

ORIGEN, DOMESTICACIÓN Y DIVERSIFICACIÓN DEL FRIJOL COMÚN. AVANCES Y PERSPECTIVAS

ORIGIN, DOMESTICATION AND DIVERSIFICATION OF COMMON BEANS. ADVANCES AND PERSPECTIVES

**Víctor M. Hernández-López¹, Ma. Luisa P. Vargas-Vázquez², José S. Muruaga-Martínez²,
Sanjuana Hernández-Delgado¹ y Netzahualcóyotl Mayek-Pérez^{1*}**

¹Centro de Biotecnología Genómica, Instituto Politécnico Nacional. Blvd. del Maestro esq. Elías Piña s/n, Col. Narciso Mendoza, 88710, Reynosa, Tamaulipas.
²Campo Experimental Valle de México, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. 56230, Chapingo, México.

*Autor para correspondencia (nmayek@ipn.mx)

RESUMEN

Entre los años 9000 y 5000 a. C. en diferentes partes del mundo se domesticaron diversas especies vegetales, entre ellas el frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). La importancia de identificar el centro de origen y de domesticación de una especie como *P. vulgaris* radica en que esas áreas son fuente primaria de poblaciones con genes útiles para el mejoramiento genético y de interés para el entendimiento de la evolución, diversificación y conservación de la especie. El conjunto de conocimientos recabados hasta hoy, como la edad de los restos fósiles y las características morfológicas, agronómicas y genéticas, establecen que el frijol común se originó en Mesoamérica y posteriormente se domesticó entre los 5000 y 2000 años a. C. en dos sitios del continente Americano: Mesoamérica (México y Centroamérica) y los Andes (Sudamérica). A partir del frijol silvestre se formaron dos acervos genéticos domesticados distintos, Mesoamericano y Andino. El uso de nuevas herramientas biotecnológicas y genómicas han ofrecido evidencias definitivas sobre el origen, domesticación y diversidad de *P. vulgaris*.

Palabras clave: *Phaseolus vulgaris*, domesticación, acervos genéticos y razas, centros de origen y diversidad, recursos genéticos.

SUMMARY

Neolithic revolution took place from 9000 to 5000 years b. C., and at different sites in the world several plants species were domesticated, among them the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Location of the origin and domestication centers of *P. vulgaris* is important to identify areas where major sources of populations carrying useful genes for plant breeding exist and because such populations could improve our understanding on the evolution, diversification and conservation of the species. The accumulated knowledge on fossil dates and other morphological, agronomic and genetic traits indicates that the common bean was originated at the Mesoamerican region, and afterwards it was domesticated from 5000 to 2000 years b. C. in two sites in the American continent: Mesoamerica (Mexico and Central America) and the Andean region (South America). The use of new tools based on molecular technologies and genomics have given definitive evidences on the origin, domestication and genetic diversity of *P. vulgaris*.

Index words: *Phaseolus vulgaris*, domestication, gene pools and races, centers of origin and diversity, genetic resources.

INTRODUCCIÓN

Nuestros antepasados fueron cazadores-recolectores durante más de un millón de años. En el periodo de 3000 a 8000 años a. C. aparecieron las primeras sociedades humanas sedentarias capaces de producir sus alimentos y comenzaron a domesticar una gran variedad de plantas y animales en diferentes regiones del mundo, entre ellas Mesoamérica y los Andes en el continente Americano (Figura 1) (Smith, 2006; Zizumbo-Villarreal y Colunga-GarcíaMarín, 2010). La domesticación de plantas y animales contribuyó a “La Revolución Neolítica” que marcó un punto importante en la historia del hombre pues la agricultura se convirtió en la base de la economía.

La domesticación de plantas es un proceso resultante de la combinación de la evolución natural y la selección empírica practicada por el hombre, mediante la cual se derivan los cultivos domesticados a partir de sus progenitores silvestres. En general, se entiende que la domesticación de las plantas es un proceso dinámico y en curso (Zohary, 1999; Gepts, 2004), y es de sumo interés identificar los sitios originales de domesticación de un cultivo desde el punto de vista evolutivo, así como de importancia práctica para los fitomejoradores y conservacionistas.

Las domesticaciones múltiples en tiempo y espacio han sido determinantes claves en la estructura de la diversidad genética presente en los cultivos actuales. Ejemplos documentados de domesticaciones múltiples en distintas especies en el Continente Americano son el chile (*Capsicum* sp.) (Pickersgill, 1989), la calabaza (*Cucurbita* sp.) (Andres, 1990; Smith, 1997; Sanjur *et al.*, 2002) y el frijol (*Phaseolus* sp.) (Gepts, 1988; Zizumbo-Villarreal y Colunga-GarcíaMarín, 2010).

En frijol la domesticación redujo la diversidad genética por un fenómeno denominado “cuello de botella de la domesticación”, que consiste en la reducción de la diversidad

