

Avances y perspectivas sobre el mapeo genético de la resistencia a las pudriciones de la raíz en frijol común

Advances and perspectives on the gene mapping of root rot resistance in common beans

Méndez-Aguilar R¹, MH Reyes-Valdés², N Mayek-Pérez³

Resumen. El frijol común es originario de México y es la fuente de proteínas más importante en la alimentación de millones de mexicanos, particularmente los de bajos ingresos económicos. El rendimiento de grano del cultivo es afectado principalmente por una serie de enfermedades causadas por hongos, bacterias y virus. Entre ellas, se destacan las pudriciones de la raíz causadas por los géneros *Macrophomina* y *Fusarium*. En la actualidad, con herramientas de la biología molecular como los marcadores moleculares de ADN, es posible desarrollar mapas genéticos donde se ubican QTLs y marcadores moleculares ligados a los genes de resistencia a dichos hongos. La importancia del desarrollo de los mapas genéticos radica en que constituyen el paso previo a la selección asistida por marcadores moleculares (SAMM). En este trabajo se revisa el panorama actualizado de los estudios sobre mapeo genético de genes de resistencia a las pudriciones de la raíz del frijol común causadas por los hongos *M. phaseolina* y *Fusarium* sp. Se incluyen los casos exitosos que se traducen en futuras aplicaciones en la SAMM para hacer más eficiente el mejoramiento genético del frijol a dichos patógenos en términos de costos, trabajo y efectividad. Finalmente, se analizan las perspectivas sobre las herramientas de la biotecnología en el mejoramiento genético del frijol con énfasis en México.

Palabras clave: *Phaseolus vulgaris* L.; *Macrophomina phaseolina*; *Fusarium* sp.; Mapas genéticos; Mejoramiento genético; Selección asistida por marcadores moleculares.

Abstract. Common bean was originated in México, and it is the most important protein source for millions of Mexicans, mainly those with low economic incomes. Grain yield of this crop is mainly affected by several fungal, bacterial and viral diseases. Among them, there are root rot diseases caused by the genera *Macrophomina* and *Fusarium* sp. Currently, some molecular biology tools such as DNA molecular markers are being used successfully to develop genetic maps where QTLs and major molecular markers are located, which are linked to genes that confer resistance to these fungi. The importance of the development of genetic maps is based on the fact that they are the previous step for Marker-Assisted Selection (MAS). In this paper we review the current overview about the studies of root rot diseases mapping of resistance genes in common beans caused by the fungi *M. phaseolina* and *Fusarium* sp. We also report on those successful cases where results are translated to future applications in MAS in order to increase the efficiency of common bean breeding to both fungi based on costs, working and effectiveness. Finally, we analyze the perspectives of biotechnological tools on common bean breeding with special emphasis in Mexico.

Keywords: *Phaseolus vulgaris* L.; *Macrophomina phaseolina*; *Fusarium* sp.; Gene maps; Plant breeding; Marker-assisted selection.

¹ Centro de Investigación en Ciencia Aplicada y Tecnología Avanzada, Unidad Altamira, Instituto Politécnico Nacional (CICATA-UA-IPN). km 14,5 Carretera Tampico-Puerto Industrial Altamira, Altamira, Tamaulipas. C.P. 89600, México.

² Departamento de Fitomejoramiento, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Saltillo, Coahuila. C.P. 25315, México.

³ Centro de Biotecnología Genómica, Instituto Politécnico Nacional. Blvd. del Maestro s/n esq. Elías Piña, Col. Narciso Mendoza, Reynosa, Tamaulipas. C.P. 88710, México.

Address Correspondence to: N. Mayek-Pérez, e-mail: nmayekp@ipn.mx

Recibido / Received 17.XII.2010. Aceptado / Accepted 15.IX.2012.

INTRODUCCIÓN

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es originario de México (Paredes et al., 2006) y desde hace alrededor de 8 mil años su cultivo se ha desarrollado y extendido a prácticamente todo el mundo. El género muestra amplia diversidad con alrededor de 52 especies. De ellas, *P. vulgaris* es la más importante en cuanto a la superficie sembrada y la producción. El frijol común es una de las leguminosas con mayor consumo humano en el mundo; en México, principalmente es la fuente de proteínas más importante en la alimentación de los mexicanos de menores ingresos. En el país se destinaron en 2011 1,5 millones de ha para el cultivo del frijol, de las cuales 1,3 (87%) se siembran en condiciones naturales o seco; los rendimientos promedio nacionales son de 0,63 t/ha (SIAP-SAGARPA, 2012).

La producción de frijol común es afectada por diversos factores bióticos (enfermedades, plagas, malezas) y abióticos (pH del suelo, temperaturas extremas, déficit hídrico) que ocasionan estrés en el cultivo (Beebe y Pastor-Corrales, 1991). Entre los factores bióticos destacan las enfermedades causadas por hongos de los géneros *Macrophomina*, *Rhizoctonia* y *Fusarium*, que repercuten en importantes pérdidas en la producción. *Macrophomina phaseolina* y *Fusarium* son favorecidas por el estrés ambiental producido por la sequía y las altas temperaturas (Mayek-Pérez et al., 1995). Se han reportado pérdidas en los rendimientos de grano del frijol hasta de 84% atribuidas a *Fusarium* sp. (Park y Tu, 1994) y del 65% por *M. phaseolina* (Miklas et al., 1998b).

La producción del frijol puede incrementarse a través de la obtención de genotipos altamente rendidores y con resistencia a factores ambientales adversos tales como los hongos causantes de pudriciones de la raíz. Para ello, es necesario identificar materiales resistentes; posteriormente, es imperativo desarrollar mapas genéticos para proceder a la identificación y el seguimiento de los genes o las regiones genómicas (QTLs) ligadas o asociadas con la resistencia a las pudriciones de la raíz para, finalmente, desarrollar programas de selección asistida por marcadores moleculares (SAMM). En este trabajo se presenta un panorama general sobre (1) el mapeo genético realizado a la fecha mediante la aplicación de estrategias de marcadores moleculares de ADN para identificar marcadores asociados con la resistencia a los hongos causantes de pudriciones de la raíz en frijol común, con énfasis en *M. phaseolina* y *Fusarium* sp., y (2) su uso potencial en la SAMM para incrementar la eficiencia de los programas de mejoramiento genético de la resistencia del frijol a dichos patógenos, con énfasis en México.

EL CULTIVO DEL FRIJOL COMÚN EN MÉXICO

Origen e importancia económica. Los estudios arqueológicos revelan que el género *Phaseolus* se originó en el Continente Americano. Al respecto, se han encontrado evidencias

con alrededor de 8 mil años de antigüedad en algunas regiones de México, Estados Unidos y Perú. A partir de México se diseminaron las primeras semillas hacia el sur del Continente Americano (Voyses, 1983, 2000; Paredes et al., 2006). De 52 especies descritas del género *Phaseolus*, alrededor de 40 son originarias de México (Sousa y Delgado, 1998). De éstas, cinco se cultivan para consumo humano: *P. vulgaris* L. (frijol común), *P. coccineus* L. (frijol ayocote), *P. polyanthus* Greenm (frijol anual), *P. lunatus* L. (frijol lima) y *P. acutifolius* Gray (frijol tépari) (Debouck, 1991). *Phaseolus vulgaris* es la especie más cultivada y una de las leguminosas con mayor consumo en el mundo (Broughton et al., 2003).

La especie *P. vulgaris* tiene dos acervos genéticos: el Mesoamericano y el Andino, distinguibles a nivel morfológico, fisiológico y molecular. Esto incluye el análisis o los estudios de las faseolinas, isoenzimas o polimorfismos de ADN (Gepts et al., 1986; 1989; Singh et al., 1991; Tohme et al., 1996). El acervo Mesoamericano incluye las razas Durango, Jalisco, Mesoamérica y Guatemala; mientras que el Andino a las razas Chile, Perú y Nueva Granada (Singh et al., 1991; Beebe et al., 2000).

En México, el frijol es la fuente de proteínas más importante y constituye junto con el maíz la base de la alimentación sobre todo de la población con menores ingresos. El frijol se cultiva en la mayoría de las regiones del país, bajo diversas condiciones de suelo y clima. Los principales estados productores en orden de importancia son Zacatecas, Sinaloa, Durango y Chihuahua. La producción de frijol en el ámbito nacional es vulnerable a las condiciones climatológicas que prevalecen durante el ciclo productivo pues el 87% del frijol se cultiva bajo condiciones naturales o seco, donde la principal limitante de la producción es la escasa e irregular disponibilidad de agua (SIAP, 2012).

