

Proximidad filética, valoración taxonómica y sistemática de tres especies del género *Phaseolus*: *P. vulgaris*, *P. coccineus* y *P. polyanthus*.

Phyletic proximity, taxonomic and systematic assessment of three species of the genus Phaseolus: P. vulgaris, P. coccineus and P. polyanthus.

¹Juan Edmundo Chávez Rabanal.

¹ Doctor Ingeniero Agrónomo. Profesor Principal de la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Cajamarca. Av. Atahualpa 1050, Cajamarca-Perú.

Recibido: 14-09-18

Aceptado: 10-10-18

Resumen

*El objetivo de nuestro trabajo fue el de contribuir al estudio de las aproximaciones filéticas al interior del grupo *P. vulgaris*, *P. coccineus* y *P. polyanthus*. Los resultados del estudio bibliográfico, nos han permitido abordar los siguientes aspectos: Específicamente hemos revelado bibliográficamente que muchas evidencias respaldan favorablemente la identidad incomparable que tiene el taxón *P. polyanthus*. El descubrimiento de formas ancestrales silvestres en Guatemala, la observación de numerosos caracteres botánicos, el análisis electroforético de las proteínas de reserva de los granos y los resultados de hibridación ponen en evidencia la posición intermedia de *P. polyanthus* al interior del complejo *P. vulgaris* – *P. coccineus* – *P. polyanthus*. El comportamiento de los híbridos obtenidos por distintos autores también permiten admitir que, el grupo *P. polyanthus* sería filéticamente más próximo a *P. vulgaris* que a *P. coccineus*. Todas estas referencias encontradas refuerzan por lo tanto la hipótesis de un estatus de especies al interior del género *Phaseolus*, lo que descartaría la atribución de dar a *P. polyanthus* el rango sub especie al interior de *P. coccineus*.*

Palabras clave: *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus*, *P. polyanthus*, Domesticación, Hibridación.

Abstract

*The objective of our work was to contribute to the study of phyletic approaches within the group *P. vulgaris*, *P. coccineus* and *P. polyanthus*. The results of the bibliographic study have allowed us to approach the following aspects: Specifically we have revealed bibliographically that many evidences favorably support the incomparable identity of the taxon *P. polyanthus*. The discovery of wild ancestral forms in Guatemala, the observation of numerous botanical characters, the electrophoretic analysis of the reserve proteins of the grains and the hybridization results highlight the intermediate position of *P. polyanthus* inside the *P. vulgaris* complex. *P. coccineus* - *P. polyanthus*. The behavior of the hybrids obtained by different authors also allow us to admit that the *P. polyanthus* group would be phylacterically closer to *P. vulgaris* than to *P. coccineus*. All these references found therefore reinforce the hypothesis of a status of species within the genus *Phaseolus*, which would rule out the attribution of giving *P. polyanthus* the rank sub species within *P. coccineus*.*

keywords: *Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus*, *P. polyanthus*, Domesticación, Hibridación.

Introducción

El género *Phaseolus* está dividido en muchas secciones en base a distancias filéticas. *P. vulgaris*, pertenece a un grupo ubicado en un polo extremo del género y dentro de ese grupo gravitan muchos taxones mostrando sus aptitudes a la combinación con el frejol común. *P. coccineus*, y *P. polyanthus*, son dos taxones originarios de regiones montañosas de América Latina y tienen una ecología complementaria a la del frejol común, así como de sus caracteres agronómicos como la tolerancia al frío, resistencia a enfermedades y plagas, vigor vegetativo y la capacidad de rebrotar fácilmente; atributos agronómicos, ausentes o débilmente expresados en *P. vulgaris*.

Nuestra exclusiva atención en *Phaseolus polyanthus* es por dos razones: i) Por las controversias existentes en los estudios sobre *Phaseolus* concerniente a la posición filética y taxonómica de esta planta. ii) Porque en este taxón se distingue un rendimiento muy bueno en la zona andina, sobre todo por su alto nivel de resistencia a la *Ascochyta*, provocada por *Phoma exigua* var. *Diversispora* (Bubak) Boerema, difundida en numerosas regiones montañosas de América del Sur y del África del Este. Consideramos importante analizar los objetivos y principales problemas de la hibridación interespecífica del complejo *P. vulgaris*, *P. coccineus* y *P. polyanthus*, para de esta manera poder argumentar las relaciones filéticas de *P. polyanthus*.

El objetivo de nuestro trabajo es el de contribuir al estudio de las aproximaciones filéticas al interior del grupo *P. vulgaris*, *P. coccineus* y *P. polyanthus*. Por lo que consideramos que este aporte puede constituir una información trascendente y precisa sobre la posición filética de tres taxones del género *Phaseolus* pertenecientes al complejo *P. vulgaris* – *P. coccineus* – *P. polyanthus*.

Materiales y método

En base a una investigación bibliográfica desarrollaremos el estudio y haremos una síntesis, abordando los aspectos relativos a la descripción del género *Phaseolus* y del complejo *P. coccineus* - *P. vulgaris*; las consideraciones sobre las relaciones filéticas de *P. polyanthus*. Analizaremos los objetivos y los principales problemas concernientes a la hibridación interespecífica concerniente al grupo *P. vulgaris*, *P. coccineus* L. y *P. polyanthus*.

Resultados y discusión

1. El género *Phaseolus* y el Complejo *P. coccineus* - *P. vulgaris*.

1.1. Descripción del género *Phaseolus*

El género *Phaseolus* se clasifica en la Subtribu *Phaseolinae*, Tribu *Phaseoleae*, Familia *Papilionaceae* (o *Fabales*). Al interior de *Phaseolinae*, los dos géneros *Phaseolus* y *Vigna* son los más importantes y solo ellos contienen el mayor número de especies cultivadas como Leguminosas Alimenticias. Pues la delimitación de esos dos géneros, inicialmente mal definida a conducido a una confusión dentro de la nomenclatura de las especies cultivadas, los trabajos de Verdcourt (1970) y Marechal et al. (1978). Es útil precisar la posición taxonómica y el origen del género *Phaseolus*.

1.2. Posición Taxonómica del género *Phaseolus*

Inicialmente, la distinción entre los dos géneros, *Phaseolus* y *Vigna*, se ha basado sobre la espiralización en el androceo (Bentham y Hooker 1865). Por consiguiente, el estudio de múltiples taxones a mostrado la invalidez de esta hipótesis y la necesidad de investigar otros criterios taxonómicos. En 1954, Wilczek adoptó una concepción totalmente diferente, observado dos caracteres distintivos: La inserción de las estipulas y la posición del estigma. Esta concepción ya constituye una

importante etapa en el mejoramiento de la taxonomía. Verdcourt (1970) en su estudio sobre la flora de África Oriental, aportó una contribución significativa respecto al conocimiento de las relaciones filogenéticas entre los dos géneros. Restringiendo el género *Phaseolus* a un grupo natural y homogéneo y alejando el género *Vigna* a un vasto complejo sub divisible.