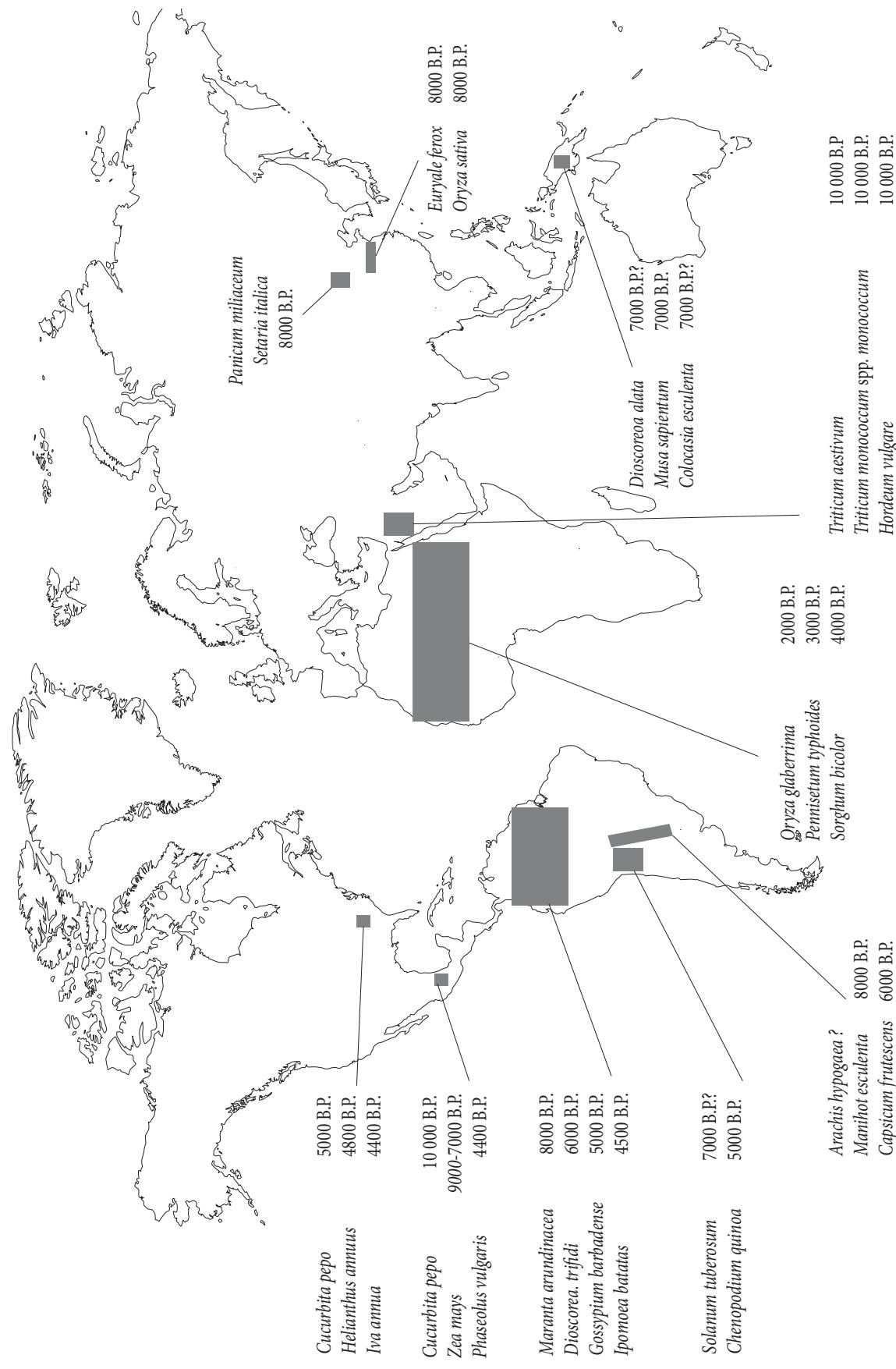


Figura 1. Centros independientes de domesticación de plantas y animales reconocidos hasta 2006 (adaptado de Gepts, 2004 y Smith, 2006).

genética de la población en comparación con su ancestro, debido al pequeño número de individuos que fundaron las poblaciones domesticadas (efecto fundador) (Ladizinsky, 1998), y la posterior selección con base en características particulares que redujeron aún más la diversidad genética de loci específicos y regiones genómicas circundantes (Papa *et al.*, 2006).

Para determinar el origen y la domesticación de las plantas suelen utilizarse cuatro tipos de evidencias, de acuerdo con de Candolle (1882) (citado por Gepts, 1999). Éstas son las arqueológicas (más específicamente arqueobotánicas); las botánicas (por ejemplo, la distribución de las especies silvestres o de sus parientes ancestrales); las históricas (la existencia de registros escritos que documentan la importancia o existencia del cultivo); y las lingüísticas (por ejemplo, la existencia de palabras que designen el cultivo o conceptos relacionados con el cultivo en lenguaje autóctono).

El género *Phaseolus* incluye cinco especies domesticadas: *P. vulgaris* (frijol común), *P. lunatus* (frijol lima), *P. acutifolius* (frijol tépari), *P. coccineus* ssp. *coccineus* (frijol ayocote) y *P. dumosus* = *P. polyanthus* (= *P. coccineus* ssp. *darwinianus*) (frijol de año) (Freytag y Debouck, 2002). Los primeros trabajos sobre el origen y evolución del frijol se remontan a Miranda-Colín (1967) y Gentry (1969), quienes afirmaron que la forma silvestre de frijol se encuentra en Mesoamérica. Posteriormente, se han propuesto centros de origen y domesticación alternativos que trabajos sucesivos han ratificado o rectificado (Kwak *et al.*, 2009).

El frijol común comprende dos acervos genéticos, el Mesoamericano y el Andino, que difieren en sus estructuras y niveles de diversidad genética, tanto en poblaciones silvestres como en las domesticadas. La mayor diversidad del germoplasma Mesoamericano se fundamenta en sus mayores proporciones del componente de varianza interpoblacional y diferenciación genética en el germoplasma domesticado (Beebe *et al.*, 2000; Beebe *et al.*, 2001; Papa y Gepts, 2003). En parte esto se debe a que poblaciones de germoplasma Mesoamericano de *P. vulgaris* son simpátricas con otras especies sexualmente compatibles como *P. coccineus*, lo que puede provocar hibridación interespecífica o introgresiva. Otros factores que afectan los niveles de diversidad son el aislamiento reproductivo parcial entre acervos genéticos, la homoplasia y la evolución convergente, aunque permanecen sin estudiarse a fondo (Papa *et al.*, 2006).

En los últimos años se ha demostrado que la información generada mediante la aplicación de herramientas de marcadores moleculares de ADN ha incrementado el entendimiento sobre la diversidad genética y el proceso

de domesticación del frijol común (Mensack *et al.*, 2010). El reciente desarrollo de técnicas como los marcadores microsatélites y de secuencias de etiquetas sencillas en ADN cloroplástico y mitocondrial, así como la de secuenciación del genoma, ayudarán en la identificación de las rutas de migración del frijol en el mundo y permitirán distinguir el papel evolutivo de la selección, deriva y migración. Al respecto, se debe tener en cuenta que fuerzas como la migración y la deriva afectan loci distribuidos a través del genoma, mientras que la selección sólo afecta loci específicos debido a la recombinación (Papa *et al.*, 2006; Bitocchi *et al.*, 2013).

Un concepto adicional podría ser el análisis cariotípico del frijol, mediante el cual se ha constatado que el genoma de la especie evoluciona debido a la ocurrencia de inversiones peri y paracéntricas, traslocaciones y a la pérdida o ganancia de cromatina, así como por aneuploidía. Recientes avances indican que el cariotipo de *P. vulgaris* tiende a la asimetría y a la reducción del contenido de cromatina total, y que los altos contenidos de ADN se relacionan con mayor adaptación de la especie a regiones frías y templadas, mientras que los bajos contenidos de ADN se asocian con la adaptación a ambientes secos y cálidos (Mercado-Ruaro y Delgado-Salinas, 2000). Desafortunadamente, los estudios citogenéticos en frijol común no son consistentes y aún falta mucho que estudiar al respecto.

En el presente documento se revisan y discuten los estudios y trabajos que han contribuido a determinar el origen, la domesticación y la diversificación del frijol común, con énfasis en los relativos a arqueología, botánica sistemática, agronomía, bioquímica y biología molecular.

