

CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y DE GERMINACIÓN EN SEMILLAS Y PLÁNTULAS DE FRIJOL (*Phaseolus vulgaris* L.) SILVESTRE, DOMESTICADO Y SU PROGENIE

SEED AND SEEDLINGS PHYSICAL CHARACTERISTICS AND SEEDS GERMINATION OF WILD AND DOMESTICATED COMMON BEAN (*Phaseolus vulgaris* L.) AND THEIR PROGENY

Martha E. Morales-Santos¹, Cecilia B. Peña-Valdivia^{2*}, Antonio García-Esteva², Gisela Aguilar-Benítez³; Josué Kohashi-Shibata²

¹Postgrado de Recursos Genéticos y Productividad, Fisiología Vegetal; ²Postgrado en Botánica, Colegio de Postgraduados. 56230. Carretera México-Texcoco km 36.5, Montecillo, Texcoco, México. (cecilia@colpos.mx; cecibetipv@gmail.com). ³Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí. 78377. Altair 200, Colonia del Llano, San Luis Potosí, México.

RESUMEN

La fuente de tolerancia del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) a factores bióticos y abióticos de los cultivares que se consumen actualmente podría encontrarse en los congéneres silvestres, pero éstos y la progenie de sus cruzas deben caracterizarse primero. El objetivo de este estudio fue evaluar las características físicas y germinación de semillas y emergencia de plántulas de frijol (*P. vulgaris* L.) silvestre, domesticado y su progenie. La hipótesis fue que una o más características de la progenie sobresalen respecto a los cultivares. En muestras aleatorias de tres recolectas silvestres (Durango Típico, Chihuahua y S13), dos cultivares (Bayo Mecentral y Negro Tacaná) y cinco progenies (3.3, 11.1, 51b, 53b, y 118b) del silvestre S13 y cv. Negro Tacaná se evaluó: biomasa, anchura, grosor, longitud, proporción de cotiledones, eje embrionario y testa, porcentaje de germinación de las semillas y emergencia de plántulas. El diseño experimental fue completamente al azar, 10 tratamientos (tres recolectas silvestres, dos cultivares y cinco progenies derivadas de la cruce del cultivar Negro Tacaná y el silvestre S13) con 100 repeticiones, y una semilla como unidad experimental. Los resultados se analizaron con las curvas de frecuencia de tamaño, ANDEVA y comparación de medias con la prueba de Tukey ($p \leq 0.05$). La biomasa (67 a 124 mg), anchura (4.36 a 5.72 mm), longitud (2.65 a 4.92 mm) y el grosor (6.81 a 8.47 mm) de las semillas mostraron un gradiente entre variantes silvestres, progenie y domesticadas. Las semillas silvestres y de la progenie tuvieron proporción mayor de eje embrionario (1.74 % y 2.12 %) que las domesticadas (1.34 %). La germinación de semillas y emergencia de plántulas

ABSTRACT

The source of the tolerance to biotic and abiotic factors of currently consumed common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars could be found in their wild counterparts. But they and their progeny should first be characterized. The aim of this study was to evaluate the physical characteristics of the seed, seed germination and seedling emergence of wild and domesticated common bean (*P. vulgaris* L.) and their progeny. The hypothesis was that one or more characteristics of the progeny are outstanding compared to cultivars. In random samples from three wild accessions (Typical Durango, Chihuahua and S13), two cultivars (Bayo Mecentral and Negro Tacaná) and five progenies (3.3, 11.1, 51b, 53b, and 118b) of the wild S13 and cv. Negro Tacaná: biomass, width, thickness, length, proportion of cotyledons, embryonic axis and seed coat, of the seeds, and percentage of seed germination and seedling emergence were evaluated. The experimental design was completely randomized, ten treatments (three wild accessions, two cultivars, and five progeny derived from crossing the cultivar Negro Tacaná and wild S13) with 100 replicates, each seed being an experimental unit. The results were analyzed with size frequency curves, ANOVA and multiple comparisons of means with the Tukey test ($p \leq 0.05$). Seed biomass (67 to 124 mg), width (4.36 to 5.72 mm), length (2.65 to 4.92 mm) and thickness (6.81 to 8.47 mm) showed a gradient from wild variants and progeny to domesticated variants. Wild seeds and progeny had higher proportion of embryonic axis (1.74% and 2.12%) than domesticated (1.34 %). Seed germination and seedling emergence did not differ between the variants. Only some characteristics of the progeny, as the proportion of cotyledons and embryonic axis in seeds, were higher than in the cultivars.

*Autor responsable ❖ Author for correspondence.

Recibido: mayo, 2016. Aprobado: julio, 2016.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 51: 43-62. 2017.

las no difirió entre las variantes. Solo algunas características de la progenie, como la proporción de cotiledones y de eje embrionario en las semillas, fueron superiores respecto a los cultivares.

Palabras clave: Biomasa de semillas, dimensiones de semillas, *Phaseolus vulgaris*, domesticación, leguminosa silvestre.

INTRODUCCIÓN

El frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) es la leguminosa alimenticia más importante en el mundo. Este cultivo se produce en sistemas, regiones y ambientes diversos en América Latina, África, el Medio Oriente, China, Europa, EE.UU. y Canadá. En 2013 la producción mundial fue 23.1 millones Mg (CEDRSSA, 2014). El cultivo de frijol se realiza en casi todas las regiones y condiciones de suelo y clima de México, desde el nivel del mar hasta 2700 m. Por lo tanto, el frijol es el segundo cultivo más importante en superficie sembrada total de México, después del maíz (*Zea mays* L.) (Secretaría de Economía, 2012).

El frijol es una fuente importante de proteínas (14 a 33 %), almidón, vitaminas del complejo B, minerales (Ca, Cu, K, Mg, P, y Zn) y fibra alimentaria (15.5 a 21.0 g por cada 100 g de grano cocinado). Es deficiente en aminoácidos azufrados y triptófano pero contiene cantidades suficientes de lisina (1.2 a 1.5 g por 100 g de grano) (Peña-Valdivia *et al.*, 2011). Las semillas pueden consumirse inmaduras, maduras, frescas o secas (OECD, 2016).

Los frijoles cultivados son resultado del proceso de domesticación de ancestros silvestres (Peña-Valdivia *et al.*, 2012). Las variantes domesticadas difieren de las silvestres en el tamaño mayor de las semillas, la permeabilidad mayor de la testa seminal, pérdida de latencia, incremento de la variabilidad de colores y disminución del contenido de pigmentos antifisiológicos (Peña-Valdivia *et al.*, 2012; Delgado y Gama, 2015). El color de la semilla, su brillo, tamaño y forma pudieron haber sido algunas de las características responsables de la selección al inicio del proceso de domesticación (Peña-Valdivia *et al.*, 2012).

El tamaño de la semilla y el hábito de crecimiento están relacionados con la eficiencia en la asignación de biomasa al grano en el ambiente de crecimiento, pero además depende de otras características de la semilla, como el vigor (Celis-Velázquez *et al.*, 2010; OECD, 2016). Según González *et al.* (2008), el peso de 100 semillas de frijol fue alterado por las

Keywords: Seed biomass, seed size, *Phaseolus vulgaris*, domestication, wild legume.

INTRODUCTION

Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is the most important food legume in the world. This crop is produced on diverse systems, regions and environments in Latin America, Africa, Middle East, China, Europe, USA and Canada. In 2013 the world production was of 23.1 million Mg (CEDRSSA, 2014). The bean crop grows in almost all world regions, soil conditions and climate in Mexico, from sea level up to 2700 m. Therefore, this crop is second most important regard its total sown area in Mexico, only after maize (*Zea mays* L.) (Secretaría de Economía, 2012).

Beans are an important source of protein (14-33 %), starch, vitamins B, minerals (Ca, Cu, K, Mg, P, and Zn) and dietary fiber (15.5-21 g per 100 g of cooked grain). They are deficient in sulfur amino acids and tryptophan, but contain sufficient amounts of lysine (1.2-1.5 g per 100 g of grain) (Peña-Valdivia *et al.*, 2011). The seeds can be eaten unripe, ripe, fresh or dried (OECD, 2016).

Cultivated beans are a result of the domestication of wild ancestors (Peña-Valdivia *et al.*, 2012). Domesticated variants differ from the wild in their larger seeds, increased permeability of the seed coat, loss of latency, increased variability of color and decreased content of antiphysiological compounds (Peña-Valdivia *et al.*, 2012; Delgado and Gama, 2015). The seed color, its brightness, size and shape may have been some of the characteristics responsible for the selection at the beginning of the domestication process (Peña-Valdivia *et al.*, 2012).

The seed size and plant growth habit are related to the efficient biomass allocation to the seed in the growth environment but also depends on other seed characteristics, as the vigor (Celis-Velázquez *et al.*, 2010; OECD, 2016). According to González *et al.* (2008), that the weight of 100 bean seeds was altered by rainfed conditions and seed quality was more affected after accelerated aging. In contrast, the wild bean maintained its emergency capacity after accelerated aging (Peña-Valdivia *et al.*, 1999). The loss of latency (Peña-Valdivia *et al.*, 2002), the increased water impermeability and decreased hardness of bean seeds during domestication relate to characteristics of the seed coat (Peña-Valdivia *et al.* 1999 and 2011).

condiciones de secano y la calidad de la semilla fue más afectada después del envejecimiento acelerado. En contraste el frijol silvestre mantuvo su capacidad de emergencia después de permanecer en condiciones de envejecimiento acelerado (Peña-Valdivia *et al.*, 1999). La pérdida de latencia (Peña-Valdivia *et al.*, 2002), el incremento de la impermeabilidad al agua y la disminución de la dureza de las semillas de frijol durante la domesticación se relacionan con características de la testa (Peña-Valdivia *et al.*, 1999 y 2011).

La latencia es un estado físico que impide la germinación de las semillas maduras aunque existan las condiciones ambientales que la promuevan (OECD, 2016). Esta condición no es estática, ya que algunas semillas pueden pasar por ciclos con latencia y sin ella, a menudo inducidos por las condiciones ambientales (Bewley, 1997). La escarificación mecánica, que no daña al embrión, rompe la latencia en las semillas de frijol silvestre (López *et al.*, 2001), pero las semillas de los frijoles conocidos como intermedios no presentan este fenómeno (Lépiz *et al.*, 2005). Además, el almacenamiento por varios meses a temperatura ambiente (unos 25 °C) elimina gradualmente la latencia de las semillas silvestres (Peña-Valdivia *et al.*, 2005).

