

Consideraciones taxonómicas y evolutivas sobre *Phaseolus*:
implicaciones para la bioseguridad y la valoración de sus
recursos genéticos en el Perú

D.G. Debouck

Cali, Colombia, 22 de mayo de 2020



PLAN

1. Cuántas especies de frejol hay en el Perú, y cuáles son?
2. Cuáles son las relaciones entre estas especies, si las hay?
3. Cuáles son las relaciones entre estas especies y la gente?

- Conservación *in situ* en áreas protegidas



- identificación y ubicación de las poblaciones de las distintas especies
- identificación de riesgos (deforestación) y de promotores (polinizadores, *Rhizobium*)

- Conservación *ex situ* en bancos de germoplasma



- identificación de materiales con diversidad genética única
- riesgo de extinción inmediata; posibilidad de uso (p.ej. fitomejoramiento)

- Manejo en fincas de agricultores



- flujo de genes: especies compatibles, polinizadores, repetición, espacio
- presiones de selección ← cultura original, duración de las mismas, espacio



Quizz: ¿cuál de estas leguminosas creciendo silvestres en el Perú es un frejol?



Phaseolus adenanthus



Phaseolus atropurpureus



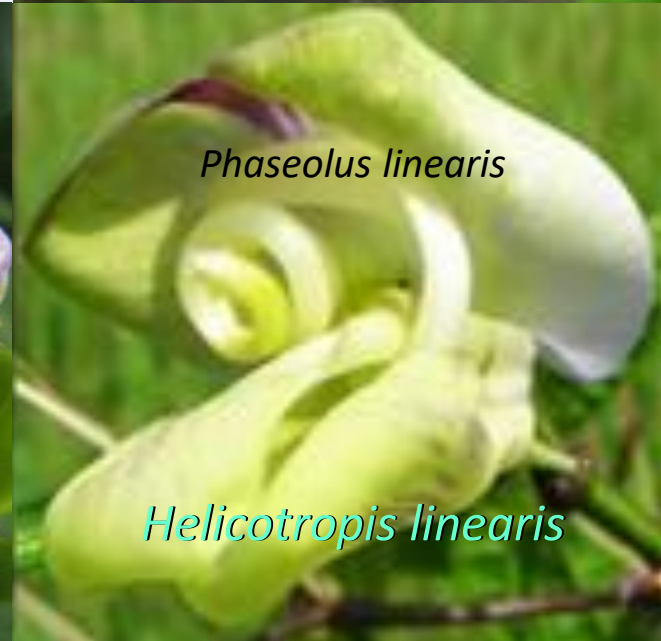
Phaseolus peduncularis



Phaseolus candidus



Phaseolus caracalla



Phaseolus linearis

Leptospron adenanthum

Macroptilium atropurpureum

Ancistrotropis peduncularis

Condylostylis candida

Cochliasanthus caracalla

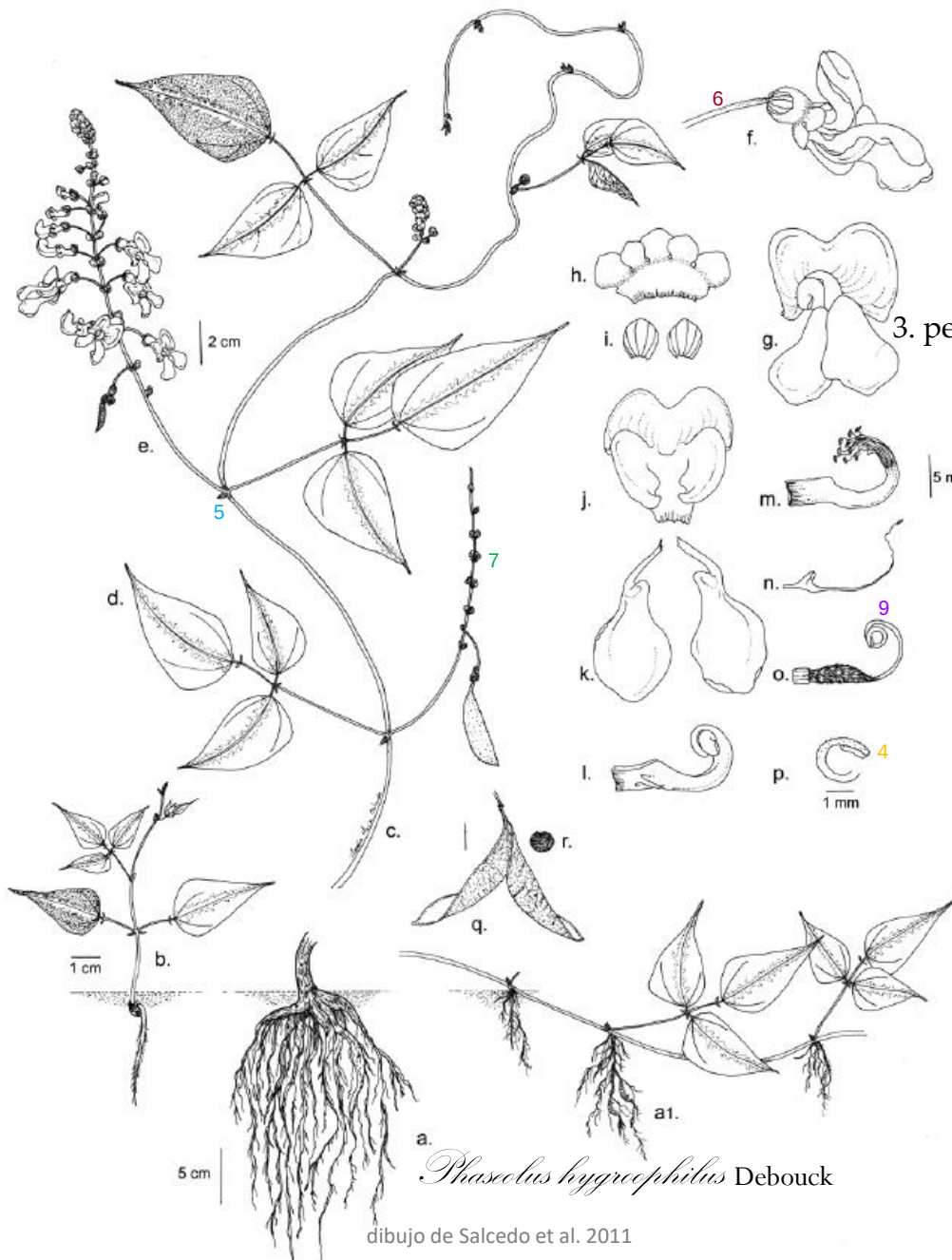
Helicotropis linearis

Respuesta: ninguna! Pertenecen a otros géneros, no a *Phaseolus sensu stricto* (1978)

ver trabajos de: Delgado-Salinas et al. 2011; Lackey 1983; Maréchal et al. 1978, 1981; Schrire 2005

1978

qué es un frejol ?



1. todas Leguminosas Neotropicales

2. hojas trifolioladas con estípulas y estipelas

3. pelos uncinados sobre partes aéreas ($\Leftrightarrow$ *Vigna*, *Macroptilium*)

4. estilo con brocha interna

5. estípulas sin extensión ($\Leftrightarrow$ *Vigna Catiang*)

6. largo del pedicelo = o > calyx ($\Leftrightarrow$ *Vigna*, *Macroptilium*)

7. brácteas 1^{arias} permanentes ($\Leftrightarrow$ *Vigna*, *Macroptilium*)

8. ausencia de glándulas pedicelares ($\Leftrightarrow$ *Vigna Catiang*)
(presentes en estipelas y bracteolas)

9. estilo con 1.5-2 espirales ($\Leftrightarrow$ *Vigna*, *Macroptilium*)

10. estilo sin extensión ($\Leftrightarrow$ *Vigna*)

11. parte terminal del estilo caduca ($\Leftrightarrow$ *Lablab*)

12. vainas sin 'paredes' internas ($\Leftrightarrow$ *Strophostyles*)

1. Cuántas especies de frejol hay en el Perú, y cuáles son?

PHASEOLUS.