ENFOQUE ARQUEOLÓGICO

La arqueología es la ciencia que estudia los cambios producidos en las sociedades humanas a través de los restos materiales distribuidos en el espacio y contenidos en el tiempo. Dicho estudio se basa en el análisis arqueológico, subdividido a su vez en la prospección, la excavación y el análisis de gabinete. En laboratorio, una parte importante es la caracterización del material, su preservación y registro, así como su datación (Gamble, 2002). Una de las estrategias actuales y precisas para la datación de restos es el uso de técnicas como el ^{14}C , cuyos resultados ayudan a entender el origen y domesticación de las plantas cultivadas. Los restos más antiguos de *P. vulgaris* se encontraron en el Continente Americano, en dos áreas geográficas lejanas: Mesoamérica y los Andes (Kaplan, 1965; Kaplan *et al.*, 1973).

Mesoamérica fue centro de domesticación de cultivos importantes: maíz (*Zea mays*), frijol (*P. vulgaris*), calabaza (*C. pepo*), chile (*Capsicum sp.*) y caca o (*Theobroma cacao*)

(Zizumbo-Villarreal y Colunga-GarcíaMarín, 2010). Kaplan (1965) estableció que *P. vulgaris* se domesticó en el Valle de Tehuacán, Puebla, México hace aproximadamente 7000 años, probablemente en asociación con el maíz. En las cuevas 'El Guitarreo' y 'El Callejón' en Hualyas, Perú se recuperaron restos de *P. vulgaris*, con características similares a las formas actuales cultivadas de frijol. Esto indica que Perú pudo ser uno de los primeros centros de domesticación del frijol. El análisis de los restos de plantas con base en la prueba del ^{14}C indicó que la edad media del *P. vulgaris* domesticado es de 7680 ± 280 años (Kaplan *et al.*, 1973).

El análisis de los vestigios de frijol, maíz y calabaza encontrados en cuevas de México (en los Estados de Tamaulipas,

Puebla y Oaxaca) por medio del método del radiocarbono y el uso de la espectrofotometría de masas con acelerador (AMS), reveló una edad de la forma domesticada del frijol más reciente y menor a 2400 años (Figura 2) (Smith, 2001; Smith, 2005).

La información recuperada de las cuevas permitió formular la hipótesis de que en las tierras altas ocurrió la domesticación de las plantas en Mesoamérica. La evidencia de que los primeros agricultores se asentaron en tierras bajas es más difícil de comprobar debido a que las condiciones climáticas, como humedad alta, no permiten la preservación de los restos. Pope *et al.* (2001) analizaron restos extraídos de excavaciones en San Andrés, Tabasco, entre ellas



Figura 2. Mapa de México que muestra las áreas geográficas de domesticación de frijol común (||||), maíz (||||) y calabaza (◇◇◇), así como la ubicación aproximada de las cuevas de Ocampo, Tamaulipas; Tehuacán, Puebla y Guilá Naquitz, Mitla, Oaxaca (Adaptado de Smith, 2001; Smith, 2005; Kwak *et al.*, 2009). El cuadro inferior indica las latitudes de los sitios y las fechas de domesticación del frijol, maíz y calabaza.

una semilla de *Phaseolus* sp. con edad de 2345 ± 50 años a.C., lo cual indica que la presencia de las primeras plantas domesticadas no solamente ocurrió en regiones altas sino que también en zonas de baja altitud, y que también influyeron en la transición de la forma de vida de las primeras sociedades humanas en Mesoamérica. En resumen, las evidencias y estudios arqueológicos soportan el origen Mesoamericano del frijol.

ENFOQUES MORFOLÓGICO-AGRONÓMICO Y BIOQUÍMICO

El género *Phaseolus* incluye especies leguminosas con alta importancia en el mundo desde el punto de vista alimenticio, que se desarrollan en una amplia variedad de condiciones ambientales: desde los 52°LN hasta los 32° de LS, en los trópicos húmedo y semiárido, e incluso en regiones con clima frío (Schoonhoven y Voysest, 1991). El análisis de rasgos morfológicos y agronómicos en accesiones domesticadas provenientes de México, Guatemala, Nicaragua, El Salvador, Honduras, Costa Rica, República Dominicana, Colombia, Ecuador, Perú, Chile, Bolivia, Brasil y Argentina, explicaron los patrones de diversidad y las relaciones genéticas en ese germoplasma y permitieron diferenciar los acervos genéticos (Singh *et al.*, 1991a).

Las características evaluadas en las accesiones de frijol domesticado han sido: rasgos de la semilla, rasgos de la etapa vegetativa, del desarrollo floral, fructificación, madurez fisiológica y resistencia a enfermedades (Singh *et al.*, 1991a; Vargas *et al.*, 2006). Las poblaciones domesticadas muestran el “síndrome de la domesticación”, que se distingue por pérdida de la capacidad de dispersión y de la latencia, arquitectura compacta de la planta, mayor rendimiento de grano y semilla de mayor tamaño, sincronía y precocidad de la floración. Estos cambios son debidos a que los alelos relacionados con el “síndrome de la domesticación” muestran pérdida de función génica (Papa *et al.*, 2006). Los resultados también indican la existencia de dos acervos genéticos en el germoplasma domesticado: el Mesoamericano y el Andino (Cuadro 1), aunque algunas accesiones del norte Andino muestran características distintas a los dos grupos genéticos antes mencionados (Singh *et al.*, 1991a; Singh *et al.*, 1991b; Islam *et al.*, 2002a).

Los marcadores bioquímicos proveen información en tiempos más cortos y de características que no son tan influenciadas por el ambiente (Gepts, 1999). Algunas técnicas bioquímicas utilizadas en el frijol común se han dirigido a la determinación del tipo de faseolinas, lecitinas, inhibidores de α -amilasa, aloenzimas o isoenzimas. El germoplasma silvestre es más diverso que el domesticado en cuanto

Cuadro 1. Diferencias en las características morfológicas y agronómicas de dos centros de origen y domesticación del frijol común.