La capacidad de germinación y el vigor son los atributos principales involucrados en la calidad fisiológica de la semilla. La germinación es el proceso fisiológico mediante el cual emergen y desarrollan, a partir del embrión, las estructuras esenciales para la formación de una planta normal (Delouche, 2002). Este proceso inicia con una variedad de actividades anabólicas y catabólicas, como la respiración, la síntesis de proteínas y la movilización de las reservas después de la absorción de agua (Desai, 2004). El vigor de las semillas es su potencial biológico para el establecimiento rápido y uniforme en condiciones, incluso desfavorables, de las plantas en el campo (González *et al.*, 2008). Los factores externos, como la temperatura, agua, oxígeno y luz, influyen directamente en la germinación de las semillas. La emergencia de una plántula depende entonces de las características fisiológicas y bioquímicas de las semillas, de su reacción a las condiciones externas a ella, y de la eficiencia al usar sus reservas durante la germinación (Peña-Valdivia *et al.*, 2013). Al respecto, al evaluar la eficiencia del uso de reservas seminales para la germinación y emergencia de las plántulas en cultivares mejorados, cultivares criollos y variantes silvestres,

Latency is a physical condition that prevents the germination of mature seeds although there are environmental conditions that promote it (OECD, 2016). This condition is not static, as some seeds can go through latency cycles and without it, often induced by environmental conditions (Bewley, 1997). Mechanical scarification, which does not harm the embryonic axis, breaks dormancy in seeds of wild beans (Lopez *et al.*, 2001), but the seeds of non-domesticated beans do not show this phenomenon (Lépiz *et al.*, 2005). Furthermore, storage for several months at room temperature, of about 25 °C, gradually eliminates dormancy of the wild seeds (Peña-Valdivia *et al.*, 2005).

The germination capacity and vigor are the main characteristics involved in the physiological quality of the seed. Seed germination is the physiological process by which the essential structures emerge and develop, from the embryo, for the development of a normal plant (Delouche, 2002). This process begins with a variety of anabolic and catabolic activities such as respiration, protein synthesis and mobilization of reserves after water absorption (Desai, 2004). Seeds vigor is its biological potential for the fast and uniform establishment, even unfavorable conditions, plants in the field (González *et al.*, 2008). External factors, such as temperature, water, oxygen and light, directly influence seed germination. The emergence of a seedling then depends on the physiological and biochemical seed characteristics, the response to external conditions and efficiency in using reserves during germination (Peña-Valdivia *et al.*, 2013). In this regard, when assessing the efficiency of the use of seed reserves for germination and seedling emergence in improved cultivars, native cultivars and wild variants, Celis-Velazquez *et al.* (2010) found that improved cultivars were more efficient in the use of reserves than the other variants.

Seeds of wild bean are waterproof, which can prevent germination. In seeds, structures like the hilum, micropyle and chalaza pore regulate water absorption. In this regard, Pérez-Herrera and Acosta-Gallegos (2002) point out that the participation of the seed coat and micropile-hilum region in domesticated and wild variants participate differently in water absorption; in most wild variants and in some cultivars participation of the micropile and hilum was substantial in imbibition and its seed coat

Celis-Velázquez *et al.* (2010) observaron que los cultivares mejorados fueron más eficientes en el uso de reservas que las demás variantes.

Las semillas de frijol silvestre son impermeables al agua, lo cual puede impedir la germinación. En las semillas, las estructuras como el hilio, el micrópilo y el poro de la chalaza regulan la absorción de agua. Al respecto, Pérez-Herrera y Acosta-Gallegos (2002) señalan que la participación de la testa y la región micrópilo-hilio participan diferente en el proceso de absorción de agua en las variantes domesticadas y silvestres; en la mayoría de los genotipos silvestres y en algunos cultivares la participación de las estructuras micrópilo e hilio fue substancial en la imbibición y su testa fue impermeable. Una excepción fue el cv. Flor de Mayo Bajío en el que la absorción de agua se realiza principalmente a través de la testa.

La testa representa 8 a 10 % del total de las semillas (Celis-Velázquez *et al.*, 2010), está compuesta de 67 % de fibra insoluble y 4 % de fibra soluble, y es rica en compuestos fenólicos, que son susceptibles de polimerización y contribuyen a la impermeabilización de la testa (Shiga *et al.*, 2011).

El almacenamiento en condiciones que dañan la semilla, como temperatura y humedad relativa altas, ocasionan el fenómeno dureza para la cocción del frijol domesticado, pero no del silvestre (Peña-Valdivia *et al.*, 1999). Otras características intrínsecas a la semilla, como el grosor, la composición y la microestructura de la testa, pueden afectar la dureza de la semilla; además, los cambios durante la postcosecha, como la oxidación de lípidos, la formación de pectatos insolubles y las modificaciones de los componentes de la pared celular, también pueden alterar irreversiblemente a las semillas. Según Velasco-González *et al.* (2013), cultivares de frijol con contenido alto de cenizas (de 3.60 a 4.63 %) presentan absorción mayor de agua, y la dureza de la semilla se correlacionó inversamente con la absorción. Los autores confirman que las estructuras más densas de la testa provocaron menos absorción de agua y dureza mayor de las semillas. Al respecto, Peña-Valdivia *et al.* (2012) coinciden en la correlación inversa de la dureza de la semilla y la absorción de agua entre variantes silvestres y cultivares de frijol, pero el contenido de cenizas en las silvestres fue mayor o igual (4.3 %) que en los cultivares.

En México existe un potencial genético con numerosas variantes silvestres de frijol, que pueden

was waterproof. An exception was the cv. Flor de Mayo Bajío in which water absorption is carried out mainly through the seed coat.

The seed coat is between 8 and 10 % of the total seeds (Celis-Velázquez *et al.*, 2010), consists of 67 % insoluble fiber and 4 % soluble fiber, and is rich in phenolic compounds, which are susceptible to polymerization and contribute to the waterproofing of the seed coat (Shiga *et al.*, 2011).

Storage under conditions, such as high temperature and humidity, which damage the seed, causes in domesticated beans, but not the wild, the phenomenon is known as hard-to-cook (Peña-Valdivia *et al.*, 1999). Other intrinsic to the seed characteristics, as the thickness, composition and microstructure of the seed coat can affect the seed hardness; besides, changes during postharvest, such as lipid oxidation, the formation of insoluble pectates and changes of the cell wall components can also irreversibly alter the seeds. According to Velasco-González *et al.* (2013), bean cultivars with high ash content (3.60 to 4.63 %) have higher water absorption, and the hardness of the seed was inversely correlated with water absorption. These authors confirm that the densest structures of the seed coat led less water absorption and hardness of the seeds. In this regard, Peña-Valdivia *et al.* (2012) agree on the inverse correlation of the seed hardness and water absorption between wild variants and cultivars of common bean, but the ash content in the wild seeds was greater or equal (4.3%) than in the cultivars.

In Mexico, there is a genetic potential with numerous wild variants of common bean, which can be used as a source of resistance to biotic and abiotic stress, with better agronomic and nutritional characteristics that domesticated types (Peña-Valdivia *et al.*, 2011; Delgado and Gama, 2015). The biochemical and physiological response of wild plants to environmental factors that influence their growth and development, and wild seeds responses partially known (García *et al.*, 1997; Celis-Velázquez *et al.*, 2010; Peña-Valdivia *et al.*, 2010; 2011; Porch *et al.*, 2013), but the morphological and biochemical-physiological characteristics of progeny of domesticated and wild bean variants are virtually unknown. This is due to the fact that very few of these crosses have been carried out, because in breeding programs breeders prefer to use elite lines

usarse como fuente de resistencia a estrés biótico y abiótico, con características agronómicas y nutricionales mejores que los tipos domesticados (Peña-Valdivia *et al.*, 2011; Delgado y Gama, 2015). Las respuestas bioquímicas y fisiológicas de las plantas silvestres, a factores ambientales que influyen en su crecimiento y desarrollo, y de las semillas silvestres se conocen parcialmente (García *et al.*, 1997; Celis-Velázquez *et al.*, 2010; Peña-Valdivia *et al.*, 2010; 2011; Porch *et al.*, 2013), pero las características morfológicas y bioquímico-fisiológicas de la progenie de las variantes domesticadas y silvestres de frijol son casi desconocidas. Ello se debe a que estas cruza se han realizado muy poco, pues los mejoradores prefieren usar líneas élite dentro de las clases comerciales y evitan el germoplasma silvestre (Porch *et al.*, 2013).

El objetivo de este estudio fue evaluar las características físicas y la germinación de semillas y la emergencia de plántulas de frijol (*P. vulgaris* L.) silvestre, domesticado y su progenie. La hipótesis fue que una o más características de la progenie sobresalen respecto a los cultivares.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico

En este estudio se evaluaron tres variantes silvestres de frijol (Chihuahua, Durango Típico y S13), dos domesticadas (cv. Bayo Mecentral y Negro Tacaná) y cinco progenies derivadas de la cruce del cv. Negro Tacaná y la variante silvestre S13 (Número de identificación 3.3, 11.1, 51b, 53b y 118b) (Fernández *et al.*, 1982; Toro *et al.*, 1990; García-Nava *et al.*, 2014).

Variables evaluadas

Las características evaluadas fueron: anchura, biomasa, grosor, longitud, proporción de cotiledones, eje embrionario y testa, porcentaje de germinación y emergencia de las plántulas.

Biomasa. Cien semillas de cada variante se pesaron individualmente en una balanza analítica (Marca Scintech Modelo No: SA120, precisión ± 0.0001 g).

Dimensiones. Cien semillas de cada variante se midieron individualmente, con un vernier digital (Truper, CALDI-6MP; 14388).

Estructuras de la semilla. La testa, los cotiledones y el eje embrionario se separaron con bisturí después de remojar las semillas 12 h a 5 ± 2 °C; se deshidrataron a 75 °C por 72 h y su biomasa se determinó en una balanza analítica. El porcentaje

within the commercial classes and avoid using wild germplasm (Porch *et al.*, 2013).

The aim of this study was to evaluate the physical seed characteristics, seed germination and seedling emergence of wild and domesticated common bean (*P. vulgaris* L.) and their progeny. The hypothesis was that one or more characteristics of the progeny stand out concerning the cultivars.

MATERIALS AND METHODS

Biological material

In this study, three bean wild variants (Chihuahua, Durango Típico and S13), two domesticated (cv. Bayo Mecentral and Negro Tacaná) and five progeny derived from the cross of cv. Negro Tacaná and wild S13 (ID 3.3, 11.1, 51b, 53b and 118b) (Fernández *et al.*, 1982; Toro *et al.*, 1990; García-Nava *et al.*, 2014), were evaluated.

Variables evaluated

The characteristics evaluated were: seed width, thickness, and length, and biomass, proportion of cotyledons, embryonic axis and seed coat in the seed, and seed germination and seedling emergence.

Biomass. One hundred seeds of each variant were individually weighed on an analytical balance (Scintech Model No. SA120, accuracy ± 0.0001 g).

Dimensions. One hundred seeds of each variant were individually measured with a digital caliper (Truper, CALDI-6MP; 14388).

Seed structures. Seed coat, cotyledons and embryonic axis were separated with a scalpel, after soak seeds for 12 h at 5 ± 2 °C; they were dehydrated at 75 °C for 72 h and biomass was determined on an analytical balance. The percentage of each structure was calculated on six replicates of three seeds each.

Germination. Seeds germination, at 25 ± 1 °C and darkness (ISTA, 2009), was evaluated in Petri dishes using unscarified seeds. Ten seeds per Petri dish represented an experimental unit and five replications were evaluated. The number of germinated seeds was quantified every 12 h. The seed germination was considered when the radicle had emerged and had a length of 1 cm, this was measured using a digital, standard and millimetric caliper (Truper, CALDI-6MP; 14388).

Emergency. The emergency was quantified after sowing seeds in trays of plastic material, with volcanic rock as a substrate, with particles ≤ 0.5 cm, and 4 cm deep. The seeds were scarified with a cut with a scalpel in the seed coat, on

de cada estructura se calculó en seis repeticiones de tres semillas cada una.

