

## ESTUDIO DE HERENCIA Y MECANISMOS DE TOLERANCIA EN LINEAS DE FRIJOL (*Phaseolus vulgaris* L.) ANDINAS Y MESOAMERICANAS A BAJO FOSFORO EN EL SUELO

Huver Posada<sup>1</sup>, Julia Kornegay<sup>2</sup>, Douglas Beck<sup>2</sup>

### RESUMEN

**Estudio de herencia y mecanismos de tolerancia en líneas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) andinas y mesoamericanas a bajo fósforo en el suelo.** El bajo fósforo (P) aprovechable en el suelo es el factor abiótico más significativo que limita producción de frijol, porque presenta una amplia distribución a nivel mundial y tiene un impacto fuerte en los rendimientos actuales (Lynch, 1991). El aumento de la producción de frijol en suelos bajos en fósforo puede lograrse a través de estrategias como el uso de prácticas agronómicas (fertilización) y el mejoramiento genético (variedades tolerantes). La presente investigación muestra una estrategia de mejoramiento, con el objetivo de definir el tipo de herencia involucrado en la expresión del carácter adaptación a bajos niveles de P y a establecer los mecanismos fisiológicos que regulan la adaptación del frijol común a bajo P en suelo. Doce parentales de frijol tipo andino (6) y mesoamericano y 27 poblaciones F<sub>2</sub>, fueron evaluados por su respuesta a extracción de P y producción de biomasa (parte aérea y raíz) bajo condiciones de alto y bajo P. Las diferencias en padres y progenies en los mecanismos asociados a la tolerancia a bajo P, alta extracción del suelo y alta eficiencia del uso interno, fueron significativas y indican que estas buenas características pueden ser utilizadas para mejoramiento del frijol común a las condiciones de bajo P en el suelo.

### ABSTRACT

**Heritability and mechanisms of tolerance to low soil P in Mesoamerican and Andean cultivars of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.).** Low soil phosphorus (P) is a severe limitation for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in the tropics due to its prevalence in bean growing regions worldwide and considerable effect in reduction of grain yields (Lynch, 1991). Two potential strategies for improving bean yields in low P soils are improved agronomical practices (eg. fertilization) and plant breeding for tolerance. The present work describes a strategy of plant breeding in which the physiological mechanisms of tolerance and their heritability are investigated. Twelve parents, 6 each of Andean and Mesoamerican types, and 27 of their F<sub>2</sub> populations were evaluated throughout growth for P uptake and biomass production (shoots and roots) under conditions of low and high soil P. Significant differences in traits associated with low P tolerance, including high P uptake and efficient internal use through efficient partitioning, were observed in both parents and progeny indicating that these characteristics could be used in a breeding program to improve low P tolerance of agronomically desirable bean cultivars.

---

<sup>1</sup> CENICAFE, A. A. 2427 Manizales.

<sup>2</sup> CIAT, A. A. 6713 Cali, Colombia.

## INTRODUCCION

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es la leguminosa comestible más importante en el mundo, es cultivada en muchos países, especialmente en América Latina y África, y es una fuente importante de proteína (FAO, 1991). El área sembrada con frijol se ha ido incrementando en los últimos años, pero la producción sin embargo, no es suficiente ante el crecimiento de la población (CIAT, 1992). De acuerdo con los niveles actuales, la producción de frijol en América Latina y África debe incrementarse en 42% y 72% respectivamente para satisfacer la demanda del año 2000 (Janssen, 1989). Aumentos en la producción mundial de frijol requieren incrementos en las áreas de siembra o en rendimiento por unidad de área, lo cual parece más viable considerando que en muchas regiones del mundo, las tierras nuevas que pueden ser sembradas con frijol son limitadas. También se debe considerar que actualmente los rendimientos promedios de frijol son bajos, y no sobrepasan en muchos casos el 20% del máximo rendimiento potencial (CIAT, 1991-1992).

Muchos factores bióticos y abióticos limitan el crecimiento del frijol. Entre estos, el bajo fósforo aprovechable en el suelo es el más significativo, porque presenta una amplia distribución a nivel mundial y tiene un impacto fuerte en los rendimientos actuales de frijol. Cerca del 50% del frijol en América Latina crece en suelos bajos en P, con rendimientos severamente limitados (CIAT, 1987). Las áreas con deficiencia de P en las zonas frijoleras del resto del mundo no se han cuantificado, pero probablemente son comparable a la situación de América Latina (Lynch *et al.*, 1991).

El aumento de la producción de frijol en suelos bajos en fósforo puede lograrse a través de estrategias como el uso de prácticas agronómicas adecuadas (fertilización) y el

mejoramiento genético (variedades tolerantes). El uso de fertilizantes químicos en el trópico es frecuentemente escaso. Además el frijol crece en tierras donde la fijación de P es intensa e irreversible, especialmente en los suelos tropicales (oxisoles, ultisoles, andepts y vertisoles); las prácticas de aplicación de fertilizantes en estos suelos no han sido ni efectivas ni económicas. Aquí el mejoramiento genético puede representar un beneficio para el cultivo.

Los objetivos de la investigación fueron:

- Estudiar el tipo de herencia involucrado en la expresión del carácter adaptación a bajos niveles de fósforo.
- Establecer los mecanismos fisiológicos que regulan la adaptación del frijol común a bajos niveles de fósforo en el suelo.

## REVISION DE LITERATURA

Actualmente se reconoce la existencia de diferencias entre especies y variedades para tolerar factores adversos del suelo. El hecho de que algunos genes específicos hayan sido identificados como reguladores de estos factores sugiere que la tolerancia varietal a condiciones adversas de suelo puede ser incorporada como objetivo específico en el mejoramiento de plantas (Salinas, 1979). El fósforo es uno de los elementos más limitantes en la mayoría de los suelos tropicales altamente meteorizados, tales como los oxisoles y vertisoles, así como también en suelos derivados de cenizas volcánicas (andepts) (Salinas, 1979).

Una de las alternativas para solucionar este problema es la selección y uso de especies y variedades tolerantes y eficientes a baja disponibilidad de fósforo en el suelo. Diferencias entre especies y variedades en

cuanto a la utilización eficiente del fósforo han sido reconocidas por más de 40 años (Thomas, 1930; Lyness, 1936).

La única forma de absorción de fósforo de la solución del suelo por las plantas es el ión fosfato y se ha demostrado la existencia de una concentración óptima de fósforo en la solución del suelo que correlaciona significativamente con una producción adecuada; esta correlación varía entre especies (Fox *et al.*, 1974).

El fósforo es retenido por varios compuestos por medio de precipitación química y adsorción física en un fenómeno llamado fijación o retención de fósforo (Sample *et al.*, 1980). El proceso consiste en la transformación de fosfatos monocalcicos solubles (superfosfatos) en fosfatos menos solubles de calcio, aluminio o hierro, por lo tanto baja la asimilación por las plantas.

La fertilización con fósforo en muchos casos no soluciona la deficiencia porque el fósforo aplicado puede inmediatamente ser fijado por el suelo, especialmente en suelos tropicales con alta capacidad de fijación. Se ha estimado que en general únicamente del 20 al 25% del fósforo aplicado es utilizado por la planta y el resto es fijado por el suelo (Thung, 1991).