Debido a la importancia económica y social del frijol en México, su mejoramiento genético se inició en 1943 con la colecta de germoplasma nativo y, posteriormente, las primeras variedades genéticamente mejoradas se desarrollaron a partir de variedades criollas sobresalientes. De 1943 a 2004, el Programa de Mejoramiento Genético de Frijol del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), principal implicado en el mejoramiento genético de la especie en México, ha desarrollado y liberado más de 140 variedades mejoradas de frijol común para todas las áreas productoras del país (Rosales-Serna et al., 2004). La base genética del frijol común se ha ampliado constantemente a través de la utilización de progenitores genéticamente contrastantes en los bloques de cruzamientos de los programas de mejoramiento genético de la especie (Acosta-Gallegos et al., 2000).

Enfermedades de importancia: las pudriciones de la raíz.

La producción de frijol es afectada por diversos factores bióticos (enfermedades, plagas, malezas) y abióticos (pH del suelo, temperaturas, déficit hídrico) que ocasionan estrés en el culti-

vo. Entre los factores bióticos las enfermedades pueden causar enormes pérdidas en el rendimiento de grano dependiendo de las características de la población prevaleciente del patógeno (patotipo), la variedad de frijol, las condiciones ambientales de la zona y el sistema de cultivo practicado (Beebe y Pastor-Corrales, 1991). Entre los hongos que infectan al frijol y que además ocasionan importantes pérdidas en la producción destacan *M. phaseolina* y *Fusarium* sp. Ambos géneros son favorecidos por el estrés ambiental producido por la sequía y las altas temperaturas (Mayek-Pérez et al., 1995), condiciones particularmente frecuentes en la producción del frijol en el Norte y el Altiplano semiárido de México. Aunque en México no hay estadísticas precisas, se tienen reportes de pérdidas en el rendimiento de hasta 84% en frijol atribuidas a *Fusarium* sp. (Park y Tu, 1994) y de 65% por *M. phaseolina* (Miklas et al., 1998b).

Pudrición carbonosa. El hongo *M. phaseolina* (Tassi) Goid. causa la pudrición carbonosa o tizón cenizo en frijol durante cualquier etapa del crecimiento de la planta. El hongo produce lesiones oscuras en epicótilos e hipocótilos de plántulas. Después, la plántula muere debido a la obstrucción de los vasos del xilema y al marchitamiento vascular (Fig. 1). En plantas adultas el patógeno causa decoloración de raíces y tallos y produce micelio oscuro y microesclerocios negros. Los tallos muestran lesiones oscuras longitudinales y la planta se defolia y marchita (Abawi y Pastor-Corrales, 1990). *Macrophomina phaseolina* muestra amplia diversidad morfológica, fisiológica, patogénica y genética (Jones et al., 1998; Manici et al., 1995; Mayek-Pérez et al., 1997, 1999, 2001; Mihail y Taylor, 1995; Reyes-Franco et al., 2006; Su et al., 2001) misma que incrementa la adaptabilidad del patógeno a ambientes diversos. Además, el hongo presenta dos sub-fases en su ciclo de vida asexual, una sub-fase saprofítica (denominada *Rhizoctonia bataticola*) donde el hongo principalmente produce microesclerocios y otra sub-fase patogénica (*M. phaseolina*) donde el patógeno principalmente produce picnidios. La incidencia y desarrollo de la pudrición carbonosa es favorecida por la presencia de altas temperaturas y condiciones de déficit hídrico o sequía (Abawi y Pastor-Corrales, 1990). *Macrophomina phaseolina* ataca a un amplio rango de cultivos económicamente importantes como frijol, maíz (*Zea mays* L.), sorgo [*Sorghum bicolor* (L.) Moench], soya [*Glycine max* (L.) Merr], ajonjolí (*Sesamum indicum* L.), cacahuate (*Arachis hypogea* L.), algodónero (*Gossypium hirsutum* L.), girasol (*Helianthus annuus* L.), cártamo (*Carthamus tinctorius* L.), sandía (*Citrullus lanatus* L.) y melón (*Cucumis melo* L.), entre otros (Dhingra y Sinclair, 1978).

***Fusarium* sp.** En el caso de *Fusarium* se conocen dos especies que atacan frecuentemente al frijol: *F. oxysporum* Schlechtend:Fr. y *F. solani* (Mart.) Sacc. La primera causa el amarillamiento y marchitez de las plantas debido a la obstrucción del sistema vascular por la producción de masas de es-

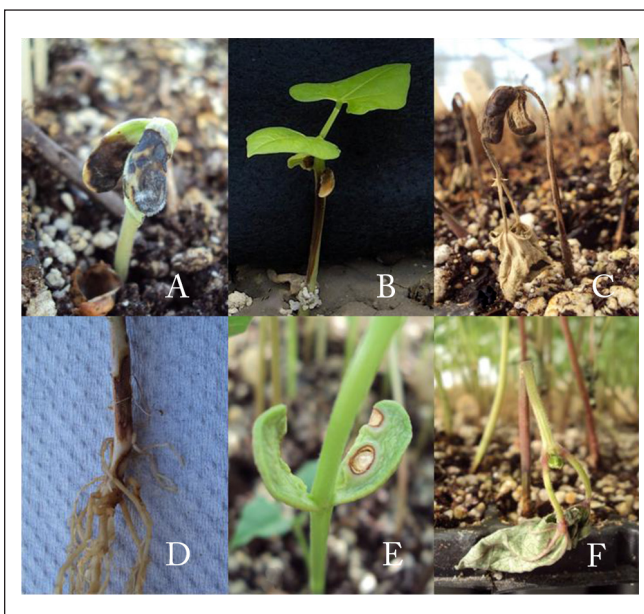


Fig. 1. Patógenos causantes de pudriciones de la raíz en frijol común. Daño por *M. phaseolina* en (A) cotiledones; (B) hipocótilo y epicótilo; (C) muerte de la plántula y por *Fusarium* sp. (D) hipocótilo y raíz; (E) cotiledones; (F) muerte de la plántula.

Fig. 1. Pathogens causing root rots in common beans. Damage by *M. phaseolina* in (A) cotyledons; (B) hypocotyl and epicotyl; (C) seedling death and *Fusarium* sp. (D) hypocotyl and root; (E) cotyledons; (F) seedling death.

poras. Las plantas infectadas se tornan cloróticas, muestran epinastia, defoliación y marchitez y mueren después de tres o cuatro semanas que inició la infección. Por su parte, *F. solani* ocasiona pudriciones de raíces debido a la producción en los epicótilos e hipocótilos de lesiones rojizas a oscuras, irregulares y hundidas cercanas a la base de los cotiledones; posteriormente, las lesiones coalescen, pueden presentar fisuras longitudinales y cubrir por completo a la raíz (Fig. 1). Las raíces laterales primarias pueden morir y los tejidos del tallo se ahuecan (Abawi y Pastor-Corrales, 1990). Como respuesta al patógeno la planta emite raíces adventicias laterales, aunque también presenta síntomas de clorosis y defoliación prematura o la muerte (Román-Avilés et al., 2003). *Fusarium* ataca bajo condiciones de clima cálido en suelos arenosos con altos contenidos de humedad (Abawi y Pastor-Corrales, 1990). Sin embargo, Padilla-Ramírez et al. (2003) y Mayek-Pérez et al. (2005) indicaron que *Fusarium* progresa con altas incidencias en condiciones de deficiencia hídrica. El hongo produce micelio con color variable así como tres tipos de esporas: los microconidios, que generalmente son unicelulares y abundantes en los vasos del xilema y floema de las plantas infectadas; los macroconidios, típicos del género con tres a cinco células y con forma curva, y las clamidosporas, que ocurren en forma simple o compuesta y se caracterizan por tener pared celular gruesa (Abawi y Pastor-Corrales, 1990).

Análisis genético con marcadores moleculares de ADN.

En los últimos años, los rápidos avances en la biología molecular han proporcionado las herramientas necesarias para hacer más eficiente el mejoramiento genético de las plantas. Algunas de estas técnicas son de utilidad para la caracterización del germoplasma y la identificación y ubicación física de características importantes en los cromosomas (Kelly et al., 1994) como es el caso de los marcadores moleculares. Los marcadores moleculares son regiones del ADN que presentan variación en su secuencia sin que necesariamente se aprecien cambios sustanciales en las funciones del organismo (Montaño et al., 2004). Las ventajas o características importantes de los marcadores moleculares para su aplicación en plantas son: ilimitados en su número, fenotípicamente neutros, presentan mayor segregación o polimorfismo que los morfológicos, pueden evaluarse desde los primeros estados de desarrollo de las plántulas, son aplicables a cualquier tipo de material vegetal, son detectables en todas las etapas de desarrollo de la planta, son independientes de la época del año en que se realiza el análisis, no muestran efectos pleiotrópicos y están libres de los efectos epistáticos (Tanksley, 1983; Powell, 1992; Phillips et al., 1995; Wenzel, 2006).

