

36818



SEMINARIO

Centro Internacional de Agricultura Tropical



COLECCION HISTORICA

PATRONES DE DIVERSIDAD GENETICA EN PHASEOLUS: HECHOS, IDEAS E IMPLICACIONES

D.G. Debouck *

El papel de los llamados bancos de germoplasma es conservar una cierta cantidad de variabilidad genética para las plantas de su mandato, cuando se trata de recursos genéticos vegetales. Conservar una cierta cantidad de variabilidad genética es con la finalidad de hacerla disponible a los utilizadores de aquella, sea hoy o sea en un futuro cercano o lejano. No se puede conservar sin conocer, especialmente sin saber:

- 1) ¿de qué se trata cuando se habla de variabilidad genética vegetal?
- 2) ¿cómo puede mantenerse a través del tiempo y según cuáles métodos de conservación, la viabilidad de los organismos soportes de la variabilidad y la integridad genética de aquéllos?

Sin disminuir en nada la importancia de este segundo punto - de igual o mayor importancia que el primero -, detallaremos en esta charla el primer punto, tomando el ejemplo de los frijoles, uno de los cultivos del mandato del Centro Internacional de Agricultura Tropical.

Contemplar la pregunta ¿de qué se trata? invita a preguntarse: ¿qué se debe considerar como variabilidad genética o cuál es la diversidad genética útil?, ¿cómo se presenta esta diversidad genética?, ¿cuáles son las implicaciones de esta presentación de los recursos genéticos del frijol para un manejo adecuado de aquéllos? Trataremos de contestarlas sucesivamente a través de una serie de observaciones.

* Senior Research Fellow, CIAT/IBPGR Research Programme, Unidad de Recursos Genéticos, CIAT. Apartado Aéreo 6713, Cali, COLOMBIA. Present address: IBPGR Research Programme, IBPGR, Via delle Sette Chiese 242, 00145 Roma, ITALIA.

PRIMERA OBSERVACION - Hay interés en aumentar la variabilidad de una colección de germoplasma.

El frijol ha sido una de las plantas clave de todas las civilizaciones americanas durante miles de años (Gepts & Debouck, in press; Lundell, 1939; Pickersgill & Heiser, 1978; Standley, 1946). En los años que vienen, el frijol debe seguir siendo un producto alimenticio de alta calidad, barato, para el consumo en gran escala (la caloría y la proteína de origen vegetal son por esencia más económicas) y poco exigente en insumos de producción. Frente a la extensión de la soya en tierras tropicales y la de la arveja o de la haba en tierras templadas, se debe mejorar el frijol aumentando su potencial de producción sin aumentar el nivel de los insumos necesarios. Para contestar este desafío en forma económica y eficiente, una de las pocas soluciones a corto plazo es a través del aprovechamiento adecuado de los recursos genéticos disponibles, y del mejoramiento genético.

Por esta razón, y por las siguientes que se van a detallar brevemente, se necesita aumentar la variabilidad de las colecciones de germoplasma:

- 1) pueden surgir nuevas presiones de enfermedades o plagas y necesidades nuevas,
- 2) no se puede predecir dónde se encontrarán los genes útiles y aprovechables,
- 3) el progreso genético es proporcional al alejamiento de los materiales parentales.

A pesar de ser interesante para quien lo explota comercialmente, la uniformidad genética puede a veces pagarse caro. En 1846, el hongo *Phytophthora infestans* destruyó los cultivos de papa en Irlanda e hizo morir o emigrar a la cuarta parte de la población del país (Plucknett et al., 1987). En los años 1970, el hongo *Helminthosporium maydis* causó pérdidas millonarias en EEUU por qué los maíces híbridos eran todos producidos a partir de una sola fuente de esterilidad masculina ligada a la susceptibilidad (NAS, 1972). En los años 1980, el hongo *Uromyces phaseoli* destruyó buena parte de los cultivos de frijol en Cuba, la variedad Ica Pijao susceptible pero de mayor aceptación siendo sembrada sobre superficies grandes (Dr. J. Tohmé, pers. comm.). Los ejemplos pueden ser multiplicados (el lector encontrará otros en Plucknett et al., 1987); la lección es que los agrónomos deben ser conscientes y atentos a esta situación de vulnerabilidad de los cultivos alimenticios e industriales. Ser atentos quiere decir preparar alternativas en coordinación estrecha con los bancos de germoplasma, para tener materiales alternos no inferiores, y listos para su explotación comercial e inmediata en el caso que se necesiten. Si es cierto que se ha tomado conciencia del riesgo aumentando la base genética de los cultivos y recortando la duración de explotación de variedades (Brown, 1983), sería peligroso relajar el esfuerzo.

Pueden surgir necesidades nuevas. Por ejemplo, un nuevo tipo de consumo, sobretodo en las ciudades, se orienta hacia legumbres más ricas en vitaminas o más coloradas. En el tomate, se encontraron genes para un mayor contenido en vitamina C en Lycopersicon pimpinellifolium (Rick, 1979). La especie L. hirsutum, aunque de frutos verdes, permite gracias a un gen aumentar en forma significativa los carotenos en variedades comerciales de tomate (Rick, 1979). En otro uso industrial del mismo cultivo - la producción de concentrados -, es importante la concentración de sólidos solubles en los frutos, que se logró gracias a L. chmielewskii (Paterson et al., 1988; Rick, 1979). El L. cheesmanii, endémico de las Islas Galapagos, permite mejorar la tolerancia del tomate a la salinidad (Rick, 1979), abriendo así nuevas fronteras para el cultivo en zonas desérticas. Por otro lado, en frijol, es de esperar un mayor consumo de habichuelas en varias ciudades de América Latina en el futuro (CIAT, 1987). La base genética actual de este cultivo es bastante reducida: tres variedades, Tendercrop, Blue Lake and Harvester, las cuales representan el 76% del germoplasma de habichuela sembrado en EEUU (NAS, 1972) y una fracción importante del germoplasma sembrado en América Latina (CIAT, 1987).

No hay forma de predecir dónde se encontrarán los genes que permiten salvarse de un fracaso mayor. La resistencia al Phytophthora infestans de la papa, cultivo andino antes de ser mundial, se encontró en Solanum demissum que crece en las montañas de México (Harlan, 1978; Hawkes, 1970). La resistencia al "grassy stunt virus" del arroz, una virosis grave en el sureste asiático, fue encontrada únicamente en algunas plantas de Oryza nivara de la India después de haber evaluado miles de materiales (Chang et al., 1975). Buena resistencia contra las cepas del añublo común Xanthomonas que dañan el frijol en Nebraska se encontró en variedades tradicionales de Turquía (Coyne & Schuster, 1973). Una especie del altiplano de México, Phaseolus maculatus, dio la resistencia al mosaico dorado del frijol lima, P. lunatus, en Nigeria (Baudoin, 1981). Harlan (1978) menciona el caso de la búsqueda de la resistencia de la fibra del algodón a la ruptura: se la encontró en Gossypium thurberi que no tiene fibra! Existen también casos donde el patógeno evolucionó junto con la planta huésped. Las manchas en las hojas y vainas de frijol, causadas por Ascochyta son frecuentes en partes altas y húmedas en América Latina (Schwartz, 1980); el Phaseolus polyanthus, endémico en estas partes, presenta altos niveles de resistencia (Schmit & Baudoin, 1987). Las únicas fuentes de resistencia conocidas al gorgojo pintado del frijol común están en algunas poblaciones de su ancestro silvestre (Schoonhoven et al., 1983), sin que ellas se beneficien en algo como lo veremos más adelante. Dos lecciones: no hay enfermedad o una cepa de esta - ya sea existente o por aparecer - que tarde o temprano no acabe con el cultivo (la progresión de la roya

del cafeto desde el lago Victoria hasta las Américas es ilustrativo: Schieber & Zentmyer, 1984), y como dice Harlan (1978), la resistencia (o el carácter útil) es donde se la encuentra! Pero, de los pocos ejemplos mencionados aquí (otros vienen mencionados en la Tabla 1), es evidente la necesidad de buscar a un nivel más amplio que solo el nivel de los recursos genéticos de la especie o del grupo de variedades implicadas.

