

VARIACIÓN FENOLÓGICA Y MORFOMÉTRICA DE *PHASEOLUS VULGARIS* (FABACEAE) DE CINCO POBLACIONES SILVESTRES DE DURANGO, MÉXICO

PHENOLOGICAL AND MORPHOMETRIC VARIATION OF *PHASEOLUS VULGARIS* (FABACEAE) FROM FIVE WILD POPULATIONS OF DURANGO, MEXICO

LILIANA WALLANDER-COMPEAN, NORMA ALMARAZ-ABARCA*, GABRIEL ALEJANDRE-ITURBIDE,
 JOSÉ NATIVIDAD URIBE-SOTO, JOSÉ ANTONIO ÁVILA-REYES, RENE TORRES-RICARIO,
 YOLANDA HERRERA-ARRIETA, ELI AMANDA DELGADO-ALVARADO

Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Durango, Instituto Politécnico Nacional, Durango, México.

*Author for correspondence: nalmaraz@ipn.mx

Resumen

Antecedentes: El frijol común silvestre de Durango, México ha sido poco estudiado. Se determinó *ex situ*, la variación fenológica, morfométrica, de germinación y de rendimiento entre frijol común de cinco poblaciones silvestres de Durango, México. También se compararon *in situ* y *ex situ* caracteres morfométricos de las mismas poblaciones.

Hipótesis: Factores genéticos y ambientales han contribuido de manera variable a la diferenciación fenotípica de frijol común silvestre.

Especies de estudio: *Phaseolus vulgaris* L.

Sitio y años de estudio: Cinco localidades de Durango, México. Septiembre de 2018 a noviembre de 2019.

Métodos: Se registraron datos fenológicos, morfométricos, de germinación y de rendimiento *ex situ*. Se compararon *in situ* y *ex situ* caracteres morfométricos. Los datos se sometieron a análisis de varianza, componentes principales, de agrupamiento y de correspondencia canónica.

Resultados: La mayoría de las características morfométricas de las vainas y semillas tuvieron un determinismo genético. La altitud determinó patrones de interacción con la procedencia. La escarificación favoreció mayores potenciales de germinación en los frijoles silvestres que una variedad cultivada analizada como referencia. Las condiciones *ex situ* estimularon en general el desarrollo de vainas, semillas y hojas más grandes, y mayor cantidad de semillas que las condiciones *in situ*.

Conclusiones: Diferentes atributos de las poblaciones silvestres de *P. vulgaris* analizadas han respondido de manera variable a cambios ambientales, principalmente en la altitud, a través de interacciones genotipo-ambiente. Esa variación brinda una base para entender el potencial adaptativo y sustentar programas de conservación de la especie y el desarrollo de variedades.

Palabras clave: Frijol común silvestre, Germinación, Marcadores fenológicos, Variación fenotípica.

Abstract

Background: The morphometric and phenological variation of the wild common beans from Durango, Mexico has been little explored. The *ex situ* records of phenological and morphometric attributes, germination and yield of common bean from five wild populations of Durango, Mexico was determined. Besides, the *in situ* and *ex situ* comparison of morphometric characters of the same populations was carried out.

Hypotheses: Genetic and environmental factors have contributed in a variable way to the phenotypic differentiation of wild common bean.

Studied species: *Phaseolus vulgaris* L.

Study site and dates: Five locations in Durango, Mexico. September 2018 to November 2019.

Methods: *Ex situ* phenological, morphometric, germination and yield data were registered. Morphometric characters were compared *in situ* and *ex situ*. Data were subjected to ANOVA, principal components, cluster and canonical correspondence.

Results: Most of the morphometric features of pods and seeds had a genetic determinism revealed. Altitude was the main environmental factor that determined patterns of interaction with provenance. Scarification favored higher germination potentials in wild beans than a cultivated variety analyzed as a reference. In general, the *ex situ* conditions stimulated the development of larger pods, seeds and leaves, and more seeds than the *in situ* conditions.

Conclusions: Different attributes of the wild populations of *P. vulgaris* analyzed have responded variably to environmental changes, mainly in altitude, through genotype-environment interactions. That variation provides a basis for understanding the adaptive potential and supporting conservation programs and the development of cultivars.

Keywords: Germination, Phenological markers, Phenotypic variation, Wild common bean.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution License CCBY-NC (4.0) internacional.

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>



Las características morfológicas y morfométricas son esenciales para la clasificación e identificación de las especies y variedades de plantas (Freytag & Debouck 2002), mientras que el comportamiento de germinación y las características fenológicas son de importancia tanto agronómica (Adebisi *et al.* 2013) como para la conservación del recurso, ya que la sobrevivencia de las poblaciones naturales de plantas en gran medida depende del potencial de germinación. A pesar del desarrollo de otros tipos de marcadores tales como los químicos y moleculares, los morfológicos y morfométricos continúan siendo esenciales en el estudio de las plantas.

La determinación de la variación de las características fenotípicas asociadas con las poblaciones naturales de diferentes localidades brinda información sustancial sobre la variación genética entre poblaciones (Nabais *et al.* 2018). El estudio de los cambios fenotípicos observados cuando las plantas se sacan de su contexto natural para crecer en nuevos ambientes proporciona información relevante para identificar atributos que están bajo control genético (Rawat & Bakshi 2011) y atributos con plasticidad, los cuales proporcionan a las plantas un rápido potencial adaptativo que no involucra cambios genéticos (Liu *et al.* 2017) pero que son fundamentales para su perpetuación y adaptación (Chevin & Hoffman 2017). La forma específica de la respuesta de una población o genotipo a cambios en el ambiente puede ser diferente (Arnold *et al.* 2019), por lo que es importante caracterizar la naturaleza de las respuestas fenotípicas particulares de diferentes especies y poblaciones de plantas.

El estudio de los atributos morfológicos y morfométricos de las plantas cultivadas ha recibido mucha atención (Vidal-Barahona *et al.* 2006, Vargas-Vázquez *et al.* 2008, Pereira *et al.* 2019). Sin embargo, las formas silvestres de las mismas especies, tales como las del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.), una de las legumbres más importantes para el consumo humano en diferentes países (Beebe *et al.* 2001), han recibido menos atención. La tarea es complicada cuando existen muchas poblaciones silvestres distribuidas en ambientes contrastantes, dentro de un área geográfica amplia, como también es el caso del frijol común (Acosta-Gallegos *et al.* 2007). Varios autores consideran que la distribución geográfica natural de *P. vulgaris* comprende desde el norte de México hasta el noroeste de Argentina (Kwak & Gepts 2009, Bitocchi *et al.* 2017, Chacón-Sánchez 2018); sin embargo, Drewes (2008) reportó que su distribución alcanza el centro de este último país. El intervalo altitudinal de su distribución es amplio, va de 400 a 2,000 m (Drewes 2008, Vargas-Vázquez *et al.* 2008) con variaciones en la precipitación entre 500 y 1800 mm (Vargas-Vázquez *et al.* 2008). Sin embargo, actualmente como especie cultivada introducida, la distribución del frijol común es prácticamente mundial (Freytag & Debouck 2002).

Las poblaciones de frijol silvestre representan recursos genéticos que pueden ser usados como fuentes de alelos valiosos para mejorar y desarrollar cultivares, debido a sus características relacionadas a su adaptación a condiciones desfavorables, tales como temperaturas extremas, aridez, y ataque de insectos (García *et al.* 1999, López *et al.* 2001, Sánchez-Urdaneta *et al.* 2003, Dwivedi *et al.* 2007, Peña-Valdivia *et al.* 2013).

En México, donde se localiza el centro de origen de *P. vulgaris* (Bitocchi *et al.* 2017), existen muchas poblaciones silvestres de frijol común. Particularmente en el estado de Durango, el cual tiene una gran extensión (123,181 Km², el cuarto más grande del país), una compleja fisiografía y alta diversidad climática (González *et al.* 2007), nuestro equipo de trabajo ha observado un número importante de poblaciones silvestres de esta especie en los 39 municipios que forman el estado. A pesar de su abundancia, solamente pocas han sido estudiadas en su fenología y morfometría, ya sea *in situ* o *ex situ*, de modo que hay un importante vacío de conocimiento sobre la variación fenológica y morfométrica que existe entre esas poblaciones silvestres. El estudio de la variabilidad genética de poblaciones silvestres de frijol común de México y de otros países del continente americano, como Argentina, estimada con marcadores moleculares, ha sido abordado más frecuentemente (Payró de la Cruz *et al.* 2005, Zizumbo-Villarreal *et al.* 2005, Galván *et al.* 2006).