Los marcadores moleculares han permitido el estudio del genoma de la planta por dos vías: primero, con el análisis de proteínas e isoenzimas (marcadores bioquímicos) y, segundo, con el análisis del ADN de la planta (marcadores moleculares de ADN) mediante técnicas como los RFLPs (Polimorfismos de la longitud de los fragmentos de restricción), RAPDs (ADN polimórfico amplificado al azar), AFLPs (Polimorfismos en la longitud de los fragmentos amplificados), SSRs (Microsatélites o secuencias simples repetidas), SNPs (Polimorfismo de un solo nucleótido), SCARs (Regiones amplificadas de secuencia caracterizada), etc. (Mohan et al., 1997; Khlestkina y Salina, 2006).

Estudio de la planta de frijol. Los marcadores bioquímicos (proteínas, isoenzimas) en *Phaseolus* se han utilizado en la clasificación del frijol en dos acervos genéticos, que a su vez corresponden a los dos centros de domesticación del frijol: el Andino y el Mesoamericano (Koenig y Gepts, 1989). También han servido para determinar la relación existente entre el tipo de faseolina y la procedencia geográfica, reforzando la teoría de los dos centros de domesticación (Gepts, 1998a). Los RAPDs se han utilizado en programas de mejoramiento de la resistencia del frijol a la roya (*Uromyces appendiculatus* var. *appendiculatus*) (Haley et al., 1993; Kelly et al., 1994). Por medio de análisis RAPD se identificó una nueva raza perteneciente al acervo genético mesoamericano, la raza Guatemala (Beebe et al., 2000). Los AFLPs han demostrado ser una poderosa herramienta de huella genética para distinguir genotipos estrechamente relacionados (Pallottini et al., 2004). Con AFLPs y secuencias inter-microsatélites (ISSRs) se determinó el nivel y dirección de flujo de genes entre poblaciones de frijol silvestre y domesticado (Papa y Gepts, 2003; Payró de la Cruz et

al., 2005; Zizumbo-Villarreal et al., 2005). Los SSRs desarrollados para frijol común proporcionan una herramienta adicional para el análisis de la diversidad genética así como para la construcción de mapas genéticos de alta densidad (Yu et al., 1999; Gaitán-Solís et al., 2002; Blair et al., 2003).

Estudio de *M. phaseolina* y *Fusarium* sp. Los marcadores moleculares de ADN son importantes en el estudio de los patógenos causantes de pudriciones de la raíz en frijol. En *M. phaseolina* trabajos realizados con RAPDs y AFLPs demostraron la diversidad genética significativa entre y dentro de poblaciones del hongo (Muñoz-Cabañas et al., 2005; Reyes-Franco et al., 2006). Martínez-Garnica et al. (2004) caracterizó con AFLPs nueve aislamientos de *F. oxysporum* y ocho de *F. solani* y encontraron alta variación genética debido a que 98,7% de los productos amplificados fueron polimórficos. Cramer et al. (2002) utilizaron marcadores RAPD para evaluar la diversidad genética en 19 aislamientos de *F. oxysporum* Schlechtend:Fr. f. sp. *phaseoli* (Fop) y diferenciar entre aislamientos patogénicos y no patogénicos. Los patrones de bandas RAPD distinguieron entre las razas 3, 4 y 6, pero no entre las razas 1 y 4. Olaya et al. (1996) identificaron dos marcadores RAPD ligados con la resistencia a *M. phaseolina* (B459₁₆₀₀ y B386₉₀₀) a partir de una población F₂ derivada de la cruce entre la línea de frijol BAT 477 x A-70 que son resistente y susceptible, respectivamente, a *M. phaseolina*. Los dos genes ligados a dichos marcadores se nombraron *Mp-1* y *Mp-2*.

Mapeo genético. El primer mapa genético fue publicado en 1911 por Thomas. H. Morgan y Alfred Sturtevant y consiste de seis genes del cromosoma X de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) (Semagn et al., 2006). Posteriormente, Sax (1923) analizó la asociación entre el peso y el color de la semilla del frijol. El desarrollo de mapas genéticos es de especial importancia para cultivos como el frijol (Yu et al., 2000), cuyo tamaño del genoma haploide es de aproximadamente 650 Mb y se distribuye en once cromosomas (Arumuganatham y Earle, 1991). Vallejos et al. (1992) construyeron el primer mapa genético para frijol común basado en marcadores morfológicos, isoenzimas y RFLPs; en total se saturó el mapa con 244 marcadores en 11 grupos de ligamiento (LGs) que cubren 960 cM del genoma del frijol.

Los mapas genéticos son esenciales para la identificación y el seguimiento de genes o regiones genómicas de interés económico como los QTLs (Loci de Caracteres Cuantitativos) para iniciar programas de SAMM (Danzmann y Gharbi, 2001). De acuerdo con Lee (1995) los mapas saturados facilitan información para la clonación posicional de genes, permiten la expansión directa del conocimiento del acervo genético a través del mapeo comparativo entre taxones y aceleran la identificación e incorporación de genes deseables en los cultivos al aportar pistas importantes para entender la base biológica de los caracteres complejos.

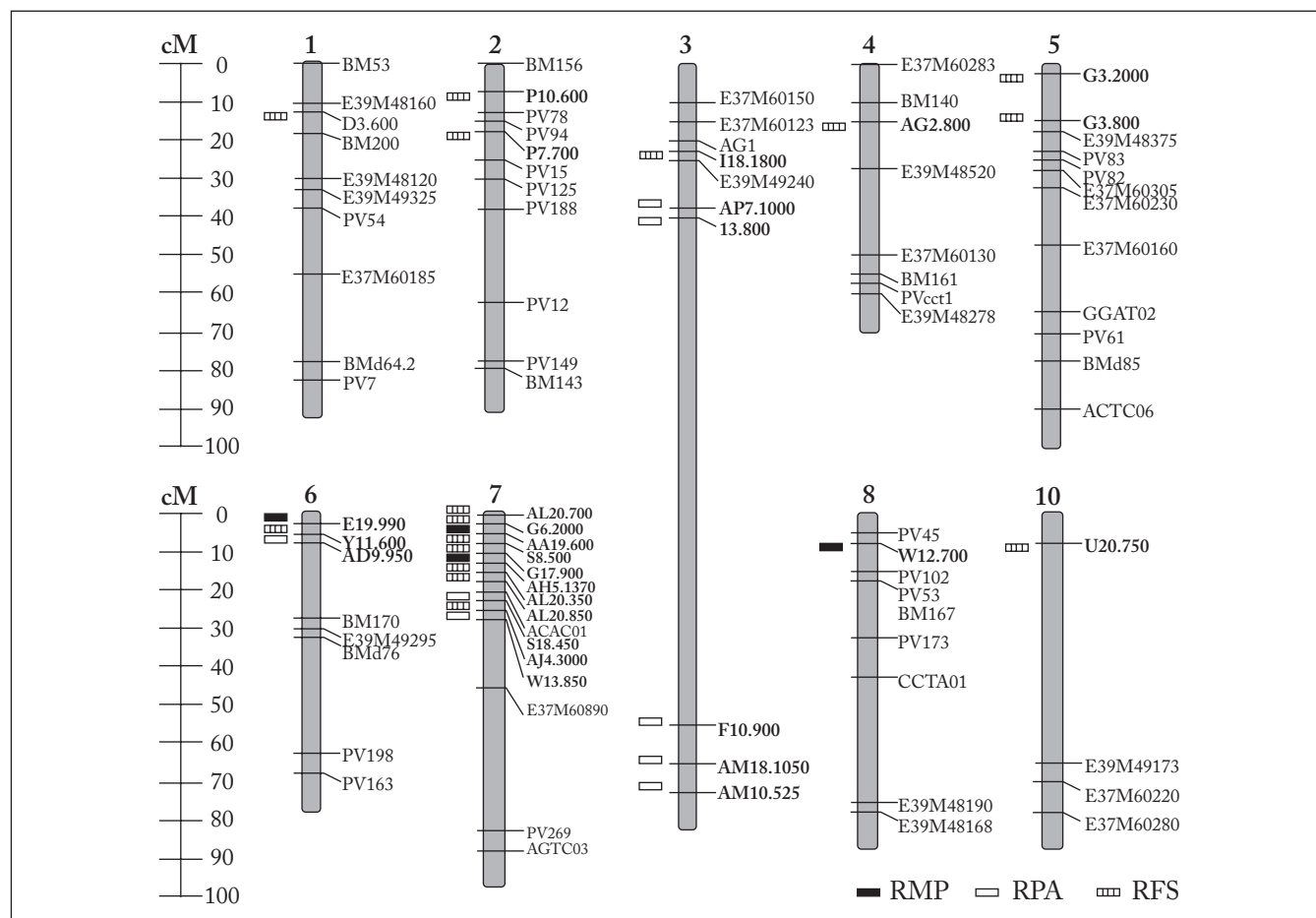


Fig. 2. Mapa genético de frijol común con información de 87 marcadores moleculares de ADN. Los marcadores se encuentran ubicados del lado derecho de cada grupo de ligamiento y las distancias están dadas en centiMorgans (cM). Los marcadores que inician con "AG", "AC", "CC", "GG", "BM", "PV" y "E37", "E39" fueron desarrollados por Cichy et al. (2009) y Hanai et al. (2010), respectivamente. RMP: marcadores ligados a QTLs que confieren resistencia a *M. phaseolina* (Miklas et al., 1998); RFS: marcadores ligados con la resistencia a *Fusarium* sp. (Fall et al., 2001; Schneider et al., 2001; Román-Avilés et al., 2005); RPA: marcadores ligados a QTLs que confieren resistencia a *Pythium ultimum* y *Aphanomyces euteiches* (Navarro et al., 2008); Longitud del mapa; 798.5 cM.