Germinación. La germinación de las semillas a 25 ± 1 °C y oscuridad (ISTA, 2009) se evaluó en cajas Petri con semillas no escarificadas. Diez semillas por caja Petri representaron una unidad experimental y se evaluaron cinco repeticiones. El número de semillas germinadas se cuantificó cada 12 h. La germinación de las semillas se consideró ocurrida cuando la radícula había emergido y tenía longitud de 1 cm; esta medición se realizó con un calibrador digital tipo Vernier, estándar y milimétrico (Truper, CALDI-6MP; 14388).

Emergencia. La emergencia se cuantificó después de sembrar las semillas en charolas de material plástico, con tezontle como sustrato con partículas ≤ 0.5 cm y a 4 cm de profundidad. Las semillas se escarificaron con un corte, con un bisturí, en la testa, en el lado opuesto al micropilo. Quince semillas se sembraron por charola, se obtuvieron cinco charolas por variante y cada una fue una repetición. Las charolas se mantuvieron húmedas mediante riego con agua dos o tres veces por semana, desde la siembra hasta que las hojas primarias estuvieron completamente desplegadas (etapa V2) (Fernández *et al.*, 1982). La emergencia de las plántulas se evaluó cada 12 h; la emergencia se consideró exitosa cuando los cotiledones se observaron al nivel de suelo (Fernández *et al.*, 1982). Las charolas se colocaron en un invernadero de polietileno ubicado en el Colegio de Postgraduados en Montecillo, Municipio de Texcoco, Estado de México (19° 31' N, 98° 53' O y 2353 msnm), durante el ciclo otoño-invierno del 2014. La temperatura promedio máxima fue de 19.4 °C y la mínima de 12.2 °C dentro del invernadero.

Diseño experimental y análisis de resultados

El diseño experimental fue completamente al azar, los tratamientos fueron las 10 variantes de frijol (tres silvestres, dos domesticadas y cinco progenies derivadas de la cruce del cultivar Negro Tacaná y el silvestre S13), con cinco repeticiones. Los resultados se analizaron con ANDEVA y comparación múltiple de medias de Tukey ($p \leq 0.05$).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Biomasa de las semillas

La biomasa promedio de las semillas fue diferente ($p \leq 0.05$) entre los tres grupos, las silvestres tuvieron los valores menores, en promedio entre 49.9 y 76.1 mg por semilla. De ellas las de S13 fueron las más livianas y las de Chihuahua y Durango Típico fueron en promedio 52 % más pesadas. Las

the micropile opposite side. Fifteen seeds were sown per tray, five trays were obtained by variant, and each was a replication. The trays were kept moist by watering with water two or three times a week, from planting until the primary leaves were fully deployed (stage V2) (Fernández *et al.*, 1982). The seedling emergence was evaluated every 12 h; emergency was considered successful when the cotyledons were observed at ground level (Fernández *et al.*, 1982). The trays were placed in a polyethylene greenhouse at the Colegio de Postgraduados, in Montecillo, Texcoco, Estado de México (19° 31' N, 98° 53' O and 2353 m of altitude), during the autumn-winter cycle of 2014. In the greenhouse mean maximum and minimum temperature was 19.4 °C and 12.2 °C.

Experimental design and analysis of results

The study was developed with a completely randomized experimental design with five repetitions. The treatments were 10 variants of common bean (three wild, two domesticated, and five progeny derived from crossing the cultivar Negro Tacaná and wild S13). The results were analyzed with ANOVA and Tukey multiple comparisons ($p \leq 0.05$).

RESULTS AND DISCUSSION

Seed biomass

The average seed biomass was different ($p \leq 0.05$) among the three groups, the wild variant had the lowest values, between 49.9 and 76.1 mg per seed on average. Of these, the S13 were the lightest and Chihuahua and Durango Typical were on average 52 % heavier. Wild bean samples had some heterogeneity in the seminal biomass, as the coefficient of variation (CV) of the samples varied between 14.93 % and 16.82 % in S13 and Durango Típico, and up 27.27 % in Chihuahua (Figure 1).

Differences in biomass of wild seeds in each sample were confirmed with their frequency distribution (Figure 2). This was different among the three wild variants. For seeds of the Chihuahua it was asymmetrical and showed two maxima, one around 55 mg and another about 90 mg. The biomass of the Chihuahua seeds showed the widest distribution, from 30 to 120 mg, among wild samples, *i.e.* seeds with lower biomass sample were four times lighter than the heaviest (Figure 2A).

The frequency distribution of seed biomass from the Durango Típico was nearly symmetric, with a

muestras de frijol silvestre tuvieron cierta heterogeneidad en la biomasa seminal, pues el coeficiente de variación (CV) de las muestras varió entre 14.93 % y 16.82 % en S13 y Durango Típico hasta 27.27 % en Chihuahua (Figura 1).

Las diferencias en la biomasa de las semillas silvestres dentro de cada muestra se confirmaron con la distribución de la frecuencia de biomasa (Figura 2), la cual difirió entre las tres variantes silvestres. La de las semillas de Chihuahua fue asimétrica y mostró dos máximos, uno alrededor de 55 mg y otro alrededor de 90 mg. La biomasa de las semillas de Chihuahua mostró la distribución más amplia entre las silvestres, desde 30 hasta 120 mg, es decir las semillas con biomasa menor de la muestra fueron cuatro veces más livianas que las más pesadas (Figura 2A).

La distribución de la frecuencia de biomasa de las semillas en la muestra Durango Típico fue casi simétrica, con cierto sesgo hacia semillas con biomasa menor que la media, y mostró moda en torno a los 70 mg. Esa distribución mostró que las semillas de esta muestra se localizaron entre 45 y 100 mg, y que

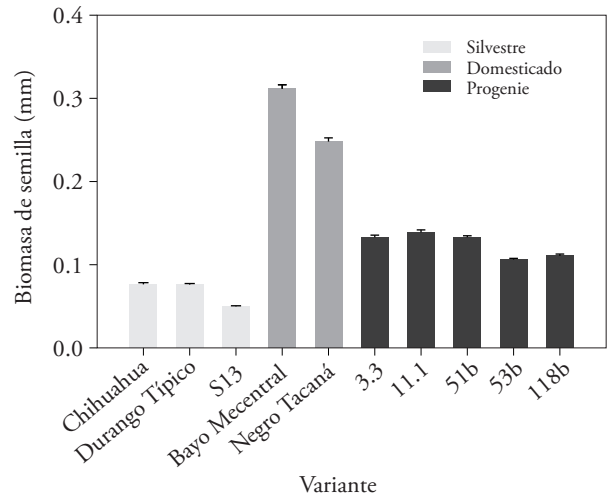


Figura 1. Biomasa de semillas (\pm error estándar) de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre, domesticado y progenie del domesticado Negro Tacaná y silvestre S13.
Figure 1. Seeds biomass (\pm standard error) of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) wild, domesticated and progeny of domesticated Negro Tacaná and wild S13.

bias towards smaller seeds than an average biomass, and mode around 70 mg. This distribution showed

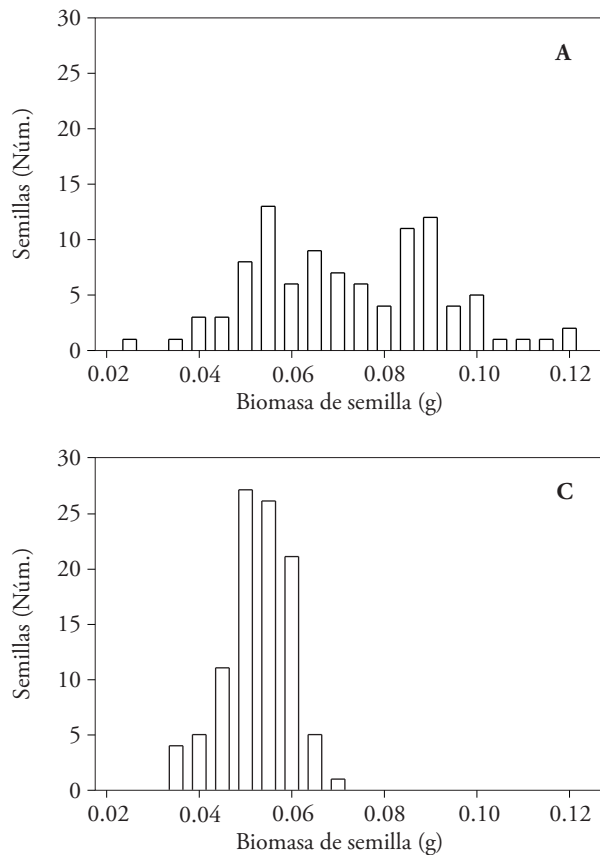


Figura 2. Frecuencia de biomasa de semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre. (A) Chihuahua, (B) Durango Típico y (C) S13. Núm: Número.
Figure 2. Seed biomass frequency distribution of wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). (A) Chihuahua, (B) Durango Típico and (C) S13. Núm: Number.

las semillas con biomasa menor fueron dos veces más livianas que las más pesadas (Figura 2B).

La distribución de la frecuencia de biomasa de las semillas de la muestra S13 fue simétrica, mostró moda alrededor de los 50 mg. Esa distribución mostró que las semillas S13 pesaban entre 35 y 70 mg, pero 73 % de las semillas en la muestra se concentró alrededor de los 50 y 60 mg (Figura 2C).

Entre las características distintivas de las poblaciones silvestres de frijol, y de otras especies, está la heterogeneidad de sus caracteres morfológicos, fisiológicos y agronómicos que contrastan con la homogeneidad de los tipos domesticados (Harlan, 1992; Peña-Valdivia *et al.*, 2012). En oposición a lo que podría esperarse, de acuerdo con el CV, la heterogeneidad de la biomasa de las semillas de los cultivares fue similar a la de las muestras silvestres, con excepción de Chihuahua, que fue cerca del doble que las otras.

Ya que las semillas silvestres se multiplicaron varias veces en condiciones de campo de cultivo, antes de usarlas en el estudio, es posible que uno de los efectos del cultivo de estas semillas haya sido la tendencia a homogeneizar su biomasa después de varios ciclos. Un efecto similar se observó en algunas plantas de una población silvestre originaria de Durango, que duplicaron su biomasa seminal de una generación a otra (Peña-Valdivia *et al.*, 2012). Según García *et al.* (1997) y Berrocal-Ibarra *et al.* (2002) hay otros cambios sobresalientes en la morfología y biomasa de las semillas silvestres debidos al cultivo repetido.

Como se esperaba, las semillas de los cultivares fueron las más pesadas entre todas las muestras, pues una característica del síndrome de domesticación es el incremento del tamaño de semilla (Harlan, 1992). La biomasa de los cultivares fue diferente ($p \leq 0.001$); en promedio las semillas de Bayo Mecentral (311.6 mg; CV=15.21 %) fueron 26 % más pesadas que las de Negro Tacaná (247.6 mg; CV=17.98 %) y de acuerdo con el CV la homogeneidad fue relativamente similar en ambas muestras. Esto último se confirmó con la distribución de frecuencia de la biomasa seminal, que fue simétrica alrededor de la media y la moda (47 % de las semillas de la muestra de Negro Tacaná y 29 % de la de Bayo Mecentral) se situó próxima a los 250 y 325 mg (Figura 2B).