El progreso genético es de cierto modo proporcional al alejamiento de las formas parentales. Según Falconer (1981), el progreso genético puede definirse como el producto de la intensidad de selección sobre los caracteres que se quieren mejorar, por la desviación standard de los fenotipos por estos caracteres, y por el cuadrado de la heredabilidad de los mismos. Se discutieron por otra parte (Gepts & Debouck, in press) los pormenores del progreso genético en tiempos de domesticación. Basta resaltar aquí la importancia de disponer de materiales parentales distantes, para aumentar el segundo factor.

De lo anterior, se puede concluir la necesidad de aumentar la variación en las colecciones de germoplasma. Esto no implica forzosamente aumentar indefinidamente el número de accesiones dentro de una colección de germoplasma, si no más bien asegurarse que el material de la colección sea variable, o mejor dicho que sea lo más variable para guardar la colección dentro de límites razonables para su manejo y su estudio. Como se puede apreciar en la Tabla 2, es cierto que la colección de frijol del CIAT ha crecido; pero, ha crecido en la misma proporción la variación dentro de la colección?

SEGUNDA OBSERVACION - La colección mundial de frijol no es suficientemente variable, sobretodo en materiales silvestres.

Para quien se preocupa de la variabilidad genética dentro de colecciones de germoplasma, el material silvestre ocupa un lugar especial, pues se tienen evidencias (Harlan, 1976, 1984; Hawkes, 1977; y más adelante) que es dentro de los materiales más variables. Un examen rápido de la tabla 2 permite notar que la colección de frijol era en 1977 poco representativa para las formas ancestrales y sobretodo para las especies no domesticadas (solo seis especies representadas). La situación de la forma ancestral de *P. vulgaris* en aquella época lo dice todo: unos 150 materiales de México provenientes de unos cuarenta sitios, dos materiales de Guatemala, uno de El Salvador y seis de toda América del Sur! En 1989, para esta especie, se tenían 558 colectas incluyendo sitios nuevos en México, Guatemala, Costa Rica, Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Argentina (Toro et al., in prep.).

Con respecto a las especies no cultivadas de *Phaseolus*,

donde ya se encontraron varios caracteres de interés a pesar de una evaluación muy fragmentaria (Tabla 1), la colección de germoplasma es aún más notable, pues ya se tiene germoplasma para 44 especies (Tabla 3) de las sesenta que posiblemente cuenta este género (Dr. G. Freytag, pers. comm.). Es cierto que se mejoró la situación de la representatividad a nivel de género, pero cabe notar que aún estamos lejos de llegar a cifras altas y variación suficiente. En cuanto a las especies no domesticadas, solo *E. leptostachyus*, una especie muy común en Mesoamérica hasta Costa Rica (Debouck *et al.*, in press; Delgado, 1985) y con $2n=20$ (Delgado, 1985; Maréchal, 1970) y por lo tanto de manejo particular en cruzamientos amplios, llega a una representatividad suficiente para un estudio más detenido, por ejemplo en cuanto a las estrategias para su conservación adecuada.

En efecto, se puede preguntar si existen los medios suficientes para una total conservación *ex situ*, así como sobre la oportunidad de este único modo de conservación. Un balance con actividades de conservación *in situ* puede de repente corresponder mejor al objetivo inicial: poder enfrentar una situación nueva (Prescott-Allen & Prescott-Allen, 1982, 1983; Spellerberg, 1981). Pero, cualquiera sea el modo de conservación, se debe:

- 1) saber identificar las especies,
- 2) conocer las propiedades de aquellas (entre estas la biología de su reproducción),
- 3) conocer su distribución geográfica y las amenazas sobre su hábitat,
- 4) cuál es su capital de variación y como viene distribuido,
- 5) cuáles son las implicaciones de lo anterior para una conservación óptima y a costo razonable de los recursos genéticos.

No se puede aún contestar *in extenso* a estos puntos, pero quisiera ahora mostrar que el germoplasma silvestre domesticado y no domesticado sirve de algo.

TERCERA OBSERVACION - Las formas silvestres permiten precisar el origen geográfico de los materiales cultivados.

Las formas silvestres tienen una característica fundamental: son perfectamente adaptadas a un ambiente particular donde han evolucionado por miles de años. Además, por tener una dehiscencia muy fuerte de sus vainas (Delgado *et al.*, 1988; Nabhan, 1979), un color poco llamativo de sus semillas (Delgado *et al.*, 1988; Nabhan, 1979), y ciertos compuestos químicos tóxicos o antialimenticios en sus semillas (Baudoin *et al.*, 1989; Brücher *et al.*, 1989), es poco probable que los animales y el hombre intervinieron en forma activa en su distribución. La distribución de los silvestres, tal como puede observarse hoy, se debe entonces

básicamente a su adaptación al medio ambiente, a su potencial de fructificación y sus mecanismos de dispersión de sus semillas.

Una razón básica de la perfecta adaptación de los silvestres a su medio ambiente es en el capital de variación genética acumulado dentro de sus poblaciones, como si fuera para enfrentar cualquier situación novedosa que podría ocurrir en este medio ambiente. Una parte de esta variación genética puede observarse en la estructura de las proteínas y en las enzimas, pues son parte de la traducción del código genético (ejemplos de esta variación se encontraron en cebada: Nevo, 1983; Nevo *et al.*, 1986; en avena: Clegg & Allard, 1972; en tomate: Rick & Fobes, 1975; en frijol: Koenig & Gepts, *in press*). Gepts & Bliss (1985) resumieron algunas características que deben presentar una proteína como la faseolina para servir como marcador evolutivo: presentar polimorfismo, este último no debe ser influenciado por el medio ambiente, y debe ser la consecuencia de eventos complejos en su formación a nivel molecular. La alta heredabilidad de cada una de las manifestaciones del polimorfismo, y la ausencia de ligamiento genético entre éste y los caracteres seleccionados durante la domesticación, completan estas propiedades y hacen de la faseolina un marcador evolutivo particularmente útil, sobretodo en *P. vulgaris* (Debouck & Tohme, 1989; Gepts, 1988a,b) y en *P. acutifolius* (Schinkel & Gepts, 1988; Toro *et al.*, *in prep.*). Otras proteínas de reserva de la semilla como las lectinas o las albúminas también se han presentado como marcadores evolutivos muy útiles últimamente (en *P. lunatus*: Debouck *et al.*, 1989. Maquet *et al.*, *in prep.*; en *P. polyanthus*: Schmit & Debouck, *in prep.*, respectivamente).