Fig. 2. Bean genetic map including 87 DNA molecular markers. The markers are located on the right side of each linkage group of linkage and distances are given in centiMorgans (cM). The markers that start with "AG", "AC", "CC", "GG", "BM", "PV" and "E37", "E39" were developed by Cichy et al. (2009), and Hanai et al. (2010), respectively. RMP: markers linked to QTLs that confer resistance to *M. phaseolina* (Miklas et al., 1998); RFS: markers linked to QTLs to *Fusarium* sp. (Fall et al., 2001; Schneider et al., 2001; Román-Avilés et al., 2005); RPA: Markers linked to QTLs that confer resistance to *Pythium ultimum* y *Aphanomyces euteiches* (Navarro et al., 2008); Map length: 798.5 cM.

La elaboración de un mapa genético se realiza en tres etapas: (1) determinación de los grupos de ligamiento, (2) ordenamiento de los genes dentro de cada grupo de ligamiento y (3) estimación de las distancias entre grupos de ligamiento con base en las frecuencias de recombinación observadas (Stam, 1993; Cornide, 2002) (Fig. 2). Una característica de los mapas de ligamiento genético es que la longitud del genoma medido en centiMorgans puede ser influenciado por el polimorfismo entre los progenitores, el número de marcadores y las frecuencias de recombinación. La longitud del genoma de *Phaseolus* se estima en 1250 cM (Gepts et al., 1993).

La aplicación de los mapas genéticos para la detección de QTLs ha ofrecido resultados consistentes en diferentes especies (Hirooka et al., 2001; Doerge, 2002; Korstanje y Paigen, 2002). Los QTLs se identifican dentro del genoma de una planta con base en el principio de asociación entre los marcadores moleculares polimórficos y el fenotipo de los individuos de una población de mejoramiento (F_2 , retrocruza, líneas endogámicas recombinantes, dobles haploides).

Tres métodos ampliamente utilizados para la detección de QTLs son: el análisis de un simple marcador, el mapeo por intervalos simple y el mapeo por intervalos compuesto (Tanksley,

1993). La mayoría de los métodos de mapeo de QTLs usados actualmente se basan en la utilización del principio del mapeo por intervalos (Schuster y Cruz, 2004) (Mora et al., 2008). El grado de localización necesario para los QTLs individuales varía dependiendo de la característica y del locus estudiado. Tanto la SAMM como la separación de un QTL benéfico de uno deletéreo estrechamente ligado serán frecuentemente efectivas con la localización de un intervalo ≤ 1 cM. Sin embargo, el aislamiento de genes en intervalos cada vez menores es necesario debido a que las regiones del genoma de las plantas varían ampliamente en sus frecuencias de recombinación por megabase de ADN (Funke et al., 1993). De ahí que el grado de saturación con marcadores y la cantidad del mapeo fino requerido para cada QTL puede variar dependiendo del grupo de ligamiento y del número de QTLs implicados. La heredabilidad de las características asociadas con los QTLs puede variar ampliamente (Kearsey y Farquhar, 1998). Sin embargo, los métodos para el mapeo fino y la disección genética de QTLs pueden aplicarse a datos de características registradas en campo donde la heredabilidad cercana a la unidad raramente se alcanza (Njiti et al., 1998).

Mapeo genético de la resistencia a pudriciones de la raíz en frijol común. Algunos trabajos de mapeo genético en frijol se han llevado a cabo aplicando diferentes estrategias de marcadores moleculares y utilizando accesiones provenientes de diferentes acervos y razas genéticas para identificar QTLs asociados con la resistencia a pudriciones de la raíz, particularmente a las causadas por *M. phaseolina* y *Fusarium* sp. Miklas et al. (1998) construyeron un mapa genético a partir de 79 Líneas endogámicas recombinantes (LERs) $F_{5,7}$ derivadas de la cruce entre XAN-176 (resistente a *M. phaseolina*) y Dorado (susceptible) mediante el uso de marcadores RAPD. En la evaluación en campo, se identificaron cinco QTLs que explicaron 15, 15, 19, 13 y 13% de la variación fenotípica en los LGs 4, 6, 7, 8 y un marcador no ligado (W18₁₃₀₀), respectivamente. Únicamente tres QTLs se detectaron en otro año de evaluación, que explicaron 12, 12, y 15% de la variación de la reacción a la enfermedad, ubicados en los LGs 4, 6, y 7. La cobertura del mapa genético fue de 900 cM y consistió de 147 marcadores RAPD asignados a 10 LGs. Por su parte, Hernández-Delgado et al. (2009) identificaron un QTL 'putativo' en una población F_2 derivada de BAT 477 (resistente a *M. phaseolina*) x Pinto UI-114 (susceptible) con marcadores AFLP. El QTL se encontró en el LG 1 y solo 38 loci AFLP se utilizaron en el mapeo, distribuidos en ocho LGs con una longitud de mapa de 334 cM. La longitud del mapa fue solamente una tercera parte del mapa genético desarrollado en frijol en trabajos previos (Miklas et al., 1998).

Para el caso de *Fusarium* sp. Schneider et al. (2001) identificaron 16 QTLs para resistencia a partir de LERs $F_{4,6}$ derivadas de la cruce entre Montcalm (susceptible) y FR266 (resistente). Los QTLs se encontraron principalmente en los LGs 2 y 5. Siete QTLs explicaron 64% de la resistencia a la

enfermedad. Fall et al. (2001) construyeron un mapa genético a partir de 76 LERs F_6 derivadas de la cruce interracial Belneb RR-1 (raza Durango, susceptible) x A55 (raza Mesoamérica, resistente) con marcadores RAPD. Un QTL que explicó 63,5% de la variación fenotípica se localizó en el LG 10. La identificación del marcador U20.750, estrechamente ligado al QTL, es de gran importancia porque al convertirlo a un marcador SCAR podrá utilizarse en programas de SAMM para identificar fuentes de resistencia en frijol común. Por su parte, Chowdhury et al. (2002) identificaron dos QTLs que explicaron 50%, 30% y 20% de la variación fenotípica, respectivamente, indicando mayor efecto de ambos QTLs en la resistencia a *Fusarium* en LERs $F_{2,6}$ derivadas de la cruce entre AC Compass (susceptible) y NY2114-12 (resistente).

La identificación de pocos QTLs con efectos mayores que expliquen la variación fenotípica es importante y prometedora, porque dichos genes de resistencia podrán introgresarse más fácilmente a germoplasma susceptible que los QTLs con efectos menores. Finalmente, Román-Avilés et al. (2005) identificaron nueve QTLs a partir de dos poblaciones de líneas resultantes de la retrocruza de LERs $F_{4,5}$ desarrolladas de las cruces entre Red Hawk (Susceptible) x Negro San Luis (Resistente), y C97407 (Susceptible) x Negro San Luis (Resistente). Los nueve QTLs detectados explicaron del 5 al 53% de la variación fenotípica y se localizaron principalmente en los LGs 1 y 7 (Tabla 1). También, se han identificado QTLs que confieren resistencia a otros patógenos causantes de pudriciones de la raíz de los géneros *Rhizoctonia*, *Pythium* y *Aphanomyces* (Jung et al., 1996; Miklas et al., 1999; Navarro et al., 2008). En frijol, otros QTLs que afectan la resistencia a enfermedades tales como la mancha angular de la hoja (*Phaeoisariopsis griseola*), virus del mosaico dorado amarillo del frijol (BGYMV), tizón común (*Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*), tizón de halo (*Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola*), y moho blanco (*Sclerotinia sclerotiorum*), también se han etiquetado y mapeado (Miklas et al., 2002) (Tabla 1 y Fig. 2).