En 1976, Baudet y Marechal definieron al grupo *Phaseolatrae* el que agrupa a todos los *Phaseolinae* de estilo barbado debajo el estigma. Estos mismos autores ponen también en evidencia dentro de ese grupo la presencia de pelos uncinulados, carácter que existe en sentido estricto en todas las especies examinadas del género *Phaseolus*, mientras que es totalmente ausente en otros géneros. Gracias a los métodos de taxonomía numérica, Marechal et al. (1978) no solo confirman las grandes ideas directrices de la taxonomía de Verdcourt, sino que aportan también mejoras sensibles en la instauración de agrupamientos más naturales. Ellos ponen en evidencia la importancia de ciertos caracteres que permiten trazar un límite preciso entre los géneros *Phaseolus* y *Vigna*: La primera se diferencia de la segunda netamente por la presencia de pelos uncinulados, la persistencia de las brácteas florales y la ausencia de glándulas extra florales sobre el raquis.

Desde los trabajos de Marechal et al. (1978), el número de taxones al interior del género *Phaseolus* es considerablemente elevado; ello resulta principalmente de las misiones de prospección y de los estudios biosistemáticos recientes dirigidos por Delgado (1985), Debouck (1986) y Freytag (1965) en América Latina. En base a diversas observaciones de tipo morfológico, bioquímico, palinológico, ensayos de hibridación, etc., Marechal et al. (1978), Lackey (1983) y Delgado (1985) han dividido el género en muchas Secciones. Ello con la consideración de representar las entidades naturales, de reflejar las relaciones

filéticas entre especies y de las posibilidades de cruzamiento. Esas secciones están todavía lejos de ser claramente definidas y son siempre el objeto de discusiones. La más importante es la sección *Phaseolus*; ella agrupa particularmente a las cinco especies cultivadas del género: *P. vulgaris* L. (frejol común), *P. lunatus* L. (pallar o frejol de Lima), *P. coccineus* L. (frejol de España), *P. polyanthus* GREENM y *P. acutifolius* A. GRAY (tepary).

1.3. Origen, diversidad y domesticación del género *Phaseolus*

El origen neo tropical de *Phaseolus* ha sido confirmado desde hace mucho tiempo por numerosos argumentos como la gran variabilidad del género, la presencia de formas, especies silvestres y los numerosos datos arqueológicos dentro del área considerada (Vavilov 1931). Las incertidumbres aun todavía subsisten, sobre la localización exacta de los Centros Primarios de Diversidad y Domesticación. Los primeros trabajos de Piper (1926), Bukasov (1931) y Vavilov (1931), sobre todo han puesto en evidencia la Gran Diversidad Genética de *Phaseolus* cultivados y silvestres dentro de una región cubriendo principalmente el sur de México y Guatemala. Estos autores consideran esta región como un Centro Primario de Diversidad y de Domesticación. Por el contrario, las regiones montañosas del Perú, Bolivia y Ecuador han sido consideradas como un Centro Secundario.

La hipótesis de un Centro Primario único de Diversidad y Domesticación ha sido fuerte y continuamente discutida, no solo para los *Phaseolus*, sino también para numerosas plantas cultivadas del nuevo mundo. Los trabajos generales de Mac Neish (1964), Smith (1968) y Pickersgill (1977) han llegado a aportar la prueba de la existencia de muchos centros de diversidad y de domesticación para diferentes especies cultivadas originarias de América Latina. Para esos autores ha sido muy difícil afirmar la primacía de un centro sobre otro: Los ancestros silvestres de las plantas cultivadas

del Nuevo Mundo estarían ampliamente expandidas sobre el continente antes del desarrollo de las primeras actividades agrícolas; esas formas han dado origen a las numerosas razas primitivas netamente diferenciadas y específicamente adaptadas a zonas ecológicas muy diversas.

En *Phaseolus*, la existencia de Centros Múltiples de Diversidad ha sido demostrada por los trabajos particularmente realizados por Kaplan (1981) basándose en datos morfológicos arqueológicos y ecológicos; los trabajos de Gepts (1984) se basan sobre argumentos bioquímicos como la distribución de los tipos de phaseolina del grano, finalmente los trabajos de Debouck (1986) apoyados principalmente en sus prospecciones de México y Argentina. Este último autor, ha tenido en cuenta la repartición geográfica de las formas y especies silvestres, considerando tres centros de diversidad para los *Phaseolus*: i) Centro Meso Americano, el más rico en especies, se extiende del Sud Oeste de los Estados Unidos al Oeste de Panamá. ii) Centro Nor Andino, se extiende el Oeste de Venezuela al Norte de Perú. iii) Centro Sur Andino, se extiende del Norte de Perú a la Argentina.

A través de estos centros, encontramos las formas parentales silvestres de una u otra de las cinco especies cultivadas de *Phaseolus*. Para dos especies *P. vulgaris* y *P. lunatus*, esas formas están presentes en los tres continentes. Las especies *P. coccineus* y *P. polyanthus* ocupan principalmente el Centro Meso Americano y Nor Andino. Mientras que *P. acutifolius* se limita al Centro Meso Americano. La identificación segura de los parientes silvestres para cada una de las cinco especies cultivadas muestra también que, en ese género, la especiación ha precedido a la domesticación.

Los *Phaseolus* están entre las primeras plantas que han sido domesticadas; las señales arqueológicas revelan la presencia de granos de materiales cultivados que datan de hace 10

mil años (Kaplan et al. 1973). Los *Phaseolus* también han jugado un rol muy importante en la alimentación de los pueblos del Nuevo Mundo, mucho antes de la llegada de los primeros conquistadores españoles (Kaplan 1965; Kaplan et al. 1973): Las proteínas del frejol sirven de complemento y de base ideal para la proteína del maíz la cual es deficitaria en lisina y en triptófano. En el transcurso de la domesticación, las especies cultivadas de *Phaseolus* han sufrido numerosos cambios morfológicos, fisiológicos y bioquímicos. Esas modificaciones han seguido el mismo modelo, a distintas intensidades, para los cinco taxones cultivados. Esta evolución ha sido bien estudiada por Smartt (1978) y es también en parte responsable de la dispersión del cultivo en el mundo. Los frejoles del género *Phaseolus* se encuentran así mismo en América del Norte, en Europa, África y Asia.

