobre tiene que vivir con US\$515/año. En Perú, el 60% más pobre de la población sobrevive con US\$286 per capita por año. Para comparación, el

ingreso per capita promedio del mundo en desarrollo es US\$610 por año. Los efectos del nivel de ingresos en el consumo de frijol no son grandes. Normalmente, al aumentar los ingresos, el consumo de frijol sube en los estratos de ingreso inferior, se estabiliza en los estratos de ingreso intermedio y desciende en los estratos más adinerados. (datos internos, Economía de Frijol, CIAT). Naturalmente, las elasticidades de ingreso varían según el tipo de frijol. En Colombia, los tipos preferidos de granos grandes tienen elasticidades de ingreso positivas y los tipos de granos pequeños (menos preferidos) tienen elasticidades de ingreso negativas (Pachico, Londoño y Duque, 1983). En promedio, las elasticidades de ingreso en América Latina están muy próximas a cero. Como los ingresos promedio en Africa son inferiores, las elasticidades de ingreso son positivas en ese continente (alrededor de 0.2).

Sin embargo, en países como Brasil, el consumo de frijol ha descendido significativamente durante los últimos quince años (Cuadro 8). La evidencia sugiere que esto se debe parcialmente a los aumentos de precio y a la urbanización. Durante el periodo de 1971 a 1981, el 44% de este descenso en el consumo podría ser explicado por el precio y el 16% por la urbanización. El otro 40% se debe atribuir a otras razones, entre las cuales se pueden sugerir las siguientes: 1) Aunque el frijol en Brasil así como en el resto de América Latina no tiene sustitutos claros (como lentejas, garbanzos), los precios de algunos sustitutos parciales disminuyeron muy rápidamente. Este es el caso, por ejemplo de las aves de corral (cambio tecnológico) y del trigo (políticas). 2) Los consumidores urbanos tienden a preferir productos alimenticios que sean fáciles de digerir como las hortalizas, las proteínas de origen animal o el arroz. La digestibilidad del frijol es bastante baja, un factor que va contra su potencial de consumo en las zonas urbanas. 3) Las personas tienden a pasar más tiempo lejos del hogar, especialmente si las amas de casa trabajan, y prefieren, por lo tanto, alimentos que puedan prepararse rápidamente. El frijol tiene una cocción prolongada y no cumple estos requerimientos. 4) El mercadeo de alimentos ha cambiado drásticamente. Ahora están

disponibles productos que antes no se podían obtener, gracias a las mejores infraestructuras viales y a la mayor capacidad de transporte. La preservación de alimentos ha mejorado rápidamente, especialmente en lo que se refiere a la carne y a los productos lácteos. Antes, el frijol estaba entre los productos que se podían comercializar más fácilmente en el medio urbano, ahora esa ventaja ha sido socavada por el desarrollo del mercadeo de otros productos. Considerando que el frijol es apreciado por muchos nutricionistas por sus cualidades saludables, es claro que los estudios para mejorar la factibilidad del frijol en la dieta urbana podría pagar grandes dividendos.

#### Producción de frijol: temas futuros

El frijol es un cultivo destacado en las pequeñas fincas, como se puede apreciar en el Cuadro 9. Es uno de los cultivos más importantes para los pequeños agricultores y, lo que es más, los pequeños agricultores son sus productores más importantes. ¿En el futuro el frijol será cultivado por los pequeños agricultores? La evidencia disponible sugiere que éste será el caso, pero también sugiere que los métodos de producción pueden cambiar rápidamente.

Que el frijol sea cultivado por los pequeños o por los grandes agricultores depende en un alto grado de los costos de producción. El Cuadro 10 muestra los costos de producción de tres sistemas en Costa Rica. El sistema "tapado" es un sistema tradicional de bajos insumos, practicado por pequeños agricultores sin limitaciones importantes de tierra o con tierra montañosa. El sistema de "espeque" es un sistema de producción con una preparación de tierras más intensiva y más cuidado del cultivo. El sistema "semi-mecanizado" sólo es practicado por grandes agricultores y depende de la preparación mecanizada de la tierra.

Con base en el costo total el sistema semi-mecanizado es más eficiente. Sin embargo, los costos de maquinaria e insumos (costos de

dinero en efectivo) de este sistema de producción son altos. Si no se consideran los costos de la tierra (los agricultores a menudo no valoran el costo de la tierra porque es propia), el sistema "semi-mecanizado" ya se torna menos atractivo. Si además se reducen los costos de mano de obra (nuevamente, los agricultores a menudo no toman en cuenta su propia mano de obra) el sistema semi-mecanizado es el menos atractivo. Parece que en una situación de competencia (por ejemplo, a causa de precios bajos) los sistemas de "espeque" y "tapado" son menos vulnerables. La conclusión es que la flexibilidad del pequeño agricultor será un instrumento importante para competir con los grandes agricultores.

La evidencia de Brasil apoya la tesis de que los pequeños agricultores continuarán produciendo la mayor parte del frijol (IBGE, diversos años). La producción de frijol en los estados de Paraná y Rio Grande do Sul disminuyó de 1976 a 1986. En zonas con muchos productores pequeños como el nordeste y el estado de Santa Catarina la producción aumentó rápidamente.

El pequeño productor del futuro no será similar al pequeño productor del pasado. Los agricultores pequeños, cuando se integran al mercado, tienden a descubrir rápidamente el potencial de los insumos como un mecanismo para mejorar la tierra (Pachico, 1984). Por ejemplo, en el límite costero de Perú, todos los cultivadores de frijol usan métodos de control químico, 72% usan crédito, y 46% adquieren semilla. Si el uso de insumos se puede mantener dentro de límites razonables, ésto puede reducir la demanda de variedades de frijol con resistencia a las enfermedades e insectos. Al mismo tiempo, aumentaría la demanda de estrategias de control integrado.

El agricultor pequeño orientado hacia el mercado juzgará el frijol por su potencial para producir ingresos. En la mayoría de los casos el frijol no es el único cultivo de un agricultor. La función del frijol en el sistema agrícola dependerá firmemente de su rentabilidad relativa con respecto a otros cultivos. Si mediante el mejoramiento de la

productividad, aumenta la rentabilidad del frijol, esto se reflejará rápidamente en un incremento del área sembrada, como se ha visto en Guatemala y Costa Rica.

Si el frijol no compete, será empujado fuera de los sistemas de producción. Hay claras evidencias con respecto a esto en Brasil, donde durante la década de los 70, la soya empujó al frijol hacia zonas las productoras marginales. La Figura 1 muestra la razón de rendimiento soya/frijol para EE.UU. y Brasil. Desde 1971, cuando despegó la producción de soya, los rendimientos de frijol han sido menos del cincuenta por ciento de los rendimientos de soya. Aunque se considera que los rendimientos de frijol en el sur de Brasil son un 40% superiores a los rendimientos promedio, la razón sigue siendo más de dos por 11 en 16 años y es mayor a la razón de los EE.UU., en todos los años.

Esta breve comparación de los rendimientos de la soya y del frijol sugeriría que el frijol se marginó a causa de sus bajos rendimientos. Dicha conclusión tiene consecuencias bastante fuertes para el proceso de investigación. Parece que es necesario un mayor énfasis en el rendimiento para mejorar el atractivo del cultivo.

### Conclusiones

Las tendencias de la producción de frijol durante los últimos veinte años han sido muy erráticas. Hasta 1976, la producción aumentó más rápidamente en Africa que en América Latina; después, la producción latinoamericana se recuperó, especialmente en México y América Central. Ni en América Latina ni en Africa la producción de frijol ha aumentado suficientemente rápido para mantener el consumo per capita a sus niveles históricos. Especialmente en Africa, esto es preocupante.

Si se proyectan los actuales niveles de consumo hacia el año 2000, mayores déficits entre la actual producción y la demanda futura se

desaceleran. En algunas regiones donde la producción de frijol se ha vuelto más dinámica, como México y América Central, la demanda se puede satisfacer. En otras regiones, especialmente en África, el reto de proveer suficiente frijol para el consumo interno es enorme. La idea de exportar es muy poco realista.

Aunque América Latina es el continente de mayor producción de frijol, el mayor crecimiento de la producción tendrá que ocurrir en África. Dados los bajos niveles de ingreso y la muy precaria disponibilidad de proteínas y calorías, es extremadamente importante que este crecimiento de producción se lleve a efecto.

El desarrollo de la producción de frijol tiene que cimentarse en premisas diferentes en África y América Latina. En América Latina, el mercado dominará el desarrollo de la producción de frijol y exigirá más al programa de investigación. En forma creciente, el frijol será vendido por los agricultores y comprado por los consumidores. Hasta cierto punto, este producto básico necesita ser restablecido en los mercados urbanos.

El frijol en América Latina seguirá siendo un cultivo de finca pequeña, pero el pequeño agricultor, sin embargo, estará más orientado hacia la venta. Si el frijol no proporciona un ingreso suficiente será reemplazado por otros cultivos. La productividad de la mano de obra en frijol debe ser un área de investigación importante. Además, el potencial de rendimiento y la precocidad serán características importantes.

Aunque el consumo de frijol no depende mucho del ingreso, puede tener que enfrentar una tendencia hacia los alimentos más digeribles y más convenientes. Al mismo tiempo, la tecnología de mercadeo de otros productos está mejorando rápidamente, por ejemplo, el almacenamiento frío para las carnes. Si los precios de otros productos disminuyen y el precio del frijol permanece constante, el frijol puede perder importancia en la dieta. En un ambiente urbano, el precio al consumidor no sólo depende de

la producción sino también de los costos de mercadeo. Las investigaciones para disminuir el costo de almacenamiento y el mercadeo urbano para mejorar la calidad al consumidor serán muy útiles.

En Africa, la seguridad alimentaria es el tema principal. El reto es aumentar la disponibilidad de alimentos per capita para una población que crece rápidamente en poca tierra. El foco principal no será la mano de obra sino la productividad de la tierra. Esto puede implicar, entre otros, un cambio del frijol arbustivo al frijol voluble. En el actual estado de desarrollo las consideraciones de mercadeo son menos importantes en Africa. Como los agricultores africanos están menos integrados al mercado y tiene poco acceso a los insumos, la resistencia genética y la capacidad de fijación de nitrógeno tienen mucho valor. Algunas exigencias adicionales para el programa africano de investigación provendrán de la inquietud por la sostenibilidad de los frágiles sistemas de producción en tierras altas.

¿Dónde se realizará la mayor parte del progreso? El sentido común indica que los agricultores que se integran bien al mercado constituyen mejores metas para el incremento de la producción que sus colegas a nivel de subsistencia. En América Latina, se han dedicado considerables esfuerzos de investigación al frijol en los últimos 15 años. En varios países los resultados de estos esfuerzos de investigación se están expresando ahora en las estadísticas de producción. Las tendencias de producción han mejorado en la última década y se ha desacelerado el crecimiento demográfico. La perspectiva para la producción de frijol en América Latina debe ser bastante optimista.

En Africa, el crecimiento de la producción se ha desacelerado, el crecimiento demográfico sigue siendo muy alto y los agricultores están menos integrados a la sociedad de mercado. El reto para Africa es definitivamente más grande y la oportunidad de satisfacer la futura demanda de frijol es menor. Sin embargo, el optimismo es parte de la naturaleza del científico. Teniendo en mente los resultados que se hacen evidentes en

América Latina, debemos orientar nuestros esfuerzos para lograr un progreso apropiado en África.

### Bibliografía

CIAT, Programa de Frijol. Datos internos, Cali, Colombia.

CIAT, Programa de Frijol 1987. Informe Anual, Cali, Colombia.

CFP, 1987. Internal data on price series. Brasilia, Brazil.

FAO, varios años. Production Yearbook, Rome Italy.

IBGE, 1978. Estudio Nacional da Despesa Familiar. Rio de Janeiro, Brazil.

IBGE, varios años. Anuario estadístico do Brazil, Rio de Janeiro, Brazil.

Kornegay, J. 1988. Comunicación personal, CIAT, Cali, Colombia.

Lopez Cordovez, L. 1982. Trends and recent changes in the Latin American food and agricultural situation. Cepal review, No. 16.

Mellor, J.W., C.L. Delgado and M.J. Blackie 1987: Accelerating food production in Sub Saharan Africa. John Hopkins University Press, Baltimore, U.S.A.

Pachico, D.H. 1984, Bean technology for small farmers, Biological, Economic and Policy issues. Agricultural Administration, vol 15, pp 71-86.

Pachico, D.H., N. de Londoño and M. Duque, 1983. Economic factors, food consumption patterns and nutrition in Cali. Seminar 4, 1983, CIAT, Cali, Colombia.

World Bank 1987. World development report 1987, Oxford University Press, New York, U.S.A.

Cuadro 1. Tasas de crecimiento en el área sembrada con frijol (% año)<sup>1</sup>.

|                         | 1966/75 | 1976/86 |
|-------------------------|---------|---------|
| Este de Africa          | 7.0     | 3.0     |
| Grandes Lagos Africanos | 3.3     | -0.3    |
| Sur de Africa           | 2.2     | 1.8     |
| Brasil                  | 2.0     | 2.5     |
| México                  | -3.0    | 3.3     |
| América Central         | 1.6     | 3.7     |
| Región Andina           | 0.6     | -0.6    |

Fuente: Datos revisados de FAO.

- <sup>1</sup> Las regiones productoras de frijol mencionadas incluyen los siguientes países:
- Este de Africa: Etiopía, Kenia, Somalia, Sudán, Uganda.
  - Grandes Lagos Africanos: Ruanda, Burundi, Zaire.
  - Sur de Africa: Tanzania, Zambia, Malawi, Botswana, Lesotho, Swazilandia, Angola, Mozambique, Zimbabwe, Madagascar.
  - América Central: Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá.
  - Región Andina: Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia.

Cuadro 2. Tasas de crecimiento en el rendimiento del frijol (% año)<sup>1</sup>.

|                         | 1966/75 | 1976/86 |
|-------------------------|---------|---------|
| Este de Africa          | -7.0    | -0.5    |
| Grandes Lagos Africanos | 2.6     | 0.7     |
| Sur de Africa           | 0.4     | 0.9     |
| Brasil                  | -3.1    | -1.0    |
| México                  | 2.3     | 0.5     |
| América Central         | -1.0    | 0.6     |
| Región Andina           | 1.8     | 1.0     |

Fuente: Datos revisados de FAO.

- <sup>1</sup> Ver nota 1, Cuadro 1.

Cuadro 3. Tasas de crecimiento en la producción de frijol (% año). Tasas esperadas de crecimiento demográfico 1985-2000<sup>1</sup>.

|                         | 1966/76 | 1976/86 | Tasa esperada de<br>crecimiento demográfico<br>1985-2000 |
|-------------------------|---------|---------|--|
| Este de Africa          | 6.3     | 2.5     | 3.2  |
| Grandes Lagos Africanos | 5.9     | 0.4     | 3.2  |
| Sur de Africa           | 2.5     | 2.7     | 3.3  |
| Brasil                  | -1.1    | 1.5     | 1.8  |
| México                  | -0.6    | 3.8     | 2.2  |
| América Central         | 0.6     | 4.3     | 2.5  |
| Región Andina           | 2.4     | 0.4     | 2.1  |

Fuente: Datos revisados de FAO.  
World Development Report, 1987.

<sup>1</sup> Ver nota 1, Cuadro 1.

Cuadro 4. Demanda de frijol en el año 2000 versus la oferta promedio en 1984/1986<sup>1</sup>.

|                             | Demanda esperada<br>en el año 2000<br>(000 ton) | Oferta promedio<br>1984/1986<br>(000 ton) | Déficit<br>(000 ton) | Déficit<br>(% de oferta de la)<br>producción |
|-----------------------------|---|---|----------------------|--|
| Grandes Lagos Africanos     | 968   | 593                                       | 375                  | 63   |
| Sur de Africa <sup>2</sup>  | 840   | 487                                       | 353                  | 72   |
| Este de Africa <sup>3</sup> | 1926  | 1090                                      | 1836                 | 77   |
| Otros                       | 312   | 192                                       | 130                  | 71   |
| Total                       | 4046  | 2352                                      | 1694                 | 72   |

Fuente: FAO-Production Statistics.  
Datos internos, Economía de Frijol.

<sup>1</sup> Ver nota 1, Cuadro 1.

<sup>2</sup> No están disponibles los datos para algunos países.

<sup>3</sup> Los datos sobre Kenia no están disponibles en FAO-Statistics; se supone que los eventos en Kenia siguen las mismas tendencias que el resto de la región.

Cuadro 5. Demanda de frijol en el año 2000 versus oferta promedio en 1984/1986<sup>1</sup>.

|                               | Demanda esperada<br>en el año 2000<br>(000 ton) | Oferta promedio<br>1984/1986<br>(000 ton) | Déficit<br>(000 ton) | Déficit<br>(% de oferta de la)<br>producción |
|-------------------------------|---|---|----------------------|--|
| Brasil                        | 3296  | 2465                                      | 831                  | 34   |
| México                        | 1535  | 989                                       | 546                  | 55   |
| Región Andina                 | 340   | 260                                       | 80                   | 31   |
| América Central               | 442   | 290                                       | 152                  | 52   |
| Otros                         | 338   | 454                                       | -126                 | -27  |
| Total                         | 5940  | 4459                                      | 1481                 | 33   |
| A.L. sin Chile y<br>Argentina | 5840  | 4125                                      | 1715                 | 42   |

Fuente: FAO-Production Yearbook.  
Datos internos, Economía de Frijol.

<sup>1</sup> Ver nota 1, Cuadro 1.

Cuadro 6. Parámetros socioeconómicos para América Latina y Africa

|   | América Latina | Africa |
|---|----------------|--------|
| Ingreso promedio, 1985<br>(US\$/capita años)          | 1660           | 550    |
| % Población rural 1985                                | 31             | 75     |
| <u>Ingreso no agrícola, 1980</u><br>Ingreso agrícola  | 3.2            | 5.9    |
| Disponibilidad de proteína 1985<br>(gramos/cap/día)   | 68             | 49     |
| Disponibilidad de calorías 1985<br>(calorías/cap/día) | 2712           | 2158   |

Fuente: World Development Report 1987.  
FAO Production Yearbook 1986.

Cuadro 7. Importancia del frijol y de las compras de frijol en la dieta de Brasil 1974-1975.

|                | Gramos de proteína<br>de frijol por día | % de proteína<br>consumida | % comprado | Gramos de proteína<br>de frijol comprada |
|----------------|---|----------------------------|------------|--|
| <u>Urbano:</u> |   |                            |            |  |
| Recife         | 8.7                                     | 14.1                       | 93         | 8.1                                      |
| Belo Horizonte | 9.5                                     | 16.6                       | 95         | 9.0                                      |
| Rio de Janeiro | 11.6                                    | 16.6                       | 97         | 11.3                                     |
| Sao Paulo      | 11.1                                    | 16.4                       | 95         | 10.5                                     |
| <u>Rural:</u>  |   |                            |            |  |
| North East     | 21.0                                    | 33.7                       | 32         | 6.7                                      |
| Minas Gerais   | 19.7                                    | 32.3                       | 33         | 6.5                                      |
| Sao Paulo      | 16.9                                    | 25.9                       | 68         | 11.5                                     |
| Sur            | 16.7                                    | 22.5                       | 31         | 5.2                                      |

Fuente: IBGE, ENDEF, 1977.

Cuadro 8. Reducción del consumo de frijol en Brasil en 1971-1981.

|                          | Urbano | Rural | Total |
|--------------------------|--------|-------|-------|
| Consumo 1971<br>(kg/cap) | 19.4   | 35.7  | 26.4  |
| % de población           | 56     | 44    |       |
| Consumo 1981<br>(kg/cap) | 14.1   | 26.0  | 17.9  |
| % de población           | 68     | 32    |       |
| <u>Efecto de:</u>        |        |       |       |
| Urbanización (kg)        |        |       | 1.36  |
| (%)                      |        |       | 16    |
| Aumentos de precio (kg)  | 2.33   | 4.26  | 3.74  |
| (%)                      | 44     | 44    | 44    |
| Otros factores (kg)      | 2.13   | 3.88  | 3.40  |
| (%)                      | 40     | 40    | 40    |

Fuente: CFP, Brasilia.  
 IBGE, Rio de Janeiro.  
 Pachico, et al., 1986.

Cuadro 9. Dimensiones de la agricultura empresarial y de pequeña finca en América Latina, a principios de 1980.

|                                 | Agricultura<br>empresarial<br>(%) | Agricultura<br>de finca pequeña<br>(%) |
|---------------------------------|-----------------------------------|--|
| Número de unidades económicas   | 22                                | 78                                     |
| Area cubierta                   | 82                                | 18                                     |
| Oferta de cultivos permanentes  | 59                                | 41                                     |
| Oferta de cultivos anuales, de: | 47                                | 53                                     |
| Maiz                            | 49                                | 51                                     |
| Papa                            | 39                                | 61                                     |
| Arroz                           | 69                                | 32                                     |
| Caña de azúcar                  | 79                                | 21                                     |
| Frijol                          | 23                                | 77                                     |

Fuente: Lopez Cordovez, 1982.