Característica	Centro de origen y domesticación	
	Mesoamericano	Sur Andino
Forma de la hoja	Acorazonada y ovalada	Lanceolada y aguda
Pubescencia en las hojas	Escasa y corta	Densa y larga
Longitud del quinto internudo	Corto	Largo
Inflorescencia	Varios nudos	Un solo nudo
Forma de la bráctea	Acorazonada y ovalada	Lanceolada y triangular
Base del pétalo	Rayada	Lisa
Posición del ápice de la vaina	Placentaria	Central
Tamaño de la semilla	Pequeña y mediana	Grande
Faseolina (%)	037.8 ± 5.90	041.8 ± 6.60
Lecitinas (%)	011.8 ± 3.00	010.5 ± 2.20
Calcio (%)	0.157 ± 0.04	0.144 ± 0.04
Fosforo (%)	0.376 ± 0.06	0.344 ± 0.07
Azufre (%)	0.216 ± 0.03	0.208 ± 0.02
Fierro (%)	053.4 ± 7.80	055.6 ± 7.90
Zinc (%)	035.8 ± 5.00	032.9 ± 5.00

Adaptado de: Singh *et al.* (1991a), Singh *et al.* (1991b), Islam *et al.* (2002a). Los valores indican la media \pm la desviación estándar.

a caracteres físico-químicos del grano. Un cambio importante que ocurrió con la domesticación fue el incremento sustancial del tamaño del grano (gigantismo), la reducción de la dureza y del tiempo de cocción del grano, además de una marcada reducción en los contenidos de triptófano y proteínas. En cambio, la semilla del germoplasma silvestre es más rica en los contenidos de minerales y fibra dietética que el germoplasma domesticado (Acosta-Gallegos *et al.*, 2007; Peña-Valdivia *et al.*, 2011).

Como se indicó antes, los rasgos morfológicos han permitido diferenciar tres áreas principales de domesticación de *P. vulgaris*: Mesoamérica y Los Andes (Singh *et al.*, 1991a; Singh *et al.*, 1991b; Islam *et al.*, 2002a). Las características morfológicas son contrastantes entre grupos y son útiles para diferenciarlos (Cuadro 1). El acervo Mesoamericano presenta menor concentración de faseolininas y lecitinas, y mayor contenido de elementos nutritivos con excepción del Fe (Cuadro 2). El germoplasma del Norte Andino muestran rasgos intermedios entre ambos grupos genéticos, aunque en algunos casos no sucede así (Islam *et al.*, 2002a; Islam *et al.*, 2002b).

La información de aloenzimas, faseolininas, lecitinas e inhibidores de α -amilasa permite distinguir entre acervos Andino y Mesoamericano, y también la variabilidad adicional del Norte Andino (Koenig y Gepts, 1989; Islam *et al.*, 2002b). El acervo Mesoamericano muestra mayor diversidad tanto de aloenzimas como de ciertos tipos de faseolininas. En contraparte, el Andino muestra diversidad genética reducida (Koenig y Gepts, 1989; Singh *et al.*, 1991a; Singh *et al.*, 1991b; Islam *et al.*, 2002a; Islam *et al.*, 2002b; Chacón *et al.*, 2005). En conclusión, las evidencias morfo-agronómicas y bioquímicas muestran el origen Mesoamericano del frijol común así como la presencia de tres centros de domesticación: Mesoamericano, Norte Andino y Sur Andino.

Cuadro 2. Comparación de marcadores bioquímicos y moleculares mostrados por los acervos genéticos de *P. vulgaris*.

Característica	Centro de origen y domesticación	
	Mesoamericano	Andino
Faseolina [†]	B, M, S, Sb, Sd	C, Ca, CH, H, Ko, Pa, T, To
Lectinas	M, Po	K, T, V, Pr, 312
Inhibidor de α -amilasa	A3, A7	A1
Aloenzima	Lap-3 ¹⁰⁰ , Me ¹⁰⁰ , Rbcs ¹⁰⁰ , Skdh10 ¹⁰³	Lap-3 ¹⁰³ , Me ⁹⁸ , Rbcs ⁹⁸ , Skdh10 ¹⁰⁰
ADN cloroplástico	B, H, J, K, N, O	C, D, E, F

[†]El Cuadro incluye información adaptada de las fuentes que se indican a continuación para cada característica. Faseolininas: las letras indican la presencia de tipos específicos de faseolininas, de acuerdo con el sistema propuesto por Lareo *et al.* (1993) y descrito por Singh *et al.* (1991a y 1991b); lectinas e inhibidores de α -amilasa: de acuerdo con los métodos y sistema de identificación propuesto por Islam *et al.* (2002a y 2002b); aloenzimas: de acuerdo con los sistemas enzimáticos y la clasificación de aloenzimas de Koenig y Gepts (1989); ADN cloroplástico: las letras indican la presencia de patrones de restricción específicos obtenidos mediante el corte del ADN cloroplástico con enzimas de restricción en regiones específicas (Chacón *et al.*, 2005).

ENFOQUE MOLECULAR

El análisis de las tasas evolutivas indica que el clado *Phaseolus* tiene una edad máxima de 6 a 8 millones de años y cada clado del género va de 1 (*P. filiformis*, *P. pedicellatus*, *P. polystachyos*; éstas dos últimas especies son las más ricas genéticamente en el género) a 4 millones de años (grupo *Vulgaris*) (Delgado-Salinas *et al.*, 2006). La filogenia de *Phaseolus* se ha caracterizado con base en el análisis de marcadores “Internal Transcribed Spacer” (ITS) o “Espaciadores Internos Transcritos”, morfológicos y citogenéticos. En este sentido, *Phaseolus* ha mostrado ser un género monofílico con dos linajes, uno que incluye las especies domesticadas *P. vulgaris*, *P. coccineus*, *P. dumosus* y *P. acutifolius*, así como *P. albescens* y *P. costaricensis*; el otro incluye a *P. lunatus* y especies silvestres de Mesoamérica y los Andes (Delgado-Salinas *et al.*, 1991).

Posteriormente, Delgado-Salinas *et al.* (2006) ampliaron su estudio e incluyeron 52 especies de *Phaseolus* que analizaron con base en marcadores ITS de ribosomas nucleares y de un locus plastídico, *trnK*. Este estudio ratificó la formación de dos linajes o clados en *Phaseolus*. Uno incluye los grupos Tuckerheimii, Pauciflorus y Pedicellatus, y el otro a los grupos Filiformis, Vulgaris, Leptostachyus, Lunatus y Polystachyos. Además, estos autores identificaron cinco especies ‘enigmáticas’: *P. glabellus*, *P. macrolepis*, *P. microcarpus*, *P. oaxacanus* y *P. talamancae*, cercanas a Tuckerheimii.

