

Flujos de germoplasma en las Américas. 30 años de distribución de muestras de frijol por parte del Centro Internacional de Agricultura Tropical¹

Samy Gaiji², Daniel G. Debouck³

Durante los últimos treinta años, la colección de frijol conservada en el banco de germoplasma del CIAT se ha distribuido casi en su totalidad aproximadamente nueve veces. El sistema de acceso abierto ha beneficiado a todos los países, empezando por aquellos que son centros de origen de la diversidad, y aquellos donde el frijol se ha introducido posteriormente. Aún sin cuantificar los beneficios derivados del avance en el entendimiento de la genética o el valor socioeconómico de la producción para el autoconsumo, es claro que la inversión hecha en el esfuerzo de conservación ha rendido un beneficio mucho mayor que los costos de conservación.



Foto: D. Debouck/CIAT.

¹ Este texto expresa la opinión de sus autores y no refleja, necesariamente, el punto de vista de Bioversity International, de la FAO ni de sus miembros.

² Head of Informatics, Global Biodiversity Information Facility (GBIF) Secretariat. Copenhagen, Dinamarca. sgaiji@gbif.org. Samy Gaiji fue Investigador Senior y Coordinador del CGIAR System-wide Information Network for Genetic Resources (SINGER), hasta Junio de 2008.

³ Jefe, Unidad de Recursos Genéticos, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.

Resumen

El banco de germoplasma del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) mantiene 36.000 materiales de frijol, la mayoría de *Phaseolus vulgaris*, originarios de Mesoamérica y Suramérica. CIAT distribuye 5000-6000 muestras/año a usuarios alrededor del mundo. Un análisis de los patrones de distribución de estas muestras revela que los científicos del CGIAR, la mayoría fitomejoradores del CIAT, recibieron 54% de los materiales, para estudiarlos y encontrar resistencia a insectos y enfermedades y tolerancia a sequía y suelos pobres. Estos materiales se usaron para producir 230 variedades mejoradas que fueron distribuidas a usuarios en países en desarrollo en Latinoamérica y África, cuyo valor en aumento de producción se ha calculado en US\$1.15 mil millones. Se han distribuido también materiales a universidades y sistemas nacionales de investigación agrícola (790 usuarios en varios países). Sus investigaciones han aumentado nuestro conocimiento de la evolución, domesticación y genética de los frijoles. Un análisis de flujos entre regiones demuestra que esta colección ha beneficiado a usuarios de varias regiones del mundo. Aun los usuarios en Mesoamérica, principal donante de muestras, obtuvieron un mayor número de materiales que los que donaron. Las actividades de colección, conservación e intercambio de materiales representan una valiosa inversión y una necesidad para el desarrollo agrícola.

Palabras claves: Frijol, *Phaseolus vulgaris*; recursos genéticos; germoplasma; bancos de germoplasma; conservación del germoplasma; acuerdos internacionales; redes de investigación; América Latina; Mesoamérica; CIAT.

Summary

Germplasm flows in the Americas: 30 years of distribution of bean samples by the International Centre for Tropical Agriculture.

The genebank of the International Centre for Tropical Agriculture (CIAT) holds 36,000 accessions of beans, of which the majority are *Phaseolus vulgaris*, most of it originating in Mesoamerica and South America. CIAT has distributed 5,000-6,000 samples/yr to users around the world. An analysis of the patterns of distribution of samples revealed that CGIAR scientists, for the most part/mostly CIAT's bean breeders, received 54% of the total distributions, screening almost all the conserved material for resistance to pests and diseases and tolerance to drought and poor soils. They used these materials to produce and make available 230 improved varieties to users in developing countries in Latin America and Africa, the value of which, in increased production, has been estimated to over USD \$1.15 billion. Material has also been distributed to universities and national research programmes (790 users in various countries). Research carried out with these materials has contributed to our understanding of the evolution, domestication and genetics of beans. An analysis of flows between regions revealed that the collection has benefited users from around the world. Even users from the Mesoamerican region obtained more samples from the genebank than the number donated. The continued collection, conservation and exchange of plant materials represent a valuable investment that is necessary for continuing agricultural development.

Keywords: Bean; *Phaseolus vulgaris*; genetic resources; germplasm; genebank; germplasm conservation; international agreements; research networks; Latin American; Mesoamerica; CIAT.