La biomasa varias veces menor de las semillas silvestres de frijol respecto a las domesticadas está

that the seeds of this sample had between 45 and 100 mg, and seeds with lower biomass were twice lighter than the heaviest (Figure 2B).

The frequency distribution of seed biomass of the S13 sample was symmetrical, with mode around 50 mg. This distribution showed that the S13 seeds weighed between 35 and 70 mg, but 73 % of the seeds in the sample were concentrated around the 50 and 60 mg (Figure 2C).

Among the distinctive characteristics of wild bean populations, is the heterogeneity of their morphological, physiological and agronomic characters which contrast with the homogeneity of domesticated types (Harlan, 1992; Peña-Valdivia *et al.*, 2012). Contrary to what might be expected, according to the CV the seed biomass heterogeneity of the cultivars was similar to that of wild samples, with the exception of the Chihuahua, which showed a CV about twice than the others.

Since wild seeds were multiplied several times, in field crop conditions, before using them in this study, it is possible that one effect of the repetitive cultivation of these seeds was a trend to homogenize its biomass. A similar effect was observed in some plants from an original wild population of Durango, which doubled their seminal biomass from one generation to another (Peña-Valdivia *et al.*, 2012). Other outstanding changes in morphology and biomass of wild seeds due to repeated cultivation have already been documented (García *et al.*, 1997; Berrocal-Ibarra *et al.*, 2002).

As expected, seeds of cultivars were the heaviest among all samples, as a domestication syndrome feature is the increased seed size (Harlan, 1992). Seed biomass was different ($p \leq 0.001$) among cultivars; on average seeds of Bayo Mecentral (311.6 mg; CV=15.21 %) were 26 % heavier than the Negro Tacaná (247.6 mg; CV=17.98 %) and according to the CV homogeneity relatively similar in both samples. This was confirmed by the seed biomass frequency, which described a symmetrical data distribution with most of the results near the mean and the mode (47 % of the Negro Tacaná and 29 % of Bayo Mecentral) around the 250 and 325 mg (Figure 2 B).

Several times lower wild seed biomass relative to the domesticated seeds had already been documented (Celis-Velázquez *et al.*, 2010; Lépiz *et al.*, 2010). But the frequency distribution of seed biomass showed an

documentado (Celis-Velázquez *et al.*, 2010; Lépiz *et al.*, 2010). Pero la distribución de frecuencia de biomasa seminal mostró traslazo entre las semillas silvestres, Chihuahua y Durango Típico, con las domesticadas. La biomasa de las semillas más pesadas (entre 150 y poco más de 250 mg) de esas muestras silvestres fue similar a la de las más ligeras de ambos cultivares (Figuras 3A-B y 4A-B). Estos resultados fueron similares a los obtenidos por Peña-Valdivia *et al.* (1998) con otras muestras silvestres y domesticadas.

En la biomasa seminal de la progenie se detectaron diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$). Los valores promedio fluctuaron de 106.3 a 138.9 mg por semilla; las semillas de la muestra 53b tuvieron 20 a 23 % menos biomasa que 3.3, 11.1 y 51.b (Figura 1). De acuerdo con el CV la heterogeneidad de esta característica en las semillas en la progenie 51b (12.77 %) y 53b (13.94 %) fue baja y en 3.3 (19.94 %), 11.1 (21.09 %) y 118b (19.15 %) fue mayor. Las muestras de las selecciones 51b y 53b fueron las más homogéneas, incluyendo las silvestres y las domesticadas; y sobresalió que fueran 1 a 5 % más homogéneas que sus progenitores. Según estos resultados, las semillas de la progenie de frijol domesticado y silvestre pueden presentar como característica excepcional la homogeneidad alta en su biomasa.

La distribución de la frecuencia de biomasa de las semillas en la progenie mostró diferencias entre las muestras evaluadas (Figura 4). En las selecciones 3.3, 51b y 118b la biomasa seminal presentó distribución simétrica, con moda entorno a los 130, 120 y 110 mg. La biomasa de las semillas de la muestra 3.3

overlap between wild seeds, Chihuahua and Durango Típico, with the domesticated ones. Heavier seeds Biomass (between 150 and just over 250 mg) of the wild samples were similar to the lighter seeds of both cultivars (Figures 3 A-B and 4 A-B). These results were similar to those obtained by Peña-Valdivia *et al.* (1998) with other wild and domesticated samples.

Statistical differences were detected in the seminal biomass of the progeny ($p \leq 0.05$). Mean values ranged between 106.3 and 138.9 mg per seed; seeds from sample 53b had between 20 and 23 % less biomass than those from samples 3.3, 11.1 and 51b (Figure 1). According to the CV, the heterogeneity of this characteristic in the progeny seeds of 51b (12.77 %) and 53b (13.94 %) samples was the lower and in 3.3 (19.94 %), 11.1 (21.09 %) and 118b (19.15 %) was the higher. The samples from 51b and 53b selections were the most homogeneous among all evaluated, including wild and domesticated; it stands out that they were between 1 and 5 % more homogeneous than their parental counterparts. These results indicate that the crossbreed seeds of domesticated and wild beans may present the exceptional feature of high biomass homogeneity.

The distribution of seed biomass frequency in the progeny showed differences among the tested samples (Figure 4). In the 3.3, 51b and 118b selections, seminal biomass showed a symmetrical distribution, with their mode around 130, 120 and 110 mg each. The seed biomass of sample 3.3 covered the widest range (35 to 70 mg) of the three samples and 33 % of the seed biomass therein concentrated about 13 and

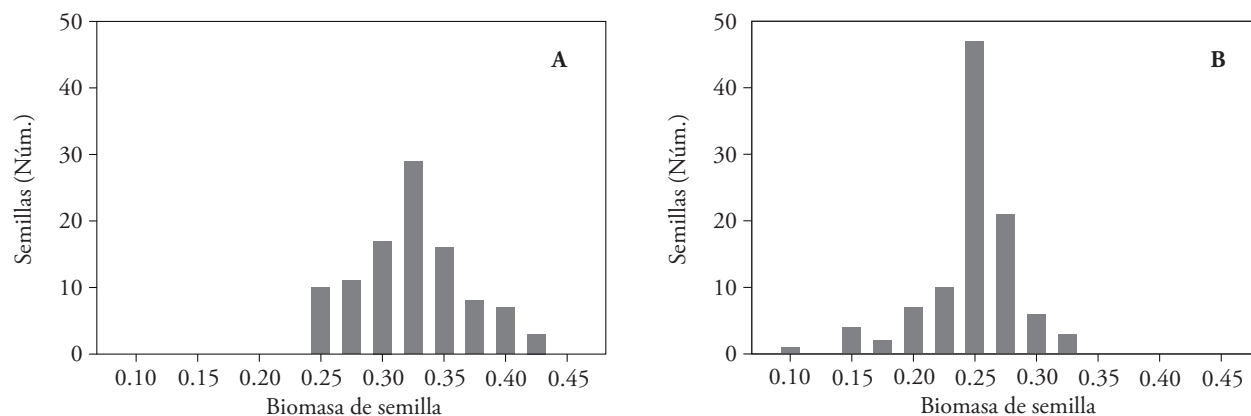


Figura 3. Frecuencia de biomasa de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) domesticado. (A) Bayo Mecentral y (B) Negro Tacaná. Núm: Número.

Figure 3. Seeds biomass frequency distribution of domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). (A) Bayo Mecentral and (B) Negro Tacaná. Núm: Number.

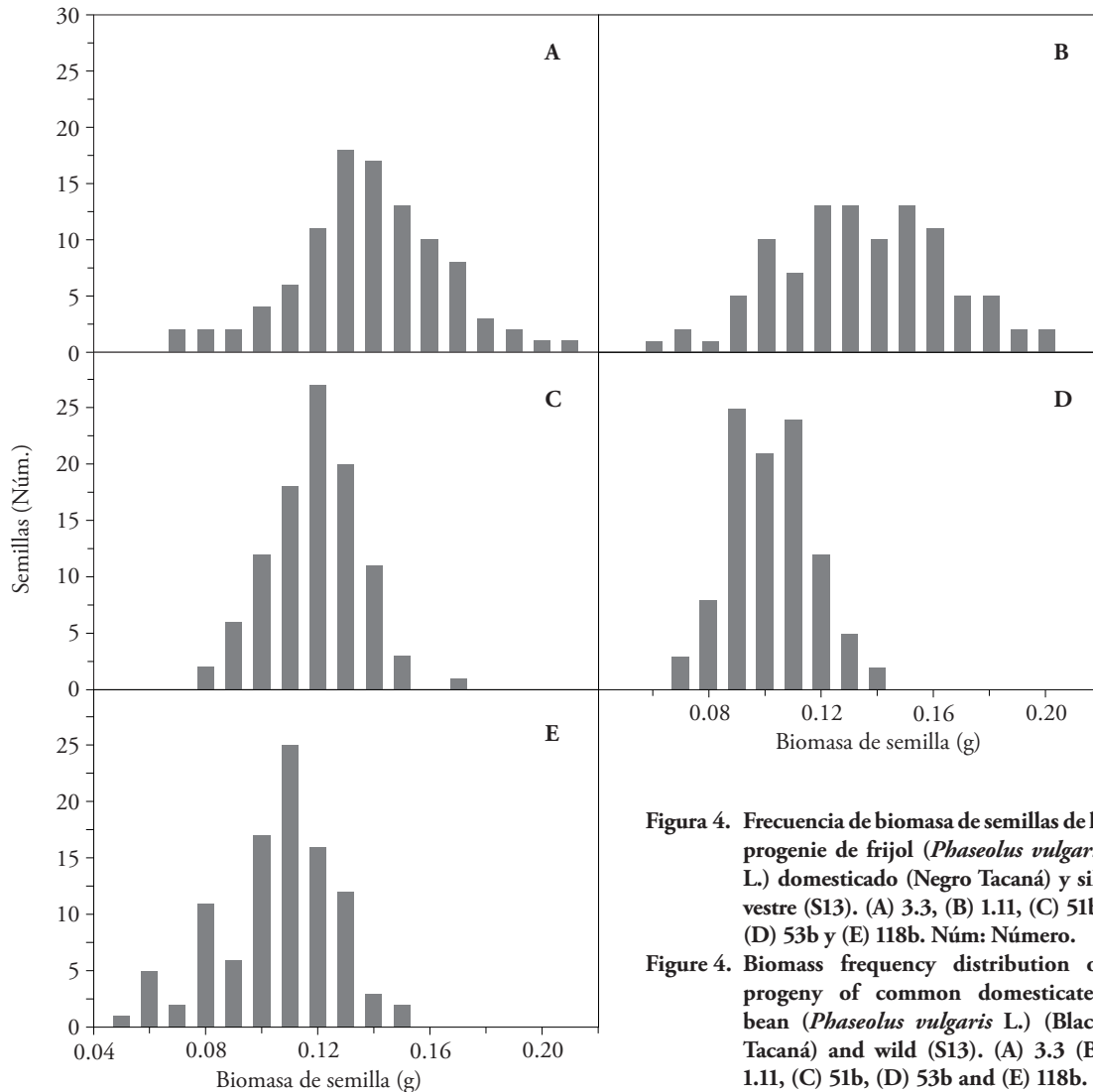


Figura 4. Frecuencia de biomasa de semillas de la progenie de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) domesticado (Negro Tacaná) y silvestre (S13). (A) 3.3, (B) 1.11, (C) 51b, (D) 53b y (E) 118b. Núm: Número.
Figure 4. Biomass frequency distribution of progeny of common domesticated bean (*Phaseolus vulgaris* L.) (Black Tacaná) and wild (S13). (A) 3.3 (B) 1.11, (C) 51b, (D) 53b and (E) 118b.

abarcó el intervalo más amplio (35 y 70 mg) de las tres muestras y 33 % de la biomasa de las semillas en ella se concentró alrededor de 13 y 14 mg (Figura 4A) y 60 % y 50 % de las semillas de 51b y 118b tuvieron entre 110 y 120 mg (Figuras 4C y E).