491

PHASEOLUS:—

glaber, Schlecht. in *Linnaea*, xii. (1838) 327.—Mexic.
glaberrimus, Steud. Nom. ed. II. ii. 317.—P. Mungo.
glyciniformis, Weinm. in *Flora*, iv. (1821) t. 29.—
China.
gonospermus, Savi, in Mem. Phas. iii. (1826) 21. f. 19
= vulgaris.
gracilis, Poepp. ex Benth. in Ann. Wien. Mus. ii.
(1838) 141.—Cuba.
Grahamianus, Wright & Arn. Prod. 244.—Ind. or.
Grandieri, Baill. in Bull. Soc. Linn. Par. i. (1838)
379.—Madag.
grandiflorus, Steud. Nom. ed. II. ii. 317.—Bras.
grandis, Buch-Ham. in Wall. Cat. n. 5602 = velutinus.
grandis, Dalt. & Gibb. Bomb. Fl. 72.—Ind. or.
haematacarpus, Savi, Mem. Phas. iii. (1826) 20. f. 17
= vulgaris.
hastatofolius, Mart. ex Benth. in Ann. Wien. Mus. ii.
(1838) 141 = semierectus.
helvolus, Linn. Sp. Pl. 724.—Am. bor.
helvolus, Crantz, Inst. ii. 21, sphalm.—prae.
Hernandezii, Savi, in Nuov. Giorn. Sc. iii. (1822) 310.
—Mexic.
heterophyllus, Humb. & Bonpl. ex Willd. Enum. Hort.
Berol. 753.—Mexic.
hirsutus, Steud. Nom. ed. II. ii. 317, sphalm.—
trineris.
hirsutus, Mart. ex Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838)
140 = lasiocarpus.
hirtus, Retz. Obs. iii. 38 = P. Mungo.
hirtus, Wall. Cat. n. 5593 = calcaratus.
hispanicus, Gromow, ex Traute. in Act. Hort. Petrop.
viii. (1838) 256, nomen.—Rossia.
hispidulus, Hassk. Cat. Hort. Bog. Alt. 270.—Malaya.
humifusus, Savi, in Mem. Acc. Torin. xxviii. (1835)
177.—Hab. ?
humilis, Hassk. Cat. Hort. Bog. Alt. 278 = chrysantha.
hysterinus, Dur. Ind. Sem. Hort. Burdig. (1806) 27.—
China.
incanum, Blanco, Fl. Filip. ed. i. 572 = lunatus.
incanum, Lina. Sp. Pl. 724 = lunatus.
incanum, Zoll. & Mor. Syst. Verz. Zoll. 4.—Java.
inocarpus, Fingerh. in Linnaea, x. (1836) 8 =
vulgaris.
Kirkii, Baker, in Oliver, Fl. Trop. Afr. ii. 194.—
Afr. trop.
Lambertianus, D. Dietr. Syn. Pl. iv. 1196 (Quid ?).—
Mexic.
lanatus, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838) 137,
sphalm. = lunatus.
lancolatus, Dalt. in Anal. Soc. Esp. Hist. Nat. x.
(1881) 262.—Porto Rico.
lasiocarpus, Mart. ex Benth. in Ann. Wien. Mus. ii.
(1838) 140.—Am. trop.
lathyroides, Linn. Sp. Pl. ed. II. 1018 = semierectus.
latifolius, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838) 139.—
Bras.
latifolius, Eaton & Wright, N. Am. Bot. ed. VIII. 353
= Rhynchosia latifolia.
latistylus, Macfad. Fl. Jamaica. i. 282 = lunatus.
leiospermus, Torr. & Gray, Fl. N. Am. i. 280 =
pauciflorus, Benth.
leptophyllus, G. Don, Gen. Syst. ii. 350.—Mexic.
leptospermus, Lag. Gen. & Sp. Nov. 22.—Mexic.
leptostachyus, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838)
139.—Mexic.
linacius, Zuccagni, in Roem. Collect. 143 = vulgaris.
linacius, Macfad. Fl. Jamaica. i. 279 = lunatus ?
linearis, H. B. & K. Nov. Gen. & Sp. vi. 445.—
Bras.
lobatus, Hook. Bot. Mag. t. 4076.—Reg. Argent.
lobatus, Roxb. ex Wight & Arn. Prod. 247 = aconitifo-
lius.
longipedunculatus, Mart. ex Benth. in Ann. Wien.
Mus. ii. (1838) 141.—Bras.
longifolius, Benth. l. c. 139.—Bras.
lucens, Wall. Cat. n. 5601 = Vigna lucens.
lunatus, Willd. ex Beurl. in Ver. Akad. Handl. Stockh.
1854 (1856) 122 = tenuiflorus.
lunatus, Haberle, Sel. Sem. Hort. Pesth. (1824) ex
Martens, Gartenbohe, 47 = vulgaris.
lunatus, Linn. Sp. Pl. 724.—Reg. trop. (cult.).
lupinoides, Fingerh. in Linnaea, x. (1836) 24 (cult.).—
Hab. ?
luteus, Blume, ex Miq. Fl. Ind. Bat. i. t. 200.—Java.
luyfoides, Steud. Nom. ed. II. ii. 317 = adenanthus.
macrocarpus, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838)
140.—Mexic.

PHASEOLUS:—

macrocarpus, Moench, Meth. 155 = lunatus.
macrocarpus, Poir. Encyc. Suppl. iii. 6.—Hab. ?
macrocarpus, A. Gray, Pl. Wright. ii. 33.—N. Mexic.
macrocarpus, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838) 140.
—Mexic.
macrostachyus, Ell. in Journ. Acad. Philad. i. ii.
(1818) 224 = perennis.
maculatus, Mart. Hort. Reg. Monac. (1829) 185
(Quid ?).—Hab. ?
maculatus, Schlecht. in Linnaea, xxi. (1848) 465 =
retusus, Benth.
marinus, Burm. Ind. Alt. [18] = semierectus.
maritimus, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838) 140
= semierectus.
maritimus, Salzm. ex Benth. in Mart. Fl. Bras. xv. t.
133 = membranaceus.
Martii, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838) 141.—
Bras.
Max, Linn. Sp. Pl. 725 = P. Mungo.
maximus, Roxb. Hort. Beng. [98] ; Fl. Ind. iii. 288 =
lunatus ?
melanospermus, Fingerh. in Linnaea, x. (1836) 8 =
vulgaris.
membranaceus, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838)
137.—Bras.
menispermoides, Eaton & Wright, N. Am. Bot.
ed. VIII. 353 = Rhynchosia menispermoides.
mesoleucus, Schranb. ex Link. Enum. Hort. Berol. ii.
232.—Bras.
mesianus, Mart. Hort. Reg. Monac. (1829) 185 =
vulgaris ?
micranthus, Hook. & Arn. Bot. Beech. Voy. 287.—
Mexic.
micranthus, Mart. & Gal. in Bull. Acad. Brux. x. ii.
(1843) 196.—Mexic.
microcarpus, Mart. Austr. Merk. Pf. 18. t. 12.—
Mexic.
microspermus, Hochst. ex Baker, in Oliver, Fl. Trop.
Afr. i. 197 = Vigna membranacea.
microspermus, Orleg. Hort. Matr. Dec. 130.—Cuba.
micranthus, Koch. Hort. Beng. 54 ; Fl. Ind. iii. 290.—
China.
Minomoo, Roxb. ex Wight & Arn. Prod. 246 =
P. Mungo.
modestus, Mart. ex Benth. in Ann. Wien. Mus. ii.
(1838) 138 = ciliatoides.
mollis, Hook. f. in Trans. Linn. Soc. xx. (1847) 228.—
Ins. Galap.
monoicus, Eaton & Wright, N. Am. Bot. ed. VIII. 353
= Amphicarpea monoica.
monophyllus, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838)
140.—Bras.
multiflorus, Willd. Sp. Pl. iii. 1030.—Mexic.
Mungo, Linn. Mant. i. 101.—Reg. trop.
Mungo, Wall. Cat. n. 5589 C = calcaratus.
nanus, Linn. Cent. Pl. i. 28 ; Moench. Acad. iv. 284 =
vulgaris.
nigerimus, Juss. ex Zuccagni, in Roem. Collect. 149 =
vulgaris.
nigricans, Haberle, ex Martens, Gartenbohe, 47 = vul-
garis.
obliquifolius, Mart. ex Benth. in Ann. Wien. Mus. ii.
(1838) 137.—Bras.
oblongifolius, Micheli, in Mem. Soc. Phys. Genév.
xxviii. (1838) n. vii. 27.—Parag.
oblongus, Savi, Mem. Phas. iii. 17. t. 10. f. 14 = vulgaris.
obovatus, R. Gr. in Wall. Cat. n. 5609 = Vigna retusa.
obvallatus, Schlecht. in Linnaea, xii. (1838) 828.—
Mexic.
epitrichus, Hochst. ex Baker, in Oliver, Fl. Trop.
Afr. ii. 198 = trineris.
ovalispermus, Fingerh. in Linnaea, x. (1836) 12, 21.
—Hab. ?
ovatus, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838) 139.—
Bras.
Pallier, Molina, Sagg. Chil. 130.—Chili.
palmatus, Forsk. Fl. Aegypt. Arab. 214 = aconitifo-
liatus.
penduratus, Mart. ex Benth. in Ann. Wien. Mus. ii.
(1838) 141.—Bras.
pauciflorus, Michx. Fl. Bor. Am. ii. 60 = perennis.
parviflorus, Nutt. ex Barton, Comp. Fl. Philad. ii. 81
= helvolus.
parviflorus, Schlecht. in Linnaea, xii. (1838) 825 =
heterophyllus.
parviflorus, Steene, Bot. Mat. Med. iv. 18.—Jamaic.
parvulus, Grob. in Cult. Bot. Gaz. vi. (1851) 217.—
N. Mexic.

PHASEOLUS:—

pasuorum, Mart. ex Benth. in Ann. Wien. Mus. ii.
(1838) 137 = peduncularis.
pauciflorus, Benth. l. c. 140.—Am. bor. occ.
pauciflorus, Dalt. in Hook. Kew Journ. iii. (1851) 209.
—Ind. or.
pauciflorus, Sesse & Mop. ex G. Don, Gen. Syst. ii.
356 = Lambertianus.
pedicellatus, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838)
137.—Mexic.
peduncularis, Barton, Comp. Fl. Philad. ii. 81 =
helvolus.
peduncularis, H. B. & K. Nov. Gen. & Sp. vi. 447.—
N. Granat.
pedunculatus, Spreng. Syst. iv. Cur. Post. 282 = prae-
perennis, Walt. Fl. Carol. 182.—Am. bor.
pictus, Cav. ex Steud. Nom. ed. II. ii. 317 = vulgaris.
pilosus, H. B. & K. Nov. Gen. & Sp. vi. 453.—Am.
austr.
pisiformis, Fingerh. in Linnaea, x. (1836) 24 =
lupinoides.
pisiformis, Schrad. ex Steud. Nom. ed. II. ii. 317 =
P. Mungo.
plus, Mart. ex Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838)
138.—Bras.
Pitcheri, Eaton & Wright, N. Am. Bot. ed. VIII. 353
= Amphicarpea Pitcheri.
platyspermus, Haberle, ex Steud. Nom. ed. II. ii. 317
= lunatus.
polymorphus, S. Wats. in Proc. Am. Acad. xvii.
(1881-82) 346.—Am. bor.
portoricensis, Bert. ex Spreng. Syst. iii. 253.—
Portorico.
praeox, Fingerh. in Linnaea, x. (1836) 17.—Hab. ?
prostratus, Benth. in Mart. Fl. Bras. xv. i. 192.—
Bras.
pruriens, Noronha, in Verh. Batav. Gen. v. (1790)
ed. i. Art. iv. 23 = Mucuna urens.
psoraloides, Wight & Arn. Prod. 244 = semierectus.
puberulus, H. B. & K. Nov. Gen. & Sp. vi. 451 =
lunatus.
pubescens, Blume, Cat. Gew. Buitenz. 93 = calcaratus.
pulvinatus, Wight, l. c. t. 202 = Vigna capensis.
quadrifarius, Baker, in Oliver, Fl. Trop. Afr. ii. 199 =
seq.
quadrifolius, Hochst. ex A. Rich. Tent. Fl. Abyss. i.
216 = Vigna vexillata.
radiatus, Linn. Sp. Pl. 725 = P. Mungo.
radicans, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838) 138 =
adenanthus.
reniformis, Eaton & Wright, N. Am. Bot. ed. VIII. 353
= Rhynchosia tomentosa, Hook. & Arn.
repens, R. Gr. in Wall. Cat. n. 5608 = Vigna
repens.
retusus, Benth. Pl. Hartw. 11.—Am. bor. occ. ; Mexic.
retusus, Moench, Meth. 155.—Ind. or.
Ricciardianus, Tenore, Ind. Sem. Hort. Neap. (1833)
4 ; et ex Savi, in Mem. Acc. Torin. xxxviii. (1835)
173. t. 3.—Hab. ?
romanus, Savi, Mem. Phas. iii. 17. t. 10. f. 20 = vulgaris.
rostratus, Wall. Pl. As. Rar. i. 50. t. 63 = adenanthus.
rotundifolius, A. Gray, Pl. Wright. ii. 34.—N. Mexic.
Roxburghii, Wight & Arn. Prod. 245 = P. Mungo.
rufus, Jacq. Hort. Vindob. i. 18.—Hab. ?
rufus, Micheli, in Mem. Soc. Phys. Genév. xxviii.
(1838) n. vii. 29.—Parag.
saccharatus, Macfad. Fl. Jamaica. i. 282 = lunatus.
saccharatus, Moench, Meth. 155.—Hab. ?
saccharatus, Stokes, Bot. Mat. Med. iv. 16.—Jamaic.
saponaceus, Savi, Mem. Phas. iii. 19. t. 10. f. 15 = vul-
garis.
scaber, Steud. Nom. ed. i. 610.—Hab. ?
scaberrulus, Miq. Fl. Ind. Bat. i. t. 107.—Java.
scaberrulus, Benth. ex S. Wats. in Proc. Am. Acad.
xvii. (1881-82) 346.—Mexic.
Schiedeanus, Schlecht. in Linnaea, xii. (1838) 823 =
atrocyaneus.
Schottii, Benth. in Ann. Wien. Mus. ii. (1838) 139 =
longifolius.
scalaroides, Jacq. Enum. Pl. Carib. 27.—Cuba.
semierectus, Linn. Mant. i. 100.—Reg. trop.
senegalensis, Gull. & Perr. Fl. Seneg. Tent. i. 217 =
adenanthus.
sepiarius, Dalt. in Hook. Kew Journ. ii. (1850) 33 =
Vigna capensis.
setulosus, Dalt. l. c. = P. Mungo.
sinensis, Hort. ex Schur, Enum. Pl. Transs. 177 =
vulgaris.