Entre los estudios hechos para caracterizar los frijoles silvestres están los de Lépiz *et al.* (2010), quienes reportaron que *P. vulgaris* silvestre es de hábito trepador, con flores pequeñas y delgadas (alrededor de 1.1 cm de ancho y 1.7 cm de largo), que son predominantemente de color púrpura, con vainas dehiscentes, y semillas pequeñas; de Flores de la Cruz *et al.* (2018), quienes informaron sobre la germinación, crecimiento, y rendimiento *ex situ* de una población silvestre; de López *et al.* (2001), quienes estudiaron la germinación de una población silvestre y de Chacón-Sánchez (2018), quien revisó el proceso de domesticación, considerando las variaciones fenotípicas de las vainas y semillas de las cinco especies domesticadas del género *Phaseolus*.

Aquí se plantea la hipótesis de que factores genéticos y ambientales han contribuido de manera variable a la diferenciación fenotípica de los frijoles silvestres y se considera lo siguiente: 1) que las características morfológicas reproductivas y vegetativas del frijol común silvestre y se considera varían debido a sus sitios de origen o procedencia, 2) que las variaciones de caracteres plásticos debidas a la procedencia desaparecerían en condiciones ambientales homogéneas de crecimiento y 3) que la altitud, por ser un factor ambiental relacionado con otros como la temperatura, humedad, nubosidad, precipitación y presión determina patrones de interacción con la procedencia.

El objetivo del presente estudio fue determinar y comparar, en condiciones homogéneas *ex situ*, el comportamiento de germinación, producción y características fenológicas de *Phaseolus vulgaris* silvestre de cinco localidades de Durango, México, así como registrar y comparar caracteres morfométricos reproductivos y vegetativos, en condiciones *in situ* y *ex situ*, de las mismas poblaciones.

Materiales y métodos

Colecta y siembra de semillas para el análisis ex situ. Semillas de frijol silvestre (Figura 1) se colectaron entre septiembre y noviembre de 2018, en cinco diferentes localidades de Durango, México, las cuales varían en altitud, precipitación, y temperatura (Tabla 1). Una muestra de 100 semillas de cada localidad se depositó en la Colección de Germoplasma del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional unidad Durango, del Instituto Politécnico Nacional (México) (CIIDIR-IPN-Durango). Con fines comparativos, se analizó la variedad cultivada Pinto Saltillo; las semillas de esta variedad fueron donadas por los productores de la localidad de Canatlán, de la cosecha 2018, expresamente para el presente estudio.



Figura 1. Semillas de cinco formas silvestres y una variedad cultivada (Pinto Saltillo) de frijol común (*Phaseolus vulgaris*) de Durango, México.

El análisis *ex situ* se llevó a cabo en el CIIDIR-IPN-DURANGO (24° 03' N, 104° 36' O, 1884 m), en macrotúnel, entre mayo y diciembre de 2019. La temperatura máxima promedio fue 35.7 °C y la temperatura mínima promedio fue 6.6 °C. Veinte semillas de cada población se sembraron por triplicado en camas 80 cm de ancho, 25 m de largo, 40 cm de profundidad, las cuales contenían suelo franco limoso. La separación entre camas fue de 80 cm. La distribución de las camas fue al azar. La separación entre plantas dentro de la misma cama fue de 25 cm. Las semillas fueron previamente desinfectadas con una solución de hipoclorito de sodio (5 %) durante 5 min y escarificados con una lija de grano fino (G 150). Se aplicó fosfato de amonio ((NH₄)₂ HPO₄) como fertilizante solamente una vez, al momento de la siembra. El deshierbe se hizo manualmente. Se aplicó un extracto de orégano y ajo como pesticida, cuando fue necesario, de manera homogénea a todas las camas. Cada planta tuvo un tutor debido a su hábito trepador.

Registro de datos de germinación ex situ. Los estados de desarrollo se definieron de acuerdo a la guía técnica para la descripción del frijol común (Carballo *et al.* 2017), en la cual se reconocen 10 estados fenológicos, los cinco primeros corresponden a la fase vegetativa y los siguientes cinco a la fase reproductiva. Los datos registrados fueron los

días transcurridos desde la siembra a la germinación (primer estado, caracterizado por la aparición de la radícula, en al menos una semilla de cada muestra), a la emergencia (segundo estado, aparición del hipocótilo), a la aparición de las hojas primarias (tercer estado), a la aparición del primer trifolio (cuarto estado), a la aparición del tercer trifolio (quinto estado), a la prefloración (sexto estado, caracterizado por la aparición de la primer yema floral), a la floración (séptimo estado, aparición de la primera flor), a la formación de la primera vaina (octavo estado, aparición de la primera vaina), al llenado de la vaina (noveno estado, en el cual se distinguen las semillas dentro de la vaina), y a la maduración de la vaina (décimo estado, en el cual la vaina cambia de color verde a café).

Tabla 1. Datos de colecta de semillas de cinco formas silvestres y una variedad domesticada de frijol común (*Phaseolus vulgaris*) de Durango, México.

| Localidad | Número de Registro | Latitud N | Longitud W | Altitud (m) | Precipitación* (mm) | Tmx/Tm* (°C) | Clima** | Suelo** | Vegetación** |
|----------------|--------------------|-----------|------------|-------------|---------------------|--------------|---------------------|-------------|--------------------------------|
| El Mezquital | AIG-136 | 23° 27' | 104° 29' | 1,400 | 391.8 | 42.4/-0.2 | Semiseco semicálido | Leptosol | Bosque tropical subcaducifolio |
| Súchil | AIG-137 | 23° 39' | 104° 02' | 1,963 | 511.0 | 35.7/-6.4 | Semiseco templado | Regosol | Pastizal Matorral |
| Nombre de Dios | AIG-138 | 24° 05' | 104° 14' | 1,877 | 446.6 | 36.7/-3.5 | Semiseco templado | Kastañossem | Pastizal Matorral |
| Canatlán | AIG-139 | 24° 51' | 104° 51' | 2,039 | 525.6 | 35.1/-7.3 | Semiseco templado | Leptosol | Bosque bajo abierto |
| Nuevo Ideal | AIG-140 | 24° 45' | 105° 00' | 2,037 | 692.5 | 36.2/-5.0 | Templado subhúmedo | Feosem | Bosque mixto (pino-encino) |

*Promedio anual de 2019.

** Datos de Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.

Para el primer estado, el porcentaje de germinación (G) y la velocidad de germinación (VG), definida como el número de semillas germinadas por unidad de tiempo, se registraron de acuerdo a la ecuación 1 (García & Lasa 1991) y la ecuación 2 (Maguire 1962), respectivamente.

$$\% G = [\sum ni/N] [100] \quad (\text{Ecuación 1})$$

donde ni es el número de semillas germinadas al día i , y N es el número de semillas evaluadas.

$$VG = \sum [\text{brotes totales al día } 1]/1 + [\text{brotes totales al día } n]/n \quad (\text{Ecuación 2})$$

donde n es el número de días después de la siembra.

Registro de datos de rendimiento ex situ. Para comparar la producción entre los frijoles silvestres de diferente procedencia crecidos *ex situ* se registró, en el décimo estado de desarrollo, el número de vainas/planta, el número de semillas/vaina, el número de semillas/planta, la producción de semillas/planta (g) y el peso de 100 semillas (g). El peso de las semillas se obtuvo en una balanza analítica (Velab modelo Ve-204, Ciudad de México, México).

