

Principios sobre el mejoramiento genético de las leguminosas alimenticias del género *Phaseolus*

Jean Pierre BAUDOIN¹, Raúl BLAS², Amelia HUARINGA², Luz ESPINOSA³, Félix CAMARENA²

¹Université de Liège, Bélgica. ²Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú. ³Universidad Nacional San Luis Gonzaga de Ica

¹Jean-Pierre.Baudoin@ulg.ac.be, ²rbias@lamolina.edu.pe, ³luzesmel@yahoo.es, ²ahuarina@lamolina.edu.pe

²camafe@lamolina.edu.pe

La biodiversidad Andina.

Es reconocido que una de las formas de conseguir una agricultura sostenible es mantener la diversidad genética, y con ello lograr una mejor relación ecológica. Los campesinos andinos siguen manteniendo dicha variabilidad biológica a través de sus técnicas de cultivo, como estrategia para enfrentar los riesgos climáticos que afectan la producción y que son frecuentes en toda agricultura de montaña.

En los Andes, uno de los mayores centros de domesticación mundial, según Vavilov, destaca la domesticación de varias plantas de alto valor alimenticio: raíces y tubérculos, granos de cereales o pseudo-cereales, leguminosas, frutales, etc.

Es importante recordar que la presencia de numerosas variedades criollas, y especies progenitoras y silvestres afines a las especies domesticadas, y portadoras de los genes de adaptación a una alta diversidad de condiciones bióticas y abióticas altoandinas, constituyen la riqueza fitogenética más valiosa, cuya preservación necesita ser apoyada urgentemente por la comunidad internacional. Los recursos genéticos vegetales tienen un papel esencial para implementar una agricultura productiva y durable. Se debe recordar que en muchos países del Sur, una gran preocupación es producir en el campo suficientes cantidades de alimentos básicos, pero al mismo tiempo asegurar el equilibrio del ambiente ecológico. Estos objetivos requieren la preservación no solamente de la diversidad varietal, sino igualmente de la diversidad de los sistemas de cultivo, es decir, de la agrobiodiversidad.

Desafortunadamente, la presión demográfica y las actividades generadas por los seres humanos, han modificado considerablemente el ambiente y han causado la pérdida de una gran parte de la variabilidad genética que le ha servido para su sustento y bienestar material. Este proceso de desaparición de la diversidad genética es parte del fenómeno llamado "erosión genética", el cual resulta de muchos factores bien conocidos: urbanización, migración rural, industrialización, agricultura intensiva de monocultivo, sobrepastoreo, contaminación del suelo, destrucción o modificación de los centros de origen, desplazamiento de las variedades tradicionales por las variedades modernas, de muy estrecha plasticidad genética. La pérdida de las variedades criollas está también acompañada de la erosión de los conocimientos tradicionales y del saber campesino, particularmente en las poblaciones más jóvenes.

Es urgente enfocar y realizar un programa de conservación, de caracterización y de evaluación de los recursos fitogenéticos, y mejorar genéticamente los cultivos tradicionales, particularmente las plantas alimenticias, con el fin de enfrentar los riesgos ambientales. En este contexto, existen dos métodos para conservar los recursos fitogenéticos:

- La conservación *in situ*, la cual sugiere tratar de conservar las especies y su variabilidad, en su hábitat natural sin perturbar su dinámica.
- La conservación *ex situ*, la cual intenta conservar la variabilidad de las especies fuera de su hábitat natural.

Si la conservación *ex situ* ha tenido más atención en la comunidad internacional debido a que este tipo de preservación hace disponible los recursos genéticos inmediatamente para los mejoradores, no se debe descuidar la

implementación de la preservación *in situ*, en ambientes naturales (para los materiales silvestres o espontáneos) o en el campo (para los materiales cultivados criollos). Con un monitoreo suficiente de los ecosistemas o agrosistemas, este tipo de conservación permite mantener la integridad genética en su estado natural y permite continuar la evolución en su ambiente normal. Con este enfoque, se preserva una base genética amplia que permite continuar con los procesos evolutivos de selección natural, radiación adaptativa y mantenimiento de la variabilidad genética. Además, en el caso de la conservación en el campo, existe la posibilidad de establecer directamente en las comunidades rurales, un programa de mejoramiento genético participativo, con la implicación de los agricultores conservacionistas.