Los intentos por mejorar la tolerancia de las plantas a bajos niveles de fósforo en el suelo han sido pocos y no muy exitosos. Una de las razones de mayor importancia ha sido la de carecer de indicadores que estén estrechamente asociadas o sean responsables directos de la tolerancia a bajo fósforo. A falta de tales indicadores específicos, se ha utilizado como criterio general la capacidad de rendimiento bajo condiciones de estrés como criterio de selección.

El grado al cual las plantas toleran la baja asimilación de fósforo es usualmente llamado "Eficiencia a P" y está definido como la habili-

dad de las plantas para producir bajo condiciones de fósforo deficiente; genotipos eficientes pueden producir razonablemente altos rendimientos en suelos con baja disponibilidad de fósforo aprovechable (Clark, 1982; Graham, 1984). Esto es deseable si genotipos eficientes a bajo P en el suelo pueden también mostrar buen potencial de rendimiento en condiciones de P suficiente. En términos fisiológicos la eficiencia puede entenderse como la efectividad de algunos procesos fisiológicos específicos, que conllevan a una buena capacidad de las plantas para producir buenos rendimientos (Gabelman and Gerloff, 1983). La definición fisiológica de eficiencia del uso de fósforo puede dividirse en: eficiencia de asimilación y eficiencia de utilización.

La eficiencia de asimilación es atribuible a adaptaciones morfológicas y fisiológicas de las raíces (Gabelman and Gerloff, 1983; Graham, 1984). Ciertas características de la morfología de raíces pueden ser responsables de la eficiencia en la asimilación del fósforo. Por ejemplo se observaron incrementos en la relación raíz/tallo, en la longitud y en la formación de raíces jóvenes en plantas sometidas a estrés de P. Algunos de estos cambios pueden estar relacionados con la eficiencia del P (Anghinoni and Barber, 1980; Fohse and Jung K, 1983; Fohse *et al.*, 1991, Schenk and Barber, 1979). Estos cambios aumentan el área o superficie de las raíces aumentando la intercepción de P, el cual es muy inmóvil en el suelo (Barber, 1984).

La eficiencia en la utilización de un determinado elemento por la planta se puede expresar en términos de relación de eficiencia, por ejemplo cantidad de biomasa producida a cantidad de elementos absorbidos por la planta (Gabelman and Gerloff, 1983). Una mayor eficiencia en la utilización del P puede estar relacionada con:

1. Mejor translocación o redistribución de los elementos a los sitios fisiológicamente activos.

2. Superior actividad enzimática en relación con los procesos metabólicos.

El control genético de la eficiencia en el uso del fósforo para la mayoría de especies vegetales es difícil identificar el proceso primario que determina la eficiencia de P debido a que este elemento participa en casi todos los procesos de crecimiento y desarrollo de la planta, por esto, la eficiencia en el uso del P es un rasgo complejo con control genético difícil de descifrar (Marschner, 1986). Algunos estudios de herencia indican que la eficiencia en el uso del P por las plantas es un carácter cuantitativo (Gabelman and Gerloff, 1983; Graham, 1984; Schettini *et al.*, 1987), lo cual es explicable porque:

1. La eficiencia de la planta para utilizar el P esta usualmente definida en términos del rendimiento (biomasa o grano), que son caracteres de tipo cuantitativo.
2. Algunos atributos morfológicos o fisiológicos indicadores de la eficiencia a en el uso del P, como longitud de raíces, área de superficie de la raíz y tasa de absorción de P, son también cuantitativos.

Estudios de herencia indican que la eficiencia en el uso de P está controlada poligénicamente probablemente por muchos genes de menor efecto (Blum, 1988). El modo de acción de los genes que controlan la eficiencia en el uso de P varia con la especie vegetal. Generalmente es controlada por efecto de genes aditivos, aunque la dominancia es también importante (Fawole *et al.*, 1982; Gabelman and Gerloff, 1983). La interacción de genes no alélicos (efectos epistáticos) también puede jugar un papel importante (Rakha *et al.*, 1992; Whiteaker *et al.*, 1976). La eficiencia en el uso del P ha sido reportada como carácter de alta heredabilidad, cuando se usa el peso seco de plantas como índice de tolerancia. Algunos autores estiman que la

eficiencia a P en muchas familias de frijol tiene heredabilidad en sentido amplio del 70% o más, y heredabilidad en sentido estrecho en rangos desde el 45% a 76% (Fawole *et al.*, 1982).

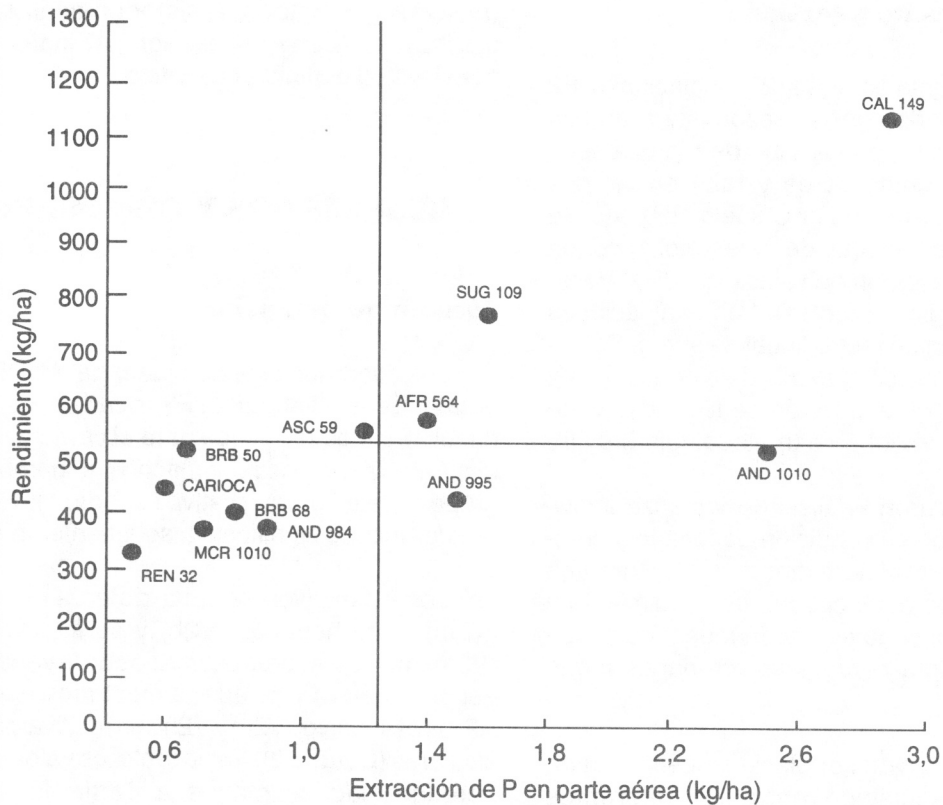
## MATERIALES Y METODOS

### Estudio de Herencia

Doce parentales de frijol, 6 andinos (AND 995, AND 984, AFR 564, CAL 149, SUG 109 y AND 1010) y 6 mesoamericanos (CARIOCA, MCR 1010, REN 32, ASC 59, BRB 68, y BRB 50), se utilizaron para llevar a cabo el estudio de herencia de la respuesta del frijol a bajo contenido de fósforo en el suelo. El diseño de cruzamiento empleado fue el de Carolina del Norte II modelo de efectos fijos, propuesto por Comstock y Robinson (1948).

