

La llegada de los europeos al continente americano, a partir del siglo XV, supuso la entrada en Europa de una serie de especies vegetales, como la judía común (*Phaseolus vulgaris* L.), el cacahuete (*Arachis hypogaea* L.), el cacao (*Theobroma cacao* L.), el maíz (*Zea mays* L.), la patata (*Solanum tuberosum* L.) o el tomate (*Solanum lycopersicum* L.), desconocidas hasta entonces en el Viejo Mundo.

DIVERSIDAD GENÉTICA EN LAS ESPECIES DE *Phaseolus* EN RELACIÓN CON LA JUDÍA COMÚN

La judía común pertenece al género *Phaseolus* y recibe el nombre científico de *Phaseolus vulgaris* (Linneo, 1753). Su enclave taxonómico es (Strasburger, 1994):

- Clase: *Dicotyledoneae*
- Subclase: *Rosidae*
- Superorden: *Fabanae*
- Orden: *Fabales*
- Familia: *Fabaceae*
- Subfamilia: *Papilionoidae*

Hasta la actualidad se han descrito más de 400 especies (Freytag y Debouck, 2002) en el género *Phaseolus*, de las cuales cinco han sido domesticadas, *P. vulgaris* L. (judía común), *P. lunatus* L. (judía de Lima), *P. coccineus* L. (judía escarlata), *P. polyanthus* Greenman, que guarda gran semejanza con la anterior, y *P. acutifolius* A. Gray (judía tépari) (Debouck, 1991), siendo *P. vulgaris* la especie más importante en el mundo ocupando un 80% de la superficie cultivada (Singh, 1992; 1999).

Dentro del género *Phaseolus* existen diferentes grupos naturales o acervos genéticos (Gepts y Debouck, 1991). El acervo genético primario de la judía incluye las variedades silvestres y cultivadas de *P. vulgaris*, que pueden cruzarse entre ellas y recombinarse sin ninguna barrera genética. El acervo secundario incluye a *P. coccineus*, *P. costaricensis* y *P. polyanthus* (Freytag y Debouck, 1996; Debouck, 1999). Esta última especie surgió por un proceso de domesticación a partir de un ancestro silvestre diferente (Schmit y Debouck, 1991). El cruzamiento entre *P. vulgaris* y las especies del acervo secundario se realiza fácilmente sin rescate de embriones, aunque el cruzamiento utilizando *P. coccineus* como parental femenino requiere técnicas de rescate de embriones (Bannerot, 1979). El acervo genético terciario incluye a *P. acutifolius* y *P. parvifolius*, que parece que son los ancestros en la evolución de la judía común (Debouck, 1999), y los cruzamientos con *P. vulgaris* requieren de técnicas “in vitro”. La especie más lejana de *P. vulgaris* es *P. lunatus*, que pertenece al acervo genético cuaternario, y hasta el momento no se han documentado cruzamientos exitosos entre las dos especies (Leonard *et al.*, 1987; Kuboyama *et al.*, 1991).

Uno de los principales objetivos del desarrollo de cruzamientos interespecíficos es facilitar la incorporación de caracteres deseables en la especie *P. vulgaris*. Si lo que interesa es introducir genes de resistencia a enfermedades se podría emplear *P. acutifolius*, que es resistente a la bacteriosis común (Singh y Muñoz, 1999) o *P. coccineus* que es resistente a antracnosis (Hubbeling, 1957). Se debe considerar también la introducción de genes de especies resistentes a condiciones de estrés, como la tolerancia a la sequía y a temperaturas elevadas (Parson y Howe, 1984), como las que presenta *P. acutifolius*. En la actualidad, ya existen variedades de judía común que tienen genes de resistencia a estrés biótico y abiótico procedentes de otras especies del complejo de *Phaseolus*.

ORIGEN Y DOMESTICACIÓN DE LA JUDÍA COMÚN: RAZAS Y CLASES COMERCIALES

Las variedades de judía común actualmente cultivadas son el resultado de un proceso de domesticación y evolución (mutación, selección, migración y deriva genética) a partir de una forma silvestre (Brücher, 1988) procedente del continente americano, desde donde se extendió a todo el mundo y en la que se han ido produciendo cambios morfológicos, fisiológicos y genéticos (Gepts y Debouck, 1991) como respuesta a las exigencias humanas o del medio ambiente. El conocimiento de su origen, evolución y vías de diseminación constituye una información de inestimable valor que permitirá al mejorador un manejo más adecuado de los recursos genéticos en los programas de mejora.