La diversidad genética de los frijoles silvestre y cultivado se ha estudiado mediante marcadores moleculares de ADN, como el ADN polimórfico amplificado al azar (RAPDs), polimorfismos en la longitud de los fragmentos amplificados (AFLPs), secuencias de ADN, microsatélites o secuencias simples repetidas (SSRs) o polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción (RFLPs) (Mensack *et al.*, 2010). Todos o al menos la mayoría de estos marcadores

pueden diferenciar claramente al germoplasma de *P. vulgaris* en dos centros de origen y domesticación (Cuadro 2) (Debouck, 1986; Koenig y Gepts, 1989; Singh *et al.*, 1991a, 1991b; Sonnante *et al.*, 1994; Islam *et al.*, 2002a, 2002b; Chacón *et al.*, 2005; Rossi *et al.*, 2009); algunos otros estudios con marcadores moleculares sugieren un tercer centro de origen y domesticación de la especie, denominado el Norte Andino (Islam *et al.*, 2002b).

El origen del frijol común es Mesoamericano y, a partir del “cuello de botella de la domesticación”, concepto descrito anteriormente, se formó el acervo Andino antes de la domesticación, que por migración se llevó a Sudamérica (Bitocchi *et al.*, 2012). La discrepancia entre un origen o dos o más se debe a que en unos trabajos previos los investigadores analizaron una faseolina tipo I y supusieron que las filogenias de especies y de genes son idénticas. En el frijol esta relación filogenética no se cumple debido a que la distribución actual de la faseolina podría no reflejar su distribución ancestral, o bien a que la faseolina tipo I podría haberse extinguido en Mesoamérica o estar aún presente pero no en el germoplasma analizado a la fecha. Además, en la actualidad se conoce la compleja estructuración genética y geográfica del germoplasma Mesoamericano de frijol distribuido en el centro de México a través del eje neovolcánico transversal, cuna de la diversidad genética de *P. vulgaris* (Bitocchi *et al.*, 2012).

La diversidad genética se redujo con la domesticación y esta reducción fue mayor en el germoplasma Mesoamericano que en el Andino, como resultado del “cuello de botella” ocurrido antes de la domesticación en los Andes (Rossi *et al.*, 2009; Bitocchi *et al.*, 2012). El análisis de germoplasma silvestre y domesticado del acervo Mesoamericano indica un solo evento de domesticación asociado con la región de la cuenca de los ríos Lerma-Santiago en Jalisco, México (Kwak *et al.*, 2009; Mamidi *et al.*, 2011), y otro distinto de la cuenca del Río Balsas donde se ubicó el centro de domesticación del maíz (Matsuoka *et al.*, 2002).

Según Kwak *et al.* (2009), aunque los maíces y frijoles silvestres crecían juntos la domesticación ocurrió en sitios distintos para cada especie, y tiempo después se reunieron en un solo sistema de cultivo. Se ha estimado que la población “cuello de botella efectiva” fue de aproximadamente 50 % de la población base en cada acervo genético, y que dicho “cuello” ocurrió entre los 8200 y 8500 años y entre los 6300 a 7000 años en los acervos Mesoamericano y Andino, respectivamente; de ahí que el mayor desequilibrio de ligamiento sea en el primer acervo (Mamidi *et al.*, 2011). Estos resultados sugieren también que las futuras investigaciones deben enfocarse al germoplasma del centro-occidente de México.

Contrario al reporte de Kwak *et al.* (2009), los de Bitocchi *et al.* (2012; 2013) proponen que la domesticación del frijol común en el acervo Mesoamericano no ocurrió en el occidente de México sino en el Valle de Oaxaca, y que el del Acervo Andino fue entre el sur de Bolivia y el norte de Argentina en Sudamérica. Estas propuestas difieren también con la de Chacón *et al.* (2005) quienes sugirieron como centro de domesticación en Sudamérica a Perú, y con la de Beebe *et al.* (2001) quienes propusieron al norte de Argentina y el este de Bolivia. Los resultados de Bitocchi *et al.* (2012; 2013) coinciden con lo sugerido por Zizumbo-Villarreal y Colunga-GarcíaMarín (2010), en el sentido de que el área primaria de domesticación del frijol es similar a la del maíz, y que ambas especies ya domesticadas se movieron con la migración humana a lo largo de los ríos de México.

El análisis conjunto transcriptómico, proteómico y metabolómico de *P. vulgaris* pudo diferenciar claramente al germoplasma con base en sus centros de domesticación; incluso, el análisis metabolómico pudo generar huellas genéticas únicas en el germoplasma analizado, de modo que las modernas estrategias “ómicas” se vislumbran como herramientas baratas y fácilmente escalables para analizar e identificar germoplasma por alto valor agronómico o nutricio, así como para la caracterización de la diversidad genética (Mensack *et al.*, 2010).

Resultados recientes apuntan a ratificar el origen Mesoamericano y Sudamericano de *P. vulgaris*, que dieron lugar a los acervos genéticos actualmente conocidos. La domesticación ocurrió en forma independiente en cada región a partir del acervo local.

DISCUSIÓN

La transición de la caza y la recolección como forma de vida a la economía basada en la producción de alimentos vía la agricultura, tanto en Mesoamérica como en los Andes, fue un proceso de desarrollo largo y complejo (Zizumbo-Villarreal y Colunga-GarcíaMarín, 2010), que involucró la adopción y domesticación de diferentes plantas en regiones con ambientes diversos para solucionar los problemas de alimentación y adaptación al ambiente local (Smith, 2006). La determinación exacta de la edad de los restos de plantas cultivadas que aparecieron por primera vez en los registros arqueológicos en áreas y regiones diferentes del mundo, representan una base esencial para el entendimiento de esta transición (Smith, 2005).

El análisis de muestras de las primeras plantas domesticadas con el método convencional de análisis de radiocarbono de restos vegetales de las cuevas de Oaxaca, Puebla y Tamaulipas en México, y de Hualyas en Perú, indican

que la domesticación de *P. vulgaris* ocurrió alrededor de 5000 años a. C. (Kaplan, 1965; Kaplan *et al.*, 1973; Smith, 2001). El nuevo análisis con AMS indica que, en realidad, la domesticación fue más reciente en Mesoamérica (Smith, 2005).

Las investigaciones realizadas coinciden en identificar el origen del frijol en Mesoamérica, concretamente en México, desde Jalisco hasta Oaxaca, y de ahí la especie migró a Sudamérica. El aislamiento geográfico dio lugar a dos acervos genéticos: el Andino y el Mesoamericano. Los estudios con enfoques arqueológicos, morfológico-agronómicos, bioquímicos y moleculares ofrecen evidencias diferentes y, aparentemente, inconsistentes (Kaplan, 1965; Kaplan *et al.*, 1973; Smith, 2001). Esto se atribuye a que no se han hallado nuevos restos arqueológicos que estudiar, en ocasiones debido al estudio de colecciones incompletas de germoplasma o a una estrategia incorrecta de estudio; por ejemplo, en el caso de los marcadores moleculares de ADN es importante considerar la tasa de mutación en los cálculos de los años transcurridos (Bitocchi *et al.*, 2012).