Introducción

Una de las actividades claves de los centros internacionales de investigación agrícola del Grupo Consultivo para la Investigación Agrícola Internacional (CGIAR, por sus siglas en inglés; www.cgiar.org) es el mantenimiento de 11 bancos de germoplasma, los cuales albergan colecciones de materiales en fideicomiso para la población del mundo y disponible para el uso de todos. Las variedades nativas de las Américas representan la mayor proporción de especies en estas colecciones. Los fitomejoradores han aprovechado estas colecciones con la finalidad principal de aumentar la disponibilidad y calidad de alimentos para la población de los países en desarrollo (FAO 1998). Debido a una reducción del apoyo financiero a estos centros, el financiamiento de los bancos de germoplasma no ha incrementado en proporción a los costos de mantenimiento. Cuando los bancos de germoplasma enfrentan limitaciones financieras, es importante demostrar el valor de estas colecciones, asociado al uso de los materiales para la investigación y el fitomejoramiento. Una forma de medir este uso es cuantificando los flujos de germoplasma hacia los usuarios. Este estudio analiza los flujos de germoplasma de la colección de frijol conservada por el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), uno de los centros del CGIAR, hacia diferentes usuarios en diferentes regiones entre 1973 y 2000. El análisis permite entender mejor el nivel de interdependencia entre los agricultores de las Américas y los de otras partes del mundo, así como la importancia de la colección de frijol del CIAT para la investigación y el desarrollo de la agricultura en Latinoamérica y otras partes del mundo.

La colección de frijol en el CIAT

Para más de 300 millones de personas en el mundo, el frijol (*Phaseolus*

vulgaris L.) es parte central y asequible de la dieta diaria. Este cultivo es la leguminosa de grano o menestra alimenticia más importante a nivel mundial. La cosecha global es de 18 millones de toneladas métricas al año, evaluada en 11000 millones de dólares americanos (FAOStat 2005). El frijol común fue domesticado hace más de 7000 años en dos centros de diversidad – Mesoamérica (México y América Central) y la región andina de Suramérica (Chacón et ál. 2005, Gepts 1998). Las variedades de frijol se cultivan desde el nivel del mar hasta 3000 msnm. En su mayoría, los productores son agricultores con lotes pequeños (de menos de una hectárea), sin riego, con poco o ningún fertilizante o pesticida (Singh 1999). Meso y Suramérica son las regiones de mayor producción; sus ocho millones de hectáreas producen casi la mitad de la producción mundial. El frijol fue introducido al África sub-sahariana hace siglos; la producción se concentra en áreas densamente pobladas del África oriental, la región de los grandes lagos y las partes montañosas de África del Sur (Singh 1999).

La colección mundial de *Phaseolus* es mantenida en fideicomiso para la población mundial en un banco de germoplasma operado por la Unidad de Recursos Genéticos en la sede del CIAT en Palmira, Colombia. El centro cuenta con tres estaciones adicionales en el país, cada una en diferentes condiciones ecológicas, donde se puede llevar a cabo la multiplicación y renovación de semilla de diferentes variedades. La colección cuenta con casi 36.000 muestras de 44 taxa, de las cuales 26.500 son *Phaseolus vulgaris* cultivado. Aproximadamente 1300 son formas silvestres del frijol común y el resto son otras especies cultivadas o parientes silvestres distantes del frijol común (www.ciat.cgiar.org/, datos del 24 octubre 2006). Esta colección contiene 15% de las muestras de frijol conservadas a nivel

mundial (FAO 1998). Considerando que 97% de las muestras son de variedades nativas, es probable que esta colección sea la más representativa del germoplasma conservado *ex situ* (Singh 2001).

Los investigadores del Programa de Frijol en el CIAT llevan a cabo investigaciones y fitomejoramiento usando estos recursos genéticos. Uno de los objetivos principales de los programas de mejoramiento del CIAT es la identificación y desarrollo de germoplasma tolerante a la sequía y a la baja fertilidad del suelo (Ishitani et ál. 2004). La combinación de tolerancia al estrés y resistencia a enfermedades y plagas es otro tema de interés de los programas de investigación del CIAT (Beebe y Pastor-Corrales 1991). Con miras a alcanzar estos objetivos, los científicos ‘frijoleros’ del CIAT evalúan continuamente la colección, seleccionan el germoplasma con resistencias a plagas y enfermedades y luego hacen una acumulación en ‘pirámide’ de genes de resistencia en materiales agrónomicamente idóneos (Singh 2001).