Consideraremos primero el caso del frijol común. En el norte de Mesoamérica, el tipo de faseolina 'Sd' que permite caracterizar algunas variedades criollas de Durango y Zacatecas, México (Koenig *et al.*, *in press*; Singh *et al.*, 1989) también existe en las poblaciones silvestres de la zona (Toro *et al.*, *in prep.*) y no en las demás, permitiendo pensar a una domesticación localizada en esta parte de México. El tipo de faseolina 'S' es dominante en todas las variedades nativas de Mesoamérica (Gepts *et al.*, 1986), y también está presente en la mayoría de las poblaciones silvestres de toda la zona (Toro *et al.*, *in prep.*). Podría pensarse que varias poblaciones de silvestres fueron entonces domesticadas donde el 'S' estaba presente. Pero hay que notar que en estos silvestres, el tipo 'S' ve su frecuencia disminuir desde el occidente de México hasta el oriente de Guatemala (Toro *et al.*, *in prep.*). Suponiendo que las frecuencias de las faseolinas no han cambiado en un pasado recién ni la distribución de las formas silvestres, en el caso que la gente hace 5000 años colectaba estas formas silvestres, es más probable que fueron domesticadas las poblaciones de Jalisco, Colima y Michoacán en México (una hipótesis ya discutida por otra parte: Gepts & Debouck,

in press). También llama la atención que los otros tipos de faseolina de Mesoamérica - sobre todo los dieciseis 'M' definidos hasta la fecha (Toro *et al.*, in prep.) - son ausentes de los cultivados (bajo la reserva de unos solos 10% del germoplasma cultivado ha sido examinado a la fecha!). Estos datos dejan pensar en una domesticación a partir de pocos materiales (pocas poblaciones o pocos individuos dentro de unas pocas poblaciones) en el occidente de México. Una prueba indirecta de esta ubicación de la domesticación en Mesoamérica puede verse en el ejemplo de la arcelina, como lo detallamos en el párrafo siguiente.

La situación en la parte andina es un poco más compleja. Por un lado, si es cierto que los antiguos pobladores de la actual Colombia empezaron un proceso de domesticación (Gepts & Bliss, 1986), es también evidente que en forma temprana introdujeron muchos materiales de Mesoamérica en la parte nortefia del país, y material proveniente de más al sur en la parte sureña del país (Gepts & Bliss, 1986). El caso del Ecuador es actualmente confuso, sobretodo porque hasta el momento se ha analizado poco material proveniente de este país, también porque solo recientemente se han encontrado formas silvestres allá (Debouck *et al.*, in press). En el norte peruano, hasta la altura de Junín y Huánuco, los tipos de faseolina encontrados en los materiales cultivados no corresponden a los de los silvestres (Koenig *et al.*, in press; Toro *et al.*, in prep.), dejando pensar que el material cultivado allá es introducido en la zona. Más al sur, en una zona que abarca desde Junín hasta Tucumán, los tipos de faseolina conocidos en los cultivados (Debouck & Tohme, 1989; Gepts *et al.*, 1986) existen en las poblaciones silvestres (Vargas *et al.*, in press). La faseolina más frecuente en los materiales silvestres es 'T' y despues 'C', el tipo 'H' siendo de importancia regional, por ejemplo en el Cuzco (Toro *et al.*, in prep.). A lo contrario de lo que se puede observar con 'S' en Mesoamerica, la frecuencia de 'T' no baja a lo largo de esta parte de los Andes; es a veces la única faseolina presente en ciertas poblaciones (Debouck & Tohme, 1989; Toro *et al.*, in prep.). De lo anterior, así como de la observación que aún hoy se usan los frijoles silvestres en varias partes de la zona andina (Brücher, 1954; Debouck, in press), surge la posibilidad que hubo varias domesticaciones, es decir en varios lugares y en varios momentos. El marcador faseolina muestra aquí sus límites, pues ya no es suficientemente discriminante entre las poblaciones; habrá entonces que considerar otros, sea isoenzimas o RFLPs sobre DNA de organitas celulares (cloroplastos y/o mitocondrias). De esta forma, se podría definir mejor el parentesco entre ciertas poblaciones silvestres y sus derivados cultivados.

Con base en argumentos morfológicos (e.g. van Eseltine, 1931) y arqueológicos (e.g. Kaplan, 1971; Kaplan *et al.*,

1973; Towle, 1961), varios autores habían presentado la hipótesis de dos acervos genéticos en *P. lunatus*. La existencia de dos acervos genéticos fue formalmente establecida hace poco, gracias al descubrimiento de una otra forma ancestral en los Andes centrales y occidentales (Debouck *et al.*, 1987) y gracias a marcadores bioquímicos (Debouck *et al.*, 1989b). Un grupo de *P. lunatus*, también conocidos como pallares y de semilla generalmente más grande, tiene su origen en una zona que abarca el norte del Perú y parte del Ecuador; estos materiales fueron distribuidos ya en tiempos prehispánicos (Kaplan & Kaplan, 1988) hacia el Cauca colombiano, la Costa peruana, y el valle cinteño en Bolivia (Debouck, 1988b). El otro grupo de *P. lunatus* de semilla más pequeña tiene un origen aún indefinido, pues la otra forma silvestre se extiende en el trópico bajo desde Sinaloa, México, hasta Salta, Argentina, pero es posible que sea mesoamericano (Maquet *et al.*, in prep.). Su difusión ocurrió en toda la Mesoamérica baja y mediana con estación seca (Yucatan, Chiapas, Guerrero en México, y Jalapa en Guatemala) y ciertas partes de los Andes del Norte (zonas costeras de Colombia y del Ecuador) y del Brazil.

El caso de *P. polyanthus* es curioso: durante varios años se pensaba que este material cultivado en partes montañosas e húmedas de Mesoamérica y de los Andes del Norte (Schmit & Baudoin, 1987) era un híbrido natural entre los frijoles cultivados *P. coccineus* y *P. vulgaris* (Baudet, 1977; Hernández *et al.*, 1959; Maréchal *et al.*, 1978). Hace poco, se descubrió en Guatemala un material silvestre que parecía ser su forma ancestral (Debouck & Soto, 1988). Un estudio electroforético pudo comprobar esta supuesta filiación (Debouck *et al.*, in press; Schmit & Debouck, in prep.); se trata entonces de una verdadera domesticación, haciendo de este material la quinta especie domesticada del género *Phaseolus*. A partir de una domesticación en el occidente guatemalteco, se distribuyó el cultivo hacia Puebla y Oaxaca en México, y más recientemente hacia los Andes del norte (Schmit & Debouck, in prep.). En este caso la forma silvestre no solo pudo ubicar un lugar de origen, sino que permitió aclarar el origen mismo del cultivo. Veremos ahora cómo las formas silvestres constituyen un reservorio muy amplio de variabilidad, debido a algunas características propias de la domesticación.

CUARTA OBSERVACION - La domesticación incorporó solo una pequeña fracción de la variabilidad genética disponible.

