

# Los Marcadores Moleculares en el Mejoramiento Genético de la Resistencia a Enfermedades del Frijol (*Phaseolus vulgaris* L.): Aplicaciones y Perspectivas

**Homar René Gill-Langarica**, Centro de Ciencia Aplicada y Tecnología Avanzada del Instituto Politécnico Nacional Unidad Altamira (CICATA-IPN), km 14.5 Carr. Tampico-Puerto Industrial Altamira, Altamira, Tamaulipas, México CP 89600 y **Netzahualcoyotl Mayek-Pérez**, Centro de Biotecnología Genómica del IPN., Blvd. del Maestro s/n esq. Elías Piña, Col. Narciso Mendoza, Reynosa, Tamaulipas, México CP 88710. Correspondencia: nmayek@ipn.mx

(Recibido: Enero 15, 2008 Aceptado: Septiembre 11, 2008)

---

Gill-Langarica, H.R. y Mayek-Pérez, N. 2008. Los marcadores moleculares en el mejoramiento genético de la resistencia a enfermedades del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.): aplicaciones y perspectivas. Revista Mexicana de Fitopatología 26:164-176.

**Resumen.** Se enfatiza la aplicación de estrategias de selección asistida por marcadores moleculares (SAMM) en el mejoramiento genético de la resistencia al estrés biótico y abiótico en frijol común. La incorporación de genes de resistencia dentro de un área geográfica particular es un método tradicional de mejoramiento, generalmente poco durable debido a que se manejan uno o algunos genes con efectividad total hacia algunas razas o genes de avirulencia pero restringida en el espectro de resistencia efectiva. Ello obliga a la incorporación continua de nuevos genes en los programas. La combinación de diferentes genes de resistencia a estrés con base en pocos cruzamientos y pocas generaciones filiales de evaluación proporcionará una resistencia durable y estable. En frijol común esto se logrará con el uso de estrategias tales como la piramidación de genes, la cual será más efectiva en la medida que se utilice la SAMM combinada con la selección tradicional y permitirá al mejoramiento rápido y efectivo de loci de caracteres cuantitativos. Los marcadores genéticos moleculares ofrecen el apoyo en el desarrollo de nuevas variedades de frijol en México con resistencia durable a las enfermedades y otros factores adversos en tiempos cortos, con menor trabajo y menores costos.

Palabras clave adicionales: Selección asistida por marcadores moleculares, mejoramiento genético, caracteres de loci cuantitativos.

---

## INTRODUCCIÓN

Una gran cantidad de enfermedades bacterianas, fungosas y virales ocurre anualmente en regiones productoras de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en todo el mundo, representando

**Abstract.** In this work we emphasize the application of marker assisted-selection (MAS) strategies in bean breeding for resistance to biotic and abiotic stresses. The inclusion of resistance genes within a particular geographical area is a traditional breeding method, but generally of short durability since few genes with total effectiveness to one or few races or avirulence genes are managed. Thus, new genes must be continuously included in breeding programs. The combination of different resistance genes to stress based on few crosses and filial generations under evaluation will provide a stable and durable resistance. In common bean, this resistance will be achieved by using strategies such as gene pyramiding which could be more effective as long as MAS is used in combination with traditional breeding. This will allow a fast and effective breeding of major quantitative trait loci in common bean. Molecular markers offer in the short term, support for development of new common bean cultivars in Mexico with durable resistance to diseases and other adverse stresses; they are also less laborious and cheaper.

Additional keywords: Molecular marker assisted selection, plant breeding, quantitative trait loci.

---

## Abbreviated article.

A great number of bacterial, fungal, and viral diseases occur annually in bean-producing regions all over the world, causing economic losses to farmers. The generation of bred genotypes with resistance to biotic and abiotic stress is a major objective in bean (*Phaseolus vulgaris* L.) breeding programs. New cultivars can be obtained by combining traditional breeding and molecular marker assisted selection (MAS) which is based on identification, labeling, and mapping of resistance genes as well as quantitative trait loci (QTLs) (Miklas *et al.*, 2006). The potential use of genetic markers in bean for indirect selection, was visualized after discovery of the simple inheritance of structural isozymes and reserve proteins (phaseolins) in bean seed. The relative

pérdidas económicas anuales para los productores. La obtención de genotipos mejorados con resistencia a estrés biótico y abiótico es un objetivo primario en programas de mejoramiento del frijol en cada región donde se cultiva. La obtención de resistencia al estrés biótico y abiótico en frijol se logra mediante mejoramiento genético clásico y selección asistida por marcadores moleculares (SAMM), esto último a raíz de la identificación, etiquetado, mapeo y SAMM de genes de resistencia y loci de caracteres cuantitativos (QTL) (Miklas *et al.*, 2006). El uso potencial de los marcadores genéticos en frijol para la selección indirecta se visualizó con el descubrimiento de la herencia simple de isoenzimas estructurales y de las proteínas de reserva (faseolinas) en la semilla. La relativa facilidad para la obtención de dichos marcadores los convirtió atractivos para la selección indirecta. A diferencia de otros cultivos, la variabilidad isoenzimática y de proteínas en frijol común es limitada y se expresa a nivel de acervos genéticos (Andino, Mesoamericano) y no a nivel del genotipo (Singh *et al.*, 1991). Con el advenimiento de la tecnología del ADN recombinante, los diferentes tipos de marcadores moleculares están disponibles a los mejoradores, genetistas y especialistas del manejo del germoplasma de frijol (Mohan *et al.*, 1997). Los fitomejoradores desarrollan variedades con resistencia genética a patógenos problema en regiones particulares. La selección indirecta es una estrategia durante el mejoramiento simultáneo para caracteres complejos cuando la selección directa no es deseable por carecer de una metodología de selección e información de las razas del patógeno lo que redundaría en escapes o la incorrecta identificación de combinaciones de genes o genes específicos al ocurrir diversas razas endémicas mezcladas (Kelly, 1997). La combinación de las dos estrategias, selección tradicional y SAMM puede ser útil en el desarrollo de genotipos con resistencia durable. En este trabajo se presenta un panorama del desarrollo y aplicaciones de la tecnología los marcadores moleculares del ADN en frijol, sus avances e impacto en el mejoramiento genético asistido del frijol, así como algunas perspectivas en México.

### MARCADORES GENÉTICOS

La información genética que posee cada individuo es determinada por su genotipo y se refiere a la totalidad de su información genética o parte de ella. Cada locus involucrado en la expresión del fenotipo representa el conjunto de genes presente en el locus tanto para regiones de ADN codificantes y no codificantes (Bergmann *et al.*, 1989; Gillet, 1996). Los marcadores genéticos representan diferencias genéticas entre individuos o especies, generalmente no representan genes blanco pero actúan como señales o marcas ya que se encuentran cerca de los genes de interés, la mayoría no afecta el fenotipo de la característica de interés ya que se encuentran cerca o ligados a los genes que controlan la característica (Collard *et al.*, 2005). Los marcadores genéticos inicialmente se utilizaron en el mapeo genético para determinar el orden de los genes a lo largo de los cromosomas. Sturtevant (1913)

easy isolation of these markers made them attractive for indirect selection. In comparison to other crops, common bean isozyme and protein variability is limited and it is differentially expressed by genetic pools (Andean, Mesoamerican) and not by specific genotypes (Singh *et al.*, 1991). The development of new recombinant DNA technology has produced new molecular marker strategies available to breeders, geneticists, and specialists in germplasm management of common bean (Mohan *et al.*, 1997). Breeders develop cultivars with genetic resistance to pathogens in specific regions. Indirect selection is an strategy during simultaneous breeding for complex traits, when direct selection is not desirable because the selection methodology lacks information about the predominant races; this causes escapes or incorrect identification of gene combinations or specific genes when a mixture of races occur endemically (Kelly, 1997). Combining both strategies, traditional selection and MAS, can be useful for cultivar development with durable disease resistance. In this paper we present an overview about the development and applications of DNA molecular marker technologies in common bean, progress and impact of MAS and breeding of this crop. Successful cases of MAS in common bean are reviewed, emphasizing two from each major group of pathogens which attack this plant species: fungi (anthracnose and rust); bacteria (common blight and halo blight); and viruses (*Bean common mosaic virus* and *Bean golden mosaic virus*).

Molecular markers have increased the efficiency for identification of genes that can be manipulated, and then incorporated into new cultivars or for improvement of broad-cultivated cvs. in specific regions. Other major application is focused on mapping and development of genetic maps of resistance genes to biotic and abiotic stresses. There has been many scientific report on mapping of major genes as well as QTLs for disease resistance in common bean. Miklas (2005) generated a SCAR table where all SCAR markers developed for disease resistance in common bean were included. Recurrent improvement and new reports have increased the number of such SCARs, and today, there are more than 30. Our manuscript includes the recent SCARs which have been reported for the six pathogens mentioned by Miklas (2005), as well as the successful strategies for their incorporation and manipulations.