Registro de datos morfológicos *in situ* y *ex situ*. Para determinar si las variaciones de características morfológicas observadas *in situ* se conservaban bajo condiciones *ex situ*, se registraron, en el quinto estado de desarrollo, las dimensiones del foliolo central de los trifolios, también como las dimensiones de las vainas y semillas de plantas en el décimo estado de desarrollo. El registro *ex situ* de las dimensiones foliares se hizo para 20 plantas/población (tres foliolos centrales/planta, dando un total de 60/población). Debido a que en las poblaciones naturales fue frecuente encontrar hojas dañadas por insectos y por pastoreo, el registro *in situ* se hizo para siete plantas/población (tres foliolos centrales/planta, dando un total de 21/población). Para ambas condiciones, *in situ* y *ex situ*, el registro de las dimensiones de las vainas y semilla se realizó para 10 vainas y 10 semillas de 10 plantas de cada población (100 vainas y 100 semillas/población). El registro de las dimensiones de los foliolos centrales, vainas y semillas se realizó con un vernier digital (Surtek, 0 a 150 mm, China).

Análisis de datos. La normalidad de los diferentes tipos de datos se corroboró con la prueba de Shapiro-Wilk, éstos se sometieron a análisis de varianza ($P < 0.05$) y las medias se compararon con la prueba de Tukey, usando el programa de cómputo XLSTAT 5.1. Para determinar la contribución de cada carácter a la diferenciación entre poblaciones de frijol común, con los diferentes datos se construyeron matrices que se sometieron a análisis de componentes principales (PCA). Para establecer la similitud entre los frijoles analizados, las mismas matrices se sometieron a análisis de agrupamiento (algoritmo Paired Group, medida de similitud Euclidiana). Análisis de correspondencia canónica (CCA) se usaron para determinar la relación entre la procedencia y los diferentes caracteres analizados, influenciados por el ambiente. Los PCA, análisis de agrupamiento y CCA se realizaron con el programa de cómputo Past 4.07b.

Resultados

Variación del comportamiento de germinación *ex situ*. La [Tabla 2](#) muestra los resultados del comportamiento de germinación. Aunque las diferencias no fueron significativas, excepto entre la población de El Mezquital y las otras cuatro poblaciones silvestres, las semillas provenientes de Canatlán, Nuevo Ideal, (poblaciones localizadas a mayores altitudes) y Súchil (localizada a una altitud media) mostraron valores más altos de porcentaje de germinación y velocidad de germinación que las semillas provenientes de El Mezquital y Nombre de Dios (poblaciones localizadas a altitudes bajas). Los resultados revelaron que las semillas de la variedad cultivada (Pinto Saltillo) tuvieron un potencial de germinación más bajo que cualquiera de las semillas silvestres.

Tabla 2. Porcentaje de germinación y velocidad de germinación de cinco formas silvestres y una variedad domesticada (Pinto Saltillo) de frijol común (*Phaseolus vulgaris*) de Durango, México.

| Muestra | Germinación (%) | Velocidad de germinación (semillas germinadas/día) |
|----------------|-----------------|--|
| El Mezquital | 62.5 ± 22.2 a | 5.9 ± 2.7 b |
| Súchil | 80.2 ± 25.1 b | 7.2 ± 2.2 c |
| Nombre de Dios | 78.5 ± 27.3 b | 6.6 ± 2.3 c |
| Canatlán | 90.5 ± 20.1 b | 9.0 ± 2.0 d |
| Nuevo Ideal | 79.2 ± 25.3 b | 8.1 ± 1.8 dc |
| Pinto Saltillo | 44.4 ± 19.4 a | 4.2 ± 0.6 a |

Letras diferentes en la misma columna significan diferencias significativas ($P < 0.05$).

Variación fenológica de caracteres vegetativos y reproductivos bajo condiciones ex situ. Un análisis de varianza reveló diferencias significativas entre los frijoles silvestres de diferente procedencia en los días para emerger (DE) y días para desarrollar el primer trifolio (DPT), menos claramente en los días para desarrollar las hojas primarias (DHP) y la ausencia de significancia en la variación de los días requeridos para germinar y los días requeridos para desarrollar el tercer trifolio (Tabla S1). La variedad Pinto Saltillo tuvo un ciclo vegetativo (hasta la aparición del tercer trifolio) más largo (19.3 días) que cualquiera de los frijoles silvestres considerados en el presente estudio (entre 14.9 y 16.3 días).

Los tiempos en los que los frijoles de diferente procedencia alcanzaron cada uno de los cinco estados reproductivos de desarrollo se muestran en la Tabla S1. Un análisis de varianza reveló diferencias significativas para todos los caracteres fenológicos reproductivos entre los frijoles silvestres de diferente procedencia.

Variación en el rendimiento ex situ. La Tabla S1 muestra las diferencias encontradas en los indicadores de rendimiento de los frijoles analizadas *ex situ*. Se observaron variaciones contrastantes entre los frijoles silvestres de diferente procedencia y entre éstos y la variedad cultivada. Los resultados revelaron un efecto altitudinal sobre el número de vainas/planta, de semillas/planta, y la producción de semillas/planta, ya que los frijoles silvestres procedentes de las dos localidades de baja altitud (El Mezquital y Nombre de Dios) tuvieron los más altos valores de vainas/planta, semillas/planta, y producción de semilla/planta, contrastando con los de localidades de más altitud (Nuevo Ideal y Canatlán), los cuales tuvieron los valores más bajos en esos caracteres, mientras que la población de altitud media (Súchil) tuvo valores intermedios de esos atributos.

PCA y análisis de agrupamiento comparando la germinación, características fenológicas vegetativas y reproductivas, y producción en condiciones ex situ. Un PCA se llevó a cabo para determinar la contribución del comportamiento de germinación, producción y los caracteres fenológicos vegetativos y reproductivos analizados. Un componente principal, asociado con el número de semillas/planta y vainas/planta, explicó el 99.38 % de la varianza encontrada. El dendrograma que resultó del análisis de agrupamiento, comparando los mismos atributos (Figura 2A), reveló similitud entre los frijoles silvestres procedentes de las dos localidades de más baja altitud (El Mezquital y Nombre de Dios) por un lado y entre los de las dos poblaciones de altitudes mayores (Canatlán y Nuevo Ideal) por otro lado. La población de elevación intermedia (Súchil) tuvo más similitud con las de altitudes mayores.

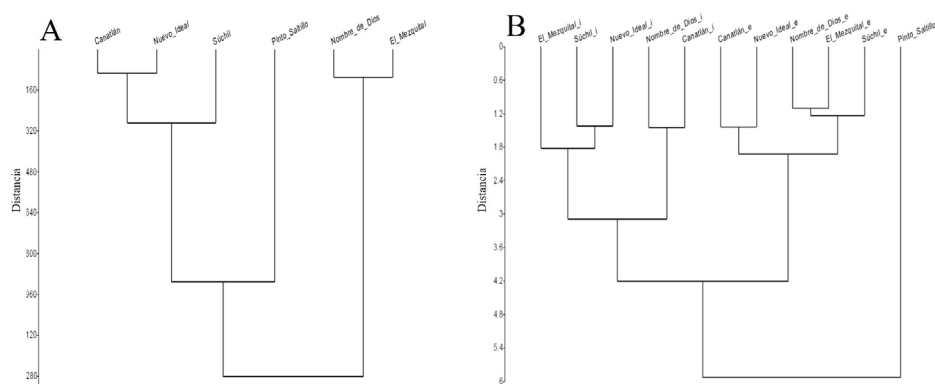


Figura 2. Resultados de los análisis de agrupamiento basados en el registro *ex situ* del comportamiento de germinación, producción, y caracteres fenológicos vegetativos y reproductivos (A) y en la comparación *in situ* y *ex situ* de las características morfométricas de vainas, semillas, y folíolos y el número de semillas/vaina (B) de cinco formas silvestres y una variedad (i) cultivada (e) (Pinto Saltillo) de frijol común de Durango, México.

Comparación de características morfométricas de las vainas in situ y ex situ. La Tabla S2 muestra las dimensiones de la vaina de una variedad cultivada y de frijol común silvestre de cinco diferentes poblaciones crecidos en condiciones *in situ* y *ex situ*. Las vainas de Pinto Saltillo se distinguieron por su mayor tamaño sobre cualquiera de las de los frijoles silvestres, siendo entre 4.6 y 29.4 % más largas, entre 53.7 y 90.7 % más anchas, y entre 48.9 y 82.5 % más gruesas que cualquiera de las de los frijoles silvestres crecidos *in situ* o *ex situ*.