Para comprobar esta afirmación, se necesita una fuente de información que sea independiente del hecho mismo de la domesticación; en otras palabras, lo ideal sería medir un carácter que haya evolucionado con la domesticación, pero sin haber sido influenciado por ella. Ciertas proteínas de

la semilla pueden así servir de marcador (Gepts, 1988a), pues hasta la fecha no se ha visto una correlación neta entre un tipo de proteína y un carácter supuestamente seleccionado durante la domesticación. La diferencia entre el número y el tipo de proteínas de reserva de la semilla presente en las formas silvestres y las cultivadas de la misma especie permite medir cuál fracción de diversidad genética fue realmente incorporada durante el proceso de domesticación. En las cuatro especies de frijol examinadas hasta la fecha, *Phaseolus vulgaris* L., *P. lunatus* L., *P. polyanthus* Greenman, *P. acutifolius* A. Gray, se pudo observar esta diferencia y una reducción de diversidad genética - medida sobre un marcador bioquímico - a raíz del proceso de domesticación.

En *P. vulgaris*, se han observado hasta la fecha dos tipos de faseolina 'S' y 'Sd' (Debouck & Tohme, 1989; Gepts et al., 1986; Koenig et al., in press) en las variedades nativas de Mesoamérica versus 18 en las poblaciones silvestres de la zona (Toro et al., in prep.) (Tabla 4). En la zona andina, se han encontrado siete tipos de faseolina en las variedades nativas versus 13 en las formas silvestres de la zona (Debouck & Tohme, 1989; Gepts et al., 1986; Vargas et al., in press).

Además la información disponible a partir del análisis de faseolina en Mesoamérica viene confirmada por el caso de la arcelina. La arcelina es una nueva proteína de la semilla de *P. vulgaris* encontrada recientemente en ciertas poblaciones silvestres en México (Romero Andreas et al., 1986). Existen cinco variantes de esta proteína (Lioi & Bollini, 1989; Osborn et al., 1986), y dos variantes tienen propiedades insecticidas contra los gorgojos (Bruchidae) que dañan la semilla (Osborn et al., 1988). Estos variantes existen sobretodo en Guerrero, México, mucho menos en otras partes (Osborn et al., 1986). Ninguna variedad cultivada se ha mostrado resistente a los Bruchidae hasta la fecha (Schoonhoven & Cardona, 1982), pues ninguna variedad cultivada tiene estas arcelinas. Cuando se sabe que la presencia de estas arcelinas no es indispensable para la supervivencia de las poblaciones silvestres y cultivadas de frijol, y que estas arcelinas existen con frecuencias bajas en las poblaciones originales (Osborn et al., 1986), se puede concluir que este carácter no fue incluido en el stock genético del material domesticado en Mesoamérica. O sea que la domesticación tuvo lugar en otras partes que Guerrero, o en caso contrario que solo incluyó algunos individuos de estas poblaciones silvestres. De lo anterior, se puede pensar que la reducción de diversidad genética habría sido mayor en Mesoamérica que en la parte andina. Veamos esto con más detalle.

Los resultados de los análisis hechos a la fecha dejan observar un número semejante de faseolinas en las formas

silvestres de *P. vulgaris* de ambas zonas, o ligeramente superior para Mesoamérica. Como hemos visto, las primeras indicaciones disponibles dejan pensar en una domesticación en un foco en Mesoamérica *versus* una domesticación en varios focos en los Andes del sur. El significado de este resultado tiene que verse sobretodo del lado citoplásmico, una perspectiva poco considerada hasta el momento, dejando entonces suponer una base genética más amplia para los materiales de origen andino.

Un balance comparable entre Mesoamérica y la zona andina se encuentra en *P. lunatus* (Tabla 4). La forma silvestre "mesoamericana" cuenta con siete perfiles de proteína total de semilla, mientras que las formas cultivadas de esta zona solo cuentan con dos perfiles (Maquet *et al.*, in prep.). Estos autores mostraron que en la zona andina, las formas silvestres presentan cinco perfiles, mientras que los tipos cultivados muestran cuatro perfiles. La reducción de diversidad genética en la zona andina aparece entonces menor; hay, sin embargo, que tomar en cuenta la distribución restringida de la forma silvestre andina de *P. lunatus* (Debouck *et al.*, in press).

La situación de las especies *P. polyanthus* y *P. acutifolius* es diferente, pero hay nuevamente una fuerte reducción de diversidad genética en el transcurso del proceso de domesticación. *P. polyanthus* presenta seis perfiles electroforéticos con polimorfismo en las fracciones de lectinas y de albúminas en su forma ancestral silvestre, y cuatro en las formas cultivadas de Mesoamérica (Debouck *et al.*, in press; Schmit & Debouck, in prep.). Podría decirse que hay un solo patrón en los cultivados mesoamericanos, pues los demás son representados por un solo individuo. En los Andes del norte, existen dos perfiles, uno dominante y el otro muy escaso, con una ligera diferencia con Mesoamérica. Allí se trata claramente de un cultivo introducido, que dejó la mayor fracción de diversidad genética en Mesoamérica, en la forma ancestral silvestre.

El caso del frijol tepari, *P. acutifolius*, es extremo. Es un germoplasma pequeño que ha sido distribuido en partes secas de Mesoamérica. Existen solo dos tipos de faseolina en el material cultivado, mientras que se han encontrado 25 tipos de faseolina en las dos formas silvestres var *acutifolius* y var *tenuifolius* (Schinkel & Gepts, 1988; Toro *et al.*, in prep.).

En las cuatro especies de frijol estudiadas hasta la fecha, se ha observado una reducción de diversidad genética durante el proceso de domesticación. Esta reducción se llama "efecto fundador" (Ladizinsky, 1985), pues los individuos que van a formar las futuras poblaciones de material domesticado solo traen consigo una pequeña fracción de la diversidad genética total presente en las poblaciones

silvestres. Esta reducción puede entenderse, cuando se considera que el agricultor de hace 10.000 años (una fecha verosímil para la domesticación del frijol al mínimo en los Andes: Kaplan & Kaplan, 1988) pudo haber notado y colectado unos variantes (vaina de tal forma/color, semilla de tal forma/color, etc) o mutaciones que solo aparecen con frecuencia baja en los silvestres. Variabilidad en colores de grano existe naturalmente en ciertas poblaciones silvestres (Delgado *et al.*, 1988) sin que haya que pensar en el resultado de cruzas con cultivados. Un tasa verosímil de mutaciones puede ser de 1/1000 ó 1/10000 (Klekowski & Godfrey, 1989); son frecuencias que pueden ser detectadas por agricultores-recolectores que ocupan una zona durante un par de años. Hay índices (McNeish, 1977) que a los principios de la agricultura andina los pobladores practicaban la trashumancia dentro de una zona. Por el otro lado, es aún hoy frecuente observar que la gente campesina lleva unos granos consigo para sembrar (Debouck, *in press*), para ver cómo les resultan; el acto mismo de la siembra es un acto reduccionista, pues implica una selección de los tipos que se van a sembrar en preferencia a los demás. Fue observado muchas veces en agriculturas tradicionales (e.g. en América: Harlan, 1975; en Africa: Martin & Adams, 1987a). Tiene como consecuencia inmediata de fijar rápidamente los caracteres de alta heredabilidad, como son varios de los caracteres de vaina y de semilla (Gepts & Debouck, *in press*).

Son las prácticas agrícolas y algunos rasgos culturales los que ocasionan, en nuestro concepto, la mayor parte del "efecto fundador", menos las características negativas del material en domesticación. Hay también que tener en cuenta la parte no voluntaria o automática del proceso (Heiser, 1988): la cosecha de material silvestre tiende a favorecer los materiales con vainas poco dehiscentes. En la parte andina, los frijoles con semilla de mayor tamaño pueden germinar mejor en altitudes mayores o cuando vienen sembrados profundo (Heiser, 1988) como acostumbran allá, pero además puede ser un carácter buscado después en forma sistemática por la gente campesina (véase la convergencia hacia el gigantismo en maíz, frijol común y frijol lima en los Andes).