Selección asistida por marcadores moleculares (SAMM) de la resistencia a pudriciones de la raíz en frijol. El mejoramiento de plantas tradicional se basa en la selección fenotípica de genotipos superiores dentro de progenies segregantes obtenidas a partir de cruces. La aplicación de esta metodología a menudo encuentra dificultades relacionadas principalmente con interacciones genotipo-ambiente (G x E). Además, varios procedimientos fenotípicos con frecuencia son costosos, requieren de tiempos prolongados o en ocasiones son poco confiables o efectivos en el caso de rasgos particulares como por ejemplo, la tolerancia al estrés abiótico (Francia et al., 2005). En cultivos como el frijol común el mejoramiento genético tradicional ha contribuido al desarrollo de variedades con resistencia a enfermedades y mayor rendimiento de grano, aunque los avances han sido limitados por la velocidad y el tiempo necesario para que los caracteres deseables se identi-

Tabla 1. Marcadores moleculares de DNA asociados con QTLs que confieren la resistencia a pudriciones de la raíz en frijol común. QTLs: loci de caracteres cuantitativos; LG: grupo de ligamiento; NL: no ligado; %VF: porcentaje de variación fenotípica; LM: longitud de mapa; cM: centiMorgan; DX: Dorado 364 x XAN176; BP: BAT 477 x Pinto UI-114; AN: AC Compass x NY2114-12; BA: Belneb RR-1 x A55; CN: C97407 x Negro San Luís; RN: Red Hawk x Negro San Luís; MF: Montcalm x FR266; FSP: *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli*; FOP: *Fusarium oxysporum* Schlechtend. Fr. f. sp. *phaseoli*.

Table 1. DNA molecular markers associated with QTLs that confer resistance to root rot in common bean. QTL: loci of quantitative traits; LG: linkage group; NL: unlinked; %VF: porcentaje de phenotypic variation; LM: map length; cM: centiMorgan; DX: Dorado 364 x XAN176; BP: BAT 477 x Pinto UI-114; AN: AC Compass x NY2114-12; BA: Belneb RR-1 x A55; CN: C97407 x Negro San Luís; RN: Red Hawk x Negro San Luís; MF: Montcalm x FR266; FSP: *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli*; FOP: *Fusarium oxysporum* Schlechtend. Fr. f. sp. *phaseoli*.

Marcador(es)/LG/%VF	Progenitores/Patógeno/Técnica	LM(cM)/Autores
Q11980, E19990, AH51370/4,6,7/15,15,19	DX/MP/RAPD	900/Miklas et al., 1998
W12700, W181300/8,NL/13,13	DX/MP/RAPD	
___/1___	BP/MP/AFLP	334/Hernández-Delgado et al., 2009
UBC2181200 -UBC503640/1/30	AN/FSP/RAPD	88 /Chowdhury et al., 2002
UBC503640 -UB21110001/20	AN/FSP/RAPD	
UBC5631390 -UBC53317004/15	AN/FSP/RAPD	
U20.750/10/63.5	BA/FOP/RAPD	___/Fall et al., 2001
AL20.850-G8.1400/1/53.3	CN/FSP/RAPD	183/Román-Avilés et al., 2005
O12.800-AL20.850/1/7.3	CN/FSP/RAPD	
G6.2000-G17.900/7/19	RNL/FSP/RAPD	
G17.900-AL20.350/7/30	RNL/FSP/RAPD	
G6.2000-AL20.350/7/29	RNL/FSP/RAPD	
AL20.700-G6.2000/7/33	RNL/FSP/RAPD	
AL20.850-AJ4.3000/7/27	RNL/FSP/RAPD	
AN19.1300-H4.1200/8/39	RNL/FSP/RAPD	
AJ4.350-X3.3054/9/15	RN/FSP/RAPD	
D3600, P71550, P101600/1,1,2	MF/FSP/RAPD	___/Schneider et al., 2001
G61100, I181800, I181700/2,3,3	MF/FSP/RAPD	
P7700 , G32000/2, 5/7-13	MF/FSP/RAPD	
AG2800, G17900, G17900/4,4,4	MF/FSP/RAPD	
Y11600, O12800, V121100/6,6,6	MF/FSP/RAPD	
G3800, S8500/5,6/5,8	MF/FSP/RAPD	
P91550/G32000/5, 5/13	MF/FSP/RAPD	
G32000, G17900, U121500, P71700/5, 4, NL, 2/14-29	MF/FSP/RAPD	

fiquen, seleccionen y se utilicen (Kelly et al., 1994). El uso de marcadores moleculares para caracteres monogénicos o poligénicos ha crecido exponencialmente en las últimas dos décadas tras el avance en varios aspectos de la tecnología genómica.

La SAMM se ha convertido en un procedimiento rutinario en programas de mejoramiento de plantas en algunos países, particularmente aquéllos con mayor desarrollo económico en el mundo (Utomo y Linscombe, 2009). Sin embargo, estrategias como la SAMM son escasamente o no utilizadas, como ocurre en el caso del frijol. Esta estrategia se basa en la identificación y el uso de marcadores moleculares asociados con genes o QTLs que controlan el rasgo de interés (Hudcovicová

et al., 2008). La SAMM incrementa la eficiencia, reduce el tiempo y los recursos requeridos en los programas de mejoramiento genético. El éxito de la SAMM depende principalmente de cuatro factores: (1) contar con un mapa genético con un número adecuado de marcadores polimórficos espaciados uniformemente para localizar con precisión los QTLs o los genes mayores deseados; (2) ligamiento estrecho entre el QTL o el mayor gen de interés y el marcador adyacente, para evitar falsos positivos; (3) adecuada recombinación entre los marcadores y el resto del genoma y (4) capacidad para analizar un mayor número de plantas en un tiempo corto y de manera rentable (Babu et al., 2004).

La SAMM ha sido efectiva para la introgresión de rasgos con herencia simple o bien, gobernadas por un número reducido de genes en varias especies cultivadas, incluyendo la resistencia a enfermedades en frijol común (de Oliveira et al., 2005). El uso de marcadores ligados a caracteres de resistencia con herencia cuantitativa es más difícil porque los QTLs generalmente tienen efectos acumulativos menores y, además, están fuertemente influenciados por el ambiente y el acervo genético. Por esas razones los estudios se han centrado en identificar marcadores ligados con QTLs con efecto mayor porque estos ofrecen mayor eficiencia de la SAMM (Miklas, 2002). Antes de iniciar la SAMM, la evaluación del efecto del QTL y la asociación con el marcador debe validarse en los diferentes acervos genéticos de la especie, en líneas parentales representativas, poblaciones mejoradas, o bien, germoplasma fenotípicamente contraste (Xu y Crouch, 2008; Díaz-Ruiz et al., 2010).

En algunos casos, los marcadores pueden perder su poder de selectividad durante la etapa de validación. Entonces lo más adecuado es identificar nuevos marcadores mediante mapeo fino o análisis de genes candidatos en la región genómica alrededor del locus etiquetado para encontrar asociación entre marcadores y QTLs que se comparten a través de diferentes poblaciones mejoradas (Xu y Crouch, 2008). La eficiencia de la SAMM depende de la heredabilidad y la cantidad de la variación genética aditiva explicada por el marcador (O'Malley y McKeand, 1995).

Uno de los marcadores moleculares de ADN comúnmente utilizados en la SAMM son los SCARs que, por estar ligados a una región génica particular, permiten diagnosticar la presencia de genes de interés durante el mejoramiento (Urrea *et al.* 1996; Pedraza et al., 1997). Para hacer eficientes los programas de mejoramiento genético enfocados en la obtención de resistencia a la pudrición de la raíz, se han desarrollado trabajos de investigación con la finalidad de encontrar fuentes de resistencia a cada enfermedad utilizando herramientas moleculares. Por ejemplo, Fall et al. (2001) desarrollaron un marcador SCAR ligado a la resistencia a la raza 4 de Fop y evaluaron la respuesta a dicha raza en germoplasma representativo de las razas genéticas Durango y Mesoamérica. El SCAR predijo la resistencia a Fop en siete de diez líneas de frijol de la raza Mesoamérica (70% de eficiencia) pero no fue efectivo en el germoplasma de la raza Durango. Los resultados indicaron que los marcadores asociados con un QTL en líneas de una raza genética no necesariamente se encuentran asociados con el mismo QTL en líneas de otra raza o acervo o bien, en este caso ocurre la expresión diferencial de un QTL entre acervos genéticos distintos. Brick et al. (2006) utilizaron el marcador desarrollado por Fall et al. (2001) para identificar germoplasma resistente a Fop en una colección núcleo de frijol de Centro y Sudamérica (CA/SA). En pruebas de reacción a dos razas de Fop en 194 accesiones, 21 fueron resistentes a la raza 1, 47 fueron intermedias y 126 susceptibles. A la raza 2, 15 fueron resistentes, 61 intermedias y 114 susceptibles. En la evaluación de los SCARs úni-

camente se evaluaron 185 accesiones; el SCAR sólo amplificó en 126 de ellas. Así, el SCAR no se asoció con la resistencia a Fop en la colección núcleo porque se amplificó tanto en germoplasma resistente como en el susceptible.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El frijol es un cultivo básico para México por ser fuente importante de proteínas y otros nutrientes para gran proporción de la población del país. A través del mejoramiento genético tradicional, las instituciones de gobierno principalmente han obtenido variedades sobresalientes con (1) resistencia a factores abióticos (sequía, salinidad, altas temperaturas) y/o bióticos (plagas de insectos de la planta y grano almacenado; enfermedades como la antracnosis, roya, pudriciones de la raíz, tizón del halo, virosis), y (2) altos y consistentes rendimientos de grano y calidad nutricia que han contribuido al incremento y calidad del grano producido en las últimas décadas. Ejemplos claros de variedades ampliamente sembradas por años en regiones frijoleras de México son variedades con grano tipo pinto (Pinto Villa, y Pinto Saltillo); bayo (Bayo Durango, Bayo Victoria); negro (Jamapa, Huasteco, Cotaxtla, Tacaná); o flores de mayo y junio (Flor de Mayo Bajío, Flor de Mayo RMC, Flor de Junio Marcela). Sin embargo la obtención de estas variedades ha demorado hasta 12 años, como fue el caso de Pinto Villa (Acosta-Gallegos, et al., 1995).