Cuadro 10. Costos de producción en Costa Rica con diferentes sistemas de producción, 1986/1987.

|  | "Tapado" | "Espeque" | "Semi-mecanizado" |
|--|----------|-----------|-------------------|
| Rendimiento (kg/ha)                          | 513      | 1039      | 1380              |
| Costos de producción (US\$/ha)               | 224.4    | 446.3     | 555.2             |
| Cost. prod./kg (US\$)                        | 0.44     | 0.43      | 0.40              |
| % costos maquinaria                          | —        | —         | 34                |
| % costos insumos                             | 10       | 33        | 28                |
| % costos tierra                              | 34       | 17        | 15                |
| % costos interés                             | 4        | 7         | 7                 |
| Cost. prod./kg<br>(costos tierra=0)          | 0.29     | 0.36      | 0.34              |
| Cost. prod./kg<br>(cost. tierra+mano obra=0) | 0.06     | 0.17      | 0.28              |

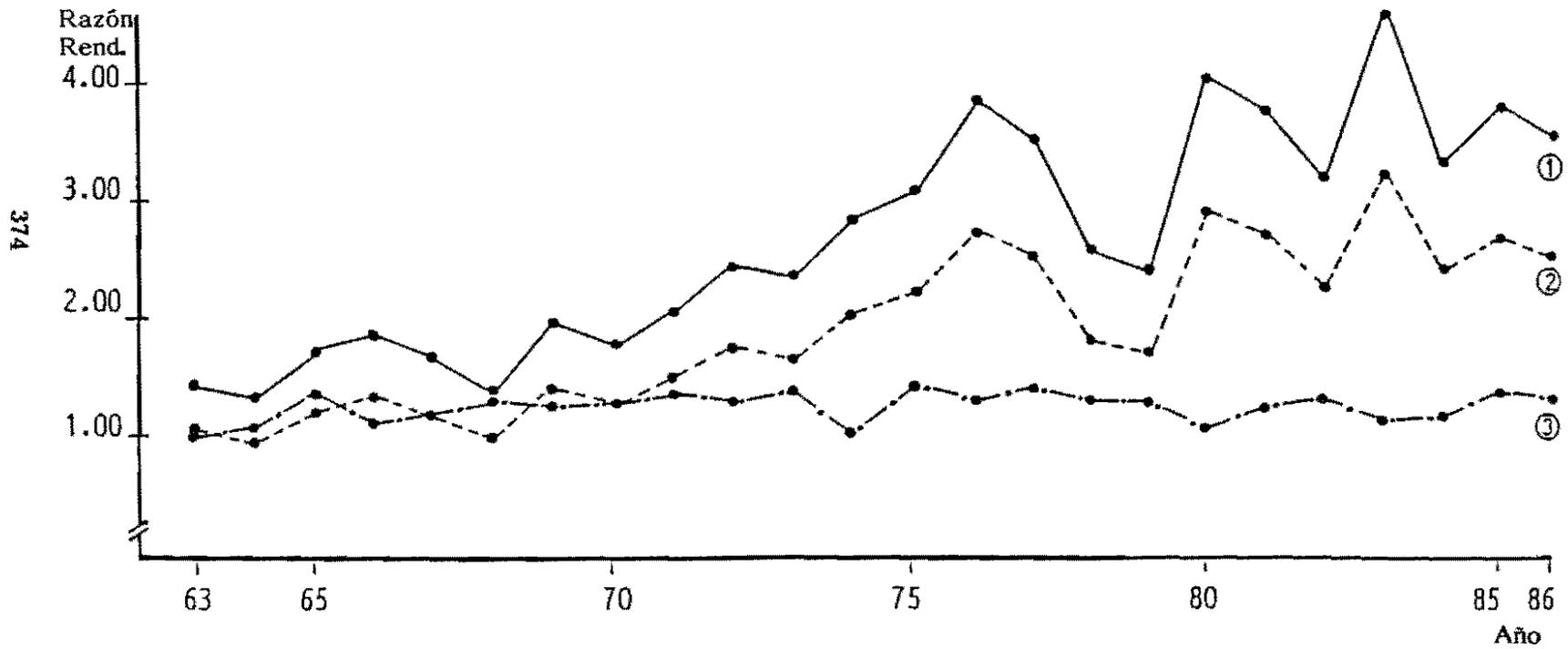
Fuente: CIAT, Programa de Frijol, Informe Anual 1987.

Figuras

Fig. 1. Razón de rendimiento soya versus frijol, 1963-1986, EE.UU. y Brasil.

Figura 1. Razón de rendimiento de soya versus fríjol, 1963-1986, EE.UU. y Brasil.

1. Rendimiento soya/fríjol, Brasil.
2. Rendimiento soya/fríjol x 1.4, Brasil.
3. Rendimiento soya/fríjol, EE.UU.



Fuente: FAO, Production Yearbooks, varios años.

FUTURO DE LOS PEQUEÑOS PRODUCTORES DE FRIJOL EN MEXICO Y SU  
RELACION CON LA AGRICULTURA COMERCIAL

Rogelio Lépiz\*

Resumen

☞ México en los últimos 20 años ha registrado una ligera reducción en la superficie cosechada de 2.1 a 1.8 millones de hectáreas y un incremento moderado en la producción de grano, de 0.91 a 0.99 millones de toneladas anuales; ésto ha sido posible debido al incremento en los rendimientos unitarios de 427 a 555 kg/ha.

Igualmente, las estadísticas evidencian un cambio en las áreas productoras de frijol. Ha habido un desplazamiento de la superficie de algunos estados del centro del país como Jalisco y Veracruz hacia la región norte localizada en el Altiplano Central, especialmente hacia los estados de Zacatecas, Durango y Chihuahua. En 1985 los estados mencionados cosecharon el 60% de la superficie nacional dedicada a frijol.

Lo anterior tiene relación con el tipo de productor; en el centro del país, los productores de frijol son típicamente agricultores pequeños. Más del 80% cultivan menos de 5 hectáreas de frijol, producen principalmente para autoconsumo, la principal fuerza laboral es familiar, utilizan sistemas de producción tradicionales, su producción y productividad son generalmente bajas e igualmente su ingreso, y realizan actividades económicas fuera de la unidad de producción. Por el contrario, los

---

\* Investigador del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales  
Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) de México, actualmente en CIAT, A.A. 6713,  
Cali, Colombia.

productores del norte del país incluyendo a Nayarit y Sinaloa, más del 70% presentan características de los llamados agricultores comerciales.

En relación al futuro de los pequeños productores de frijol en México, en los últimos 15 años se aprecia una reducción en el número y en el volumen de su producción; esto debido al desplazamiento de la superficie dedicada a frijol, del centro hacia el norte del país. Se estima que en algunos estados del centro ha habido una reducción de 203.000 pequeños productores, quienes han dejado de producir el 20% del total nacional. Esta situación ha sido motivada por el impulso a las siembras de maíz en esta región, por el uso de herbicidas y cosecha mecánica que no permiten la siembra de frijol asociado, a la escasez y carestía de la mano de obra y por el desplazamiento del frijol por otros cultivos de menor riesgo o de mayor retorno.

No obstante lo anterior, en otros estados del centro y sur del país, la situación no ha cambiado y más bien en un futuro cercano, puede esperarse un incremento en el número y participación de pequeños productores. Esto debido a la demanda creciente de agricultores sin tierra y a la política agraria que está impulsando el minifundio más allá de lo técnico y económicamente recomendable.

Por otra parte, desde el punto de vista socio-económico, el futuro de los pequeños productores no es muy promisorio. No obstante que en los últimos años ha aumentado el interés por este sector, los programas de investigación y desarrollo enfocados a mejorar sus ingresos a través de una mayor productividad, no son lo suficientemente amplios; hay problemas de financiamiento no solo para nuevos programas, sino para atender los que están en marcha; la tecnología generada en los campos experimentales está siendo muy poco utilizada por los pequeños productores; los servicios de extensión son limitados y se han burocratizado; los pequeños productores no tienen capital y muy pocas posibilidades de conseguirlo, especialmente

cuando son ejidatarios<sup>1</sup>.

Por lo anterior y sabiendo que este sector no va a desaparecer, sino por el contrario, que su participación puede ser cada vez más importante, se requiere intensificar los programas de investigación y desarrollo tendientes a lograr una mejoría en sus ingresos y bienestar social. Lograrlo no será nada sencillo y requerirá de un gran esfuerzo coordinado entre las diferentes partes que intervienen en la producción. En investigación deberán intensificarse los trabajos enfocados a este sector, considerar a las unidades de producción como un sistema, a nivel regional identificar los problemas reales de producción, causas y posibles soluciones, evaluar las tecnologías promisorias en campos y con la participación de los productores y al lanzar la recomendación de un componente tecnológico, deberán contemplarse todos los apoyos necesarios para que tenga éxito.

### Introducción

Como en la mayor parte de los países productores de frijol de América Latina, en México un gran porcentaje de los agricultores que se dedican al cultivo de esta leguminosa, son pequeños productores. Estos tipos de productores se localizan principalmente en el centro y sur del país, donde en los últimos 15 años se ha reducido considerablemente la superficie de frijol; la reducción ha sido mayor en los estados de Jalisco y Veracruz, donde en un período de 15 años la superficie se ha reducido en 395.000 hectáreas. Por el contrario en el norte de México donde predomina la agricultura comercial, las siembras de frijol se han incrementado notablemente, de 444.000 ha en 1970 a 1'100.00 ha en 1985; ésto significa

---

<sup>1</sup> Productores que cultivan tierras nacionales pero que no son de su propiedad.

un incremento de 148% y representa el 62% de la superficie nacional cosechada en 1985.

La ocurrencia de la situación anterior, que por ahora significa una reducción en la participación de los pequeños productores en la producción nacional de frijol, plantea interrogantes sobre las causas que han motivado el cambio, sobre el futuro del pequeño productor de frijol y en especial, sobre la atención que en un futuro cercano deben tener los programas de investigación y desarrollo.

Como es bien sabido, en los últimos años ha habido mucho interés por parte de las instituciones públicas y en menor escala de las privadas, se han establecido programas orientados a mejorar la producción de los pequeños productores que tradicionalmente venían siendo olvidados y sin que se pueda decir que en todos los casos ha habido éxito, algo se ha logrado.

La pregunta ahora es sobre la atención que deben recibir los pequeños productores de frijol, en relación a los agricultores comerciales. Si la tendencia es a desaparecer, vale la pena invertir recursos en este sector? Por lo contrario, si su número se mantiene o eventualmente se incrementa, qué se debe hacer y hasta dónde se debe llegar?

El presente documento intenta hacer una revisión de los tópicos anteriores a la débil luz de datos estadísticos poco abundantes y tomando en cuenta las experiencias y resultados de trabajos con pequeños productores en México y otros países del mundo.

#### Evolución de la Producción de Frijol en América Latina

De acuerdo con la información estadística (FAO, 1986), Brasil y México siguen siendo los dos países de América Latina que más producen frijol. En el trienio 1984-1986 Brasil cosechó más de 5 millones de hectáreas anuales (63.6% del total) y produjo 2.5 millones de toneladas (55.4%); México por

su parte y para el mismo periodo, cosechó un promedio de 1.8 millones de hectáreas (21.1%) y produjo 0.99 millones de toneladas anuales de grano (22.2% del total). Ambos países cosecharon el 84.7% y produjeron el 77.6% del total de América Latina (Cuadros 1 y 2).

Otro grupo de países que se distinguieron en la producción de frijol, fueron Argentina, Guatemala, Colombia y Chile, cuya superficie cosechada durante 1984-1986 sumó el 7.2% con una producción que llegó al 12.2% del total de América Latina. Estos países no obstante su reducida superficie dedicada al cultivo del frijol, hacen una buena aportación a la producción en la región por sus buenos rendimientos unitarios, que en promedio fueron de 888 kg/ha para el trienio 1984-1986 (Cuadro 3).

Por lo que respecta a la evolución de la producción en la región durante el periodo comprendido entre 1964 a 1986, puede apreciarse que de los seis países principales productores de frijol, Brasil, Argentina, Guatemala y Colombia, incrementaron significativamente la superficie cosechada y en consecuencia su producción. Los rendimientos unitarios en Brasil se redujeron considerablemente, de 657 a 511 kg/ha; en Argentina permanecieron sin cambios, alrededor de 1020 kg/ha y se incrementaron en forma importante en Guatemala y Colombia al pasar de 512 y 542 kg/ha a 670 y 769 kg/ha, respectivamente (Cuadros 1, 2 y 3).

Por lo que respecta a México durante el mismo periodo, hubo una ligera reducción en la superficie cosechada, de 2.1 a 1.8 millones de hectáreas y un aumento moderado en la producción, de 0.91 a 0.99 millones de toneladas. Esto fue posible debido al incremento de los rendimientos unitarios que en el trienio 1964-1966 fueron de 427 kg/ha y en 1984-1986, de 555 kg/ha en promedio (Cuadros 1, 2 y 3).

Chile ha mantenido cifras sin muchos cambios. La superficie ha variado entre 62.000 y 86.000 hectáreas cosechadas y la producción entre 87.000 y 95.000 toneladas anuales. Se aprecia un ligero descenso en los

rendimientos unitarios, de 1401 a 1104 en el mismo periodo de referencia. Otro de los países que ha registrado aumentos en su producción es El Salvador, especialmente por el incremento en la productividad, que ha ido de 556 a 769 kg/ha en el periodo señalado.

### Evolución de la Producción de Frijol en México

Al hacer un análisis histórico quinquenal de la producción de frijol en México a partir de 1925, se aprecian algunos cambios importantes (Figura 1 y Cuadro 4). Hasta el quinquenio 1935-39, hubo un decremento tanto en la superficie cosechada como en la producción obtenida y en consecuencia en el consumo por persona que llegó al nivel más bajo de 6 kg al año. Este abatimiento muy posiblemente se debió a la irregularidad e inseguridad en la tenencia de la tierra, debido a la revolución mexicana iniciada en 1910.

A partir de 1935-39 y hasta el quinquenio 1965-69, hubo un crecimiento dinámico y constante, etapa en que la superficie se incrementó a un ritmo anual del 10% y la producción creció en 22% por año. El mayor crecimiento de la producción fue debido al efecto combinado del aumento en la superficie y el incremento de los rendimientos unitarios que pasaron de 204 kg/ha a 467 kg/ha. El crecimiento tan dinámico y sostenido en esta etapa histórica, se explica por la estabilidad social que alcanzó el país, a la creación de instituciones de apoyo como bancos de crédito, instituciones de investigación y extensión y a la demanda del producto por el mayor ingreso de la población en general. Al final de este periodo, el consumo per capita llegó a su nivel más alto, de 18.5 kg de frijol por persona por año.

En la década de 1970 hubo una disminución considerable en la superficie cosechada y en la producción obtenida, no obstante que los rendimientos unitarios mantuvieron su ritmo de crecimiento ascendente. El abatimiento en la producción se explica por una parte por el desestímulo a las siembras de frijol debido al congelamiento de los precios del producto e inclusive a la reducción de los mismos en los años de 1976 y 1977, de 21

y 17% respectivamente en relación al precio de 1975. Por otra parte, la producción resultó afectada por siniestros climáticos especialmente en 1979, donde la sequía y heladas al final del ciclo, abatieron la producción en 307.000 toneladas en relación al año inmediatamente anterior (Lépiz, 1986).

En el quinquenio 1980-84 la producción recuperó su ascenso, pues la superficie cosechada es cercana a los dos millones de hectáreas, los rendimientos unitarios mayores a 600 kg/ha y la producción de grano de 1.2 millones de toneladas. No obstante ésto y debido a la demanda interna creciente de este producto base de la alimentación nacional, se ha estado importando alrededor de 50.000 toneladas anuales de frijol (Cuadro 4).

#### Dinámica de las Zonas Productoras de Frijol

Ha quedado asentado anteriormente que la producción de frijol al final de la década de 1960 alcanzó valores muy altos, que los años 70's registró un decremento y que en los años 80's se han recuperado los niveles de producción. Además de estas variaciones en la producción entre años, que se deben a efectos climáticos y a los precios de venta del producto principalmente, también ha habido cambios de producción en algunas de las regiones importantes del país que se dedican al cultivo de frijol.

El Cuadro 5 incluye la superficie cosechada de esta leguminosa por estados para los años de 1970, 1977 y 1985. A través de esta información, se puede apreciar que entre los estados principales productores de frijol en México, Chihuahua, Durango, Zacatecas y Tamaulipas, aumentaron significativamente la superficie cosechada, de 444.000 hectáreas en 1970 a 1'100.000 en 1985; lo que significa un incremento de 148% y representa el 62% de la superficie nacional cosechada en 1985.

El grupo de estados productores que mantuvieron más o menos constante la producción de frijol fueron: Sinaloa, Nayarit, Querétaro, Guanajuato,

Puebla, Oaxaca, Chiapas y Yucatán. De acuerdo con los datos del Cuadro 5, Sinaloa y Nayarit más bien redujeron su superficie cosechada en los años que se incluyen; sin embargo al observar su producción en la serie histórica completa, en realidad han mantenido una superficie más o menos constante.

El grupo de estados productores que redujeron significativamente la superficie dedicada a este cultivo fueron: Aguascalientes, Jalisco, Michoacán, Estado de México y Veracruz; en 1970 cosecharon 642.000 ha y en 1985 la cifra apenas llegó a 133.000 ha. Hubo una reducción muy importante en Jalisco (de 300.000) y también en Veracruz (de 95.000). Los cinco estados mencionados en 1970 cosecharon el 37% de la superficie nacional y en 1985 sólo el 7%.

Lo anterior evidencia un movimiento interno en las áreas productoras de frijol en los últimos 15 años. Se aprecia claramente un desplazamiento de la producción de frijol del centro del país hacia la región norte localizada en el Altiplano Central; es decir, hacia los estados de Zacatecas, Durango y Chihuahua, que más incrementaron la superficie dedicada a frijol en los años de referencia.

#### Tipos de Productores de Frijol

De igual forma como ocurre en la mayor parte de los países de América Latina, en México existe una mayor cantidad de pequeños productores de frijol. Aunque por ahora no se dispone de información estadística para apoyar la afirmación anterior, no cabe la menor duda para el autor de que en el país el número de los llamados pequeños productores, agricultores pequeños o de subsistencia, es mayor en relación al número de los agricultores comerciales, empresariales o capitalistas.

Lo que no es posible afirmar, es cuál de los dos tipos de agricultores aporta el mayor volumen de grano a la producción nacional. Esto

nuevamente por falta de estadísticas y también porque tampoco existe una definición clara de que es agricultor de subsistencia y cuáles productores quedarían en la categoría de agricultores comerciales.

Como ha sido comentado por otros autores, no existe un criterio único para definir al pequeño productor; intervienen aspectos relacionados con la tenencia, extensión y calidad de la tierra, aspectos sociales y económicos y también de orden climático. La interacción de todos ellos y la variación en la dominancia de uno de ellos de una región a otra, hace imposible una separación en blanco y negro.

Por lo anterior, generalmente se deja al arbitrio del lector la definición e identificación de los pequeños productores, señalándose sólo algunas de las características que les son comunes. En este documento tampoco se dará una definición, en cambio sí se anotarán algunas de las características que los identifican:

1. Poseen y/o cultivan una superficie generalmente no mayor de 5 ha.
2. Dedicán la mayor extensión a cultivos básicos alimenticios.
3. El objetivo central es producir alimento para la familia y después la venta de productos.
4. La principal fuerza laboral es familiar.
5. Trabajan generalmente a base de recursos propios (escasos), con la menor inversión de capital y a bajo riesgo.
6. Utilizan sistemas de producción complejos, de más de una especie en unicultivo, asociada, intercalada o en relevo.
7. El manejo agronómico de los cultivos es tradicional, de pocos insumos tecnológicos modernos.
8. La productividad y producción son muy bajas, e igualmente el ingreso.
9. Realizan actividades económicas fuera de la unidad de producción y sufren de migración de la fuerza de trabajo familiar a las grandes ciudades.
10. Tienen un bajo nivel de escolaridad y deficientes servicios de salud y

educacionales.

11. Están localizados generalmente en regiones apartadas, en terrenos de baja calidad y con problemas climáticos para la producción.

Por el contrario, los agricultores comerciales cultivan extensiones mayores a las 5 hectáreas, pueden dedicarse a granos básicos, a cultivos industriales o de exportación, el objetivo principal es producir para el mercado (negocio), utilizan maquinaria y fuerza laboral contratada, trabajan con crédito y alta inversión de capital, con sistemas de unicultivos y altos insumos tecnológicos, su productividad, producción e ingresos son altos, localizados cerca de las vías de comunicación y generalmente con terrenos fértiles, de clima favorable o a base de riego; igualmente, tienen acceso a los diferentes servicios sociales, como educación, medicina y recreo.

De acuerdo con la información estadística del Cuadro 5, en los años de 1979 a 1985 en México han ocurrido cambios importantes en las áreas productoras de frijol. Se aprecia un desplazamiento en la producción de esta leguminosa de los estados del centro del país (Jalisco, Edo. de México, Veracruz), hacia los estados del norte del altiplano semiárido. Zacatecas, Durango y Chihuahua en 1985, cosecharon más de un millón de hectáreas, que en total representan el 60% de la superficie nacional.

Lo anterior tiene relación con el tipo de productor de frijol. En el centro y sur del país, los productores de esta leguminosa son típicamente agricultores pequeños. Sin ninguna duda, más del 80% cultivan menos de 5 hectáreas, producen primeramente para autoconsumo, la principal fuerza laborar es familiar, utilizan sistemas de producción tradicionales, su producción y productividad son generalmente bajas y realizan actividades económicas fuera de la unidad de producción (Cuadro 6).