Los parentales conformaron tres grupos de cruzamientos: andino x andino, andino x mesoamericano y mesoamericano x mesoamericano; cada grupo constituido por seis parentales, tres de los cuales fueron usados al azar como machos y los otros tres como hembras para obtener 9 poblaciones híbridas F1 por grupo, para un total de 27 poblaciones.

En Marzo de 1994 las 27 poblaciones F2 fueron sembradas en el municipio de Darien, en dos condiciones de fertilidad respecto a fósforo: suelo con bajo fósforo (BP) y suelo con alto fósforo (AP). La condición de AP correspondió a un suelo donde las unidades experimentales fueron fertilizadas con 300 kg/ha de SPT (128 kg/ha de P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>) al suelo. En la condición de BP el contenido de fósforo en el suelo, medido por el método de Bray II, estuvo por debajo de 2 ppm (Figura 1) y no fue fertilizado. En septiembre de 1994 a partir de la cosecha masal de la generación F2, prove-



**Fig. 1.** Eficiencia en uso de P en progenitores de frijol de origen andino y mesoamericano, en condición de bajo P en el suelo, Darien 1994.

niente de la condición de AP, se realizó la siembra de las poblaciones F3 en las mismas condiciones de la generación F2. Las poblaciones F2 y F3 se distribuyeron en campo en un diseño de Bloques Completos al Azar (BCA) con tres repeticiones para cada condición de fósforo. Se utilizó una densidad de 20 pl/m<sup>2</sup>. La cosecha se realizó sobre los cuatro surcos centrales de la parcela desechando 1.5 m de borde de cabecera, para un área útil de 9.6 m<sup>2</sup>. Se evaluó días a floración, días a madurez fisiológica y rendimiento el cual se expresó en kg/ha al 14% de humedad.

Se realizó análisis de varianza de acuerdo con el diseño de Carolina del Norte II, modelo

fijo, para cada generación y cada condición de fósforo. La estimación de componentes de varianza se hizo a partir de los cuadrados medios de las fuentes de variación "Entre machos", "Entre hembras" y la interacción de "Machos x Hembras" (Hallauer y Miranda, 1988). Los estimativos de la varianza genética aditiva (V<sub>2A</sub>) se obtuvieron a partir de la suma de cuadrados asociados con machos y hembras y la varianza genética de dominancia con la suma de cuadrados de la interacción.

La heredabilidad en sentido estrecho ( $h^2_e$ ) se estimó a partir de la relación  $h^2(e) = V_{2A}/V_{2P}$ . Donde V<sub>2P</sub> representa la varianza fenotípica.

### Mecanismos de tolerancia

Los parentales y las 27 poblaciones F2 fueron evaluados por su respuesta a extracción de fósforo y producción de materia seca en biomasa (parte aérea y raíz) en las dos condiciones de fósforo en el suelo: BP y AP. Se definieron tres épocas de muestreo: floración (35 días), formación de vainas (50 días) y madurez fisiológica (80 días). Las evaluaciones se hicieron en un metro lineal de surco. Se determinaron los pesos secos de biomasa y raíz y los valores de extracción de fósforo asociados a cada componente (metodología Bray II).

Se realizaron análisis de varianza individual (por época y condición de fósforo y combinado para el carácter extracción). Se realizaron análisis de correlaciones entre rendimiento y extracción en cada época de muestreo considerando padres y progenies agrupadas según su origen.

Los análisis de correlación mostraron una marcada asociación entre las diferentes variables de respuesta haciendo difícil la discriminación de los individuos con mejor respuesta a los tratamientos. Para reducir la dimensionalidad de la matriz de datos se hizo un análisis de componentes principales

(metodología factor análisis) y un análisis de clasificación con el fin de agrupar individuos por similitud o afinidad genética.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### Estudio de Herencia

Los cuadrados medios (CM) del ANDEVA para las generaciones F2 y F3 en cada condición de fósforo mostraron que para el carácter rendimiento la interacción machos x hembras/grupo no resultó significativo (Cuadro 1). Hembras/grupo fue significativa solamente en AP.

Los estimativos de varianza para machos (V2m), para hembras (V2h) y su interacción (V2mxh), y los valores estimados de la varianza genética aditiva y no aditiva mostraron que en AP los estimativos V2m y V2h son relativamente similares (Cuadro 2). Por lo tanto los valores de heredabilidad estimados a partir de cada componente son también relativamente similares. En la condición de BP el componente mas importante fue V2m que explica el componente aditivo. Los componentes V2m y V2h asociados con la varianza genética aditiva

**Cuadro 1.** Cuadros medios del andeva para rendimiento en frijol (kg/ha), a partir del diseño de Carolina del Norte II. Darien 1994.

Fuente de variación	GL	F2		F3	
		Alto fósforo	Bajo fósforo	Alto fósforo	Bajo fósforo
Grupo	2	639362.36	80766.24	2600302.65 **	50499.64
Repetición / (G)	6	184308.18	227685.99	71742.27	31079.70
Hembra / (G)	6	69508.01 **	34748.84	121547.99 **	12282.38
Macho / (G)	6	75866.80 **	88509.48 **	103094.40 **	53372.93 *
H X M / (G)	12	24706.17	21426.25	16141.35	17466.47
Error	48	20188.3	21294.55	13240.46	18504.37

\*, \*\* Significativos al 0.05 y 0.01 respectivamente

(V2a) resultaron ser más importantes que el componente no aditivo dado por la interacción de V2mxh tanto en la generación F2 como F3 para las dos condiciones de fósforo en el suelo. En BP, la V2mxh fue negativa, lo mismo la V2Ah.

En el tratamiento AP los estimativos de heredabilidad fueron similares estimados por V2Am, V2Ah y  $(V2m + V2h)/2$ . Como la varianza de V2h no fue significativa para BP fue posible estimar heredabilidad V2Ah con la interacción.

La heredabilidad en sentido estrecho fue más alta para la condición de BP que para la condición de AP estimado por V2Am (Cuadro 2).

De acuerdo al modelo del diseño II, es posible estimar 1/4 de varianza aditiva del CM asociado a hembras (h) y machos (m) y 1/4 de varianza de dominancia del cuadrado medio de la interacción. En las generaciones F2 y F3 y bajo las dos condiciones de P, la varianza aditiva cumple un papel muy importante en el

componente genético para la característica de rendimiento. En los cuadrados medios de mxh del cual se deriva la varianza de dominancia, se encontraron valores no significativos sugiriendo poca o ninguna importancia de la dominancia dentro de la acción génica de las poblaciones en estudio.