1.4. *Phaseolus vulgaris* L.: Origen, domesticación y taxonomía.

Inicialmente los autores pensaban que *P. vulgaris* era originario de una región muy estrecha que comprendía México y Guatemala (Bukasov 1931; Miranda Colín 1966, 1967). Otras hipótesis han surgido en el sentido de la existencia de muchos centros primarios de diversificación y de domesticación del frejol común (Mac Neish 1964; Gentry 1969). En la actualidad, la multiplicidad de centros de diversidad esta generalmente admitido. Evans (1973) pone en evidencia la diferencia del tamaño del grano, más grande en las variedades silvestres y cultivadas de América del Sur, comparado a las variedades silvestres y cultivadas de América Central. Sobre la base de datos arqueológicos y etnológicos, Kaplan (1981) identifica tres centros de diversificación: Un Centro Méso-americano, un Centro Nor-andino y un Centro Sur andino. Los estudios bioquímicos de proteínas del grano realizados por Gepts (1984) confirman la existencia de un Centro de Diversificación Colombiano, distinto a los Centros Méso americano y Sur andino. La domesticación del frejol común parece haberse

efectuado, de manera independiente, a partir de las formas ancestrales silvestres de cada centro de diversificación. Según Kaplan (1981), probablemente este proceso se inició hace unos 10 mil años en América del Sur y hace unos 7 mil años se habría desarrollado en México en un tiempo relativamente corto, pues no hay rastros arqueológicos correspondientes a una transición entre las formas silvestres y cultivadas.

Burkart (1941, 1943) es el primero en señalar la existencia de una forma silvestre de *P. vulgaris* en la zona norte de Argentina; en 1952 propone el binomio *Phaseolus aborigineus* para designar a dicha forma silvestre. Según Evans (1980), la forma silvestre *P. vulgaris* variedad *aborigineus* representa una moderna supervivencia de la domesticación del frejol común en el Perú y en el norte de Argentina. Miranda Colín (1967) ha descubierto formas silvestres de *P. vulgaris* en México y Guatemala, en altitudes variables de 500 a 1800 m.s.n.m. Basándose justamente en los caracteres florales respectivos de *P. vulgaris*, *P. aborigineus* y de frejoles silvestres mexicanos recolectados entre 800 y 2000 m.s.n.m., Gentry (1969) concluye que las formas silvestres mexicanas son más próximas, por sus bractéolas, de *P. vulgaris* que de *P. aborigineus* sud americano. Por cierto, Baudet (1977), se encontró en presencia de dos formas silvestres: Una forma mexicana (para la cual ni Miranda Colín, ni Gentry proponían un estatus taxonómico) y la otra forma argentina, *P. vulgaris* subsp. *aborigineus*. Sin embargo, la forma mexicana y la forma argentina no difieren entre ellas más que por caracteres menores, insuficientes para diferenciar los taxones al interior del género *Phaseolus*. En consecuencia, este autor reagrupa las formas silvestres bajo un solo nombre varietal y propone como estatus de la especie: *Phaseolus vulgaris* L.: i) Var. *aborigineus* (Burk.) Baudet. (silvestre). ii) Var. *vulgaris* (cultivada).

Los trabajos de Vanderborght (1983) han demostrado claramente que las formas silvestres de México y América Central difieren

frente aquellas de América del Sur (var. *aborigineus*) por muchos caracteres, este autor clasifica las formas silvestres en cuatro grupos: i) Formas silvestres de América del Sur *P. vulgaris* L. var. *aborigineus* (Burk.) Baudet. ii) Formas silvestres de América del Sur diferentes de *P. vulgaris* L. var. *aborigineus*. iii) Formas silvestres de América Central. iv) Formas regresivas de América Central (“weedy types”). Delgado (1985) frente a lo planteado por Vanderborght (1983), y contrariamente a Baudet (1977), las ha clasificado en dos variedades distintas y ha propuesto la siguiente nomenclatura: i) Plantas cultivadas: *Phaseolus vulgaris* L. var. *vulgaris*. ii) Plantas silvestres o asimiladas (formas escapadas): *Phaseolus vulgaris* L. var. *aborigineus* (Burk.) Baudet. y *Phaseolus vulgaris* L. var. *mexicanus* A. Delgado.

Para Debouck (1989), en el análisis realizado por los investigadores sobre la diversidad de las formas silvestres ha estimado la duplicidad de las formas sur andina y centro americano, lo que refleja sin duda una incompleta realidad. En efecto pensamos que debe haber otras formas silvestres, particularmente en Perú y Colombia, que merecen igualmente que se les atribuya un nombre varietal.

1.5. *Phaseolus coccineus* L.: Taxonomía, origen, domesticación y distribución.

Piper (1926) fue uno de los primeros botánicos que se interesó en la taxonomía de *P. coccineus*, citando un grupo de nueve especies vecinas del taxón: *P. flavescens*, *P. formosus*, *P. glabellus*, *P. griseus*, *P. leiopetalus*, *P. leucanthus*, *P. obvallatus*, *P. polyanthus*, *P. strigillosus*. Entre esas especies solo cinco de ellas intervienen en el estudio numérico de Marechal et al. (1978); estos autores clasifican en diferentes sub especies las formas silvestres de *P. coccineus*, caracterizadas particularmente por los granos más pequeños: i) *Phaseolus coccineus* subsp. *obvallatus* (Schelecht.) MARECHAL, MASCHERPA Y STAINIER. ii) *Phaseolus coccineus* subsp. *formosus* (H.B.K.)

MARECHAL, MASCHERPA Y STAINIER. iii) *Phaseolus glabellus* PIPER. Por el contrario, todas las formas cultivadas, de granos más grandes, son clasificados por los mismos autores, dentro de la Sub especie *coccineus* (*P. coccineus* subsp. *Coccineus*).

En 1985, Delgado, en base al estudio de un material esencialmente Meso americano, aporta una nueva concepción a la clasificación de *P. coccineus*. Este autor reconoce tres tipos al interior de este taxón: cultivado, silvestre y escapado de cultivo. Le ha dado a la forma cultivada el rango de sub especie, planteando la denominación de *P. coccineus* L. subsp. *Coccineus*. Para las formas silvestres o escapadas de cultivo, señala que están repartidas entre las tres siguientes formas: i) *Phaseolus coccineus* subsp. *formosus* (Kunth) MARECHAL, MASCHERPA Y STAINIER. ii) *Phaseolus coccineus* subsp. *glabellus* (Piper) A. DELGADO. iii) *Phaseolus coccineus* subsp. *griseus* (Piper) A. DELGADO.