Por lo que concierne a los productores de frijol del norte del país, incluyendo también a los estados costeros como Nayarit, Sinaloa y

Tamaulipas, más del 70% están del lado de los agricultores comerciales aunque no siempre llenando todos los requisitos del caso. En los Cuadros 7 y 8 se muestra la variación en la superficie que los productores de Los Llanos de Durango y Sombrerete, Zac., dedican a la siembra de frijol. En Durango por ejemplo, el 72% cultiva más de 5 hectáreas y en el área de Sombrerete, Zac. lo hace el 92%. Como es obvio, el propósito fundamental de estas siembras es para el mercado nacional, utilizan maquinaria principalmente para las labores de preparación del suelo, siembra y cosecha, tienen la necesidad de contratar mano de obra extrafamiliar para labores como deshieras y hacen inversiones de capital propio o proveniente de crédito bancario para la compra de agroquímicos, preparación del suelo y cosecha. No obstante lo anterior y en especial los productores del altiplano semiárido, tienen algunas características que se señalan como propias de los pequeños productores; es decir, no siempre utilizan altos insumos tecnológicos, siembran variedades criollas, las condiciones climáticas son adversas [escasa (450 mm anuales) e irregular (periodos de 10 a 20 días sin lluvia) precipitación] y la productividad y producción en consecuencia, son bajas (473 kg/ha en 1985).

#### Futuro de los Productores Pequeños de Frijol

En este escrito se han estado utilizando como equivalentes los conceptos de agricultores pequeños, productores pequeños, agricultores de subsistencia y productores de autoconsumo. Sin embargo, se ha preferido los nombres de productores pequeños o agricultores pequeños. Al hablar de agricultores de subsistencia, la combinación de palabras implica una fuerte inclinación de referencia hacia los pequeños productores que viven en condiciones muy críticas, a nivel de sobrevivencia; igualmente sucede con el concepto agricultor o productor de autoconsumo, donde nos estaríamos refiriendo estrictamente a los que producen sólo para el consumo familiar.

Por otra parte y aunque no se dispone de información estadística, es opinión del autor que para el caso de México y de América Latina en

general, el porcentaje de productores de frijol en condiciones reales de subsistencia o que producen exclusivamente para satisfacer sus propias necesidades de consumo, es muy reducido. Por tal razón, se han preferido los conceptos de productores o agricultores pequeños, donde por supuesto quedan incluidos todos aquellos a nivel de subsistencia y de autoconsumo.

Al hablar del futuro de los pequeños productores de frijol en México en relación al número y a su participación en la producción nacional de esta leguminosa y de acuerdo con los datos estadísticos del Cuadro 5 ya comentados, se puede afirmar que hay una clara tendencia a la reducción.

Lo anterior obedece al desplazamiento ocurrido en la superficie de frijol del centro hacia el norte del país, como ya ha quedado asentado. Al hacer una estimación en la reducción del número de pequeños productores en los estados en donde en los últimos 15 años se ha registrado un decremento en la superficie cosechada de 509.000 ha y considerando una superficie promedio de 2.5 ha para cada productor, la reducción ha sido de 203.600 pequeños productores. Por otra parte al hacer la estimación de la reducción de la producción y considerando un promedio de rendimiento de 500 kg/ha, se han dejado de producir en el área señalada 254.800 ton de grano; este volumen representa alrededor del 20% de la producción nacional actual. A las estimaciones precedentes habría que descontar la superficie de frijol que al trasladarse a los estados del norte, está siendo cultivada también por pequeños productores; no hay datos para intentar una estimación de esta superficie.

Algunas de las posibles causas que han motivado la reducción en la superficie cosechada y en el número de productores de frijol en el eje central del país de Jalisco a Veracruz, podrían ser las siguientes, no necesariamente en orden de importancia.

1. La política del gobierno de apoyar la producción de maíz en los estados de Jalisco, México y Veracruz, con condiciones favorables para

este cultivo.

2. El uso de tecnologías en el cultivo del maíz como el uso de herbicidas y la cosecha mecánica, que han restringido la siembra de frijol asociado.
3. La escasez y carestía de la mano de obra en el campo por el empleo de ésta en los centros industriales que se han incrementado en Aguascalientes, Jalisco, México y Veracruz.
4. El incremento en el tiempo dedicado a actividades extrafinca por la cercanía a las grandes ciudades y centros fabriles, que han elevado su capacidad de compra y le han permitido conseguir el frijol en el mercado.
5. El desplazamiento del frijol por otros cultivos de menor riesgo de producción como el sorgo y el mismo maíz o la siembra de otros de mayor retorno como las hortalizas.
6. En algunos casos la ocurrencia de daño severo por enfermedades como mosaico dorado en el norte de Veracruz y enfermedades fungosas en Jalisco o ataque severo de plagas (*Epilachna* y *Apión*) en Michoacán, que hacen poco rentable la siembra de frijol.

No obstante la tendencia de reducción en el número de productores y de la producción en algunos estados del centro del país y haciendo un análisis histórico y social, se puede afirmar que esta forma de producción no va a desaparecer. Las mismas estadísticas muestran que en algunos estados como Yucatán, Chiapas, Oaxaca y Puebla, típicamente de pequeños productores, no han ocurrido cambios en el sentido que aquí se discute.

Por el contrario y no obstante que la tasa de crecimiento de la población se ha reducido, que hay una migración constante del campo a las

ciudades y que en porcentaje la población agrícola ha disminuido, el número de demandantes de tierra en el campo, sigue creciendo. Debido a esta demanda creciente de tierra, a lo muy limitado de tierras nuevas y a las leyes de reforma agraria que siguen impulsando el minifundio más allá de los límites recomendados por la productividad económica, se está incrementando el número de los pequeños agricultores.

Por otra parte y desde el punto de vista social, económico y tecnológico, el futuro de los productores agrícolas pequeños en general, no es muy promisorio. De igual manera como ha ocurrido en otros países en desarrollo, sólo en los últimos años los gobiernos, a través de las instituciones públicas de enseñanza, investigación, extensión y crédito, están haciendo esfuerzos serios por incorporar este sector al desarrollo. Sin embargo, debido a los problemas económicos ocurridos en México durante los últimos años de la década de los 80's, hay problemas de financiamiento no sólo para incrementar, sino para mantener los programas de investigación y desarrollo en marcha. Hasta ahora la tecnología agrícola desarrollada en los campos experimentales y laboratorios de investigación está siendo muy poco utilizada por los pequeños productores. Los servicios de extensión son insuficientes, con personal de poca experiencia y motivación y con una estructura burocrática. Los pequeños productores no tienen capital para invertir en insumos y muy pocas posibilidades de conseguirlo; ésto se agrava aún más con los ejidatarios<sup>1</sup>, quienes para ser sujetos de crédito, tienen que organizarse en sociedades de crédito. Muchos de estos productores están localizados en sitios aislados, donde no se consiguen insumos y hay problemas de mercado para sus productos; otros están cultivando tierras marginales, con fuertes problemas de suelo o de origen climático. En general su productividad es baja y en consecuencia sus ingresos están muy por abajo de los que se perciben en las ciudades (2/3 abajo en 1970). Finalmente los servicios de comunicación, de educación y de salud, no se mejoran al ritmo deseado para lograr su incorporación al desarrollo nacional.

## Programas de Investigación y Desarrollo

No obstante el futuro poco promisorio de los agricultores pequeños y en consecuencia de los que se dedican a la producción de frijol en baja escala en México, actualmente existe la convicción de reducir la polaridad entre los pequeños productores y los agricultores comerciales o las grandes diferencias en el ingreso y los servicios entre la población rural y la de los centros urbanos e industriales.

Por ahora no se sabe hasta donde se podrá llegar o que mejoras se podrán alcanzar. Lo cierto y urgente, es que mucho se puede hacer. Es necesario aceptar la hipótesis (o en su caso rechazar) que el pequeño productor es racional, que su falta de educación no significa ausencia de inteligencia, que como todo ser humano aspira a un mejoramiento material y social y que en consecuencia es capaz de asimilar e incorporar a su sistema de producción innovaciones tecnológicas.

Definitivamente como lo han apuntado muchos investigadores, el camino no es nada sencillo; lograr una mejoría en los ingresos y en su bienestar social, requerirá de un gran esfuerzo coordinado entre los diferentes componentes que intervienen en la producción.

En relación a la investigación, actualmente existe una seria preocupación de los investigadores y directivos del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en México, de que se haga mayor uso por los productores de la tecnología que se ha desarrollado para las diferentes especies. Con este propósito está auxiliando a la Productora Nacional de Semillas (PRONASE) a producir la semilla básica, está llevando parcelas de validación- difusión de los componentes tecnológicos promisorios en terrenos de los productores. Igualmente a nivel regional, se está buscando una mayor integración entre la investigación y los servicios de extensión, producción de semilla y crédito.

En relación a la investigación, se está buscando que ésta responda a las necesidades reales de los agricultores, en especial al de los pequeños productores. Con este propósito y a nivel regional, se insiste que se trabaje en los problemas reales de producción.

No obstante lo anterior y como también ya ha quedado asentado, para lograr una mejoría en la producción, en los ingresos y en el bienestar de los pequeños productores, es condición indispensable intensificar los esfuerzos que se hacen actualmente. Apoyar programas regionales de investigación estrechamente ligados con los de producción de insumos (semillas, fertilizantes, etc.) y servicios (crédito, seguros, comercialización). En los proyectos de investigación aunque se trabaje con base en productos (frijol por ejemplo), no perder la perspectiva holística de la unidad de producción como sistema. Igualmente, utilizar las técnicas actuales de diagnóstico para identificar problemas, causas y posibles soluciones, evaluar las tecnologías promisorias en campos de agricultores e involucrar a los mismos en la conducción de estos ensayos y en la selección final de un componente tecnológico a recomendar.

Al lanzar la recomendación y difusión de un componente tecnológico, deberán contemplarse los apoyos necesarios para que tenga éxito. Primeramente que tenga un respaldo experimental sólido y que signifique una ventaja para el productor. Que se haga una difusión amplia del mismo. Cuando se haga la promoción y si se trata de un insumo (semilla, inoculante, agroquímico), que esté disponible y al alcance de los productores. Involucrar en forma organizada y responsable a las instituciones de apoyo necesarias. Finalmente, se deberá hacer un seguimiento de la evolución del componente tecnológico para saber de su éxito o fracaso y que sirva de retroalimentación a todo el proceso.

## Bibliografía

- Biggs, H.H. and R.L. Tinnermeier. 1974. Small farm agricultural development problems. CSU, Fort Collins, Colorado.
- Byerlee, D. y M. Collinson. 1983. Planeación de Tecnologías apropiadas para los agricultores: conceptos y procedimientos. CIMMYT, México.
- CATIE. 1978. Small farmer cropping systems for Central America. Second annual report. 1976-1977. Turrialba, C. R.
- CIAT. 1974. Small farm systems. Program Progress Report.
- CIAT. 1984. International Bean Trials Workshop. Cali, Colombia.
- CIAT. 1987. La investigación de frijol en campos de agricultores de América Latina. Memorias de un Taller. Cali, Colombia.
- FAO. 1986. Anuario FAO de producción. Volumen 40. Roma, Italia.
- Fernández y Fernández, R. 1978. La empresa ejidal. Centro de Economía Agrícola, C. P., Chapingo, México.
- Harwood, R.R. 1979. Small farm development. Understanding and improving farm systems in the humid tropics. Westview Press Boulder, Colorado.
- INIFAP. 1982. Diagnóstico agropecuario del distrito de Guadalupe Victoria, Dgo. (Mimeógrafo).
- Johnson, D. 1979. A reconnaissance survey and mapping of bean production in Guatemala (Mimeógrafo).
- Lépiz, R. 1980. Programa nacional de frijol. Plan de investigación. INIA, SARH, México.
- Lépiz, R. 1986. Investigación en frijol en México. INIFAP, México (Mimeógrafo).
- Luna, C. 1985. The Mexican dry bean industry: a supply and demand analysis. MSU, East Lansing, Mich. (Mimeógrafo).
- Martin, F. and R. Ruberté. 1980. Techniques and plans for the tropical subsistence farm. USDA, SEA, ARM. New Orleans, Louisiana.
- Navarro, L. 1982. Developing technology for small farms; a case study in Central America. CATIE, Turrialba, C. R.

- Plascencia, J., E.M. Borges y E. Reyna. 1986. Frijol: oferta, demanda e inversión en la investigación agrícola. Foll. Inv. No. 66. INIFAP, México.
- Ruthenberg, H. 1985. Innovation policy for small farmers in the tropics. Clarendon Press. Oxford.
- Sanders, J.H. y P.C. Alvarez. 1978. Evolución de la producción de frijol en América Latina durante la última década. CIAT, Cali, Col.
- SARH. 1983. Econotecnia Agrícola. SAR-DGEA, México.
- SEARCA. 1985. Applied agricultural research for small farmers in Asia. SEARCA. Los Baños, Philippines.
- Streeter, C.P. 198 . Reaching the developing world's small farmers. A special report from the Rockefeller Foundation. New York, N. Y.

Cuadro 1. Evolución de la superficie cosechada (1000 ha) de frijol en América Latina de 1965 a 1986.

| País           | 1964-1966 |         | 1974-1976 |         | 1984-1986 |         |
|----------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|
|                | Promedio  | % Total | Promedio  | % Total | Promedio  | % Total |
| Brasil         | 3243      | 51.9    | 4140      | 60.1    | 5374      | 63.6    |
| México         | 2149      | 34.4    | 1680      | 24.4    | 1781      | 21.1    |
| Argentina      | 32        | 0.5     | 129       | 1.9     | 230       | 2.7     |
| Chile          | 62        | 1.0     | 74        | 1.1     | 86        | 1.0     |
| Guatemala      | 86        | 1.4     | 103       | 1.5     | 167       | 2.0     |
| Colombia       | 72        | 1.2     | 104       | 1.5     | 126       | 1.5     |
| Honduras       | 74        | 1.2     | 78        | 1.1     | 67        | 0.8     |
| Nicaragua      | 59        | 0.9     | 71        | 1.0     | 91        | 1.1     |
| Haití          | 40        | 0.6     | 41        | 0.6     | 85        | 1.0     |
| El Salvador    | 27        | 0.4     | 53        | 0.8     | 59        | 0.7     |
| Perú           | 58        | 0.9     | 57        | 0.8     | 62        | 0.7     |
| Venezuela      | 89        | 1.4     | 83        | 1.2     | 68        | 0.8     |
| Ecuador        | 65        | 1.1     | 66        | 1.0     | 47        | 0.5     |
| Paraguay       | 32        | 0.5     | 59        | 0.9     | 51        | 0.6     |
| R. Dominicana  | 38        | 0.6     | 44        | 0.6     | 55        | 0.6     |
| Cuba           | 37        | 0.6     | 35        | 0.5     | 35        | 0.4     |
| Bolivia        | 9         | 0.1     | 9         | 0.1     | 9         | 0.1     |
| Costa Rica     | 49        | 0.8     | 36        | 0.5     | 48        | 0.6     |
| Panamá         | 19        | 0.3     | 14        | 0.2     | 10        | 0.1     |
| Uruguay        | 5         | 0.1     | 4         | 0.15    | 5         | 0.1     |
| América Latina | 6249      | 100.0   | 6884      | 100.0   | 8456      | 100.0   |

Fuente: Sanders y Alvarez, 1978; FAO, 1986.

Cuadro 2. Evolución de la producción de frijol (1000 Ton) en América Latina de 1964 a 1986.

| País           | 1964-1966 |         | 1974-1976 |         | 1984-1986 |         |
|----------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|
|                | Promedio  | % Total | Promedio  | % Total | Promedio  | % Total |
| Brasil         | 2130      | 58.6    | 2117      | 53.5    | 2465      | 55.4    |
| México         | 917       | 25.2    | 1047      | 26.4    | 989       | 22.2    |
| Argentina      | 32        | 0.9     | 132       | 3.3     | 237       | 5.3     |
| Guatemala      | 44        | 1.2     | 78        | 2.0     | 112       | 5.5     |
| Colombia       | 39        | 1.1     | 75        | 1.9     | 97        | 2.2     |
| Chile          | 87        | 2.4     | 73        | 1.9     | 95        | 2.1     |
| Honduras       | 50        | 1.4     | 54        | 1.4     | 40        | 0.9     |
| Nicaragua      | 39        | 1.1     | 53        | 1.3     | 52        | 1.2     |
| Haití          | 41        | 1.1     | 44        | 1.1     | 48        | 1.1     |
| Paraguay       | 30        | 0.8     | 42        | 1.1     | 41        | 0.9     |
| El Salvador    | 15        | 0.4     | 37        | 0.9     | 45        | 1.0     |
| Perú           | 46        | 1.2     | 36        | 0.9     | 48        | 1.1     |
| Venezuela      | 43        | 1.2     | 37        | 0.9     | 36        | 0.8     |
| R. Dominicana  | 25        | 0.7     | 35        | 0.9     | 45        | 1.0     |
| Ecuador        | 28        | 0.8     | 28        | 0.8     | 29        | 0.6     |
| Cuba           | 25        | 0.7     | 24        | 0.6     | 27        | 0.6     |
| Bolivia        | 14        | 0.4     | 21        | 0.5     | 12        | 0.3     |
| Costa Rica     | 19        | 0.5     | 16        | 0.4     | 28        | 0.6     |
| Panamá         | 6         | 0.2     | 4         | 0.1     | 3         | 0.1     |
| Uruguay        | 3         | 0.1     | 2         | 0.1     | 3         | 0.1     |
| América Latina | 3635      | 100.0   | 3957      | 100.0   | 4452      | 100.0   |

Fuente: Sanders y Alvarez, 1978; FAO, 1986. Fuente

Cuadro 3. Evolución de los rendimientos (kg/ha) del frijol en América Latina de 1964 a 1986.

| País           | 1964-1966 | 1974-1976 | 1984-1986 |
|----------------|-----------|-----------|-----------|
| Brasil         | 657       | 511       | 459       |
| México         | 427       | 623       | 555       |
| Argentina      | 1019      | 1021      | 1030      |
| Chile          | 1401      | 987       | 1104      |
| Guatemala      | 512       | 754       | 670       |
| Colombia       | 542       | 719       | 769       |
| Honduras       | 676       | 688       | 597       |
| Nicaragua      | 661       | 739       | 571       |
| Haití          | 1025      | 1073      | 564       |
| El Salvador    | 556       | 708       | 769       |
| Perú           | 794       | 630       | 774       |
| Venezuela      | 485       | 449       | 529       |
| Ecuador        | 433       | 431       | 617       |
| Paraguay       | 937       | 712       | 804       |
| R. Dominicana  | 653       | 801       | 818       |
| Cuba           | 675       | 686       | 771       |
| Bolivia        | 1555      | 2333      | 1333      |
| Costa Rica     | 388       | 444       | 583       |
| Panamá         | 316       | 286       | 300       |
| Uruguay        | 600       | 500       | 600       |
| América Latina | 582       | 575       | 526       |

Fuente: Sanders y Alvarez, 1978. FAO, 1986.

Cuadro 4. Evolución quinquenal de la producción de frijol en México desde 1925. SARH, DGEA, 1983.

| Quinquenio | Sup. cos.<br>(ha) | Rendimiento<br>(kg/ha) | Producción<br>(ton) | Comercio Exterior |           | Consumo<br>kg/per/A |
|------------|-------------------|------------------------|---------------------|-------------------|-----------|---------------------|
|            |                   |                        |                     | Imp.(ton)         | Exp.(ton) |                     |
| 1925/29    | 893.939           | 189                    | 169.621             | 1.608             | 7.249     | 10.5                |
| 1930/34    | 666.367           | 198                    | 132.000             | 2.533             | 3.755     | 7.6                 |
| 1935/39    | 574.220           | 204                    | 116.992             | 842               | 1.590     | 6.2                 |
| 1940/44    | 698.460           | 223                    | 156.026             | 86                | 6.224     | 7.2                 |
| 1945/49    | 775.172           | 243                    | 187.993             | 482               | 1.464     | 8.0                 |
| 1950/54    | 997.969           | 287                    | 286.591             | 29.094            | 218       | 11.4                |
| 1955/59    | 1'281.114         | 372                    | 476.465             | 19.981            | 5.038     | 15.0                |
| 1960/64    | 1'683.671         | 413                    | 695.186             | 10.951            | 10.865    | 18.0                |
| 1965/69    | 1'946.607         | 467                    | 908.892             | 427               | 61.671    | 18.5                |
| 1970/74    | 1'764.076         | 536                    | 945.759             | 13.873            | 15.912    | 17.4                |
| 1975/79    | 1'446.168         | 571                    | 825.293             | 29.172            | 43.588    | 12.8                |
| 1980/84    | 1'913.499         | 632                    | 1'209.855           | -                 | -         | -                   |

1983 Y 1984 de FAO 1985.

Cuadro 5. Superficie cosechada y rendimientos de frijol en México, por entidades federales.

| Entidad           | 1970 <sup>1</sup> |               | 1977 <sup>2</sup> |               | 1985 <sup>3</sup> |               |
|-------------------|-------------------|---------------|-------------------|---------------|-------------------|---------------|
|                   | Sup. (ha)         | Rend. (kg/ha) | Sup. (ha)         | Rend. (kg/ha) | Sup. (ha)         | Rend. (kg/ha) |
| Baja California N | 348               | 849           | 278               | 705           | 120               | 1.066         |
| Baja California S | 1.078             | 1.036         | 802               | 1.081         | 2.401             | 908           |
| Sonora            | 2.198             | 1.608         | 2.160             | 1.181         | 8.147             | 1.023         |
| Sinaloa           | 38.670            | 1.282         | 84.885            | 1.112         | 35.680            | 1.064         |
| Mayarit           | 91.200            | 938           | 64.569            | 1.125         | 37.905            | 1.015         |
| Colima            | 1.630             | 680           | 1.100             | 678           | 289               | 740           |
| Chihuahua         | 49.970            | 750           | 146.713           | 320           | 149.308           | 445           |
| Durango           | 169.742           | 410           | 162.518           | 338           | 285.680           | 492           |
| Coahuila          | 3.169             | 800           | 8.613             | 896           | 6.164             | 751           |
| Nuevo León        | 4.349             | 620           | 11.862            | 501           | 2.566             | 412           |
| Tamaulipas        | 8.795             | 548           | 8.785             | 576           | 23.656            | 427           |
| Zacatecas         | 215.231           | 397           | 411.215           | 289           | 641.412           | 471           |
| Aguascalientes    | 30.900            | 415           | 28.148            | 442           | 18.388            | 341           |
| San Luis Potosí   | 56.486            | 505           | 40.892            | 376           | 58.726            | 290           |
| Jalisco           | 350.635           | 426           | 122.650           | 828           | 51.188            | 530           |
| Michoacán         | 85.264            | 255           | 91.745            | 195           | 19.803            | 722           |
| Edo. de México    | 59.900            | 405           | 26.345            | 622           | 18.053            | 891           |
| Querétaro         | 35.860            | 300           | 25.388            | 300           | 34.223            | 572           |
| Guanajuato        | 130.725           | 508           | 45.034            | 655           | 112.577           | 307           |
| Hidalgo           | 30.700            | 500           | 21.534            | 333           | 35.186            | 804           |
| Puebla            | 43.100            | 316           | 72.255            | 254           | 57.543            | 468           |
| Tlaxcala          | 6.126             | 170           | 9.600             | 721           | 2.342             | 761           |
| Morelos           | 5.668             | 1.005         | 7.787             | 1.034         | 1.671             | 1.039         |
| Veracruz          | 120.065           | 1.130         | 47.115            | 519           | 25.262            | 559           |
| Distrito Federal  | 150               | 720           | 3.693             | 926           | 354               | 675           |
| Guerrero          | 25.500            | 642           | 35.050            | 616           | 13.066            | 525           |
| Oaxaca            | 70.980            | 466           | 76.890            | 407           | 36.244            | 428           |
| Chiapas           | 80.075            | 400           | 57.500            | 512           | 74.484            | 689           |
| Yucatán           | 17.645            | 424           | 8.155             | 397           | 19.334            | 309           |
| Campeche          | 10.440            | 410           | 4.221             | 881           | 531               | 166           |
| Quintana          | 398               | 518           | 5.000             | 600           | 5.878             | 271           |
| Tabasco           | 4.950             | 909           | 5.200             | 1.140         | 4.076             | 607           |
| Nacional          | 1'746.947         | 529           | 1'636.703         | 475           | 1'782.257         | 507           |

<sup>1</sup> Plascencia *et al.*, 1986.