De lo anterior, así como del examen de la Tabla 4, se podría pensar en un efecto fundador muy drástico. La reducción es función de la intensidad de la selección inicial, pero también de la tasa de crecimiento ulterior de la población (Nei *et al.*, 1975). Estos autores mostraron sobre *Drosophila* que la pérdida de alelos puede ser muy grande cuando el "bottleneck" (la intensidad de la selección inicial) es estrecho. Veremos ahora cómo, sobretodo en la zona andina, el efecto fundador podría haber sido menor. Es un problema importante, pues a este nivel hay que decidir

qué germoplasma - silvestre o cultivado - se debe conservar con prioridad.

QUINTA OBSERVACION - El complejo silvestre-maleza-cultivo permitió y aún permite reducir el efecto fundador.

En ciertas partes del rango de distribución de las formas silvestres ancestrales donde las condiciones ecológicas son óptimas para ellas mismas, y donde aún existe una agricultura extensiva o itinerante y poco tecnificada, puede presentarse el caso que los campos con frijol cultivado entren en contacto con las poblaciones de frijol silvestre de la misma especie. En este caso, es frecuente que se crucen estas dos categorías de materiales. De la cruce, resultan materiales intermedios que podrían catalogarse como maleza o "weedy" (Harlan, 1975). Hemos observado este fenómeno en *P. vulgaris* en Junín, Apurímac y Cuzco en el Perú (Debouck *et al.*, 1989a), y en Tarija, Bolivia (Debouck, 1988b). Para *P. lunatus*, se lo observó en Campeche, México (Debouck, 1979) y en Cajamarca, Perú (Debouck *et al.*, 1987). Para *P. polyanthus*, se lo vio en el departamento de Guatemala, Guatemala (Debouck, 1988a; Schmit & Debouck, in prep.). Este mismo fenómeno ha sido observado en otros cultivos: maíz (Wilkes, 1977), papa (Johns & Keen, 1986), ají (Pickersgill, 1984).

Un punto fundamental para la existencia del "complejo silvestre-maleza-cultivo" es la presencia de alogamia en las especies de frijol. Se han reportado tasas altas de alogamia en *P. vulgaris* (Brunner & Beaver, 1988; Wells *et al.*, 1988); en *P. polyanthus* (Schmit & Baudoin, 1987); en *P. lunatus* (Magruder & Wester, 1940). Vanderborcht (1982) reportó tasas de alogamia en *P. vulgaris* silvestre de hasta un 50%. Por otro lado, según los datos de Martin & Adams (1987b), no es necesario llegar a tasas tan altas para ya tener un mecanismo activo de generación de variabilidad.

Es importante notar que estos cruzamientos se producen de forma repetitiva a través del tiempo. Se puede pensar que se producen en ambas direcciones, es decir que el silvestre puede servir de madre o de padre: no es raro encontrar dentro de la población silvestre semillas de tamaño netamente mayor a las demás, pero con el patrón de coloración silvestre, dejando pensar que se trata del primer caso (Toro *et al.*, in prep.). También se puede encontrar semilla de menor tamaño que las cultivadas normales, pero con un patrón de coloración que hace recordar los patrones cultivados (Toro *et al.*, in prep.). No sabemos actualmente cuál es el sentido más frecuente. Examinaremos sus consecuencias y primero veamos cómo reaccionan los campesinos al respecto. Ellos pueden rechazar el material híbrido (Debouck & Tohme, 1988; Ladinzinsky, 1985), pues es

posible que los caracteres "silvestres" - dominantes en las descendencias - poco les agradan en comparación con sus variedades criollas. ¿Para qué retroceder si ya se logró algo? Pero en los años que no hay cosecha, o simplemente porque todo es bueno para el gasto, es muy probable que se va incorporar los frijoles "maleza" dentro de las mezclas cultivadas. A raíz de este mecanismo que aún se puede observar hoy en los Andes (Debouck *et al.*, 1989a), hay posibilidad de incorporar más diversidad genética en las variedades criollas, particularmente en cuanto a su base citoplásmica, y así reducir el efecto fundador. Esta incorporación se da en forma no consciente en la mayor parte de los casos.

¿Qué tanto se limita el efecto fundador? Debemos confesar que no tenemos datos al respecto en frijol. Pero el comportamiento del campesino da otra luz: él intercambia semillas con sus vecinos, desplaza sus chacras cuando hay que dar descanso, recoge semillas de varias poblaciones silvestres. De esta forma, el campesino aumenta los chances de coleccionar varios citoplasmas. Pues se puede pensar que con sus semillas algo pesadas el radio de dispersión real de los silvestres es limitado a unos 10 m; por lo tanto, a través del tiempo, la variación en las poblaciones silvestres en base a los citoplasmas se asemeja a lineajes por sitio. En agricultura itinerante, las cruces naturales entre los materiales silvestres y cultivados pueden ampliar la base genética del cultivo en forma más significativa que dentro de un contexto de agricultura sedentaria.

Otro elemento que pudo limitar el efecto fundador en las primeras poblaciones cultivadas puede haber sido un mayor número de presiones selectivas o, mejor dicho, la ausencia de selección. En la parte andina, el frijol tiene casi la mitad de su historia en un contexto precerámico (Debouck, 1989; Kaplan & Kaplan, 1988; Pearsall, 1978), y también un largo período sin la planta asociada con preferencia, el maíz (Kaplan & Kaplan, 1988). El consumo de frijol tuvo entonces que ser diferente (p.ej. se lo pudo haber consumido tostado, como las nuñas: Debouck, 1989), así que se lo pudo haber cultivado de otra forma. También se ha sugerido, con base en la gran variabilidad de patrones de colores observada actualmente (¿es esta variabilidad necesaria si es para consumir el frijol en sopa, en locro?) y que podría ser reliquia de otras tradiciones, una selección "estética" (Debouck, 1989; Hawkes, 1983) por el gusto de guardar variantes de color en relación con actividades culturales. La casi ausencia de presión

selectiva en este caso pudo haber contribuido, a través del tiempo, a ampliar la base genética del cultivo.

Conclusiones

1. El papel de un banco de germoplasma es conservar variación genética y hacerla disponible. Frente a la vulnerabilidad de los cultivos y la aparición de nuevas necesidades, teniendo en cuenta que los recursos de un banco tienen límites, se ve el interés que el material guardado sea lo más variable. El curador debe aquí balancear la extensión de la variabilidad, la dificultad de su conservación y las posibilidades de uso de ésta frente a la facilidad de acceso a esta variabilidad en el futuro (en varios casos el peligro de erosión genética o la extinción). En estos momentos de cambios rápidos de la genética vegetal, se puede pensar en la alternativa de la genoteca y del uso de plasmidos vectores de los genes deseables, si se tiene seguridad de la plena expresión regulada de la secuencia introducida. Se puede también vislumbrar el uso de cruzamientos amplios por técnicas ya exitosas con otras familias vegetales (fusión de protoplastos, cultivos de células, inserción de DNA y transformación). Estas alternativas invitan a aumentar la variabilidad en colección. ¿Con qué criterio?