Entre los cambios reconocidos como resultado de la domesticación está el aumento de la biomasa o del tamaño de los órganos de la planta, en particular de las semillas. Pero Peña-Valdivia *et al.* (1998) muestran que el aumento de la biomasa seminal, como parte del síndrome de domesticación, no representa el incremento proporcional de cada una de sus estructuras. Esos cambios se relacionaron con la capacidad de emergencia de las plántulas y su vigor (biomasa acumulada en la raíz y folíolos y diámetro del hipocótilo) (Celis-Velázquez *et al.*, 2008). Así, la biomasa o

14 mg (Figure 4 A) and 60 % and 50 % of the seeds from samples 51b and 118b were between 110 and 120 mg (Figures 4 C and 4 E).

Increased biomass or size of the organs of the plant, particularly the seeds, is among the changes recognized as a result of the domestication process. Nevertheless, Peña-Valdivia *et al.* (1998) show that increasing seminal biomass, as part of domestication syndrome, does not represent a proportional increase in each of the plant structures, particularly seed. Those changes were related to the seedling emergence and vigor abilities (accumulated root biomass and leaflets and hypocotyl diameter) (Celis-Velázquez *et al.*, 2008). Thus, homogeneous biomass or seed size is an agronomic quality and a consumer character (Celis-Velázquez *et al.*, 2008).

tamaño homogéneo de la semilla es un carácter de calidad agronómica y para los consumidores del grano (Celis-Velázquez *et al.*, 2008).

Proporción de cotiledones, eje embrionario y testa en las semillas

La proporción de los cotiledones, el eje embrionario y la testa en las semillas mostraron diferencias ($p \leq 0.05$) entre las variantes silvestres, domesticadas y progenie y entre los grupos (Cuadro 1).

Entre las variantes silvestres se observó un gradiente del contenido de estructuras seminales; en S13 tuvo la proporción menor ($p \leq 0.05$) de cotiledones, y la proporción de eje embrionario y testa fue mayor (doble y 46 % más) que en Chihuahua y Durango Típico (Cuadro 1).

La proporción de cotiledones y de testa fue similar ($p > 0.05$) entre los cultivares, pero la del eje embrionario fue mayor ($p \leq 0.05$) en Bayo Mecentral; la diferencia representó 13.6 % más de esta estructura en la semillas de este cultivar, respecto a las de Negro Tacaná. Además, en promedio la proporción de cotiledones en los cultivares fue significativamente mayor (22.4 %) que en los silvestres (Cuadro 1).

La proporción de cotiledones no fue diferente ($p > 0.05$) entre las semillas de la progenie y en

Proportion of cotyledons, embryonic axis and seed coat in seeds

The proportion of cotyledons, embryonic axis and seed coat in seeds showed differences ($p \leq 0.05$) among wild, domesticated and crossbreeding variants and between groups (Table 1).

Among the wild variants a gradient of the seminal structures content was observed; in it, S13 had the lowest cotyledon proportion ($p \leq 0.05$), and embryonic axis and seed coat proportion were both higher (twice and 46 % more) than in the Chihuahua and Durango Típico (Table 1).

The proportion of cotyledons and seed coat showed no difference ($p > 0.05$) among cultivars, but the embryonic axis presented significant and higher differences ($p \leq 0.05$) in Bayo Mecentral; the difference represented 13.6 % more of this structure in seeds of this cultivar than in Negro Tacaná. Furthermore, the mean proportion of cotyledon in cultivars is significantly higher (22.4 %) than in wild variants (Table 1).

The cotyledon proportion showed no differences ($p > 0.05$) among the crossbreeding seeds and represent an average of 86.15 % of its total biomass, but it significantly differed ($p \leq 0.05$) from both parents; it was 3.7 % lower compared to the

Cuadro 1. Proporción relativa (%) de estructuras seminales en semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre, domesticado y progenie del domesticado Negro Tacaná y silvestre S13.

Table 1. Relative ratio (%) of seed structures in wild, domesticated common bean seeds (*Phaseolus vulgaris* L.) and crossbeeds of domesticated and wild Tacaná Black S13.

	Cotiledones	Eje embrionario	Testa
Silvestre			
Chihuahua	82.58 b	1.47 b	13.42 d
Durango Típico	79.74 ab	1.59 b	13.55 d
S13	74.21 a	2.85 d	19.36 e
Domesticado			
Bayo Mecentral	90.81 d	1.42 a	7.96 a
Negro Tacaná	89.18 d	1.25 a	7.62 a
Líneas			
3.3	86.03 b	2.01 c	10.95 b
51b	85.15 b	2.10 c	11.73 b
53b	89.37 d	2.21 c	12.50 c
118b	84.09 b	2.14 c	12.55 c

Valores con letras diferentes en una columna muestran diferencias significativas ($p \leq 0.05$). ❖ Values with different letters in a column show significant differences ($p \leq 0.05$).

promedio fue 86.15 % de la biomasa total de ellas; pero sí difirió ($p \leq 0.05$) de la de ambos progenitores; fue 3.7 % menor respecto al domesticado y 16 % mayor respecto al silvestre. Estos resultados indicaron que las selecciones de la progenie evaluadas tendieron a igualar la proporción de cotiledones en las semillas del progenitor domesticado (Cuadro 1).

La germinación es una respuesta coordinada que involucra las interacciones bidireccionales entre el eje embrionario y los cotiledones; por lo tanto, la relación de esas dos estructuras en las semillas de frijol es fisiológicamente relevante. Según Yan *et al.* (2014), los tejidos como los cotiledones en la semilla tienen una función importante en el crecimiento embrionario por suministro de nutrientes, protección del eje embrionario y control de su crecimiento, pues actúan como barrera mecánica durante la germinación y desarrollo de la plántula. Esos autores señalan que un subconjunto de tejidos de los cotiledones está compuesto de células vivas aún después de la maduración de la semilla y son activas en la regulación de la germinación y además, análisis de transcriptoma muestran funciones reguladoras nuevas de los cotiledones durante este proceso. Además, el eje embrionario libera señales hacia los cotiledones relacionadas con la degradación de las reservas de la semilla. Los avances en biología de semillas muestran que los cotiledones detectan señales ambientales, producen y liberan señales que regulan el crecimiento del eje embrionario (Yan *et al.*, 2014).

El contenido adecuado de cotiledón en la semilla puede favorecer la germinación y emergencia de la plántula por la cantidad de reservas que representa; pero el eje embrionario puede ser la estructura seminal más importante porque la germinación, emergencia y establecimiento de la planta como organismo autótrofo dependen de su actividad metabólica (Peña Valdivia *et al.*, 1998). Esto se puede relacionar con la capacidad de las semillas silvestres para sobrevivir y germinar en las condiciones adversas de los ambientes donde subsisten. Así, la misma característica en las semillas de la progenie podría favorecer su éxito de germinación en ambientes agrícolas restrictivos.

La proporción de testa mostró diferencias ($p \leq 0.05$) entre y dentro de los grupos de variantes. Entre las semillas silvestres S13 tuvo la proporción mayor de esta estructura y fue poco más de 30 % que en las semillas de Chihuahua y Durango Típico (Cuadro 1).

domesticated and 16 % higher than the wild variants. These results indicated that the evaluated progeny selections tended to even the cotyledon ratio from the seeds of the domesticated parents (Table 1).

Germination is a coordinated response involving two-way interactions between the embryonic axis and cotyledons; therefore, the relationship of these two structures in common bean seed is physiologically relevant. According to Yan *et al.* (2014), tissues such as cotyledons in the seed have an important role in the embryonic growth due to their nutrient supply, protection of the embryonic axis and growth control, since they act as a mechanical barrier during germination and seedling development. The same authors indicated that a subset of cotyledon tissues is comprised of living cells even after seed maturation and are active in regulating germination; also transcriptome analysis has evident new regulatory functions of cotyledons during this process. Moreover, the embryonic axis releases signs, related to the degradation of seed reserve to the cotyledons. Advances in seed biology show that cotyledons detect environmental signals produce and releases signals regulating embryonic axis growth (Yan *et al.*, 2014).

The appropriate content in the seed cotyledon can favor germination and seedling emergence because of the amount of energy reserves it represents; it has been noted that the embryonic axis is the most important seminal structure, as germination, emergence and plant establishment as an autotrophic organism depend on its metabolic activity (Peña Valdivia *et al.*, 1998). These can be related to a higher proportion of embryonic axis and the ability of wild seeds to germinate and survive in the adverse environments where they remain. Thus, the same characteristic in the crossbreed seeds could favor germination success in restrictive agricultural environments.

The proportion of seed coat showed differences ($p \leq 0.05$) between and within the evaluated groups of variants. Seeds of wild S13 had the highest proportion of this structure and represented just over 30 % than in Chihuahua and Durango Típico seeds (Table 1).

Seed coat content in domesticated beans on average was 7.79 % of total seed. This proportion was lower ($p \leq 0.05$) to that corresponding to the wild group, as on average it represented a half. The difference between the S13 and cv. Negro Tacaná was one of the largest, as the seed coat of

El contenido de testa en los frijoles domesticados fue 7.79 % del total de la semilla. Esta proporción fue menor ($p \leq 0.05$) a la correspondiente al grupo silvestre, pues en promedio fue la mitad. La diferencia entre S13 y cv. Negro Tacaná fue una de las mayores, pues en las semillas del silvestre la testa fue cerca de tres veces más abundante que en las domesticadas (Cuadro 1). Peña-Valdivia *et al.* (1999) reportan resultados similares (9 % y 14 %, en cada caso) en muestras de frijol domesticado y silvestre.

La proporción de testa en las progenies formó dos grupos con base en su similitud; 3.3 y 51b fue un grupo con contenido promedio de 11.07 % y fue menor ($p \leq 0.05$) al grupo formado por 53b y 118b, con promedio de 12.53 %. El contenido de testa en las semillas de la progenie se redujo 43 y 35.3 % respecto al progenitor silvestre S13 y aumento 45.2 a 64.3 % respecto al progenitor domesticado, Negro Tacaná (Cuadro 1). Estos resultados indicaron que la progenie del frijol silvestre y domesticado tendió a mantener una proporción de testa equivalente al promedio de los progenitores.

De acuerdo con Peña-Valdivia *et al.* (2002), la proporción mayor de testa en los frijoles silvestres parece estar relacionada con la regulación de la entrada de agua a la semilla durante la imbibición y la protección de sus estructuras internas, debido a la adaptación al ambiente natural donde permanecen estas semillas, por meses o años, desde su liberación de la planta que las origina hasta su germinación. Por lo anterior, la disminución de la proporción de testa en las semillas de la progenie, respecto al progenitor silvestre, es un carácter agronómico deseable.