En condiciones *in situ*, la anchura, y menos claramente, el grosor de las vainas y el número de semillas/vaina variaron significativamente entre los frijoles silvestres de diferente procedencia, no así la longitud de las vainas (Tabla S2). Se observó una tendencia de incremento en la anchura, dependiente de la altitud, ya que las vainas más angostas se encontraron en las poblaciones de poca altitud (El Mezquital y Nombre de Dios) y las vainas más anchas se encontraron en la población de mayor altitud (Canatlán).

En el presente estudio, las plantas obtenidas de semillas colectadas en poblaciones silvestres, las cuales se sembraron *ex situ*, mantuvieron las diferencias significativas en la anchura y grosor de las vainas, así como en el número de semillas/vaina (Tabla S2). La tendencia de incremento en la anchura de las vainas, dependiente de la altitud, observada *in situ* se observó también *ex situ*.

Comparación de las características morfométricas de las semillas in situ y ex situ. Los resultados del presente estudio revelaron diferencias significativas en la longitud, anchura y grosor de las semillas de los frijoles comunes de diferentes localidades que crecieron *in situ* (Tabla S2). Cuando semillas de las mismas poblaciones silvestres se cultivaron *ex situ* para a su vez producir semillas, éstas mantuvieron las diferencias significativas principalmente en la longitud y anchura, y menos claramente en el grosor (Tabla S2).

Se observó un efecto altitudinal sobre la longitud y la anchura de las semillas en condiciones *in situ*, las semillas más cortas y angostas se encontraron en las poblaciones de menor altitud (Mezquital y Nombre de Dios), las más largas y anchas se encontraron en las poblaciones de mayor altitud (Nuevo Ideal y Canatlán), mientras que las semillas de la población de altitud media (Súchil) tuvo valores intermedios de esos atributos. Esta tendencia se conservó bajo condiciones *ex situ*. Las semillas de Pinto Saltillo sobresalieron por sus mayores dimensiones comparadas con las de cualquiera de los frijoles silvestres analizados (Tabla S2).

Comparación morfométrica de los folíolos centrales in situ y ex situ. Las diferencias encontradas en la longitud y anchura de los folíolos centrales de los frijoles silvestres de diferente procedencia analizados *in situ* fueron significativas, no así las diferencias encontradas en esas mismas estructuras de plantas obtenidas de semillas de las mismas poblaciones, pero germinadas y crecidas *ex situ* (Tabla S2). Ningún efecto altitudinal se observó sobre las dimensiones de estas estructuras vegetativas. La variedad Pinto Saltillo desarrolló los folíolos centrales más grandes.

PCA y análisis de agrupamiento comparando los atributos morfométricos in situ y ex situ de vainas, semillas, folíolos centrales y número de semillas/vaina. Los resultados del PCA basado en las características morfométricas de las vainas, semillas y folíolos centrales, así como el número de semillas/vaina de los frijoles comunes analizados revelaron que dos componentes principales explicaron el 95.50 % de la varianza total entre los frijoles analizados. El componente principal 1 (PC1), que explicó el 69.67 % de la varianza total, estuvo asociado con la longitud y anchura de los folíolos centrales y con la longitud de las vainas. El componente principal 2 (PC2) estuvo asociado con el número de semillas/vaina y explicó el 25.82 % de la varianza total.

La Figura 2B muestra el dendrograma resultante del análisis de agrupamiento comparando los mismos datos. Las similitudes entre las poblaciones de frijoles silvestres crecidos *in situ* reunió a todos ellos en un grupo claramente separado de otro grupo formado por las mismas poblaciones de frijol silvestre pero crecidos *ex situ*.

Relación entre los caracteres analizados y las variables ambientales de las procedencias. El CCA, basado en el comportamiento de germinación, rendimiento y características fenológicas, reveló que en las condiciones *ex situ* (Figura 3A), las correlaciones entre atributos y condiciones ambientales de los lugares de procedencia fueron más altas para los dos primeros ejes canónicos (0.036273 y 0.001547 “eigenvalues” para los ejes 1 y 2, respectivamente), y explicaron el 98.31 % de la varianza acumulada. La prueba de permutación del CCA (1,000 permutaciones) fue significativa ($P = 0.001$).

En las condiciones *in situ*, el CCA (Figura 3B) reveló que las correlaciones ente los atributos y las condiciones ambientales de los lugares de procedencia fueron más altos para los dos primeros ejes canónicos (0.0009118 y

0.0004132 “eigenvalues” para los ejes 1 y 2, respectivamente), y explicaron el 99.15 % de la varianza acumulada. La prueba de permutación del CCA (1,000 permutaciones) también fue significativa ($P = 0.001$).

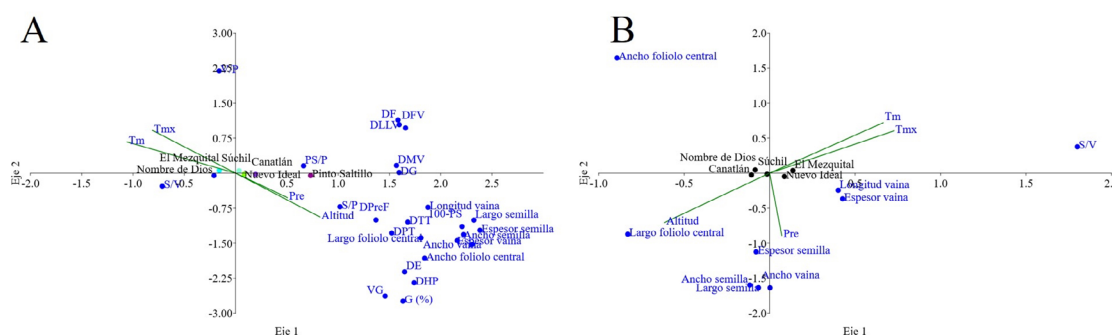


Figura 3. Resultados de los análisis de correspondencia canónica (CCA) mostrando la influencia de la temperatura máxima (Tmx), temperatura mínima (Tm), precipitación, y altitud de las diferentes localidades sobre la germinación, producción y características fenológicas *ex situ* (A) y de otro CCA mostrando la influencia de Tmx, Tm, precipitación, y altitud de la localidad de procedencia sobre los caracteres morfométricos *in situ* (B) de cinco formas silvestres y la variedad cultivada Pinto Saltillo de frijol común (*Phaseolus vulgaris*). El significado de los acrónimos es de acuerdo a las [Tablas S1](#) y [S2](#).

Discusión

Variación del comportamiento de germinación ex situ. Aunque las diferencias del porcentaje de germinación no fueron claramente significativas, los resultados del presente estudio sugieren que el lugar de procedencia afectó el comportamiento de germinación de las semillas de frijol silvestre, los de mayores altitudes mostraron mejor potencial de germinación que los de menores elevaciones ([Tabla 2](#)). Ya que las condiciones de germinación *ex situ* fueron homogéneas, las diferencias genéticas, asociadas a la procedencia de las semillas, deben haber contribuido a la variación observada en el comportamiento de germinación.

En el presente estudio se pudieron distinguir patrones de variación a lo largo de un factor ambiental, la altitud. Este factor está asociado a otros factores ambientales, tales como la temperatura, nubosidad, humedad, precipitación y presión. Estos factores ambientales que cambian con la altitud pueden representar presiones de selección o de adaptación que a su vez pueden generar variación en la germinación, y otros atributos como se discutirá más adelante en este mismo estudio de *Phaseolus vulgaris* silvestre de Durango.

Algunos reportes han informado acerca del efecto de la procedencia sobre el comportamiento de germinación de semillas de diferentes especies. Por ejemplo, Akkafou *et al.* (2021) encontró que la procedencia afectó de manera variable la velocidad de germinación de las semillas de *Mansonia altissima* A. Chev., *Pterygota macrocarpa* K. Schum., y *Terminalia superba* Engl. & Diels. Los resultados del presente estudio indican que, dentro de una misma especie, en el presente caso *P. vulgaris*, la procedencia también afecta la germinación de las semillas.