Sustainable development and release of common bean bred cultivars need reliable procedures for direct selection based on phenotype and for MAS based on resistance traits; a better understanding of resistance inheritance and mechanisms mainly for stress complexes; studies in molecular genetics and genomics relevant to genetics and physiology of resistance; and integration of markers for breeding to complement traditional breeding. New and recent development of MAS strategies in common bean must be weighed and measure the advantages and limitations of its use, as well as its efficiency and usefulness for specific breeding applications. One disadvantage of MAS is the

desarrolló el primer mapa genético al utilizar caracteres morfológicos ligados al sexo en *Drosophila melanogaster* Meigen. Posteriormente, Sax (1923) determinó el ligamiento genético entre caracteres cualitativos (color y tamaño de la semilla) en frijol. Los beneficios potenciales de la utilización de marcadores vinculada a los genes en programas de mejoramiento han sido evidentes durante muchos decenios. Sin embargo, la realización de este potencial ha sido limitada por la falta de marcadores. Con el advenimiento de los marcadores genéticos basados en ADN en la década de los setentas la situación cambió para investigadores y mejoradores, ya que por primera vez se identificó un gran número de marcadores dispersos en el genoma de especies como el tomate (Paterson *et al.*, 1988). Actualmente, los marcadores genéticos se utilizan investigación vegetal básica, en mejoramiento, caracterización y conservación; etiquetado de genes; introgresión asistida de alelos favorables y protección de variedades comerciales (Henry, 2001). Los marcadores genéticos se localizan en un locus o varios loci y son referentes en el estudio de genomas (Lefebvre y Chevre, 1995). Existen tres tipos principales de marcadores genéticos: morfológicos (visibles), bioquímicos (isoenzimas) y de ADN (moleculares). Los primeros son caracteres fenotípicos controlados generalmente por un locus, se expresan en diferentes ambientes, dicho carácter puede ser enmascarado por efectos epistáticos o pleiotrópicos, los alelos interactúan de manera dominante o recesiva lo que dificulta diferenciar un individuo homocigoto de un heterocigoto y, por tanto, su número y utilización es limitado. Los marcadores bioquímicos tales como las proteínas resultan de la expresión génica de las llamadas isoenzimas, formas alternativas de una enzima (Vodenicharova, 1989), estos marcadores revelan el polimorfismo a nivel de la secuencia génica, diferencian entre homocigotos y heterocigotos aunque su utilización es limitada por las modificaciones transcripcionales de la proteína (Staub *et al.*, 1982). Los marcadores moleculares revelan sitios de variación en el ADN (Jones *et al.*, 1997), son los más utilizados en el análisis del germoplasma vegetal, debido a su abundancia son generados por diferentes tipos de mutaciones en el ADN así como mutaciones por sustitución (puntuales), reordenamientos (inserciones o deleciones) o errores en la replicación del ADN en tándem (Paterson, 1996); son selectivamente neutros debido a que usualmente se localizan en regiones no codificantes del ADN (Collard *et al.*, 2005). Los marcadores moleculares se clasifican como marcadores directos, loci que codifican para una mutación funcional, marcadores en desequilibrio de ligamiento (DL), marcadores en equilibrio de ligamiento (EL) o loci en equilibrio de ligamiento con la mutación funcional en poblaciones de recombinación abierta (Dekkers, 2004). Los marcadores moleculares difieren en la segregación y aplicación en programas de selección, los marcadores directos y DL se aplican en la cruce de genotipos dentro de una población con asociación alta (1 a 5 cM) entre el genotipo y fenotipo. Al utilizar los marcadores LE deben considerarse diversas fases

common use by the breeder of one parental genotype whose resistance traits are polymorphic. This fact can be restrictive and exclusive of other resistance sources for the trait. On the other hand, the trait can result from multiple genetic combinations. MAS is particularly useful when the target gene is unique (monogenic) and few choices are available to obtain the needed phenotype. Selection based on phenotype has produced substantial progress of abiotic resistance, mainly to drought stress. Breeders must decide when and how MAs can contribute to more efficient breeding schemes. This will depend on: i) Identification of QTLs or major genes with significant effect and unique, for the development of markers based on the parent, and evade the limited crossing that the parent can be subjected to. Common bean gene pool and structure of genetic races show polymorphisms; therefore, MAS might be very useful in cases where introgression between pools and races occurs. ii) QTLs must be validated through environments, as long as the investment in confirmation processes does not exceed the expense on phenotypic evaluations. iii) An efficient selection method. Some MAS systems are established for other traits, the cost for trait must be low which makes MAS attractive. The development of more markers increases the probability for multiple evaluations by PCR at reduced costs. In addition, ASAP and SCAR markers offer additional and more precise results compared to other technologies such as RAPDs. All marker strategies produce a single polymorphic band which is more reproducible through laboratories, and easier for selection an applicability to be used with low quality DNA obtained by fast isolation procedures. Primer synthesis for amplification of a single fragment allows the use of alternative detection techniques, since amplified DNA is usually stained with ethidium bromide. This modification saves time and money. Other choices are available today. New modifications depend on the degree of linkage between original RAPD marker and the resistance gene, although selection efficiency can be improved by displaying flanking markers or those linked to susceptible alleles. SCARs and ASAPs are manageable using "multiplex" PCR reactions, where more than one set of specific primers is included in the same reaction in order to speed up MAs and reduce costs. Multiplex PCR requires gel electrophoresis for visualization of multiple SCARs or ASAPs. Common bean growing regions from Mexico and Latin America show recurrent biotic and abiotic stresses that limit bean production; these constraints can be overcome by using the great bean genetic diversity. Mexico is center of origin of four highly used *Phaseolus* species and has substantial landrace genetic diversity. Today it is a good moment to make a decision to use the new breeding strategies which incorporate molecular techniques for bean improvement.

***End of the abbreviated article.***

de ligamiento entre los marcadores y QTLs, normalmente estos marcadores son referidos como selección asistida por genes (SAG), selección asistida por marcadores DL (SAM-DL) y selección asistida por marcadores EL (SAM-EL). La utilización de los marcadores moleculares en selección para uno o varios caracteres se determina por la facilidad de su detección (Dekkers, 2004).

### LOS MARCADORES MOLECULARES DE ADN EN FRIJOL

En frijol, los marcadores moleculares de ADN se han utilizado para entender la organización de la diversidad genética (Papa y Gepts, 2003; Papa *et al.*, 2005; Payró de la Cruz *et al.*, 2005; Zizumbo-Villarreal *et al.*, 2005), así como para el mapeo y etiquetado de genes de interés agronómico (Freyre *et al.*, 1998; Faleiro *et al.*, 2004; Miklas *et al.*, 2006). La correlación y el etiquetado de genes han facilitado el entendimiento de la herencia de la resistencia a varias enfermedades. Con marcadores moleculares se ha analizado la interacción epistática entre múltiples genes involucrados en la resistencia a factores adversos (Alzate-Marín *et al.*, 2001). Los primeros marcadores moleculares aplicados fueron los RFLP (Polimorfismos en la longitud de los fragmentos de restricción) (Botstein *et al.*, 1980). Otros marcadores tales como los RAPD (ADN polimórfico amplificado arbitrariamente) mostraron ser marcadores dominantes y de fácil obtención (Williams *et al.*, 1990); sin embargo, eran menos reproducibles entre laboratorios y menos informativos como marcadores de la segregación genética en poblaciones. Recientemente, nuevos marcadores tales como los AFLPs (Polimorfismos en la longitud de los fragmentos amplificados) (Vos *et al.*, 1995) y los microsatélites o secuencias simples repetidas (SSRs) han ganado popularidad para el mapeo comparativo y la obtención de huellas genéticas de ADN en plantas (Blair *et al.*, 2003, 2006; Gaitán-Solís *et al.*, 2002; Guo *et al.*, 2000; Masi *et al.*, 2003; Métais *et al.*, 2002; Mohan *et al.*, 1997; Yu *et al.*, 1999). Los marcadores más utilizados son los SSRs y los polimorfismos de un solo nucleótido (SNP) dado que requieren poco ADN y pueden automatizarse para el análisis de alto rendimiento (Miklas *et al.*, 2006).

**Desarrollo de mapas de ligamiento.** Los marcadores moleculares se han utilizado para desarrollar y mejorar mapas de ligamiento genéticos obtenidos a partir del análisis de la segregación de caracteres morfológicos y proteínas (Bassett, 1991). Antes, los RFLPs fueron los marcadores moleculares más utilizados para el mapeo genético pues eran más informativos debido a la expresión codominante en poblaciones segregantes. Su utilización fue restringida debido a que la técnica era costosa y la generación de los marcadores RFLPs era complicada (Kelly, 1997). Los especialistas en el manejo de los recursos genéticos utilizaron marcadores RFLPs para clasificar germoplasma comercial y silvestre, pero el costo limitó su uso (Kelly, 1997). Los mapas originales recientemente se han correlacionado y conjuntado en un mapa consenso derivado de una población obtenida a partir de la

cruza entre BAT93 x Jalo EEP558 (Vallejos *et al.*, 2001). Los marcadores RAPD también se han utilizado para el desarrollo de mapas de ligamiento molecular y para caracterizar la diversidad genética del frijol. Aunque este marcador muestra baja reproducibilidad puede utilizarse en un mismo laboratorio con resultados consistentes (McClellan *et al.*, 2004). Los mapas basados en RAPDs se han desarrollado para ubicar genes de resistencia a enfermedades y su posterior etiquetado (Correa *et al.*, 2000; Kelly *et al.*, 2003; Miklas *et al.*, 2006). La baja reproducibilidad de los RAPDs se ha evitado aplicando otros marcadores moleculares basados en PCR como los AFLPs que han sido útiles para determinar la dirección del flujo génico entre frijol domesticado y silvestre, así como para comparar la diferenciación espacial de germoplasma domesticado y silvestre (Papa y Gepts, 2003) y la diferenciación ecogeográfica entre variedades cultivadas (Negri y Tosti, 2002; Rosales-Serna *et al.*, 2005). Los SSRs se han desarrollado en años recientes a partir de secuencias genómicas publicadas (Masi *et al.*, 2003) y de genotecas enriquecidas (Yaish y Pérez de la Vega, 2003). Con los SSRs se han trazado mapas de ligamiento en frijol común, ha incrementado y así se incrementa la densidad de los mapas de ligamiento de la especie (Blair *et al.*, 2003).