Las leguminosas alimenticias del género *Phaseolus*.

Las leguminosas de grano son una fuente importante y económica de proteínas en la dieta de muchos pueblos tropicales, y se usan como suplemento de alimentos ricos en carbohidratos como los cereales, raíces y tubérculos. Las leguminosas tienen también un potencial muy importante en el proceso de mejoramiento del suelo por el aporte de nitrógeno fijado del aire, mediante la simbiosis de estas plantas con bacterias del tipo *Rhizobium*. El frijol es un cultivo base para el establecimiento de diferentes combinaciones de cultivos, ya que se puede asociar, intercalar o rotar con la mayoría de especies componentes del agroecosistema. Las combinaciones de cultivos permitidos mediante las leguminosas son considerados como una buena manera de mantener una cobertura viva que *no permite* el crecimiento de malezas, que disminuye la necesidad de remover el suelo con las deshierbas, que reduce la posibilidad de escorrentía, evitando así la erosión.

En la zona Andina, particularmente en la región montañosa, la asociación de maíz y frijol es uno de los sistemas de cultivo más comunes dentro de los pequeños agricultores, quienes mantienen este sistema de producción por razones de tipo cultural, nutricional, biológico y económico para minimizar riesgos y mantener una dieta balanceada y estable. Dentro de la asociación, los frijoles representan las plantas más sensibles, debido a la situación de competencia.

La diversidad genética de *Phaseolus* a través del proceso de domesticación.

Dentro de la familia de las leguminosas se encuentra el género *Phaseolus*, que incluye aproximadamente 150 especies, todas originarias de América Latina. Las principales evidencias del origen neotropical de *Phaseolus* son la diversidad genética de los materiales que existen en este continente y los hallazgos arqueológicos que prueba la antigüedad de su cultivo, particularmente en Perú y México. Dentro del género, cinco especies fueron domesticadas: *P. vulgaris* (frijol común, la más difundida y de mayor aceptación), *P. lunatus* (frijol de Lima), *P. coccineus* (ayocote en México), *P. polyanthus* (toda la vida en Ecuador y Perú) y *P. acutifolius* (tépari en México). Cada uno tiene una adaptación ecológica complementaria, cubriendo diferentes pisos altitudinales (desde el nivel del mar hasta 3000 m de altitud) y zonas climáticas (desde la región árida hasta la región más húmeda).

El frijol común, el frijol más difundido del género, fue domesticado hace aproximadamente 7000 a 10000 años. Evolucionó entonces desde una planta silvestre distribuida en las montañas de América Latina hasta una especie cultivada en cinco continentes, en un rango de ambientes y de sistemas de cultivo, y con una gran variedad de usos. La caracterización de una larga muestra del germoplasma de la leguminosa hace entender mejor la organización de la variabilidad genética de sus formas silvestres y cultivadas, y permite en consecuencia trazar estrategias para la preservación de los recursos genéticos y para el mejoramiento de las especies. En el continente de origen, en base a argumentos botánicos, ecológicos, arqueológicos, morfológicos y últimamente bioquímicos y moleculares, se destacan tres centros de diversificación primaria: Centro Mesoamericano, Centro Andino Norteño, Centro Andino Sureño.

Hemos estudiado la organización de la diversidad genética en la segunda especie de interés económico, *P. lunatus*, llamado comúnmente frijol de Lima. La taxonomía reconoce al nivel intraespecífico dos variedades botánicas: var. *silvestre* (forma espontánea) y var. *lunatus* (forma cultivada). La forma silvestre de *P. lunatus* inicialmente encontrada en Guatemala, tiene una distribución también importante, especialmente en los neotrópicos de altitud baja e intermedia, desde Sinaloa en México hasta Salta en Argentina. Como en el caso del frijol común, existen dos principales acervos genéticos domesticados a partir de dos formas silvestres distintas y con morfotipos de semilla diferente:

- El acervo Mesoamericano, constituido por materiales de semilla pequeña, aplanada o redonda, distribuido a través del continente desde México hasta Argentina.
- El acervo Andino, constituido por materiales de semilla grande, a menudo arrionada y aplanada, distribuido en los Andes (principalmente Perú, Ecuador y Colombia).