En las últimas décadas los estudios arqueológicos fijaron su atención en Mesoamérica debido a su amplia riqueza cultural y a la importancia del frijol en la dieta de los habitantes de la región (Smith, 1997; Avendaño-Arrazate *et al.*, 2004; Smith, 2005). Los análisis de los restos de plantas de las cuevas de Oaxaca, Puebla y Tamaulipas han permitido postular al frijol común como la última de las tres plantas de mayor importancia (maíz, calabaza, frijol) en ser domesticadas en Mesoamérica (Smith, 2005), y que ello tuvo un efecto aditivo en el tiempo y espacio sobre el maíz y la calabaza, pues contribuyó sustancialmente y de manera positiva en la dieta y la economía agrícola regional (Smith, 2001).

Los nuevos métodos de determinación de la edad de restos de plantas indican tiempos de domesticación menores que los del radiocarbono convencional. Las diferencias entre métodos abre el debate respecto a la calendarización, contexto y causas que originaron la domesticación de *P. vulgaris* en Mesoamérica y los Andes, y remarcan la necesidad de más excavaciones en las cuevas de los primeros agricultores y los valles de ríos donde se puedan encontrar fósiles de plantas (Smith, 1997). En el contexto arqueológico es limitada la cantidad de información actualmente disponible para explicar el inicio de la domesticación de plantas y por consiguiente el origen de la agricultura.

Con base en el análisis de rasgos fenotípicos también se han discernido dos áreas geográficas de domesticación de *P. vulgaris*: Mesoamérica y Los Andes (Singh *et al.*, 1991a; Singh *et al.*, 1991b; Islam *et al.*, 2002a). El grano del acervo Mesoamericano presenta menor concentración de faseolinas y lectinas, pero mayor contenido de elementos nu-

tritivos con excepción del Fe. En cambio, el germoplasma del Norte Andino muestra rasgos intermedios entre ambos acervos genéticos (Islam *et al.*, 2002a; Islam *et al.*, 2002b). Dado que las accesiones criollas de los Andes por lo general muestran semillas grandes, podría suponerse que la baja concentración de los nutrientes se debe a la dilución dentro del almidón al momento del llenado del grano (Islam *et al.*, 2002a). Es decir, los resultados permiten sugerir que el Norte Andino corresponde a una zona de transición y de mezcla genética entre los acervos Andino y Mesoamericano.

Mediante el uso de los marcadores bioquímicos y moleculares también se han distinguido dos grupos genéticos para *P. vulgaris*, al igual que con el enfoque morfológico-agronómico (Rossi *et al.*, 2009); y también sugieren al Norte Andino como un tercer centro de domesticación (Koenig y Gepts, 1989; Singh *et al.*, 1991a; Singh *et al.*, 1991b; Islam *et al.*, 2002a; Islam *et al.*, 2002b; Chacón *et al.*, 2005). Los datos de aloenzimas, faseolinas, lectinas e inhibidores de α -amilasa, diferencian el acervo Andino del Mesoamericano, y detectan variabilidad adicional en el Norte Andino que no se encuentra en los dos sitios anteriores (Koenig y Gepts, 1989; Islam *et al.*, 2002b).

El acervo Mesoamericano muestra mayor diversidad de aloenzimas y de ciertos tipos de faseolinas. En contraparte, el acervo Andino muestra baja diversidad genética (Koenig y Gepts, 1989; Singh *et al.*, 1991a; Singh *et al.*, 1991b; Islam *et al.*, 2002a; Islam *et al.*, 2002b; Chacón *et al.*, 2005). La diferencia entre estos dos acervos se atribuye a la autopollinización en frijol, que limita el movimiento de genes entre poblaciones y que se traduce en el incremento de la diferenciación genética entre acervos genéticos, así como al ya descrito efecto de “cuello de botella” de la domesticación.

Otro factor importante en la diferenciación es el aislamiento geográfico que propicia la adaptación a condiciones ambientales específicas (Koenig y Gepts, 1989). Algunas accesiones del Norte Andino muestran una base genética distinta a los dos acervos ya establecidos, pues por ejemplo presenta los tipos de faseolinas CH, S, T, L; lectinas 312, Pr, B y K; e inhibidores de α -amilasa (A4, A5 y A6) (Islam *et al.*, 2002a; Islam *et al.*, 2002b). El tipo de faseolina CH del norte Andino es distintivo de las accesiones de Colombia.

Las poblaciones silvestres del norte Andino muestran alelos únicos que están ausentes en los dos acervos genéticos principales (Gepts y Bliss, 1985), como la faseolina CH en accesiones silvestres y cultivadas de Colombia. La propuesta de un centro en el Norte Andino se refuerza al detectarse la presencia de lectinas e inhibidores de α -amilasa atípicos de los dos principales acervos genéticos, junto con rasgos morfológicos característicos entre los grupos de accesiones

estudiadas (Islam *et al.*, 2002a; Islam *et al.*, 2002b). El Norte Andino presenta las faseolinas tipos CH y C en las accesiones silvestres, pero solo la CH en las domesticadas y en baja frecuencia, lo que indica restricciones en el proceso de domesticación el que a su vez dio origen a niveles limitados de diversidad genética.

El Norte Andino comprende el noreste de Colombia, al Ecuador y al norte de Perú (Koenig, y Gepts, 1989; Singh *et al.*, 1991a; Singh *et al.*, 1991b; Islam *et al.*, 2002a; Islam *et al.*, 2002b). Las accesiones domesticadas provenientes del Norte Andino reflejan la intromisión de ambos acervos genéticos a partir de los cuales se hizo la domesticación local. La intromisión del material genético de los acervos genéticos principales provocó que la integridad del germoplasma del Norte Andino se haya reducido drásticamente, de modo que solo permite considerar a esta región como una zona de transición (Islam *et al.*, 2002a; Islam *et al.*, 2002b).

El análisis evolutivo de frijol mediante herramientas moleculares (Rossi *et al.*, 2009; Kwak y Gepts, 2009; Kwak *et al.*, 2009; Mensack *et al.*, 2010; Nanni *et al.*, 2011; Mamidi *et al.*, 2011; Bitocchi *et al.*, 2012; 2013) enfatizan el origen Mesoamericano de *P. vulgaris*, y que de ahí se extendió posteriormente al resto del Continente Americano, para luego ser domesticado tanto en Mesoamérica como en Sudamérica. Esto se contrapone a las evidencias bioquímicas anteriormente expuestas, particularmente las referentes a los tipos de faseolina que son determinantes de tres regiones geográficas distintas de origen. Es decir, la distribución actual de la faseolina no refleja su distribución ancestral, ya sea porque la faseolina tipo I se extinguió en Mesoamérica o porque solamente sigue presente en germoplasma no analizado a la fecha. Otra evidencia indica que el *locus* de la faseolina está ligado al gen del tamaño de la semilla, por lo que la distribución de la faseolina en el germoplasma domesticado pudo haber sido afectada por la selección artificial durante la domesticación (Kwak y Gepts, 2009).