**Mapeo de genes de resistencia a factores adversos.** En frijol se han desarrollado alrededor de 15 mapas de ligamiento en poblaciones generadas a partir de diferentes cruces; además, se han localizado y etiquetado genes mayores y QTLs ligados o asociados con resistencia a enfermedades e insectos (Miklas, 2005) tales como el picudo del ejote (*Apion godmani* Wagner) (Blair *et al.*, 2006), mapeo de genes análogos de resistencia (RGA) ligados a QTLs (Mutlu *et al.*, 2005a), del gen bgm-1 del virus del mosaico dorado del frijol (BGMV) ligado a resistencia a virus del mosaico común del frijol (BCMV) (Blair *et al.*, 2007a, b), tizón común [*Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* (Smith) Dye] (Park *et al.*, 1999), tizón del halo [*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolica* (Burkh.) Dows] (Ariyaratne *et al.*, 1999; Mahmoud *et al.*, 2006), mancha angular de la hoja [*Phaeoisariopsis griseola* (Sacc.) Ferr.] (Namayanja *et al.*, 2006), moho blanco [*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) De Bary] (Kolkman y Kelly, 2003), antracnosis [*Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. y Magn.) Scrib] (Vallejos *et al.*, 2001), roya [*Uromyces appendiculatus* var. *appendiculatus* (Pers.: Pers.) Unger] (Park *et al.*, 2003), BCMV (Ariyaratne *et al.*, 1999) y *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli* (Burk.) Snyd. y Hans (Schneider *et al.*, 2001). Generalmente, estos mapas son de baja densidad, pero han permitido que los mejoradores entiendan la herencia de la resistencia de las características en cuestión (McClellan *et al.*, 2004).

### SELECCIÓN ASISTIDA POR MARCADORES MOLECULARES

Para facilitar la identificación de marcadores ligados a caracteres de interés durante el mapeo de poblaciones se han desarrollado métodos que incluyen la obtención de líneas



isogénicas emparentadas (NILs) y el análisis de segregantes en masa (BSA) (Michelmore *et al.*, 1991). Para mejorar la reproducibilidad de los RAPDs se han obtenido iniciadores específicos asociados con alelos (ASAP) y/o regiones amplificadas con secuencia caracterizada (SCAR) para realizar selección indirecta en frijol (Miklas, 2005). La integración de la SAMM con el mejoramiento genético clásico de la resistencia a enfermedades avanza rápidamente (Miklas *et al.*, 2006). Sin embargo, Kelly (1995) indicó que aunque la selección indirecta para caracteres cualitativos parece prometedora, la comparación de la eficiencia entre la selección directa contra la indirecta para caracteres de genes mayores no es clara. A menudo, los caracteres son más fáciles, más rápidos y más efectivos de seleccionar indirecta que directamente. En el caso de caracteres agronómicos tales como el hábito de crecimiento de la planta, la altura y el acame; la floración y la madurez, la selección indirecta no mejora la eficiencia de la selección en campo. Tarán *et al.* (2002) indicaron que en frijol se detecta alta variación para el rendimiento de grano y sus componentes, así como en características relacionadas con la arquitectura de la planta, floración y maduración (Nienhuis y Singh, 1985). La resistencia a enfermedades representa un desafío diferente a los caracteres agronómicos, pues la interacción planta-patógeno está en constante co-evolución. Así, el mejorador se topa con varias razas de un patógeno o la presencia de varios genes de resistencia en la planta. La selección indirecta de genes específicos de razas ofrece una alternativa viable para asegurar que las combinaciones de genes favorables estén presentes en las nuevas líneas mejoradas (Kelly y Miklas, 1998). Los marcadores RAPD fuertemente ligados a genes de resistencia específica a razas individuales del patógeno forman la base de la selección indirecta eficaz para una resistencia principal de genes. El uso de marcadores RAPD ligados y su papel potencial en la SAMM facilitan la piramidación eficiente de genes de resistencia epistática a diferentes patógenos del frijol común (Kelly y Miklas, 1998).

#### **SAMM PARA RESISTENCIA A ENFERMEDADES EN FRIJOL: ALGUNOS CASOS EXITOSOS**

La resistencia no específica ofrece una opción de resistencia durable en frijol, pero su desarrollo es complicado debido a que dicha resistencia a menudo es enmascarada por genes epistáticos. La resistencia no específica es de herencia compleja y por tanto no se hereda fácilmente o se identifica en la progenie (Blair *et al.*, 2007a, b; Kelly y Miklas, 1998). El mejoramiento de la resistencia a enfermedades basado en el uso de genes mayores es una alternativa atractiva para los mejoradores ya que la manipulación genética es sencilla y los resultados más previsibles que la expresión inconsistente de genes menores. Los genes monogénicos son atractivos porque son fáciles de manipular y pueden rápidamente introgresarse en materiales susceptibles por retrocruza simple. Estos mismos genes específicos de una raza son fuente menos duradera de resistencia genética (Kelly y Miklas, 1998).

Duvick (1996) indicó que mientras los genes de resistencia mayores sean durables ofrecen la oportunidad de su piramidación con SAMM. Los mejoradores de frijol tienen además la oportunidad de utilizar genes de resistencia de dos acervos genéticos diferentes (Mesoamericano y Andino) para obtener la resistencia a los diversos patógenos del frijol (Gepts, 1999). No obstante, los efectos aditivos de los genes ligados en fase de repulsión pueden cancelar el efecto de otro, resultado de la sobredominancia en el locus (Blair *et al.*, 2003). Por otra parte, es frecuente detectar QTLs asociados con la resistencia a enfermedades, aunque su fuerte asociación con el ambiente los convierte en inconsistentes y esto es una limitante para utilizarlos en la SAMM. Tarán *et al.* (1998) demostraron que la asociación entre marcadores moleculares y resistencia a tizón común es estable en diferentes poblaciones de frijol, Jung *et al.* (1999) reportaron un QTL para resistencia a tizón común en al menos tres poblaciones de frijol. La piramidación de genes específicos ha sido eficaz en la accesión G2333 ("colorado de Teopisca") de Chiapas, México que posee dos genes dominantes independientes (Co-42, Co-5) que ofrecen resistencia a 380 aislados de *C. lindemuthianum* (Pastor-Corrales *et al.*, 1994). Un tercer gen independiente (Co-7) en G2333 fue confirmado (Young *et al.*, 1998). En la piramidación de genes tradicional se requiere la incorporación de varios genes diferentes de resistencia en el mismo genotipo. Debido a la especificidad de la raza de muchos de esos genes, para la selección en condiciones controladas debe inocularse sistemáticamente con razas diferentes del patógeno para asegurar que las combinaciones de genes se mantengan (Kelly y Miklas, 1998). La ausencia de una selección eficaz se debe a una carencia de información (diferenciación) sobre las razas y sobre las interacciones epistáticas entre los genes de resistencia que enmascaran la identificación de genes hipostáticos que causan pérdidas potenciales en las poblaciones bajo selección. Kelly y Miklas (1998) recomiendan las cruzas de prueba para descubrir la presencia o ausencia de genes enmascarados. Cuando los mejoradores identifican e incorporan más genes de resistencia con base en la ampliación de la población segregante, los genes hipostáticos valiosos seguirán perdiéndose. Los marcadores con mayor probabilidad de impacto en la combinación poligénica de la resistencia de enfermedades es la inclusión de genes epistáticos e hipostáticos. A continuación describimos dos casos exitosos de SAMM en frijol para cada grupo de enfermedades importantes: las causadas por hongos (antracnosis y roya), bacterias (tizón común y tizón de halo) y virosis (Virus mosaico común del frijol y Virus mosaico dorado del frijol).