Proceso:

1. Estudiar los artículos originales (1753+)
2. Buscar los orígenes
3. Seleccionar las especies peruanas
4. Identificar los sinónimos/ *nomen nudum*
5. Estudiar los especímenes
6. Verificar con las definiciones genéricas
7. Tener claro el estado biológico (silv/ cult)

Aplicando la definición a los “*Phaseolus*” reportados para el Perú (1)

antes	en 2020
<i>Phaseolus adenanthus</i> G. Meyer	<i>Leptospron adenanthum</i> (G. Meyer) A. Delgado
<i>Phaseolus appendiculatus</i> Benth	<i>Condylostylis candida</i> (Vellozo) A. Delgado
<i>Phaseolus atropurpureus</i> (Mociño & Sessé) ex DC	<i>Macroptilium atropurpureum</i> (DC.) Urban
<i>Phaseolus augusti</i> Harms	<i>Phaseolus augusti</i> Harms
<i>Phaseolus bolivianus</i> Piper	<i>Phaseolus augusti</i> Harms
<i>Phaseolus bracteatus</i> Nees & Martius	<i>Macroptilium bracteatum</i> (Nees & Martius) Maréchal & Baudet
<i>Phaseolus caeduum</i> Martius ex Benth	<i>Leptospron adenanthum</i> (G. Meyer) A. Delgado
<i>Phaseolus campestris</i> Benth	<i>Macroptilium longepedunculatum</i> (Benth) Urban
<i>Phaseolus candidus</i> Vellozo	<i>Condylostylis candida</i> (Vellozo) A. Delgado
<i>Phaseolus canescens</i> Martens & Galeotti	<i>Macroptilium atropurpureum</i> (DC.) Urban
<i>Phaseolus caracalla</i> L.	<i>Cochliasanthus caracalla</i> (L.) Trew
<i>Phaseolus erythroloma</i> Martius ex Benth	<i>Macroptilium erythroloma</i> (Martius ex Benth) Urban
<i>Phaseolus hirsutus</i> Martius ex Benth	<i>Vigna lasiocarpa</i> (Benth) Verdcourt
<i>Phaseolus juruanus</i> Harms	<i>Vigna juruana</i> (Harms) Verdcourt
<i>Phaseolus lasiocarpus</i> Martius ex Benth	<i>Vigna lasiocarpa</i> (Martius ex Benth) Verdcourt
<i>Phaseolus lathyroides</i> L.	<i>Macroptilium lathyroides</i> (L.) Urban
<i>Phaseolus latidenticulatus</i> Harms	<i>Condylostylis latidenticulata</i> (Harms) A. Delgado

Aplicando la definición a los “*Phaseolus*” reportados para el Perú (2)

antes	en 2020
<i>Phaseolus linearis</i> H.B.K.	<i>Helicotropis linearis</i> (Kunth) A. Delgado
<i>Phaseolus longepedunculatus</i> Benth	<i>Macroptilium longepedunculatum</i> (Benth) Urban
<i>Phaseolus longifolius</i> Benth	<i>Vigna longifolia</i> (Benth) Verdcourt
<i>Phaseolus lunatus</i> L.	<i>Phaseolus lunatus</i> L.
<i>Phaseolus luteolus</i> (Jacquin) Gagnepain	<i>Vigna luteola</i> (Jacquin) Benth
<i>Phaseolus megatylus</i> Piper	<i>Sigmoidotropis megatyla</i> (Piper) A. Delgado
<i>Phaseolus pachyrrhizoides</i> Harms	<i>Phaseolus pachyrrhizoides</i> Harms
<i>Phaseolus peduncularis</i> H.B.K.	<i>Ancistrotropis peduncularis</i> (Fawcett & Rendle) A. Delgado
<i>Phaseolus pilosus</i> H.B.K.	<i>Vigna lasiocarpa</i> (Benth) Verdcourt
<i>Phaseolus polyanthus</i> Greenman	<i>Phaseolus dumosus</i> Macfadyen
<i>Phaseolus polytylus</i> Harms	<i>Sigmoidotropis polytyla</i> (Harms) A. Delgado
<i>Phaseolus speciosus</i> H.B.K.	<i>Sigmoidotropis speciosa</i> (Kunth) A. Delgado
<i>Phaseolus trichocarpus</i> C. Wright	<i>Vigna trichocarpa</i> (C. Wright ex Sauvalle) A. Delgado
<i>Phaseolus trilobatus</i> (L.) Schreber	<i>Vigna trilobata</i> (L.) Verdcourt
<i>Phaseolus truxillensis</i> H.B.K.	<i>Leptospron adenanthum</i> (G. Meyer) A. Delgado
<i>Phaseolus vestitus</i> Hooker	<i>Macroptilium atropurpureum</i> (DC.) Urban
<i>Phaseolus vexillatus</i> L.	<i>Vigna vexillata</i> (L.) A. Richard

Aplicando la definición a los “*Phaseolus*” reportados para el Perú (3)



antes	en 2020
<i>Phaseolus vignoides</i> Rusby	<i>Condylostylis vignoides</i> (Rusby) A. Delgado
<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.

de las 36 especies silvestres de *Phaseolus* reportadas inicialmente para el Perú, quedan así:

género	número de especies
<i>Ancistrotropis</i>	1
<i>Cochliasanthus</i>	1
<i>Condylostylis</i>	3
<i>Helicotropis</i>	1
<i>Leptospron</i>	1
<i>Macroptilium</i>	5
<i>Phaseolus</i>	5 + 1
<i>Sigmoidotropis</i>	3
<i>Vigna</i>	8

1. Cuántas especies de frejol hay en el Perú, y cuáles son?

Definiciones:

silvestre: se reproduce continuamente en vegetaciones primarias sin intervención humana

escape: se reproduce por unos años en vegetaciones secundarias sin intervención humana

cultivado: se reproduce en ambientes modificados sólo gracias a la gente (siembra, cosecha)



Especies	silvestre	escape	cultivado
<i>augusti</i>	x		
<i>debouckii</i>	x		
<i>dumosus</i>		x	x
<i>lunatus</i>	x (2)	x	x
<i>pachyrrhizoides</i>	x		
<i>vulgaris</i>	x	x	x



Phaseolus augusti Harms (1921)

Tipo: de Huancavelica

Distribución: de Loja hasta Tucumán

Distribución en el Perú:

Amazonas, Apurímac, Cajamarca, Cusco
Huancavelica, Huánuco, Junín, La Libertad
Piura, Puno?



fuentes: Burkart 1943; Caicedo et al. 1999; Debouck 2019;

Delgado-Salinas et al. 2006; Harms 1921; Maréchal et al. 1978

Palacios & Vilela 1993; Sagástegui-Alva 1989

Sagástegui-Alva et al. 2003; Serrano-Serrano et al. 2010

Phaseolus debouckii A. Delgado (2017)

Tipo: de Chimborazo

Distribución: de Chimborazo hasta Cajamarca

Distribución en el Perú:

Piura, Cajamarca.



fuentes: Ariani et al. 2017; Chacón-Sánchez et al. 2007; Debouck 2019;

Debouck et al. 1993; Rendón-Anaya et al. 2017a,b

Phaseolus dumosus Macfadyen (1837)

Tipo: de Jamaica

Distribución: de Veracruz hasta Cusco

Distribución en el Perú:

Amazonas, Cajamarca, San Martín
Huánuco, Junín, Pasco, Cusco



introducción precolombina tardía o histórica al Perú !?

fuentes: Berglund-Brücher & Brücher 1974; Brücher 1989; Debouck 1992
Debouck 2019; Delgado-Salinas 1988; Freytag & Debouck 2002
Hernández-Xolocotzi 1970; Mina-Vargas et al. 2016; Piper 1926
Sagástegui-Alva et al. 2003; Schmit & Debouck 1991
Zarucchi & Delgado-Salinas 1993

Phaseolus lunatus L.

Tipo: de Benghala (1753; cult.!)