La SAMM se ha utilizado en el desarrollo de variedades de frijol con grano negro y rojo con resistencia a diversas enfermedades con menores tiempos y costos en Brasil (Costa et al., 2006). Así mismo, la SAMM incrementó 11% el rendimiento del frijol bajo sequía en Estados Unidos (Schneider et al., 1997). En México poco se ha hecho de mejoramiento genético de la resistencia a enfermedades apoyado por SAMM. A la fecha únicamente se ha desarrollado un mapa genético para identificar QTLs de resistencia a *M. phaseolina* utilizando marcadores AFLP (Hernández-Delgado et al., 2009). Por ejemplo, el mapeo de genes de resistencia a razas específicas de *Colletotrichum lindemithianum* (Mendoza et al., 2001) o la identificación y 'pirimidación' de genes de resistencia a la roya (*U. appendiculatus* var. *appendiculatus*) (Montero-Tavera et al., 2010).

Es evidente que aún hay mucho por hacer. Es necesaria la construcción de mapas genéticos a partir de materiales provenientes de diferentes acervos genéticos y saturarlos no solo con marcadores RAPD, AFLP, o SSR sino con otras alternativas como los SNPs o ESTs (etiquetas de secuencias expresadas), para identificar QTLs mayores que puedan introgresarse a materiales de interés económico, susceptibles a pudriciones de la raíz y a enfermedades en general u otros factores adversos.

La identificación de los genes mayores y/o QTLs serán de gran importancia para iniciar programas de SAMM que, junto con el mejoramiento tradicional, permitan obtener variedades con mayores rendimientos al tener resistencia a factores adversos en tiempos relativamente menores. La SAMM

tiene casos exitosos en la obtención de germoplasma resistente a enfermedades como la roya o antracnosis que están controladas por pocos genes dominantes. Lo contrario sucede con características poligénicas debido a que son afectadas por el ambiente (Miklas et al., 1998; Fall et al., 2001; Schneider et al., 2001; Chowdhury et al., 2002; Román-Avilés et al., 2005; Navarro et al., 2008).

Finalmente, consideramos que es necesario desarrollar mayor investigación en frijol en México para caracterizar nuestro germoplasma, construir mapas genéticos saturados para identificar genes mayores o QTLs asociados con la resistencia a pudriciones de la raíz y a otros factores adversos como la sequía dentro de programas de SAMM. Se podrá así obtener nuevas variedades con mayor rendimiento y calidad de grano en tiempos más cortos y con costos menores.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor agradece al CONACYT-México, al Instituto Politécnico Nacional y al Programa Santander-ECOES el financiamiento de sus estudios doctorales en el CICATA-Altamira. Los autores agradecen el financiamiento de este trabajo a través de los proyectos CONACYT-Ciencia Básica claves 48457-Z y 176282; así como al Instituto Politécnico Nacional (proyecto no. 1350).

REFERENCIAS

- Abawi, G.S. y M.A. Pastor-Corrales (1990). Root rots of beans in Latin America and Africa: Diagnosis, research methodologies, and management strategies. CIAT. Cali, Colombia. 114 p.
- Acosta-Gallegos, J.A., R. Ochoa-Márquez, M.P. Arrieta-Montiel, F. Ibarra-Pérez, A. Pajarito-Ravelero y I. Sánchez-Valdez (1995). Registration of 'Pinto Villa' common bean. *Crop Science* 35: 1211-1211.
- Acosta-Gallegos, J.A., R.R. Rosales-Serna, R. Navarrete-Maya y E. López-Salinas (2000). Desarrollo de variedades mejoradas de frijol para condiciones de riego y temporal en México. *Agricultura Técnica en México* 26: 79-98.
- Arndt, G.C. y P. Gepts (1989). Segregation and linkage for morphological and biochemical markers in a wide cross in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Bean Improvement Cooperative* 32: 68-69.
- Arumuganatham, K. y E.D. Earle (1991). Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Molecular Biology Reporter* 9: 208-218.
- Babu, R., S.K. Nair, B.M. Prasanna y H.S. Gupta (2004). Integrating marker-assisted selection in crop breeding – Prospects and challenges. *Current Science* 87: 607-619.
- Beebe, S.E. y M.A. Pastor-Corrales (1991). Breeding for disease resistance. En: A. van Schoonhoven and O. Voyset (eds). Common bean. Research for Crop Improvement. CIAT. Cali, Colombia. 1991. pp. 561-618.
- Beebe, S., P.W. Skroch, J. Tohme, M.C. Duque, F. Pedraza y J. Nienhuis (2000). Structure of genetic diversity among common bean landraces of Mesoamerican origin based on correspondence analysis of RAPD. *Crop Science* 40: 264-273.
- Blair, M.W., F. Pedraza, H.F. Buendia, E. Gaitán-Solís, S.E. Beebe, P. Gepts y J. Tohme (2003). Development of a genome wide anchored microsatellite map for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 107: 1362-1374.
- Brick, M.A., P.F. Byrne, H.F. Schwartz, J.B. Ogg, K. Otto, A.L. Fall y J. Gilbert (2006). Reaction to three races of *Fusarium* wilt in the *Phaseolus vulgaris* core collection. *Crop Science* 46: 1245-1252.
- Broughton, W.J., G. Hernández, M.W. Blair y S. Beebe (2003). Beans (*Phaseolus* spp.) – model food legumes. *Plant and Soil* 252: 55-128.
- Cichy, K.A., M.W. Blair, S.S. Snapp y J.D. Kelly (2009). QTL analysis of root architecture traits and low phosphorus tolerance in an Andean bean population. *Crop Science* 49: 59-68.
- Chowdhury, M.A., K. Yu y S.J. Park (2002). Molecular mapping of root rot resistance in common beans. *Bean Improvement Cooperative* 45: 96-97.
- Cornide, M.T. (2002). Marcadores moleculares, nuevos horizontes en la genética y selección de las plantas: Construcción de mapas genéticos en especies diploides. Editorial Félix Varela. La Habana, Cuba. pp. 230-270.
- Costa M.R., J.P.M. Tanure, K.M.A. Arruda, J.E.S. Carneiro, M.A. Moreira y E.G. Barros (2006). Pyramiding of anthracnose, angular leaf spot and rust resistance genes in black and red bean cultivars. *Bean Improvement Cooperative* 49: 187-188.
- Cramer, R.A., M.A. Brick, P.F. Byrne, H.F. Schwartz y E. Wickliffe (2002). Characterization of *Fusarium* wilt isolates collected in the central high plains. *Bean Improvement Cooperative* 45: 38-39.
- Danzmann, R.G. y K. Gharbi (2001). Gene mapping in fishes: a means to an end. *Genetics* 111: 3-23.
- Debouck, D.G. (1991). Systematics and morphology. En: A. van Schoonhoven and O. Voyset (ed.) Common beans: Research for crop improvement. C.A.B. Intl., Wallingford, UK and CIAT, Cali, Colombia. pp. 55-118.
- de Oliveira, E.J., A.L. Alzate-Marin, A. Borem, S.D. Fagundes, E.G. de Barros y M.A. Moreira (2005). Molecular marker-assisted selection for development of common bean lines resistant to angular leaf spot. *Plant Breeding* 124: 572-575.
- Dhingra, O.D. y J.B. Sinclair (1978). Biology and Pathology of *Macrophomina phaseolina*. Universidade Federal de Vicosa. Vicosa, Brazil. 141 p.
- Díaz-Ruiz, R., A.M. Torres, Z. Satovic, M.V. Gutiérrez, J.I. Cubero y B. Román (2010). Validation of QTLs for *Orobanche crenata* resistance in faba bean (*Vicia faba* L.) across environments and generations. *Theoretical and Applied Genetics* 120: 909-919.
- Doerge, R.W. (2002). Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. *Nature Reviews Genetics* 3: 43-52.
- Fall, A.L., P.F. Byrne, G. Jung, D.P. Coyne, M.A. Brick y H.F. Schwartz (2001). Detection and mapping of a major locus for *Fusarium* wilt resistance in common bean. *Crop Science* 41: 1494-1498.
- Francia, E., G. Tacconi, C. Crosatti, D. Barabaschi, D. Bulgarelli, E. Dall'Aglio y G. Valè (2005). Marker assisted selection in crop plants. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture* 82: 317-342.
- Funke, R.P., A. Kolchinsky y P.M. Gresshoff (1993). Physical mapping of a region in the soybean genome containing duplicated sequences. *Plant Molecular Biology* 22: 437-446.
- Gaitán-Solís, E., M.C. Duque, K.J. Edwards y J. Tohme (2002). Microsatellite repeats in common bean (*Phaseolus vulgaris*): Isolation, characterization, and cross species amplification in *Phaseolus* sp. *Crop Science* 42: 2128-2136.