**Antracnosis [*Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. y Magnus) Lambs. Scrib.]**. La antracnosis ataca al frijol en todos los continentes donde se cultiva (Melotto *et al.*, 2000). La resistencia a la antracnosis es condicionada por nueve genes independientes (Co-1 a Co-10) y donde Co-3 y Co-9 son alelos (Méndez-Vigo *et al.*, 2005) Con excepción de Co-8, todos los genes son dominantes y multialélicos en los casos de Co-1,

Co-3 y Co-4 (Kelly y Vallejo, 2004). Los genes Co-2 a Co-10 son originarios del acervo Mesoamericano y Co-1 es el único locus del acervo Andino. Un orden de dominancia existe entre cuatro alelos en el locus Co-1. La pirámide de genes de resistencia diversos genéticamente usando la SAMM y desplegando combinaciones de genes diferentes en regiones diferentes es propuesta como la prueba más práctica y realista para proporcionar un eficiente control a largo plazo de antracnosis en frijol en un período de tiempo de obtención relativamente corto (Balardin y Kelly, 1998). Las razas 1473 y 1572 de Centroamérica son avirulentas en germoplasma con el gen andino co-1 (Sicard *et al.*, 1997). Combinar Co-1 con los genes mesoamericanos Co-2, Co-42, Co-5 y Co-6 sería una buena estrategia para desarrollar resistencia complementaria a las razas predominantes del patógeno en Centroamérica. El mejoramiento de la resistencia en una región particular deberá incluir la elección de genes que confieran resistencia a todas las razas conocidas en la misma. En este sentido, la combinación de Co-5 y Co-6 en Norteamérica y Co-1 y Co-42 para Centroamérica serían combinaciones apropiadas, así como Co-4, Co-6 y Co-5 solos o en asociación son los que presentan mayor resistencia en Brasil (Alzate-Marín y Sartorato, 2004). La utilización de los marcadores que flanquean al gen de resistencia mejorará el aprovechamiento de los marcadores relativamente ligados al gen. Young *et al.* (1998) mostraron que la eficiencia de la selección aumentó del 94 al 99% cuando se utilizaron dos marcadores flanqueantes relativamente ligados en la selección de Co-2. Por ello, marcadores con distancias de ligamiento mayores a 5 cM tienen poca probabilidad de ser útiles como marcadores de selección en programas de mejoramiento (Kelly y Miklas, 1998). La SAMM han sido utilizada con éxito para desarrollar y potenciar la resistencia a antracnosis en la variedad Perola en Brasil (Ragagnin *et al.*, 2003) y en frijol pinto de EUA (Miklas *et al.*, 2003), pero existen fracasos como en la introgresión del gen Co-42 mediante retrocruza con SAMM en genotipos criollos de Ecuador (Ernest y Kelly, 2004). La selección indirecta deberá verificarse periódicamente para asegurar que el gen de resistencia ha sido transferido y así como también las fuentes de resistencia recomendadas deben ser más amplias y diversas (Araya y Araya, 2000).

**Roya [*Uromyces appendiculatus* Pers.:Pers. (Unger)].** La naturaleza patogénica variable del organismo causal de la roya y el rompimiento rápido de genes mayores de resistencia en variedades, ha desafiado a mejoradores de frijol en desarrollar resistencia duradera a la roya del frijol (Miklas *et al.*, 2006). La piramidación de diferentes genes de resistencia y mecanismos (específica de planta adulta, baja rusticidad, etc.) prolongará probablemente la vida de una variedad, creando un complejo de resistencia más duradero contra la roya. La selección de resistencia de la roya específica en campo o invernadero es relativamente fácil, el uso de una raza para el detectar el gen hipostático sería más eficiente, el problema radica en que las razas discriminantes a menudo no

están disponibles o son demasiado arriesgadas para usar. O bien, los marcadores RAPD tienen que ser útiles para mantener genes de resistencia hipostáticos de la roya en presencia de genes de resistencia epistática (Kelly y Miklas, 1998). Por ejemplo en el desarrollo de la línea de frijol navy BelMiDak-RR-7 (Stavely, 1998), un marcador RAPD (Miklas *et al.*, 1993) fue usado para detectar el gen Ur-4 en la presencia del gen Ur-11. El gen Ur-11 se deriva de la PI 181996 en un tiempo llamado Ur-32 (Stavely, 1998). Debido a un inadecuado muestreo, las pruebas de progenie anteriores habían dejado de detectar el gen Ur-4 con presencia del gen Ur-11 (Kelly *et al.*, 1993). La piramidación de diferentes genes de resistencia y mecanismos deberán prolongar la vida a una variedad de frijol creando un complejo de resistencia más duradero (Mmbaga *et al.*, 1996). La importancia de tales pirámides de genes de resistencia fue observada en Honduras. Las líneas de frijol que tienen el gen de resistencia Ur-11 ampliamente efectivo de origen Centroamericano fueron infectadas por un patotipo de roya recién identificado (raza 108) (Stavely, 1998), mientras que las líneas que poseen el gen hipostático Ur-4 de resistencia de origen Andino además del gen Ur-11 no fueron infectadas (Mmbaga *et al.*, 1996). Souza *et al.* (2007) observaron que la utilización del marcador SI19460 es adecuado para el monitoreo del gen Ur-5 durante la introgresión a programas de mejoramiento así mismo, indicaron que el marcador puede ser usado para la SAMM del Ur-5 y la piramidación con los genes Ur-ON y Ur-11.

**Tizón común [*Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* (Smith) Dye].** El tizón común es una enfermedad transmisible por semilla que causa pérdidas de la producción del frijol en todo el mundo. Diversas prácticas culturales y la resistencia genética se han utilizado para controlar los daños causados por el patógeno (Coyné *et al.*, 2003). El mejoramiento genético dirigido al patógeno se ha llevado a cabo a través de la identificación y aprovechamiento de veintidós QTLs distribuidos a través de todo el genoma de frijol, los cuales se expresan bajo la influencia del ambiente, presión de selección del patógeno, madurez de la planta y tejido de la planta (semilla, hoja o vaina) (Santos *et al.*, 2003). Kelly *et al.* (2003) desarrollaron marcadores tipo SCAR (BC420, SU91 y SAP6) ligados a tres QTLs en los grupos de ligamiento del frijol B6, B8 y B10, respectivamente y se utilizan en la SAMM para el mejoramiento de la resistencia a tizón común. El marcador SU91 es el más utilizado en la selección asistida por marcadores moleculares (Miklas *et al.*, 2005; Mutlu *et al.*, 2005a, b). Según Miklas *et al.* (2000b) el mejoramiento combinado (SAMM y selección fenotípica) da mejores resultados en la obtención de líneas con resistencia al tizón común, ya que la selección fenotípica es necesaria para la obtención de QTLs con efectos menores y la selección por epistasis que contribuye a la resistencia prolongada. Miklas *et al.* (2000b) obtuvieron los SCARs BC420 y SU91, así como QTLs de la línea mejorada XAN 159. También de esta línea Yu *et al.* (2004) mapearon el marcador BC420 y un marcador microsatélite ligado al grupo B7. Usando mejoramiento clásico los fitomejoradores han

combinado fuentes de resistencia de acervos de genes primarios y secundarios para obtener variedades y líneas mejoradas con resistencia al tizón común. Las líneas VAX con resistencia combinada de *P. vulgaris* y *P. acutifolius* (A.) Gray poseen niveles más altos de resistencia al patógeno (Singh *et al.*, 2001). Los niveles más altos de resistencia coinciden con el aumento del número de fuentes combinadas y fuentes dependientes. Entre las especies de *Phaseolus*, *P. acutifolius* tiene el nivel más alto de resistencia y como segundas fuentes de resistencia se consideran *P. coccineus* L. y *P. vulgaris* (Singh y Muñoz, 1999). La SAMM facilita la acumulación de QTLs de diversas fuentes de genotipos en diferentes especies para alcanzar niveles altos de resistencia al patógeno en variedades de frijol. Los marcadores moleculares también proporcionan instrumentos para investigar interacciones genéticas entre la resistencia y los QTL conduciendo el despliegue de estrategias genéticas para mejorar la resistencia.

**Tizón de halo [*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* (Burkholder) Young, Dye and Wilkie]**. Esta enfermedad bacteriana es hospedera de la semilla y limita la producción de frijol común en zonas húmedas y sub-húmedas de todo el mundo. Taylor *et al.* (1996a, b) indicaron que la resistencia genética es el método de control más eficaz e identificaron cinco genes de resistencia monogénica de los cuales ninguno condiciona la resistencia a las seis razas frecuentes del patógeno en las diferentes regiones productoras (Lamppa *et al.*, 2002). Con la prevalencia de las diferentes razas del patógeno se necesita la incorporación de resistencia cuantitativa de genotipos tales como CAL 143, GN No 1 Sel. 27 y PI 150414 con resistencia total y eficaz contra todas las razas del patógeno. Ariyaratne *et al.* (1999) identificaron QTLs de resistencia al tizón del halo en la población RIL (BelNeb-RR-1/A 55). Fourie *et al.* (2004) utilizaron la misma población y observaron que tres QTLs se posicionan en los genes Pse-1, Pse-3 y Pse-4 en los grupos de ligamiento B4, B2 y B4, respectivamente. El gen Pse-1 que condiciona la resistencia a las razas 1, 7, y 9 se posiciona en el grupo de ligamiento B4 junto con QTLs que condicionan la resistencia a antracnosis, roya, pudrición del tallo y BGMV. Geffroy *et al.* (2000) detectaron genes de herencia monogénica y QTLs para la resistencia a tizón del halo dentro del mismo grupo B4. El marcador SCAR SB10.520 ligado al gen Pse-1 es homólogo al gen de resistencia análogo RGA asociado con la resistencia a antracnosis, ubicado en el grupo B4. Así mismo Taylor *et al.* (1996b) determinaron que el gen Pse-3, que condiciona resistencia a las razas 3 y 4, esta ligado al gen I. Taylor *et al.* (1996b) también indicaron que el gen Pse-4 condiciona resistencia a la raza 5 y esta ligeramente ligado al gen Pse-1 lo que ha explicado el por qué ambos genes están presentes en diferentes genotipos de frijol.