Acervo 'mesoamericano' MI:

Acervo 'mesoamericano' MII:

Acervo andino AI:

Acervo andino AII:

Distribución: de Sonora
hasta Oaxaca

Distribución: de Chiapas hasta Salta

Distribución: de Imbabura
hasta Cajamarca

Distribución: en Boyacá

Distribución en el Perú: **ausente**

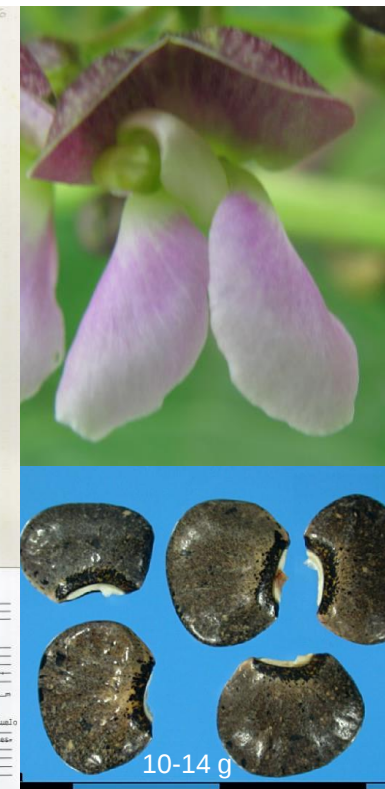
Distribución en el Perú:

Distribución en el Perú:

Distribución en el Perú: **ausente**

Junín, Cusco

Piura, Cajamarca



fuentes: Burkart 1943; Chacón-Sánchez & Martínez-Castillo 2017; Debouck 2019; Debouck et al. 1987; Freytag & Debouck 2002

Linnaeus 1753; Maquet et al. 1999; Motta-Aldana et al. 2010; Serrano-Serrano et al. 2010; Toro-Chica et al. 1993

Phaseolus pachyrrhizoides Harms

Tipo: de Junín

Distribución: de Piura hasta Cusco

especie endémica para el Perú!

Distribución en el Perú:

Amazonas, Apurímac, Cajamarca, Cusco,
Huancavelica, Huánuco, Junín, Piura



HERB. HORTI BOT. NAT. BELG.

Trabajo de Recolección de Germoplasma de *Phaseolus*
patrocinado por el Consejo Internacional de Recursos Fitogenéticos
Misión colaborativa entre el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT, Colombia) y el
Instituto Nacional de Investigación y Promoción Agropecuaria del
Perú (INIPA).

HERBARIO

Nombre científico: *Phaseolus pachyrrhizoides* Harms
Determinavit: D.G. Debouck Fecha: 14/VI/1987
Nombre vulgar: cauca cauca (frijol de monte)
País/Estado/Municipio/Localidad: PERÚ, JUNÍN, Huancayo, Pariahuanca, Santa
Rosa Ila, 1 Km W de Lampa, Km 80.8 en el camino a Pariahuanca.
Longitud: 74 ° 53 ' W Latitud: 12 ° 01 ' S Altitud: 2730 m
Fecha de Recolección: 4/V/1987

Observaciones: zona del antiguo bosque de Alnus ya tumbado para chacras de
maíz y frijol; en cercas de chacras y rocas dentro de las chacras.
También baja hasta orillas Río Pariahuanca (2630 m) donde crece con #
2152. Soleado abierto. Abundante donde no hay ganado. Trepando sobre
cercas y maíz 2-3 m de alto. Suelo arcilloso pedregoso derivado esquís-
Coletores: D.G. Debouck & J.H. Liñan Jara /tos, entrando madurez. Alas



fuentes: Caicedo et al. 1999; Debouck 2019; Delgado-Salinas et al. 2006

Fofana et al. 1999; Harms 1921; Macbride 1943; Maquet et al. 1999

Sagástegui-Alva et al. 2003; Weberbauer 1945;

Zarucchi & Delgado-Salinas 1993

Phaseolus vulgaris L.

Tipo: de India (1753; cult.!)

Acervo mesoamericano:

Distribución: de Chihuahua hasta Cartago

Distribución en el Perú: **ausente!**



Acervo norandino:

de Táchira hasta Cundinamarca

en el Perú: **ausente!**



3.5 – 6.5 g

Acervo surandino:

de Huánuco hasta Córdoba

en el Perú: de Huánuco hasta Cusco



11.6 – 13.9 g

fuentes: Ariani et al. 2017; Berglund-Brücher & Brücher 1976; Brücher 1988; Burkart 1943; Debouck 2019; Debouck et al. 1993; Delgado-Salinas et al. 1988

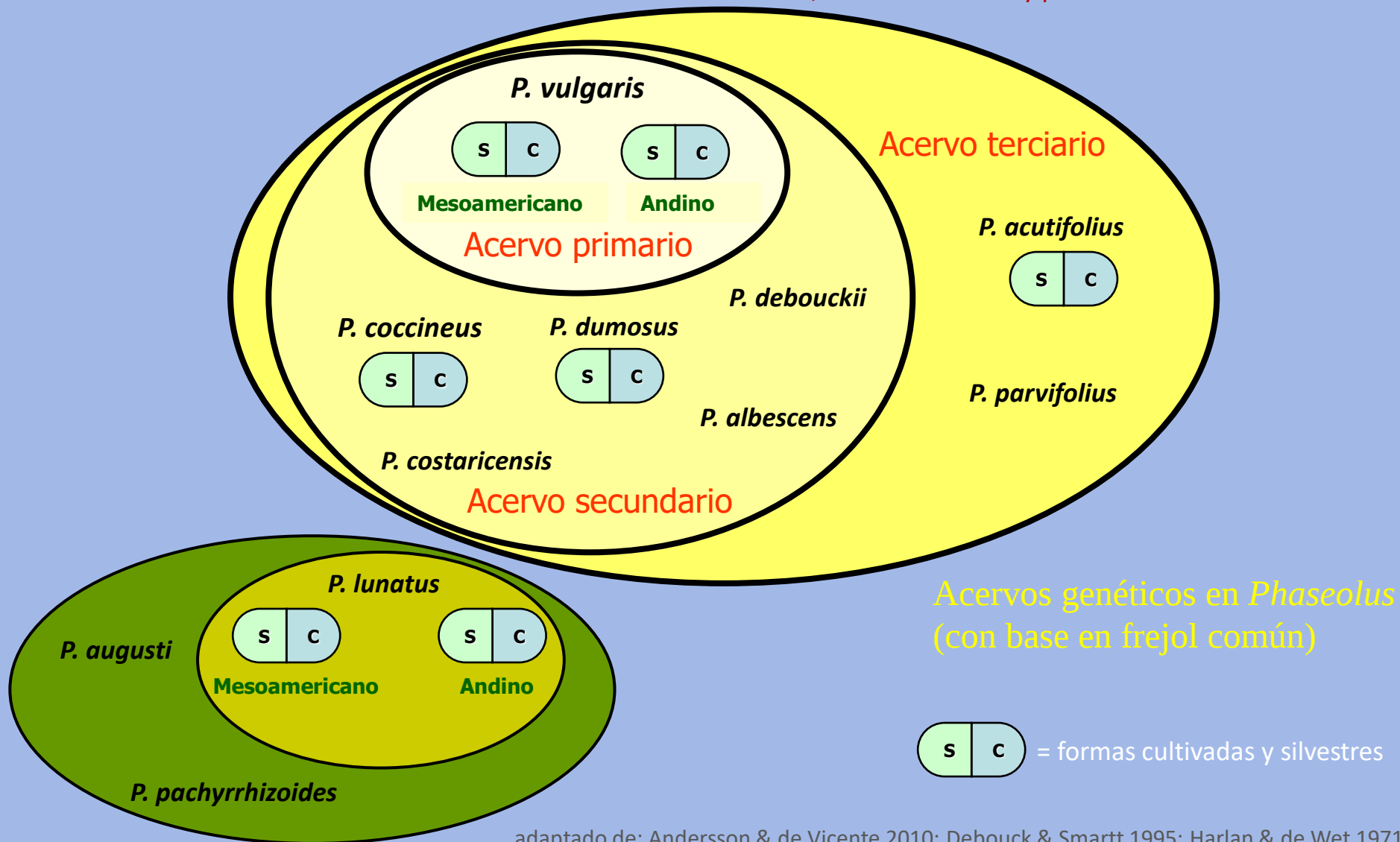
Freytag & Debouck 2002; Gentry 1969; Kwak et al. 2009; Linnaeus 1753; Tohme et al. 1996; Toro-Chica et al. 1990; Weberbauer 1945

2. Cuáles son las relaciones entre estas especies, si las hay?

Acervo primario: libre intercambio de genes y descendencia fértil; pero *dwarf lethal* !

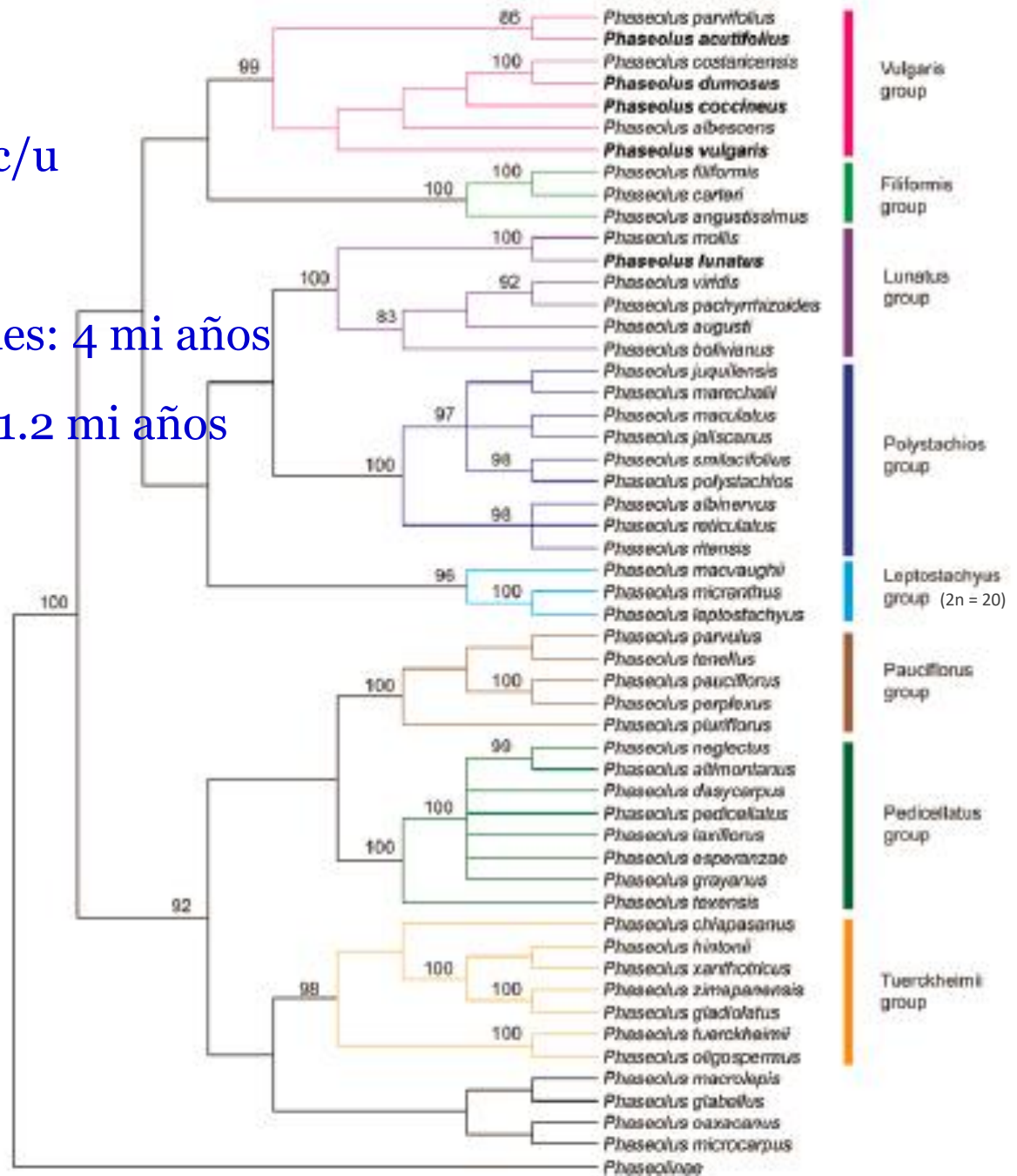
Acervo secundario: intercambio de genes mediante cruce artificial; descendencia poco fértil;