- Gepts, P., T. Osborn, K. Rashka y F. Bliss (1986). Phaseolin protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.): evidence for multiple centers of domestication. *Economic Botany* 40: 451-468.
- Gepts, P. (1988a). Phaseolin as an evolutionary marker. En: P. Gepts, (ed.) Genetic Resources of *Phaseolus* Beans. Kluwer, Dordrecht, The Netherlands. pp. 215-241.
- Gepts, P., R. Nodari, S.M. Tsai, E.M.K. Koinange, V. Llaca, R. Gilbertson y Guzman (1993). Linkage mapping in common bean. *Bean Improvement Cooperative* 36: 24-38.
- Haley, S.D., P.N. Miklas, J.R. Stavelly, J. Byrum y J.D. Kelly (1993). Identification of RAPD markers linked to a major rust resistance gene block in common bean. *Theoretical and Applied Genetics* 86: 505-512.
- Hanai, L.R., L. Santini, L.E.A. Camargo, M.H.P. Fungaro, P. Gepts, S.M. Tsai y M.L.C. Vieira (2010). Extension of the core map of common bean with EST-SSR, RGA, AFLP, and putative functional markers. *Molecular Breeding* 25: 25-45.
- Hernández-Delgado, S., M.H. Reyes-Valdés, R. Rosales-Serna y N. Mayek-Pérez (2009). Molecular markers associated with resistance to *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid. in common bean. *Journal of Plant Pathology* 91: 163-170.
- Hirooka, H., D.J. de Koning, B. Harlizius, J.A.M. van Arendonk, A.P. Rattink, M.A.M. Groenen, E.W. Brascamp y H. Bovenhuis (2001). A whole-genome scan for quantitative trait loci affecting teat number in pigs. *Journal of Animal Science* 79: 2320-2326.
- Hudcovicová, M., V. Šudjová, S. Šliková, E. Gregová, J. Kraick, F. Ordon, D. Mihálik, V. Horevaj y Z. Šramková (2008). Marker-Assisted Selection for the development of improved barley and wheat lines. *Acta Agronomica Hungarica* 56: 385-392.
- Jones, R.W., S. Canada y H. Wang (1998). Highly variable minichromosomes and highly conserved endoglucanase genes in the phytopathogenic fungus *Macrophomina phaseolina*. *Canadian Journal of Botany* 76: 694-698.
- Jung, G., D.P. Coyne, P.W. Skroch, J. Nienhuis, E. Arnaud-Santana, J. Bokosi, H.M. Ariyaratne, J.R. Steadman, J.S. Beaver y S.M. Kaeppeler (1996). Molecular markers associated with plant architecture and resistance to common blight, web blight and rust in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of the American Society for Horticultural Science* 121: 794-803.
- Kelly, J.D., S.D. Haley, L. Afanador, P.N. Miklas y J.R. Stavelly (1994). Application of RAPD markers for disease resistance breeding in beans. *Bean Improvement Cooperative* 37: 15-16.
- Kelly, J.D., L.K. Afanado, S.D. Haley y P.N. Miklas (1994). Uso de marcadores moleculares en el mejoramiento del frijol. *Agronomía Mesoamericana (Costa Rica)* 5: 1-7.
- Kearsey, M.J. y A.G. Farquhar (1998). QTL analysis in plants; where are we now? *Heredity* 80: 137-142.
- Khlestkina, E.K. y E.A. Salina (2006). SNP markers: methods of analysis, ways of development, and comparison on an example of common wheat. *Russian Journal of Genetics* 42: 585-594.
- Koenig, R. y P. Gepts (1989). Allozyme diversity in wild *Phaseolus vulgaris*: further evidence for two major centers of diversity. *Theoretical and Applied Genetics* 78: 809-817.
- Korstanje, R. y B. Paigen (2002). From QTL to gene: The harvest begins. *Nature Genetics* 31: 235-236.
- Lee, M. (1995). DNA markers and plant breeding programs. *Advances in Agronomy* 55: 265-344.
- Manici, L., F. Caputo y C. Cerato (1995). Temperature responses of isolates of *Macrophomina phaseolina* from different climate regions of sunflower production in Italy. *Plant Disease* 79: 834-838.
- Martínez-Garnica, M., S. Hernández-Delgado, J.S. Padilla-Ramírez y N. Mayek-Pérez (2004). Diversidad patogénica y genética de aislamientos de *Fusarium* de Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 22: 321-327.
- Mayek-Pérez, N., J.A. Pedroza-Flores, L.A. Villarreal-García, y C.G.S. Valdés-Lozano (1995). Factores genéticos y ambientales relacionados con la dinámica temporal y efecto de las enfermedades en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en Marín, Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 13: 1-9.
- Mayek-Pérez, N., C. López-Castañeda, J.A. Acosta-Gallegos (1997). Variación en características culturales *in vitro* de aislamientos de *Macrophomina phaseolina* y su virulencia en frijol. *Agrociencia* 31: 187-195.
- Mayek-Pérez, N., C. López-Castañeda, M. González-Chavira, R. García-Espinosa, J.A. Acosta-Gallegos, O. Martínez de la Vega y J. Simpson (2001). Variability of Mexican isolates of *Macrophomina phaseolina* on basis of pathogenesis and AFLP genotype. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 59: 257-264.
- Mayek-Pérez, N., C. López-Castañeda, E. López-Salinas y J.A. Acosta-Gallegos (2001). Herencia de la resistencia genética a *Macrophomina phaseolina* en frijol. *Agrociencia* 35: 637-648.
- Mayek-Pérez, N., C. López-Castañeda, E. López-Salinas, J. Cumpián-Gutiérrez y J.A. Acosta-Gallegos (2001). Resistencia a *Macrophomina phaseolina* en frijol común bajo condiciones de campo en México. *Agrociencia* 35: 649-661.
- Mayek-Pérez, N., J.S. Padilla-Ramírez, R. Ochoa-Márquez y R. Rosales-Serna (2005). Reacción de germoplasma de frijol a pudriciones de raíz en Aguascalientes, México. 17avo. Encuentro Nacional de Investigación Científica y Tecnológica del Golfo de México. Altamira, México. 40 p.
- Mendoza, A., F. Hernández, S. Hernández, D. Ruíz, O. Martínez, G. Mora, J. Acosta y J. Simpson (2001). Identification of Co-1 anthracnose resistance and linked molecular markers in Mexican common bean line A193. *Plant Disease* 85: 252-255.
- Mihail, J.D. y S.J. Taylor (1995). Interpreting of variability among isolates of *Macrophomina phaseolina* in pathogenicity, pycnidium production, and chlorate utilization. *Canadian Journal of Botany* 73: 1596-1603.
- Miklas, P.N., E. Johnson, V. Stone y J.S. Beaver (1998). Inheritance and QTL analysis of field resistance to ashy stem blight in common bean. *Crop Science* 38: 916-921.
- Miklas, P.N., H.F. Schwartz, M.O. Salgado, R. Nina y J.S. Beaver (1998b). Reaction of select tepary bean to ashy stem blight and *Fusarium* wilt. *HortScience* 33: 136-139.
- Miklas, P.N., J.R. Smith, K.F. Grafton y S.P. Singh (1999). Multi-plex SCAR selection for combined resistance to common bacterial blight in dry bean. In: Agronomy abstracts. Madison, WI, USA. 69 p.
- Miklas, P. (2002). Marker-Assisted Selection for Disease Resistance in Common Bean. Plant Breeding Symposium South African Plant Breeder's Association. Prosser, WA, USA. 4: 14.
- Miklas, P.N., J.D. Kelly, S.E. Beebe y M.W. Blair (2006). Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: From classical to MAS breeding. *Euphytica* 147: 105-131.
- Mohan, M., S. Nair, A. Bhagwat, T.G. Krishna, M. Yano, C.R. Bhatia y T. Sasaki (1997). Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. *Molecular Breeding* 3: 87-103.