Phaseolus coccineus subsp. *formosus*, según Marechal et al. 1978, se caracteriza particularmente por una corola violeta, correspondiendo a un taxón meramente distinto de todas las otras formas relacionadas a *P. coccineus*. Para Freytag (1965) el área natural de esta sub especie se halla situada en las regiones de gran altitud al sur de la ciudad de México. Según Marechal et al. 1978, el área de dispersión corresponde a aquella cercana a *Phaseolus coccineus* subsp. *obvallatus* que cubre los valles altos de México y Costa Rica. Luego de una sugerencia de Freytag (1986) reemplaza el nombre *formosus* por *purpurascens*. El rango taxonómico de *purpurascens* (especie o sub especie) todavía no ha sido objeto de publicación oficial (Camarena 1988).

Kaplan y Mac Neish (1960) descubrieron en Tamaulipas (México) restos de *P. coccineus* que se remontarían a unos 7,500 a 9,000 años, época anterior a la civilización mexicana.

Baudet (1977) emite la hipótesis que el *P. coccineus* podría ser estudiada por sus raíces tuberosas. Para Duke (1981), *P. coccineus* es nativa de México o de América Central, donde se hallaría hace 5,000 a 7,000 años. Los indicios más antiguos de domesticación de *P. coccineus* se remontan a unos 2,200 años y han sido encontrados en el valle de Tehuacán en México (Kaplan 1965). Parece que esta especie fue domesticada por los indígenas de América Central, muy probablemente en la región de gran altitud de México central y quizás en Guatemala. Su centro de diversificación se ha extendido en las altas cordilleras orientales, de Veracruz (México) hasta Guatemala (Freytag 1965). Las colectas originales realizadas por el IBPGR (International Board for Plant Genetic Resources, Roma-Italia; ahora IPGRI) y por el CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali-Colombia) muestran una gran diversidad de *P. coccineus* en América meridional, donde esta especie es abundantemente cultivada, hasta Perú (Debouck 1985).

Entonces *P. coccineus* se encuentra tanto en forma silvestre, como en forma cultivada, en altitudes que varían entre 1,000 y 2,800 m.s.n.m. (Hernández Xolocotzi et al. 1959). Las regiones húmedas donde crece corresponden a un clima Cw en la clasificación de Köppen. Debouck (1986) dice que se observa formas silvestres en una zona situada entre Chihuahua (México) hasta Chiriquí (Panamá). En la actualidad *P. coccineus* es cultivada en muchas áreas tropicales de gran altitud: en el norte de México, Costa Rica, Panamá, Colombia (Kaplan, 1965); en Ruanda, en la Isla Mauricio, así como en regiones templadas, especialmente en el Reino Unido (Duke 1981).

Caracteres especiales de *P. coccineus* L.

Sus raíces tuberosas gruesas conceden a la planta un carácter plurianual, sin embargo, las variedades cultivadas son la mayoría de veces anuales. Las inflorescencias racimosas, dispuestas sobre largos pedúnculos axilares

mantienen a las vainas distantes del follaje, y las protegen así de los ataques fúngicos (Gepts 1980). Las flores son púrpuras, rosadas, violáceas, aveces blancas y la posición del estigma es Extrorse (Freytag 1965; Miranda Colín 1967; Duke 1981).

P. coccineus L. es una especie alogama (Ibrahim y Coyne 1975), el mecanismo de polinización cruzada no solamente es debido al estigma extrorse y a la dehiscencia del polen sobre las pilosidades del estilo bajo el estigma. La presencia de pilosidad alrededor del estigma le impide igualmente que el polen llegue espontáneamente a la superficie del estigma; pero puede sin embargo entrar en contacto con el estigma si es empujado a través de las pilosidades, por la visita de abejas o por una manipulación humana; bajo esas condiciones *P. coccineus* puede ser considerado como auto fértil.

1.6. *Phaseolus polyanthus* GREENM: Taxonomía, morfología y distribución.

La denominación botánica y el rango taxonómico de *P. polyanthus* es todavía objeto de numerosas discusiones. Schmit y Baudoin (1987) examinaron las diferentes posiciones emitidas al respecto. **Una primera controversia** es relativa a la identificación botánica de este taxón. Las formas cultivadas de este han sido designadas bajo muchas denominaciones taxonómicas. Entre las más importantes, podemos mencionar: *P. dumosus* MACFADYEN; *P. polyanthus* GREENMAN; *P. flavescens* PIPER; *P. coccineus* subsp. *polyanthus* M.M. y S.; *P. coccineus* subsp. *darwinianus* HDEZ X. y MIRANDA C. La primera de esas diferentes denominaciones *P. dumosus* podría tener la prioridad sobre todas las otras sinonimias propuestas por razones de anterioridad. **La segunda controversia** concierne a la posición de *P. polyanthus* por analogía a *P. coccineus*. Marechal et al. (1978) basándose sobre resultados de trabajos de hibridación y relativos a la naturaleza alogama de la biología floral, consideran que las formas cultivadas correspondientes a *P. polyanthus* no

son distintas al rango específico de *P. coccineus*; ellas entonces deben ser consideradas como una subsp. de *P. coccineus*. Esta interpretación es objetada por Smartt (1981) quien considera a las formas cultivadas de *P. polyanthus* como una especie a parte. Este autor se basa sobre todo en los caracteres morfológicos; el tipo de germinación; la posición del estigma y el aspecto del sistema radicular observado en las formas cultivadas de *P. polyanthus*, aproximándose mucho más a aquellas de *P. vulgaris*. Smartt (1981) confiere entonces al taxón una posición intermedia entre *P. vulgaris* (frejol común) y *P. coccineus*, elevándolo al rango específico con la denominación de *P. Polyanthus* GREENM.

La hipótesis formulada por Smartt (1981) es reforzada por el descubrimiento relativamente reciente de una verdadera forma silvestre de *P. polyanthus*. Esta forma ha sido descubierta en Guatemala por primera vez en 1978 por los investigadores Vakili y Freytag (citados por Schmit y Debouck 1991) y por segunda vez por Debouck y Soto en 1988 (Debouck 1986) en el marco de una colecta del IPGRI.