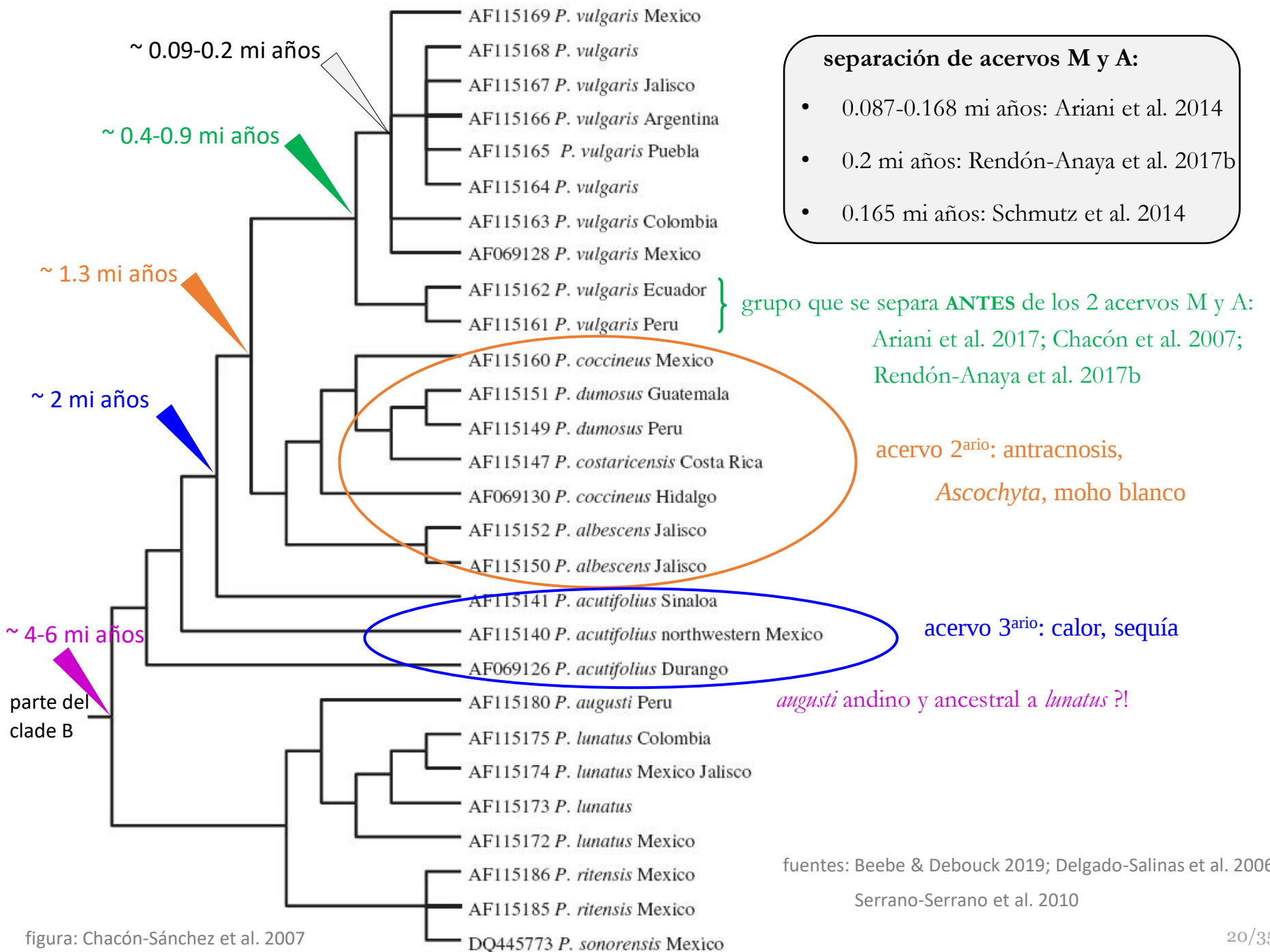
Acervo terciario: rescate de embriones con cultivo *in vitro*; descendencia muy poco fértil o estéril



- género: 80-85 sp.
- 2 clades de ~40 sp. c/u
- género: 8 mi años
- separación de 2 clades: 4 mi años
- edad de las sp.: 0.9-1.2 mi años

fuentes: Chacón et al. 2007,
Debouck 2019,
Delgado et al. 2006
Porch et al. 2013





2. Cuáles son las relaciones entre estas especies, si las hay?

Donador de polen ←	<i>vulgaris</i> cultivado	<i>vulgaris</i> silvestre	fuentes
<i>vulgaris</i> cultivado	sí	sí	Kornegay & Cardona 1991
<i>vulgaris</i> silvestre	sí	sí	Beebe et al. 1997; Koinange & Gepts 1992

Donador de polen ←	<i>dumosus</i> cultivado	<i>dumosus</i> escape	fuentes
<i>dumosus</i> cultivado	sí	sí	Schmit & Debouck 1991
<i>dumosus</i> escape	sí	---	Schmit & Debouck 1991

Donador de polen ←	<i>vulgaris</i> cultivado	<i>vulgaris</i> silvestre	fuentes
<i>debouckii</i> silvestre	sí	---	Toro-Chica et al. 1990
<i>dumosus</i> cultivado	sí	???	Camarena & Baudoin 1987

Donador de polen ←	<i>lunatus</i> cultivado	<i>lunatus</i> silvestre	fuentes
<i>lunatus</i> cultivado	sí	sí	Félix et al. 2014
<i>lunatus</i> silvestre	sí	---	Martínez-Castillo et al. 2007

3. Cuáles son las relaciones entre estas especies y la gente?



Migraciones pre-colombinas

fuentes:

vulgaris de semilla pequeña en Arizona, USA: Carter 1945; Kaplan 1956

linatus de semilla pequeña en Arizona, USA: Kaplan 1956; Maxwell & Anschuetz 1992

linatus de semilla pequeña en Colombia: Bukasov 1930; Ramos-Núñez 1950

vulgaris de semilla pequeña en Colombia: Kaplan 1985; Patiño 1964

dumosus en Colombia: Hernández-Xolocotzi 1970; Schmit & Debouck 1991

vulgaris de semilla grande en Colombia: Beebe et al. 2001; Singh et al. 1991

linatus de semilla grande en Colombia: Patiño 1964; Ramos-Núñez 1950

vulgaris de semilla grande en NO Argentino: Hunziker 1943; Tarrago 1980

linatus de semilla grande en Chile: Montaldo 1988; Pozorski 1983

vulgaris de semilla pequeña del Caribe a Brazil: Freitas 2006; Gepts et al. 1988

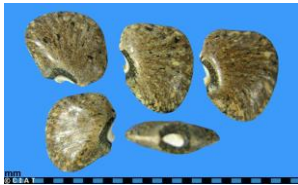
vulgaris de semilla grande a tierra Guaraní: Arenas 1992; Gepts et al. 1988

3. Cuáles son las relaciones entre estas especies y la gente?

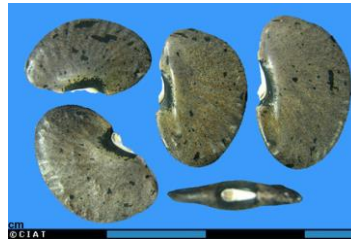
LA GENTE SELECCIONÓ SOBRE:

- reducción de fibras en las vainas → reducción de la dehiscencia del fruto → guardar la semilla
- aumento de tamaño de las semillas → gigantismo en vainas, en hojas

Pallar, *Phaseolus lunatus* L.



silvestre



tipo maleza



cultivada

LA GENTE **NO** SELECCIONÓ SOBRE:

- sistema reproductivo → libre intercambio de genes (vía polen) entre formas de la misma especie

Frejol, *Phaseolus vulgaris* L.



silvestre



tipo maleza



cultivada



Ejemplo de flujo de genes complejo entre formas silvestres y variedades tradicionales

segregación obtenida en la siembra
de una sola población (DGD-2259)
encontrada en Apurimac, Perú, en 1987.

con tipos de faseolina y peso 100 semillas

dónde en el Perú?