**Virus Mosaico Común [*Bean common mosaic virus*, BCMV (Potyvirus)]**. La resistencia genética a BCMV es condicionada por series alélicas independientes (Drijfhout, 1978). El gen dominante I confiere resistencia hipersensible a BCMV (Kyle

y Provvidenti, 1993) y se localiza en B2 (Kelly *et al.*, 2003). Es un gen independiente de los genes bc que a su vez se localizan en B6 (bc-3) (Mukeshimana *et al.*, 2005) y B3 (bc-12) (Miklas *et al.*, 2000a). Estos genes pueden ser identificados por inoculación con diferentes cepas virales y una gama de etiquetas de marcadores moleculares están disponibles para cada gen (Kelly *et al.*, 2003; Miklas *et al.*, 2006). En el mejoramiento para obtener resistencia a BCMV la combinación de genes dominantes y recesivos con mecanismos claramente diferentes ofrece mayor durabilidad que cuando se usa sólo un gen de resistencia (Kelly, 1997). El gen I es enmascarado por el gen bc-3 por lo que el uso de marcadores ligados (p.e. OW13690) ofrece la oportunidad de mantenerlo en futuras variedades (Haley *et al.*, 1994). La independencia de los genes de resistencia a BCMV permite su piramidación para el mejoramiento de la resistencia durable. Los marcadores codominantes pueden distinguirse en la F<sub>2</sub>, pero generalmente no pueden aplicarse en la SAMM en frijol. Vandemark y Miklas (2005), mediante PCR cuantitativa discriminaron claramente entre genotipos homocigotos y heterocigotos para los genes I y bc-12. La eficacia de la SAMM se potencia con marcadores codominantes y aquí es útil poder discriminar los marcadores dominantes o bien, el ligamiento de marcadores en fase de acoplamiento y de repulsión (Vandemark y Miklas, 2002). El mejoramiento de la resistencia al BCMV con SAMM puede lograrse utilizando el marcador AFLP codominante (3.5 cM), EACA MCGG 169/172 (Mukeshimana *et al.*, 2005). En el programa nacional de Colombia para el mejoramiento del frijol (CIAT, 2002, 2003, 2004; Santana *et al.*, 2004) utilizaron la SAMM extensivamente con la introducción del SCAR ROC11 obtenido del gen bc-3 (Johnson *et al.*, 1997) y el SCAR SW13 del gen I (Melotto *et al.*, 1996) junto con pruebas de resistencia al virus para confirmar los segregantes resistentes al virus. El programa resultó exitoso en frijoles crema y rojo moteados con la utilización de dobles y triples retrocruzados, aunque la resistencia y frecuencia de escape fue examinada fenotípicamente. La compleja interacción de múltiples genes y su naturaleza recesiva permitió la SAMM para el desarrollo rápido de variedades resistentes (Blair *et al.*, 2007a, b). La piramidación de genes es aplicable en el mejoramiento de frijol para la resistencia de virus con varios genes de resistencia independientes pues proporcionan diferentes patrones de resistencia a BCMV (Kelly *et al.*, 2003).

**Virus Mosaico Dorado [*Bean golden mosaic virus*, BGMV (Geminivirus)]**. En el caso del BGMV ocurren interacciones epistáticas entre diferentes fuentes de resistencia, lo que dificulta determinar qué fuentes pueden combinarse en el mejoramiento. Una fuente de resistencia con el gen bgm-1 es "Garrapato" que no desarrolla síntomas del mosaico (Blair y Beaver, 1993), pero la deformación de la vaina y reducción de la producción ocurre bajo moderada presión de la enfermedad. Para contrarrestar la pérdida de calidad de la vaina y producción, el gene bgm-1 deberá ser combinado con otros genes de resistencia que condicionen vainas no deformadas (Molina y Beaver, 1998), reducir los síntomas del mosaico



(Vélez *et al.*, 1998) y generar alta producción (Beebe, 1994). El genotipo “Dorado” tiene resistencia cuantitativa a BGMV expresada en la reducción de los síntomas del mosaico amarillo que tienden a ser enmascarados en presencia del gen *bgm-1*. Así mismo, la presencia de *bgm-1* parece necesaria en la expresión del gene *Bgp* para reducir la deformación de la vaina (Molina y Beaver, 1998). Un marcador codominante RAPD (OR2570/530) fuertemente ligado con *bgm-1* (Urrea *et al.*, 1996) y convertido en el SCAR SR2 (CIAT, 1997), se utiliza por los mejoradores para agilizar el desarrollo del germoplasma de frijol con un nivel inicial moderado de resistencia a BGMV (Stavelly, 1998). El marcador codominante RAPD para *bgm-1* es independiente de los acervos genéticos y fácil de buscar, pero sin embargo los SCARs para ambas bandas codominantes han sido desarrollados para simplificar la SAMM para *bgm-1* (Beebe *et al.*, 1998; CIAT, 1997). Recientemente un segundo SCAR (SW12.700) fue desarrollado del marcador RAPD SW12.700 ligado al QTL localizado en el grupo de ligamiento B04 (Miklas *et al.*, 2000a), dicho marcador ha sido incorporado dentro del programa de mejoramiento del CIAT (Blair *et al.*, 2007a, b). La eficacia de la SAMM se potencia enormemente con marcadores codominantes. La interpretación de marcadores codominantes permite la interpretación de marcadores dominantes, o el ligamiento de un par de marcadores en orientación de acoplamiento y repulsión del gen blanco (Vandemark y Miklas, 2002). Recientemente, se publicó un grupo grande de etiquetas con secuencia expresadas (ESTs) (Ramírez *et al.*, 2005). La secuenciación del genoma de frijol y el traslape entre las secuencias de los mapas físicos y genéticos serán la fuente principal de marcadores para el análisis genético y la aplicación de la SAMM en frijol. Con el exceso de la capacidad de secuencias y el costo decreciente, es razonable esperar que el esbozo de la secuencia del genoma de frijol esté disponible en los próximos años. El primer “contig” (grupo de lecturas de un gel de secuenciación que se relacionan entre sí por traslape de sus secuencias de ADN) de la secuencia clonada en cromosoma artificial bacterial (BAC) de frijol común recientemente fue obtenida por Melotto *et al.* (2004). Finalmente, el uso de la bioinformática aplicada a la información de secuencias genómicas de otras especies, sobre todo leguminosas como *Medicago truncatula* Gaertn., *Lotus japonicus* (Regel) Larsen y *Glycine max* (L.) Merr., y no leguminosas como *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. proporcionará información adicional de las secuencias y la obtención de marcadores moleculares basados en PCR. La tendencia general es hacia la coordinación de esfuerzos genómicos entre especies, sobre todo aquellas que pertenecen a la misma familia botánica como las leguminosas (Gepts *et al.*, 2005).

#### PERSPECTIVAS

Para el desarrollo sostenido del mejoramiento de variedades de frijol se requiere: el desarrollo de procedimientos más confiables para selección directa (fenotípica) y para la SAMM

de características de resistencia; un mejor entendimiento de la herencia y mecanismos de resistencia sobre todo para complejos de estrés; estudios de genética molecular y genómica relevantes para tener un mejor entendimiento de la genética y fisiología de la resistencia; e integrar los marcadores agregados al mejoramiento para complementar al mejoramiento clásico. Bajo el reciente desarrollo de la SAMM en el mejoramiento de frijol, las ponderaciones sobre las ventajas y limitaciones de poner en práctica una SAMM son necesarias, así como la evaluación de su eficiencia y utilidad en aplicaciones específicas. Una desventaja de la SAMM por lo general se comete cuando el mejorador utiliza como fuente un parental con una característica específica en la cual el marcador de ese gen se expresa y es polimórfico con relación con otros parentales. Esto puede ser restrictivo y exclusivo de otras fuentes igualmente útiles de la característica. Del mismo modo, una característica deseada podría resultar de múltiples combinaciones genéticas. La SAMM es sobre todo útil cuando el gen blanco es realmente único y hay pocas alternativas para obtener fenotipos deseados, como en el caso de la resistencia a enfermedades monogénicas. La selección del fenotipo ha conducido a avances significativos en la resistencia al estrés abiótico, sobre todo en la resistencia a sequía. Los mejoradores deben decidirse cuando y como la SAMM puede contribuir a esquemas de selección más eficientes. Esto dependerá de lo siguiente: (i) Identificación de QTLs o genes con un efecto significativo y que sean únicos para el desarrollo de marcadores basados en un parental dado que pesan más que cualquier desventaja de limitar las cruzas con el uso del parental. El acervo de genes y la estructura de las razas de frijol común presentan polimorfismo y en casos donde la introgresión entre pooles o razas se desarrolla, entonces la SAMM puede ser muy útil. (ii) La validación de QTL sobre el ambiente. Mientras la inversión en procesos de confirmación no exceda lo que se gasta en la selección fenotípica, se necesita validar la utilidad del QTL. (iii) un sistema de selección eficiente. Algunos sistemas de la SAMM son establecidos para otras características. El costo por característica debe ser bajo, lo que hace a la SAMM más atractiva. La obtención de más marcadores aumenta la posibilidad de hacer múltiples corridas, con la amplificación por PCR para reducir gastos. Oportunidades claras existen en frijol común para probar estas y otras teorías ahora con una amplia serie de marcadores ligados a muchas características de importancia económica disponibles a mejoradores de frijol de todo el mundo, herramientas que ya se aplican en diferentes zonas productoras de frijol del mundo. Los marcadores ASAP y SCAR ofrecen un refinamiento adicional sobre marcadores RAPD. Generalmente, ambos producen una sola banda polimórfica que es más reproducible a través de laboratorios, y es más fácil para seleccionar y aplicable para usar con ADN de baja calidad obtenido por procedimientos de extracción rápidos. La síntesis de iniciadores para amplificar un solo fragmento permite el uso de técnicas de detección