Hasta finales del siglo XIX se consideró que la judía común tenía su centro de origen en Asia pero posteriormente, de acuerdo con datos arqueológicos, botánicos, históricos y lingüísticos, Gepts y Debouck (1991) concluyeron que la judía común se originó en el área comprendida entre el norte de México y el noroeste de Argentina. Existen multitud de restos arqueológicos principalmente de semillas, fragmentos de vainas e incluso plantas enteras (Kaplan, 1981), hallados en los Andes (Perú, Chile, Ecuador y Argentina), en Mesoamérica (México, América Central y sureste de Estados Unidos) y Norteamérica (Nueva York). En la actualidad los restos más antiguos datan de 10000-8000 años a. C. procedentes de los Andes y de 6000 años a. C. procedentes de Mesoamérica. Todos estos restos son de plantas ya domesticadas y fenotípicamente similares a las variedades actuales de la zona.

Existe una laguna en cuanto a datos arqueológicos en la transición de formas silvestres a cultivadas, aunque actualmente si existen formas primitivas intermedias o de transición. Esto explica por qué los hallazgos de judía común empiezan a aparecer en épocas más recientes (1900-1300 años a.C.), coincidiendo con la aplicación de los métodos de mejora en la agricultura. Además de la información obtenida de los datos arqueológicos, existen datos botánicos como las características morfológicas, la distribución geográfica y las relaciones genéticas entre formas silvestres y cultivadas que evidencian el origen americano de la judía común. También hay datos históricos y lingüísticos, como son las múltiples menciones en los textos españoles del siglo XVI a la judía en América, además de la existencia de un término específico para designar a la judía en muchos dialectos indígenas.

El origen de la judía común se sitúa en el continente americano en dos áreas geográficas bien diferenciadas (Gentry, 1969; Kaplan, 1981): zona Mesoamericana (México y América Central) y zona Andina (Perú, Chile y Ecuador). Evans (1973) fue el primero en reconocer los dos grupos o acervos de germoplasma, tanto en judías silvestres como cultivadas. Ambos grupos se pueden distinguir por marcadores morfológicos y agronómicos (tamaño de la semilla, forma de la bracteola y del foliolo, pilosidad del foliolo, etc.) (Gepts y Debouck, 1991; Singh *et al.*, 1991a), bioquímicos (faseolina e isoenzimas) (Gepts *et al.*, 1986; Singh *et al.*, 1991b) y moleculares (RFLPs, RAPDs) (Khairallah *et al.*, 1992; Freyre *et al.*, 1996). Los marcadores bioquímicos y moleculares presentan dos ventajas frente a los morfológicos y agronómicos: son un fiel reflejo del genotipo y su variación no se ve afectada por el ambiente. Además, son caracteres más complejos y las variaciones observadas son en su mayoría únicas.

La diversificación, domesticación y radiación adaptiva de la especie se produjo en las zonas Mesoamericana y Andina de manera independiente. Las poblaciones típicamente representativas de cada zona presentan marcadas diferencias fenotípicas y genotípicas. La diferencia fenotípica más destacada es el tamaño de la semilla y la forma de la bracteola.

Así, el tipo de semilla pequeña (≤ 25 g/100 semillas) y las bracteolas grandes y ovaladas se observan en las poblaciones Mesoamericanas y el tipo de semilla mediana o grande (20-40 g y ≥ 40 g/100 semillas) y con bracteolas pequeñas y triangulares en las poblaciones Andinas. La proteína de reserva, faseolina, es el marcador evolutivo que más claramente diferencia las poblaciones Mesoamericanas, con patrones electroforéticos B y S, de las Andinas, con patrones electroforéticos T, H y C (Gepts y Bliss, 1986; Koenig *et al.*, 1990). Esta distribución paralela se puede atribuir a una domesticación múltiple y a cruzamientos ocasionales entre formas silvestres y cultivadas (Gepts y Debouck, 1991).

Entre los cambios surgidos durante la domesticación (Smartt, 1988) se pueden citar: gigantismo, incremento del tamaño de la semilla, vaina e incluso hoja, eliminación de la dehiscencia de la vaina, evolución de las formas de crecimiento indeterminado a determinado, cambios de ciclo biológico de vida perenne a anual, pérdida de latencia de la semilla, eliminación del tegumento duro de las semillas, pérdida de sensibilidad al fotoperíodo, etc.