Los estimativos de heredabilidad fueron altos, lo cual supone fácil la tarea de pasar genes aditivos de una generación a otra cuando se emplean niveles de bajo y alto P. Además, se puede inferir que este es un carácter fácil de mejorar, altamente heredable que puede producir grandes progresos en selección. Lo anterior es cierto cuando se consideran los ambientes por separado, pero sería más factible obtener parámetros genéticos combinados a partir de diferentes ambientes, encontrándose un comportamiento diferente y más ajustado a la realidad. En los análisis individuales por grupo de cruza en condición de AP la variación encontrada es debida al grupo de progenitores Andinos.

**Cuadro 2.** Estimativos de los componentes de la varianza genética para poblaciones de frijol en dos condiciones de fósforo, Darien 1994.

Estimativos	Bajo fósforo		Alto fósforo	
	F2	F3	F2	F3
G2m	7453.7	3989.6	5684.51	9661.4
G2h	NS	NS	4977.98	11711.84
G2mh	-	-	1505.96	966.96
G2Am	29814.6	15958.4	22738.0	38645.6
G2Ah	-	-	19111.92	46847.3
G2D	-	-	6023.84	3867.8
h2 (1)	0.93 ± 0.26	0.89 ± 0.22	0.89 ± 0.62	0.93 ± 0.66
h2 (2)	-	-	0.82 ± 0.71	0.94 ± 0.46
h2 (3)	-	-	0.83 ± 0.50	0.80 ± 0.55

1 heredabilidad estimada a partir de la V2Am

2 heredabilidad estimada a partir de la V2Ah

3 heredabilidad estimada a partir de  $(V2m + V2h)/2$

### Mecanismos de tolerancia en el suelo genético en el campo

En condiciones de AP no se detectaron diferencias entre los parentales y las progenies evaluadas para las variables de extracción de P en biomasa, raíz y extracción total tanto en la época de floración como en la de formación de vainas (Cuadros 3 y 4). A madurez fisiológica, la extracción de fósforo en raíz en las progenies F2 del grupo mesoamericano x mesoamericano son significativamente mas alta en relación con los grupos andino x andino y andino x mesoamericano (Cuadro 4). Un comportamiento similar se observó en los parentales (Cuadro 3).

En condición de BP se presentaron diferencias en comportamiento de los grupos para

las diferentes épocas y variables de extracción evaluada, excepto en floración donde la extracción de fósforo por raíz no mostró diferencias entre grupos de cruza (Cuadro 5). En contraste en el estado de formación de vainas, solamente extracción de P en raíces fue significativa. En floración y formación de vainas las progenies de las cruza andino x andino tuvieron mas alto nivel de P en biomasa que las cruza mesoamericano x mesoamericano.

La mayor diferencia entre cruces fue observado en madurez fisiológica donde las cruza mesoamericano x mesoamericano tienen valores mas altos de extracción de P, que fueron diferentes de andino x mesoamericano y andino x andino, que tuvieron comportamientos similares.

**Cuadro 3.** Extracción de fósforo (kg/ha) en parentales en tres épocas de crecimiento y en condición de Alto y Bajo fósforo. Darien 1994A.

Identificación	Biomasa	Raíces	Total
<b>Alto fósforo<sup>1</sup></b>			
Floración			
Andinos	3,059	0,144	3,203
Mesoamericanos	2,979	0,136	3,115
Formación Vainas			
Andinos	5,583	0,215	5,798
Mesoamericanos	5,356	0,239	5,595
Madurez Fisiológica			
Andinos	7,430	0,119	7,550
Mesoamericanos	8,891	0,199	9,089
<b>Bajo fósforo<sup>2</sup></b>			
Floración			
Andinos	1,543 a	0,075 a	1,618 a
Mesoamericanos	0,456 a	0,037 b	0,492 a
Formación Vainas			
Andinos	2,208 a	0,064 a	2,273 a
Mesoamericanos	0,898 b	0,043 a	0,940 b
Madurez Fisiológica			
Andinos	2,964 a	0,045 b	3,009 a
Mesoamericanos	2,257 a	0,057 b	2,314 a

1 = No presentaron diferencias significativas

2 = Valores con la misma letra en el mismo tratamiento y época no difieren estadísticamente (P= 0,05)

**Cuadro 4.** Extracción de fósforo (kg/ha) en progenies F2 en tres épocas de crecimiento y en condición de Alto fósforo. Darien 1994A.

Epoca	Biomasa	Raíz	Total
Floración <sup>1</sup>			
Andino x Mesoamericano	4,036	0,157	4,193
Andino x Andino	3,529	0,160	3,689
Mesoamericano x Mesoamericano	3,431	0,151	3,582
Formación Vainas <sup>1</sup>			
Andino x Mesoamericano	6,840	0,194	7,034
Andino x Andino	6,282	0,194	6,477
Mesoamericano x Mesoamericano	7,317	0,267	7,585
Madurez Fisiológica <sup>2</sup>			
Andino x Mesoamericano	9,362 a	0,158 b	9,520 a
Andino x Andino	7,871 a	0,146 b	8,016 a
Mesoamericano x Mesoamericano	10,624 a	0,199 a	10,823 a

1 = No se presentan diferencias significativas.

2 = Valores con la misma letra en el mismo tratamiento y época no difieren significativamente (P= 0,05)

**Cuadro 5.** Extracción de fósforo (kg/ha) en progenies F2 en tres épocas de crecimiento y en condiciones de Bajo fósforo. Darien 1994 A.

Epoca	Biomasa	Raíces	Total
Floración			
Andino x Mesoamericano	1,047 b	0,061 a	1,107 b
Andino x Andino	1,276 a	0,072 a	1,349 a
Mesoamericano x Mesoamericano	0,807 c	0,055 a	0,862 c
Formación Vainas			
Andino x Mesoamericano	1,784 a	0,055 b	1,839 a
Andino x Andino	1,827 a	0,061 b	1,889 a
Mesoamericano x Mesoamericano	1,304 a	0,063 a	1,368 a
Madurez Fisiológica			
Andino x Mesoamericano	2,461 b	0,050 b	2,510 b
Andino x Andino	2,564 b	0,051 b	2,614 b
Mesoamericano x Mesoamericano	2,860 a	0,065 a	2,925 a

Valores con la misma letra dentro del mismo tratamiento y época no difieren estadísticamente (P= 0,05)

Los análisis individuales y combinados para la extracción de fósforo en biomasa, raíz y extracción total en parentales y progenies F2, bajo las dos condiciones de fósforo mostraron diferencias altamente significativas para la condición de fertilidad a fósforo y para las épocas tanto en bajo como en alto fósforo.

La correlación entre rendimiento y extracción de fósforo en biomasa en condiciones de AP para parentales y progenies es directa en Madurez Fisiológica, mientras que el rendimiento y extracción de raíz están inversamente correlacionados aunque no significativa (Cuadro 6). Las correlaciones en BP son altamente significativas en cada una

**Cuadro 6.** Correlaciones entre rendimiento y la extracción de fósforo en padres andinos y mesoamericanos y progenies F2 de frijol en condición de Alto y Bajo fósforo para diferente época de crecimiento.