La identificación de los dos acervos fue confirmada a través de la utilización de marcadores bioquímicos y moleculares.

Como el frijol común, el frijol de Lima muestra una gran variación en cuanto a la forma, el tamaño y color de las semillas. Dentro de los materiales cultivados, los tipos de semillas más grandes se denominan Limas grandes o pallares ("big Lima") y se originaron en Perú; las de tipo sieva son de tamaño intermedio y posiblemente originarias de México; las de tipo papa ("potato") son las más pequeñas y tienen su mayor distribución en las Antillas (Caribe).

Los materiales de semilla grande fueron cultivados por primera vez en la costa de Perú hace 5000 años, donde tenían gran valor alimenticio y cultural. La distribución de una forma ancestral silvestre, que produce semillas de tamaño más grande que el usual de los otros materiales silvestres, permite sugerir una domesticación en esta zona, y tuvo una distribución ulterior tanto hacia las partes altas de los Andes (Ecuador, Perú, Colombia y Bolivia), como hacia la costa peruana. Los cultivares de semilla pequeña han sido domesticados a partir de una forma silvestre, posiblemente en Mesoamérica y en épocas más recientes.

La variabilidad intraespecífica de *P. lunatus* es importante, particularmente en los grupos de variedades sieva y Limas grandes. Al nivel interespecífico, el frijol de Lima tiene también acervos secundario y terciario, ubicados en América Central y en los Andes. Estos acervos de *P. lunatus* son particularmente amplios en comparación con las otras especies domesticadas del género. Se debe destacar tres parientes de la forma silvestre andina, recientemente identificados: *P. augustii*, *P. bolivianus* y *P. pachyrrhizoides*.

Implicaciones para la conservación y el mejoramiento.

En frijol de Lima, como en otros frijoles *Phaseolus*, durante el proceso de evolución bajo cultivo ocurrieron cambios mayores a nivel morfológico y fisiológico: hábito de crecimiento, componentes principales de rendimiento, precocidad y rango de maduración, reacción a la duración del día, contenido químico de las semillas, forma, tamaño y colores de las vainas y granos, ausencia de latencia de las semillas, etc. El fenotipo de las plantas cultivadas se apartó mucho del fenotipo de las plantas silvestres. Las varias formas domesticadas presentan un grado de diversidad morfológica más amplio que las formas silvestres. Esta diversidad refleja la diversidad cultural de las sociedades humanas que han cultivado el frijol.

Sin embargo, en presencia de cambios tan marcados a nivel morfológico, es necesario preguntarse ¿cuál es el efecto de la domesticación en la variabilidad genética de la especie? ¿Hasta dónde se extienden genéticamente las diferencias entre las formas ancestrales y las cultivadas?

Es difícil determinar el número de genes involucrados en las diferencias morfológicas y fisiológicas entre formas silvestres y cultivadas. A pesar que algunos resultados son divergentes, no obstante, el número de genes es relativamente bajo; es decir que, las diferencias observadas entre los fenotipos silvestre y domesticado se deben a un número limitado de genes, con impacto notorio. De otro lado, si se compara el nivel de variabilidad genética entre las formas silvestres y las cultivadas, a través de marcadores bioquímicos y moleculares, la domesticación representa una reducción notoria en diversidad genética.

Se puede explicar esta paradoja. Los caracteres morfológicos y fisiológicos tienen un efecto notable en el fenotipo de la planta, mientras que los caracteres bioquímicos y moleculares sólo pueden evaluarse mediante técnicas especiales. Por ese efecto ostensible en la planta y por su alta heredabilidad, los caracteres morfológicos han servido al agricultor para seleccionar variantes (color y tamaño de la semilla, hábito de crecimiento, etc.). En cambio, las características bioquímicas y moleculares no ejercen generalmente un efecto manifiesto en la planta y por ello no han estado sujetas a selección. El factor evolutivo que más ha influido en la variabilidad de este tipo de carácter es la deriva genética ('genetic drift') a causa de las pequeñas poblaciones de semillas que caracterizan la agricultura de subsistencia.