alternativas. El ADN amplificado es teñido directamente con bromuro de etidio. Esta modificación es un ahorro considerable en tiempo y dinero. Estos refinamientos son todavía dependientes de ligamiento entre el marcador RAPD original y el gen de resistencia aunque la eficiencia de selección todavía puede mejorarse desplegando marcadores flanqueantes o aquellos ligados a alelos susceptibles. Los SCARs y ASAPs son manejables en reacciones “multiplex” de PCR, donde más de un juego de iniciadores específicos se incluye en la misma reacción para acelerar la SAMM y ahorrar costos. La PCR multiplex requiere de electroforesis en gel para la visualización de múltiples SCARs o ASAPs. Esta claro que en las zonas de producción de frijol en México y América Latina existen problemas de estrés biótico y abiótico que limitan la producción de frijol, una forma de contrarrestar estos problemas es aprovechar la gran diversidad de frijol que se encuentra en estas zonas productoras. México cuenta con cuatro de las especies más utilizadas comercialmente del género *Phaseolus* y una gran diversidad de especies criollas. Es buen momento de tomar decisiones a través de instituciones que están comprometidas con el mejoramiento de frijol, que conlleven a la utilización de técnicas moleculares en sus programas de mejoramiento genético.

**Agradecimientos.** H.R. Gill-Langarica agradece el apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, el Fondo Santander-ECOES-Universia y el IPN para realizar sus estudios doctorales en el CICATA-IPN, Unidad Altamira. N. Mayek-Pérez es becario del Sistema Nacional de Investigadores y de los programas EDI y COFAA del IPN.

#### LITERATURACITADA

- Alzate-Marín, A.L., and Sartorato, A. 2004. Analysis of the pathogenic variability of *Colletotrichum lindemuthianum* in Brazil. *Bean Improvement Cooperative* 47:241-242.
- Alzate-Marín, A.L., Menarim, H., Baia, G.S., Paula, T.J., De Souza, K.A., De Costa, M.R., De Barros, E.G., and Moreira, M.A. 2001. Inheritance of anthracnose resistance in the common bean differential cultivar G 2333 and identification of a new molecular marker linked to the Co-4(2) gene. *Journal of Phytopathology* 149:259-264.
- Araya, C.M. y Araya, R. 2000. Avances en la selección de fuentes de resistencia a las principales enfermedades del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en Costa Rica. *Agronomía Mesoamericana* 11:25-29.
- Ariyaratne, H.M., Coyne, D.P., Jung, G., Skroch, P.W., Vidaver, A.K., Steadman, J.R., Miklas, P.N., and Bassett, M.J. 1999. Molecular mapping of disease resistance genes for halo blight, common bacterial blight, and *bean common mosaic virus* in a segregating population of common bean. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 124:654-662.
- Balardin, R.S., and Kelly, J.D. 1998. Interaction between races of *Colletotrichum lindemuthianum* and gene pool diversity in *Phaseolus vulgaris*. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 123:1038-1047.
- Bassett, M.J. 1991. A revised linkage map of common bean. *HortScience* 26:834-836.
- Beebe, S. 1994. Breeding for resistance to *bean golden mosaic virus*: history and perspectives. pp. 148-150. In: F. Morales (ed.). *Bean Golden Mosaic: Research Advances*. Proceedings of Profrijol and Centro Internacional de Agricultura Tropical Workshop. Guatemala City and Cali, Colombia. 193 p.
- Beebe, S.E., Pedraza, F., Rojas, M., Gutiérrez, J., and Tohme, J. 1998. A genetic map combining RFLP, RAPD, SCAR and AFLP markers. *Bean Improvement Cooperative* 41:95-96.
- Bergmann, F., Gregorius, H.R., and Scholz, F. 1989. Isoenzymes, indicators of environmental impacts on plants or environmentally stable gene markers?. pp. 17-28. In: F. Scholz Gregorius, and D.H.R. Rudin (eds.). *Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations*. Springer-Verlag, Heidelberg, Germany. 201 p.
- Blair, M.W., and Beaver, J.S. 1993. Inheritance of BGMV resistance from bean genotype A429. *Bean Improvement Cooperative* 36:143-144.
- Blair, M.W., Fregene, M.A., Beebe, S.E., and Ceballos, H. 2007a. Marker-assisted selection in common beans and cassava. pp. 81-115. In: E.P. Guimaraes, J. Ruane, B.D. Scherf, A. Sonnino, and J.D. Dargie (eds.). *Marker-assisted selection: current status and future perspectives in crops, livestock, forestry and fish*. FAO. Rome, Italy. 471 p.
- Blair, M.W., Lina, M.R., Pedraza, F., Morales, F., and Beebe, S. 2007b. Genetic mapping of the bean golden yellow mosaic geminivirus resistance gene bgm-1 and linkage with potyvirus resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 114:261-271.
- Blair, M.W., Muñoz, C., Garza, R., and Cardona, C. 2006. Molecular mapping of genes for resistance to the bean pod weevil (*Apion godmani* Wagner) in common bean. *Theoretical and Applied Genetics* 112:913-923.
- Blair, M.W., Pedraza, F., Buendia, H.F., Gaitán-Solís, E., Beebe, S.E., Gepts, P., and Tohme, J. 2003. Development of a genome wide anchored microsatellite map for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 107:1362-1374.
- Botstein, D., White, R.L., Skolnick, M., and Davis, R.W. 1980. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American Journal of Human Genetics* 32:314-331.
- CIAT. 1997. Assessing and enhancing agro-biodiversity through biotechnology. pp. 63-65. Annual Report. Cali, Colombia. 1994-1997. 224 p.
- CIAT. 2002. Bean improvement for sustainable productivity, input use efficiency and poverty alleviation. pp. 104-107. Annual Report. Cali, Colombia. 314 p.
- CIAT. 2003. Bean improvement for sustainable productivity, input use efficiency and poverty alleviation. pp. 32-33 and 67-75. Annual Report. Cali, Colombia. 286 p.
- CIAT. 2004. Bean improvement for sustainable productivity,