Los recursos fitogenéticos conservados por el CIAT formaban parte de las colecciones adscritas a la FAO hasta 2006, cuando pasaron a formar parte del sistema multilateral del Tratado Internacional sobre los Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura (el Tratado; ver Frison et ál. y Esquinas y Hilmi, pág. 9 y 20 en este número). Bajo los términos de estos dos arreglos legales (el acuerdo con la FAO y el Tratado), el CIAT ha facilitado materiales de su colección de germoplasma, sin costo, a agricultores, asociaciones campesinas, fitomejoradores, agrónomos, servicios de extensión, universidades e institutos de biodiversidad. En promedio, el CIAT distribuye cada año entre 5000 y 6000 muestras en respuesta a pedidos de todas partes del mundo. Los materiales del banco de germoplasma pueden ser

usados en investigación para fitomejoramiento, evaluación agronómica, multiplicación de semilla y capacitación en conservación genética. A veces se distribuye material colectado en campos de cultivos y fuentes silvestres; otras solicitudes se enfocan hacia las líneas seleccionadas y mejoradas, productos de las actividades de fitomejoramiento de los investigadores del CIAT, quienes trabajan con los materiales del banco de germoplasma.

Desde el establecimiento del CIAT en 1967, los programas nacionales de investigación agrícola en 39 países han distribuido 362 variedades de frijol, 238 en América Latina y 111 en África, desarrolladas a partir de germoplasma suministrado por el centro (Voyses 2000). Estas variedades se han sembrado en un total de aproximadamente 2,4 millones de hectáreas y han generado un beneficio acumulado de 1,15 mil millones de dólares americanos (base 1990) (Johnson et ál. 2003).

Patrones en el uso de los recursos genéticos de frijol del CIAT

Al analizar los flujos de germoplasma de frijol desde el CIAT durante las últimas tres décadas, se observa una reducción notable en el número de muestras distribuidas anualmente (Fig. 1). Si bien en 1988 el número

total de muestras distribuidas llegó a un máximo de más de 35.000, este número ha bajado desde entonces. En los últimos diez años, la distribución no ha superado las 9000 muestras por año. Para tratar de entender este patrón, se llevó a cabo un análisis más profundo de los datos digitalizados y manejados por la Unidad de Recursos Genéticos del CIAT durante el periodo 1973-2003. La Unidad mantiene un banco de datos digitalizado que incluye información sobre pasaporte, características del material conservado y tipo de institución receptora de materiales (e.g. sistema nacional de investigación agraria, centro del CGIAR, compañía comercial, organización no gubernamental, agricultores, etc.) (Cuadro 1).

Los científicos del CGIAR son los que más han solicitado germoplasma. A lo largo de 30 años, han solicitado 31.242 materiales distintos, o sea el 88% del total de la colección conservada de frijol. Esta amplia diversidad de materiales ha sido usada principalmente por la unidad de fitomejoramiento y otras unidades de investigación del Programa de Frijol del CIAT, donde los investigadores trabajan con la finalidad de encontrar genes de resistencia a diferentes tipos de estrés y de mejorar el rendimiento de las distintas clases comerciales

de grano. A lo largo de 20 años, el número de transacciones hacia este tipo de usuarios (1898) representaba el 54% del total de transacciones por parte del banco de germoplasma. En promedio, cada material ha sido distribuido más de seis veces. Esta intensidad de uso puede explicarse por la cercanía física entre las unidades de investigación del CIAT y el banco de germoplasma, y pone de manifiesto la integración de las actividades del banco con los programas de investigación del CIAT. El número promedio de materiales por transacción (104,5) para este grupo de usuarios es uno de los más altos.

En conjunto, los sistemas nacionales de investigación agraria y las universidades solicitaron 28% del número total de muestras distribuidas; esto representa más de 790 usuarios, o sea más del 70% del número total de receptores. Sin embargo, tanto el promedio de materiales por transacción como el promedio de veces que un mismo material fue distribuido son menores. Una fracción importante de la diversidad aún no ha sido utilizada por este tipo de solicitante (sistemas nacionales de investigación agraria: 17.902; universidades: 23.119). La Fig. 2 y el Cuadro 2 muestran que el crecimiento en el volumen de flujos de germoplasma desde 1973

Cuadro 1.