Las consecuencias de la evolución del frijol de Lima para los recursos genéticos y el mejoramiento (y consideraciones semejantes, pueden ser aplicadas al frijol común) son las siguientes:

- La divergencia entre los grupos Mesoamericano y Andino, exige que el germoplasma de ambas regiones deba preservarse con igual prioridad. Los datos morfológicos y agronómicos sugieren que los padres de orígenes distintos se caracterizan por tener complejos de genes que tienden a ser heredados juntos. En las progenies, por lo tanto, se conseguirá una mayoría de tipos parentales y una minoría de tipos recombinantes. Esta tendencia estaría reforzada por la selección respecto a uno u otro tipo de parental.
- La reducción de la variabilidad genética a causa de la domesticación indica que debe ponerse más énfasis en la conservación de las formas ancestrales silvestres.
- La reducción de la variabilidad genética durante el proceso de domesticación indica que se deben evaluar las formas silvestres más detenidamente y desarrollar métodos de mejoramiento que transfieran características de las formas silvestres hacia las formas cultivadas.
- La divergencia entre los acervos Mesoamericano y Andino, tiene efectos directamente sobre los programas de mejoramiento genético: se necesitan, en algunos casos, dos programas de mejoramiento separados, o en otros casos, se deben desarrollar técnicas de mejoramiento que transfieran características de un grupo a otro. La decisión depende en parte del beneficio obtenido de las formas recombinantes y de la facilidad de transferencia de características útiles de un grupo a otro.

El mejoramiento genético de las leguminosas del género *Phaseolus*.

Objetivos y metodología.

Cuando se propone mejorar genéticamente el frijol en la zona Andina, se debe recordar siempre el papel que poseen los frijoles en la asociación. Se debe también tener en cuenta que, el comportamiento agronómico de los frijoles en estos tipos de cultivos múltiples es muy diferente del comportamiento en el cultivo puro.

En un proyecto de colaboración estrecha entre la Universidad Nacional Agraria La Molina (UNALM) en Perú, el Instituto Colombiano Agropecuario (CORPOICA) en Colombia y la Facultad de Ciencias Agronómicas de Gembloux (FUSAGx, ahora llamada Gembloux Agro Biotec de la Universidad de Liege) en Bélgica, hemos

determinado dos objetivos principales, a fin de complementar las investigaciones del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) en Colombia.

- El primer objetivo es de promocionar las especies olvidadas del género *Phaseolus* que están en camino de desaparecer, a pesar que estos frijoles tienen un potencial enorme y un papel ecológico diferente al frijol común. Esas especies son *P. coccineus* y *P. polyanthus*, en la parte alta (más de 2500 msnm), y *P. lunatus* en la parte baja.
- El segundo objetivo es mejorar genéticamente el frijol común, *P. vulgaris*, a través cruzamientos interespecíficos con *P. coccineus* o *P. polyanthus*; las especies donadoras son filogenéticamente cercanas al frijol común y poseen genes útiles de tolerancia o resistencia a factores bióticos y abióticos ausentes o poco expresados en el acervo genético primario de la leguminosa.
- El tercer objetivo es mejorar la productividad de sistemas de cultivos en regiones marginales, precisamente donde se pueden encontrar esas especies olvidadas y otros frijoles criollos.

La metodología de las investigaciones consta de varias etapas:

- La primera etapa es conformar los bancos de germoplasma o recolectar en los centros de origen la mayor diversidad de materiales silvestres, criollos y nativos de las tres especies *P. coccineus*, *P. polyanthus* y *P. lunatus*, y también de las especies relacionadas.
- La segunda etapa es caracterizar las colecciones vegetales, usando varios parámetros: botánico – agronómico (sobre todo las reacciones a las enfermedades y plagas) – citología – marcadores bioquímicos o moleculares, a fin de establecer un agrupamiento genético dentro de cada especie y aislar los genotipos más interesantes y compatibles para iniciar un esquema de cruzamientos o de selección.
- La tercera etapa es precisamente, desarrollar un programa de mejoramiento genético a dos niveles: intraespecífico con los genotipos promisorios de las 3 especies *P. coccineus*, *P. polyanthus* y *P. lunatus*; interespecífico a partir de cruzamientos entre *P. vulgaris* y 2 especies donadoras *P. coccineus* y *P. polyanthus*.
- La última etapa es de implementar ensayos de rendimiento y adaptación en los campos con las mejores líneas avanzadas. Es importante exponer los materiales mejorados a las condiciones de estrés a las cuales están sometidas las variedades locales. Los materiales seleccionados en esta fase son los candidatos a convertirse en nuevas variedades, y por ello, se necesita fijar claramente los sistemas de cultivo: por ejemplo, asociados con siembra simultáneamente a las dos especies (maíz y frijol), en relevo con siembra de frijol cuando el maíz madura. Los materiales seleccionados involucran genotipos que han demostrado adaptación específica a condiciones locales, pero también los genotipos con una amplia adaptación en muchas localidades y con estabilidad alta de rendimiento.