Epocas	Alto fósforo		Bajo fósforo	
	Rto vs EXB	Rto vs EXR	Rto vs EXB	Rto vs EXR
<b>Floración</b>				
Andino	0,17	0,46	0,80 **	0,28
Mesoamericano	0,29	0,19	0,53 *	0,36
Andino x Mesoamericano	0,69 **	-0,04	0,67 **	0,59 **
Andino x Andino	0,21	-0,18	0,43 *	0,42 *
Mesoamericano x Mesoamericano	0,52 **	0,34	0,70 **	0,74 **
<b>Formación Vainas</b>				
Andino	0,42 **	-0,007	0,80 **	0,51 *
Mesoamericano	0,67 **	-0,27	0,52 *	0,49 *
Andino x Mesoamericano	0,59 **	-0,42 *	0,79 **	0,62 **
Andino x Andino	0,25	0,01	0,59 **	0,33
Mesoamericano x Mesoamericano	0,72 **	-0,01	0,69 **	0,67 **
<b>Madurez Fisiológica</b>				
Andino	0,68 **	0,27	0,85 **	0,71 **
Mesoamericano	0,76 **	-0,11	0,72 **	0,78 **
Andino x Mesoamericano	0,47 *	-0,21	0,60 **	0,54 **
Andino x Andino	0,45 *	-0,16	0,58 **	0,68 **
Mesoamericano x Mesoamericano	0,81 **	-0,01	0,83 **	0,82 **

EXB Extracción de P en biomasa; EXR= extracción de P en raíces

\*, \*\* Correlaciones significantes al nivel P=0,05 y P=0,01, respectivamente

de las épocas de muestreo tanto para extracción de fósforo por biomasa como por raíz, estos valores son mayores en formación de vainas y en madurez fisiológica (Cuadro 6).

Estos resultados mostraron que en condición de AP, los padres del grupo mesoamericano y los cruces originados dentro de este grupo, presentan una mejor correlación entre rendimiento y extracción de P por biomasa, cuando son comparado con el grupo de parentales andinos (Cuadro 6). De igual manera los diferentes cruzamientos originados dentro y entre grupos mejoraron su capacidad de extracción tanto en biomasa como raíz durante las tres épocas de desarrollo del cultivo, cuando son comparados con los valores de extracción de los parentales (Cuadros 3 y 4).

En BP la extracción de los padres andinos, y los cruces originados dentro de este grupo, mejoraron su correlación para las diferentes épocas (Cuadro 6). El grupo de padres mesoamericanos, y cruces dentro de este grupo presentaron un comportamiento similar a la condición de AP (Cuadro 6). Cuando se comparan las extracciones de los padres andinos y mesoamericanos y los cruces originados dentro de cada grupo, la relación de extracción de P en biomasa, mejora únicamente en los cruces dentro del grupo mesoamericano (Cuadros 4 y 5). Las altas correlaciones en rendimiento vs raíz son importantes en la medida en que puedan ser asociadas a una mayor extracción de P que necesariamente debería reflejarse en altos valores de extracción de P en biomasa en la

época posterior. Los resultados mostraron una mejor traslocación de P de la raíz a la parte aérea en los parentales andinos y los cruces originados dentro de este grupo, situación diferente se presentó en los parentales mesoamericanos que acumularon más P en la raíz durante las tres épocas de evaluación (Cuadro 5), a causa de una ineficiencia en los procesos de traslocación, característica que mejora con la adición de P. Los resultados anteriores corroboran lo encontrado en la casa de malla.

El análisis de componentes principales y el análisis de clasificación permitieron generar 4 grupos tanto en condición de AP como de BP, originados a partir de los valores de peso seco de biomasa, raíz, extracción de P en biomasa, extracción de P en raíz y rendimiento. Los padres y poblaciones F2 pertenecientes a un grupo fueron similares dentro de ellos y cada grupo fue diferente de los otros (Cuadros 7 y 8). La agrupación de individuos dentro de cada grupo, tanto en AP como BP fue consistente en los diferentes estados de la planta donde se realizaron las evaluaciones (Cuadros 9 y 10).

Esto muestra que en condición de AP y BP es posible clasificar los diferentes cruces y padres por su eficiencia en la utilización de P, a partir de los valores de extracción y rendimiento. En AP los valores altos de extracción se asociaron a valores altos en producción de materia seca y estos a altos rendimientos.

En BP siguiendo el criterio de clasificación, se encontró un grupo formado por un solo individuo, que correspondió al padre andino CAL 149, que tuvo el más alto rendimiento en 1994B y el valor de extracción de P en biomasa más alto, pero de menor eficiencia en uso de P, cuando es comparado con los individuos del grupo dos (Cluster 2), que presentó un rendimiento promedio de 808 kg/ha con solo 1,41 kg de P.

Cuando se compararon individuos en AP y BP dentro de los grupos de rendimiento más alto, se destacaron los cruces AND995 x BRB68, CARIOCA x ASC59 y CARIOCA x BRB50 por su respuesta consistente en las dos condiciones de P.

**Cuadro 7.** Datos promedios de genotipos agrupados en condición de Alto fósforo, en tres épocas de muestreo. Darien 1994.

Epoca	Cluster	Rto	PSR	PBT	EXB	EXR
Floración	1	1876	8,33	76,54	2,79	0,11
	2	2178	9,38	85,47	3,06	0,13
	3	1552	9,00	81,65	2,89	0,13
	4	1070	8,01	74,16	2,61	0,12
Formación Vainas	1	1876	11,39	112,0	5,30	0,19
	2	2178	12,70	127,20	5,97	0,21
	3	1552	10,97	121,18	5,17	0,16
	4	1070	9,86	107,98	4,47	0,15
Madurez Fisiológica	1	1876	10,47	249,32	8,03	0,15
	2	2178	11,66	289,33	8,70	0,16
	3	1552	9,18	235,51	7,10	0,13
	4	1070	7,58	161,76	5,15	0,10

Rto Rendimiento (kg/ha). PSR, PBT, EXB, EXR, peso seco raíz, peso seco biomasa total, extracción fósforo biomasa y extracción fósforo raíz, respectivamente.

**Cuadro 8.** Datos promedios de genotipo agrupados en condición de Bajo fósforo, en tres épocas de muestreo. Darien 1994.

Epoca	Cluster	Rto	PSR	PBT	EXB	EXR
Floración	1	608	4,37	29,90	0,90	0,05
	2	381	3,70	19,11	0,27	0,04
	3	808	4,15	29,00	0,90	0,05
	4	1156	6,13	58,80	1,85	0,08
Formación Vainas	1	608	4,77	41,05	1,37	0,05
	2	381	4,17	27,84	0,94	0,04
	3	808	5,10	41,11	1,44	0,05
	4	1156	8,03	90,27	2,94	0,07
Madurez Fisiológica	1	608	4,85	89,44	2,37	0,05
	2	381	3,94	82,92	2,16	0,04
	3	808	3,64	52,94	1,41	0,04
	4	1156	6,48	165,3	4,22	0,06

Rto Rendimiento (kg/ha).

PSR, PBT, EXB, EXR, peso seco raíz, peso seco biomasa total, extracción fósforo biomasa y extracción fósforo raíz, respectivamente.