De manera global se podría indicar que a través de los años los resultados y conclusiones relativos al tópico que se ha revisado, analizado y discutido en este trabajo, han sufrido modificaciones y adecuaciones, particularmente porque en algunos casos el espectro de germoplasma que se analiza no es lo más amplio y representativo posible, las técnicas de análisis se han perfeccionado y, por ende, ahora son más precisas en la identificación, asociación o clasificación del germoplasma de *Phaseolus* estudiado. Todavía Chacón-Sánchez (2009) se refería al proceso evolutivo y de domesticación del frijol en los términos y con los conocimientos hasta ese momento publicados, que aquí hemos revisado. Como también lo hemos visto, los trabajos posteriores a ese año han “identificado” regiones alternativas de domesticación, pero los resultados varían en función del sistema

de análisis o del germoplasma analizado en cada caso. Pausatinamente el mejoramiento o refinamiento de las nuevas técnicas de análisis de germoplasma, particularmente las genómicas y otras “ómicas” presentes y futuras, serán herramientas útiles en el estudio de la genética y genómica de la diversidad y la diversificación del género *Phaseolus*.

CONCLUSIONES

Las evidencias aportadas por estudios con enfoques arqueológico, morfológico-agronómico, bioquímico y molecular, indican que el frijol tiene su centro de origen en la región de Mesoamérica, particularmente en el occidente y sur de México (desde Jalisco hasta Oaxaca), y que hubo dos centros de domesticación: uno primario (Mesoamérica) y otro secundario (Sur Andino). Las evidencias actuales no permiten discernir claramente al Norte Andino como un centro de domesticación adicional.

AGRADECIMIENTOS

Al CONACYT, al programa PIFI del IPN y a Universia Santander-ECOES, por las becas para los estudios de Maestría en Ciencias en Biotecnología Genómica en el CBG-IPN del primer autor. Al FOMIX-Gobierno del Estado de Veracruz (clave 94070), al Fondo de Ciencia Básica del CONACYT (proyecto no. 181756) y al Instituto Politécnico Nacional (SIP 20080666), por el financiamiento otorgado para el desarrollo del proyecto.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta-Gallegos J A, J D Kelly, P Gepts (2007) Prebreeding in common bean and use of genetic diversity from wild germplasm. Crop Sci. 47:S44-S59.
- Andres T (1990) Biosystematics, theories on the origin, and breeding potential of *Cucurbita ficifolia*. In: Biology and Utilization of the Cucurbitaceae. D M Bates DM, R W Robinson, C Jeffrey (eds). Cornell University, New York. pp:102-119.
- Avendaño-Arrazate C H, P Ramírez-Vallejo, F Castillo-González, J L Chávez-Servia, G Rincón-Enrique (2004) Diversidad isoenzimática en poblaciones nativas de frijol negro. Rev. Fitotec. Mex. 27:31-40.
- Beebe S D, J Rengifo, E Gaitan, M C Duque, J Tohme (2001) Diversity and origin of Andean landraces of common bean. Crop Sci. 41:854-862.
- Beebe S D, P W Skroch, J Tohme, M C Duque, F Pedraza, J Nienhuis (2000) Structure of genetic diversity between common bean land races of Middle America origin based on correspondence analysis of RAPD. Crop Sci. 49:264-273.
- Bitocchi E, E Bellucci, A Giardini, D Rau, M Rodriguez, E Biagetti, R Santilocchi, P S Zeuli, T Gioia, G Logozzo, G Attene, L Nanni, R Papa (2013) Molecular analysis of the parallel domestication of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) in Mesoamerica and the Andes. New Phytol. 197:300-313.
- Bitocchi E, L Nanni, E Bellucci, M Rossi, A Giardini, P Spagnolletti Zeuli, G Logozzo, J Stougaard, P McClean, G Attene, R Papa (2012) Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 109: E788-E796.
- Chacón M I, S B Pickersgill, D G Debouck (2005) Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of