La proporción de eje embrionario en las semillas mostró diferencias ($p \leq 0.05$) entre y dentro de los grupos de variantes. Las variantes silvestres formaron dos grupos según su proporción de esta estructura seminal. Las de Chihuahua y Durango Típico formaron un grupo con (1.53 %) cerca de 30 % menos proporción que las semillas de S13 (Cuadro 1). Estos resultados mostraron que la proporción significativamente menor de cotiledones en las semillas S13 se complementó con la testa y el eje embrionario.

La proporción de eje embrionario no difirió entre los cultivares (1.33 %), y contrastó con las proporciones mayores de esta estructura en las semillas silvestres; las diferencias representaron entre 12.2 y 38.2 % menos eje embrionario en aquellos respecto a los silvestres (Cuadro 1). Estos resultados fueron

wild seeds was about three times more abundant than in the domesticated (Table 1). Peña-Valdivia *et al.* (1999) report similar results (9 % and 14 %, in each case) in samples of domesticated and wild beans.

The proportion of seed coat in the progeny formed two groups, based on their similarity; 3.3 and 51b formed a group with a mean content of 11.07 % and it was lower ($p \leq 0.05$) than the group consisting of 53b and 118b, which had an average of 12.53 %. Seed coat content in the progeny seeds had a decrease of 43 and 35.3% compared to the wild progenitor S13 and increased between 45.2 and 64.3 % over their domesticated parent, the Negro Tacaná (Table 1). These results indicate that the progeny of wild and domesticated common beans tended to maintain an equivalent ratio to the average seed coat of the parents.

According to Peña-Valdivia *et al.* (2002) the largest seed coat proportion in wild common beans appears to be related to water input regulation to the seed during the imbibition and to the protection of their internal structures, as a result of adaptation to the natural environment where they live, for months or years, from their release from the parental plant until their germination. Therefore, the decrease in seed coat proportion in the crossbreed seeds, compared to the wild progenitor, is a desirable agronomic character.

The proportion of embryonic axis in the seeds showed differences ($p \leq 0.05$) among and within groups of variants. Wild variants formed two groups, according to their proportion of this seminal structure. The Chihuahua and Durango Típico formed a group with (1.53 %) proportion about 30 % less than S13 seeds (Table 1). These results showed that the significantly lower proportion of cotyledons in the S13 seeds was complemented with seed coat and embryonic axis.

The proportion of embryonic axis in the seeds did not differ among cultivars (1.33 %), and contrasted with the largest in wild seeds; differences accounted for 12.2 to 38.2 % less embryonic axis in the domesticated ones than in the wild seeds (Table 1). These results were similar to those of Peña-Valdivia *et al.* (1998) with wild samples from Durango and the Bayo Mecentral cultivar, multiplied in the same field and crop cycle; also, wild seeds and the cultivar had 2.18 % and 1.6 % of seed coat.

similares a los de Peña-Valdivia *et al.* (1998) con muestras silvestres originarias de Durango y el cultivar Bayo Mecentral multiplicados en el mismo campo y ciclo de cultivo; además, las semillas silvestres tuvieron 2.18 % de testa y las del cultivar 1.6 %.

El análisis estadístico indicó que la proporción de eje embrionario no fue diferente ($p > 0.05$) entre las semillas de la progenie (2.12 % en promedio). La proporción de eje embrionario en éstas fue mayor ($p \leq 0.05$) respecto al progenitor domesticado y el aumento fue 69 %; en contraste, esa proporción fue menor ($p \leq 0.05$) respecto al progenitor silvestre, aunque en promedio representó solo 2.3 % (Cuadro 1). Las semillas de las progenies en nuestro estudio tendieron a mantener la proporción relativa de eje embrionario que presentaron las silvestres.

Dimensiones de las semillas

Anchura

La anchura de las semillas silvestres varió de 4.02 mm, en S13, a 4.66 mm, en Durango Típico, y mostró diferencias ($p \leq 0.05$) entre las variantes. Aunque en promedio las de Bayo Mecentral fueron solo 2 % más anchas que las de Negro Tacaná, la diferencia fue estadísticamente significativa y en promedio fueron 65 % más anchas que las variantes silvestres; pero la diferencia entre las de Negro Tacaná y S13 fue menor, ya que aquellas fueron 42 % más anchas que las silvestres (Figura 5A).

La anchura de las semillas fue un carácter poco variable dentro y entre las variantes silvestres y domesticadas, ya que en el primer grupo el CV varió entre 6.47 % (en S13) y 9.38 % (en Durango Típico) y en los domesticados fue menor a 8 % (7.67 % en Bayo Mecentral y 5.63 % en Negro Tacaná) (Figura 5A).

La anchura de las semillas en las selecciones de la progenie fluctuó entre 5.29 mm (en 53b) y 5.96 mm (en 11.1); aunque existieron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre alguna de ellas y en otras no; así, la selección 118b fue similar ($p > 0.05$) con 1.1 y 51b (Figura 5A). Esta característica seminal fue homogénea entre la progenie, como lo mostró el CV menor a 7.72 % de la mayoría, con excepción de 11.1 (CV 10 %).

La anchura de las semillas S13 fue 42 % menor que la del domesticado Negro Tacaná, y la progenie fue en promedio 42 % mayor que la del progenitor

Statistical analysis showed that the proportion of embryonic axis in the seeds was not different ($p > 0.05$) among the crossbreeding seeds (2.12 % on average). The proportion of embryonic axis in these seeds was higher ($p \leq 0.05$) than in the domesticated parent, and the increment was 69 %; in contrast, that ratio was lower ($p \leq 0.05$) compared to that of the wild progenitor although, on average accounted for only 2.3 % (Table 1). Crossbreeding seeds in our study tended to maintain the same relative proportion of embryonic axis that wild showed.

Seeds dimensions

Width

The width of the wild seeds ranged from 4.02 mm, in S13, to 4.66 mm, in the Durango Típico, and showed significant differences ($p \leq 0.05$) among the variants. Although, on average seeds of Bayo Mecentral were only 2 % wider than those of the Negro Tacaná, the differences was statistically significant and on average 65 % wider than those of the wild variants; still, the difference between Negro Tacaná and S13 was lower, since they were 42 % wider than the wild (Figure 5A).

The seed width was somewhat a variable character, within and between wild and domesticated variants. In the first group the CV ranged from 6.47 % (in S13) to 9.38 % (in Durango Típico), in the domesticated was of less than 8 % (7.67 % in Bayo Mecentral and 5.63 % in Negro Tacaná) (Figure 5A).

The width of the seeds in the crossbreeding selections ranged from 5.29 mm (in 53b) to 5.96 mm (in 11.1); significant differences ($p \leq 0.05$) were present only among some of them; and so, the 118b selection was not different ($p > 0.05$) to 1.1 and 51b (Figure 5A). This seed characteristic was homogeneous among the crossbreed seeds, as shown by the CV less than 7.72 % of most of the seeds, with the exception of 11.1 (CV 10 %).

The width of the S13 seeds was 42 % lower than that of the domesticated Negro Tacaná, and crossbreed seeds were on average 42 % higher than their wild progenitor and 18 % lower than that of the domesticated parent (Figure 5A). The results indicated that the width of the crossbreed seeds is an outstanding feature, as it is a stable character.

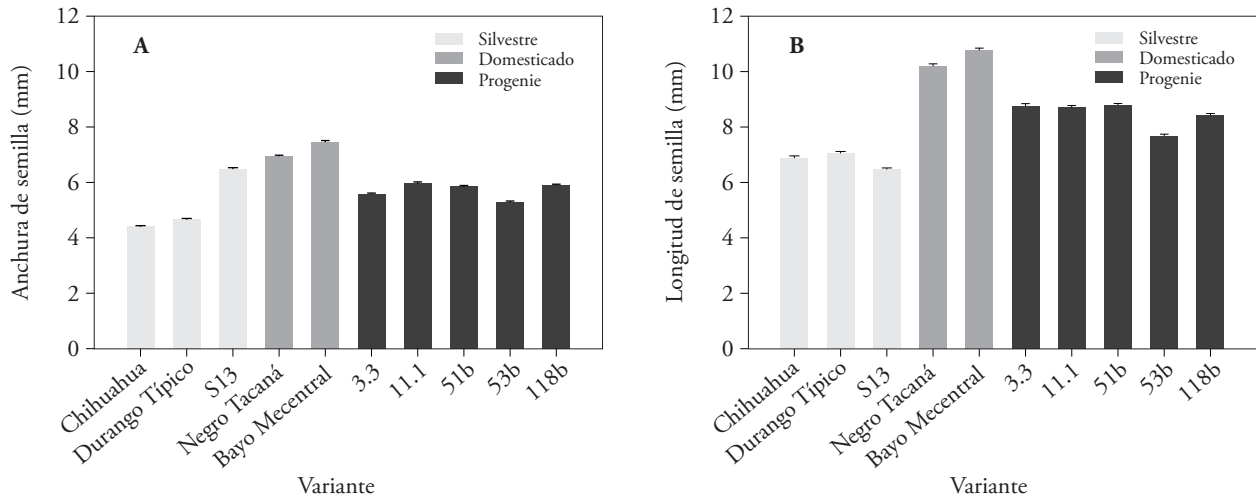


Figura 5. Ancho y longitud (\pm error estándar) de semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre, domesticado y progenie de la cruz de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13.

Figure 5. Width and length (\pm standard error) of wild and domesticated common bean seeds (*Phaseolus vulgaris* L.) and progeny of domesticated Negro Tacaná and wild S13.

silvestre y 18 % menor que la del progenitor domesticado (Figura 5A). Los resultados indicaron que la anchura es una característica seminal sobresaliente de la progenie, pues es un carácter estable.

Longitud

En la longitud de las semillas hubo diferencias estadísticas dentro y entre los grupos de las silvestres, domesticadas y progenie (Figura 5B). En las silvestres esta característica varió de 6.48 mm (CV 9.35 %), en S13, a 7.06 mm (CV 7.98 %) en las semillas de Durango Típico. La longitud de las semillas de los frijoles domesticados fue diferente ($p \leq 0.001$) entre ellos: las del cv. Negro Tacaná 10 % más largas (CV 7.43 %) que las del cv. Bayo Mecentral (CV 8.36 %).

La longitud de las semillas de la progenie también mostró diferencias significativas. Las de 53b fueron pequeñas (7.67 mm; CV 10.42 %), las otras cuatro tuvieron en promedio 8.67 mm de longitud (CV entre 7.63 y 9.95 %). Las primeras fueron 15.5 % más largas que el progenitor silvestre y 25 % más cortas que el progenitor domesticado; en contraste el grupo con longitud similar, formado por 3.3, 11.1, 51b, y 118b, mostró 37.2 % y 15 % longitud mayor y menor que los progenitores silvestre y domesticado, respectivamente (Figura 5B). Estos resultados indicaron que la progenie tendió a igualar la longitud del progenitor domesticado.

Length

There were statistical differences in seed length within and between groups of wild, domesticated and progeny (Figure 5B). In wild seeds, this characteristic varied between 6.48 mm (CV 9.35 %), in S13, and 7.06 mm (CV 7.98 %) in the Durango Típico. The seed length of the domesticated beans showed differences ($p \leq 0.001$) among them, those from the Negro Tacaná cultivar were 10 % longer (CV 7.43 %) than those from the Bayo Mecentral (CV 8.36 %).