2. Es ahora necesario contestar las preguntas:

- qué tan variables son las presentes colecciones de material cultivado?
- cuál fue la importancia del efecto fundador? fue de la misma magnitud en los diferentes focos de domesticación?
- cuál es la magnitud de la variación existente en las formas silvestres? es constante a través de ellas?

3. Aunque estamos aún en los pasos preliminares de la demostración (con el uso sucesivo de las proteínas de reserva, las isoenzimas y los RFLPs), vemos que para las especies de Phaseolus que tenían potencial para la domesticación:

- 1) fueron domesticadas en zonas selectas del rango de distribución de las formas silvestres ancestrales,
- 2) fueron domesticadas a partir de variantes individuales,
- 3) fueron luego distribuidas según el potencial de plasticidad de la forma ancestral involucrada,
- 4) incorporaron genes foráneos en medida inversa al aislamiento anterior,
- 5) han seguido evoluciones paralelas con distintos niveles de progreso, en parte debido a la uniformidad de la presión selectiva.

4. El uso actual del germoplasma ha sido sobretodo enfocado en mejoramiento y menos en el uso directo de las accesiones. Con respecto a este último, cabe mencionar el gran potencial

poco aprovechado de los cuatro cultivados restantes. Con respecto al primer aspecto, aún no se explota a fondo la variabilidad citoplásmica para lograr la mejor expresión de heterosis, una de las vías ahora necesarias para recuperar este cultivo alimenticio.

Literatura Citada

- Baudet J.-C. 1977. Origine et classification des espèces cultivées du genre *Phaseolus*. Bull. Soc. Roy. Bot. Belg. 110: 65-76.
- Baudoin J.-P. 1981. Observations sur quelques hybrides interspécifiques avec *Phaseolus lunatus* L.. Bull. Rech. Agron. Gembloux 16: 273-286.
- Baudoin J.-P., Barthélémy J.P., Agneessens R. & Maquet A. 1989. Evaluation of cyanide contents in the primary gene pool of the lima bean, *Phaseolus lunatus* L.. Annu. Rpt. Bean Improvement Coop. 32: 60-61.
- Brown W.L. 1983. Genetic diversity and genetic vulnerability - an appraisal. Econ. Bot. 37: 4-12.
- Brücher H. 1954. Argentinien, urheimat unserer Bohnen. Umschau in Wiss. u Technik 54: 14-15.
- Brücher O., Wecksler M., Levy A., Palozzo A. & Jaffé W.G. 1969. Comparison of phytohaemagglutinins in wild beans (*Phaseolus aborigineus*) and in common beans (*Phaseolus vulgaris*) and their inheritance. Phytochemistry 8: 1739-1743.
- Brunner B.R. & Beaver J.S. 1988. Estimation of outcrossing of dry beans in Puerto Rico. Annu. Rpt. Bean Improvement Coop. 31: 42-43.
- Buhrow R.A. 1980. Frost tolerance of the Phaseolinae of the southwestern United States. Annu. Rpt. Bean Improvement Coop. 23: 62-64.
- Buhrow R.A. 1981. Stress tolerance of southwestern Phaseolinae. Annu. Rpt. Bean Improvement Coop. 24: 94-95.
- CIAT. 1987. Bean Program Annual Report. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia.
- Chang T.T., Ou S.H., Pathak M.D., Ling K.C. & Kauffman H.E. 1975. The search for disease and insect resistance in rice germplasm. In: "Crop genetic resources for today and tomorrow", O.H. Frankel & J.G. Hawkes (eds.), Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, p. 183-200.
- Clegg M.T. & Allard R.W. 1972. Patterns of genetic differentiation in the slender oat species *Avena barbata*. Proc. Nat. Acad. Sci., USA, 69: 1820-1824.
- Coyne D.P. & Schuster M.L. 1973. *Phaseolus* germplasm tolerant to common blight bacterium (*Xanthomonas phaseoli*). Plant Disease Rep. 57: 111-114.
- Debouck D.G. 1979. Proyecto de recolección de germoplasma de *Phaseolus* en México CIAT-INIA, 1978. International Board for Plant Genetic Resources, Rome, Italy, 149p.
- Debouck D.G. 1988a. *Phaseolus* germplasm collection in central and eastern Guatemala. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland, 36p.
- Debouck D.G. 1988b. Recolección de germoplasma de *Phaseolus* en Bolivia. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. 24p.

- Debouck D.G. 1989. Early beans (Phaseolus vulgaris L. and P. lunatus L.) domesticated for their aesthetic value? Annu. Rpt. Bean Improvement Coop. 32: 62-63.
- Debouck D.G. Wild beans as a food resource in the Andes. Annu. Rpt. Bean Improvement Coop., in press.
- Debouck D.G., Araya Villalobos R., Ocampo Sánchez R. & Gonzalez Ugalde W. Phaseolus germplasm collection in Costa Rica. Plant Genet. Resources Newsl., in press.
- Debouck D.G., Castillo R. & Tohmé J. Observations on little known Phaseolus germplasm of Ecuador. Plant Genet. Resources Newsl., in press.
- Debouck D.G., Gamarra F.M., Ortiz A.V. & Tohmé J. 1989a. Presence of a wild-weed-crop complex in Phaseolus vulgaris L. in Peru? Annu. Rpt. Bean Improvement Coop. 32: 64-65.
- Debouck D.G., Liñan Jara J., Campana Sierra A. & De la Cruz Rojas J. 1987. Observations on the domestication of Phaseolus lunatus L.. Plant Genet. Resources Newsl. 70: 26-32.
- Debouck D.G., Maquet A. & Posso C.E. 1989. Biochemical evidence for two different gene pools in Lima beans, Phaseolus lunatus L.. Annu. Rpt. Bean Improvement Coop. 32: 58-59.
- Debouck D.G., Schmit V., Libreros D. & Ramírez H. Biochemical evidence for a fifth cultigen within the genus Phaseolus. Annu. Rpt. Bean Improvement Coop., in press.
- Debouck D.G. & Soto J.J. 1988. Recolección de germoplasma de Phaseolus (Frijol) en el occidente de Guatemala. Tikalia 6: 17-34.
- Debouck D.G. & Tohmé J. 1989. Implications for bean breeders of studies on the origins of common beans, Phaseolus vulgaris L.. In: "Current topics in breeding of common bean", S. Beebe (ed.), Working Document No.47, 438p., Bean Program, CIAT, Cali, Colombia, p. 3-42.
- Delgado Salinas A. 1985. Systematics of the genus Phaseolus (Leguminosae) in north and central America. PhD Thesis, University of Texas, Austin, Texas, USA, 363p.
- Delgado Salinas A., Bonet A. & Gepts P. 1988. The wild relative of Phaseolus vulgaris in Middle America. In: "Genetic Resources of Phaseolus beans", P. Gepts (ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland, p.163-184.
- Falconer D.S. 1981. Introduction to quantitative genetics. 2nd ed., Longman, London, UK.
- Gepts P. 1988a. Phaseolin as an evolutionary marker. In: "Genetic Resources of Phaseolus beans", P. Gepts (ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland, p.215-241.
- Gepts P. 1988b. A middle American and an Andean common bean gene pool. In: "Genetic Resources of Phaseolus beans", P. Gepts (ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland, p.375-390.