Otros trabajos han contribuido igualmente con argumentos suplementarios para la adopción de un rango específico al taxón *polyanthus*. Camarena (1988) pone en evidencia la posición intermedia de *P. polyanthus* al interior del complejo *P. vulgaris*–*P. coccineus*, así mismo la proximidad filética más grande de *P. polyanthus* frente a *P. vulgaris* gracias al estudio del comportamiento de híbridos F1 y F2 de las siguientes combinaciones: *P. vulgaris* ♀ x *P. polyanthus* y recíproco; *P. coccineus* subsp. *purpurascens* ♀ x *P. vulgaris*; *P. polyanthus* ♀ x *P. coccineus*.

Al respecto Schmit y Debouck (1991) analizaron por electroforesis las proteínas de reserva de los granos de 163 poblaciones silvestres y cultivadas de *P. polyanthus* y ponen en evidencia diez (10) perfiles proteicos: ocho (8) observados entre las formas Meso americanas

y dos (2) observados entre las formas Nor andinas; el material que se distingue por la mayor diversidad de perfiles está conformado por poblaciones silvestres de Guatemala. Estos resultados apuntan a un Centro de Origen y de Diversidad Primaria en Guatemala, con una distribución del taxón hacia las zonas montañosas húmedas de México y hacia la parte Nor andina.

Sobre el aspecto morfológico, *P. polyanthus* es generalmente intermediario entre *P. vulgaris* y *P. coccineus* subsp. *coccineus*; este taxón presenta los caracteres de una y de la otra especie: Granos relativamente gruesos con un hilo esférico, germinación epigea, carácter plurianual gracias a las raíces no tuberosas, hábito de crecimiento indeterminado trepador con un tallo altamente lignificado, racimos menos alargados que *P. coccineus*, con un número elevado de inserciones florales, el pedúnculo de la inflorescencia es corto, las flores blancas o color malva pero nunca rojas. El carácter alogamo con estigma apical, las bractéolas lanceoladas y estrechas (habitualmente más largas que el cáliz) y la posición de los estigmas permiten la autofecundación natural (Marechal et al. 1978; Gepts 1980; Delgado 1985).

La distribución de *P. polyanthus* en el Nuevo Mundo se extiende desde México al Norte de Perú. Lo encontramos principalmente en los bosques húmedos de montaña (Delgado, 1985) y su nicho ecológico corresponde a un clima Cw en la clasificación de Köppen. Posteriormente Hernández Xolocotzi et al. (1959) encontraron formas cultivadas y espontáneas de esta especie entre 1000 y 2300 m.s.n.m. dentro de una zona que cubre la Sierra Madre Occidental al sur de Oaxaca, la Sierra de San Cristóbal de las Casas, Chiapas y el Oeste de Guatemala. Bergland-Brucher y Brucher (1974) señalan indistintamente a *P. polyanthus*, de una zona más al Sur, dentro de las regiones andinas de Venezuela, Colombia, y el Ecuador, en altitudes que varían desde los 1500 a los 2500 m.s.n.m.

Fuera de América Latina la especie es muy poco observada en los sistemas culturales de otras regiones de altitud de África y de Asia.

2. Hipótesis para precisar la posición sistemática del taxón *Polyanthus*.

2.1. Primera Hipótesis: Del origen híbrido de *P. Polyanthus* a partir de cultivares.

Durante la evaluación de las colecciones de *P. vulgaris* y de *P. coccineus* de México y de Guatemala, Hernández Xolocotzi et al. (1959) encuentran un tercer tipo que se diferencia de *P. coccineus* por su germinación epigea, por sus inflorescencias de tamaño pequeño, pero llevan un gran número de entre nudos, por sus flores que jamás son granates y por el hilo más grande y circular del grano. Luego de los estudios morfológicos y citológicos, ellos concluyen que se trata de una nueva identidad y la denominan *P. coccineus* subsp. *darwinianus* HDEZ X. y MIRANDA C. Ellos emiten la hipótesis que ese taxón es el resultado de hibridaciones entre formas cultivadas de *P. vulgaris* y *P. coccineus*, la última especie ha sido utilizada como progenitor recurrente.

Poco después Miranda Colín (1967) en el marco de investigaciones biosistemáticas confirma el origen híbrido de las Sub especie *darwinianus*. Fenómeno que se ve facilitado por la convivencia de *P. vulgaris* y *P. coccineus* sobre el mismo terreno, los dos cultivados en asociación con maíz, por la presencia de agentes polinizadores, por la fácil hibridación entre esos dos taxones y por los factores ecológicos que favorecen y prolongan el periodo de floración. Miranda Colín (1967) afirma que la Sub especie *darwinianus* es un caso típico de infiltración genética de *P. vulgaris* con *P. coccineus* particularmente por el carácter de germinación epigea de *P. vulgaris*. Ese punto de vista es refutado concretamente por Smartt (1973) y Baudet (1977), quienes amplían el problema de la sinonimia de ese taxón con *P. polyanthus*. Smartt (1973) formula las dudas en cuanto a la posibilidad de un origen híbrido de

darwinianus. La germinación epigea y el estigma con tendencia introrse, dos caracteres que, inmediatamente no pueden ser implantados en el citoplasma de *P. coccineus* sin provocar la muerte o por lo menos la esterilidad del híbrido (Lamprecht, 1964).

De otro lado Kloz y Klozova (1968) han realizado el análisis serológico a partir de la albumina de los granos pertenecientes a *P. polyanthus* y *P. dumosus*, sus resultados parecen indicar que esas dos formas son diferentes de *P. vulgaris* y de *P. coccineus*. Smartt (1973) se apoya sobre el hecho de que ciertos rasgos de *P. polyanthus* como el número de óvulos por vaina, la forma y la dimensión del hilo, son diferentes de aquellos observados en *P. vulgaris* y *P. coccineus*. Los estudios del comportamiento de los híbridos entre formas cultivadas de *P. vulgaris* y de *P. coccineus* realizados por Thomas (1964), Smartt (1970), Álvarez et al. (1981), Shii et al. (1982) y por Baudoin y Marechal (1991) muestran que en efecto es muy difícil fijar genéticamente tal combinación en el tiempo.

2.2. Segunda Hipótesis: De los Cruzamientos entre *P. vulgaris*; *P. coccineus* y *P. polyanthus*.

Según Marechal (1971) y Le Marchand (1971), la introgresión de genes de *P. vulgaris* hacia *P. coccineus* ha podido realizarse de manera indirecta gracias a las combinaciones siguientes: *P. vulgaris* x *P. purpurascens* (erróneamente llamado *formosus*); *P. obvallatus* x *P. purpurascens*; *P. coccineus* x *P. obvallatus*. La introducción de genes podría lograrse por vías indirectas evitando las barreras de esterilidad entre las dos especies cultivadas toda vez que en sus áreas naturales de distribución esas formas silvestres próximas de *P. coccineus*, *P. obvallatus* y *P. purpurascens*, también existen.