<sup>2</sup> Lépiz, R. 1980.

<sup>3</sup> SARH, 1987 (datos no confirmados).

Cuadro 6. Características de los productores de frijol asociado con maíz en los Altos de Jalisco en México.

---

El 87% siembra de 1 a 5 hectáreas.  
 El 78% utiliza semilla guardada del año anterior.  
 El 90% utiliza variedades criollas.  
 El 65% utiliza abonos orgánicos.  
 El 73% utiliza fertilizante químico.  
 El 95% no utiliza crédito.  
 El 74% prepara el suelo con tractor propio o alquilado.  
 El 67% realiza las escardas con tracción animal.  
 El 85% no recibe asistencia técnica.  
 Cosechan en promedio 350 kg/ha de frijol.  
 El 100% guarda por lo menos 100 kg para autoconsumo.

---

Fuente: INIFAP, Jalisco. 1988.

Cuadro 7. Extensión de las unidades de producción agrícola principalmente de frijol en la región de Los Llanos de Durango en México.

| Municipio   | Rangos de variación (ha) |          |           |           |           |        |
|-------------|--------------------------|----------|-----------|-----------|-----------|--------|
|             | 0.5-5.5                  | 5.6-10.5 | 10.6-15.5 | 15.5-20.5 | 20.6-25.5 | > 25.6 |
| Suchil      | 114                      | 231      | 7         | 19        | -         | -      |
| V. Guerrero | 247                      | 861      | 50        | 19        | 17        | 31     |
| Poanas      | 1084                     | 1162     | 2         | 39        | 10        | 45     |
| N. de Dios  | 725                      | 541      | 87        | 14        | 3         | 11     |
| Pánuco      | 174                      | 1004     | 32        | 17        | 2         | 11     |
| G. Victoria | 713                      | 2787     | 235       | 126       | 16        | 99     |
| Cuencamé    | 152                      | 181      | 56        | 37        | 38        | 98     |
| P. Blanco   | 114                      | 408      | 124       | 38        | 9         | 100    |
| Total       | 3323                     | 7175     | 593       | 309       | 95        | 395    |
| % del Total | 28.0                     | 60.3     | 5.0       | 2.6       | 0.8       | 3.3    |

---

Fuente: INIFAP-Durango, 1982.

Cuadro 8. Extensión de las unidades de producción principalmente de frijol en el municipio de Sombrerete, Zacatecas, México.

| Tamaño<br>(ha) | Subtotal<br>(número) | Porcentaje |
|----------------|----------------------|------------|
| 1.0- 5.0       | 421                  | 7.8        |
| 5.1-10.0       | 2066                 | 38.1       |
| 10.1-20.0      | 2290                 | 42.3       |
| 20.1-30        | 263                  | 4.8        |
| > 10.1         | 379                  | 7.0        |
| Total          | 5419                 | 100.0      |

Fuente: INIFAP-Zacatecas, 1982.

## Figuras

- Fig. 1. Evolución quinquenal de la producción de frijol en México. SARH. 1983. FAO. 1985.
- Fig. 2. Superficie cosechada de frijol en algunos estados del norte de México. SARH. 1987.
- Fig. 3. Superficie cosechada de frijol en algunos estados del centro de México. SARH. 1987.
- Fig. 4. Extensión de las unidades de producción agrícola en 14 municipios de la región de los Llanos de Durango. México. INIFAP. Dgo. 1982.
- Fig. 5. Extensión de las unidades de producción agrícola en el municipio de Sombrerete, Zacatecas, México.

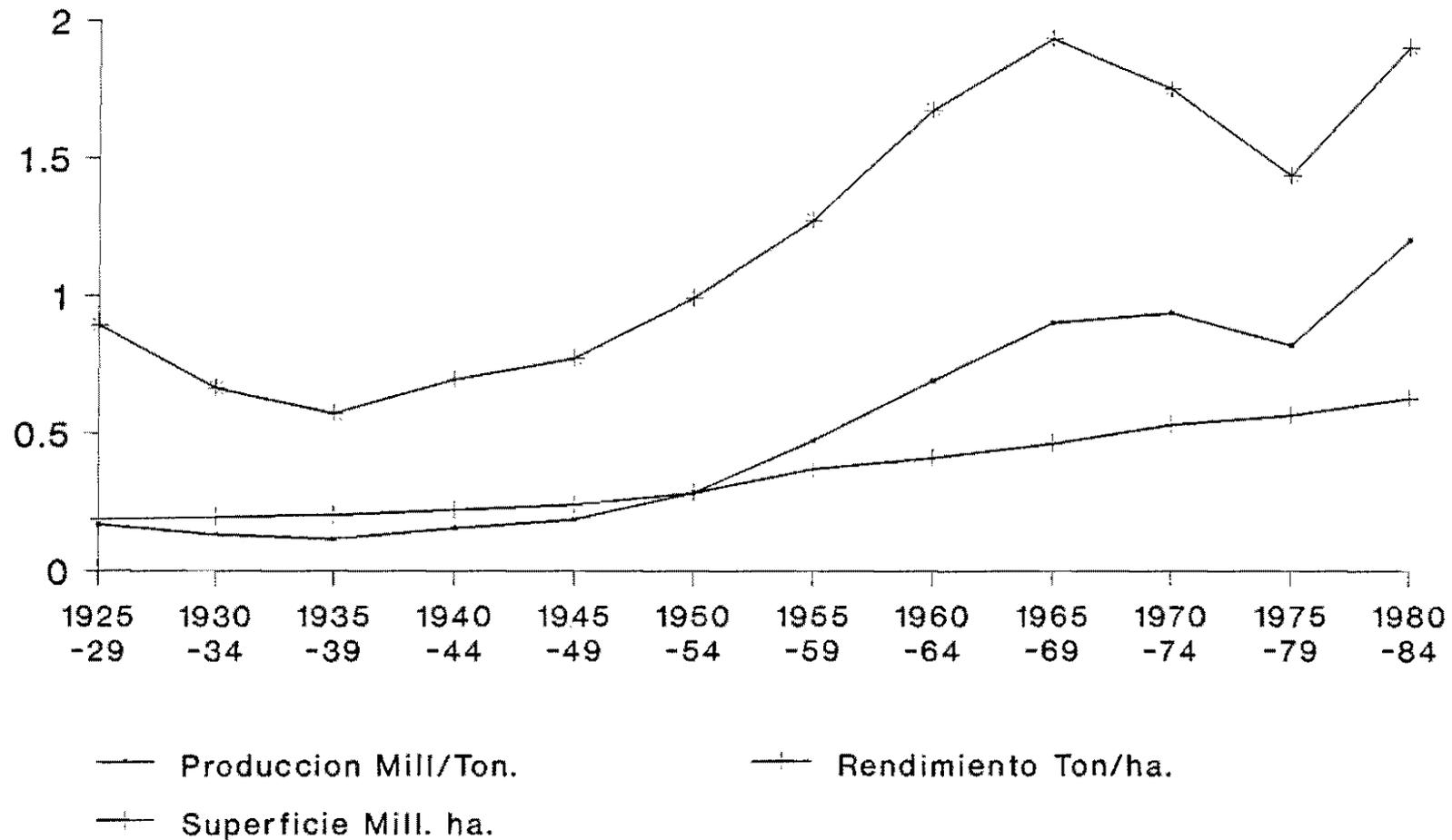


Figura 1. Evaluacion Quinquenal de la produccion de Frijol en Mexico.  
Sarh, 1983. FAO, 1985.

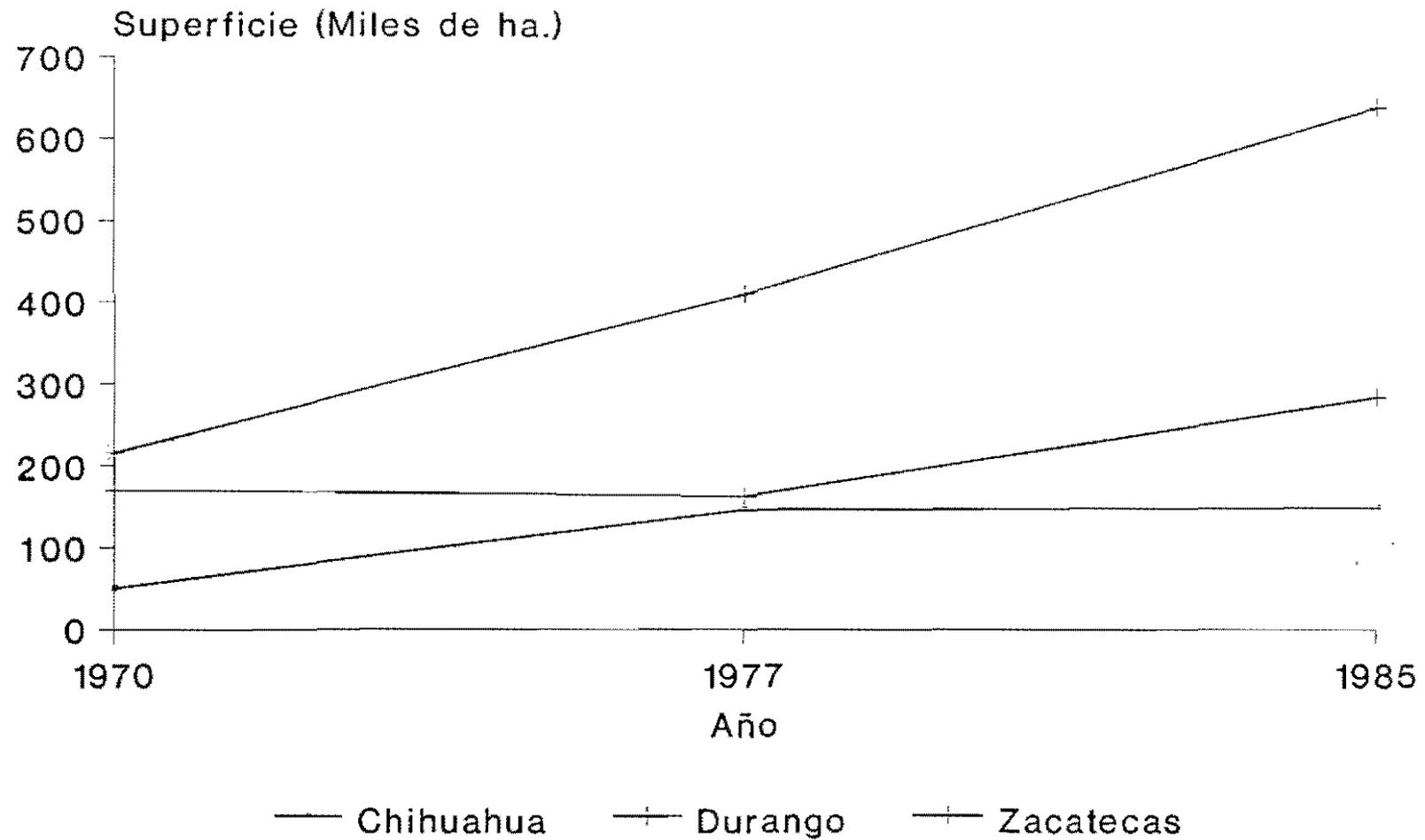


Figura 2. Superficie cosechada de Frijol en algunos estados del norte de Mexico. Sarh, 1987.

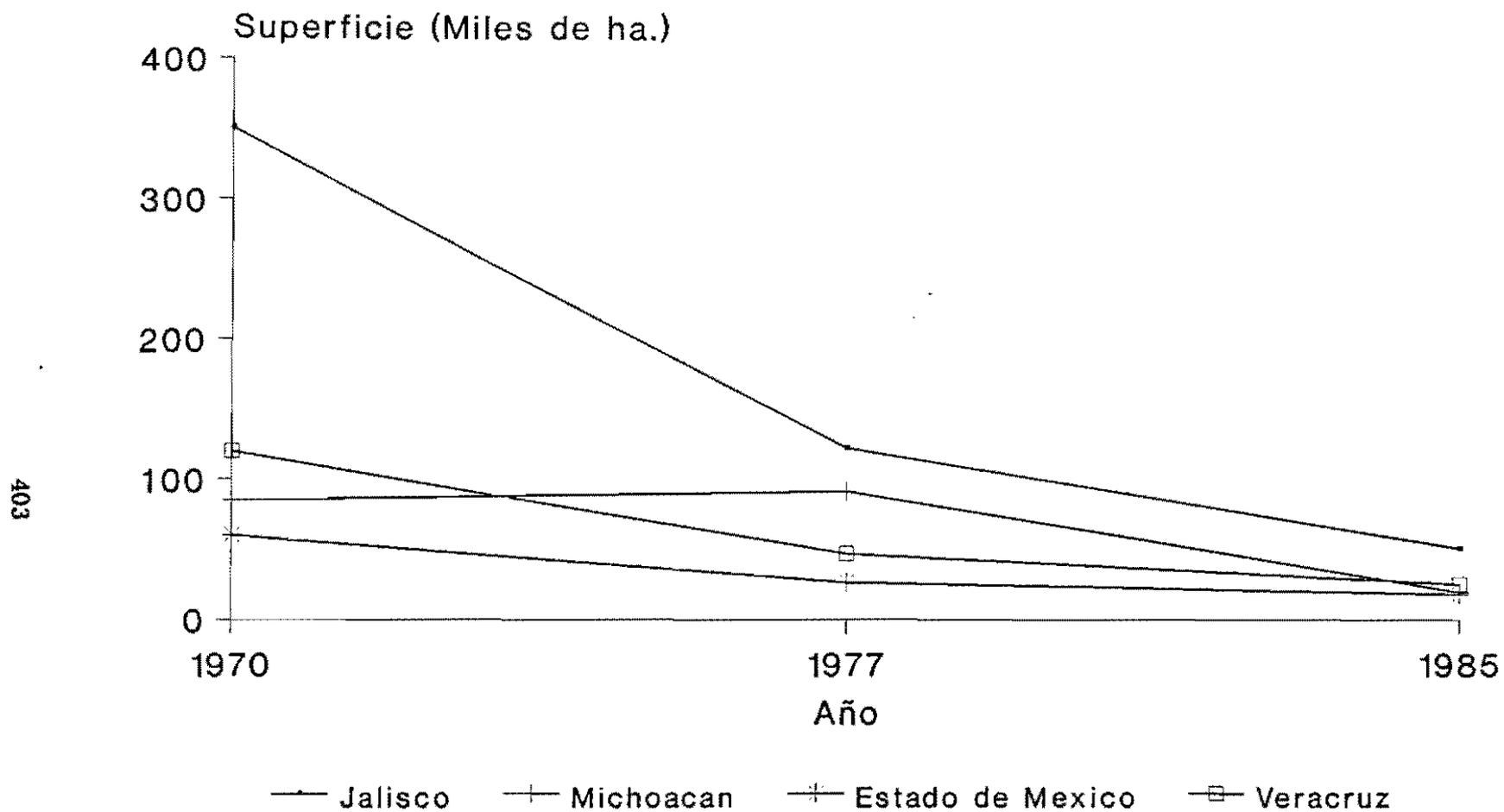


Figura 3. Superficie cosechada de Frijol en algunos estados del centro de Mexico. Sarh, 1987.

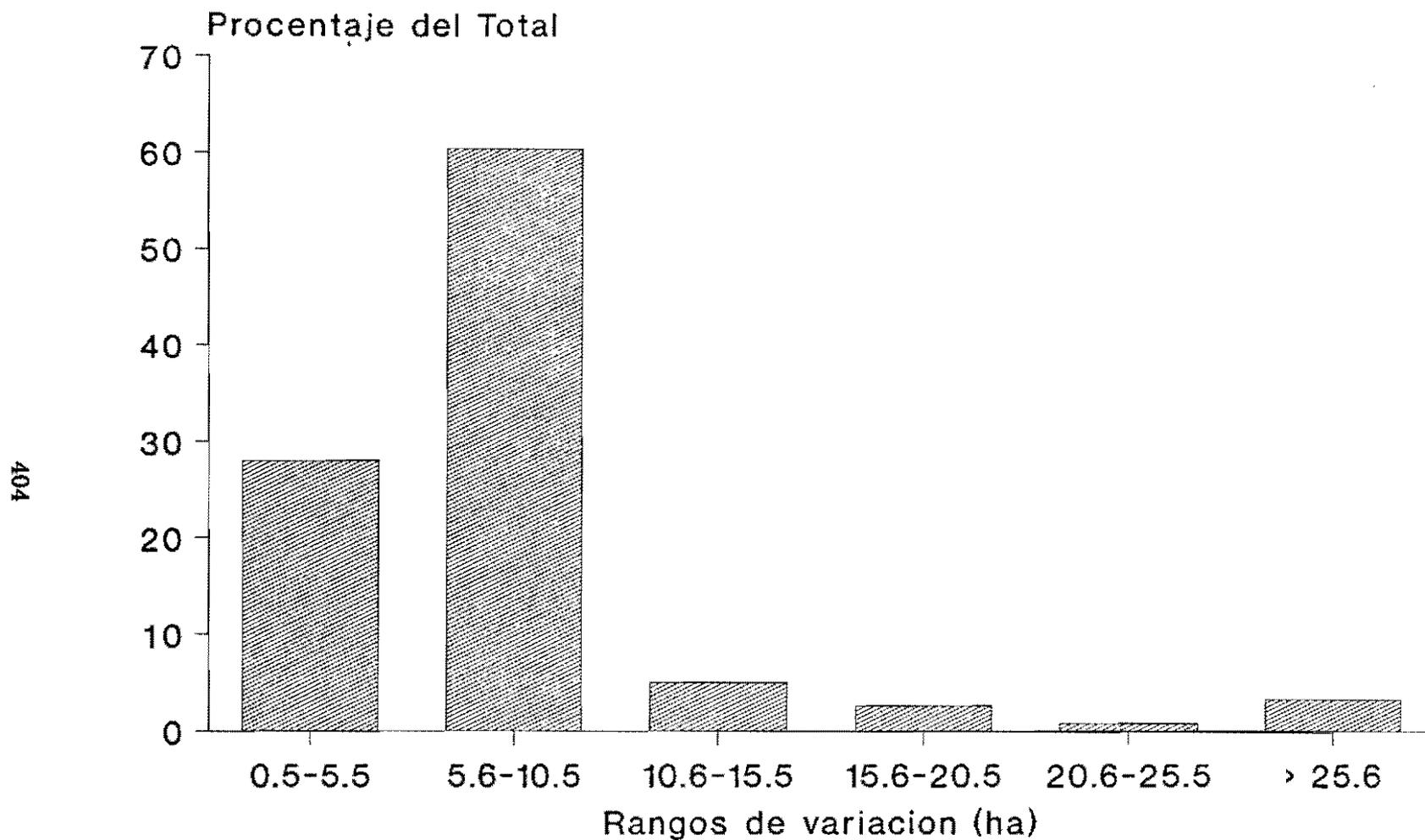


Figura 4. Extension de las unidades de produccion agricola en 14 municipios de la region de los Llanos de Durango, Mex.