Pallar, *Phaseolus lunatus* L.

borde entre distribución de
formas silvestres de AI y
formas cultivadas de AI

- NE de Piura ?
- SE o E de Piura
- E de Lambayeque ?
- W y SW de Cajamarca
- C y N de La Libertad ?

fuelle: Debouck et al. 1987

por investigar:
cruzamiento natural
entre *P. debouckii* y
variedades tradicionales
de frejol en el borde E
de su distribución

fuentes: Debouck et al. 1993
Toro-Chica et al. 1990

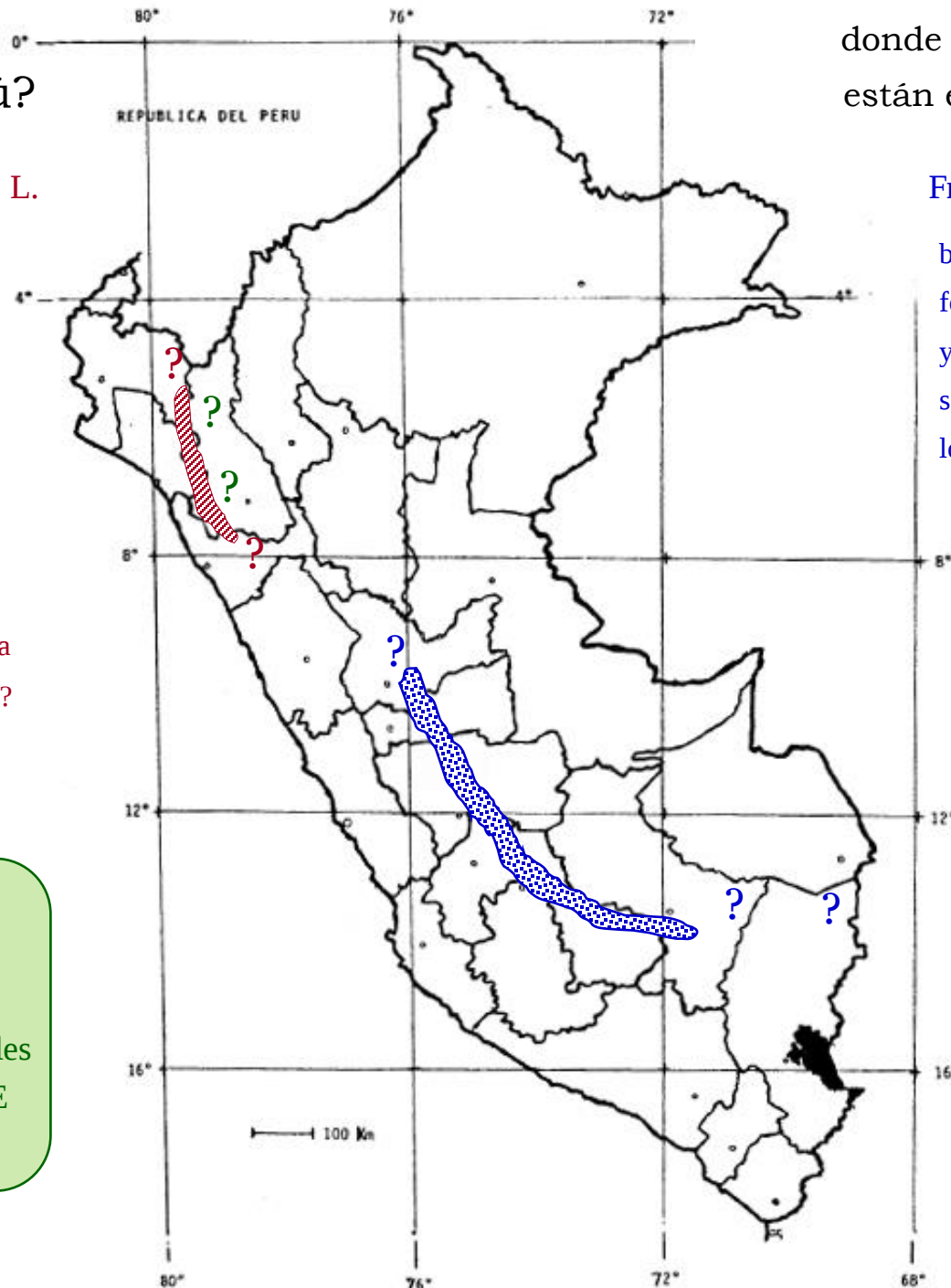
donde ambas formas
están en contacto

Frejol, *Phaseolus vulgaris* L.

borde entre distribución de la
forma silvestre centro-surandina
y la forma cultivada de
semillas grandes (domesticada en
los Andes centrales y/o sureños)

- C y N de Huánuco ?
- C-E de Pasco ?
- C-E de Junín
- N de Huancavelica ?
- N de Apurímac
- W de Cusco
- NW de Puno ?

fuentes: Beebe et al. 1997;
Debouck et al. 1989;



Conclusiones (1)

- los géneros suramericanos de la tribu Phaseoleae son hoy mejor definidos (p.ej. *Oryxis*, 1997; *Helicotropis*, 2011)
- sería prematuro concluir que para estos géneros suramericanos el número de especies ya es definitivo
- pero para el género *Phaseolus* aumentar el número de especies al sur de Panamá parece difícil; por qué?
- las especies al sur de Panamá tienen todas que ver con los acervos secundarios de *P. lunatus* y *P. vulgaris*
- estas 2 especies han viajado mucho en tiempos post-colombinos gracias a la gente, porque han respondido
- si han respondido, es porque tenían en sus parientes silvestres una predisposición genética a la migración
- el género *Phaseolus* es un migrante hacia Suramérica, mucho antes de *Homo* al continente americano (12-15 k años a.P.)
(los marcadores moleculares por sus características y herencia informan que las poblaciones silvestres no son derivadas de los cultivos)
 - una migración hacia los Andes, hace 1,000,000 años, → acervo 2^{ario} de *P. lunatus* (*P. pachyrrhizoides*)
 - hace 500,000 años, se separan los acervos A y M de *P. lunatus*,
mientras A se queda en los Andes NW, se separan los acervos MI y MII de *P. lunatus* que migran
 - una migración hacia los Andes, hace 900,000 años, → *P. debouckii* (que migra a la depresión andina A-H)
 - hace 200,000 años, se separan los acervos Mesoamericano y (centro-sur) Andino de *P. vulgaris*,
ambos migran en direcciones opuestas: Meso. llega hasta Chihuahua, And. llega hasta Córdoba

Conclusiones (2)

- el tiempo de evolución (> 4 mi años) ha sido suficiente para que haya aislamiento genético entre *P. lunatus* y *P. vulgaris*
- igual, el tiempo (> 1.2 mi años) ha sido suficiente para que haya aislamiento genético entre *P. dumosus* y *P. vulgaris*
- el tiempo de domesticación (~ 6-8 k años) no ha sido suficiente para que haya aislamiento genético entre las formas silvestres y cultivadas de *P. lunatus* y *P. vulgaris*, respectivamente: por qué?
- la presión de selección (durante estos ~ 8 k años) no fue directamente sobre el sistema reproductivo de estas especies
- entonces si ambas formas están en contacto en el Perú, pueden intercambiar genes dentro de cada especie
- favor notar que es dentro del mismo acervo; entre acervos el cruzamiento es más difícil
- la línea base puede hacer *inter alia*:
 - ✓ el mapa de distribución de los 6 taxa silvestres
 - ✓ el mapa de distribución de las variedades tradicionales de las 2 especies cultivadas (~6-8,000 años)
 - ✓ el mapa de distribución de los casos de hibridación natural entre formas silvestres y cultivadas
 - ✓ el inventario de las selecciones de parte de los agricultores, dentro de estos últimos casos
 - ✓ el mapa de distribución de las introducciones (frejol y pallar mesoamericanos, y *P. dumosus*)
(duda: poco útil en Costa si tiempo y/o recursos limitados; *Phaseolus* allí no sobrevive sino por la gente)
- favor notar que para pallar (acervo MII) silvestre y cultivado en el Oriente el conocimiento es muy escaso.

Agradecimientos

Steve Beebe	Robert Burns	AGCD
Ana L Caicedo	Viviana Becerra	BMZ
Genis Castillo	Raúl Castillo	CIAT
Maria I Chacón	Hipólito de la Cruz	CIF
Jorge Duitama	George Freytag+	COSUDE
Eliana Gaitán	Mirihan Gamarra	EU
Rosa González	Paul Gepts	GCDT
Alberto Gutiérrez	Miguel Holle	IBPGR
Antonio Hernández+	Jorge Liñan	ICA
Celia Lima	Luís López	INIA
Josefina Martínez	Mario Paredes	INIAP
Jenny Motta	Raúl Ríos	INTA
Martha Serrano	Abundio Sagástegui	USAID
Alba M Torres	María C Sevillano	USDA
Joe Tohme	Eyla Velasco	
Orlando Toro+	Trevor Williams+	World Bank



Referencias (1)

- Acosta-Gallegos, J.A., J.D. Kelly & P. Gepts. 2007. Prebreeding in common bean and use of genetic diversity from wild germplasm. *Crop Sci.* 47 (S3): S44-S59.
- Andersson, M. & M.C. de Vicente. 2010. Gene flow between crops and their wild relatives. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. 564p.
- Andueza-Noh, R.H., M.L. Serrano-Serrano, M.I. Chacón-Sánchez, I. Sánchez del Pino, L. Camacho-Pérez, J. Coello-Coello, J. Mijangos-Cortés, D.G. Debouck & J. Martínez-Castillo. 2013. Multiple domestications of the Mesoamerican gene pool of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.): evidence from chloroplast DNA sequences. *Genet. Resources & Crop Evol.* 60 (3): 1069-1086.
- Araya-Villalobos, R., W.G. González-Ugalde, F. Camacho-Chacón, P. Sánchez-Trejos & D.G. Debouck. 2001. Observations on the geographic distribution, ecology and conservation status of several *Phaseolus* bean species in Costa Rica. *Genet. Resources y Crop Evol.* 48 (3): 221-232.
- Arenas, P. 1992. El Chaco, su gente y las plantas. Universidad de Córdoba. Córdoba, Spain. 52p.
- Ariani, A., J.C. Berny-Mier y Terán & P. Gepts. 2017. Spatial and temporal scales of range expansion in wild *Phaseolus vulgaris*. *Mol. Biol. Evol.* 35 (1): 119-131.
- Barbosa-Feverheiro, V.P. 1986-87. *Macroptilium* (Bentham) Urban do Brasil (Leguminosae- Faboideae- Phaseoleae- Phaseolinae). *Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 28: 109-180.
- Baudoin, J.P. 1988. Genetic resources, domestication, and evolution of Lima bean, *Phaseolus lunatus*. in: “Genetic resources of *Phaseolus* beans”, P. Gepts (ed.), Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, The Netherlands. Pp. 393-407.
- Beebe, S.E. & D.G. Debouck. 2019. Common beans and Lima beans in the northern Andes: evolutionary riddles and potential utility. Special report to the Annual Report of the Bean Improvement Cooperative (USA). 62, xxii-xxxi.
- Beebe, S., J. Rengifo, E. Gaitán, M.C. Duque & J. Tohme. 2001. Diversity and origin of Andean landraces of common bean. *Crop Sci.* 41 (3): 854-862.
- Beebe, S.E., O. Toro-Chica, A.V. González, M.I. Chacón-Sánchez & D.G. Debouck. 1997. Wild-weed-crop complexes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae) in the Andes of Peru and Colombia, and their implications for conservation and breeding. *Genet. Resources & Crop Evol.* 44 (1): 73-91.
- Berglund-Brücher, O. & H. Brücher. 1974. Murutungo, eine semi-domestizierte wildbohne (*Phaseolus flavescens* Piper) aus den tropischen gebirgen Südamerikas. *Angew. Bot.* 48 (3-4): 209-220.
- Berglund-Brücher, O. & H. Brücher. 1976. The South American wild bean (*Phaseolus aborigineus* Burk.) as ancestor of the common bean. *Econ. Bot.* 30 (3): 257-272.
- Brücher, H. 1988. The wild ancestor of *Phaseolus vulgaris* in South America. in: “Genetic resources of *Phaseolus* beans: their maintenance, domestication, evolution and utilization”, P. Gepts (ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland. Pp. 185-214.
- Brücher, H. 1989. Useful plants of Neotropical origin and their wild relatives. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany. 296p.
- Bukasov, S M. 1930. The cultivated plants of Mexico, Guatemala and Colombia. *Bull. Appl. Bot. Genet. Pl. Breed. (Leningrad) Suppl.* 47: 1-553.