El más bajo potencial de germinación encontrado para el frijol común cultivado Pinto Saltillo contrasta con lo reportado por Lépiz *et al.* (2010), quienes informaron que las semillas de variedades domesticadas de frijol común germinan más rápido después de la imbibición que las semillas de formas silvestres, debido a que estas últimas presentan latencia causada por la impermeabilidad de la testa al agua. Ya que, en el presente estudio, las semillas de todas las muestras se escarificaron antes de la siembra, los resultados sugieren que una vez que se vence la barrera al agua presentada por la testa, las semillas de las formas silvestres pueden tener un potencial de germinación mayor que algunas de las variedades cultivadas de frijol común.

Diferencias en las características fisicoquímicas de la testa de las semillas podrían haber sido responsables de la variación en el comportamiento de germinación encontrada entre el frijol silvestre de diferentes poblaciones, ya que se ha encontrado que la acumulación de pigmentos en esta estructura puede mejorar sus propiedades físicas, incrementando la resistencia a la emergencia de la radícula (Debeaujon *et al.* 2003), y como se puede apreciar en la [Figura 1](#), las semillas analizadas tuvieron diferentes patrones de pigmentación. En las semillas de frijol común, los

pigmentos son predominantemente de naturaleza fenólica (Yang *et al.* 2018). Estos compuestos desempeñan funciones importantes durante la imbibición y germinación de las semillas, por ejemplo, determinando patrones tempranos de entrada de agua y desencadenando la síntesis de proteínas (Siddiqui & Khan 2010), lo que afecta la germinación. Los taninos, otro grupo de compuestos fenólicos, también pueden afectar la germinación, ejerciendo una acción antagónica al ácido giberélico (Debeaujon & Koornneef 2000), el cual se requiere para la ruptura de la testa y el endospermo, y la subsecuente emergencia de la radícula (Ravindran & Kumar 2019). Los resultados sugieren que, a pesar de las condiciones homogéneas de escarificación, diferencias en los contenidos de estos compuestos pudieron causar la variación observada en el comportamiento de germinación del frijol común de las cinco poblaciones silvestres analizadas.

Variación fenológica de caracteres vegetativos y reproductivos en condiciones ex situ. Los cambios fenológicos pueden estar asociados a cambios fisiológicos, los cuales se manifiestan como respuesta a condiciones ambientales variables (Michelangeli *et al.* 2013). Como los cambios fisiológicos pueden tener importancia tanto agroeconómica como para la conservación de las especies en sus poblaciones naturales, el registro de los cambios fenológicos del frijol común silvestre puede ser de utilidad para desarrollar marcadores que apoyen el desarrollo de programas de conservación y de mejoramiento, que involucren variables ambientales.

Los resultados del presente estudio revelaron que las semillas escarificadas de frijol común de cinco poblaciones silvestres originaron plantas que tuvieron ciclos vegetativos más cortos que la variedad cultivada analizada. La comparación de los resultados obtenidos para Pinto Saltillo y los cinco poblaciones silvestres de frijol común analizadas con la información proporcionada por Fernández *et al.* (1986), quienes reportaron que los frijoles comunes cultivados requieren cinco días para germinar, siete para emerger, y 11 para desarrollar hojas primarias, así como la información proporcionada por Carballo *et al.* (2017) acerca de que los frijoles cultivados requieren entre 16 y 23 días para desarrollar el tercer trifolio, apoyan la propuesta mencionada.

Bajo las condiciones *ex situ* del presente estudio, los tiempos registrados hasta la germinación de los frijoles de las poblaciones silvestres analizadas (Tabla S1) contrastan con los reportados por López *et al.* (2001), quienes encontraron que las semillas escarificadas de frijol silvestre de una población de Durango, México requirió entre 15 h y 4.8 días para germinar, dependiendo del tamaño.

De acuerdo a los resultados del presente estudio, el lugar de procedencia afectó los tiempos para emerger y para desarrollar el tercer trifolio, y menos claramente, los tiempos para desarrollar las hojas primarias del frijol común de las poblaciones silvestres analizadas (Tabla S1).

Los resultados de las características fenológicas reproductivas revelaron que, a diferencia de lo que ocurrió en la fase vegetativa, las plantas de la variedad cultivada requirieron significativamente menos tiempo para completar la fase reproductiva que cualquiera de las poblaciones de frijol silvestre (Tabla S1). Los tiempos registrados para Pinto Saltillo correspondieron, en general, a los reportados para frijol común domesticado (23 a 32 días hasta la prefloración, 32 a 36 días a la floración, 36 a 44 días a la formación de vainas, 44 a 62 días al llenado de vainas, y 62 a 77 días a la maduración) (Carballo *et al.* 2017).

De los resultados reportados por diferentes autores se puede observar una variación importante en el tiempo que las vainas de frijol domesticado requieren para madurar (entre 67.0 y 76.3 días por Beaver & Rosas 1998, entre 63.0 y 120.4 días por De Ron *et al.* 2004). Nuestros resultados revelaron que también hay una importante variación en el tiempo requerido por las vainas de frijol común de poblaciones silvestres para alcanzar la madurez (Tabla S1).

La duración de los diferentes estados fenológicos es afectada por el genotipo, clima, y sustrato (Fernández *et al.* 1986). Nuestros resultados sugieren que, ya que los frijoles de las diferentes poblaciones silvestres analizadas crecieron bajo condiciones homogéneas *ex situ* a partir de semillas de la misma edad, entonces las diferencias encontradas reflejaron el efecto debido a su procedencia y variabilidad genética.

La altitud y los factores ambientales con los que está asociada, pueden afectar las respuestas fenológicas de las plantas, entre ellas la sensibilidad al fotoperiodo, como ha sido reportado por autores como Lewandowska-Sabat *et al.* (2017) para *Arabidopsis thaliana* y Gouesnard *et al.* (2002) para maíz. Las variaciones fenológicas pueden afectar

a su vez el fenotipo. Aunque los resultados del presente estudio no sugieren que la altitud haya determinado un patrón de interacción con los atributos fenológicos, esos factores ambientales (temperatura, nubosidad, humedad, precipitación y presión) que cambian con la altitud pueden representar presiones de selección o de adaptación, generando la variación fenológica que documentamos aquí para *Phaseolus vulgaris* silvestre de Durango.

Variación en el rendimiento bajo condiciones ex situ. El peso de 100 semillas de la variedad Pinto Saltillo fue mayor que el reportado por Osuna-Ceja *et al.* (2012) para esta misma variedad (entre 7.0 y 23.8 g, dependiendo de la densidad de población), mientras que el número de semillas/vaina estuvo en el intervalo reportado por estos mismos autores (entre 3.0 y 4.4).

El número de vainas/planta de cualquiera de las poblaciones silvestres de frijol común analizadas fue notablemente más bajo que el reportado por Flores de la Cruz *et al.* (2018), quienes encontraron 1,014 para el frijol común de una población silvestre cultivado *ex situ*. Esta evidente diferencia sugiere que las características de rendimiento pueden ser altamente variables entre frijoles silvestres de diferentes procedencias.

Michelangeli *et al.* (2013) reportaron un promedio de 70 % de eventos abortivos en las flores de un cultivar, una forma criolla, y dos líneas endogámicas de frijol común. Nakamura (1988) reportó eventos abortivos en las flores de plantas resultantes de la cruce un frijol común cultivado y uno silvestre. Búrquez & Sarukhán (1984) reportaron más del 60 % de eventos abortivos para otra especie de *Phaseolus*, *P. coccineus* L., independientemente de las condiciones ambientales. Bajo las condiciones *ex situ* en las que fue realizado el presente estudio no se observaron eventos abortivos en ninguna de las formas silvestres ni en la variedad domesticada de *P. vulgaris* analizadas, de modo que los números registrados de vainas/planta representaron los números de flores que dieron origen a vainas que naturalmente aparecieron en cada uno de las poblaciones de frijol común analizadas.

Flores de la Cruz *et al.* (2018) reportó 4 semillas/vaina, 3,067 semillas/planta, 129.65 g de producción de semilla/planta, y 42.38 mg/semilla para una forma silvestre de frijol común también crecida *ex situ*. Las diferencias entre los resultados de Flores de la Cruz *et al.* (2018) y los del presente estudio ([Tabla S1](#)) sugieren una alta variabilidad genética entre las poblaciones silvestres de frijol común.