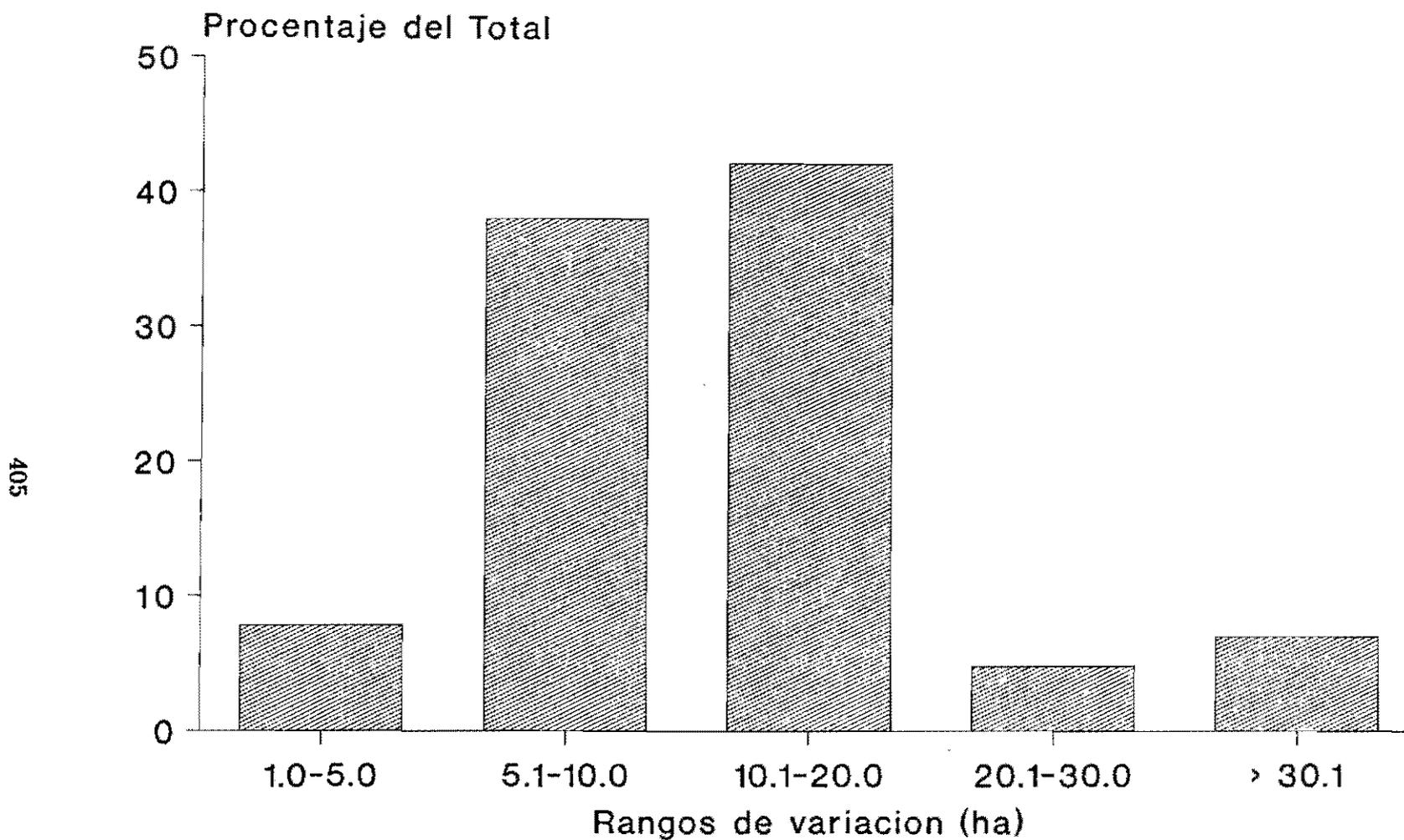


Figura 5. Extension de las unidades de produccion agricola en el municipio de Sombrerete, Zacatecas, Mexico.

PRODUCCION DE FRIJOL EN EL AÑO 2000: PRODUCCION COMERCIAL

Joao Luiz Alberini\*

Introducción

Brasil es el productor más grande del mundo de frijol común (Phaseolus vulgaris L.), pero también ha sido siempre un gran importador de este producto. El frijol es el alimento brasileño por excelencia, formando parte del hábito de nuestra gente, a medio-día y en la cena, constituyendo una fuente importante de proteína y energía, tanto para las poblaciones urbanas como para las rurales.

Retrospectiva

Desde la década del los 40 hasta la década del los 60, la producción de frijol gozaba del privilegio de un rendimiento asegurado en los sistemas de producción establecidos importantes, principalmente en el Sur, en suelos nuevos con buena fertilidad, siendo un cultivo acompañante inseparable del café, y basado en la abundante mano de obra de emigrantes de Sao Paulo, Paraná o Minas Gerais.

El frijol en ese período fue principalmente intercalado entre filas de café, o asociado con maíz, manteniendo una producción razonable garantizada por los buenos niveles de sustancias orgánicas y bajos costos de producción.

---

\* Mejorador Convenio: HATA-Genética e Melhoramento/FT-Pesquisa e Sementes. Rua 14 de Julho, 1817, 8o. Andar, Sala 81. Campo Grande-MS, Brasil.

En la década de los 60, una alternativa nueva se presentó a los agricultores en el sur de Brasil: la soya. Cultivo oleaginoso por excelencia, y de alto valor proteínico, con potencial para la mecanización completa, el cual representó un escape para los grandes terratenientes del "problema" de las nuevas leyes laborales brasileñas que habían llegado a las zonas rurales, y además tenía una gran ventaja de rotación con el trigo, creando un sistema de producción, un tipo de 'cultivo doble', promocionado por el gobierno del "milagro brasileño" y por los numerosos productores multinacionales de insumos que se habían establecido en el país. Fue hacia el final del decenio de los 60 que la producción de café entró en una seria crisis internacional e interna con la amenaza de la roya del café, que dañó fatalmente las plantaciones de café brasileño al comienzo de la década de los 70, y sacó de aquellas zonas los cultivos mixtos con frijol, debido a la necesidad de control químico mecanizado de la enfermedad. Finalmente, en 1975, unas heladas graves dieron el golpe final a la producción de café brasileño y expulsaron de una vez y para siempre los cultivos mixtos y migratorios.

Un nuevo sistema agrícola se definió de esa fecha en adelante en el Centro-sur de Brasil, la principal región productora de frijol.

Un sistema agrícola completamente mecanizado basado en cultivos anuales, a saber soya y trigo (en el mismo año agrícola) vino a dominar el paisaje del sur del país, y la fuerza rural laboral migró a las ciudades, en un éxodo intenso e incontrolado.

### Situación Presente

La producción de frijol en todo Brasil, con unas pocas excepciones, se restringió a zonas de laderas muy pronunciadas, donde la mecanización del cultivo de soya es impráctica, en suelos ácidos de baja fertilidad nativa, en posesiones de tierra pequeñas y de tamaño mediano con mano de obra familiar para ejecutar las operaciones de campo de siembra y cosecha.

Estos agricultores pequeños, nuestros "campesinos", en su mayoría son casi analfabetos, presentan mucha resistencia a los cambios técnicos, y aunque - se instruyeran por períodos largos, sólo después de muchos años podrían cambiar sus costumbres.

Grandes han sido los esfuerzos de investigación y extensión en los pasados 10 años para esta clase de agricultores pequeños. A pesar de esto, otros factores como la dificultad de adquirir semilla de mejores variedades a precios razonables; la falta de disponibilidad de equipo adecuado y accesible a los agricultores pequeños, para cultivo, aplicación de productos, y trilla; la falta de una estructura de almacenamiento en la finca pequeña; las dificultades para la comercialización (90% de este tipo de producción es adquirido por intermediarios en la puerta de la finca a precios inferiores); todos estos factores han ejercido un efecto negativo y han conducido a que los cultivadores de tierras pequeñas vendan sus lotes y aumenten las huestes de los residentes de las barriadas pobres brasileñas.

Una tendencia fuerte hacia la concentración de tierras en latifundios se ha comprobado en años recientes: 50.000 posesiones pequeñas (de 5 a 20 has) desaparecen anualmente en Brasil, a pesar de todas los discursos políticos, y la creación de un "Ministerio de Reforma Agraria".

Si nos referimos al Cuadro 1, concluiremos que la producción brasileña de arroz, maíz, soya y trigo aumentó singularmente, mientras que la de frijol se mantuvo al mismo nivel en los últimos 18 años. Las cantidades de importaciones de frijol también se han mantenido estables, al costo de una grave reducción en el consumo per capita: de 26 kg en 1970 a 15 kg en 1987.

Los rendimientos promedio de soya, maíz, y trigo mostraron aumentos significativos, alrededor de un 50%, en el mismo periodo en el cual el frijol presentó un descenso en la productividad (Cuadro 2). El aumento de la zona sembrada, de 3.484.778 has en 1970 a 5.524.427 has en 1987, se debe

a fronteras agrícolas nuevas, principalmente en suelos de "cerrado" con o sin riego.

La producción de frijol en Brasil se considera de alto riesgo y en efecto, lo es. En Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul y Sao Paulo, que son zonas de producción tradicionales, la cosecha importante se llama "cosecha lluviosa". Se siembra en los meses más secos del año (agosto, setiembre y octubre) y se cosecha en los meses de precipitación más alta (noviembre, diciembre y enero). Es muy común la ocurrencia de una pérdida parcial o total de los cultivos debido a lluvias durante la cosecha, la que, siendo manual, es lenta y laboriosa.

La siembra en enero/febrero/marzo en éstas regiones no es práctica debido a la ocurrencia de Virus del Mosaico Dorado del Frijol (BGMV).

En los meses de febrero y marzo, la cosecha de soya comienza y la mosca blanca (Bemisia tabaci) migra a los campos de frijol.

Las zonas grandes en el estado de Paraná, casi 100.000 has, se siembran con frijol en la estación "temprana" (julio), como un cultivo experimental, para permitir todavía la siembra de soya en noviembre/diciembre, como el cultivo más importante.

Son las fallas de cultivo en diferentes regiones del país las que tanto bajan el promedio nacional en comparación con el potencial del cultivo, el cuál con variedades brasileñas es de alrededor de 3.000 kg/ha.

Lo mismo ocurre en otras regiones de Brasil. La región de Irecé, en Bahía, siembra casi 150.000 has de frijol en los meses de febrero/marzo, la mayoría en sistemas con riego. La probabilidad de precipitación "normal" en el período no equivale ni al 50%, y las fallas de cultivo son comunes en esta región.

La región de producción comercial más segura actualmente en gran escala y donde los promedios de rendimiento logran normalmente 2.200 kg/ha, es el cultivo invernal en el norte de Sao Paulo, en sistemas con riego, y en zonas regadas de suelos de "cerrado" enmendados en Brasil Central.

Sin embargo, la producción de frijol en zonas con riego sufre una fuerte competencia de otras especies de rentabilidad alta, como guisantes, tomate industrial, y últimamente, de la producción invernal de semillas de soya, dados los altos precios internacionales del grano. Estos factores dan como resultado de que el frijol producido en estas regiones es de costo alto, aunque de bajos riesgo.

### Futuro

Es muy difícil hacer predicciones cerca de la producción de frijol en el próximo siglo, en particular si consideramos el fuerte apego a las tradiciones culinarias de la población latina. Sin embargo, todo nos conduce a creer que el consumo diario de frijol por familias brasileñas debe disminuir en el próximo siglo, principalmente en los centros urbanos más populosos:

- 1) La modernización de la vida familiar, donde la mujer lucha para entrar al mercado del trabajo, no permitirá la preparación de alimentos que se cocinan lentamente a medio-día, los cuales serán reemplazados gradualmente por meriendas o comidas al paso, de estilo americano.
- 2) Un trabajo intenso de investigación y extensión se está emprendiendo para aumentar el consumo de soya en la dieta, para alimentar a la población brasileña, en particular en las clases de poder adquisitivo bajo y medio. Variedades de soya para consumo humano están en desarrollo. Líneas que muestran ausencia de enzimas de lipo-oxigenasa así como ausencia de inhibidor de tripsina kunitz y de buen sabor están ahora en los estados finales de pruebas. Cientos de recetas

caseras e industriales para la producción de leche, yogurt, queso; para el uso de harina en pasteles tradicionales; para el uso de proteína texturizada, ya en una escala industrial, en hamburguesas, carne de res y otros platos; y para el consumo de soya negra como tal, se están distribuyendo y demostrando en escuelas, barrios pobres, iglesias, asociaciones diversas y hospitales. Los productos derivados de la soya presentan grandes ventajas desde el punto de vista nutricional y son de bajo costo, y son accesibles a familias de poder adquisitivo bajo. La industria alimentaria ya ofrece al consumidor más de cien diferentes productos basados en la soya, y la publicidad sobre las cualidades "milagrosas" de los mismos es intensa.

A pesar de todas estas consideraciones, es importante recordar que corresponde a la investigación un papel principal en los próximos años, de concientemente cambiar algunas de sus direcciones, de mantener, en definitiva, la producción de frijol en una escala competitiva con otros productos.

Entre estas medidas, consideramos que las más importantes son:

- 1) El desarrollo de cultivares nuevos de frijol que se presten a la cosecha mecánica (con las mismas cosechadoras utilizadas para soya y trigo) y el estudio y propagación de estas variedades a los sistemas de producción de posesiones de tierra grandes y medianas, sin temor de conflictos sociales. Es importante en respecto a esto, que se desarrollen alternativas nuevas que hagan mejor uso del trabajo manual disponible en minifundios, como: la producción de caracoles comestibles, de lombrices, ranas, peces y crustáceos, setas, frutos y animales pequeños, para mejorar el ingreso familiar y mantener en existencia los pequeños propietarios rurales.
- 2) Mejoramiento de la calidad de la proteína de frijol, principalmente su contenido de metionina.

- 3) El control de mosaico dorado, para hacer viable la siembra en estaciones de precipitación y temperatura más adecuadas en las diferentes regiones de Brasil.
- 4) Mejorar los niveles de fijación de nitrógeno simbiótico, para hacerlo más competitivo con la soya.
- 5) Desarrollar estudios de industrialización y conservación del producto, para utilización en formas más rápidas y prácticas en la vida moderna del próximo siglo.

Cuadro 1. Evolución de la producción de algunos cultivos importantes en Brasil.

| Año   | Producción (Ton. métricas) |           |            |            |         |           |
|-------|----------------------------|-----------|------------|------------|---------|-----------|
|       | Arroz                      | Frijol    | Maíz       | Soya       | Sorgo   | Trigo     |
| 1970  | 7,553.143                  | 2,212.834 | 14,216.000 | 1,508.540  | 170.000 | 1,844.263 |
| 1971  | 6,593.376                  | 2,688.479 | 14,129.700 | 2,077.291  | 220.000 | 2,011.334 |
| 1972  | 7,824.483                  | 2,675.962 | 14,891.400 | 3,222.631  | 249.993 | 982.901   |
| 1973  | 7,158.935                  | 2,227.762 | 14,109.340 | 5,011.614  | 500.000 | 2,031.338 |
| 1974  | 6,483.818                  | 2,235.437 | 17,284.200 | 7,876.209  | 483.000 | 2,858.530 |
| 1975  | 7,538.550                  | 2,267.048 | 17,138.605 | 9,892.299  | 201.699 | 1,788.180 |
| 1976  | 9,559.188                  | 1,841.161 | 17,763.200 | 11,075.193 | 490.000 | 3,225.830 |
| 1977  | 8,993.696                  | 2,290.007 | 19,255.936 | 12,513.406 | 435.141 | 2,066.039 |
| 1978  | 7,296.142                  | 2,193.977 | 13,569.401 | 9,540.577  | 227.502 | 2,690.888 |
| 1979  | 7,595.214                  | 2,186.343 | 16,306.380 | 10,240.306 | 121.913 | 2,926.764 |
| 1980  | 9,775.720                  | 1,968.165 | 20,372.072 | 15,155.804 | 180.292 | 2,701.613 |
| 1981  | 8,228.326                  | 2,340.947 | 21,116.908 | 15,007.367 | 212.901 | 2,209.631 |
| 1982  | 9,734.553                  | 2,902.657 | 21,842.477 | 12,836.047 | 226.473 | 1,826.945 |
| 1983  | 7,741.753                  | 1,580.546 | 18,731.216 | 14,582.347 | 231.819 | 2,236.700 |
| 1984  | 9,027.363                  | 2,625.676 | 21,164.138 | 15,540.792 | 312.716 | 1,983.157 |
| 1985  | 9,024.555                  | 2,548.378 | 22,018.187 | 18,278.485 | 268.143 | 4,320.267 |
| 1986  | 10,404.676                 | 2,219.478 | 20,541.227 | 13,334.691 | 370.122 | 5,638.470 |
| 1987* | 11,092.083                 | 2,417.206 | 27,621.981 | 16,707.039 | 505.877 | 4,534.376 |

Fuente: IBGE/GCEA/FECOTRIGO

\* Estimado

Cuadro 2. Evaluación de rendimiento promedio de algunos cultivos en Brasil.

| Año   | Rendimiento (kg/ha) |        |       |       |       |       |
|-------|---------------------|--------|-------|-------|-------|-------|
|       | Arroz               | Frijol | Maíz  | Soya  | Sorgo | Trigo |
| 1970  | 1.517               | 635    | 1.442 | 1.143 | 2.125 | 973   |
| 1971  | 1.384               | 683    | 1.339 | 1.210 | 1.833 | 886   |
| 1972  | 1.623               | 679    | 1.413 | 1.470 | 1.702 | 424   |
| 1973  | 1.493               | 584    | 1.424 | 1.386 | 2.000 | 1.104 |
| 1974  | 1.481               | 537    | 1.601 | 1.531 | 2.100 | 1.157 |
| 1975  | 1.450               | 570    | 1.550 | 1.698 | 2.326 | 610   |
| 1976  | 1.451               | 456    | 1.586 | 1.760 | 2.538 | 909   |
| 1977  | 1.501               | 503    | 1.632 | 1.770 | 2.450 | 655   |
| 1978  | 1.297               | 475    | 1.220 | 1.226 | 2.180 | 957   |
| 1979  | 1.393               | 519    | 1.441 | 1.240 | 1.700 | 764   |
| 1980  | 1.566               | 424    | 1.779 | 1.727 | 2.305 | 865   |
| 1981  | 1.349               | 466    | 1.833 | 1.765 | 2.309 | 1.151 |
| 1982  | 1.615               | 490    | 1.731 | 1.565 | 1.847 | 646   |
| 1983  | 1.515               | 389    | 1.750 | 1.792 | 1.701 | 1.190 |
| 1984  | 1.687               | 494    | 1.761 | 1.650 | 1.830 | 1.139 |
| 1985  | 1.895               | 479    | 1.866 | 1.800 | 1.576 | 1.614 |
| 1986  | 1.861               | 405    | 1.649 | 1.462 | 1.864 | 1.447 |
| 1987* | 1.804               | 437    | 1.955 | 1.827 | 2.076 | 1.445 |
| 1988  |                     |        |       |       |       |       |

Fuente: IBGE/GCEA/FECOTRIGO

\* Estimado

RESUMENES DE LA SESION DE CARTELERAS

EVALUACION DE POBLACIONES SEGREGANTES DE FRIJOL COMUN  
Phaseolus vulgaris FOR RENDIMIENTO DE GRANO

Rogelio Lépiz y Shree P. Singh

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)  
A.A. 6713, Cali, Colombia.

Como parte de un proyecto de investigación sobre mejoramiento del rendimiento en frijol, se evaluaron poblaciones segregantes en tres localidades de Colombia en 1988-A. El objetivo central fue el de discernir si en generaciones tempranas es posible evaluar e identificar poblaciones de frijol de alto y bajo rendimiento.

Para tal fin se sembraron 33 poblaciones  $F_2$  y tres variedades en Popayán, Quilichao y Palmira, Colombia, en un diseño de látice 6 x 6 con dos repeticiones y parcela experimental de cuatro surcos de tres metros por material. Se sembraron 25 granos por metro, en Popayán se inoculó con antracnosis y en Quilichao con mancha angular. Se tomaron datos de enfermedades, adaptación, madurez, peso de semilla y rendimiento de grano. Se hicieron análisis por localidad y en conjunto y se obtuvieron correlaciones entre los caracteres registrados.

En esta fase de la investigación los resultados mostraron diferencias para rendimiento en cada localidad y en conjunto e interacción población-localidad. No hubo correlación en el comportamiento de las poblaciones entre localidades: en Popayán y Palmira hubo correlación negativa entre enfermedades y adaptación, y positiva para adaptación y rendimiento. No obstante las diferencias entre localidades, la interacción población-localidad y la baja correlación en el comportamiento de los materiales entre localidades, fue posible identificar poblaciones  $F_2$  de frijol de alto y bajo rendimiento en cada localidad y en el análisis combinado.

RESPUESTA A LA SELECCION VISUAL PARA RENDIMIENTO EN  
GENERACIONES  $F_2$  Y  $F_3$  EN FRIJOL, Phaseolus vulgaris L.

Harold Patiño y Shree P. Singh

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)  
A.A. 6713, Cali, Colombia.

Se estudiaron líneas derivadas de nueve poblaciones segregantes de tres tipos de cruzamientos; simples, triples y dobles modificados; de frijol, Phaseolus vulgaris L. Su objetivo fue el de evaluar el efecto de la selección visual para rendimiento de grano en generaciones  $F_2$  y  $F_3$ . De cada cruzamiento se escogió el 15% de las líneas superiores - en total fueron 149 líneas. Se evaluaron 149 líneas seleccionadas, 18 masales de plantas descartadas en  $F_2$  y  $F_3$ , los 23 padres, y 6 testigos en un látice parcialmente balanceado de 14 x 14 con 3 repeticiones. Se utilizó una densidad de 166.000 plantas  $ha^{-1}$  y se cosechó 6.3  $m^2$  de cada parcela para estimar el rendimiento.