Referencias (2)

- Burkart, A. 1943. Las leguminosas argentinas silvestres y cultivadas. Editorial Acme Agency. Buenos Aires, Argentina. 590 p.
- Caicedo, A.L., E. Gaitán, M.C. Duque, O. Toro-Chica, D.G. Debouck & J. Tohme. 1999. AFLP fingerprinting of *Phaseolus lunatus* L. and related wild species from South America. *Crop Sci.* 39 (5): 1497-1507.
- Camarena, F. & J.-P. Baudoin. 1987. Obtention des premiers hybrides interspécifiques entre *Phaseolus vulgaris* et *Phaseolus polyanthus* avec le cytoplasme de cette dernière forme. *Bull. Rech. Agron. Gembloux* 22 (1): 43-55.
- Carter, G.F. 1945. Plant geography and culture history in the American Southwest. *Viking Fund Publ. Anthropol.* 5: 1-140.
- Chacón-Sánchez, M.I. & J. Martínez-Castillo. 2017. Testing domestication scenarios of Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) in Mesoamerica: insights from genome-wide genetic markers. *Front. Plant Sci.* 8 (1551): 1-20.
- Chacón-Sánchez, M.I., B. Pickersgill & D.G. Debouck. 2005. Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. *Theor. Appl. Genet.* 110 (3): 432-444.
- Chacón-Sánchez, M.I., B. Pickersgill, D.G. Debouck & J. Salvador-Arias. 2007. Phylogeographic analysis of the chloroplast DNA variation in wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in the Americas. *Pl. Syst. Evol.* 266 (3-4): 175-195.
- Chacón-Sánchez, M.I., J.R. Motta-Aldana, M.L. Serrano-Serrano & D.G. Debouck. 2012. Domestication of Lima beans: a new look at an old problem. in: “Biodiversity in agriculture: domestication, evolution, and sustainability”, P. Gepts, T.R. Famula, R.L. Bettinger, S.B. Brush, A.B. Damania, P.E. McGuire & C.O. Qualset (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. Pp. 330-343.
- Debouck, D.G. 1992. Frijoles, *Phaseolus* spp. in: “Cultivos marginados: otra perspectiva de 1492”, E. Hernández Bermejo & J. León (eds). Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. Pp. 45-60.
- Debouck, D.G. 1996. Colombian common and Lima beans: views on their origins and evolutionary significance. *Revista Corpoica* 1 (1): 7-15.
- Debouck, D.G. 1999. Diversity in *Phaseolus* species in relation to the common bean. in: “Common bean improvement in the twenty first century”, S.P. Singh (ed.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. Pp. 25-52.
- Debouck, D.G. 2019. Cahiers de phaséologie – section *Paniculati* and section *Phaseoli*. International Center for Tropical Agriculture, Cali, Colombia. 431p and 229p, respectively. <https://ciat.cgiar.org/what-we-do/crop-conservation-and-use/> files. Accessed on 15 May 2020.
- Debouck, D.G., M. Gamarra-Flores, V. Ortiz-Arriola & J. Tohme. 1989. Presence of a wild-weed-crop complex in *Phaseolus vulgaris* L. in Peru? *Annu. Rept Bean Improvement Coop. (USA)* 32: 64-65.
- Debouck, D.G., J.H. Liñan-Jara, A. Campana-Sierra & J.H. De la Cruz-Rojas. 1987. Observations on the domestication of *Phaseolus lunatus* L. *FAO/IBPGR Plant Genetic Resources Newsl.* 70: 26-32.
- Debouck, D.G. & J. Smartt. 1995. Beans, *Phaseolus* spp. (Leguminosae-Papilionoideae). in: “Evolution of crop plants”, J. Smartt & N.W. Simmonds (eds.), Second Edition, Longman Scientific & Technical. London, United Kingdom. Pp. 287-294.
- Debouck, D.G., O. Toro, O.M. Paredes, W.C. Johnson & P. Gepts. 1993. Genetic diversity and ecological distribution of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) in northwestern South America. *Econ. Bot.* 47 (4): 408-423.
- Delgado-Salinas, A. 1988. Variation, taxonomy, domestication, and germplasm potentialities in *Phaseolus coccineus*. in: “Genetic resources of *Phaseolus* beans”, P. Gepts (ed.). Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Holland. Pp. 441-463.

Referencias (3)

- Delgado-Salinas, A., R. Bibler & M. Lavin. 2006. Phylogeny of the genus *Phaseolus* (Leguminosae): a recent diversification in an ancient landscape. *Syst. Bot.* 31 (4): 779-791.
- Delgado-Salinas, A., A. Bonet & P. Gepts. 1988. The wild relative of *Phaseolus vulgaris* in Middle America. *in*: “Genetic resources of *Phaseolus* beans”, P. Gepts (ed.). Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Holland. Pp. 163-184.
- Delgado-Salinas, A., M. Thulin, R. Pasquet, N. Weeden & M. Lavin. 2011. *Vigna* (Leguminosae) *sensu lato*: the names and identities of the American segregate genera. *Amer. J. Bot.* 98 (10): 1694-1715.
- Delgado-Salinas, A. & S. Gama-López. 2015. Diversidad y distribución de los frijoles silvestres en México. *Rev. Dig. Univ. (UNAM, México)* 16 (2): 2-11.
- Dohle, S., J.C. Berny Mier y Teran, A. Egan, T. Kisha & C.K. Khoury. 2019. Chapter 4. Wild beans (*Phaseolus* L.) of North America. *in*: “North American Crop Wild Relatives. Volume 2”, S.L. Greene, K.A. Williams, C.K. Khoury, M.B. Kantar & L.F. Marek (eds.). Springer Nature AG. Berne, Switzerland. Pp. 99-127.
- Erickson, H.T. 1982. Lima bean legacy. *HortSci.* 17 (5): 702.
- Félix, D.-T., J. Coello-Coello & J. Martínez-Castillo. 2014. Wild to crop introgression and genetic diversity in Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) in traditional Mayan milpas from Mexico. *Conserv. Genet.* 15 (6): 1315-1328.
- Fofana B., J.P. Baudoin, X. Vekemans, D.G. Debouck & P. du Jardin. 1999. Molecular evidence for an Andean origin and a secondary gene pool for the Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) using chloroplast DNA. *Theor. Appl. Genet.* 98 (2): 202-212.
- Freitas, F.O. 2006. Evidências genetic-arqueológicas sobre a origem do feijão comum no Brasil. *Pesq. Agropec. Bras.*, Brasília, 41 (7): 1199-1203.
- Freytag, G.F. & D.G. Debouck. 2002. Taxonomy, distribution, and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionoideae) in North America, Mexico and Central America. *Sida Bot. Misc.* 23:1-300.
- Gentry, H.S. 1969. Origin of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. *Econ. Bot.* 23 (1): 55-69.
- Gepts, P. & D.G. Debouck. 1991. Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *in*: “Common beans: research for crop improvement”, A. van Schoonhoven and O. Voysest (eds.), Commonwealth Agricultural Bureaux International. Wallingford, United Kingdom. Pp. 7-53.
- Gepts, P., K. Kmiecik, P. Pereira & F.A. Bliss. 1988. Dissemination pathways of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) deduced from phaseolin electrophoretic variability. 1. The Americas. *Econ. Bot.* 42 (1): 73-85.
- Graham, A. 2010. Late Cretaceous and Cenozoic history of Latin American vegetation and terrestrial environments. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis, Missouri, USA. 617p.
- Harlan, J.R. & J.M.J. de Wet. 1971. Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon* 20(4): 509-517.
- Harms, H. 1921. Einige neue *Phaseolus*-Arten. *Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem* 7: 503-508.
- Hernández-Xolocotzi, E. 1970. Exploración etnobotánica y su metodología. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, México. Mexico. 69p.
- Hunziker, A.T. 1943. Granos hallados en el yacimiento arqueológico de Pampa Grande (Salta, Argentina). *Rev. Argent. Agron.* 10 (2): 146-154.