Selección varietal.

Las especies marginadas del género *Phaseolus* merecen una mayor atención por parte de los mejoradores. Por ejemplo, *P. coccineus* y *P. polyanthus* se han usado en muchas oportunidades en la mejora del frijol común, a pesar de que esas leguminosas poseen muchas características agronómicas interesantes, como su rusticidad frente a varias enfermedades y plagas, tolerancia al frío y a suelos ácidos, alta capacidad para fijar simbióticamente el nitrógeno, etc. La ausencia de formas arbustivas de alto rendimiento y de buena adaptación, constituye seguramente un factor limitante para esas dos leguminosas. Sin embargo, las formas volubles enraizan fácilmente y se mantienen durante

varios años debido a sus raíces carnosas (en el caso del ayacote) o ramificadas y profundas (en el caso de toda la vida). El uso de *P. coccineus* y *P. polyanthus* como complemento del maíz de ensilaje, merece ser investigado por su valor forrajero. Además, puede ser útil intercalando las formas volubles de esas dos especies en plantaciones forestales o frutales jóvenes porque ofrecen protección del suelo, valor fertilizante e ingresos adicionales. El frijol de Lima, *P. lunatus*, se destaca de las otras especies del género por su amplio acervo genético, involucrando varias especies de los centros de diversificación en las partes Andina y Mesoamericana. El pool genético primario muestra una variación amplia en lo que se refiere al hábito de crecimiento (formas arbutivas, postradas y trepadoras), la precocidad a la maduración, la adaptación a varias condiciones ecológicas (de baja o alta elevación), la rusticidad y larga producción, la diversidad de colores y tamaños de las semillas, etc.

El sistema de selección varietal en las tres especies mencionadas, depende en gran parte del sistema de reproducción de las plantas: mejoramiento poblacional por las dos especies algóamas: *P. coccineus* y *P. polyanthus*; mejoramiento masal, "población bulk" o genealógico para el frijol de Lima de reproducción autógena o algóama parcial. Sin embargo, la eficiencia del programa de mejoramiento varietal está relacionada sobre todo con el sistema de cultivo, en este contexto de la asociación maíz - frijol. Si se desea mejorar el frijol en la asociación, se debe prestar atención a varios caracteres genético-fisiológicos ligados a la compatibilidad y competencia con el segundo cultivo, el maíz: hábito de crecimiento, longitud de los tallos, número de ramificaciones, área foliar, número y tamaño de vainas y de granos, desarrollo del sistema radical, además de los caracteres de adaptación y de rusticidad. Una recomendación, es iniciar el proceso de mejoramiento a partir de variedades o poblaciones segregantes provenientes de generaciones híbridas en F2 para proceder con selecciones individuales o masales y seguir con una evaluación de progenies.