Resumen de flujos de germoplasma de frijol por tipo de usuarios receptores

Tipo de usuario receptor	Número de materiales distintos distribuidos	Número de muestras distribuidas	Número de receptores distintos	Número de transacciones	Número promedio de veces que un material ha sido distribuido	Número promedio de materiales por transacción
CGIAR	31.242	198.310	226	1.898	6,3	104,5
Sistemas nacionales de investigación agraria	17.310	48.262	334	650	2,8	74,2
Universidad	12.093	29.876	357	673	2,5	44,4
Organización regional	2.434	3.145	76	134	1,3	23,5
Banco germoplasma	908	943	7	9	1,0	104,8
Compañía comercial	547	600	41	52	1,1	11,5
ONG	329	349	18	23	1,1	15,2
Otros	466	510	33	42	1,1	12,1
Total		281.995	1.092	3.481		

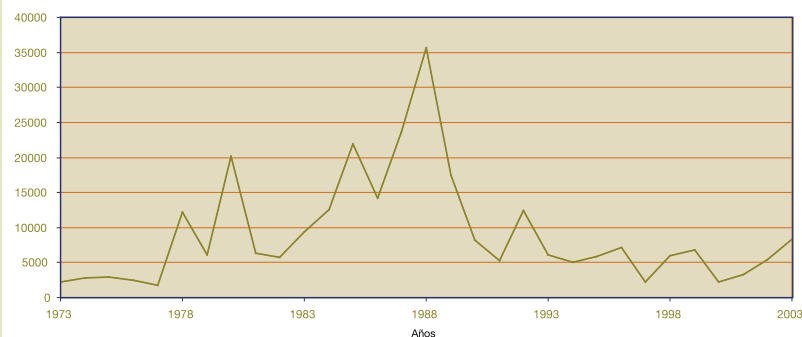


Figura 1. Distribución de muestras de frijol por año, del banco de germoplasma del CIAT (1973-2003)

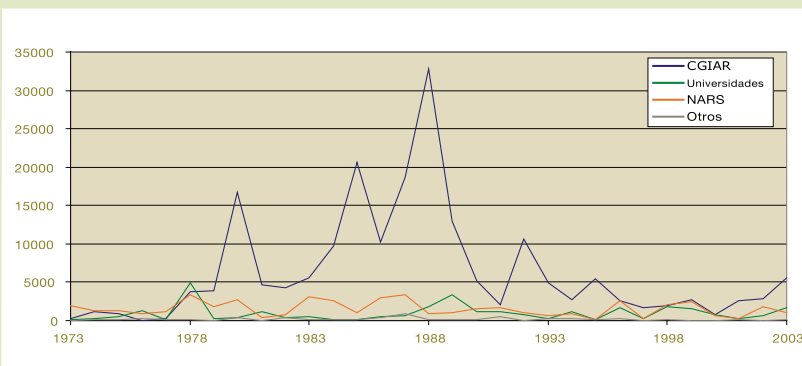


Figura 2. Distribución de muestras del banco de germoplasma del CIAT por tipo de usuario receptor en el periodo 1973-2003

hasta 1988 se debió principalmente al aumento de la demanda por parte de los científicos del CGIAR. En ese año, la demanda del CGIAR representó el 92% del total de materiales distribuidos. Después de 1988, este porcentaje disminuyó de manera significativa hasta llegar a estar por debajo de las cantidades recibidas por usuarios externos al CGIAR

(1998: 32%; 1999: 40%; 2000: 34%).

El Cuadro 2 refleja la distribución de muestras a través de 30 años. Mientras que la distribución a científicos del Grupo CGIAR aumentaba rápidamente entre 1973 y 1988, se redujo de manera sustancial en los siguientes años. La distribución a receptores que no pertenecen al CGIAR se ha mantenido estable,

con un promedio anual de distribución de 3000 a 4200 muestras. Durante los cinco últimos años del periodo (1999-2003), la proporción entre receptores CGIAR y receptores no CGIAR ha fluctuado alrededor del 50% de muestras distribuidas. El análisis de la distribución de cada material de la colección de frijol del CIAT se resume en la Fig. 3. Se ve que el 10,5% del total de la colección jamás ha sido distribuido; este porcentaje es muy bajo en comparación con otras colecciones del CGIAR, y aún más comparado con colecciones fuera del CGIAR. La mitad de la colección ha sido distribuida entre una y siete veces. Un 10% de la colección ha sido distribuido más de diecisiete veces. Sin embargo, más del 40% de la colección de frijol del CIAT jamás ha sido aprovechada afuera del CGIAR, lo que indica que una amplia diversidad aún no ha sido utilizada por los usuarios externos.