- Gepts P. & Bliss F.A. 1985. Usefulness of phaseolin as an evolutionary marker. *Annu. Rpt. Bean Improvement Coop.* 28: 60-61.
- Gepts P. & Bliss F.A. 1986. Phaseolin variability among wild and cultivated common beans (*Phaseolus vulgaris*) from Colombia. *Econ. Bot.* 40: 469-478.
- Gepts P. & Debouck D.G. Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: "Common beans: research for crop improvement", A.v. Schoonhoven & O. Voysesst (eds.), Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, in press.
- Gepts P., Osborn T.C., Rashka K. & Bliss F.A. 1986. Phaseolin protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.): evidence for multiple centers of domestication. *Econ. Bot.* 40: 451-468.
- Harlan J.R. Crops and Man. American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA, 295p.
- Harlan J.R. 1976. Genetic Resources in wild relatives of crops. *Crop Sci.* 16: 329-333.
- Harlan J.R. 1978. Sources of genetic defence. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 287: 345-356.
- Harlan J. R. 1984. Evaluation of wild relatives of crop plants. In: "Crop genetic resources: conservation and evaluation", J.H.W. Holden & J.T. Williams (eds.), George Allen & Unwin. London, UK, p.212-222.
- Hawkes J.G. 1970. Potatoes. In: "Genetic resources in plants - their exploration and conservation", O.H. Frankel & E. Bennett (eds.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, p.311-319.
- Hawkes J.G. 1977. The importance of wild germplasm in plant breeding. *Euphytica* 26: 615-621.
- Hawkes J.G. 1983. The diversity of crop plants. Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts, USA, 184p.
- Heiser C.B. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* 37: 77-81.
- Hernández E.X., Miranda C.S. & Frywer C. 1959. El origen de *Phaseolus coccineus* L. *darwinianus* Hdz X. & Miranda C. subspecies nova. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 20: 99-121.
- Hubbeling N. 1957. New aspects of breeding for disease resistance in beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Euphytica* 6: 111-141.
- Jimenez-Garcia E. & Buhrow R. 1985. Apparent immunity to two virus strains in *Phaseolus lunatus* and *P. moultonii*. *Annu. Rpt. Bean Improvement Coop.* 28: 73.
- Johns T. & Keen S.L. 1986. Ongoing evolution of the potato on the Altiplano of western Bolivia. *Econ. Bot.* 40: 409-424.
- Kaplan L. 1971. *Phaseolus*: diffusion and centers of origin. In: "Man across the sea: problems in Pre-columbian contacts", C. Riley et al. (eds.), Univ. Texas Press, Austin, Texas, USA, p.416-427.

- Kaplan L. & Kaplan L.N. 1988. Phaseolus in archaeology. In: "Genetic Resources of Phaseolus beans", P. Gepts (ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland, p.125-142.
- Klekowski E.J. & Godfrey P.J. 1989. Ageing and mutation in plants. *Nature* 340: 389-391.
- Koenig R. & Gepts P. Allozyme diversity in wild Phaseolus vulgaris: further evidence for two major centers of genetic diversity. *Theor. Appl. Genet.*, in press.
- Koenig R., Singh S.P. & Gepts P. 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: 191-199.
- Lioi L. & Bollini R. 1989. Identification of a new arcelin variant in wild bean seeds. *Annu. Rpt. Bean Improvement Coop.* 32: 28.
- Lundell C.L. 1939. Plants probably utilized by the old empire Maya of Peten and adjacent lowlands. *Papers Mich. Acad. Sci. Arts & Lett.* 24: 37-56.
- Magruder R. & Wester R.E. 1940. Natural crossing in Lima beans in Maryland. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 37: 731-736.
- Maquet A., Gutierrez A. & Debouck D.G. Further biochemical evidence for the existence of two gene pools in lima beans. In prep.
- Maréchal R. 1970. Données cytologiques sur les espèces de la sous-tribu des Papilionaceae-Phaseolinae. Deuxième série. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 40: 307-348.
- Maréchal R., Mascherpa J.-M. & Stainier F. 1978. Etude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genres Phaseolus et Vigna (Papilionaceae) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera* 28: 1-273.
- Martin G.B. & Adams M.W. 1987a. Landraces of Phaseolus vulgaris (Fabaceae) in northern Malawi. 1. Regional variation. *Econ. Bot.* 41: 190-203.
- Martin G.B. & Adams M.W. 1987b. Landraces of Phaseolus vulgaris (Fabaceae) in northern Malawi. 2. Generation and maintenance of variability. *Econ. Bot.* 41: 204-215.
- Nabhan G.P. 1979. Tepary beans: the effects of domestication on adaptations to arid environments. *Arid Lands Newsl.* 10: 11-16.
- National Research Council. 1972. Genetic vulnerability of major crops. National Academy of Sciences, Washington, D.C., USA.
- Nevo E. 1983. Adaptative significance of protein variation. In: "Protein polymorphism: adaptative and taxonomic significance", G.S. Oxford & D. Rollinson (eds.), Academic Press, London, New York, p. 239-282.
- Nevo E., Beiles A. & Zohary D. 1986. Genetic resources of wild barley in the Near East: structure, evolution and application in breeding. *Biol. J. Linn. Soc.* 27: 355-380.

- Osborn T.C., Alexander D.C., Sun S.S.M., Cardona C. & Bliss F.A. 1988. Insecticidal activity and lectin homology of arcelin seed protein. *Science* 240: 207-210.
- Osborn T.C., Blake T., Gepts P. & Bliss F.A. 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.
- Paterson A.H., Lander E.S., Hewitt J.D., Peterson S., Lincoln S.E. & Tanksley S.D. 1988. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature* 335: 721-726.
- Pearsall D.M. 1978. Palaeoethnobotany in western South America: progress and problems. In: "The nature and status of ethnobotany", R.I. Ford (ed.), *Anthrop. Papers, Mus. Anthrop., Univ. Michigan*, 67, p. 389-416.
- Pickersgill B. 1984. Migrations of chili peppers, *Capsicum* spp., in the Americas. In: "Pre-columbian plant migration", D. Stone (ed.), *Peabody Mus. Archaeol. Ethnol., Harvard Univ., Cambridge, Massachusetts, USA*, p.105-123.
- Pickersgill B. & Heiser C.B. 1978. Origins and distribution of plants domesticated in the New World tropics. In: "Advances in Andean archaeology", D.L. Browman (ed.), Mouton Publishers, The Hague, Paris, p.133-165.
- Plucknett D.L., Smith N.J.H., Williams J.T. & Anichetty H.M. 1987. Gene banks and the world's food. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, USA, 247p.
- Prescott-Allen R. & Prescott-Allen C. 1982. The case for *in situ* conservation of crop genetic resources. *Nat. & Resources* 23: 15-20.
- Prescott-Allen R. & Prescott-Allen C. 1983. Genes from the wild - using wild genetic resources for food and raw materials. Earthscan, London, Washington, 101p.
- Rick C.M. 1979. Potential improvement of tomatoes by controlled introgression of genes from wild species. In: "Broadening the genetic base of crops", A.C. Zeven & A.M. van Harten (eds.), PUDOC, Wageningen, The Netherlands, p.167-173.
- Rick C.M. & Fobes J.F. 1975. Allozymes of Galapagos tomatoes: polymorphism, geographic distribution, and affinities. *Evolution* 29: 443-457.
- Romero Andreas J., Yandell B.S. & Bliss F.A. 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.
- Schieber E. & Zentmyer G.A. 1984. Coffee rust in the western hemisphere. *Plant Disease* 68: 89-93.
- Schinkel C. & Gepts P. 1988. Phaseolin diversity in the tepary bean, *Phaseolus acutifolius* A. Gray. *Plant Breeding* 101: 292-301.