- Montaño, P., E. Villalpando, A. Flores y F. Vargas (2004). Ventajas del uso de marcadores moleculares en los programas de mejoramiento genético en camarón. *Panorama Acuicola* 10: 18-22.
- Montero-Tavera, V., J.A. Acosta-Gallegos, B.Z. Guerrero-García, B.M. Sánchez-García y M.M. González-Chavira (2010). Combinación de genes de frijol que le confieren resistencia contra *Uromyces appendiculatus* (Pers.) Unger. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33: 111-115.
- Mora, F., A.I. Santos y C.A. Scapim (2008). Mapeo de loci de caracteres cuantitativos (QTL) usando un enfoque multivariado. *Ciencia e Investigación Agraria* 35: 137-145.
- Muñoz-Cabañas, R.M., S. Hernández-Delgado y N. Mayek-Pérez (2005). Análisis patogénico y genético de *Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid. En diferentes hospedantes. *Revista Mexicana de Fitopatología* 23: 11-18.
- Navarro, F., M.E. Sass y J. Nienhuis (2008). Identification and confirmation of quantitative trait loci for root rot resistance in snap bean. *Crop Science* 48: 962-972.
- Njiti, V., T.W. Doubler, R.J. Suttner, L. Gray, P.T. Gibson y D.A. Lightfoot (1998). Resistance to soybean sudden-death syndrome and *Fusarium solani* f.sp. *glycine* in near-isogenic lines. *Crop Science* 38: 472-477.
- Olaya, G., G. S. Abawi y N. F. Weeden (1996). Inheritance of the resistance to *Macrophomina phaseolina* and identification of RAPD markers linked to the resistance genes in beans. *Phytopathology* 86: 674-679.
- O'Malley, D.M. y S.E. McKeand (1995). Marker assisted selection for breeding value in forest trees. *Forest Genetics* 1: 231-242.
- Padilla-Ramírez, J.S., R. Ochoa-Márquez, R. Rosales-Serna, J.A. Acosta-Gallegos y N. Mayek-Pérez (2003). Reaction to root rot pathogens of common bean germplasm in Aguascalientes, México. *Bean Improvement Cooperative* 46: 217-218.
- Pallottini, L., E. Garcia, J. Kami, G. Barcaccia y P. Gepts (2004). The genetic anatomy of a patented yellow bean. *Crop Science* 44: 968-977.
- Papa, R. y P. Gepts (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.
- Paredes, L.O., F. Guevara y L.A. Bello (2006). Los alimentos mágicos de las culturas mesoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México. 205 p.
- Park, S.J. y J.C. Tu (1994). QTL analysis of resistance to *Fusarium* root rot in bean. *Bean Improvement Cooperative* 37: 229-230.
- Payró de la Cruz, E., P. Gepts, M.P. Colunga-García y D. Zizumbo-Villarreal (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.
- Pedraza, F. G. Gallego, S. Beebe y J. Tohme (1997). Marcadores SCAR y RAPD para la resistencia a la bacteriosis común (CBB). En: Singh, SP y O. Voysest. (eds.). Taller de Mejoramiento de Frijol para el Siglo XXI: Bases para una Estrategia para América Latina. CIAT, Cali, Colombia. 559 p.
- Phillips, W., H. Rodríguez y P. Fritz (1995). Marcadores de ADN: Teoría, aplicaciones y protocolos de trabajo con ejemplos de investigaciones en cacao (*Theobroma cacao*). Informe Técnico # 252. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE). Turrialba, Costa Rica. 183 p.
- Powell, W. (1992). Plant genomes, gene markers, and linkage maps. In: Moss, J. P. (ed.) *Biotechnology and Crop Improvement in Asia*. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics. Patancheru, India. pp. 297-322.
- Reyes-Franco, M.C., S. Hernández-Delgado, R. Beas-Fernández, M. Medina-Fernández, J. Simpson y N. Mayek-Pérez (2006). Pathogenic and genetic variability within *Macrophomina phaseolina* from Mexico and other countries. *Journal of Phytopathology* 154: 447-453.
- Román-Avilés, B. y J. Beaver (2003). Inheritance of heat tolerance in common bean of Andean origin. *Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico* 87: 113-121.
- Román-Avilés, B. y J.D. Kelly (2005). Identification of quantitative trait loci conditioning resistance to *Fusarium* root rot in common bean. *Crop Science* 45: 1881-1890.
- Rosales-Serna, R., J.A. Acosta-Gallegos, J.S. Muruaga-Martínez, J.M. Hernández-Casillas, G. Esquivel-Esquivel y P. Pérez-Herrera (2004). Variedades mejoradas de frijol del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Libro Técnico no. 6. SAGAPRA-INIFAP-CIRCE. Chapingo, México. 148 p.
- Sax, K. (1923). The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. *Genetics* 8: 552-560.
- Schneider, K.A., R. Rosales-Serna, F. Ibarra-Pérez, B. Cázares-Enriquez, J.A. Acosta-Gallegos, P. Ramírez-Vallejo, N. Wassimi y J.D. Kelly (1997). Improving common bean performance under drought stress. *Crop Science* 37: 43-50.
- Schneider, K.A., M.E. Brothers y J.D. Kelly (1997). Marker-assisted selection to improve drought resistance in common bean. *Crop Science* 37: 51-60.
- Schneider, K. A., K.F. Grafton y J.D. Kelly (2001). QTL analysis of resistance to *Fusarium* root rot in bean. *Crop Science* 41: 535-542.
- Schneider, K.A., M.E. Brothers y J.D. Kelly. 1997. Marker-assisted selection to improve drought resistance in common bean. *Crop Science* 37: 51-60.
- Schuster, I. y C.D. Cruz (2004). Estadística genómica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Brasil, 568 p.
- Semagn, K., Å. Bjørnstad y M.N. Ndjiondjop (2006). Principles, requirements and prospects of genetic mapping in plants. *African Journal of Biotechnology* 5: 2569-2587.
- Singh, S., R. Nodari y P. Gepts (1991). Genetic diversity in cultivated common bean: I. Allozymes. *Crop Science* 31: 19-23.
- Sousa, S.M. y S.A. Delgado (1998). Leguminosas mexicanas: fitogeografía, endemismo y orígenes. En: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) *Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución*. Instituto de Biología. UNAM. México, D.F. pp. 449-500.
- Stam, P. (1993). Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: Joinmap. *The Plant Journal* 3: 739-744.
- Su, G., S.O. Suh, R.W. Schneider y J.S. Russin (2001). Host specialization in the charcoal rot fungus, *Macrophomina phaseolina*. *Phytopathology* 91: 120-126.
- Tanksley, S. (1983). Molecular markers in plant breeding. *Plant Molecular Biology Reporter* 1: 3-8.
- Tanksley, S.D. (1993). Mapping polygenes. *Annual Review of Genetics* 27: 205-233.
- Tohme, J., D.O. González, S. Beebe y M.C. Duque (1996). AFLP analysis of gene pools of a wild bean core collection. *Crop Science* 36: 1375-1384.

- Urrea, C.A., P.N. Miklas, J.S. Beaver y R.H. Riley (1996). A codominant randomly amplified DNA (RAPD) marker useful for in direct selection of bean golden mosaic virus resistance in common bean. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 121: 1035-1039.
- Utomo, H.S. y S.D. Linscombe (2009). Current patents and future development underlying marker-assisted breeding in major grain crops. *Recent Patents on DNA & Gene Sequences* 3: 53-62.
- Vallejos, C.E., N.E. Sakiyama y C.D. Chase (1992). A molecular marker based linkage map of *Phaseolus vulgaris* L. *Genetics* 131: 733-740.
- Voyses, V.O. (1983). Variedades de frijol en América Latina y su origen, Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia, 86 p.
- Voyses, V.O. (2000). Mejoramiento genético del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. 195 p.
- Wenzel, G. (2006). Molecular plant breeding: achievements in green biotechnology and future perspectives. *Applied Microbiology and Biotechnology* 70: 642-650.
- Williams, J.G., A.R. Kublecik, K.J. Liwak, J.A. Rafaski y S.V. Tinggey (1990). DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18: 6531-6535.
- www.fao.org/faostat (2008). Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO).
- www.siap.sagarpa.gob.mx/ (2012). Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera—Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SIAP-SAGARPA).
- Xu, Y. y J.H. Crouch (2008). Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. *Crop Science* 48: 391-407.
- Yu, K.F., S.J. Park y V. Poysa (1999). Abundance and variation of microsatellite DNA sequences in beans (*Phaseolus* and *Vigna*). *Genome* 42: 27-34.
- Yu, K., S.J. Park, V. Poysa y P. Gepts (2000). Integration of simple sequence repeat (SSR) markers into a molecular linkage map of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *The Journal of Heredity* 91: 429-434.
- Zizumbo-Villarreal, D., M.P. Colunga-García, E. Payró de la Cruz, P. Delgado-Valerio y P. Gepts (2005). Population structure and evolutionary dynamics of wild-weedy-domesticated complexes of common bean in a Mesoamerican region. *Crop Science* 35: 1073-1083.