- input use efficiency and poverty alleviation. pp. 84 and 115-117. Annual Report. Cali, Colombia. 248 p.
- Collard, B.C.Y., Jahufer, M.Z.Z., Brouwer, J.B., and Pang, E.C.K. 2005. An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL), mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. *Euphytica* 142:169-196.
- Correa, R.X., Costa, M.R., Good-God, P.I., Ragagnin, V.A., Faleiro, F.G., Moreira, M.A., and De Barros, E.G. 2000. Sequence characterized amplified regions linked to rust resistance genes in the common bean. *Crop Science* 40:804-807.
- Coyne, D.P., Steadman, J.R., Godoy-Lutz, G., Gilbertson, R.L., Arnaud-Santana, E., Beaver, J.S., and Myers, J.R. 2003. Contributions of the bean/cowpea CRSP to management of bean diseases. *Field Crops Research* 82:155-162.
- Dekkers, J.C.M. 2004. Commercial application of marker and gene-assisted selection in livestock: Strategies and lessons. *Journal of Animal Science* 82:313-328.
- Drijfhout, E. 1978. Genetic interaction between *Phaseolus vulgaris* and bean common mosaic virus with implications for strain identification and breeding resistance. Agricultural Research Reports, Centre for Agriculture Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands. 872 p.
- Duvick, D.N. 1996. Plant breeding, an evolutionary concept. *Crop Science* 36:539-548.
- Ernest, E.G., and Kelly, J.D. 2004. The Mesoamerican anthracnose resistance gene Co-42 does not confer resistance in certain Andean backgrounds. *Bean Improvement Cooperative* 47:245-246.
- Faleiro, F.G., Ragagnin, V.A., Moreira, M.A., and Barros, E.G. 2004. Use of molecular markers to accelerate the breeding of common bean lines resistant to rust and anthracnose: Breeding of common bean lines resistant to rust and anthracnose aided by molecular markers. *Euphytica* 138:213-218.
- Fourie, D., Miklas, P.N., and Ariyaratne, H.M. 2004. Genes conditioning halo blight resistance to races 1, 7, and 9 occur in a tight cluster. *Bean Improvement Cooperative* 47:103-104.
- Freyre, R., Skroch, P., Geffroy, V., Adam-Blondon, A.F., Shirmoha-Madali, A., Johnson, W.C., Llaca, V., Nodari, R.O., Pereira, P.A., Tsai, S.M., Tohme, J., Dron, M., Nienhuis, J., Vallejos, C.E., and Gepts, P. 1998. Towards an integrated linkage map of common bean. 4.- Development of a core linkage map and alignment of RFLP maps. *Theoretical and Applied Genetics* 97:847-856.
- Gaitán-Solís, E., Duque, M.C., Edwards, K.J., and Tohme, J. 2002. Microsatellite repeats in common bean (*Phaseolus vulgaris*): Isolation, characterization, and cross species amplification in *Phaseolus* sp. *Crop Science* 42:2128-2136.
- Geffroy, V., Seignac, M., De Oliveira, J., Fouilloux, G., Skroch, P., Thoquet, P., Gepts, P., Langin, T., and Dron, M. 2000. Inheritance of partial resistance against *Colletotrichum lindemuthianum* in *Phaseolus vulgaris* and co-localization of QTL with genes involved in specific resistance. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 13:287-296.
- Gepts, P. 1999. Development of an integrated genetic linkage map in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and its use. pp. 53-400. In: S. Singh (ed.). *Bean Breeding for the 21st Century*. Kluwer. Dordrecht, The Netherlands. 420 p.
- Gepts, P., Beavis, W.C., Brummer, E.C., Shoemaker, R.C., Stalker, H.T., Weeden, N.F., and Young, N.D. 2005. Legumes as a model plant family. *Plant Physiology* 137:1228-1235.
- Gillet, E.M. 1996. Qualitative inheritance analysis of isoenzymes in haploid gametophytes: principles and a computerized method. *Silvae Genetica* 45:8-16.
- Guo, J.C., Hu, X.W., Yanagihara, S., and Yoshinobu, E. 2000. Isolation and characterization of microsatellites in snap bean. *Acta Botanica Sinica* 42:1179-1183.
- Haley, S.D., Afanador, L., and Kelly, J.D. 1994. Identification and application of a Random Amplified Polymorphic DNA marker for the I gene (Potyvirus resistance) in common bean. *Phytopathology* 84:157-160.
- Henry, R.J. 2001. *Plant Genotyping. The DNA Fingerprinting of Plants*. CABI Publishing, Wallingford, United Kingdom. 344 p.
- Johnson, W.C., Guzman, P., Mandala, D., Mkandawire, A.B. C., Temple, S., Gilbertson, R.L., and Gepts, P. 1997. Molecular tagging of the bc-3 gene for introgression into Andean common bean. *Crop Science* 37:248-254.
- Jones, N., Ougham, H., and Thomas, H. 1997. Markers and mapping: We are all geneticists now. *New Phytologist* 137:165-177.
- Jung, G., Skroch, P.W., Nienhuis, J., Coyne, D.P., Arnaud-Santana, E., Ariyaratne, M., and Marita, J.M. 1999. Confirmation of QTL and associated with common bacterial blight resistance in four different genetic backgrounds in common bean. *Crop Science* 39:1448-1455.
- Kelly, J.D. 1995. Use of Random Amplified Polymorphic DNA markers in breeding for major gene resistance to plant pathogens. *HortScience* 30:461-465.
- Kelly, J.D. 1997. A review of varietal response to bean common mosaic potyvirus in *Phaseolus vulgaris*. *Plant Varieties and Seeds* 10:1-6.
- Kelly, J.D., Gepts, P., Miklas, P.N., and Coyne, D.P. 2003. Tagging and mapping of genes and QTL and molecular-marker assisted selection for traits of economic importance in bean and cowpea. *Field Crop Research* 82:135-154.
- Kelly, J.D., and Miklas, P.N. 1998. The role of RAPD markers in breeding for disease resistance in common bean. *Molecular Breeding* 4:1-11.
- Kelly, J.D., Stavely, J.R., Miklas, P.N., Afanador, L., and Haley, S.D. 1993. Pyramiding rust resistance genes using RAPD markers. *Bean Improvement Cooperative* 36:166-167.
- Kelly, J.D., and Vallejo, V.A. 2004. A comprehensive review of the major genes conditioning resistance to anthracnose in common bean. *HortScience* 39:1196-1207.
- Kolkman, J.M., and Kelly, J.D. 2003. QTL conferring resistance and avoidance to white mold in common bean. *Crop*

- Science 43:539-548.
- Kyle, M.M., and Providenti, R. 1993. Inheritance of resistance to potyviruses in *Phaseolus vulgaris* L. II. Linkage relations and utility of a dominant gene for lethal systemic necrosis to soybean mosaic virus. *Theoretical and Applied Genetics* 86:189-196.
- Lamppa, R.S., Gross, P.L., and Del Rio, L.E. 2002. Races of *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* in North Dakota. *Bean Improvement Cooperative* 45:104-105.
- Lefebvre, V., and Chevre, A.M. 1995. Tools for marking plant disease and pest resistance genes, a review. *Agronomie* 15:3-19.
- Mahmoud, W.F., Daynet, Y., Sosa, F.J., and Vaquero, F.V. 2006. Genetic mapping of quantitative resistance to race 5 of *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* in common bean. *Euphytica* 152:397-404.
- Masi, P., Zeuli, P.L., and Donini, P. 2003. Development and analysis of multiplex microsatellite marker sets in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Molecular Breeding* 11:303-313.
- McClean, P., James, K., and Pauls, G. 2004. Genomics and genetic diversity in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). pp. 60-71. In: R.F. Wilson, H.T. Stalker, and E.C. Brummer (eds.). *Legume Crop Genomics*. Champaign, USA. 362 p.
- Melotto, M., Afanador, L., and Kelly, J.D. 1996. Development of a SCAR marker linked to the I gene in common bean. *Genome* 39:1216-1219.
- Melotto, M., Balardin, R.S., and Kelly, J.D. 2000. Host-pathogen interaction and variability of *Colletotrichum lindemuthianum*. pp. 346-361. In: D. Prusky, S. Freeman, and M.B. Dickman (eds.). *Colletotrichum* Host Specificity, Pathology, and Host-Pathogen Interactions. American Phytopathological Society. Saint Paul, MN, USA. 393 p.
- Melotto, M., Coelho, M.F., Pedrosa-Harand, A., Kelly, J.D., and Camargo, L. 2004. The anthracnose resistance locus Co-4 of common bean is located on chromosome 3 and contains putative disease resistance-related genes. *Theoretical and Applied Genetics* 109:690-699.
- Méndez-Vigo, B., Rodríguez-Suárez, C., Pañeda, A., Ferreira, J.J., and Giradles, R. 2005. Molecular markers and allelic relationships of anthracnose resistance gene cluster B4 in common bean. *Euphytica* 141:237-245.
- Métais, I., Hamon, B., Jalouzot, R., and Peltier, D. 2002. Structure and level of genetic diversity in various bean types evidenced with microsatellite markers isolated from a genomic enriched library. *Theoretical and Applied Genetics* 104:1346-1352.
- Michelmore, R.W., Paran, I., and Kesseli, R.V. 1991. Identification of markers linked to disease resistance genes by bulked segregant analysis: A rapid method to detect markers in specific genomic regions using segregating populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 88:9828-9832.
- Miklas, P.N. 2005. List of DNA SCAR markers linked with disease resistance traits in bean. <http://www.usda.prosser.wsu.edu/miklas/Scartable3.pdf>. Fecha de consulta 11 de mayo de 2007.
- Miklas, P.N., Kelly, J.D., Beebe, S.D., and Blair, M.W. 2006. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: From classical to MAS breeding. *Euphytica* 147:105-131.
- Miklas, P.N., Kelly, J.D., and Singh, S.P. 2003. Registration of anthracnose-resistant pinto bean germplasm line USPT-ANT-1. *Crop Science* 43:1889-1890.
- Miklas, P.N., Larsen, R.C., Riley, R., and Kelly, J.D. 2000a. Potential marker-assisted selection for bc-12 gene for resistance to bean common mosaic potyvirus in common bean. *Euphytica* 116:211-219.
- Miklas, P.N., Smith, J.R., and Singh, S.P. 2005. Release of USDKCBB-15 dark red kidney bean germplasm line with improved resistance to common bacterial blight. *Bean Improvement Cooperative* 48:192-193.
- Miklas, P.N., Stavely, J.R., and Kelly, J.D. 1993. Identification and potential use of a molecular marker for rust resistance in common bean. *Theoretical and Applied Genetics* 85:745-749.
- Miklas, P.N., Stone, V., Daly, M.J., Stavely, J.R., Steadman, J.R., Bassett, M.J., Delorme, R., and Beaver, J.S. 2000b. Bacterial, fungal, and viral disease resistance loci mapped in a recombinant inbred common bean population ("Dorado"/XAN 176). *Journal of the American Society for Horticultural Science* 125:476-481.
- Mmbaga, M., Steadman, J.R., and Stavely, J.R. 1996. The use of host resistance in disease management of rust in common bean. *Integrated Pest Management Review* 1:191-200.
- Mohan, M., Nair, S., Bhaqwat, A., Krishna, T.G., Yano, M., Bhatia, C.R., and Sasaki, T. 1997. Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. *Molecular Breeding* 3:87-103.
- Molina, A., and Beaver, J.S. 1998. Inheritance of normal pod development in bean golden mosaic resistant common beans. *Bean Improvement Cooperative* 41:3-4.
- Mukeshimana, G., Pañeda, A., Rodríguez, C., Ferreira, J.J., Giradles, R., and Nelly, J.D. 2005. Markers linked to the bc-3 gene conditioning resistance to bean common mosaic potyviruses in common bean. *Euphytica* 144:291-299.
- Mutlu, N., Miklas, P.N., Reiser, J., and Coyne, D.P. 2005a. Backcross breeding for improved resistance to common bacterial blight in pinto bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Breeding* 124:282-287.
- Mutlu, N., Miklas, P.N., Steadman, J.R., Vidaver, A.V., Lindgren, D., Reiser, J., and Pastor-Corrales, M.A. 2005b. Registration of pinto bean germplasm line ABCP-8 with resistance to common bacterial blight. *Crop Science* 45:806.
- Namayanja, A., Buruchara, R., Mahuku, G., Rubaihayo, P., Kimani, P., Mayanja, S., and Eyeduh, H. 2006. Inheritance of resistance to angular leaf spot in common bean and validation of the utility of resistance linked markers for marker assisted selection outside the mapping population.