**Cuadro 9.** Identificación de cada uno de los cluster en condición de Alto fósforo. Darien 1994.

Cluster 1	Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4
AND 995 x ASC 59	AND 995 x BRB 68	AFR 564 x AND 1010	AND 984 x AND 1010
AND 995 x CAL 149	AND 995 x CARIOCA	AFR 564 x CAL 149	AND 984 x SUG 109
CAL 149 x ASC 59	CARIOCA x ASC 59	AFR 564 x SUG 109	AND 995 x SUG 109
CAL 149 x CARIOCA	CARIOCA x BRB 50	AND 984 x CAL 149	AND 1010
SUG 109 x ASC 59	CARIOCA x BRB 68	AND 995 x AND 1010	AND 984
MCR 1010 x ASC 59	REN 32 x ASC 59	CAL 149 x BRB 68	AND 995
MCR 1010 x BRB 50	REN 32 x BRB 50	SUG 109 x BRB 68	MCR 1010
ASC 59	REN 32 x BRB 68	SUG 109 x CARIOCA	SUG 109
BRB 68	CARIOCA	AFR 564	
REN 32		BRB 50	
		CAL 149	
<b>1876 *</b>	<b>2178 *</b>	<b>1552 *</b>	<b>1070 *</b>

\* Promedio de rendimiento para cada cluster.

A causa de la alta variabilidad del lote, el análisis de varianza únicamente detectó diferencia en los grupos de padres andinos y mesoamericanos en las épocas de floración en extracción de P por raíz y en formación de vainas para extracción de P por biomasa (parte aérea);

cuando fueron analizados los grupos de cruzamientos, las diferencias fueron significativas en las diferentes épocas de muestreo (Cuadro 5); pero es evidente la existencia de diferencias en padres y progenies en mecanismos asociados a la tolerancia bajo P en el suelo.

**Cuadro 10.** Identificación de cada uno de los cluster en condición de Bajo fósforo. Darien 1994.

Cluster 1		Cluster 2	Cluster 3	Cluster 4
AFR 564 x AND 1010	SUG 109 x CARIOCA	AFR 564 x CAL 149	AND 984 x SUG 109	CAL 149
AFR 564 x SUG 109	CARIOCA x BRB 689	AND 995 x BRB 68	AND 995 x AND 1010	
AND 984 x AND 1010	MCR 1010 x ASC 59	CAL 149 x ASC 59	REN 32 x ASC 59	
AND 984 x CAL 149	MCR 1010 x BRB 50	SUG 109 x BRB 68	AND 984	
AND 995 x CAL 149	MCR 1010 x BRB 68	CARIOCA x ASC 59	AND 995	
AND 995 x SUG 109	REN 32 x BRB 50	CARIOCA x BRB 50	BRB 68	
AND 995 x ASC 59	AFR 564	REN 32 x BRB 68	CARIOCA	
AND 995 x CARIOCA	ASC 59	SUG 109	MCR 1010	
CAL 149 x BRB 68	BRB 50		REN 32	
CAL 149 x CARIOCA	AND 1010			
SUG 109 x ASC 59				
<b>607 *</b>	<b>808 *</b>	<b>381 *</b>	<b>1155 *</b>	

\* Promedio de rendimiento para cada cluster.

Para el estudio de mecanismos asociados a bajo P en el suelo, se clasificaron los padres en función a su rendimiento y extracción de P en biomasa (Figura 1), los genotipos andinos tuvieron una mejor respuesta a rendimiento en condición de BP que los genotipos de origen mesoamericano. Los altos rendimientos correlacionaron con las altas extracciones de P en raíz y biomasa (parte aérea). En los genotipos andinos la línea CAL 149, SUG 109 y AFR 564 fueron las de mejor respuesta a rendimiento, en el grupo mesoamericano es importante resaltar el pobre comportamiento de la línea CARIOCA, la cual ha sido utilizado como testigo universal de buen comportamiento en condiciones de bajo P en suelos ácidos de Brasil.

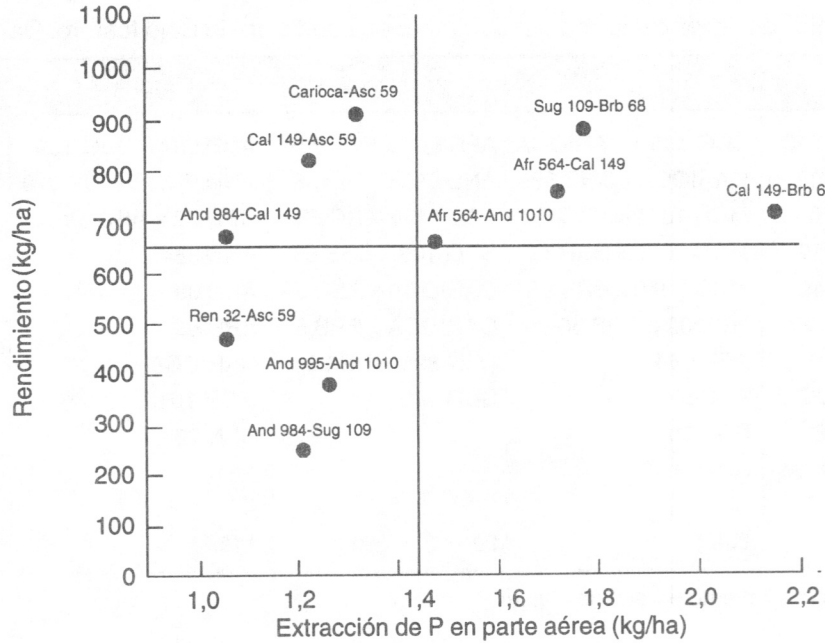
En las progenies F2 se notó un mejoramiento en la eficiencia de utilización de fósforo, a partir de la relación entre producción y extracción de fósforo total, cuando utilizando como referencia el comportamiento de los padres (Figura 2).

Para entender los mecanismos responsables a la tolerancia a bajo P en el suelo, en

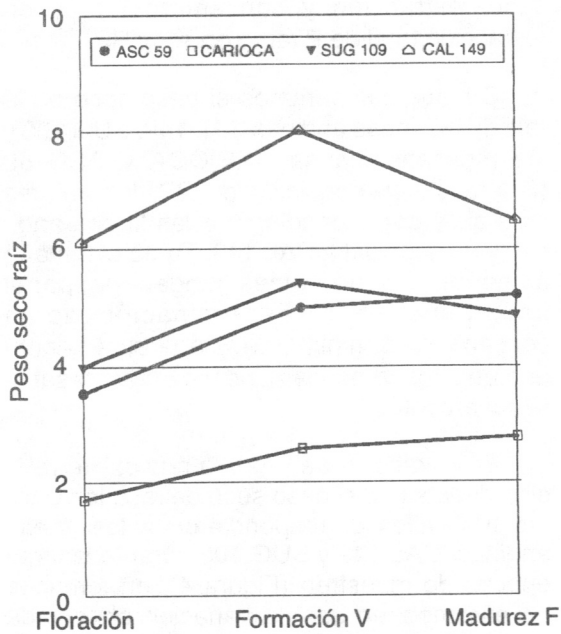
los genotipos andinos y mesoamericanos, se realizaron comparaciones en las variables de respuesta asociadas a la raíz (peso seco, extracción y concentración) y en extracción total de P tanto en AP y BP.