El Cuadro 3 presenta las regiones fuentes y destinatarias de materiales del banco de germoplasma del CIAT para los diez flujos más importantes. Mesoamérica y Suramérica, los dos principales centros de diversidad, han provisto más del 40% de todas las muestras distribuidas. El mayor flujo desde el banco de germoplasma del CIAT fue de materiales mesoamericanos distribuidos a la región mesoamericana (casi 16.000 muestras que representan casi el 58% de los materiales disponibles). Usuarios mesoamericanos solicitaron y recibieron casi un 35% de

Cuadro 2.

Resumen de la distribución de muestras entre receptores CGIAR y no CGIAR

Periodo	Distribución a receptores no CGIAR			Distribución a receptores CGIAR			Total
	Muestras por año	Variación (%)	% del total	Muestras por año	Variación (%)	% del total	
1973-1978	3632		36,2	6413		63,8	10.045
1979-1983	4195	16	35,0	7779	21	65,0	11.975
1984-1988	3951	-6	16,8	19518	151	83,2	23.469
1989-1993	3327	-16	19,5	13709	-30	80,5	17.036
1994-1998	2597	-22	40,2	3862	-72	59,8	6.459
1999-2003	3103	19	48,5	3298	-15	51,5	6.401

Cuadro 3.
Los diez flujos más importantes de germoplasma de frijol entre regiones

Proveniente de	Materiales disponibles	Distribuido a	Materiales únicos distribuidos	Porcentaje de materiales distribuidos	Número de muestras distribuidas
Mesoamérica	10.966	Mesoamérica	6.322	57,7	15.802
Mesoamérica	10.966	Suramérica	3.151	28,7	5.364
Mesoamérica	10.966	América Norte	3.103	28,3	5.135
Mesoamérica	10.966	África sub-sahariana	1.342	12,2	2.775
Mesoamérica	10.966	Europa	1.846	16,8	2.998
Europa	4.018	Mesoamérica	1.385	34,5	2.232
Suramérica	10.837	Mesoamérica	3.240	29,9	7.326
Suramérica	10.837	Suramérica	3.404	31,4	6.791
Suramérica	10.837	América Norte	2.609	24,1	4.640
Suramérica	10.837	Europa	2.052	18,9	2.892

las muestras de Europa y un 31% de los materiales suramericanos. Solamente el 31% de los materiales suramericanos fueron distribuidos dentro de esa misma región.

El Cuadro 4 se centra en las muestras solicitadas y recibidas por parte de usuarios en estas dos regiones. La región mesoamericana suministró 10.966 materiales a la colección de frijol del CIAT (Cuadro 3) y recibió 13.890 materiales en total de todas las regiones. Es decir, Mesoamérica es un beneficiario neto del sistema de acceso abierto del CGIAR, ya que recibió un mayor número de materiales únicos comparado con los materiales que donó. Para la región suramericana, las cifras muestran que si aún no llega a ser beneficiario neto en términos de materiales únicos, lo es en términos de muestras recibidas (15.405 muestras en total). El número de materiales únicos recibidos por las otras regiones es mayor que el número donado.

En la Fig. 4 se presenta un análisis de los flujos, considerando la región de procedencia del germoplasma comparado con la región donde están ubicados los receptores. Mientras que en 1983 aproximadamente el 50% de los materiales solicitados venían de otras regiones, esta proporción aumentó hasta llegar a representar cerca de 85% en 1991, 1995 y entre 2001 y 2003. La explicación puede estar en que los