The length of the crossbreeding seeds also showed significant differences. Those of 53b were the smallest (7.67 mm; CV 10.42 %). The other four had an average length of 8.67 mm (CV between 7.63 and 9.95 %). The first were 15.5 % longer than the wild parent and 25 % shorter the domesticated; in contrast, the group with similar length, consisting of 3.3, 11.1, 51b, and 118b, showed 37.2 % and 15 % larger and shorter length than the wild and domesticated progenitors, respectively (Figure 5B). These results indicated that crossbreeding seeds tended to match the length of the domesticated parent.

Thickness

Significant differences in seed thickness were detected within groups and among variants. Among wild seeds samples S13 was the most homogeneous in

Grosor

Diferencias significativas en el grosor seminal se detectaron dentro de los grupos de variantes y entre ellos. Entre las muestras silvestres las semillas de S13 fueron más homogéneas (CV de 7.37 %), y Durango Típico fue la menos homogénea (CV de 13.07 %) (Figura 6).

El grosor de las semillas silvestres en promedio tuvo (2.6 mm) cerca de la mitad que las domesticadas (4.9 mm). Las proporciones cambiaron en la progenie, pues su promedio fue 43 % mayor que el progenitor silvestre y 24.2 % menor que el progenitor domesticado (Figura 6).

Germinación y emergencia

El porcentaje de germinación en laboratorio fue similar ($p > 0.05$) entre las variantes silvestres, domesticadas o la progenie, excepto 51b (Figuras 7A-C). La germinación promedio de las semillas silvestres (92 %), los cultivares (99 %) y la progenie (93 %) fue un carácter importante para calificar la calidad de esta última respecto a los progenitores, pues fue cercana a 100 % en todos los casos. Esta característica fue independiente de las diferencias en la biomasa y las dimensiones de las semillas (Figuras 1 a 6).

Las diferencias entre y dentro de las variantes de los grupos se detectaron en el tiempo para alcanzar la germinación máxima. Entre las variantes silvestres los tiempos fluctuaron entre 84 h en Durango Típico y 252 h en Chihuahua y entre los cultivares los valores fueron 72 h en Negro Tacaná y el triple en Bayo Mecentral. Entre la progenie el tiempo para

this characteristic (CV 7.37 %) and Durango Típico had the most heterogeneous (CV 13.07 %) (Figure 6).

Wild seed thickness was on average (2.6 mm) about a half of domesticated (4.9 mm). The proportions changed in the progeny, as its mean was 43 % higher than the wild parent and 24.2 % lower than the domesticated parent (Figure 6).

Germination and emergence

The percentage of germination in laboratory conditions showed no difference ($p > 0.05$) among wild variants, domesticated or progeny, except for 51b (Figure 7 A-C). Mean seed germination of wild (92 %), cultivars (99 %) and crossbreeding (93 %) samples was an important character to assess the quality of the latter respect to the parents, because it was close to 100 % in all cases. This characteristic was independent of differences in biomass and seed size (Figures 1 to 6).

The differences among and within groups of variants were detected throughout time until maximum germination was reached. Among the wild variants, germination time ranged between 84 h in the Durango Típico and 252 h in the Chihuahua. Among cultivars, values ranged from 72 h in Negro Tacaná to three times that in the Bayo Mecentral. Time for maximum germination among the progeny also widely varied, from 48 h in 53b to 648 h in 11.1. The time for maximum germination and the differences between variants did not show any direct relationship with the physical characteristics of the seeds. It should be noted that selection 51b was not considered in this analysis because 168 h were

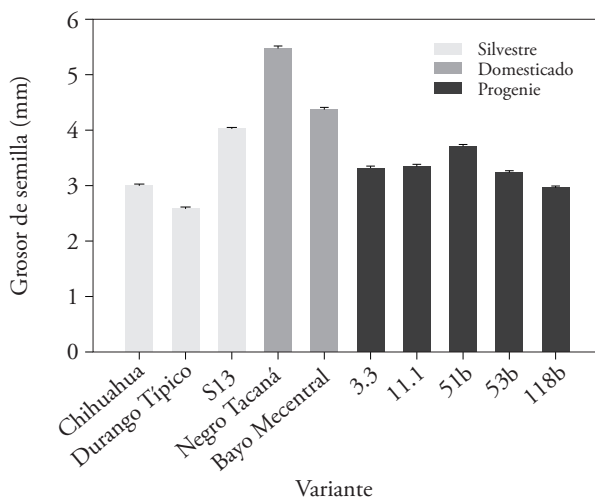


Figura 6. Grosor de semillas (\pm error estándar) de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre, domesticado y progenie de la cruce del domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: W13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b y 10: 118b.

Figure 6. Seed thickness (\pm standard error) of wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and crossbreeding seeds from domesticated Negro Tacaná and wild S13. Variants 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: S13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b and 10: 118b.

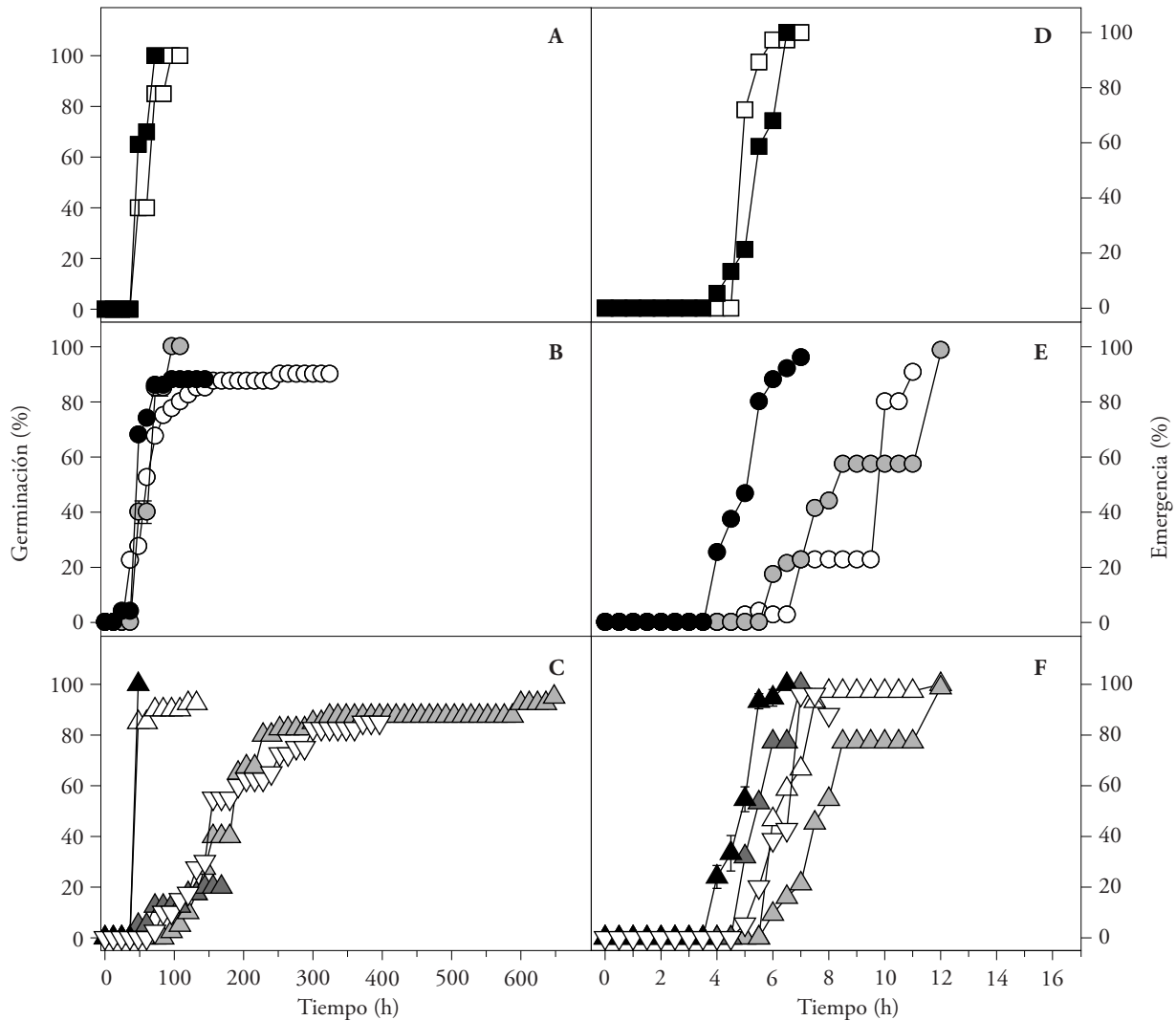


Figura 7. Germinación acumulada (25 ± 1 °C y obscuridad) de semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) domesticado, (B) silvestre y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13; y emergencia acumulada (25 ± 3 °C) de las plántulas de frijol (D) domesticado, (E) silvestre y (F) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes: Bayo Mecentral (□), Negro Tacaná (■), Chihuahua (○), Durango Típico (◉), S13 (●), 3.3 (△), 11.1 (▲), 51b (▲), 53b (▲) y 118b (▽).

Figure 7. Accumulated germination (25 ± 1 °C and dark) of common bean seeds (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) domesticated, (B) wild and (C) progeny from domesticated Negro Tacaná and wild S13; and progeny seedling emergence (25 ± 3 °C) of (D) domesticated, (E) wild and (F) progeny from domesticated Negro Tacaná and wild S13. Variants: Bayo Mecentral (□), Negro Tacaná (■), Chihuahua (○), Durango Típico (◉), S13 (●), 3.3 (△), 11.1 (▲), 51b (▲), 53b (▲) and 118b (▽).

la germinación máxima también varió ampliamente, desde 48 h en 53b hasta 648 h en 11.1. El tiempo para la germinación máxima y las diferencias entre las variantes no mostraron alguna relación directa entre las características físicas de las semillas. La selección 51b no se consideró en este análisis porque las 168 h que permanecieron las semillas en condiciones de germinación fueron insuficientes para evaluar su germinación total (Figuras 7A-C).

insuficiente to assess their total germination (Figure 7 A-C).

The emergence percentage in greenhouse showed no difference ($p > 0.05$) among wild and domesticated variants or their progeny (Figure 7 D-F). The mean emergence of wild seedlings (95 %), cultivars (100 %) and progeny (97 %) is an important character to qualify the seeds quality, and specifically, in the case of the crossbreeding seeds, it should be noted

El porcentaje de emergencia en invernadero no fue diferente ($p > 0.05$) entre las variantes silvestres, domesticadas o progenie (Figuras 7 D-F). La emergencia promedio de las plántulas silvestres (95 %), los cultivares (100 %) y la progenie (97 %) es un carácter importante para calificar la calidad de las semillas y específicamente en el caso de la progenie debe señalarse que no hubo diferencia respecto a los progenitores. Así, esta característica, como en la germinación, fue independiente de la biomasa de la semilla, de sus estructuras y dimensiones de las semillas (Figuras 1 a 6).