El efecto de altitud encontrado para *P. coccineus* por Búrquez & Sarukhán (1984), de acuerdo al cual las plantas de bajas elevaciones sobre el nivel del mar desarrollan más estructuras reproductivas que las de altas elevaciones, se observó también en el presente estudio para *P. vulgaris* silvestre, ya que los frijoles de Canatlán y Nuevo Ideal, las dos poblaciones de mayores elevaciones ([Tabla 1](#)) desarrollaron menores cantidades de vainas/planta, semillas/planta, y producción de semillas/planta ([Tabla S1](#)) que los frijoles de Súchil, la cual es una localidad de elevación media, y éstos a su vez, desarrollaron menores cantidades de esos mismos parámetros que los frijoles de las poblaciones de El Mezquital y Nombre de Dios, ambas localidades de baja elevación ([Tabla 1](#)). Estos resultados revelan que la altitud y los factores ambientales con los que está asociada, han determinado patrones de respuesta fenotípica para el número de vainas/planta, de semillas/planta, y de producción de semilla/planta en los genotipos particulares de frijol común silvestre analizados. La observación de que estos atributos disminuyen conforme aumenta la elevación de la localidad de procedencia ([Tabla S1](#)) mientras que el porcentaje de germinación y la velocidad de germinación aumentan ([Tabla 2](#)) sugiere que las poblaciones de mayor elevación podrían compensar la disminución de su producción de semillas con un mayor potencial de germinación.

PCA y análisis de agrupamiento basado en el comportamiento de germinación, características fenológicas vegetativas y reproductivas y de rendimiento ex situ. Los resultados del PCA basado en la germinación, características fenológicas, y rendimiento *ex situ* indicaron que el número de semillas/planta y de vainas/planta fueron los atributos principales de la discriminación entre las poblaciones silvestres de frijol analizadas.

El dendrograma de la [Figura 2A](#) reveló que las diferencias en el comportamiento de germinación, caracteres fenológicos vegetativos y reproductivos, y de rendimiento fueron de tal magnitud que permitieron tanto la discriminación entre el frijol domesticado y los de las cinco poblaciones silvestres como la discriminación entre estas últimas de acuerdo a sus procedencias. Los frijoles silvestres de Canatlán y Nuevo Ideal (las dos localidades de altas eleva-

ciones) fueron los más similares en los caracteres analizados *ex situ*, ya que en el dendrograma de la [Figura 2A](#) los frijoles de esas procedencias formaron un solo grupo a la medida de similitud más alta. El frijol silvestre de elevación intermedia (de la localidad de Súchil) formó un grupo individual más cercano al grupo de Canatlán y Nuevo Ideal que al grupo formado por los frijoles silvestres de El Mezquital y Nombre de Dios, las dos localidades de baja elevación.

Comparación de caracteres morfométricos de las vainas y número de semillas/vaina in situ y ex situ. Las sobresalientes dimensiones (largo y ancho) de las vainas del frijol domesticado Pinto Saltillo ([Tabla S2](#)) eran esperadas ya que las variedades de frijol domesticado han sido desarrolladas para tener producciones altas de semillas, que son las partes comestibles (Chacón-Sánchez 2018), y esto se logra en plantas con vainas grandes que puedan hospedar semillas grandes.

Las diferencias no significativas encontradas en la longitud de las vainas ([Tabla S2](#)) de los frijoles silvestres de diferente procedencia sugieren que un factor diferente al genético, tal como el tipo de suelo o la fertilidad del suelo, puede estar modulando esta característica.

Algunos autores (Liu *et al.* 2017, Nabais *et al.* 2018) han propuesto que la conservación *ex situ* de la variación observada *in situ* debida a la procedencia representa diferenciación genética entre poblaciones. Así, la conservación *ex situ* de las diferencias significativas observadas *in situ* en la anchura de la vaina, grosor de la vaina, y el número de semillas/vaina entre los frijoles de las diferentes poblaciones silvestres analizadas sugiere una contribución importante del contexto genético en la determinación de esos atributos.

Los diferentes caracteres de las plantas de una misma población pueden responder de manera diferente a un mismo factor ambiental (Arnold *et al.* 2019). Nuestros resultados sugieren que solamente la anchura de las vainas mostró una tendencia a incrementar de una manera dependiente de la altitud de las poblaciones de frijol común analizadas, ya que las del frijol de El Mezquital, la localidad de más baja elevación considerada en el presente estudio, fueron las más angostas y la anchura incrementó de acuerdo a la elevación de las localidades. Esto se observó tanto *in situ* como *ex situ* ([Tabla S2](#)).

En general, las condiciones *ex situ* favorecieron el desarrollo de vainas más largas (aunque la diferencia no fue significativa en la población de Nuevo Ideal) y anchas (aunque las diferencias en las poblaciones de Súchil y Nuevo Ideal no fueron significativas), conteniendo un número mayor de semillas en los frijoles de las poblaciones silvestres analizadas. La magnitud del efecto de las condiciones *ex situ* sobre esos caracteres fue diferente para cada población ([Tabla S2](#)).

Comparación de las características morfométricas de las semillas in situ y ex situ. Como en el caso de las vainas, las semillas más grandes del frijol cultivado Pinto Saltillo ([Tabla S2](#)) son el resultado de los procesos de selección y domesticación realizados por los humanos (Chacón-Sánchez 2018).

Un efecto altitudinal se observó para la longitud y anchura de las semillas silvestres, siendo las semillas de Canatlán, la localidad de mayor elevación, más grandes que las semillas de los frijoles de las localidades de menores elevaciones ([Tabla S2](#)). Este efecto se observó tanto *in situ* como *ex situ*.

La conservación *ex situ* de las diferencias significativas observadas *in situ* en la longitud, anchura, y grosor de las semillas, así como el conservado efecto altitudinal sobre las dimensiones de las semillas independientemente de si provienen de condiciones *in situ* o *ex situ*, sugiere un determinismo genético para esos caracteres del frijol común silvestre.

Las condiciones *ex situ* favorecieron el desarrollo de semillas significativamente más largas y anchas (excepto para la población de Nuevo Ideal en la anchura), pero no más gruesas (excepto por las de la población de Nombre de Dios), en los frijoles de las poblaciones silvestres analizadas, aunque el efecto fue variable entre ellos.

Los resultados del presente estudio sugieren que las diferencias morfométricas de las estructuras reproductivas de los frijoles de las poblaciones silvestres analizadas pueden ser explicadas por la procedencia. La conservación *ex situ* de la variación encontrada *in situ* sugiere una contribución importante de las diferencias genéticas a la variación fenotípica observada. Las relaciones entre la variabilidad genética, variación fenotípica, y hábitat son diferentes entre

especies (Foust *et al.* 2016, Nabais *et al.* 2018) e incluso entre atributos de una misma especie (Vitasse *et al.* 2010), esto es la razón por lo que es importante llevar a cabo estudios para revelar estas relaciones para especies de interés.

La comparación entre las características de las vainas y las semillas de frijoles de poblaciones silvestres creciendo *in situ* y los frijoles de las mismas poblaciones silvestres creciendo *ex situ* revelan que esta especie responde a cambios ambientales induciendo cambios fenotípicos, los cuales reflejan su potencial adaptativo.

Comparación de los caracteres morfométricos del foliolo central in situ y ex situ. A diferencia de lo que se observó en la mayoría de los caracteres reproductivos, en los vegetativos la variación significativa encontrada *in situ* no se conservó *ex situ*, lo que sugiere que la variación de los atributos morfométricos foliares no se explica por la procedencia.

Como para las vainas y las semillas, las condiciones *ex situ* estimularon el desarrollo de folíolos centrales más grandes (con excepción de la longitud de los folíolos de la población de Canatlán) que las condiciones *in situ*, siendo el efecto variable entre ellos.

Los resultados no revelaron un efecto altitudinal sobre los caracteres morfométricos de los folíolos centrales de los frijoles silvestres analizados.

PCA y análisis de agrupamiento basado en los caracteres morfométricos de vainas, semillas, y foliolo central de frijoles crecidos en condiciones in situ y ex situ. Los resultados del correspondiente PCA revelaron que la longitud y anchura de los folíolos centrales, así como la longitud de las vainas fueron los caracteres principalmente responsables de la discriminación entre los frijoles analizados.