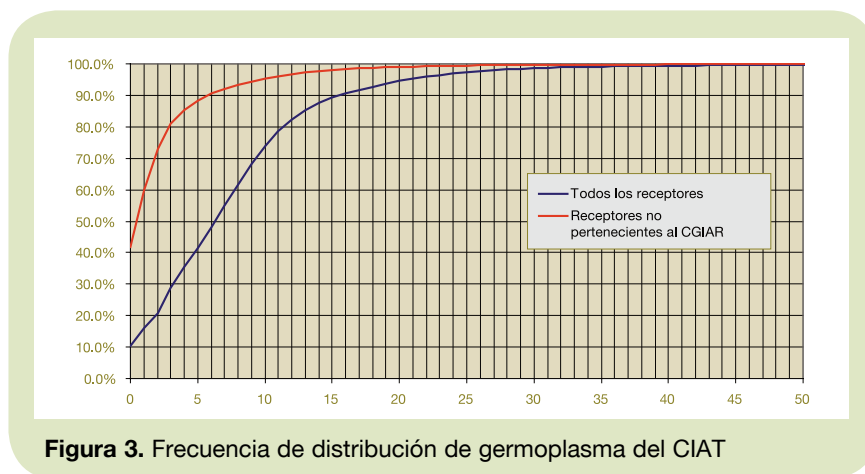


Figura 3. Frecuencia de distribución de germoplasma del CIAT

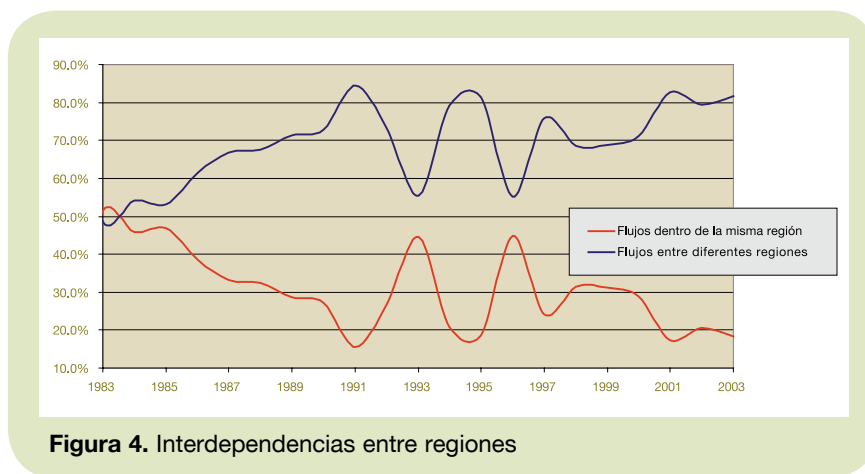


Figura 4. Interdependencias entre regiones

países que suministran su propio germoplasma al banco de germoplasma del CIAT logran acceso no sólo a su propio germoplasma, sino también al germoplasma de otras regiones, entre los cuales pueden encontrar genes de resistencia a

enfermedades y cruces para aumentar el rendimiento.

¿Qué podemos aprender de estos patrones de flujo?

Dos preguntas surgen de los patrones antes descritos.

Cuadro 4.
Flujos de germoplasma a Mesoamérica y Suramérica

Regiones receptoras	De la misma región			De otras regiones		
	Disponible	Materiales	Muestras	Disponible	Materiales	Muestras
Mesoamérica	10.966	6.322	15.802	23.291	7.568	15.151
Suramérica	10.837	3.404	6.791	24.375	5.052	8.614

1) ¿Por qué disminuyó el número de muestras distribuidas en los quince últimos años? La disminución de la demanda se dio principalmente entre los científicos del CGIAR, especialmente los fitomejoradores. Esto puede deberse a la reducción del apoyo financiero público a las actividades de mejoramiento de los centros y de sus socios en los países (Singh 2001). Otra explicación puede ser que después de llevar a cabo amplios estudios de la colección, por ejemplo, la resistencia contra antracnosis (Pastor-Corrales et ál. 1995), y la resistencia contra gorgojos (Schoonhoven y Cardona 1982), se han identificado las fuentes de resistencia y otras características de interés, de acuerdo con las prioridades básicas de mejoramiento y, por lo tanto, ya no hay necesidad de volver a solicitar la colección completa.

2) ¿Quiere decir esto que los fitomejoradores han encontrado la variabilidad que necesitaban? Parece que la respuesta es por lo menos parcialmente positiva (Voysest 2000), pues se han distribuido en América Latina 243 variedades mejoradas desarrolladas a partir de estos materiales. Sin embargo, para algunas enfermedades (p.e., bacteriosis común, moho blanco) la colección actual de frijol común no ha aportado las resistencias buscadas (Singh 2001); por ello hay interés en ampliar la búsqueda y/o buscar genes de resistencia en otras especies. Además, han surgido nuevas necesidades -por ejemplo en cuanto a calidad nutricional-; los estudios de la colección que buscan asegurar altos niveles de micronutrientes (hierro, zinc)

están dando las primeras variedades mejoradas en este sentido (Blair et ál. 2005).