Referencias (4)

- Kaplan, L. 1956. The cultivated beans of the prehistoric Southwest. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 43: 189-251.
- Kaplan, L. & C.E. Smith. 1985. Carbonized plant remains from the Calima region, Valle del Cauca, Colombia. *Procalima* 5: 43-44.
- Koinange, E.M.K. & P. Gepts. 1992. Hybrid weakness in wild *Phaseolus vulgaris* L. *J. Hered.* 83 (2): 135-139.
- Koinange, E.M.K., S.P. Singh & P. Gepts. 1996. Genetic control of the domestication syndrome in common bean. *Crop Sci.* 36 (4): 1037-1045.
- Kornegay, J. & C. Cardona. 1991. Breeding for insect resistance in beans. *in*: "Common beans: research for crop improvement", van Schoonhoven, A. and Voysest, O. (eds.), Commonwealth Agricultural Bureaux International. Wallingford, United Kingdom. Pp. 619-648.
- Kwak, M., J.A. Kami & P. Gepts. 2009. The putative Mesoamerican domestication center of *Phaseolus vulgaris* is located in the Lerma-Santiago basin of Mexico. *Crop Sci.* 49 (2): 554-563.
- Lackey, J.A. 1983. A review of generic concepts in American Phaseolinae (Fabaceae, Faboideae). *Iselya* 2 (2): 21-64.
- Macbride, J.F. 1943. Flora of Peru: Family Leguminosae. Field Museum of Natural History, Botanical Series 13, 3 (1): 1-509.
- Macfadyen, J. 1837. The Flora of Jamaica: a description of the plants of that island, arranged according to the natural orders. Longman, Orme, Brown, Green & Longmans. London, United Kingdom. 351p.
- Maquet, A., X. Vekemans & J.P. Baudoin. 1999. Phylogenetic study on wild allies of Lima bean, *Phaseolus lunatus* (Fabaceae), and implications on its origin. *Plant Syst. Evol.* 218 (1-2): 43-54.
- Maréchal, R., J. Mascherpa & F. Stainier. 1978. Etude taxonomique d'un groupe complexe d'espèces des genres *Phaseolus* et *Vigna* (Papilionaceae) sur la base de données morphologiques et polliniques, traitées par l'analyse informatique. *Boissiera* 28: 1-273.
- Maréchal, R., J. Mascherpa & F. Stainier. 1981. Taxonometric study of the *Phaseolus-Vigna* complex and related genera. *in*: "Advances in Legume Systematics", R.M. Polhill & P.H. Raven (eds.), Royal Botanic Gardens. Kew, England. Pp. 329-335.
- Martínez-Castillo, J., D. Zizumbo-Villareal, P. Gepts & P. Colunga-Garciamarín. 2007. Gene flow and genetic structure in the wild-weedy-domesticated complex of *Phaseolus lunatus* L. in its Mesoamerican center of domestication and diversity. *Crop Sci.* 47 (1): 58-66.
- Maxwell, T.D. & K.F. Anschuetz. 1992. The Southwestern ethnographic record and prehistoric agricultural diversity. *in*: "Gardens of prehistory - The archaeology of settlement agriculture in greater Mesoamerica", T.W. Killion (ed.). The University of Alabama Press. Tuscaloosa, Alabama, USA. Pp. 35-68.
- Mina-Vargas, A.M., P.C. McKeown, N.S. Flanagan, D.G. Debouck, A. Kilian, T.R. Hodgkinson & C. Spillane. 2016. Origin of year-long bean (*Phaseolus dumosus* Macfady., Fabaceae) from reticulated hybridization events between multiple *Phaseolus* species. *Ann. Bot.* 118 (5): 957-969.
- Montaldo B., P. 1988. Agricultura precolombina en Chile. *AgroSur* 16 (2): 132-139.
- Palacios, R.A. & A.E. Vilela. 1993. Las especies argentinas de *Phaseolus*, un recurso genético que necesita protección. *in*: "Recursos genéticos hortícolas - Actas del II Simposio Latinoamericano sobre Recursos Genéticos de Especies Hortícolas", A.M. Clausen, E.L. Camadro, A.F. López Camelo & M.A. Huarte (eds.). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Mar del Plata, Argentina. Pp. 123-139.
- Papa, R. & P. Gepts. 2003. Asymmetry of gene flow and differential geographic structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from Mesoamerica. *Theor. Appl. Genet.* 106 (2): 239-250.

Referencias (5)

- Patiño, V.M. 1964. Plantas cultivadas y animales domésticos en América equinoccial. Tomo 2. Plantas alimenticias. Imprenta Departamental, Cali, Colombia. 364p.
- Piper, C.V. 1926. Studies in American Phaseolinae. Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (9): 663-701.
- Piperno, D.R. & D.M. Pearsall. 1998. The origins of agriculture in the lowland Neotropics. Academic Press. San Diego, California, USA. 400p.
- Porch, T.G., J.S. Beaver, D.G. Debouck, S. Jackson, J.D. Kelly & H. Dempewolf. 2013. Use of wild relatives and closely related species to adapt common bean to climate change. *Agronomy* 3: 433-461.
- Pozorski, S. 1983. Changing subsistence priorities and early settlement patterns on the north coast of Peru. *J. Ethnobiol.* 3 (1): 15-38.
- Programa de Recursos Genéticos. 2020. International Center for Tropical Agriculture, Cali, Colombia. Available at: <https://ciat.cgiar.org/what-we-do/crop-conservation-and-use/>. Accessed on 12 May 2020.
- Ramos-Núñez, G. 1950. Apuntes sobre el frijol en Colombia (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agric. Trop.* (Bogotá) 8: 1-29.
- Rendón-Anaya, M., J.M. Montero-Vargas, S. Saburido-Alvarez, A. Vlasova, S. Capella-Gutiérrez, J.J. Ordaz-Ortiz, O.M. Aguilar, R.P. Vianello-Brondani, M. Santalla, L. Delaye, T. Gabaldón, P. Gepts, R. Winkler, R. Guigó, A. Delgado Salinas & A. Herrera-Estrella. 2017a. Genomic history of the origin and domestication of common bean unveils its closest sister species. *Genome Biol.* 18 (60): 1-17.
- Rendón-Anaya, M., A. Herrera-Estrella, P. Gepts & A. Delgado Salinas. 2017b. A new species of *Phaseolus* (Leguminosae, Papilionoideae) sister to *Phaseolus vulgaris*, the common bean. *Phytotaxa* 313 (3): 259-266.
- Sagástegui-Alva, A. 1989. Vegetación y flora de la provincial de Contumazá. Editorial Libertad. Trujillo, Perú. 77p.
- Sagástegui-Alva, A., I. Sánchez-Vega, M. Zapata-Cruz & M.O. Dillon. 2003. Diversidad florística del norte de Perú. Tomo 2. Bosques montanos. Universidad Privada Antenor Orrego, Trujillo, Perú. 305p.
- Salcedo-Castaño, J., R. Araya-Villalobos, N. Castañeda-Alvarez, O. Toro-Chica & D.G. Debouck. 2011. *Phaseolus hygrophilus* (Leguminosae-Papilionoideae), a new wild bean species from the wet forests of Costa Rica, with notes about section Brevilegumeni. *J. Bot. Res. Inst. Texas* 5 (1): 53-65.
- Schmit, V. & D.G. Debouck. 1991. Observations on the origin of *Phaseolus polyanthus* Greenman. *Econ. Bot.* 45 (3): 345-364.
- Schmutz, J., P.E. McClean, S. Mamidi, G.A. Wu, S.B. Cannon, J. Grimwood, J. Jenkins, S. Shu, Q. Song, C. Chavarro, M. Torres-Torres, V. Geffroy, S.M. Moghaddam, D. Gao, B. Abernathy, K. Barry, M. Blair, M.A. Brick, M. Chovatia, P. Gepts, D.M. Goodstein, M. Gonzales, U. Hellsten, D.L. Hyten, G. Jia, J.D. Kelly, D. Kudrna, R. Lee, M.M.S. Richard, P.N. Miklas, J.M. Osorno, J. Rodrigues, V. Thareau, C.A. Urrea, M. Wang, Y. Yu, M. Zhang, R.A. Wing, P.B. Cregan, D.S. Rokhsar & S.A. Jackson. 2014. A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. *Nature Genetics* 46 (7): 707-713.
- Schrire, B. D. 2005. Tribe Phaseoleae. *in*: G. P. Lewis, B. D. Schrire, B. Mackinder & M. Lock (eds.), *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens. Kew, Richmond, Surrey, United Kingdom. Pp. 393-431.
- Serrano-Serrano, M.L., J. Hernández-Torres, G. Castillo-Villamizar, D.G. Debouck & M.I. Chacón-Sánchez. 2010. Gene pools in wild Lima beans (*Phaseolus lunatus* L.) from the Americas: evidences for an Andean origin and past migrations. *Molec. Phylogen. Evol.* 54 (1): 76-87.
- Singh, S.P., P. Gepts & D.G. Debouck. 1991. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Econ. Bot.* 45 (3): 379-396.

Referencias (6)

- Smartt, J. 1990. Grain legumes: evolution and genetic resources. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. 379p.
- Soukup, J. 1986. Vocabulario de los nombres vulgares de la flora peruana y catálogo de los géneros. Editorial Salesiana. Lima, Perú. 436p.
- Tarrago, M.N. 1980. El proceso de agriculturización en el noroeste argentino, zona valliserrana. Actas V Congreso Nacional de Arqueología Argentina, Tomo 1. Univ. Nal. San Juan, Instituto Invest. Arqueol. & Museo. Pp. 181-217.
- Tohme, J., D.O. González, S. Beebe & M.C. Duque. 1996. AFLP analysis of gene pools of a wild bean core collection. Crop Sci. 36 (4): 1375-1384.
- Toro-Chica, O., L. Lareo & D.G. Debouck. 1993. Observations on a noteworthy wild Lima bean, *Phaseolus lunatus* L., from Colombia. Annu. Rept. Bean Improvement Coop. USA 36: 53-54.
- Toro-Chica, O., J. Tohme, & D.G. Debouck. 1990. Wild bean (*Phaseolus vulgaris* L.): description and distribution. International Board for Plant Genetic Resources, Rome, Italy and Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia. 106p.
- Urban, I. 1928. Plantae cubenses novae vel rariores a clo. Er. L. Ekman lectae. IV. Symbolae Antillanae 9 (4): 433-568.
- Verdcourt, B. 1970. Studies in the Leguminosae-Papilionoideae for the Flora of Tropical East Africa. IV. Kew Bull. 24: 507-569.
- Weberbauer, A. 1945. El mundo vegetal de los Andes peruanos. Ministerio de Agricultura, Estación Experimental Agrícola de La Molina. Lima, Perú. 776p.
- Yacovleff, E. & F.L. Herrera. 1934. El mundo vegetal de los antiguos peruanos. Rev. Museo Nac. Lima 3: 241-322.
- Zarucchi, J.L. 1993. Fabaceae. in: "Catalogue of the flowering plants and gymnosperms of Peru", L. Brako & J.L. Zarucchi (eds.), Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri, USA. Pp. 444-527.