Cuando comparamos el peso seco de la raíz de las líneas andinas CAL 149, SUG 109 y las mesoamericanas CARIOCA y ASC 59 (Figura 3), en condición de BP, los valores mas altos correspondieron a las líneas andinas y en especial a CAL 149. Tanto el tamaño como el tipo de raíces juegan un papel importante en la determinación de la concentración mínima de P a la cual genotipos andinos y mesoamericanos crecen satisfactoriamente.

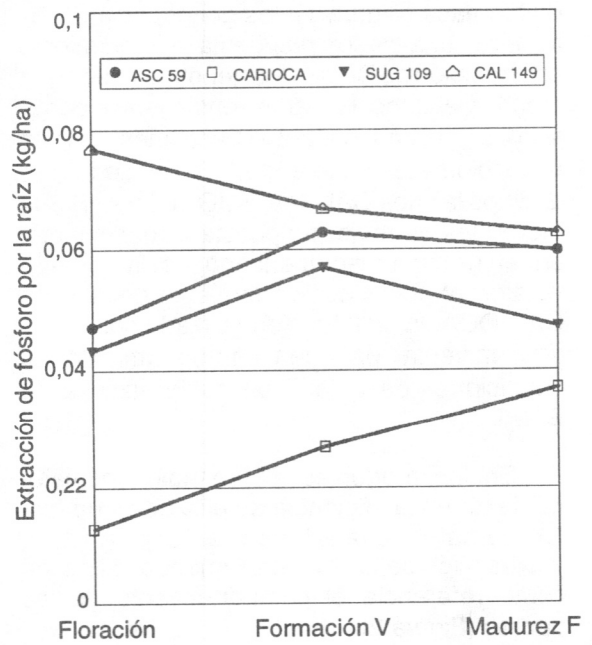
En extracción de P por la raíz existe relación directa con el peso seco de raíz, los valores mas altos correspondieron a las líneas andinas CAL 149 y SUG 109 durante las tres épocas de muestreo (Figura 4), en términos de eficiencia en uso, la variación observada en la utilización de P, fueron debidas probablemente a diferencias en los procesos de absorción.



**Fig. 2.** Eficiencia en uso de P en poblaciones de frijol F2 en condición de bajo fósforo en el suelo, Darien 1994.



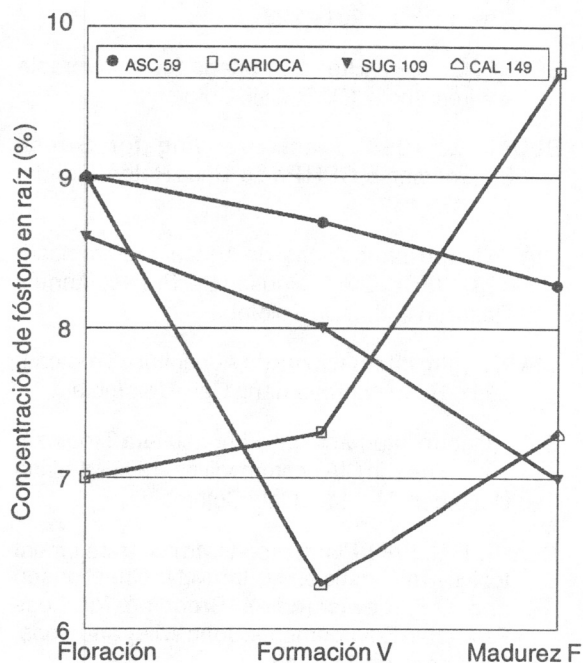
**Fig. 3.** Peso seco de raíz (g/m) en cuatro genotipos de frijol.



**Fig. 4.** Extracción de fósforo en la raíz en cuatro genotipos de frijol.

En condiciones de BP se presenta diferencias en el comportamiento de los padres, en los valores de concentración de P en el tejido de raíz, los bajos valores de concentración de P en madurez fisiológica estuvieron asociados a una mejor utilización de P en términos de eficiencia en traslocación hacia la parte aérea; los bajos valores de concentración en los genotipos andinos mostraron una mayor eficiencia en los procesos de traslocación y una acumulación de P a nivel de raíz en los genotipos mesoamericanos (Figura 5).

En la evaluación de eficiencia a partir de la relación entre rendimiento y extracción total de P, existe una respuesta directa en condición de BP, los mas altos valores de extracción de P correspondieron a los materiales andinos que tuvieron los mas altos rendimientos. Los valores de extracción total de P en condición de



**Fig. 5.** Concentración de fósforo en la raíz en cuatro genotipos de frijol.

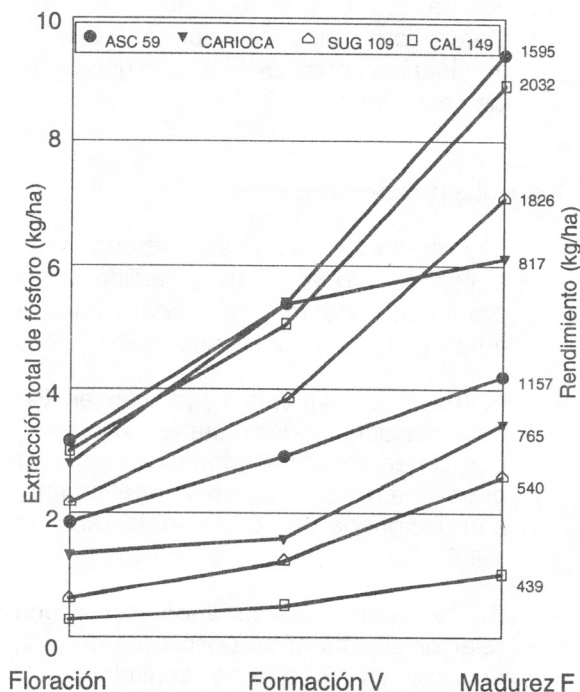
AP en los genotipos mesoamericanos, evidenciaron una mayor eficiencia a el uso de P que las líneas CAL 149 y SUG 109 de origen andino (Figura 6).

Los resultados anteriores son importantes, en la medida en que buenas características, de eficiencia en asimilación y traslocación, unidas a una alta eficiencia en el uso del total, puedan ser utilizadas para el mejoramiento del frijol común a las condiciones de bajo P en el suelo.