El dendrograma de la [Figura 2B](#) revela que las características morfométricas de vainas, semillas, y folíolos centrales, así como el número de semillas/vaina, permitió la clara discriminación entre los frijoles silvestres crecidos en sus poblaciones naturales de los mismos frijoles crecidos fuera de sus poblaciones naturales, ya que un grupo, el cual incluyó a los frijoles crecidos *ex situ*, se pudo distinguir claramente de otro grupo, el cual incluyó a los mismos frijoles, pero crecidos *in situ*. El dendrograma también reveló la clara discriminación de cada población de frijol silvestre analizada, ya sea *in situ* o *ex situ*, ya que cada uno se agrupó en un subgrupo individual.

Relación entre los caracteres analizados y las variables ambientales de los lugares de procedencia. Los resultados del CCA, considerando los efectos de las temperaturas máximas (Tmx), temperaturas mínimas (Tm), precipitación, y altitud de las diferentes localidades de procedencia sobre el comportamiento de germinación, rendimiento, y características fenológicas registrados *ex situ* ([Figura 3A](#)) corroboraron que la altitud de las localidades fue la principal variable ambiental que afectó los atributos de los frijoles silvestres. Esta variable ambiental afectó 5 de los 17 caracteres analizados *ex situ*. Los caracteres afectados correspondieron a estructuras reproductivas (por ciento de germinación, velocidad de germinación, vainas/planta, semillas/planta, y producción de semillas/planta). Los resultados del presente estudio están en acuerdo con los de Búrquez & Sarukhán (1984), quienes reportaron un importante efecto altitudinal sobre la producción de estructuras reproductivas de *P. coccineus*.

Como para las condiciones *ex situ*, los resultados del CCA, considerando el efecto de la Tmx, Tm, precipitación, y altitud de los diferentes lugares de procedencia sobre los caracteres morfométricos de las vainas, semillas, y folíolos centrales, así como el número de semillas/vaina *in situ* indicaron que la altitud fue la principal variable ambiental que afectó algunos de esos caracteres en los frijoles silvestres creciendo dentro de sus poblaciones naturales ([Figura 3B](#)). La altitud afectó tres de los nueve caracteres analizados *in situ*. Los tres atributos afectados correspondieron a estructuras reproductivas (anchura de la vaina, longitud de la vaina, y anchura de la semilla). Los resultados del presente estudio indican que además del efecto altitudinal sobre la producción de estructuras reproductivas, efecto también reportado por Búrquez & Sarukhán (1984) para *P. coccineus*, la altitud afectó además características morfométricas de dichas estructuras en *P. vulgaris* silvestre.

La conservación *ex situ* de los efectos observados *in situ* de la altitud de la localidad de procedencia sobre varios caracteres de los frijoles de las poblaciones silvestres analizadas sugiere que han surgido diferencias genéticas entre ellas que determinan la forma específica de la respuesta de algunos de los caracteres morfométricos, sobre todo de

estructuras reproductivas, a través de un factor ambiental. En el presente estudio, la altitud fue identificada como un factor ambiental que puede representar una presión de selección que ha determinado la forma específica de respuesta fenotípica de los genotipos de las poblaciones silvestres de *P. vulgaris* analizadas, lo que algunos autores llaman la norma de reacción (Chevin & Hoffman 2017, Arnold *et al.* 2019).

Las variaciones fenotípicas encontradas tanto *in situ* como *ex situ* revelan un importante y útil potencial adaptativo de *P. vulgaris* silvestre, el cual puede sustentar el desarrollo de programas de conservación y mejoramiento de la especie. El estudio de las poblaciones de frijol silvestre es esencial para conocer y conservar la reserva alélica natural de *P. vulgaris*.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo (315336) a uno de los autores (LWC).

Material suplementario

Se puede acceder al material suplementario de este artículo aquí: <https://doi.org/10.17129/botsci.2981>

Literatura citada

- Acosta-Gallegos JA, Kelly JD, Papa G. 2007. Prebreeding in common bean and use of genetic diversity from wild germplasm. *Crop Science* **47**: S44-S59. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2007.04.0008IPBS>
- Adebisi MA, Kehinde TO, Salau AW, Okesola LA, Pobeni JBO, Esuruoso AO, Oyekale KO. 2013. Influence of different seed size fractions on seed germination, seedling emergence and seed yield characters in tropical Soybean (*Glycine max* L. Merrill). *International Journal of Agricultural Research* **8**: 26-33. DOI: <https://doi.org/10.3923/ijar.2013.26.33>
- Akkafou SD, Kouame AK, Gore NB, Abessika GY, Kouassi HK, Hamon P, Sabatier S, Duminil J. 2021. Effect of the seeds provenance and treatment on the germination rate and plants growth of four forest trees species of Côte d'Ivoire. *Journal of Forest Research* **32**: 161-169. DOI: <https://dx.doi.org/10.1007/s11676-019-01064-y>
- Arnold PA, Kruuk LEB, Nicotra AB. 2019. How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytologist* **222**: 1235-1241. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.15656>
- Beaver JS, Rosas JC. 1998. Heritability of length of reproductive period and rate of seed mass accumulation in common beans. *Journal of the American Society of Horticultural Science* **123**: 407-411. DOI: <https://dx.doi.org/10.21273/JASHS.123.3.407>
- Beebe SE, Rengifo J, Gaitan E, Duque MC, Tohme J. 2001. Diversity and origin of Andean landraces of common bean. *Crop Science* **41**: 854-862. DOI: <https://dx.doi.org/10.2135/cropsci2001.413854x>
- Bitocchi E, Rau D, Bellucci E, Rodriguez M, Murgia ML, Gioia T, Santo D, Nanni L, Attene G, Papa R. 2017. Beans (*Phaseolus* ssp.) as a model for understanding crop evolution. *Frontiers in Plant Science* **8**: 722. DOI: <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2017.00722>
- Búrquez A, Sarukhán J. 1984. Biología floral de poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* L. II. Sistemas reproductivos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **46**: 3-12. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1311>
- Carballo CA, Ramírez ME, Estrada GJA, Hernández LA, Acosta GJA, Torres QDP, Sánchez MAM. 2017. *Frijol (Phaseolus vulgaris L.). Guía técnica para la descripción varietal*. Ciudad de México, México: Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación-Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas.
- Chacón-Sánchez MI. 2018. The domestication syndrome in *Phaseolus* crop plants: A review of two key domestication traits. In: Pontarotti P, ed. *Origin and Evolution of Biodiversity*. Cham Switzerland: Springer, pp. 37-59. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-95954-2_3