Concerniente a los híbridos interespecíficos, la prioridad es otorgada al mejoramiento del frijol común, a fin de integrar genes controlando características útiles no expresadas o expresadas débilmente en el acervo primario de *P. vulgaris*. A partir de una evaluación agronómica de una colección de varias poblaciones de *P. coccineus* y *P. polyanthus*, ambas especies filogenéticamente cercanas a *P. vulgaris*, se han identificado genotipos promisorios, por ejemplo, con resistencia a la mancha angular, causada por *Phoma exigua*, o al mosaico dorado, causado por un virus transmitido por la mosca blanca del género *Bemisia*, o a la tolerancia a la mosca del frijol (*Ophiomyia*) durante la época de germinación y emergencia de las plántulas, etc. En los híbridos entre *P. vulgaris* y las dos especies donadoras *P. coccineus* y *P. polyanthus*, la probabilidad de perder los genes interesantes con la utilización del citoplasma del frijol común, es alta, a pesar de la alta tasa de cruzamientos logrados. Los cruzamientos recíprocos son más difíciles y requieren del desarrollo de una técnica apropiada de cultivo *in vitro* de embriones inmaduros; sin embargo la presencia del citoplasma de *P. coccineus* o *P. polyanthus* facilita el proceso de selección en las generaciones avanzadas. Cualquiera que sea el tipo de cruzamiento interespecífico inicial, la metodología de selección debe ser muy estricta, para lo cual se necesita en el campo la siembra de poblaciones de tamaño grande, la presencia de una presión de selección muy fuerte y la realización de muchos ciclos de cruzamientos en cada generación. En este contexto, la selección acumulativa o selección de poblaciones (recurrente) es indispensable para romper los ligamientos desfavorables entre genes deseables y no deseables y para acumular en un mismo genotipo los caracteres interesantes de las dos especies (recurrente y donadora).

Al final del proyecto de colaboración entre la UNALM, la CORPOICA y la Facultad de Gembloux, se desarrollaron varias variedades promisorias de frijol de Lima para la costa, poblaciones promisorias de las 2 especies *P. coccineus* y *P. polyanthus* y líneas avanzadas de los cruces interespecíficos *P. vulgaris* x *P. coccineus* y *P. vulgaris* x *P. polyanthus* para la zona alta de los Andes.

En este tipo de trabajo, una condición primordial es diseñar un programa de selección que refleje directamente los factores limitantes de los campos de los agricultores y el sistema de cultivo de los campesinos. Las investigaciones de mejoramiento deben responder a todos los requerimientos de los agricultores. Si en algunos casos la introducción de genes de resistencia a enfermedades dentro de una especie se apoya sobre el seguimiento de un trabajo de selección convencional, es más complejo combinar los genes de resistencia con las otras características de

adaptación: tamaño y color de semilla - precocidad - fertilidad - competencia con maíz, etc., sin olvidar los criterios de aceptabilidad de parte de los productores y de los consumidores a nivel del campo del agricultor y del mercado.

En la entrega de variedades a pequeños campesinos, es deseable la oferta múltiple de materiales para la misma zona, porque diversidad es sinónimo de no vulnerabilidad. Para cumplir este objetivo específico, se necesita implementar un programa de producción de semillas con el propósito de brindar las variedades más interesantes a los productores.

En conclusión, el cumplimiento del mejoramiento genético de las leguminosas del género *Phaseolus*, depende de la existencia, utilización y conocimiento de la biodiversidad disponible en el género, es decir, no solamente de las especies ya domesticadas, sino también de las formas silvestres de cada especie cultivada y de los taxones relacionados, que pueden suministrar genes útiles de rusticidad, productividad y adaptación a varias situaciones agroecológicas.