- Euphytica 151:361-369.
- Negri, V., and Tosti, N. 2002. Genetic diversity within a common bean landrace of potential economic value: its relevance for on-farm conservation and product certification. *Journal of Genetics and Breeding* 56:113-118.
- Nienhuis, J., and Singh, S. 1985. Effects of location and plant density on yield and architectural traits in dry beans. *Crop Science* 25:579-584.
- Papa, R., Acosta, J., Delgado-Salinas, A., and Gepts, P. 2005. A genome wide analysis of differentiation between wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* from Mesoamerica. *Theoretical and Applied Genetics* 111:1147-1158.
- Papa, R., and Gepts, P. 2003. Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from Mesoamerica. *Theoretical and Applied Genetics* 106:239-250.
- Park, S.O., Coyne, D.P., Mutlu, N., Jung, G., and Steadman, J.R. 1999. Confirmation of molecular markers and flower color associated with QTL for resistance to common bacterial blight in common beans. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 124:519-526.
- Park, S.O., Coyne, D.P., Steadman, J.R., and Skroch, P.W. 2003. Mapping of the Ur-7 gene for specific resistance to rust in common bean. *Crop Science* 43:1470-1476.
- Paterson, A.H. 1996. Making genetic maps. pp. 41-54. In: A.H. Paterson (ed.). *Genome mapping in plants*. Austin, Texas, USA. 330 p.
- Paterson, A.H., Lander, E.S., Hewitt, J.D., Paterson, S., Lincoln, S.E., and Tanksley, S.D. 1988. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragment length polymorphisms. *Nature* 335:721-726.
- Payró de la Cruz, E., Gepts, P., Colunga-García M.P., and Zizumbo-Villareal, D. 2005. Spatial distribution of genetic diversity in wild populations of *Phaseolus vulgaris* L. from Guanajuato and Michoacán, México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52:589-599.
- Pastor-Corrales, M.A., Erazo, O.A., Estrada, E.I., and Singh, S.P. 1994. Inheritance of anthracnose resistance in common bean accession G 2333. *Plant Disease* 78:959-962.
- Ragagnin, V.A., Sanglard, D.A., De Souza, T.L.P.O., Moreira, M.A., and De Barros, E.G. 2003. Simultaneous transfer of resistance genes for rust, anthracnose, and angular leaf spot to cultivar Perola assisted by molecular markers. *Bean Improvement Cooperative* 46:159-160.
- Ramírez, M., Graham, M.A., Blanco-López, L., Silvente, S., Medrano, S.A., Blair, M.W., Hernandez, G., Vance, C.P., and Lara, M. 2005. Sequencing and analysis of common bean ESTs. Building a foundation for functional genomics. *Plant Physiology* 137:1211-1227.
- Rosales-Serna, R., Hernández-Delgado, S., González-Paz, M., Acosta-Gallegos, J.A., and Mayek-Pérez, N. 2005. Genetic relationships and diversity revealed by AFLP markers in Mexican common bean bred cultivars. *Crop Science* 45:1951-1957.
- Santana, G.E., Blair, M.W., Morales, F., Mahuku, G., Jara, C., and Castaño, M. 2004. Uso de técnicas clásicas y avanzadas para identificar genotipos de frijol resistentes a antracnosis y mosaico común. *Fitotecnia Colombiana* 4:44-54.
- Santos, A.S., Bressan-Smith, R.E., Pereira, M.G., Rodríguez, R., and Ferreira, C.F. 2003. Genetic linkage map of *Phaseolus vulgaris* and identification of QTLs responsible for resistance to *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*. *Fitopatologia Brasileira* 28:5-10.
- Sax, K. 1923. The association of size differences with seed-coat. pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. *Genetics* 8:552-556.
- Schneider, K., Grafton, K., and Kelly, J.D. 2001. QTL analyses of resistance to Fusarium root rot in bean. *Crop Science* 41:535-542.
- Sicard, D., Michalakis, Y., Dron, M., and Neema, C. 1997. Genetic diversity and pathogenic variation of *Colletotrichum lindemuthianum* in the three centers of diversity of its host, *Phaseolus vulgaris*. *Phytopathology* 87:807-813.
- Singh, S.P., Muñoz, C.G., and Teran, H. 2001. Registration of common bacterial blight resistant dry bean germplasm VAX 1, VAX 3, and VAX 4. *Crop Science* 41:275-276.
- Singh, S.P., and Muñoz, C.G. 1999. Resistance to common bacterial blight among *Phaseolus* species and common bean improvement. *Crop Science* 39:80-89.
- Singh, S.P., Nodari, R., and Gepts, P. 1991. Genetic diversity in cultivated common bean. I. Allozymes. *Crop Science* 31:19-23.
- Souza, T.L.P.O., Alzate-Marín, A.L., Dessaune, S.N., Nunes, E.S., Queiroz, V.T., Moreira, M.A., and Barros, E.G. 2007. Inheritance study and validation of SCAR molecular marker for rust resistance in common bean. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 7:11-15.
- Staub, J.E., Kuhns, L.J., Grun, P., and May, B. 1982. Stability of potato tuber isozymes under different storage regimes. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 107:405-408.
- Stavely, J.R. 1998. Recombination of two major dominant rust resistance genes that are tightly linked in repulsion. *Bean Improvement Cooperative* 41:17-18.
- Sturtevant, H. 1913. The linear arrangement of six sex linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. *Journal of Experimental Zoology* 14:43-59.
- Tarán, B., Michaels, T.E., and Pauls, K.P. 1998. Stability of association of molecular markers and common bacterial blight resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Breeding* 117:553-558.
- Tarán, B., Thomas, E.M., and Pauls, K.P. 2002. Genetic mapping of agronomic traits in common bean. *Crop Science* 42:544-556.
- Taylor, J.D., Teverson, D.M., Allen, M.A., and Pastor-Corrales, M.A. 1996a. Identification and origin of races of

- Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* from Africa and other bean growing areas. *Plant Pathology* 45:469-478.
- Taylor, J.D., Teverson, D.M., and Davis, J.H.C. 1996b. Sources of resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* races in *Phaseolus vulgaris*. *Plant Pathology* 45:479-485.
- Urrea, C.A., Miklas, P.N., Beaver, J.S., and Riley, R.H. 1996. A codominant RAPD marker useful for indirect selection of BGMV resistance in common bean. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 121:1035-1039.
- Vallejos, C., Skroch, P., and Nienhuis, J. 2001. *Phaseolus vulgaris*-The Common Bean. Integration of RFLP and RAPD-Based Linkage Maps. pp. 301-317. In: R.L. Phillips, and I. Vasil (eds.). *DNA-Based Markers in Plants*. Kluwer. Dordrecht, The Netherlands. 529 p.
- Vandemark, G.J., and Miklas, P.N. 2002. A fluorescent PCR assay for the codominant interpretation of a dominant SCAR marker linked to the virus resistance allele bc-12 in common bean. *Molecular Breeding* 10:193-201.
- Vandemark, G.J., and Miklas, P.N. 2005. Genotyping common bean for the potyvirus resistance alleles I and bc-12 with a multiplex real-time polymerase chain reaction assay. *Phytopathology* 95:499-505.
- Vélez, J.J., Bassett, M.J., Beaver, J.S., and Molina, A. 1998. Inheritance of resistance to bean golden mosaic virus in common bean. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 123:628-631.
- Vodenicharova, M.S. 1989. Use of proteins as molecular genetic markers in plants. *Genetics Selection* 22:269-277.
- Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., Van der Lee, T., Hornes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., Kuiper, M., and Zabeau, M. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23:4407-4414.
- Williams, J.G.K., Kubelik, A.R., Livak, K.J., Rafalksi, J.A., and Tingey, S.V. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18:6531-6535.
- Yaish, M.W.F., and Pérez de la Vega, M. 2003. Isolation of (GA)(n) microsatellite sequences and description of a predicted MADS-Box sequence isolated from common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Genetics and Molecular Biology* 26:337-342.
- Young, R.A., Melotto, M., Nodari, R.O., and Kelly, J.D. 1998. Marker assisted dissection of the oligogenic anthracnose resistance in common bean cultivar, G 2333. *Theoretical Applied Genetics* 96:87-94.
- Yu, K.F., Park, S.J., and Poysa, V. 1999. Abundance and variation of microsatellite DNA sequences in beans (*Phaseolus* and *Vigna*). *Genome* 42:27-34.
- Yu, K., Park, S.J., Zhang, B., Haffner, M., and Poysa, V. 2004. An SSR marker in the nitrate reductase gene of common bean is tightly linked to a major gene conferring resistance to common bacterial blight. *Euphytica* 138:89-95.
- Zizumbo-Villarreal, D., Colunga-García, M.P., Payró de la Cruz, E., Delgado-Valerio, P., and Gepts, P. 2005. Population structure and evolutionary dynamics of wild-weedy-domesticated complexes of common bean in a Mesoamerican region. *Crop Science* 35:1073-1083.