La utilización de la colección por parte de usuarios no pertenecientes al CGIAR (p.e. universidades) se ha mantenido relativamente constante, situación que puede explicarse por su riqueza genética. Gracias a la utilización de dicha colección, los conocimientos sobre la diversidad genética de frijol (Freytag y Deboucq 2002, Muñoz et ál. 2006, Tohme et ál. 1996) y sobre su domesticación (Chacón et ál. 2005, Khairallah et ál. 1992) han progresado rápidamente. Estos conocimientos preliminares son imprescindibles para hacer una mejor conservación y un mejoramiento más efectivo. Igualmente han progresado los conocimientos sobre el mapa genético (p.e., Freyre et ál. 1998) y sobre la regulación génica de las proteínas del grano (Kami et ál. 2006).

En relación con los patrones de intercambio interregional, el caso del frijol común ofrece un ejemplo interesante de interdependencias. A partir de unos pocos focos de domesticación en Mesoamérica y la zona andina (Chacón et ál. 2005), algunas poblaciones evolucionaron junto con organismos herbívoros y enfermedades (Beebe et ál. 2000, Singh et ál. 1991), desarrollando así resistencia o tolerancia a estos organismos patógenos (antracnosis: Pastor-Corrales et ál. 1995, mancha angular: Guzmán et ál. 1995, *Rhizobium*: Aguilar et ál. 2004). Como consecuencia, se han encontrado y se seguirán encontrando fuentes de resistencia entre las colecciones o las poblaciones de frijoles silvestres (Guzmán et ál. 1995). Los cruzamientos entre razas

de variedades han contribuido a aumentar la producción. En un gran número de casos el fitomejorador es reacio a volver a fuentes 'primitivas' de variación y prefiere usar material ya mejorado, el cual también puede encontrarse en la colección. Como bien lo dijera Harlan (1978), en cualquier muestra se encuentran características de interés; por lo tanto, cuanto más diversidad hay en una colección, mejor será la misma.

Conclusiones: beneficios de la conservación, el intercambio y la investigación

Durante los últimos treinta años, la colección de frijol conservada en el banco de germoplasma del CIAT se ha distribuido casi en su totalidad casi nueve veces (basado en el número de muestras distribuidas). El sistema de acceso abierto ha beneficiado a todos los países, empezando por aquellos que son centros de origen de la diversidad, y aquellos donde el frijol se ha introducido posteriormente. Aun sin cuantificar los beneficios derivados del avance en el entendimiento de la genética o el valor socioeconómico de la producción para el autoconsumo, es claro que la inversión hecha en conservación ha rendido un beneficio mucho mayor que los costos de conservación. La conservación y el acceso a la colección de frijol del CIAT han permitido a los agricultores luchar contra los riesgos en la producción. Por lo tanto, la colección representa un "seguro social" muy provechoso (Gepts 2006). Se pueden esperar beneficios semejantes en el futuro, tanto de la misma colección como de los intercambios e investigaciones que con ella se hagan. 🌱

Agradecimientos

Este trabajo ha sido posible gracias al apoyo financiero de los donantes del CGIAR a nuestras instituciones. Agradecemos también apoyos específicos de la Unión Europea, la USAID, el MADR de Colombia, y del Banco Mundial. Nos es grato señalar la cooperación de C. Llano, G. Rueda, M. Skofic, O. Toro, A.M. Torres y L. Snook en distintos aspectos de este trabajo.