- Schmit V. & Baudoïn J.-P. 1987. Multiplication et évaluation de *Phaseolus coccineus* L. et de *P. polyanthus* Greenm., deux espèces intéressantes pour l'amélioration de la productivité des légumineuses vivrières. Bull. Rech. Agron. Gembloux 22: 235-253.
- Schmit V. & Debouck D.G. Origin of the year-bean, *Phaseolus polyanthus* Greenman. In prep.
- Schoonhoven A.v. & Cardona C. 1982. Low levels of resistance to the Mexican bean weevil in dry beans. J. Econ. Entomol. 75: 567-569.
- Schoonhoven A.v. & Cardona C. & Valor J. 1983. Resistance to the bean weevil and the Mexican bean weevil (Coleoptera: Bruchidae) in non-cultivated common bean accessions. J. Econ. Entomol. 76: 1255-1259.
- Schwartz H.F. 1980. Diversos patógenos fúngicos. In: "Problemas de producción del frijol", H.F. Schwartz & G.E. Gálvez (eds.), Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, p.127-151.
- Singh S.P., Debouck D.G. & Gepts P. 1989. Races of common bean, *Phaseolus vulgaris* L.. In: "Current topics in breeding of common bean", S. Beebe (ed.), Working Document No.47, 438p., Bean Program, CIAT, Cali, Colombia, p.75-89.
- Spellerberg I.F. 1981. Ecological evaluation for conservation. Studies in Biology No. 133, Edward Arnold, London, 60p.
- Standley P.C. 1946. Food plants of the Indians of the Guatemalan highlands. J. Arn. Arb. 27: 395-400.
- Toro O., Ramírez H. & Debouck D.G. Founder effect of domestication in tepary bean. In prep.
- Toro O., Tohmé J. & Debouck D.G. Wild bean (*Phaseolus vulgaris* L.): description and distribution. In prep.
- Towle M.A. 1961. The ethnobotany of Pre-columbian Peru. Viking Fund Publ. Anthropol. 30: 1-180.
- Vanderborcht T. 1982. Seed increase and evaluation of the wild *Phaseolus vulgaris* germplasm. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, 69p.
- Van Eseltine G.P. 1931. Variation in the lima bean, *Phaseolus lunatus* L., as illustrated by its synonymy. N. Y. St. Agric. Exp. Stn. Techn. Bull. 182: 3-24.
- Vargas J., Tohmé J. & Debouck D.G. Common bean domestication in the southern Andes. Annu. Rpt. Bean Improvement Coop., in press.
- Wells W.C., Isom W.H. & Waines J.G. 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.

Tabla 1 - Algunas características observadas en especies no domesticadas de *Phaseolus*.

<u>Especie</u>	<u>Carácter útil</u>	<u>Fuente</u>
<i>P. angustissimus</i>	Tolerancia a temperaturas bajas	Euhrow, 1980
<i>P. angustissimus</i>	Tolerancia a sequía	Euhrow, 1981
<i>P. filiformis</i>	Tolerancia a sequía	Euhrow, 1981
<i>P. filiformis</i>	Resistencia a 4 cepas de antracnosis	Hubbeling, 1957
<i>P. maculatus</i>	Tolerancia a temperaturas bajas	Euhrow, 1980
<i>P. maculatus</i>	Resistencia a 4 cepas de antracnosis	Hubbeling, 1957
<i>P. maculatus</i>	Resistencia a los virus BSMV y CCMV-a	Jimenez-Garcia, 1985
<i>P. marechalii</i>	Resistencia al virus BGMV	Baudoin, 1981
<i>P. ritensis</i>	Tolerancia a temperaturas bajas	Euhrow, 1980

Tabla 2 - Evolución de los números de accesiones de germoplasma de *Phaseolus* en la colección del CIAT. Aporte del Proyecto IBPGR-CIAT Estudio de la Diversidad en *Phaseolus*.

	Situación en 1977	en 1989	aporte	%
Especies Domesticadas				
Variedades nativas	13,300	40,063	1,855	5
Formas ancestrales	200	968	282	29
Especies no domesticadas				
	56	477	354	74
Total	13,556	41,508	2,491	6

Tabla 3 - Lista tentativa de las especies de *Phaseolus* y accesiones colectadas por el proyecto IBPGR-CIAT (1978-1989).

Especie	No	Especie	No
<i>P. amblyosepalus</i>		<i>P. oaxacanus</i>	2
<i>P. acutifolius</i>	38	<i>P. oligospermus</i>	3
<i>P. angustissimus</i>		<i>P. ovatifolius</i>	2
<i>P. augusti</i>	29	<i>P. pachyrhizoides</i>	24
<i>P. coccineus</i>	120	<i>P. parvulus</i>	1
<i>P. chiapasanus</i>	1	<i>P. pauciflorus</i>	1
<i>P. esperanzae</i>	9	<i>P. pedicellatus</i>	15
<i>P. filiformis</i>		<i>P. plagiocylis</i>	
<i>P. glabellus</i>	5	<i>P. pluriflorus</i>	5
<i>P. grayanus</i>	7	<i>P. polyanthus</i>	69
<i>P. hintonii</i>	11	<i>P. polymorphus</i>	5
<i>P. jaliscanus</i>	1	<i>P. polystachyus</i>	
<i>P. leptophyllus</i>		<i>P. ritensis</i>	
<i>P. leptostachyus</i>	80	<i>P. salicifolius</i>	
<i>P. lunatus</i>	424	<i>P. sempervirens</i>	
<i>P. maculatus</i>	27	<i>P. sinuatus</i>	
<i>P. marechalii</i>	2	<i>P. sonorensis</i>	
<i>P. macrolepis</i>	2	<i>P. tenellus</i>	
<i>P. micranthus</i>		<i>P. tuerckheimii</i>	12
<i>P. microcarpus</i>	19	<i>P. vulgaris</i>	1,477
<i>P. minimiflorus</i>	1	<i>P. xanthotrichus</i>	19
<i>P. neglectus</i>	6	<i>P. xolocotzii</i>	1
<i>P. nelsonii</i>	5	<i>P. zimapanensis</i>	14

(especies no identificadas, aproxim. 10 taxa: 16 accesiones)

Total de especies: 44

Total de accesiones: 2,491

Tabla 4 - Estimación cuantitativa del efecto fundador a través del estudio de marcadores proteínicos de semilla.

Especie	Zona	Formas silvestres	Formas cultivadas	Fuente
<i>P. vulgaris</i>	Mesoamérica	18	2	a,b,c
<i>P. vulgaris</i>	Andes	13	7	a,b,c
<i>P. lunatus</i>	Mesoamérica	7	2	d,e
<i>P. lunatus</i>	Andes	5	4	d,e
<i>P. acutifolius</i>	Mesoamérica	25	2	f,g
<i>P. polyanthus</i>	Mesoamérica	6	4	h,i

Fuente: a=Gepts et al., 1986; b=Debouck & Tohmé, 1989; c=Toro et al., in prep.; d=Debouck et al., 1989b; e=Maquet et al., in prep.; f=Schinkel & Gepts, 1988; g= Toro et al., in prep.; h=Debouck et al., in press; Schmit & Debouck, in prep..