Singh *et al.* (1991c), de acuerdo con los marcadores mencionados anteriormente, dividieron los dos acervos o grupos de germoplasma en seis razas: germoplasma Andino (razas Chile, Nueva Granada y Perú) y germoplasma Mesoamericano (razas Durango, Jalisco y Mesoamérica). Las variedades de las razas Durango, Mesoamérica y Nueva Granada son cultivadas en todo el mundo, sin embargo, la raza Jalisco sólo se cultiva en los valles de México, la raza Chile se distribuye en las regiones secas y de bajas altitudes en el sur de los Andes y la raza Perú tiene una distribución limitada a los valles andinos. Las clases comerciales de mayor importancia económica pertenecen a las tres razas mencionadas anteriormente, Durango, Mesoamérica y Nueva Granada, y se presentan en la tabla 1.1. Dentro de la raza Mesoamérica, en el continente americano, se pueden distinguir regiones en las que predomina más un tipo de grano. Así el grano blanco se cultiva principalmente en México, Venezuela o Cuba mientras que las variedades de grano negro son más apreciadas en Brasil. En cuanto a la raza Durango cabe destacar la variedad “Great northern”, importante en Estados Unidos y Canadá y exportada a Europa. Las variedades más importantes dentro de la raza Nueva Granada son “Cranberry” y la alubia blanca, cultivadas sobre todo en Argentina y exportadas a Europa (España y Portugal).

En España también existen una serie de variedades tradicionales, características de una zona o región. Estas variedades reciben diferentes nombres locales, como alubia, bachoca, caparrón, chícharo, faba, fréjol, feixoeiro, garbanzo, haba, habichuela, judía, judión, mongeta, pocha, etc. Muchas de ellas se conservan en la colección de germoplasma de Leguminosas de la Misión Biológica de Galicia del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (MBG-CSIC). El hecho de que haya preferencias locales por determinados tipos de judía, ha favorecido la conservación de gran parte de la variabilidad genética original de estas poblaciones.

La gran diversidad presente en las poblaciones de judía en España, y su radiación adaptiva en Europa, fundamenta que se considere la Península Ibérica como un centro de diversificación secundario de la especie (Santalla *et al.*, 2002; Santalla *et al.*, 2010). En este proceso de diversificación surgieron nuevas formas fenotípicamente diferentes de las variedades originales de los respectivos acervos Mesoamericano y Andino y, asimismo, genotipos recombinantes naturales entre los acervos que tienen alto interés para la mejora genética de la especie (Rodiño, *et al.*, 2006), ya que pueden utilizarse como genitores “puente” para introgresar caracteres desde variedades un acervo a otro, contribuyendo a superar los problemas de incompatibilidad genética que aparecen frecuentemente en cruzamientos entre acervos.

Tabla 1.1. Principales clases comerciales de judía común, región de producción y área cultivada (Singh, 1999).

RAZAS Y CLASES COMERCIALES	REGIÓN PRODUCTORA	ÁREA (10³ ha)
Raza Mesoamérica (semilla pequeña)		
Negra	Argentina, Brasil, Venezuela, Caribe, Mesoamérica y Norteamérica	3500
Carioca	Brasil y Bolivia	2000
Jalinho	Brasil	500
Mulatinho	Brasil	500
Roja	Centroamérica y China	250
Blanca	África, China y Norteamérica	250
Raza Durango (semilla mediana)		
Bayo	Valles altos de México	800
Flor de mayo	Valles altos de México	250
Great northern	Europa, Norteamérica, oeste de Asia	700
Ojo de cabra	Valles altos de México	150
Rosa	Norteamérica	20
Pinta	Norteamérica	800
Roja	Norteamérica	30
Raza Nueva Granada (semilla grande)		
Alubia	Argentina, Europa, Norte de África y Oeste de Asia.	250
Azufrado	Costa del Pacífico de México y Perú	150
Calima	África, Andes y Caribe	1500
Manteca	Andes	100
Cranberry	África, Asia, Europa, Norteamérica y Sudamérica	800
Alubia roja oscura	África, Andes y Norteamérica	500
Alubia roja clara	África y Norteamérica	300
Radical	Andes	50

IMPORTANCIA DEL MARCADOR BIOQUÍMICO FASEOLINA EN EL ESTUDIO DEL ORIGEN Y DISEMINACIÓN DE LA ESPECIE EN EUROPA

El estudio de los marcadores bioquímicos como la faseolina (proteína de reserva de la semilla), ha permitido ampliar los mapas genéticos, que hasta entonces sólo se basaban en algunos marcadores morfológicos (Bassett, 1991), destacando los relacionados con el color de la semilla, dada la gran diversidad fenotípica que presenta (Voyses, 1983). La existencia de mapas genéticos que incluyan tanto caracteres morfológicos como bioquímicos facilita la realización de programas de mejora genética. La fácil determinación de los marcadores bioquímicos, ofrece la oportunidad para usarlos como marcadores genéticos en la selección de material (Kelly y Miklas, 1999). Así, la faseolina se ha usado como marcador para aumentar el contenido de proteína en la semilla de judía común (Singh *et al.*, 1998).