Se encontraron diferencias entre los padres y cruzamientos. Sin embargo, al comparar los promedios de los seleccionados con los descartados en  $F_2$  y  $F_3$  y el de los padres, como también el mejor padre con la mejor línea de cada cruzamiento, se concluyó que la selección visual por rendimiento no fue efectiva en ninguno de los nueve cruzamientos estudiados.

HEREDABILIDAD DE RENDIMIENTO EN FRIJOL EN SUELO CON  
BAJO CONTENIDO EN FOSFORO

Carlos Urrea y Shree P. Singh

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)  
A.A. 6713, Cali, Colombia.

Las generaciones  $F_2$  y  $F_3$  de cada uno de 22 cruzamientos de frijol, Phaseolus vulgaris L., fueron evaluados en condiciones de baja y alta fertilidad de suelo en CIAT-Quilichao. El objetivo fue estimar heredabilidad de rendimiento de grano a través de regresión de las  $F_3$  sobre sus correspondientes  $F_2$ . Las 44 entradas fueron sembradas en un diseño experimental de bloques al azar con tres repeticiones en cada una de las condiciones de baja y alta fertilidad de suelos. Cada parcela fue de 4 surcos de 4 m. Un área de 4 m<sup>2</sup> fue cosechada de los dos surcos centrales para medir el rendimiento. Los lotes de baja y alta fertilidad recibieron 26 y 78 kg/ha de P, respectivamente. Los valores de heredabilidad fueron de 0.61 y 0.57 en las condiciones de baja y alta fertilidad, respectivamente.

EFEECTO DE LA SELECCION EN DIFERENTES DENSIDADES EN EL  
RENDIMIENTO DEL FRIJOL, Phaseolus vulgaris L.

J. Ariel Gutiérrez, James García y Shree P. Singh

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)  
A.A. 6713, Cali, Colombia.

En dos cruzamientos de frijol Phaseolus vulgaris L., se practicó selección por rendimiento en tres densidades de siembra: baja (4 pl/m), media (8 pl/m) y alta (16 pl/m), desde las generaciones  $F_2$  a  $F_7$ . De cada cruzamiento y en cada densidad se seleccionaron 6 líneas. Las 36 líneas seleccionadas y sus 13 padres, se evaluaron posteriormente en cuatro densidades: baja, media, alta y muy alta (24 pl/m), en un ensayo dispuesto como franjas divididas en un látice 7 x 7 con tres repeticiones.

Los resultados del primer semestre de evaluación indican que la selección por rendimiento fue efectiva sólo en un cruce entre padres de grano pequeño por mediano. En éste, las líneas originadas en densidad alta fueron superiores a las de densidad baja. La densidad baja no es buena para evaluar rendimiento pues los dos cruzamientos presentaron un rendimiento estadísticamente inferior al de las otras tres densidades.

STATUS DE LA COLECCION MUNDIAL DE FRIJOLES Phaseolus

Rigoberto Hidalgo

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)

A.A. 6713, Cali, Colombia.

En 1975, CIAT fue designado como el banco depositario para preservar la colección mundial de frijoles del género Phaseolus. Para cumplir con esta responsabilidad, CIAT creó la Unidad de Recursos Genéticos con instalaciones adecuadas y personal especializado para manejar dicha colección. El banco se formó a partir de la colección de trabajo que tenía el Programa de Frijol y luego con el aporte de la mayoría de las colecciones conocidas de los países de Latinoamérica, Norteamérica y Europa. Hasta el momento se han recibido donaciones de germoplasma de 63 países, de los cuales se han introducido aproximadamente 40.000 accesiones, correspondientes a 4 especies cultivadas y 28 especies silvestres.

Las principales responsabilidades en el manejo del germoplasma de frijoles del género Phaseolus son: adquisición, multiplicación, caracterización-evaluación, documentación y distribución libre de dicho germoplasma a los investigadores agrícolas de los programas nacionales. Énfasis ha sido dado al Phaseolus vulgaris como consecuencia de la principal prioridad del CIAT en conservar esta especie.

Del total de germoplasma introducido, se han incrementado cerca de 23.000 accesiones que están disponibles para distribución. De este material, el 90% es P. vulgaris, el 7% corresponde a otras especies domesticadas, el 2% es de especies silvestres ancestrales y menos del 0.5% son especies silvestres no ancestrales.

Distribución porcentual del germoplasma disponible de P. vulgaris según color de la semilla y hábito de crecimiento (1987)

| Hábito<br>crecim. | Color semilla (%) |       |          |      |      |      |        |       | Total |
|-------------------|-------------------|-------|----------|------|------|------|--------|-------|-------|
|                   | Blanco            | Crema | Amarillo | Café | Rosa | Rojo | Morado | Negro |       |
| I                 | 7.2               | 3.7   | 4.9      | 1.2  | 1.2  | 2.0  | 1.7    | 1.6   | 23.5  |
| II                | 1.6               | 1.1   | 0.4      | 0.4  | 0.3  | 0.4  | 0.5    | 7.2   | 11.9  |
| III               | 6.3               | 8.0   | 3.2      | 1.5  | 1.9  | 6.7  | 2.0    | 6.9   | 36.5  |
| IV                | 5.3               | 5.8   | 3.0      | 1.6  | 1.4  | 2.3  | 1.7    | 6.2   | 27.3  |
| Total             | 20.4              | 18.6  | 11.5     | 4.7  | 4.8  | 11.4 | 5.9    | 21.9  | 100.0 |

Estado de la colección de frijol de la Unidad de Recursos Genéticos de CIAT hasta diciembre 1987

| Especie   | No. de accesiones |               |
|---|-------------------|---------------|
|   | Introducidas      | Incrementadas |
| <u>P. vulgaris</u>                                  | 34.665            | 20.743        |
| <u>P. vulgaris</u> silvestres ancestrales           | 410               | 357           |
| <u>P. lunatus</u>                                   | 2.835             | 844           |
| <u>P. lunatus</u> silvestres ancestrales            | 97                | 41            |
| <u>P. coccineus</u> subsp. <u>coccineus</u>         | 928               | 439           |
| <u>P. coccineus</u> subsp. <u>polyanthus</u>        | 460               | 246           |
| <u>P. coccineus</u> silvestres ancestrales          | 102               | 24            |
| <u>P. acutifolius</u>                               | 143               | 116           |
| <u>P. acutifolius</u> silvestres ancestrales        | 57                | 57            |
| Silvestres no cultivadas                            |                   |               |
| <u>P. angustissimus</u> , <u>P. leptostachyus</u> , |                   |               |
| <u>P. esperanzae</u> , <u>P. filiformis</u> ,       |                   |               |
| <u>P. glaucocarpus</u> , <u>P. pauciflorus</u> ,    |                   |               |
| <u>P. glabellus</u> , <u>P. grayanus</u> ,          |                   |               |
| <u>P. jaliscanus</u> , <u>P. macrocarpus</u> ,      |                   |               |
| <u>P. macrolepis</u> , <u>P. maculatus</u> ,        |                   |               |
| <u>P. pedicellatus</u> , <u>P. polystachyus</u> ,   |                   |               |
| <u>P. plufiflofus</u> , <u>P. pachyrrhizoides</u> , |                   |               |
| <u>P. polymorphus</u> , <u>P. scabrellus</u> ,      |                   |               |
| <u>P. ritensis</u> , <u>P. ovalifolius</u> ,        |                   |               |
| <u>P. tuerckheimii</u> , <u>P. wrightii</u> ,       |                   |               |
| <u>P. anahuacensis</u> , <u>P. floribundus</u> ,    |                   |               |
| <u>P. neglectus</u> , <u>P. striatus</u> ,          |                   |               |
| <u>P. canthotrichus</u> , <u>P. parvulus</u>        | 307               | 61            |
| Total   | 40.005            | 22.928        |

EVIDENCIA DE DIFERENCIAS DE ALELOS DE ISOZIMAS ENTRE LOS DOS  
MAYORES ACERVOS GENETICOS EN Phaseolus vulgaris

Susan L. Sprecher y M. Wayne Adams

Crop and Soil Sciences Department, Michigan State University  
East Lansing, MI 48824, USA  
Bean Cowpea CRSP

Los dos principales acervos genéticos reconocidos en Phaseolus vulgaris con base en las diferencias en el tamaño de la semilla, la región de domesticación, los marcadores de faseolina, etc., tienden a diferir en los alelos que ellos llevan, en seis a ocho loci de enzimas o proteína. Entre las razas nativas de líneas de frijol de muestras de Malawi, los dos genotipos más numerosos de isozima consistieron en alozimas alternativas en seis loci, y se asociaron con el tamaño de semilla grande y pequeño. Con base en la evidencia de isozima y de hábito de crecimiento parece que no ha ocurrido una recombinación exhaustiva entre los acervos genéticos en Malawi, debido a barreras genéticas, y no a barreras geográficas. Además, entre las líneas que llevan variantes de Enano Letal y de faseolina ya asociadas con los dos acervos genéticos, y entre los cultivares de frijol común actualmente en uso en los EE.UU., hay una alta homogeneidad para genotipo de isozima dentro del acervo. La presencia de barreras fuertes de recombinación, señalada mediante la diferenciación de isozimas y por la esterilidad masculina asociada con la heterocigocidad de alozima, tiene consecuencias para el mejoramiento futuro del frijol común vía el interapareamiento entre los acervos genéticos. También apoya la conclusión de que está ocurriendo una especiación incipiente en Phaseolus vulgaris.

VARIANTES DE ISOZIMA EN DOS LOCI DE DIAFORASA BETA-NADH EN FRIJOL COMUN  
(Phaseolus vulgaris L.) Y SUS CORRELACIONES CON LOS ACERVOS GENETICOS

Susan L. Sprecher y M. Wayne Adams

Crop and Soil Sciences Department, Michigan State University  
East Lansing, MI 48824, USA  
Bean Cowpea CRSP

Las isozimas de diaforasa beta-NADH (DIAP: un término general para ciertas flavoproteínas de oxidoreductasa), se identificaron como productos de dos loci estrechamente ligados en Phaseolus vulgaris cultivado. El locus Diap-1 demostró tener tres alelos, denominados Fast, Slow, e Intermediate (Rápido, Lento e Intermedio) con base en su movilidad en el sistema usado, que empleaba electroforesis en gel de almidón, y un alelo Null (Nulo), sin ninguna actividad. Alelos Fast, Slow y Null se han hallado en el locus 2-Diap. El patrón de bandas producido en la electroforesis señala que la enzima DIAP más activa en frijol es un tetramero, la holoenzima está formada por cuatro subunidades, y que las subunidades producidas por alelos en Diap-1 y Diap-2 interactúan para formar multimeros. En una planta homocigota con alelos activos en ambos loci DIAP, se producen cinco isoenzimas tetraméricas, y en consecuencia cinco bandas son visibles en el gel electroforético.

Este estudio muestra que DIAP se diferencia genéticamente entre los acervos genéticos de semillas grandes y de semilla pequeña en frijol, y que muestra una variación alélica específica dentro de sub-grupos de tipos domesticados. No se han hallado hasta el momento varias combinaciones de aquellos alelos específicos para diferentes acervos genéticos, y esto sugiere que hay barreras recombinacionales dentro de la especie.

POLIMORFISMOS DE LONGITUD DE FRAGMENTO DE RESTRICCIÓN MITOCONDRIAL  
EN RAZAS NATIVAS DE FRIJOL EN MALAWI

M.M. Khairallah y M. Wayne Adams

Crop and Soil Sciences Department and B.B. Sears (Botany and Plant  
Pathology) Michigan State University, East Lansing, MI 48824, USA  
Bean Cowpea CRSP

Por décadas, el concepto de diversidad genética ha sido un tema sobresaliente para los fitomejoradores. Con el progreso de las técnicas moleculares, ahora podemos estimar la diversidad genética a nivel básico hereditario: la molécula de ADN. Además del genoma nuclear, las células de las plantas contienen dos genomas de tamaño mucho más pequeño, el de los cloroplastos (cp) y de la mitocondria (mt). Ambos genomas son no-Mendelianos en su herencia, siendo el genoma de mt estrictamente materno en la mayoría de las angiospermas. Los genomas de las organelas se han usado para estimar la diversidad dentro las especies y entre ellas, para extraer filogenias y linajes maternos, y para resolver interrogantes que no han sido respondidos en la evolución de las especies vegetales.

En este estudio, los genomas mitocondriales de 23 líneas de frijol y dos especies de Phaseolus se examinan para determinar su diversidad usando la técnica de polimorfismo de longitud de fragmento de restricción (RFLP). Veinte de estas líneas se recogieron de Malawi, y muestran diferencias en los caracteres morfo-agronómicos y en los patrones de isozima. Las otras líneas son cultivares puros mejorados, 'Mecosta', 'Sanilac' y 'Tendergreen'. Una accesión de P. coccineus y otra de P. acutifolius también se usaron para comparar la cantidad de variación intraespecífica versus interespecífica.

La técnica de RFLP consiste en el aislamiento de mtDNA, digiriéndolo

con diversas endonucleasas de restricción que reconocen diferentes secuencias palindrómicas y separando los fragmentos generados por electroforesis en gel de agarosa. Un polimorfismo se ve como una diferencia en migración de una banda(s) o como la ausencia/presencia de banda(s) y señala una mutación en un par de bases o un suceso de inserción. El genoma de mt de frijol es grande y los patrones de restricción que genera son muy complejos. En consecuencia, para detectar los RFLP, el ADN tiene que ser transferido un soporte sólido (de nitrocelulosa o nylon) por el método conocido como "Southern Blot" y se hibrida con sondas radioactivamente marcadas. Las sondas usadas en este estudio son grandes cósmidos clonados al azar (34-48 kb) del genoma de mt de frijol, y fueron proporcionados gentilmente por el Dr. C. Chae (Univ. de Florida, Gainesville).

Hasta el momento, 4 sondas x 8 combinaciones de endonucleasas se han examinado. Los patrones de restricción de P. coccineus y de P. acutifolius son muy diferentes de los de P. vulgaris. Tres RFLP's intraespecíficos se han detectado que diferencian las líneas de semilla pequeña y grande de Malawi. Los 3 cultivares examinados eran similares y además parecidos a las líneas de semilla pequeña. Dos otros RFLP distinguieron a 'Mecosta' de todas las otras líneas de frijol. Se necesitan más dtos antes de poder concluir que los genomas de mt de los dos acervos genéticos de frijol (de semilla grande y pequeña) son distintos. La divergencia porcentual de secuencias dentro de la especie Phaseolus será calculada por el método de fragmento compartido a medida que se examinan más sondas.

METODOLOGIA PARA EVALUAR PROGENIES F<sub>5</sub> A PARTIR DE SELECCIONES  
INDIVIDUALES F<sub>4</sub> DE FRIJOL VOLUBLE (Phaseolus vulgaris L.) EN  
EL SISTEMA DE RELEVO CON MAIZ (Zea mays L.)

Alberto Román Vélez

Programa Leguminosas de Grano y Oleaginosas Anuales  
Centro Regional de Investigación "La Selva"  
A. A. 100, Rionegro, Antioquia, Colombia

En el Centro Regional de Investigación, ICA "La Selva", situado en el municipio de Rionegro, Antioquia, Colombia, se sembraron ocho ensayos, entre 1986 y 1987 con el fin de determinar una nueva metodología para evaluar progenies F<sub>5</sub>, de frijol voluble (Phaseolus vulgaris L.) en el sistema de relevo con maíz (Zea mays L.). Se encontró que el sistema de parcelas pequeñas (0.84 m<sup>2</sup>) sirve para evaluar y tamizar grandes cantidades de material en lo que respecta al rendimiento, el peso de 100 semillas, días a madurez fisiológica y días a floración, utilizando cuatro repeticiones. Se obtiene así un ahorro del 77.76% del área sembrada, en comparación con la siembra en parcelas de seis sitios y tres repeticiones, disminuyendo de esta manera los costos de la investigación.

ANALISIS DE PATRONES DE GENOTIPOS EN AÑOS Y DE LOCALIDADES EN AÑOS,  
DE PRUEBAS REGIONALES DE FRIJOL BLANCO

R.J. Redden y I. DeLacy

Department of Primary Industries  
D.P.J. Hermitage Research Station  
Warwick, Qld. 4370, Australia

Se examinaron los datos de rendimiento de granos de seis años de pruebas regionales cultivadas en una amplia variedad de localidades en Queensland, Australia, con respecto a las tendencias en la interacción ambiente x genotipo mediante análisis de patrones. Un total de 21 genotipos se incorporó en más de un año, con un máximo de 14 en cualquier año. Hasta 4 localidades se usaron con un máximo de 10 en cualquier año. Las matrices de las estimaciones de disimilitud dentro de años para las localidades, se combinaron en los años para nueve localidades, con el objeto de proporcionar una matriz completa a pesar de la ausencia de combinaciones específicas en años específicos. Las localidades se clasificaron en grupos que reflejaban la proximidad geográfica y una separación entre el manejo con riego y el riego temporal. Dentro de los años, la clasificación de genotipos fue afectada por: la respuesta al riego; la reacción a la roya; el añublo común y la deficiencia de zinc; el hábito de planta erecto vs el hábito prostrado (tipo II); y la madurez.

TAMIZADA DE GERMOPLASMA DE Phaseolus vulgaris POR HABILIDAD  
GENERAL DE NODULACION

R.J. Redden, A. Diatloff y T. Usher

Department of Primary Industries  
D.P.J. Hermitage Research Station  
Warwick, Qld. 4370, Australia

Un banco de germoplasma inicial de 1462 accesiones se calificó por su capacidad para nodular con *Rhizobium* autóctono, en parcelas divididas con tratamientos de fertilizante nitrogenado. Una tamizada secundaria del 6% superior en una prueba replicada identificó 19 accesiones promisorias. Estas, más algunos testigos de CIAT y locales, se compararon en cuatro localidades por la formación de nódulos: a) con *Rhizobium* autóctono, b) inoculado con una cepa rhizobial, y c) en la presencia de fertilizante de nitrógeno. Se demostró capacidad general de nodulación a través de sitios y tratamientos en ICA 21573, Epicure y en menor grado Amarillo 155. Algunas accesiones eran específicamente sensibles a la inoculación, una era principalmente sensible al *Rhizobium* autóctono y otras, incluyendo los testigos de CIAT, mostraron respuestas específicas de sitio/tratamiento.

## COMPONENTES DE FIJACION DE NITROGENO EN Phaseolus vulgaris

J.A. Kipe-Nolt y H. Vargas

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)

A.A. 6713, Cali, Colombia.

En 1985 se iniciaron experimentos para evaluar los componentes de la fijación de nitrógeno, con el objeto de seleccionar las líneas más promisorias e incorporar sus caracteres en programas de mejoramiento para una mejor fijación de nitrógeno.

Se realizaron pruebas de invernadero y de campo con genotipos autóctonos africanos y centroamericanos y algunos materiales agronómicamente promisorios de CIAT. Los genotipos variaron en hábito de crecimiento.

Se determinó el número de nódulos/planta en diferentes estados durante el ciclo de crecimiento de las plantas, con base en el cuál se derivaron los parámetros nodulación temprana, máxima, tardía y total. También se evaluaron la actividad específica de nódulos, el uso de los carbohidratos y la sensibilidad al N mineral.

Los genotipos variaron ampliamente según estas características, y las diferencias no parecían estar relacionadas con el hábito de crecimiento. Esta variabilidad se puede usar para seleccionar genotipos superiores para cada parámetro e incluirlos en programas de mejoramiento para una mejor fijación de nitrógeno.

## MEJORAMIENTO DE FRIJOL EN LA REGION DE LOS GRANDES LAGOS DE AFRICA

Pierre Nyabyenda

ISAR, B.P. 138, Butare, Rwanda

El programa regional de frijol tiene como meta desarrollar una tecnología de mínimos insumos para beneficio de los agricultores pobres, con base en variedades mejoradas y resistentes a las enfermedades y plagas, junto con sistemas de cultivo a base de frijol para la conservación y el mejoramiento de los suelos. El trabajo es efectuado por una red de científicos colaboradores en los programas nacionales de Zaire (PNL), Burundi (ISABU) y Ruanda (ISAR), en coparticipación con científicos regionales de IRAZ y CIAT. La sostenibilidad a largo plazo del programa se obtiene a través de adiestramiento y talleres, que aprovechan la capacidad de investigación de científicos individuales, y desarrollan vínculos colaborativos más fuertes entre los científicos de países vecinos. La sostenibilidad de la tecnología generada se asegura al incentivar programas nacionales para involucrar al agricultor en el proceso de investigación y al trabajar con proyectos de desarrollo en investigaciones a nivel de finca orientadas a combinar una mejor productividad con la conservación de suelos. Los mecanismos para lograr colaboración en la generación de tecnologías son los viveros regionales de mejoramiento de variedades y los sub-proyectos.

Las introducciones incluyen los viveros VEF y EP de CIAT cada año. Otras introducciones incluyen los viveros internacionales de enfermedades, especialmente para mancha angular (BALSIT), antracnosis (IBAT), añublo de halo (IBHEN) y Ascochyta. Estas son las enfermedades más importantes del frijol en la región. El material híbrido de generación temprana también se introduce de CIAT para usar en la selección local. Una línea desarrollada por el programa de Ruanda del híbrido de Rubona 5 x G 7480 (Wulma) se ha

codificado como RWR 221, y ha resultado excepcionalmente promisorio en pruebas a nivel de finca. En breve se liberará para su multiplicación y se hará la distribución de semillas a los agricultores.