REFERENCIAS

- Baudoin, JP. 1991. La culture et l'amélioration de la légumineuse alimentaire *Phaseolus lunatus* L. en zones tropicales. CTA (Centre Technique de Coopération Agricole et Rurale, Ede. Pays-Bas) y FSAGx (Faculté des Sciences Agronomiques de Gembloux, Belgique). 209 pp.
- Baudoin, JP. 2001. Contribution des ressources phytogénétiques à la sélection variétale de légumineuses alimentaires tropicales. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 5 (4): 221-230.
- Baudoin, JP. 2006. *Phaseolus lunatus* L. En : Cereals and pulses. Ed. Brink M., Belay G., Plant Resources of Tropical Africa (PROTA), Wageningen (The Netherlands). Wageningen; Backhuys Publishers, Leiden; CTA, La Haye (The Netherlands). 1: 158-164.
- Baudoin, JP; Camarena, F; Lobo, M. 1995. Amélioration de quatre espèces de légumineuses alimentaires tropicales *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus*, *P. polyanthus* et *P. lunatus*. Sélection intra- et interspécifique. En : "Quel avenir pour l'amélioration des plantes?": Quatrièmes Journées scientifiques du réseau Biotechnologie végétale de l'UREF, Namur, 18-21 Oct. 1993. Eds. J. Dubois, Y. Demarly, AUPELF-UREF. John Libbey Eurotext, Paris : 31-49.
- Baudoin, JP; Camarena, F; Lobo, M. 1997. Improving *Phaseolus* genotypes for multiple cropping systems. Euphytica 96: 115-123.
- Baudoin, JP; Camarena, F; Lobo, M; Mergeai, G. 2001. Breeding *Phaseolus* for intercrop combinations in Andean highlands. In : Broadening the genetic basis of the crop. Eds. H.D. Cooper, C. Spillane, T. Hodgkin. CAB International (Wallingford, U.K.): 373-384.
- Camarena, F; Chura, J; Blas, R. 2008. Mejoramiento genético y biotecnológico de plantas. CONCYTEC y UNALM. Chacón, M; Pickersgill, B; Debouck, DG. 2005. Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. Theor. Appl. Genet. 110: 432-444.
- Fofaza, B; Baudoin, JP; Vekemans, X; Debouck, DG; Du Jardin, P. 1999. Molecular evidence for an Andean origin and a secondary gene pool for the Lima bean (*Phaseolus lunatus*) using chloroplast DNA. Theor. Appl. Genet. 98 : 202-212.
- Fofana, B; Du Jardin, P; Baudoin, JP. 2001. Genetic diversity in the Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) as revealed by chloroplast DNA (cpDNA) variations. Genet Resources & Crop Evol. 48: 437-445.
- Fofana, B; Vekemans, X; Du Jardin, P; Baudoin, JP. 1997. Genetic diversity in Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) as revealed by RAPD markers. Euphytica 95 : 157-165.
- Freytag, GF; Debouck, DG. 2002. Taxonomy, distribution, and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae: Papilionoideae) in North America, Mexico and Central America. SIDA Bot. Misc. 23: 1-300.
- Gepts, P. 1998. Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. Hort. Sci. 33:1121-1130.
- Gepts, P; Debouck, DG. 1991. Origin, domestication and evolution of common bean, *Phaseolus vulgaris*. En: Schoonhoven A, Voysest O (eds) Common beans: research for crop improvement. CAB International, Wallingford, UK, pp 4-54.

- Gepts, P.; Papa, R.; Gonzales, J., Acosta, J.; Delgado, A. 1999. Human effects on *Phaseolus* adaptation during and after domestication. En: van Raamsdonk L, den Nijis J (eds) Proceeding VIIth international IOPB symposium. Amsterdam, 10–15 Agosto.
- Gutiérrez, A.; Gepts, P.; Debouck, DG. 1995. Evidence for two gene pools of the Lima bean, *Phaseolus lunatus*, in the Americas. Genet. Resources & Crop Evol. 42: 15-28.
- Jardín Botánico de Córdoba, España. 1992. Cultivos marginados: otra perspectiva de 1492. Colección FAO: Producción y protección vegetal, N° 26.
- Kaplan, L.; Lynch, TF. 1999. *Phaseolus* (Fabaceae) in archaeology: AMS radiocarbon dates and their significance for pre-Colombian agriculture. Econ Bot. 53: 261-272.
- Kwak, M.; Gepts, P. 2009. Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). Theor Appl Genet 118:979–992.
- Mackie, WW. 1943. Origin, dispersal, and variability of the lima bean, *Phaseolus lunatus*. Hilgardia 15(1) : 1-24.
- Maquet, A.; Vekelmans, X.; Baudoin, JP. 1999. Phylogenetic study on wild allies of Lima bean, *Phaseolus lunatus* (Fabaceae), and implications on its origin. Plant Syst Evol. 218: 43-54.
- Maquet, A.; Zoro Bi, I.; Delvaux, M.; Wathelet, B.; Baudoin, JP. 1997. Genetic structure of a Lima bean base collection using allozyme markers. Theor. Appl. Genet. 95: 980-991.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: insights from Mendelian and molecular genetics. Ann Bot. 100: 925-940.
- Singh, SP. 2001. Broadening the genetic base of common bean cultivars: a review. Crop Sci 41:1659–1675.