- Chevin LM, Hoffmann AA. 2017. Evolution of phenotypic plasticity in extreme environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society* **B372**: 20160138. DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0138>
- De Ron AM, Casquero PA, González AM, Santalla M. 2004. Environmental and genotypic effects on pod characteristics related to common bean quality. *Journal of Agronomy and Crop Science* **190**: 248-255. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2004.00098.x>
- Debeaujon I, Koornneef M. 2000. Gibberellin requirement for *Arabidopsis* seed germination is determined both by testa characteristics and embryonic abscisic acid. *Plant Physiology* **122**: 415-424. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.122.2.415>
- Debeaujon I, Nesi N, Perez P, Devic M, Grandjean O, Caboche M, Lepiniec L. 2003. Proanthocyanidin-accumulating cells in *Arabidopsis* testa: Regulation of differentiation and role in seed development. *Plant Cell* **15**: 2512-2531. DOI: <https://doi.org/10.1105/tpc.014043>
- Drewes SI. 2008. Prospección y colecta de germoplasma silvestre de *Phaseolus vulgaris* en la zona central de Argentina. *Plant Genetic Resources Newsletter* **155**: 9-14.
- Dwivedi SL, Upadhyaya HD, Stalker HT, Blair MW, Bertoli D, Nielsen S, Ortiz R. 2007. Enhancing crop gene pools with beneficial traits using wild relatives. *Plant Breeding Reviews* **30**: 179-230. DOI: <https://doi.org/10.1002/9780470380130.ch3>
- Fernández CF, Gepts PL, López M. 1986. *Etapas de desarrollo de la planta de frijol común (Phaseolus vulgaris L.)*. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical. ISBN: 4-89206-54-6
- Flores de la Cruz MJ, García Esteva A, García Nava JR, Kohaschi Shibata J, Ybarra Moncada M. 2018. Diferencias fenológicas, morfológicas y de componentes del rendimiento entre una forma silvestre y una domesticada de frijol común. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* **9**: 854. DOI: <https://doi.org/10.29312/remexca.v9i1.854>
- Foust CM, Preite V, Schrey AW, Alvarez M, Robertson MH, Verhoeven KJF, Richards CL. 2016. Genetic and epigenetic differences associated with environmental gradients in replicate populations of two salt marsh perennials. *Molecular Ecology* **25**: 1639-1652. DOI: <https://doi.org/10.1111/mec.13522>
- Freytag GF, Debouck DG. 2002. Taxonomy, distribution, and ecology of the genus *Phaseolus* (*Leguminosae-Papilionoideae*) in North America, Mexico and Central America. (Sida Botanical Miscellany 23). Forth Worth, USA: Botanical Research Institute of Texas. ISBN: 9781889878119
- Galván MZ, Menéndez-Sevillano MC, De Ron AM, Santalla M, Balatti PA. 2006. Genetic diversity among wild common beans from northwestern Argentina based on morpho-agronomic and RAPD data. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**: 891-900. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10722-004-0981-2>
- García HE, Peña VCB, Aguirre RJR, Muruaga MJS. 1999. Contraste morfológico y fisiológico de *Phaseolus vulgaris* L. silvestre y domesticado. *Revista Chapingo Serie Ingeniería Agropecuaria* **2**: 61-68.
- García A, Lasa JM. 1991. *Ensayos de Vigor de Nacencia: Revisión Bibliográfica*. **14**. Zaragoza, España: Estación Experimental de Aula Dei.
- González EMS, González EM, Márquez LMA. 2007. Vegetación y Ecorregiones de Durango. Distrito Federal, México: Plaza y Valdés. ISBN: 978-970-722-698-2
- Gouesnard B, Rebourg C, Welcker C, Charcosset A. 2002. Analysis of photoperiod sensitivity within a collection of tropical maize populations. *Genetic Resources and Crop Evolution* **49**: 471-481. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1020982827604>
- Kwak M, Gepts P. 2009. Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). *Theoretical and Applied Genetics* **118**: 979-992. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0955-4>
- Lépiz IR, López AJ, Sánchez GJJ, Santacruz RF, Nuño RR, Rodríguez GE. 2010. Morphological traits of cultivated, wild and weedy forms in climbing common bean (article in Spanish with an abstract in English). *Revista Fitotecnia Mexicana* **33**: 21-28.
- Lewandowska-Sabat M, Fjellheim S, Olsen JE, Rognli OA. 2017. Local populations of *Arabidopsis thaliana* show clear relationship between photoperiodic sensitivity of flowering time and altitude. *Frontiers in Plant Science* **8**: 1046. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01046>

- Liu W, Strong DR, Pennings SC, Zhang Y. 2017. Provenance-by-environment interaction of reproductive traits in the invasion of *Spartina alterniflora* in China. *Ecology* **98**: 1591-1599. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.1815>
- López Herrera M, Aguirre Rivera JR, Trejo C, Peña-Valdivia CB. 2001. Differences in seed germination of wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in response to storage. *South African Journal of Botany* **67**: 620-628. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0254-6299\(15\)31192-3](https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)31192-3)
- Maguire JD. 1962. Speed of germination-aid in selection and evaluation for seedling emergence and vigor. *Crop Science* **2**: 176-177. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci1962.0011183X000200020033x>
- Michelangeli JAC, Bhakta M, Gezan SA, Boote KJ, Vallejos CE. 2013. From flower to seed: Identifying phenological markers and reliable growth functions to model reproductive development in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Cell & Environment* **36**: 2046-2058. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12114>
- Nabais C, Hansen JK, David-Schwartz R, Klisz M, López R, Rozenberg P. 2018. The effect of climate on wood density: What provenance trials tell us? *Forest Ecology and Management* **408**: 148-156. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.040>
- Nakamura RR. 1988. Seed abortion and seed size variation within fruit of *Phaseolus vulgaris*: pollen donor and resource limitation effects. *American Journal of Botany* **75**: 1003-1010. DOI: <https://dx.doi.org/10.2307/2443768>
- Osuna-Ceja ES, Reyes-Muro L, Padilla-Ramírez JS, Martínez-Gamiño MA. 2012. Pinto Saltillo bean yield in high densities under rainfed conditions. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* **3**: 389-1400.
- Payró de la Cruz E, Gepts P, Colunga GP, Zizumbo VD. 2005. Spatial distribution of genetic diversity in wild populations of *Phaseolus vulgaris* L. from Guanajuato and Michoacán, México. *Genetic Resources and Crop Evolution* **52**: 589-599. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10722-004-6125-x>
- Peña-Valdivia CB, Trejo C, Celis-Velázquez R, López-Ordaz A. 2013. Wild beans (*Phaseolus vulgaris* L.) reaction to planting depth. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* **4**: 89-102.
- Pereira HS, Mota APS, Rodrigues LA, Oliveira de Souza TLP, Melo LC. 2019. Genetic diversity among common bean cultivars based on agronomic traits and molecular markers and application to recommendation of parent lines. *Euphytica* **215**: 38. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10681-018-2324-y>
- Ravindran P, Kumar PP. 2019. Regulation of seed germination: The involvement of multiple forces exerted via gibberellic acid signaling. *Molecular Plant* **12**: 24-26. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.12.013>
- Rawat K, Bakshi M. 2011. Provenance variation in cone, seed and seedling characteristics in natural populations of *Pinus wallichiana* A.B. Jacks (Blue Pine) in India. *Annals of Forest Research* **54**: 39-55.
- Sánchez-Urdaneta AB, Peña-Valdivia CB, Trejo C, Aguirre RJR, Cárdenas E, Galicia JAB. 2003. Permeabilidad de las membranas radicales de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado bajo déficit de humedad. *Interciencia* **28**: 597-603.
- Siddiqui ZS, Khan MA. 2010. The role of seed coat phenolics on water uptake and early proteins synthesis during germination of dimorphic seeds of *Halopyrum mucronatum* (L.) Staph. *Pakistan Journal of Botany* **42**: 227-238.
- Vargas-Vázquez MLP, Muruaga-Martínez JS, Pérez-Herrera P, Gill-Langarica HR, Esquivel-Esquivel G, Martínez-Damián MA, Rosales-Serna R, Mayek-Pérez N. 2008. Morphoagronomic characterization of the INIFAP core collection of the cultivated form of common bean. *Agrociencia* **42**: 787-797.
- Vidal-Barahona A, Lagunes-Espinoza LC, Valadez ME, Ortiz-García CF. 2006. Morphological and molecular variability among native and commercial cultivars of black bean in Tabasco, Mexico (article in Spanish with an abstract in English). *Revista Fitotecnia Mexicana* **29**: 273-281.
- Vitasse Y, Bresson CC, Kremer A, Michalet R, Delzon SD. 2010. Quantifying phenological plasticity to temperature in two temperate tree species. *Functional Ecology* **24**: 1211-1218. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01748.x>
- Yang Q-Q, Gan R-Y, Ge Y-Y, Zhang D, Corke H. 2018. Polyphenols in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.): Chemistry, analysis, and factors affecting composition. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety* **17**: 1518-1539. DOI: <https://doi.org/10.1111/1541-4337.12391>

Zizumbo-Villarreal D, Colunga-GarcíaMarín P, Payró de la Cruz E, Delgado-Valerio P, Gepts P. 2005. Population structure and evolutionary dynamics of wild-weedy-domesticated complexes of common bean in a Mesoamerican region. *Crop Science* **45**: 1073-1083.

Associate editor: Alejandro Casas

Author contributions: LWC, field, experimental work; NAA, idea conception, experimental work, writing; GAI, field, experimental work; JNUS, field work; JAAR, field, writing work; RTR, data analysis; YHA, experimental work, writing; EADA, data analysis.