Los viveros regionales se forman cada año con materiales de los tres esquemas de pruebas varietales de programas nacionales. Forman el núcleo de todos los proyectos de investigaciones colaborativas entre los países, y también sirven para incentivar la colaboración entre diferentes disciplinas dentro de los programas nacionales. Finalmente, al nivel del AFBYAN, sirven para reunir los esfuerzos de los tres programas regionales africanos a través de un intercambio sistemático de las mejores variedades.

El 'Pepiniere Regionale de Lignéés Avancées de l'Afrique Centrale' se forma cada año en septiembre con las variedades que entran en las pruebas de rendimiento preliminares ('Essais Comparatifs') de cada país. Forma el núcleo del esquema regional de pruebas, y es la base de los sub-proyectos regionales. Las variedades del PRELAAC se evalúan por los rasgos individuales que se estudian en los sub-proyectos, incluyendo tolerancia a la mosca del frijol, *Ascochyta*, resistencia a la antracnosis, añublo de halo y mancha angular. Aprovechando la experiencia de países vecinos con el mismo grupo de materiales, se puede generar mucha más información que la que sería posible por cualquier programa nacional individual. De 100 variedades de frijol arbustivo y 49 variedades de frijol trepador en el PRELAAC de 1988, se seleccionaron 14 de cada tipo para las pruebas regionales de rendimiento de 1989 (ERGL).

Con respecto al añublo de halo hubo en general un excelente acuerdo entre los resultados de invernadero en Inglaterra (NVRS) con la raza 3 y las observaciones en el campo en Kisozi (Burundi), donde se sabe que la raza 3 predomina, como en el resto de la región. La situación para la antracnosis era más compleja. A 321, AND 303 y ZAV 83052 fueron resistentes en los cuatro sitios de prueba, pero la mayoría de las líneas mostraron reacciones diferenciales en los sitios, señalando una

considerable variación patogénica. Con respecto a la mancha angular, hubo un buen acuerdo principalmente entre los resultados de Rubona (Ruanda) y Mulungu (Zaire). Las mejores fueron A 364, A 74, Ecuador 299, G 2858, XAN 68 y ACV 83031. Con respecto a la mosca del frijol, hubo diferencias significativas en el marchitamiento entre las variedades. Algunas de las variedades del vivero sufrieron un marchitamiento hasta de 98%. Las mejores fueron A 364, AND 10 y RWV 78. Por primera vez, se obtuvo resistencia combinada al BCMV, al añublo de halo y a la antracnosis en una línea de frijol trepador, ZAV 83052.

Los sub-proyectos regionales prioritarios en control de plagas y enfermedades son: el de antracnosis y añublo bacteriano, como las principales enfermedades transmitidas por la semilla que causan varios problemas en programas de multiplicación de semillas; el de mancha angular, como la enfermedad foliar más difundida y que reduce el rendimiento; el de mosca de frijol, como la plaga más generalizada y devastadora. De importancia local son los de *Ascochyta*, de mancha foliar harinosa y de pudrición radical.

El sub-proyecto de antracnosis tiene como sede a ISAR en Ruanda. La antracnosis es probablemente el organismo patogénico transmitido por la semilla de mayor importancia en la región. Los estudios sobre la variabilidad del organismo patogénico de la antracnosis en Burundi y Ruanda han revelado la presencia de cuatro y siete razas diferentes respectivamente. En ambos países Cornell 49-242, que tiene el muy usado gen ARE, fue susceptible en el campo. El sub-proyecto incluye un programa de mejoramiento cuyo objetivo es desarrollar resistencia estable en germoplasma bien adaptado localmente. G 2333 ofrece resistencia excelente a todas las razas conocidas, y los resultados preliminares señalan que ésto se basa en varios genes.

El sub-proyecto de añublo de halo tiene su sede en Burundi (ISABU) y el trabajo de campo se lleva a cabo a Kisozi. Con base en el trabajo

efectuado en Inglaterra (NVRS), se sabe que la raza 3 predomina en la región. La raza 1 está también presente pero no parece ser muy importante. La raza 2 no se ha presentado, pero se halla en la región vecina de SADCC. La resistencia a la raza 3 es mucho menos común que la resistencia a la raza 2. El primer objetivo del proyecto de añublo de halo, en consecuencia, es incorporar resistencia a la raza 3 en el germoplasma mejorado y el segundo objetivo a más largo plazo es desarrollar resistencia sin especificidad a la raza. La mayoría de las variedades actualmente disponibles a los agricultores son susceptibles al añublo de halo, y esto plantea un problema serio especialmente para la multiplicación de semillas. Una línea del 1988 PRELAAC demostró resistencia no específica al añublo de halo, A 204, y ella se debe usar como progenitor en cruzamientos futuros. Una línea resistente a raza 3 ya ha sido desarrollada de Kilyumukwe, una variedad de Ruanda promisoria pero susceptible.

El objetivo del sub-proyecto de BCMV es desarrollar germoplasma resistente a los síntomas del mosaico y de la raíz negra. En CIAT, se efectúan cruzamientos, retrocruzamientos y selección de generaciones tempranas, con una mezcla de las cepas Florida y NL-3. Los materiales luego se examinan en el campo en Rubona (ISAR) bajo infección natural, usando esparcidores establecidos con semillas infectadas. El problema del BCMV ha sido más grave en las variedades volubles. Se han desarrollado nuevas líneas resistentes. Por ejemplo GLB 1 es una línea resistente que procede de un cruzamiento con C 10, una variedad voluble bien conocida de Ruanda. GLB 6 es una versión de G 2333 resistente al mosaico.

La pudrición radical se debe especialmente a *Fusarium solani* y a *Rhizoctonia*. El examen selectivo de casas de mallas en suelo de sitios de problema señala que hay resistencia disponible.

Las encuestas señalan que los agricultores más pobres frecuentemente tienen que comprar semillas, mientras que los agricultores más ricos pueden

mantener semilla de reservas domésticas. Esto señala que sería posible enfocar las nuevas variedades de frijol a los agricultores más pobres asegurando la disponibilidad de semilla en épocas críticas del año. Para el consumo, los agricultores van al mercado o a una tienda local, pero en general no compran a sus vecinos. Al contrario, al comprar frijol para semilla, los agricultores acuden principalmente a sus vecinos. La mayoría de ellos no confía en los negociantes del mercado que pueden mezclar semilla de diferentes regiones. Hay una necesidad, en consecuencia, de estimular la multiplicación descentralizada de semilla mejorada por los mismos pequeños agricultores, e identificar más canales efectivos para la distribución de semilla.

623  
- 1 010 1994

DISTRIBUCION DE FRIJOL Y CARACTERISTICAS DEL SUELO EN  
AREAS DE PRODUCCION EN AMERICA LATINA

J.N. Fairbairn

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)  
A.A. 6713, Cali, Colombia.

Introducción

Esta serie de afiches es para mostrar de una manera muy general una parte del trabajo de la Unidad de Estudios Agroecológicos, la cual tiene como principal objetivo coleccionar, organizar y analizar información sobre las áreas de interés de los programas del CIAT. El nivel más alto de la definición de estas áreas se muestra aquí como un estudio continental de la geografía del cultivo de frijol y, al combinar esta distribución con información de suelos y de clima, se compila un catálogo de los ambientes de cultivo existentes.

Colección de Datos

Información sobre el área de producción de frijol fue obtenida para todos los países en América Latina y el Caribe de varias fuentes disponibles. Las fuentes incluyen Censos Agropecuarios, Anuarios de Estadísticas Agropecuarias, Informes Regionales e información personal.

- 1) Se usaba la información más reciente por país.
- 2) Igualmente, se usó la información colocando puntos en las regiones políticas o naturales más pequeñas.
- 3) Se chequeó la consistencia con otras fuentes, e igualmente por experiencia local.

### Construcción del Mapa

Puntos representando 1000 hectáreas de frijol fueron colocados en el mapa, usando como base topográfica los mapas O.N.C., escala 1:1.000.000, y fueron localizados usando información topográfica dentro de divisiones políticas. Se usaron también mapas de la utilización de la tierra, imágenes de "LANDSAT", y en algunos casos la base de datos climatológicos en el CIAT (SAMMDATA).

### Características del Suelo

Puntos fueron digitalizados usando una mesa "ALITEK" y fueron dibujados a escala 1:5.000.000, y en la misma proyección del Mapa Mundial de Suelos de la FAO. Cada punto entonces fue marcado con una unidad de suelo, que incluye varios tipos. Características de los tipos de suelo fueron tomadas de descripciones de calicatas representativas y análisis de laboratorio de la publicación de la FAO. Los mapas presentes muestran las áreas de producción que son limitadas por pH bajo y bajo nivel de fósforo disponible. Parece que en el caso del fósforo casi la mitad (47%) del área sembrada tiene niveles adecuados de fósforo (>10ppm), 20% tiene deficiencia (<5 ppm) y 33% se beneficiaría de fertilización fosfórica o introducción de variedades más eficientes en la utilización de fósforo (niveles de 5 a 10 ppm).

¿ SON LOS ANDES MERIDIONALES UNA ZONA MAS AMPLIA DE DOMESTICACION DEL  
FRIJOL COMUN Phaseolus vulgaris L.?

J. Tohme, J. Vargas, W. Roca, y D.G. Debouck

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)  
A.A. 6713, Cali, Colombia.

Los recientes análisis bioquímicos han proporcionado evidencia adicional en el sentido de que los Andes meridionales han sido un centro de domesticación del frijol. En los cultivares tradicionales de semilla grande, se identificaron varios tipos de faseolina diferentes de los hallados en Colombia y en Mesoamérica pero sus contrapartes silvestres no se han caracterizado todavía plenamente. Veinticuatro accesiones de frijol común silvestre de recientes exploraciones de germoplasma en Perú y Bolivia meridional fueron analizados por SDS/PAGE. Todos los tipos de faseolina hallados en razas nativas cultivadas de los Andes meridionales ahora se han hallado en los familiares silvestres de P. vulgaris provenientes de esa zona, con la excepción de la faseolina 'A'. Vale la pena mencionar la alta frecuencia de faseolina 'H' en las poblaciones silvestres de Cuzco. Además tipos nuevos de faseolina se han hallado en Perú meridional ('K') y en Bolivia ('To' y 'Ta'), no identificados hasta el presente en razas nativas, lo que sugiere por lo tanto un "efecto fundador" en la domesticación del frijol en esa zona. Los tipos de faseolina más frecuentes en las razas nativas 'T', 'C' y 'H' también se hallaron en poblaciones silvestres con un rango geográfico más amplio, aproximadamente más de 2300 km desde Junín a Tucumán. Nuestros resultados sugieren que el frijol de los Andes meridionales se domesticó en más de un lugar, pero quizás repetidamente en lugares diferentes de ese rango. La evidencia definitiva tendría que buscarse en estudios de perfiles de isozimas o en análisis de mt ADN.

## EVIDENCIA BIOQUIMICA DE DOS ACERVOS GENETICOS DIFERENTES EN FRIJOL LIMA

A. Maquet, C.E. Posso y D.G. Debouck

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)

A.A. 6713, Cali, Colombia.

Algunas muestras de Phaseolus lunatus L. (82 formas cultivadas y 14 formas silvestres) de diferentes países tropicales fueron analizadas por la técnica de SDS/PAGE con respecto a la proteína total de almacenamiento de las semillas. Dos familias principales de patrones electroforéticos se pueden identificar entre los materiales cultivados y detectarse en dos diferentes ascendientes silvestres, uno distribuido desde Jalisco, México, hasta Salta, Argentina, a lo largo de las laderas orientales de los Andes, y otro en Cajamarca, Perú. Además, hay un patrón intermedio que se presenta en una forma silvestre en Panamá. Estos resultados confirman la existencia de por lo menos dos grupos de formas silvestres y apoyan la idea de domesticaciones separadas, también manifiestan conformidad con la evidencia arqueológica. La variabilidad según los patrones de la proteína de almacenamiento de las semillas es mayor en el Perú y en los altiplanos circundantes, ya que los Limas Grandes y sus ascendientes silvestres muestran patrones más variables en comparación con Mesoamérica. El morfotipo de semilla Lima Grande frecuentemente se asocia con el patrón peruano, mientras los morfotipos Sieva y Potato se asocian con el patrón mesoamericano. Aunque no es una correlación estricta, un tamaño de semilla grande se asocia generalmente con el patrón peruano; aparentemente no hay correlación entre el tipo de patrón y la forma de semilla o el color. La falta de correlación se manifiesta aún más en una raza nativa de Nariño, Colombia (DGD-1336), un tipo similar a Lima Grande que segrega por color de semilla y muestra los 3 patrones (Perú, Panamá y Mesoamérica). Este caso de introgresión natural señalaría que los dos acervos genéticos bien separados que se superponen en Colombia Meridional son todavía

genéticamente compatibles. Estos resultados preliminares se deben confirmar al probar más materiales, especialmente formas silvestres, ya que el último tipo también muestra resistencia al bruchido Acanthoscelides obtectus (Say).

HYBRIDACION INTERESPECIFICA PARA EL MEJORAMIENTO DE Phaseolus vulgaris

V. Schmit

Proyecto Colaborativo CIAT/Universidad de Gembloux  
Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)  
A.A. 6713, Cali, Colombia.

Objetivo

Introducir características interesantes de otra especie de Phaseolus a P. vulgaris con énfasis en la resistencia a Ascochyta y a la mosca del frijol.

Especies a cruzar con P. vulgaris:

Phaseolus coccineus, P. polyanthus, P. purpurascens

Metodología

1. Colección y aumento de semilla de P. coccineus y P. polyanthus.
2. Evaluación y selección de accesiones interesantes de P. coccineus y de P. polyanthus en CIAT.
3. Cruzamiento entre las líneas elites de P. vulgaris y P. coccineus y líneas seleccionadas de P. polyanthus
4. Selección de híbridos interespecíficos resistentes a plagas y enfermedades
5. Integración de líneas resistentes homogéneas al VEF, al EP, y al programa de mejoramiento de frijol.

Tipo de cruzamientos creados en Gembloux:

Cruzamientos directos: usando P. vulgaris como progenitor femenino y P. coccineus o P. polyanthus como progenitor masculino.

Cruzamiento complejo: cruzamiento entre una línea silvestre de P. coccineus o de P. purpurascens como progenitor femenino y P. vulgaris como progenitor masculino, retrocruzamiento del F<sub>1</sub> con P. coccineus o P. polyanthus, y retrocruzamiento del F<sub>1</sub> con P. vulgaris; o recíproco.

Selección por resistencia a:

|                | Ascochyta   | Mosca del Frijol                        |
|----------------|---|---|
| F <sub>1</sub> | Aumento de semillas en Popayán                        |   |
| F <sub>2</sub> | Selección individual                                  | Selección en A.V.R.D.C. por             |
| +              | en Popayán  | resistencia a mosca del frijol          |
| F <sub>3</sub> |   | y caracteres agronómicos                |
| F <sub>4</sub> | Selección individual en                               | Selección en A.V.R.D.C. por             |
|                | Popayán y Rionegro                                    | resistencia mosca del frijol            |
| F <sub>5</sub> | Selección por resistencia a                           | Selección por caract. agronóm.          |
|                | enfermedades y tipo de planta                         | Retrocruzamiento con <u>P. vulgaris</u> |
|                | de <u>P. vulgaris</u>                                 |   |
| F <sub>6</sub> | Continuación del mismo esquema de selección           |   |
| y              | Selección de líneas homogéneas y resistentes          |   |
| siguientes     | a integrarse en viveros del Programa de Frijol, en el |   |
| progenies      | en el VEF y el EP.                                    |   |

ESTUDIO ELECTROFORETICO DE FASEOLINA EN BANCOS DE GERMOPLASMA  
DE FRIJOL COMUN EN AFRICA

M. Triana, D.G. Debouck, H. Ramirez, y W. Roca

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)  
A.A. 6713, Cali, Colombia.

Los cruzamientos hechos entre el acervo genético mesoamericano de Phaseolus vulgaris L. y el acervo genético del sur andino para combinar su mayor productividad y el tipo de granos más grande, respectivamente, a menudo fracasaron a causa de dos genes dominantes complementarios que causan debilidad híbrida. Surge el interrogante, sin embargo, de si los recombinantes naturales podían existir donde los dos acervos genéticos estaban en contacto por un periodo largo. Un lugar para investigar con condiciones climáticas apropiadas podría ser el oriente de Africa, donde el frijol fue traído desde los centros de origen americanos hace 2 ó 3 siglos y donde se ha encontrado cruzamiento natural. Después de un análisis de SDS/PAGE en 275 accesiones homogéneas de frijol de 6 países del oriente africano, parece que la faseolina 'T' es dominante, seguida por los tipos 'S' y 'C'; no se hallaron recombinantes entre los dos acervos genéticos. El genoplasma del sur de los Andes forma por lo tanto la principal parte de las mezclas del oriente africano, quizás por su atractivo tamaño grande de semilla. Aunque algunas variedades criollas están muy cercanas a sus contrapartes sudamericanas, difieren sin embargo por sus frecuencias, presiones selectivas específicas y/o caracteres adaptativos.

## DIFERENCIAS VARIETALES EN TANINOS CONDENSADOS DE FRIJOL COMUN

L. R. Lareo

Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT)

A.A. 6713, Cali, Colombia.

Se hallaron grandes diferencias varietales entre los ocho colores primarios de testa de frijol común (Phaseolus vulgaris L.) con respecto al tamaño molecular, inferido por las diferencias en absorptividad de sus procianidinas medidas por el método de BuOH acidificado. No se halló ninguna relación entre los colores y el contenido total de taninos por la prueba de vanilina o BuOH acidificado, para taninos crudos o "verdadero", por el método de PVP. Estas diferencias se deberían a la diferente composición de fracciones poliméricas como se puede visualizar en los cromatogramas de papel circular. Estos resultados implican claramente que la cuantificación verdadera de los taninos condensados en el frijol común y quizás en otros alimentos y en alimentos para animales requiere la preparación de sus propias normas porque no es posible generalizar con base en sólo un producto para todos los materiales evaluados y porque las referencias comunes como catequina y ácido tánico tienen un comportamiento diferente y no reflejan la composición y la verdadera cantidad de los taninos en el material evaluado.

## MEJORAMIENTO POR TOLERANCIA A SEQUIA EN FRÍJOL

J.A. Acosta G., F.J. Ibarra P., A. Pajarito R., R. Ochoa M.,  
R. Lépiz I. y M.W. Adams

Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP)  
Apartado Postal 186, Durango, Durango, México

De los aproximadamente 2 millones de ha sembradas anualmente en México, en el 87% de esta superficie el cultivo depende para su desarrollo exclusivamente de el agua de las lluvias. La mayor parte de la superficie bajo temporal se siembra durante el verano y se localiza en la región semiárida del centro-norte.

El Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias de México (INIFAP), inició este proyecto de mejoramiento en 1980 y en 1982 la Universidad Estatal de Michigan (B/C-CRSP, Title XII) se unió al INIFAP para trabajar en forma colaborativa.

Dentro de los logros obtenidos a la fecha, se tienen los siguientes:

### Germoplasma:

De la evaluación sistemática en tres etapas, de 8.700 genotipos evaluados, se cuenta con un grupo aproximado de 40, que poseen una tolerancia destacada en relación al promedio.

### Conocimientos:

- a) A la fecha, no se ha identificado una característica (un gen), ni indicios de su existencia, que por si misma explique la tolerancia a la sequía observada en frijol.

- b) Las características que parecen estar asociadas con la tolerancia a la sequía en frijol son: un sistema radicular profuso y/o profundo, la sensibilidad estomatal, la pubescencia y movimiento foliar, y la capacidad de remobilización de asimilados almacenados antes de que ocurra la sequía (antes del llenado de grano).
- c) Los genotipos de ciclo vegetativo intermedio, presentan en respuesta a la sequía, una marcada plasticidad fenológica.

#### Metodología:

- a) El agrupamiento de germoplasma en base a su morfología y fenología, facilita la interpretación de los resultados y por consiguiente la identificación de los genotipos más prometedores.
- b) Al evaluar por tolerancia a sequía, es necesario primero definir el nivel de sequía que permita diferenciar los genotipos susceptibles de los tolerantes. Bajo una presión de sequía muy severa, es difícil encontrar diferencias genotípicas.

#### PROYECCION

- 1) El mejoramiento por tolerancia a sequía e incorporación de resistencia a enfermedades bajo un esquema de selección recurrente y trabajando los tipos más importantes en forma separada.
- 2) En el proceso de selección recurrente, evaluación de rendimiento bajo condiciones de sequía de poblaciones segregantes en generaciones tempranas.
- 3) Seguir tratando de identificar características (morfológicas, fisiológicas y bioquímicas) que faciliten la identificación de genotipos tolerantes a la sequía.

MEDICION DEL EFECTO DE LA INTERACCION GENOTIPO x AMBIENTE  
SOBRE LA ADAPTACION Y EL RENDIMIENTO RELACIONADOS CON EL TIEMPO

D.H. Wallace

Cornell University, 402 Bradfield Hall  
Ithaca, N.Y. 14853, U.S.A.