A partir de esta consideración, lograríamos establecer la hipótesis que la forma silvestre del taxón *P. polyanthus*, descubierta en Guatemala,

podría provenir del cruzamiento entre las formas silvestres de *P. vulgaris* y de *P. coccineus*. La forma híbrida será entonces de origen muy antiguo y habría aparecido hace mucho tiempo antes de practicar los primeros ensayos agrícolas. Para verificar esta hipótesis, sería muy útil efectuar numerosos cruzamientos entre las tres formas ancestrales de *P. vulgaris*; *P. coccineus* y *P. polyanthus*, así como estudiar la tasa de éxito y el comportamiento de los híbridos obtenidos.

2.3. Tercera Hipótesis: Las Poblaciones silvestres de *P. Polyanthus* son Variantes de *P. Coccineus*.

Las poblaciones silvestres del taxón *P. polyanthus* observadas en Guatemala podrían ser sólo simples variantes de las formas ancestrales de *P. coccineus*. Esta hipótesis ha sido planteada por Piñero y Eguiarte (1988) en base a los estudios electroforéticos. Dichos estudios se apoyan en los trabajos de Sullivan y Freytag (1986): El dendrograma de los perfiles electroforéticos de las proteínas de granos muestran un índice de similitud muy alto entre *P. polyanthus* y muchas formas silvestres de *P. coccineus*. Esta proximidad filética igualmente explica la frecuencia relativamente elevada de híbridos naturales entre *P. coccineus* y *P. polyanthus* dentro de ciertas regiones de diversidad, como Putumayo en Colombia (Schmitz-Debouck 1991).

2.4. Cuarta Hipótesis: De la domesticación independiente de *P. polyanthus*.

Las poblaciones silvestres de *P. polyanthus* serían muy distintas de las poblaciones ancestrales de *P. coccineus* y de *P. vulgaris*. Entonces la suposición lógica es elevar el estatus taxonómico de *P. polyanthus*, al rango de Especie y de formular la hipótesis de la domesticación independiente de la leguminosa tal como ya había propuesto Smartt en 1973. Ese último punto de vista convoca una verificación general observada en todas las especies cultivadas del género *Phaseolus*: Para cada cultigen, existe formas parentales

silvestres bien identificadas y la domesticación se realizó a partir de esas formas sin la intervención de hibridaciones naturales (Purseglove 1968).

Esta hipótesis de la domesticación de *P. polyanthus* no excluye la posibilidad de un origen común de los tres taxones *P. vulgaris*; *P. coccineus* y *P. polyanthus*, a partir de una misma forma ancestral ahora extinguida o aún no

colectada. Ese punto de vista es anunciado por Smartt (1970) y por Schmit y Debouck (1991) y explican el fuerte parecido entre los tres taxones al interior del género *Phaseolus*: una misma forma ancestral, ha facilitado por vía de especiación, tres formas silvestres diferentes, las cuales han sido domesticadas de manera independiente.

Tabla 1: Nomenclatura del grupo *Phaseolus coccineus* – *Phaseolus polyanthus* (Clasificación propuesta por Marechal, Mascherpa y Stainier 1978).

<i>P. coccineus</i> subsp. <i>coccineus</i> .	<i>P. coccineus</i> L. <i>P. multiflorus</i> Lam.
<i>P. coccineus</i> subsp. <i>obvallatus</i> (SCHLECHT) Marechal, Mascherpa & Stainier.	<i>P. obvallatus</i> SCHLECHT
<i>P. coccineus</i> subsp. <i>formosus</i> (H.B.K.) Marechal, Mascherpa & Stainier.	<i>P. formosus</i> H.B.K. <i>P. sylvestris</i> H.B.K.
<i>P. coccineus</i> subsp. <i>polyanthus</i> (GREENMAN) Marechal, Mascherpa y Stainier.	<i>P. polyanthus</i> GREENMAN
<i>P. glabellus</i> PIPER.	<i>P. glaber</i> SCHLECHT
<i>P. augustii</i> HARMS, NOTIZBL.	<i>P. bolivianus</i> PIPER

Las tablas 1 y 2, muestran las dos últimas clasificaciones para el grupo *P. coccineus* - *P. polyanthus* con sus sinonimias, propuestas por Marechal et al. (1978) y por Delgado (1985). Dichos autores consideran a *P. polyanthus* entre

las Sub especies de *P. coccineus*, pero no adoptan la misma denominación botánica. Greenman (1907), Piper (1926), Smartt (1973) y Schmit y Debouck (1991), consideran a *P. polyanthus* un rango específico.

Tabla 2: Nomenclatura del grupo *Phaseolus coccineus* – *Phaseolus polyanthus* (Clasificación propuesta por Delgado 1985).

<i>P. coccineus</i> L. subsp. <i>coccineus</i> .	
<i>P. coccineus</i> L. subsp. <i>darwinianus</i> HERNANDEZ & MIRANDA (Tipo México)	<i>P. dumosus</i> MAC FAIDEN (Tipo Jamaica). <i>P. polyanthus</i> GREENMAN (Tipo México). <i>P. coccineus</i> subsp. <i>polyanthus</i> (Greenm.) - Marechal, Mascherpa & Stainier. <i>P. leucanthus</i> Piper (Tipo México). <i>P. flavescens</i> Piper (Tipo Colombia). <i>P. harmsianus</i> Diels (Tipo Ecuador). <i>P. formosus</i> KUNTH (Tipo México). <i>P. sylvestris</i> KUNTH (Tipo México). <i>P. superbus</i> A.DC. <i>P. obvallatus</i> SCHLECHT (Tipo México). <i>P. coccineus</i> subsp. <i>obvallatus</i> . <i>P. striatus</i> BRANDEGEE (Tipo México). <i>P. leiosepalus</i> Piper (Tipo México). <i>P. strigillosus</i> Piper (Tipo México).
<i>P. coccineus</i> subsp. <i>formosus</i> (KUNTH) Marechal, Mascherpa & Stainier.	
<i>P. coccineus</i> subsp. <i>glabellus</i> (Piper) A. DELGADO.	<i>P. glaber</i> SCHLECHT (Tipo México). <i>P. glabellus</i> Piper.
<i>P. coccineus</i> subsp. <i>griseus</i> (Piper) A. DELGADO.	<i>P. griseus</i> Piper (Tipo México).