- the Mesoamerican and Andean cultivated races. *Theor. Appl. Genet.* 110:432-444.
- Chacón-Sánchez M I (2009)** Darwin y la domesticación de plantas en las Américas: el caso del maíz y el frijol. *Acta Biol. Colomb.* 14:351-364.
- Debouck D G (1986)** Primary diversification of *Phaseolus* in the Americas: three centres?. *Plant Genet. Res. Newslet.* 67:2-6.
- Delgado-Salinas A, R Bibler, M Lavin (2006)** Phylogeny of the genus *Phaseolus* (Leguminosae): a recent diversification in an ancient landscape. *Syst. Bot.* 31:779-791.
- Delgado-Salinas A, A T Turley, A Richman, M Lavin (1991)** Phylogenetic analysis of the cultivated and wild species of *Phaseolus* (Fabaceae). *Syst. Bot.* 24:438-460.
- Freytag G F, D G Debouck (2002)** Taxonomy, distribution, and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionideae) in North-America, Mexico and Central America. SIDA, Botanical Miscellany 23. Botanical Research Institute of Texas. Fort Worth, USA. 300 p.
- Gamble C (2002)** Arqueología Básica. Ariel. Barcelona. 246 p.
- Gentry H S (1969)** Origin of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. *Econ. Bot.* 23:55-69.
- Gepts P (1988)** Genetic resources of *Phaseolus* beans: Current plant science and biotechnology in agriculture. In: *Genetic Resources of Phaseolus Beans*. P Gepts (ed). Kluwer, Dordrecht, The Netherlands. 619 p.
- Gepts P (1999)** What can molecular markers tell us about the process of domestication in common bean? In: *The Origins of Agriculture and the Domestication of Crop Plants*. A Damania, J Valkoun, G Willcox, C O Qualset (eds). International Center for Agricultural Research in the Dry Areas (ICARDA). Aleppo, Syria. pp:198-209.
- Gepts P (2004)** Crop domestication as a long-term selection experiment. In: *Plant Breeding Reviews*. J Janick (ed). Vol 24 Part 2. John Wiley & Sons. New York. pp:1-44.
- Gepts P, Bliss F A (1985)** F1 hybrid weakness in the common bean: differential geographic origin suggests two gene pools in cultivated bean germplasm. *J. Hered.* 76:447-450.
- Islam F M A, K E Basford, C Jara, R J Redden, S Beebe (2002a)** Seed compositional and disease resistance differences among gene pools in cultivated common bean. *Genet. Res. Crop Evol.* 49:285-293.
- Islam F M A, K E Basford, C Jara, R J Redden, A V Gonzalez, P M Kroonenberg, S Beebe (2002b)** Genetic variability in cultivated bean beyond the two major gene pools. *Genet. Res. Crop Evol.* 49:271-283.
- Kaplan L (1965)** Archeology and domestication in American *Phaseolus* (beans). *Econ. Bot.* 19:358-368.
- Kaplan L, T F Lynch, C E Smith (1973)** Early cultivated beans (*Phaseolus vulgaris*) from an intermontane Peruvian valley. *Science* 179:76-77.
- Koenig R, P Gepts (1989)** Allozyme diversity in wild *Phaseolus vulgaris*: further evidence for two major centers of genetic diversity. *Theor. Appl. Genet.* 78:809-817.
- Kwak M, P Gepts (2009)** Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). *Theor. Appl. Genet.* 118:979-992.
- Kwak M, J A Kami, P Gepts (2009)** The putative Mesoamerican domestication center of *Phaseolus vulgaris* is located in the Lerma-Santiago Basin of Mexico. *Crop Sci.* 49:554-563.
- Ladizinsky G (1998)** Plant evolution under domestication. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, The Netherlands. 256 p.
- Lareo L R, A V González, E Barona, S D. Beebe (1993)** Fast and reliable one and two-dimensional electrophoretic parameters for phaseolin type identification. *Annu. Rep. Bean Improv. Coop.* 36:8-9.
- Mamidi S, M Rossi, D Annam, S Moghaddam, R Lee, R Papa, P McClean (2011)** Investigation of the domestication of common bean (*Phaseolus vulgaris*) using multilocus sequence data. *Funct. Plant Biol.* 38:953-967.
- Matsuoka Y, Y Vigouroux, M M Goodman, J Sanchez, E Buckler, J Doebley (2002)** A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99:6080-6084.
- Mensack M M, V K Fitzgerald, E P Ryan, M R Lewis, H J Thompson, M A Brick (2010)** Evaluation of diversity among common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) from two centers of domestication using 'omics' technologies. *BMC Genomics* 11:686.
- Mercado-Ruaro P, A Delgado-Salinas (2000)** Cytogenetics studies in *Phaseolus* L. (Fabaceae). *Genet. Mol. Biol.* 23:985-987.
- Miranda-Colín S (1967)** Origen de *Phaseolus vulgaris* L. (frijol común). *Agrociencia* 1:99-104.
- Nanni L, E Bitocchi, E Bellucci, M Rossi, D Rau, G Attene, P Gepts, R Papa (2011)** Nucleotide diversity of a genomic sequence similar to SHATTERPROOF (PvSHP1) in domesticated and wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theor. Appl. Genet.* 123: 1341-1357.
- Papa R, Gepts P L. (2003)** Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from Mesoamerica. *Theor. Appl. Genet.* 106:239-250.
- Papa R, L Nanni, D Sicard, D Rau, G Attene (2006)** The evolution of genetic diversity in *Phaseolus vulgaris* L. In: *Darwin's Harvest: New Approaches to the Origins, Evolution, and Conservation of Crops*. J J Motley, N Zerega, H Cross (eds). Columbia University Press. New York. pp:121-142.
- Peña-Valdivia C B, J R García-Nava, J R Aguirre, M C Ybarra-Moncada, M López (2011)** Variation in physical and chemical characteristics of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grain along a domestication gradient. *Chem. Biodiv.* 8:2211-2225.
- Pickersgill B (1989)** Cytological and Genetical Evidence on the Domestication and Diffusion of Crops within the Americas. In: *Farming and Foraging: The Evolution of Plant Exploitation*. D R Harris, G C Hillman (eds). Unwin Hyman, London. pp:426-439.
- Pope K O, M E D Pohl, J G Jones, D L Lentz, C V Nagy, F J Vega, I R Quitmyer (2001)** Origin and environmental setting of ancient agriculture in the lowlands of Mesoamerica. *Science* 292:1370-1373.
- Rossi M, E Bitocchi, E Bellucci, L Nanni, D Rau, G Attene, R Papa (2009)** Linkage disequilibrium and population structure in wild and domesticated populations of *Phaseolus vulgaris* L. *Evol. Appl.* 2:504-522.
- Sanjur O I, D R Piperno, T C Andres, L Wessel-Beaver (2002)** Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: implications for crop plant evolution and areas of origin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99:535-540.
- Schoonhoven A V, O Voysey (1991)** Common Beans. Research for Crop Improvement. CAB International, Wallingford, UK, CIAT, Cali, Colombia. 980 p.
- Singh S P, J A Gutierrez, A Molina, C Urrea, P Gepts (1991a)** Genetic diversity in cultivated common bean: II. Marker-based analysis of morphological and agronomic traits. *Crop Sci.* 31:23-29.
- Singh S P, P Gepts, D G Debouck (1991b)** Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Econ. Bot.* 45:379-396.
- Smith B D (1997)** The initial domestication of *Cucurbita pepo* in the Americas 10,000 years ago. *Science* 276:932-934.
- Smith B D (2001)** Documenting plant domestication: The consilience of biological and archaeological approaches. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94:1324-1326.
- Smith B D (2005)** Reassessing Coxcatlan Cave and the early history of domesticated plants in Mesoamerica. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102:9438-9445.
- Smith B D (2006)** Eastern North America as an independent center of plant domestication. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103:12223-12228.
- Sonnante G, T Stockton, R O Nodari, V L Becerra-Velásquez, P Gepts (1994)** Evolution of genetic diversity during the domestication of common-bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theor. Appl. Genet.* 89:629-635.
- Vargas M L P, J S Muruaga, J A Acosta, R Navarrete, P Pérez, G Esquivel, M B G Irízar, J M Hernández (2006)** Colección Núcleo de *Phaseolus vulgaris* L. del INIFAP. Catálogo de Accesiones de la Forma Domésticada. Libro Técnico no. 10. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Campo Experimental Valle de México. Chapinero, México. 461 p.
- Zizumbo-Villarreal D, P Colunga-GarcíaMarín (2010)** Origin of agriculture and plant domestication in West Mesoamerica. *Genet. Res. Crop Evol.* 57:813-825.
- Zohary D (1999)** Monophyletic vs. polyphyletic origin of the crops on which agriculture was founded in the Near East. *Genet. Res. Crop Evol.* 46:133-142.