Las pruebas de rendimiento multi-locacionales involucran una gran interacción genotipo x ambiente. Las sumas  $G \times A$  de los cuadrados de ANDEVA de dichas pruebas se dividen usando el análisis de los principales componentes en efectos  $G \times A$  positivos y negativos. La interacción negativa  $G \times A$  representa el descenso en días a floración (o los efectos consiguientes en días a la madurez o rendimiento) causados cuando una mayor temperatura media disminuye el tiempo que necesita el cultivar para desarrollar un nudo. La interacción positiva  $G \times A$  representa el aumento en días a la floración (o los efectos consiguientes en días a la madurez o rendimiento) cuando la misma temperatura alta y/o la mayor duración del fotoperíodo aumentan la actividad de gen del fotoperíodo para incrementar de ese modo el nudo a florecer, resultando en un atraso en días a floración. La actividad del gen del fotoperíodo compite con la "partitioning" al crecimiento reproductivo, lo que es que controla la tasa de acumulación del rendimiento. Una alta tasa de crecimiento de las yemas florales produce un tiempo más corto de días a floración que el crecimiento lento. Una tasa de crecimiento alta y continua de las semillas conduce a una madurez temprana mientras que el crecimiento lento conduce a una madurez tardía. El análisis asimismo asigna  $G \times A$  negativos a los ambientes si afectan el desarrollo y predominantemente a través de la tasa de desarrollo de nudos, y asigna  $G \times A$  positivos si afectan la tasa del desarrollo principalmente mediante el control de la actividad de gen del fotoperíodo.

## ESTRATEGIAS PARA LA SELECCION DE CULTIVARES DE LEGUMINOSAS

H.P. Müller, Th. Büscher, C. Leonards, S. Pick y D. Schaefer

Institute of Genetics, Abt. Biochemical Genetics, University of Bonn  
D-5300 Bonn 1, Kirschallee 1, West Germany

Se presentan diferentes enfoques para la caracterización de genotipos de leguminosa, cuyo uso facilita la selección por rasgos deseables en cruzamientos específicos y programas de retrocruzamiento. Deben hallarse alelos favorables de los genes que controlan los diferentes caracteres. En consecuencia, se comparan pruebas de campo, experimentos fitotrónicos e investigaciones electroforéticas en cultivares y poblaciones silvestres con respecto a su utilidad para el establecimiento de un sistema eficiente para selección según los objetivos de mejoramiento en leguminosas. Las estrategias propuestas, mostradas para Phaseolus, Pisum y Vicia, acelerarán el desarrollo de métodos de campo y de laboratorio, usando marcadores genéticos moleculares (isozimas, RFLP) que ayudan en el trabajo de selección y tienen implicaciones para el mejoramiento adicional del frijol.

APENDICE 1

LISTA DE PARTICIPANTES

Alemania

Hermann P. Müller  
University Professor  
Institut für Genetik, Universität Bonn  
Abt. Biochemische Genetik  
Kirschallee 1  
5300 Bonn, Federal Republic of Germany  
Teléfono: 0228-735518

Argentina

Nicolás Carlos Dantur  
Coordinador del Programa de Poroto  
Estación Experimental Agroindustrial Obispo Colombres  
Casilla de Correo 9 - Las Talitas  
4101 San Miguel de Tucumán, Argentina  
Teléfono: 216561 / 225475  
Telex: 61152 REYES AR

Australia

Robert John Redden  
Senior Plant Breeder  
Department of Primary Industries  
D.P.J. Hermitage Research Station  
Warwick, Qld. 4370, Australia  
Teléfono: 076612944

Brasil

Joao Luiz Alberini  
Fitomejorador  
Hata, Genética e Melhoramento  
Rua 14 de Julho 1817 - 8o. Andar  
Sala 81  
Campo Grande, MS, Brasil

Teléfono: (067) 384-1792

José Eustáquio de Souza Carneiro  
Pesquisador em Melhoramento de Feijao  
EMBRAPA / CNPAF  
Rodovia GYN 12, Km. 10  
Caixa Postal 179  
74.000 Goiania, Goiás, Brasil  
Teléfono: (62) 261-3022  
Telex: 062.2241 EBPA BR

María José de Oliveira Zimmermann  
Coordinadora del Programa Nacional de Pesquisa  
de Frijol  
EMBRAPA / CNPAF  
Caixa Postal 179  
74.000 Goiania, Goiás, Brasil  
Teléfono: (62) 261-3022  
Telex: 062.2241 EBPA BR

Joaquim Geraldo Cáprio da Costa  
Pesquisador - Melhoramento de Feijao  
EMBRAPA / CNPAF  
Rodovia GYN 12, Km. 10  
Caixa Postal 179  
74.000 Goiania, Goiás, Brasil  
Teléfono: (62) 261-3022  
Telex: 062.2241 EBPA BR

Pedro Antonio Arraes Pereira  
Researcher Plant Breeding  
EMBRAPA / CNPAF  
Rodovia GYN 12, Km. 10

Caixa Postal 179  
74.000 Goiania, Goiás, Brasil  
Teléfono: 55 (62) 261-3022  
Telex: 062.2241 EBPA BR

Paulo Miranda  
Pesquisador  
Empresa Pernambucana de pesquisa Agropecuária - IPA  
Avenida General San Martín, 1371 Bonji  
Caixa Postal 1022  
50.000 Recife, PE, Brasil  
Teléfono: 227.0500  
Telex: 0812286

Antonio Sidney Pompeu  
Fitomelhoramento  
Instituto Agronómico  
Avenida Barao de Itapura 1481  
Caixa Postal 28  
13.001 Campinas, Brasil  
Teléfono: (0192) 410511  
Telex: (019) 1059

Leandro Oliveira e Silva  
Pesquisador  
EMGOPA  
Caixa Postal 608  
77.100 Anápolis, Goiás, Brasil  
Teléfono: (062) 3212851

Canadá

Soon J. Park  
Field Bean Breeder  
Agriculture Canada, Research Station

Harrow, Ontario  
Canadá NOR 1G0  
Teléfono: (519) 738-2251  
Telefax: (519) 738-2929

Colombia

Gilberto Bastidas Ramos  
Coordinador Nacional de Leguminosas de Grano  
Instituto Colombiano Agropecuario (ICA)  
Apartado Aéreo 233  
Palmira, Valle, Colombia  
Teléfono: 28167  
Telex: 55749

Alberto de Jesús Román Vélez  
Ingeniero Agrónomo  
Instituto Colombiano Agropecuario (ICA)  
Apartado Aéreo 100  
Rionegro, Antioquia, Colombia  
Teléfono: 2714875

Oscar de Córdoba  
Gerente Investigación y Desarrollo  
CARGILL COLOMBIANA S.A.  
División de Semillas  
Calle 56 Norte # 3-19 La Flora  
Apartado Aéreo 4850  
Cali, Valle, Colombia  
Teléfono: 642271 / 655540  
Telex: 55705 BARCO CO

CIAT

Apartado Aéreo 6713

Cali, Colombia

Teléfono: 675050

Telex: 05769 CIAT CO

Cables: CINATROP

Steve Beebe

Jeffrey White

Michael Dessert

Douglas Pachico

Julia Kornegay

Shree Singh

Cesar Cardona

Joe Tohme

Oswaldo Voysest

Willem Janssen

Michael Thung

Marcial Pastor-Corrales

Judy Kipe-Nolt

Jonathan Lynch

Daniel Debouck

Ariel Gutiérrez

Cesar Cajiao

Carlos Urrea

Albeiro Molina

Harold Patiño

Rigoberto Hidalgo

Yolanda López

Jairo Quiros

Iván Ochoa

Costa Rica

Adrián Morales Gómez  
Jefe Sección Leguminosas de Grano  
Ministerio de Agricultura y Ganadería  
Sabana Sur, Antiguo Colegio "La Salle"  
Apartado 10094  
San José, Costa Rica  
Teléfono: 552027 Ext. 19

James Michael Dessert  
Coordinador, Programa Regional de Frijol en  
Centro América y el Caribe  
CIAT/IICA  
Apartado 55, 2200 Coronado  
San José, Costa Rica  
Teléfono: 290222 Ext. 390 - 454  
Telex: 2144 IICA CR

Cuba

Evelio Juan García Sánchez  
Director del Area Experimental de Granos Velasco  
Ministerio de la Agricultura  
C. Recreo # 21  
Velasco, Holguin, Cuba  
Teléfono: 42109

Benito Faure Alvarez  
Fitomejorador  
Estación Experimental de Granos "El Tomeguín"  
Avenida 85 # 6811 entre 68 y 70  
Alquizar, La Habana, Cuba  
Teléfono: 2829 y 2949

Ecuador

Mario Caviedes Cepeda  
Jefe, Programa de Leguminosas  
INIAP, Estación Experimental Santa Catalina  
Panamericana Sur Km. 17  
Apartado 340  
Quito, Ecuador  
Teléfono: 629-691 / 629-693  
Telex: 2560 INIAP ED

El Salvador

Carlos Atilio Pérez  
Coordinador, Programa de Leguminosas  
CENTA  
Km. 33 1/2 Carretera a Santa Ana  
Nueva San Salvador, El Salvador  
Teléfono: 28-2066

Estados Unidos

Donald H. Wallace  
Professor of Plant Breeding and Vegetable  
Cornell University  
Plant Breeding Department  
Emerson / Bradfield Hall  
Ithaca, New York 14853-1902  
U.S.A.  
Teléfono: (607) 255-1657

Susan Louise Sprecher  
Postdoctoral Research Associate  
Michigan State University  
Crop and Soil Sciences Department  
East Lansing, Michigan 48824  
U.S.A.  
Teléfono: (517) 353-3954  
Telex: 650-264-1762 MCI

Mireille M. Khairallah  
Graduate Student (Ph.D.)  
Michigan State University  
Crop and Soil Sciences Department  
Plant and Soil Sciences Building  
East Lansing, Michigan 48824  
U.S.A.  
Teléfono: (517) 355-2248  
Telex: 650-264-1762 MCI

Catherine Sylvester Madata  
Student - Plant Breeding and Genetics  
Michigan State University  
Plant and Soil Sciences Building  
East Lansing, Michigan 48823  
U.S.A.  
Teléfono: (517) 355-0766

John Giles Waines  
Professor Genetics, Director Botanic Garden  
University of California, Riverside  
Department of Botany and Plant Sciences  
Riverside, California 92521  
U.S.A.  
Teléfono: (714)-787-3706

Fred J. Muehlbauer  
Research Geneticist  
USDA-ARS  
Grain Legume Genetics and Physiology Research  
215 Johnson Hall  
Washington State University  
Pullman, WA 99164-6421

U.S.A.

Teléfono: (509) 335-9521

Richard L. Cooper

Soybean Breeder

USDA/ARS

Agronomy Department

OARDC-OSU

The Ohio State University

1680 Madison Ave.

Wooster, Ohio 44691

U.S.A.

Teléfono: (216) 263-3875

### Etiopía

Tesfaye Beshir

Scientific Phytopathological Laboratory

P.O. Box 152

Ambo, Ethiopia, East Africa

Teléfono: 94

Teshome Girma

Junior Research Officer

Institute of Agricultural Research

Nazret Research Centre

P.O. Box 103

Nazret, Ethiopia, Africa

### Francia

Hubert Bannerot

Directeur de recherches

Station de Génétique et D'Amélioration des Plantes

INRA

Centre de Recherches de Versailles

Route de Saint-Cyr-78026 Versailles-Cedex  
France

Teléfono: (33) 1.30.83.32.85

Telex: 695269 INRAVER F

Guatemala

Porfirio Masaya  
Coordinador del Programa de Frijol  
ICTA

Apartado 231-A  
Guatemala, Guatemala  
Teléfono: 312195

Samuel Ajquejay  
Fitomejorador del Programa de Frijol  
ICTA

Apartado 231-A  
Guatemala, Guatemala  
Teléfono: 312195

Honduras

José Antonio Jiménez Torres  
Jefe del Programa de Frijol  
Secretaría de Recursos Naturales  
Danlí - El Paraíso, Honduras  
Teléfono: 93-2112 Ext. 50

Juan Carlos Rosas  
Profesor Asociado / Fitomejorador  
Escuela Agrícola Panamericana - El Zamorano  
P.O. Box 93  
Tegucigalpa, Honduras  
Teléfono: (504) 332717 / 333173  
Telex: 1567 EAPZAM HO  
Telefax: (504) 328543

México

Rafael Atanacio Salinas Pérez  
Experto "B" Red de Leguminosas Comestibles Zona Norte  
INIFAP  
Campo Agrícola Experimental del Valle del Fuerte  
Apartado Postal 342  
Los Mochis, Sinaloa, México  
Teléfono: 91 (681) 6-03-20 ó 21

Rogelio Lépez Ildefonso  
Fellow CIAT  
INIFAP  
Apartado Postal 77 Suc. A  
Zapopán, Jalisco, México  
Teléfono: 330508/330738

Francisco Cárdenas Ramos  
Director del CENID - Recursos Genéticos  
INIFAP  
Apartado Postal 10  
Chapingo, México  
Teléfono: 5-361513

Jorge Alberto Acosta Gallegos  
Experto "A" Red de Leguminosas  
INIFAP  
Apartado Postal 186  
34.000 Durango, Durango, México  
Teléfono: (181) 21133/21155/21044

Ernesto López Salinas  
Investigador del Programa de Frijol  
INIFAP  
Apartado Postal 429

Veracruz, México  
Teléfono: 350418

Perú

Vidal Ortiz Arriola  
Coordinador, Programa de Investigación de Leguminosas  
de Grano - CUSCO  
INIAA  
Avenida Huascar 226  
Cusco, Perú  
Teléfono: 227351 ó 222031

Juan Risi Carbone  
Director del Programa de Investigación en  
Leguminosas de Grano  
INIAA  
Apartado Aéreo 248  
Avenida Guzmán Blanco 309  
Lima 100, Perú  
Teléfono: 360849

Angel Valladolid Chiroque  
Coordinador-Costa, Programa de Investigación de  
Leguminosas de Grano  
INIAA  
Panamericana Sur Km. 203  
Apartado 115  
Chincha, Perú  
Teléfono: 262351

Guillermo Gálvez  
Coordinador del Programa de Frijol, Zona Andina  
CIAT  
Apartado 14-0185

Lima 14, Perú  
Teléfono: 229623  
Telex: 25672 PE  
Telefax: (51-14) 424554

Rep. Dominicana

Eladio Arnaud Santana  
Encargado Estación Experimental de Arroyo Loro  
Secretaría de Estado de Agricultura  
Apartado # 145  
San Juan de la Maguana, República Dominicana  
Teléfono: (809) 557-3114

Ruanda

Pierre Nyabyenda  
Department Head  
Institut des Sciences Agronomiques du Rwanda  
ISAR  
B.P. 138  
Butare, Rwanda  
Teléfono: 250-30446  
Telex: 250-30599

Somalia

Osman Hussein Yusuf  
Field Officer  
Central Agricultural Research Institute  
P.O. Box 6852  
Mogadishu, Somalia, Africa  
Teléfono: 80515

Tanzania

Peter Ramadhani Dimoso  
Principal Agricultural Officer - Research  
Department of Crop Science  
Sokoine University  
P.O. Box 3005

Morogoro, Tanzania, Africa  
Teléfono: 056-3511  
Telex: 55308 UNIVMO TZ

Elizabeth T. Marengo  
Field Officer II  
T.A.R.O. Iyamungu  
P.O. Box 3004  
Moshi, Tanzania, Africa  
Teléfono: 4411

Catherine Sylvester Madata  
Student in Plant Breeding and Genetics  
Michigan State University  
Uyole Agric. Centre  
P.O. Box 400  
Mbeya, Tanzania, Africa  
Teléfono: 7011-255-65-2116

Uganda

Charles Wycliffe Bakamwangiraki  
Scientific Officer (Plant Breeder)  
Kawanda Research Station  
P.O. Box 7065  
Kampala, Uganda, Africa

Venezuela

Orangel L. Borges F.  
Profesor de Genética  
Universidad Central de Venezuela  
Facultad de Agronomía  
Maracay, Estado Aragua, Venezuela  
Teléfono: (043) 545252

APENDICE 2

PROGRAMA DEL TALLER

7 Noviembre

|   |  |   |
|---|--|---|
| 08:00   | Registro/Café  |   |
| 09:00   | Bienvvenida, Introducción  | D. Pachico/Coord.<br>Conf.                          |
| Avances en estudios de recursos genéticos en frijol común |  |   |
|   | Moderador  | R. Lépiz  |
| 09:30   | Introducción   | R. Lépiz  |
| 09:45   | Implicaciones que tienen los estudios sobre los orígenes del frijol común, <u>Phaseolus vulgaris</u> L. para los mejoradores de frijol | D. Debouck/<br>J. Tohme                             |
| 10:15   | Discusión  |   |
| 10:30   | El banco de germoplasma de frijol de México  | F. Cárdenas   |
| 11:00   | Discusión  |   |
| 11:15   | Café   |   |
| 11:30   | Razas de frijol común, <u>Phaseolus vulgaris</u> L.  | S. Singh/P. Gepts/<br>D. Debouck                    |
| 12:00   | Discusión  |   |
| 12:15   | Almuerzo   |   |
| 13:30   | Uso de <u>Phaseolus vulgaris</u> silvestre para mejorar frijol por resistencia a los brúchidos   | C. Cardona/<br>J. Kornegay                          |
| 14:00   | Discusión  |   |
| 14:15   | Potencial de la biotecnología en el mejoramiento de frijol <u>Phaseolus</u>  | W. Roca/H. Ramirez<br>P. Chavarriaga/<br>L.C. Muñoz |
| 14:45   | Discusión  |   |
| 15:00   | Café   |   |
| 15:15   | El potencial del frijol híbrido  | H. Bannerot   |
| 15:45   | Discusión  |   |
| 16:30   | Discusión  |   |
| 16:45   | Discusión general  |   |

## 8 Noviembre

|       |   |            |
|-------|---|------------|
| 08:00 | Bienvvenida por parte de los directores   | D.R. Laing |
|       | Mejoramiento para maduración precoz   |            |
|       | Moderador   | J. White   |
| 08:15 | Introducción  | J. White   |
| 08:30 | Perspectiva socio-económica sobre la precocidad en frijol                                     | W. Janssen |
| 09:00 | Discusión   |            |
| 09:15 | Aspectos fisiológicos de la precocidad en el frijol común                                     | J. White   |
| 09:45 | Discusión   |            |
| 10:00 | Café  |            |
| 10:20 | Visita a parcelas demostrativas   |            |
| 12:30 | Almuerzo  |            |
| 14:00 | El desarrollo de variedades de maduración precoz para los sistemas agrícolas de Centroamérica | P. Masaya  |
| 14:30 | Discusión   |            |
| 14:45 | Mesa redonda con participación de la audiencia  |            |
| 15:30 | Café/Presentación de carteles   |            |
| 17:00 | Cocktail  |            |

## 9 Noviembre

07:30 Viaje a Santander de Quilichao

## 10 Noviembre

Métodos y progreso en mejoramiento de caracteres cuantitativos en frijol común

|       |   |                            |
|-------|---|----------------------------|
|       | Moderador   | J. Kornegay                |
| 08:00 | Introducción  | J. Kornegay                |
| 08:30 | Discusión   |                            |
| 08:45 | La genética cuantitativa en <u>Phaseolus vulgaris</u> : el ejemplo de la resistencia a <u>Xanthomonas campestris</u> pv <u>phaseoli</u> | S. Beebe                   |
| 09:15 | Discusión   |                            |
| 09:30 | Desarrollo de estrategias apropiadas de mejoramiento por resistencia a <u>Empoasca kraemerii</u> en frijol común                        | J. Kornegay/<br>C. Cardona |
| 10:00 | Discusión   |                            |
| 10:15 | Café  |                            |

|       |  |                                |
|-------|--|--------------------------------|
| 10:30 | Mejoramiento en frijol común de origen Mesoamericano   | S. Singh                       |
| 11:10 | Discusión  |                                |
| 12:00 | Almuerzo   |                                |
|       | Moderador  | A. Pompeu                      |
| 13:30 | Mejoramiento de frijol común ( <i>Phaseolus vulgaris</i> L.) por rendimiento en asociación   | M.J. Zimmermann                |
| 14:10 | Discusión  |                                |
| 14:25 | Mejoramiento por rendimiento en soya: prueba de generación temprana y adaptación específica a ambientes de alto rendimiento versus ambientes de bajo rendimiento | R. Cooper                      |
| 15:05 | Discusión  |                                |
| 15:20 | Mejoramiento por rendimiento en otras leguminosas  | F. Muehlbauer                  |
| 16:00 | Discusión  |                                |
| 16:15 | Café   |                                |
| 16:30 | Mesa redonda con participación de la audiencia   |                                |
| 17:15 | Discusión con mejoradores del Brasil sobre formación de un vivero de fuentes de resistencia - Sala Quimbaya  | S. Singh/S. Beebe/<br>M. Thung |

### 11 Noviembre

Foro: Producción del frijol en el año 2.000

|       |   |             |
|-------|---|-------------|
|       | Moderador   | D. Pachico  |
| 08:00 | Producción y consumo de frijol seco en el año 2.000: proyecciones, pensamientos y suposiciones con énfasis en América Latina y Africa | W. Janssen  |
| 08:30 | Discusión   |             |
| 08:45 | Futuro de los pequeños productores de frijol en México y su relación con la agricultura comercial                                     | R. Lépiz    |
| 09:15 | Discusión   |             |
| 09:30 | Producción de frijol en el año 2.000: Producción comercial  | J. Alberini |
| 10:00 | Discusión   |             |
| 10:15 | Café  |             |
| 10:30 | Discusión general   |             |
| 11:30 | Comentarios finales   | D. Pachico  |
| 12:00 | Almuerzo  |             |
| 13:30 | Libre para consultas  |             |

13:30-16:30 Mejoradores de C. América y Caribe:  
Discusión y planeación de cruzas  
Sala Tayrona

18:30 Cena

12 Noviembre

08:30 Viaje a Popayán

12:30 Almuerzo en Popayán

13:30 Regreso a CIAT