Los estudios basados en marcadores bioquímicos demostraron que la judía común cultivada es el resultado de múltiples domesticaciones en la zona Andina y Mesoamericana (Singh *et al.*, 1991b), e indicaron la división en subgrupos dentro de los dos grupos de germoplasma, Andino y Mesoamericano. Además, el aislamiento geográfico y el tipo de reproducción autógena de la especie limitaron el movimiento de genes de una población a otra, provocando diferencias genéticas entre poblaciones y dando lugar a una diferenciación de genes en ambos grupos o acervos. También se ha determinado la relación existente entre el tipo de faseolina y la procedencia geográfica, reforzando la teoría de dos centros de domesticación independiente. La variabilidad electroforética de la faseolina se usó como marcador evolutivo para observar los patrones de domesticación y diseminación de la judía común. Los primeros patrones de faseolina se identificaron empleando los cultivares Sanilac, Tendergreen, Contender, Boyaca y Huevo de Huanchaco que identifican los tipos "S", "T", "C", "B" y "H" respectivamente (Brown *et al.*, 1981). Como ya se ha mencionado anteriormente, las variedades de origen Andino presentan faseolina tipo "T", "H" y "C" y las de origen Mesoamericano "S" o "B" mayoritariamente, y de forma menos frecuente, "Sb" o "Sd" (tabla 1.2.) (Gepts *et al.*, 1986; Koenig *et al.*, 1990).

Gracias al estudio de la faseolina se puede determinar el origen de las distintas variedades cultivadas que se extienden por todo el mundo. Después del descubrimiento de América, variedades Andinas y Mesoamericanas fueron introducidas en Europa, apareciendo en 1508 la judía en Francia como planta ornamental (Zeven, 1997). McClean *et al.* (1993) sugieren que el germoplasma europeo procede del centro de domesticación Andino, siendo menos populares las variedades Mesoamericanas. Esta preferencia puede explicarse porque los genotipos Andinos estaban mejor adaptados al frío y a los veranos cortos que los Mesoamericanos. Otros estudios confirman esta tendencia, de hecho la mayor parte de las variedades europeas estudiadas, a excepción de la Península Ibérica, presentan faseolina tipo "T" (Gepts y Bliss, 1988). En la Península Ibérica predomina la faseolina tipo "C" (Gepts y Bliss, 1988; Lioi, 1989), probablemente introducida desde Chile (Gepts *et al.*, 1986). Estos datos no concuerdan con los estudios realizados en poblaciones del noroeste de España (Escribano *et al.*, 1998) y en poblaciones de Portugal (Rodiño *et al.* 2001), donde el tipo de faseolina predominante era el tipo "T", indicando el origen Andino del germoplasma de la Península Ibérica.

Tabla 1. 2. Tipo de faseolina en las distintas razas de judía común.

RAZA	FASEOLINA
Mesoamericana	
- Mesoamérica	S, Sb, B
- Durango	S, Sd
- Jalisco	S
Andina	
- Nueva Granada	T
- Chile	C, H
-Perú	T, C, H

Variación genética en judía e implicaciones en mejora genética

Los estudios bioquímicos de faseolina y alozimas han aportado, en los últimos años, una valiosa información sobre el origen de la judía, y sobre la variabilidad genética existente para llevar a cabo programas de mejora genética. Parece que existe una relación entre los genes estructurales de la faseolina y los genes responsables de las características fenotípicas de la vaina de las clases comerciales.

Más recientemente, el uso de marcadores moleculares de ADN, como son los RAPDs (Random Amplified Polymorphic DNA), SCARs (Sequence Characterized Amplified Region) y SSRs (Single Sequence Repeats) o microsatélites, y AFLPs (Amplified Fragment Length Polymorphisms) han demostrado ser muy apropiados para la identificación de la diversidad genética entre las clases comerciales de judía (Cunha *et al.*, 2004). Estos marcadores se han utilizado en tareas de conservación y gestión de los recursos fitogenéticos (Park *et al.* 1996). Entre otras aplicaciones de los marcadores moleculares se encuentra la selección asistida, la identificación varietal y el análisis de caracteres complejos (Blair *et al.*, 2007).