Literatura citada

- Aguiar, OM; Riva, O; Peltzer, E. 2004. Analysis of *Rhizobium etli* and its symbiosis with wild *Phaseolus vulgaris* supports coevolution in centres of host diversification. *Proc. Natl. Acad. Sci. (USA)* 101: 13548-13553.
- Beebe, SE; Pastor-Corrales, M. 1991. Breeding for disease resistance. In Schoonhoven, A. van; Voysest, O. (eds.). *Common beans – Research for crop improvement*. Wallingford, UK, CABInternational. p. 561-617.
- Beebe, S; Skroch, PW; Tohme, J; Duque, MC; Pedraza, F; Nienhuis, J. 2000. Structure of genetic diversity among common bean landraces of Middle American origin based on correspondence analysis of RAPD. *Crop Sci.* 40: 264-273.
- Blair, MW; Astudillo, C; Beebe, S. 2005. Analysis of nutritional quality traits in an Andean recombinant inbred line population. *Annu. Rept. Bean Improvement Coop. (USA)* 48: 52-53.
- Chacón, MI; Pickersgill, SB; Debouck, DG. 2005. Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. *Theor. Appl. Genet.* 110: 432-444.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 1998. *The state of the world's plant genetic resources for food and agriculture*. Rome, IT. p. 510
- FAOSTAT. 2005. <http://faostat.fao.org>
- Freyre, R; Skroch, PW; Geffroy, V; Adam-Blondon, AF; Shirmohamadali, A; Johnson, W; Llaca, V; Nodari, RO; Pereira, P; Tsai, SM; Tohme, J; Dron, M; Nienhuis, J; Vallejo, CE; Gepts, P. 1998. Towards an integrated linkage map of common bean. 4. Development of a core map and alignment of RFLP maps. *Theor. Appl. Genet.* 97: 847-856.
- Freytag, GF; Debouck, DG. 2002. Taxonomy, distribution, and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionoideae) in North America, Mexico and Central America. *SIDA Bot. Misc.* 23: 1-300.
- Gepts, P. 1998. Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. *HortScience* 33: 1124-1130.
- _____. 2006. Plant genetic resources conservation and utilization: the accomplishments and future of a societal insurance policy. *Crop Sci.* 46: 2278-2292.
- Guzmán, P; Gilbertson, RL; Nodari, R; Johnson, WC; Temple, SR; Mandal, D; Mkandawire, ABC; Gepts, P. 1995. Characterization of variability in the fungus *Phaeoisariopsis griseola* suggests coevolution with the common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Phytopathology* 85: 600-607.
- Harlan, JR. 1978. Sources of genetic defense. *Ann. NY Acad. Sci.* 287: 345-356.
- Ishitani, M; Rao, IM; Wenzl, P; Beebe, S; Tohme, J. 2004. Integration of genomics approach with traditional breeding towards improving abiotic stress adaptation: drought and aluminum toxicity as case studies. *Field Crop Res.* 90: 35-45.
- Johnson, NL; Pachico, D; Voysest, O. 2003. The distribution of benefits from public international germplasm banks: the case of beans in Latin America. *Agric. Econ.* 29: 277-286.
- Kami, J; Poncet, V; Geffroy, V; Gepts, P. 2006. Development of four phylogenetically-arrayed BAC libraries and sequence of the APA locus in *Phaseolus vulgaris*. *Theor. Appl. Genet.* 112: 987-998.
- Khairallah, MM; Sears, BB; Adams, MW. 1992. Mitochondrial restriction fragment length polymorphisms in wild *Phaseolus vulgaris* L.: insights on the domestication of the common bean. *Theor. Appl. Genet.* 84: 915-922.
- Muñoz, LC; Duque, MC; Debouck, DG; Blair, MW. 2006. Taxonomy of tepary bean and wild relatives as determined by amplified fragment length polymorphism (AFLP) markers. *Crop Sci.* 46: 1744-1754.
- Pastor-Corrales, MA; Otoyá, MM; Molina, A; Singh, SP. 1995. Resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Middle America and Andean South America in different common bean races. *Plant Dis.* 79: 63-67.
- Schoonhoven, A. van; Cardona, C. 1982. Low levels of resistance to the Mexican bean weevil in dry beans. *J. Econ. Entomol.* 75: 567-569.
- Singh, SP. 1999. Production and utilization. In Singh, SP. (ed.). *Common bean improvement in the twenty-first century*. Dordrecht, NL, Kluwer Academic Publishers. p. 1-24.
- _____. 2001. Broadening the genetic base of common bean cultivars: a review. *Crop Sci.* 41: 1659-1675.
- _____; Gepts, P; Debouck, DG. 1991. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). *Econ. Bot.* 45: 379-396.
- Tohme, J; González, DO; Beebe, S; Duque, MC. 1996. AFLP analysis of gene pools of a wild bean core collection. *Crop Sci.* 36: 1375-1384.
- Voysest, OV. 2000. Mejoramiento genético del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). Legado de variedades de América Latina 1930-1999. Cali, CO, CIAT. 195 p.