La posición taxonómica y el origen de *Phaseolus polyanthus*, pueden basarse sobre tres concepciones diferentes: i) Una introgresión por hibridación interespecífica entre especies de *P. vulgaris* y de *P. coccineus* pero vías indirectas, utilizando como intermediarios las formas silvestres de *P. coccineus*, tal como *P. obvallatus* y *P. purpurascens*. ii) Una evolución divergente a partir de formas silvestres de *P. coccineus*. iii) Un origen y una domesticación independientes, que no excluye una filogénesis común de los tres taxones *P. vulgaris*; *P. coccineus* y *P. polyanthus*.

Con esta última concepción, el taxón *polyanthus* tendría el rango de una especie completamente a parte. Con las dos primeras concepciones, el taxón *polyanthus* tendría el rango de Sub especie de *Phaseolus coccineus*. Por lo tanto, decidir entre estas tres concepciones requiere de trabajos profundos en diversos dominios como: la biosistemática, el estudio de marcadores moleculares (ADN nuclear, cloroplastico o mitocondrial) y el análisis de muchos híbridos realizados al interior del complejo *P. vulgaris*; *P. coccineus* y *P. polyanthus*.

Conclusiones

1. Esta investigación bibliográfica, constituye una información trascendente y precisa, sobre la posición filética de tres taxones del género *Phaseolus* pertenecientes al complejo *P. vulgaris* – *P. coccineus* – *P. polyanthus*. Específicamente hemos revelado bibliográficamente que muchas evidencias respaldan favorablemente la identidad incomparable que tiene el taxón *P. polyanthus*.
2. El descubrimiento de formas ancestrales silvestres en Guatemala, la observación de numerosos caracteres botánicos, el análisis electroforético de las proteínas de reserva de los granos y los resultados de hibridación ponen en evidencia la posición intermedia de *P. polyanthus* al interior del complejo *P.*

vulgaris – *P. coccineus* – *P. polyanthus*.

3. El comportamiento de los híbridos obtenidos por distintos autores también permiten admitir que, el grupo *P. polyanthus* sería filéticamente más próximo a *P. vulgaris* que a *P. coccineus*.
4. Los datos encontrados refuerzan la hipótesis de un estatus de especie al interior del género *Phaseolus*, lo que descartaría la atribución de dar a *P. polyanthus* el rango sub especie al interior de *P. coccineus*.
5. Existen aún incógnitas sobre el origen exacto de *P. polyanthus*, la diversidad y la organización del pool genético total de *P. polyanthus* y de la naturaleza de las barreras de incompatibilidad entre las poblaciones silvestres que son el origen de los tres taxones *P. vulgaris* – *P. coccineus* – *P. polyanthus*. Por eso no podemos todavía descartar otras hipótesis.

Referencias bibliográficas

- Álvarez, M.N.; P.D. Ascher y D.W. Davis (1981). Interspecific hybridization in *Euphaseolus* through embryo rescue. *Hort. Science* 16 (4): 541-543.
- Angeles, B. (1986). Etude de l'utilisation du cytoplasme d'une forme sauvage de *P. coccineus* L. en vue de l'hybridation interspécifique des cultivars de cette espèce avec *P. vulgaris*. Thèse de Doctorat, Fac. Sc. Agron. Gx. 185 pp.
- Baudet, J.C. (1977). Origine et classification des espèces cultivées du Genre *Phaseolus*. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg* 110: 65-76.
- Baudet, J.C. y R. Marechal (1976). Signification taxonomique de la présence de poils uncinulés chez certains genres de *Phaseoleae* et d'*Hedysareae*. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 46: 419-426.
- Baudoin, J. P.; R. Marechal (1991). Wide crosses and taxonomy of pulse crops, with special emphasis on *Phaseolus*

- and Vigna. Workshop Afr. Plant. Genet. Resour. Ibadan, 17-20 October 1988. I.I.T.A., Ibadan, Nigeria (sous presse).
- Bentham, G. y F. Hooker (1865). Leguminosae. In: Genera Plantarum 1, 434–600.
- Bukasov, S. M. (1931). The cultivated plants of Mexico, Guatemala and Colombia. Bull. Appl. Bot. Genet. Plant. Breed. (Leningrad), Suppl. 47, 470-553.
- Burkart, A. (1941). Sobre la existencia de razas silvestres de *Phaseolus vulgaris* y *P. lunatus* en el Norte argentino. Primera Reunión Argentina de Agronomía, Buenos Aires. 52 pp.
- Burkart, A. (1943). Las Leguminosas argentinas silvestres y cultivadas. Acme, Buenos Aires, Argentina, 520 pp.
- Camarena, F. (1988). Etude de la transmission des caractères de *Phaseolus polyanthus* Greenm. Dans *Phaseolus vulgaris* L. au travers de l'utilisation du cytoplasme *P. polyanthus*. Thèse de Doctorat, Fac. Sc. Agron. Gx. 237pp.
- Chávez, J.E. y J.P. Baudoin (1991). Etude des Relations Phyletiques au sein du Groupe *P. vulgaris* L., *P. coccineus* L. et *P. polyanthus* Greenm. Thèse de Etudes Approfondies en Sciences Agronomiques. Fac. Sc. Agron. Gembloux. 87 pp.
- Debouck, D. G. (1986). Primary diversification of *Phaseolus* in the Americas: three centres? FAO/IBPGR Plant Genet. Resour. Newsl. 67, 2-8.
- Debouck, D. G. (1985). La búsqueda de diversidad genética de *Phaseolus* en los tres centros americanos como servicio al fitomejoramiento del cultivo. In: CIAT. Seminarios Internos SE-2-86, 20 pp.
- Debouck, D. G. (1989). Informe viaje de Recolección de Germoplasma de *Phaseolus* en el Norte del Perú. 29 pp.
- Delgado, S. A. (1985). Systematics of the genus *Phaseolus* (Leguminosae) in North and Central America. Ph. D. Dissertation. University of Texas, Austin. 363 pp.
- Duke, J. A. (1981). *Phaseolus coccineus* L. In: Handbook of legumes world economic importance. Bestville, Maryland. Plenum Press. New York and London. 189-200.
- Evans, A.M. (1973). Genetic improvement of *Phaseolus vulgaris* in nutritional improvement of food legumes by breeding. Proc of a Symposium, Rome. 107-115.
- Evans, A.M. (1980). Structure, variation, evolution and classification in *Phaseolus*, p. 337-347. In R.J. Summerfield and A.H. Bunting (eds.), Legume Science. Royal, Botanic Gardens, Kew.
- Freytag, G.F. (1965). Clasificación del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) y especies. Ceiba (Honduras) 11 (1): 51-64.
- Greenman (1907). Publ. Field Columbian Mus. Bot. Ser. 2: 253.
- Gentry, H.S. (1969). Origen of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. Econ. Bot. 23: 55-69.
- Gepts, P.L. (1980). Introduction to interspecific hybridizations with common bean, *Phaseolus vulgaris* L. Rapport C.I.A.T. U. of Gembloux (Belgium). Photocopy Jan. 1980. 50 pp.
- Gepts, P.L. (1984). Nutritional and evolutionary implications of phaseolin seed protein variability in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Ph. D. Thesis, Univ. Wisconsin, Madison, USA, 209 p.
- Hernández, X. E., Miranda C. S. y Prywer C. (1959). El origen de *Phaseolus coccineus* L. darwinianus HDZ & Miranda C., subespecies Nova. Revista de la societa mexicana de historia natural. Tomo 20 (1-4): 99-121.
- Ibrahim, A. M. & Coyne, D. P. (1975). Genetics of stigma shape, cotyledon position and flower color in reciprocal crosses between *Phaseolus vulgaris* L. and *Phaseolus coccineus* (Lam.) and implications in breeding. J. Amer. Soc.