Las diferencias entre y dentro de las variantes de los grupos también se detectaron en el tiempo para alcanzar la emergencia máxima. Entre las variantes silvestres los tiempos fluctuaron entre 15, 23 y 24 d en S13, Chihuahua y Durango Típico. En los cultivares el tiempo para la emergencia máxima de las plántulas de Negro Tacaná fue (14 d) cerca de la mitad que en Bayo Mecentral (25 d). Entre las selecciones de la progenie el tiempo para la emergencia máxima también varió desde 14 d en 53b hasta 24 d en 3.3 y 11.1 (Figuras 7 D-E).

Como en la germinación, el tiempo para la emergencia máxima no mostró relación directa con las características físicas de las semillas en ninguna de las variantes. Además, en las variantes silvestres y en la progenie el tiempo para la emergencia máxima no mostró una relación directa con el tiempo para la germinación máxima; ya que las variantes germinadas en menos tiempo no emergieron antes o viceversa (Figura 7). Las excepciones fueron los cultivares, porque Bayo Mecentral tardó 70 % más tiempo que Negro Tacaná para la germinación máxima y 79 % más para su emergencia máxima. En las condiciones de este estudio la emergencia total del cultivar Negro Tacaná y del silvestre S13 y tres de las cinco selecciones de su progenie fue 14 y 15 d. Este aspecto es sobresaliente porque con el mejoramiento se esperan modificaciones de los caracteres agronómicos de las semillas, como la emergencia máxima y sincrónica; esto reduce la pérdida de semillas y propicia el desarrollo homogéneo del cultivo (Celis-Velázquez *et al.*, 2010).

CONCLUSIONES

Las características físicas, como la biomasa, anchura, grosor y longitud de las semillas de frijol silvestres, domesticadas y su progenie son típicas de cada uno de estos grupos; y las características fisiológicas,

that there were no differences regard its progenitors. So that this characteristic, as the germination, was independent of the seed biomass, structures and dimensions (Figures 1-6).

Differences among variants and within groups were also detected at the time seeds reached maximum emergence. Among the wild variants, time ranged between 15, 23 and 24 d in S13, Chihuahua and Durango Típico each. In the cultivars, the time for maximum seedling emergence in the Negro Tacaná seeds took (14 d) about half of that in the Bayo Mecentral (25 d). Among progeny selections, the time for maximum emergency also ranged from 14 d in 53b to 24 d in 3.3 and 11.1 (Figure 7 D-E).

Much like germination, time for maximum emergency showed no direct relationship with the physical characteristics of the seeds in any of the variants. In addition, the maximum time for the emergence of wild variants and crossbreed seeds did not show a direct relationship with the time for maximum germination; as variants that germinated in less time did not emerge before or vice-versa (Figure 7). Cultivars were the exceptions because the Bayo Mecentral took 70 % longer than the Negro Tacaná for its maximum germination and 79 % more for their maximum emergence. Under this study conditions, the total emergence of the Negro Tacaná cultivar, wild S13 and three of the five crossbreeding seeds were of 14 and 15 d. This is an outstanding aspect, because with the improved modifications, seeds agronomic characters are expected, such as maximum and synchronous seed emergence; this reduces seed loss and promotes the homogeneous crop development (Celis-Velázquez *et al.*, 2010).

CONCLUSIONS

The physical characteristics, such as seed biomass, width, thickness and length, of the wild and domesticated common bean, and their progeny, are typical of each group; and physiological characteristics, such as germination and emergence capacity are similar among groups in laboratory and greenhouse conditions.

Few characteristics of the crossbreeding seeds are superior regard their parental cultivars, including the proportion of cotyledons and embryonic axis in each seed.

—End of the English version—

como la germinación y la capacidad de emergencia en condiciones de laboratorio e invernadero son similares entre los grupos.

Pocas características de la progenie son superiores respecto a los cultivares de origen, entre ellas la proporción de cotiledones y de eje embrionario en las semillas.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos al Dr. Rodolfo García Nava, del Posgrado en Botánica, del Colegio de Postgraduados la donación de las semillas de frijol silvestre S13, el cv. Negro Tacaná y la progenie de estos (3.3, 11.1, 51b, 53b y 118b).

LITERATURA CITADA

- Berrocal-Ibarra, S., J. Ortíz C., and C. B. Peña-Valdivia. 2002. Yield components, harvest index and leaf area efficiency of a sample of wild population and a domesticated variant of the common bean *Phaseolus vulgaris*. *S. Afr. J. Bot.* 68: 205-211.
- Bewley, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. *Plant Cell* 9: 1055-1066.
- CEDRSSA (Centro de Estudios para el Desarrollo Rural Sustentable y la Soberanía Alimentaria). 2014. Evolución de los precios del maíz, frijol y sorgo. 24 p. www.cedrss.gov.mx (Consulta: Mayo 2015).
- Celis-Velázquez, R., C. B. Peña-Valdivia, M. Luna C., J. R. Aguirre R., A. Carballo, y C. Trejo. 2008. Variabilidad morfológica seminal y del vigor inicial de germoplasma mejorado de frijol. *Agron. Mesoamer.* 19: 179-193.
- Celis-Velázquez, R., C. B. Peña-Valdivia., M. Luna-Cabazos, y J. R. Aguirre R. 2010. Caracterización morfológica de las semillas y consumo de reservas durante la emergencia de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)*. 27: 61-87.
- Delgado, A., y S. Gama L. 2015. Diversidad y distribución de los frijoles silvestres en México. *Revista Digital Universitaria* 16: 1-11. <http://www.revista.unam.mx/vol.16/num2/art10/> (Consulta: Junio 2016).
- Delouche, J. C. 2002. Germinación, deterioro y vigor de semillas. *Seed News* 6(6). http://www.seednews.inf.br/espagnol/seed66/artigocapa66_esp.shtml (Consulta: Septiembre 2015).
- Desai, B. B. 2004. *Seed Handbook, Biology, Production, Processing, and Storage*. Second edition. Marcel Dekker, INC. USA. pp. 787.
- Fernández, F., P. Gepts, y M. López. 1982. Etapas de Desarrollo de la Planta de Frijol Común; Guía de Estudio para ser Usada como Complemento de la Unidad Audio tutorial sobre el Mismo Tema. CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) Cali, Colombia. 26 p.
- García H., E., C. B. Peña-Valdivia, R. J. Aguirre R., and J. S. M. Muruaga. 1997. Morphological and agronomic traits of a wild population and an improved cultivar of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Ann. Bot.* 79: 207-213.
- García-Nava, R., A. García-Esteva, J. Kohashi-Shibata, E. Uscanga-Mortera, E., and C. B. Peña-Valdivia. 2014. Seed yield and its components of wild and cultivated *Phaseolus vulgaris* L. *Annu. Rep. Bean Improv. Coop.* 57: 303-304.
- González, T. G., F. M. Mendoza H., J. Covarrubias P., N. Morán V., y J. A. Acosta G. 2008. Rendimiento y calidad de semilla de frijol en dos épocas de siembra en la región del Bajío. *Agric. Téc. Méx.* 34: 421-430.
- Harlan, J. R. 1992. *Crops and Man*. 2nd ed. Am. Soc. Agronomy, Madison, WI. 283 p.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2009. *International Rules for Seed Testing*. Seed Sciences & Technology. 27 p.
- Lépiz I., R., J. de J. López A., F. Santacruz-R., y E. Rodríguez G. 2005. Latencia y escarificación química en semillas de frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). *Scientia-CUCBA* 7: 105-113.
- Lépiz I., R., J. J. López A., J. J. Sánchez G., F. Santacruz-Ruvalcaba, R. Nuño R., y E. Rodríguez G. 2010. Características morfológicas de formas cultivadas, silvestres e intermedias de frijol común de hábito trepador. *Rev. Fitotec. Mex.* 33: 21-28.
- López H., M., C. B. Peña-Valdivia, J. R. Aguirre R., and C. Trejo L. 2001. Differences in seed germination of wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in response to storage. *S. Afr. J. Bot.* 67: 620-628.
- OECD. 2016. Common bean (*Phaseolus vulgaris*), in *Safety Assessment of Transgenic Organisms in the Environment*. Volume 6: OECD Consensus Documents, OECD Publishing, Paris. <http://dx.doi.org/10.1787/9789264253421-7-en> (Consulta: Junio 2016).
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. Aguirre R., E. R. García H., y J. Muruaga M. 1998. Componentes del rendimiento de semilla de una población silvestre y un cultivar de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). *Quad. Bot. Amb. Appl.* 6: 181-187.
- Peña-Valdivia, C. B., E. del R. García H, I. Bernal-Lugo, y J. R. Aguirre R. 1999. Seed quality of wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) after storage. *Interciencia* 24: 8-13.
- Peña-Valdivia, C. B., R. García N., J. R. Aguirre R., C. Trejo L. 2002. The effects of high temperature on dormancy and hypocotyl-root growth of wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Seed Sci. Technol.* 30: 231-248.
- Peña-Valdivia, C. B., R. García N., A. B. Galicia J., y A. B. Sánchez-Urdaneta. 2005. Germinación, latencia y crecimiento de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). *SABER. Supl.* 17: 258-260.
- Peña-Valdivia, C. B., A. B. Sánchez-Urdaneta., J. Meza R., J. Juárez M., R. García-Nava, y R. Celis V. 2010. Anatomical root variations in response to water deficit: wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Biol. Res.* 43: 417-427.
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. García N., J. R. Aguirre R., Ma. C. Ybarra-Moncada, and M. López H. 2011. Variation in physical and chemical characteristics of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grain along a domestication gradient. *Chem. Biod.* 8: 2211-2225.
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. Aguirre R., y V. B. Arroyo-Peña. 2012. *El Frijol Silvestre. Síndrome de Domesticación*. Editorial COLPOS. México. 206 p.

- Peña-Valdivia, C. B., C. Trejo, R. Celis-Velázquez, A. López O. 2013. Reacción del frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris* L.) a la profundidad de siembra. *Rev. Mex. Cienc. Agríc.* 4: 89-102.
- Pérez-Herrera, P. y J. A. Acosta-Gallegos. 2002. Permeabilidad de la testa y la porción micrópilo-hilio en semilla de frijol silvestre y cultivado. *Rev. Fitotec. Mex.* 25: 57-63.
- Porch, T. G., J. S. Beaver, D. G. Debouck, S. A. Jackson, J. D. Kelly, and H. Dempewolf. 2013. Use of wild relatives and closely related species to adapt common bean to climate change. *Agronomy* 3: 433-461.
- Secretaría de Economía. 2012. Análisis de la Cadena de Valor del Frijol. Dirección General de Industrias Básicas. www.economia.gob.mx (Consulta: Septiembre 2015).
- Shiga, T. M, B. R. Cordenunsi, and F. M. Lajolo. 2011. The effect of storage on the solubilization pattern of bean hull non-starch polysaccharides. *Carbohydr. Polym.* 83: 362-367.
- Toro, O., J. Thome, and D.G. Debouck. 1990. Wild Bean (*Phaseolus vulgaris* L.): Description and Distribution. IBPGR and CIAT, Cali, Colombia. 84 p.
- Velasco-González, O., E. San Martín-Martínez, M. Aguilar-Méndez., A. Pajarito-Ravelero, y R. Mora-Escobedo. 2013. Propiedades físicas y químicas del grano de diferentes variedades de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). *Bioagro* 25: 161-166.
- Yan, D., L. Duermeyer, C. Leoveanu, and E. Nambara. 2014. The functions of the endosperm during seed germination. *Plant Cell Physiol.* 55: 1521-1533.