## CONCLUSIONES

### Estudio de Herencia

- Genotipos pertenecientes al grupo Andino ofrecen mas posibilidad en el



**Fig. 6.** Extracción de fósforo total en cuatro genotipos de frijol en dos niveles de fósforo.

- mejoramiento del frijol a su respuesta a baja disponibilidad de fósforo en el suelo, en suelos derivados de cenizas volcánicas.
- En condiciones de bajo fósforo el componente de la varianza genética mas importante fue la V2m que explica el componente aditivo
  - En condición de Alto fósforo los componentes de V2m y V2h son significativos y similares, originados a partir de la variación en la respuesta a rendimiento dentro del grupo de padres andino y mesoamericano.
  - El componente varianza de machos (V2m) y de hembras (V2h), asociados con la varianza aditiva resultaron ser más importantes que el componente no aditivo, dado por la interacción V2mxh, tanto en la generación F2 y F3 para las dos condiciones de fósforo en el suelo, lo anterior sugiere poca o ninguna importancia de la dominancia dentro de la acción génica de las poblaciones.

### Estudio de mecanismos

- Los resultados muestran diferencias en el crecimiento vegetativo, medido como producción de materia seca en parte aérea y raíz en condiciones de BP
- El mayor crecimiento vegetativo en BP estuvo asociado a los materiales Andinos, que tienen como característica un mayor peso de semilla, la cual en BP es altamente correlacionada con crecimiento (Xialong 1992).
- En los materiales Andinos existe una relación directa entre peso seco de raíz, extracción de P en raíz y rendimiento.
- A partir de los valores de concentración de P en raíz a madurez fisiológica es evidente que en los genotipos andinos los valores mas bajos estén asociados a una mayor eficiencia en los procesos de traslocación de P a la parte aérea.
- En los genotipos mesoamericanos evaluados se encontró una mayor eficiencia en uso de P total en relación con rendimiento, cuando fueron evaluados en condición de AP.

### LITERATURA CITADA

- ANGHINONI, I.; BARBER, S.A. 1980. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influence by phosphorus supply. *Agron. J.* 72:685-688.
- BARBER, S.A. 1980. Soil - Plant interactions in the phosphorus nutrition of plants. P. 591 -615. In F.E. Khasawneh. E.L. sample and E.J. Kamprath (ed.) *The role phosphorus in agriculture.* Am. Soc. Agron., Madison. Ws.
- BARBER, S.A. 1984. *Soil, Nutrient Bioavailability, A Mechanistic Approach.* John Wiley and Sons, New York, pp 201 - 228.
- BEEBE, S. 1991. Breeding beans for unfavorable environments. CIAT, Cali, Colombia.
- BLUM, A. 1988. *Plant Breeding for Stress Environments.* CPR Press. Boca Ratón, Florida. pp 133 - 162.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1987. IFCD/CIAT. Phosphate Project Annual Report, 1986, Cali, Colombia.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical), 1991. *Bean Improvement,* Cali, Colombia.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical), 1992. *Trend in CIAT commodities, 1992,* Working Document No. 111, Cali, Colombia.
- CLARK, R.B. 1982. Plant response to mineral element toxicity and deficiency. In: M.N. Christiansen and C.F. Lewis (eds.), *Breeding for Less Favorable Environments.* John Wiley and Sons, New York, pp 71 - 142.
- COMSTOCK, R.E.; ROBINSON, H.F. 1948. The components of genetic variance in populations

- of biparental progenies and their use in estimating the average degree or dominance. *Biometrics* 4:254-266.
- FAO (Food and Agriculture Organization). 1991. Production yearbook, 1990, Vol. 44 FAO, Rome Italy.
- FAWOLE, I.; GABELMAN, W.H.; GERLOFF, G.L. 1982. Genetics control of root development in beans (*Phaseolus vulgaris* L.) grown under phosphorus stress. *J. Am. Soc. Hortic. Science* 1970, 98-100.
- FOHSE, D.; JUNGK, A. 1983. Influence of phosphate and nitrate supply on root hairs formation of rape, spinach and tomato plants. *Plant and Soil* 74:359-368.
- FOHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A. 1991. Phosphorus efficiency of plants II. Significance of root radius, root hairs and cation - anion balance for phosphorus influx in seven plant species. *Plant and Soil* 132:261-272.
- FOX, R.L.; NI SHIMOTO, R.K.; THOMPSON, J.R.; DELA PEÑA, R.S. 1974. Comparative external phosphorus requirements of plants growing in tropical soils. *Hawaii Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.* 1517. 5p.
- GABELMAN, W.H.; GERLOFF, G.C. 1983. The search for and interpretation of genetic controls that enhance plant growth under deficiency levels of a macronutrient. *Plant and Soil* 72:335-350.
- GRAHAM, R.D. 1984. Breeding for nutritional characteristics in cereals. *Adv. Plant Nutr.* 1:57-102.
- HALLAVER, A.R.; Miranda, J.B. 1988. Quantitative genetics in maize breeding. 2a. Ed. Iowa State University Press/Ames.
- JANSSEN, W. 1989. A socio-economic perspective on earliness beans. *In*: S. Beebe, ed., Current topics in breeding of common bean. Working Document No. 47. Bean Program, CIAT, Cali, Colombia. pp 135-155.
- LYNCH, J.; LAUCHLI, A.; EPSTEIN, E. 1991. Vegetative growth of the common bean in response to phosphorus nutrition. *Crop Sci.* 31:380-387.
- LYNESS, A.S. 1936. Varietal differences in the phosphorus capacity of plants. *Plant Physiol.* 11:665-688.
- MARSCHNER, H. 1986. Mineral nutrition of higher plants. Press, Harcourt Brace Jovanovich Publishers, pp 226-235.
- RAKHA, F.A.; ABOU - YOUSSEF, A.Y.; OMAR, A.A.; EL BENDARY, A.A.; EL -FOULY, M.M. 1992. Genetic nature of phosphorus accumulation in maize. *J. Plant Nutrition* 15:501-512.
- ROBINSON, H.F.; COMSTOCK, R.E.; HARVEY, P.H. 1949. Estimates of heredability and the degree of dominance in corn. *Agron. Jour.* 41:353-359.
- SALINAS, J.G.; SANCHEZ, P.A. 1976. Relaciones suelo-planta que afectan las diferencias entre especies y variedades para tolerar baja disponibilidad de fósforo en el suelo.
- SAMPLE, E.C.; SOPER, R.J.; RACZ, G.J. 1980. Reactions of phosphate fertilizers in soils. *In*: F.E. Khasawneh, E.C. Sample and E.J. Kamprath eds., The role of Phosphorus in Agriculture. ASA, CSSA, SSSA, Madison, Wisconsin, pp 263-310.
- SCHENK, M.K.; BARBER, S.A. 1979. Root characteristics of corn genotypes as related to P uptake. *Agron. J.* 71:921-924.
- SCHETTINI, T.M.; GABELMAN, W.H.; GERLOFF, G.C. 1987. Incorporation of phosphorus efficiency from exotic germplasm into agriculturally adapted germplasm of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant and Soil* 99:175-184.
- THOMAS, W. 1930. The feeding power of plants. *Plant Physiology* 5:443-489.
- THUNG, M. 1991. Bean agronomy in monoculture. *In*: A. Van Schoonhoven and O. Voysest eds., Common Beans: Research for crop improvement. CAB International/CIAT, pp 737-834.
- WHITEAKER, G.; GERLOFF, G.C.; GABELMAN, W.H.; LINDGREN, D. 1976. Intraspecific differences in growth of bean at stress levels of phosphorus. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 101:472-475.