- Hort. Sci. 100: 622-626.
- Kaplan, L. & Mac Neish, R. S. (1960). Prehistoric bean remains from caves in the Ocampo región of Tamaulipas, Mexico. Bot. Mus. Leaflet. Howard, Univ. 19 (2): 33-56.
- Kaplan, L. (1965). Archaeology and Domestication in American Phaseolus. Econ. Bot. 19: 358-368.
- Kaplan, L. Lynch, T. F., Smith (1973). Early cultivated beans (*Phaseolus vulgaris*) from an Intermontane Peruvian valley. Science 179: 76-77.
- Kaplan, L. (1981). What is the origin of the common bean? Econ. Bot. 35, 240-254.
- Kloz, J. & E. Klosova (1968). Variability of proteins I and II in the sedes of species of the genus *Phaseolus*. In: J. G. Hawkes (Ed.) Chemotaxonomy and Serotaxonomy. Acad. Press. London: 93-102.
- Lackey, J. A. (1983). A review of generic concepts in American Phaseolinae (Fabaceae, Faboideae). Iselya 2, 21-64.
- Le Marchand, G. (1971). Observations sur quelques hybrides dans le genre *Phaseolus* I. Le problème des incompatibilités interspécifiques. Bull. Rech. Agro. Gembloux. VI, N° 3-4: 440-452.
- Mac Neish, R. S. (1964). Origin of the New World civilization. Sci. Am. 211 (5), 29-37.
- Marechal, R. (1971). Observations sur quelques hybrides dans le genre *Phaseolus* II. Les Phénomènes méiotiques. Bull. Rech. Agron. Gembloux 6 (3-4), 461-489.
- Marechal, R. Masherpa J. M. & Stainer F. (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. Boissera 28, 273 p.
- Miranda Colín, S. (1966). Identificación de las especies mexicanas silvestres y cultivadas del Genero *Phaseolus*. Colegio de Posgraduados. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo México. Serie de investigación N° 8: 15 pp.
- Miranda Colín, S. (1967). Infiltración genética entre *Phaseolus coccineus* L. y *Phaseolus vulgaris* L. Colegio de Posgraduados. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo México. Serie de investigación N° 9: 48 pp.
- Pickersgill, B. (1977). Taxonomy and the origin and evolution of cultivated plants in the New World. Nature 268, 591-595.
- Piper, C.V. (1926). Studies in American Phaseolinae. Contribution from the U.S. National Herbarium 22:663-701.
- Purseglove, J.W. (1968). *Phaseolus lunatus* L. In: Tropical crops: dicotyledons I. Ed. By Longman, Green and Co L.T.D.: 296-301.
- Pinero, D. & Eguiarte L. (1988). The Origin and biosystematic states of *Phaseolus coccineus* ssp. *polyanthus*; electrophoretic evidence. Euphytica 37: 199-203.
- Shii, C.T., Rabakoariahanta, A., Mock M.C., & Mock D.W.S. (1982). Embryo development in reciprocal crosses of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. coccineus* L. Theor. Appl. Genet. 62:59-64.
- Schmit, V., Baudoin, J.P., Wathelet (1987). Considerations about the taxonomical position of various taxa of the *P. coccineus* complex on basis of sedes protein electrophoresis and experimental hybridizations. Annual Rep. Bean. Improv. Coop. 34.
- Schmit, V. & Debouck D. G. (1991). Observation on the origin of *Phaseolus Polyanthus* Greenman. Economie Botany.
- Smartt, J. (1970). Interspecific hybridization between cultivated American species of the genus *Phaseolus*. Euphytica 19:

480-489.

- Smartt, J. (1981). Gene pools in *Ochaseolus* and *Vigna cultigens*. *Euphytica* 30: 445-449.
- Smartt, J. (1973). The possible status of *Phaseolus coccineus* L. ssp. *Darwinianus* Hdz. X. et *Miranda* C. as a distinct species and cultigen of the genus *Phaseolus*. *Euphytica* 22: 424-426.
- Smartt, J. (1978). The evolution of pulse crop. *Econ. Bot.* 32, 185-198.
- Smith, C.E. (1965). Archeological record of cultivated crops of New World origins. *Econ. Bot.* 19: 322-334.
- Smith, C.E. (1968). The new world centers of origin of cultivated plants and the archeological evidence. *Econ. Bot.* 22, 253-266.
- Sullivan, J.G. and G. Freytag (1986). Predicting interspecific compatibilities in beans (*Phaseolus*) by seed protein electrophoresis. *Euphytica* 35 (1): 201-209.
- Thomas, H. (1964). Investigations into the interrelationships of *Phaseolus vulgaris* L. and *P. coccineus* Lam. *Genetica* 35: 59-74.
- Vanderborght, T. (1983). Evaluation of *Phaseolus vulgaris* wild types and weedy forms. In: *Plant Genetic Resources. Newsletter* 54. I.B.P.G.R. F.A.O. 18-25.
- Vavilov, N.I. (1931). Mexico and Central America as the principal centre of origin of cultivated plants of the New World. *Bull. Appl. Bot. Genet. Plant. Breed. (Leningrad)* 26, 135-199.
- Verdcourt, B. (1970). Studies in the Leguminosae – Papilionoideae for the flora tropical East Africa IV. *Kew Bull.* 24, 507-569.