Una aplicación más de los marcadores moleculares basados en el ADN es el desarrollo de mapas genéticos (Freyre *et al.*, 1998). Estos mapas genéticos son representaciones de la posición relativa de los genes, obtenida a partir de las frecuencias de recombinación entre los loci analizados. Son una herramienta básica para el establecimiento del control genético de los caracteres, estudios evolutivos, desarrollo de programas de mejora, etc. El uso de los marcadores moleculares con este fin ha permitido construir mapas genéticos de alta densidad, que permiten ubicar con fiabilidad la posición de un gen de interés (Yu *et al.* 2000; Guerra-Sanz 2004; Pérez-Vega *et al.*, 2010).

En los últimos años la utilización de marcadores moleculares tipo SSR ha tenido un gran auge en los estudios de la especie, y aunque el desarrollo de marcadores de este tipo ha sido paulatino, en este momento se han descrito aproximadamente 600 marcadores en el genoma de la judía común (Benchimol *et al.*, 2007; Blair *et al.*, 2009a; 2009b; Hanai *et al.*, 2010). Estos marcadores resultan muy útiles por su elevado nivel de polimorfismo, su distribución homogénea a lo largo del genoma, su codominancia y neutralidad. La reproducibilidad de estos marcadores, aunque ya era alta, se ha visto incrementada

por la introducción de secuenciadores de tipo automático, que han permitido genotipar y analizar dichos marcadores y establecer de forma clara, y con apenas diferencias de una base, los alelos presentes en las variedades analizadas.

Usando este tipo de marcadores moleculares se ha confirmado, no solo la existencia de los dos acervos Mesoamericano y Andino, previamente determinados con caracteres fenotípicos y marcadores proteicos de semilla, sino que se ha conseguido discriminar entre razas dentro de cada acervo, algo no conseguido anteriormente con otros marcadores (Blair *et al.*, 2007). También se ha profundizado en los estudios evolutivos relacionados con los eventos de domesticación acaecidos en las judías silvestres y que han dado lugar a las actuales variedades domesticadas (Chacon *et al.*, 2005). Los estudios sobre la evolución y variabilidad de la judía fuera de sus centros de origen también han experimentado gran progreso gracias a los estudios de marcadores SSR (Piergiovanni *et al.*, 2006; Tiranti y Negri 2007; Massi *et al.*, 2009; Asfaw *et al.*, 2009).

La dispersión de la judía hacia Europa tuvo lugar, probablemente, desde la Península Ibérica. En la cuenca Mediterránea pueden diferenciarse claramente poblaciones pertenecientes a cada uno de los acervos, así como individuos intermedios, probablemente descendientes de aquellas poblaciones de la Península Ibérica en las que se produjo el flujo genético entre Mesoamericanos y Andinos (Santalla *et al.*, 2002). En la cuenca del Mediterráneo las poblaciones del acervo Andino parecen haber experimentado mayores fenómenos de evolución y adaptación, ya que aparecen claras diferencias entre éstas. Un caso particular son las judías de semilla blanca de Turquía que parecen estar filogenéticamente alejadas del resto de las judías Europeas. Es probable pues, que no se hayan introducido en este país a través de la Península Ibérica, siendo una opción plausible la entrada de la judía en Turquía desde Asia oriental, a través de la Ruta de la Seda (De La Fuente *et al.*, 2010).

La colección mundial de germoplasma de judía se encuentra en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT, Cali, Colombia), que cuenta con más de 30000 entradas de diferentes especies de *Phaseolus*, de las cuales la mayor parte corresponden a *P. vulgaris*. En España, la mayor colección de judía se encuentra en el CRF (Centro Nacional de Recursos Fitogenéticos)-INIA (Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria), que ha sido regenerada y caracterizada tanto en el propio CRF-INIA como en otros centros de investigación, como la MBG-CSIC (De la Rosa *et al.*, 2008)

Las variedades locales, en una especie autógena, son en realidad mezclas de líneas puras con aspecto fenotípicamente semejante a la vista del agricultor, pero que mantienen cierta variación genética intrapoblacional. Por esta razón la selección individual de líneas en variedades locales ha proporcionado numerosos éxitos en la mejora genética con la obtención de variedades que hoy son ampliamente utilizadas.

Actualmente se está utilizando menos del 5% de la variación total disponible en judía en programas de mejora genética (Singh *et al.*, 1997) lo que proporciona una idea clara de la reducida base genética de las variedades comerciales utilizadas en la actualidad. Por ello, y considerando además que se trata de una especie autógena, uno de los objetivos claros de la mejora genética de judía, incluyendo los aspectos relativos a la calidad, debe ser la ampliación de la base genética de las variedades comerciales. Los métodos de retrocruzamiento recurrente y congruente, o sus variantes, son los más adecuados para asegurar el éxito en programas de mejora basados en el uso de cruzamientos entre fuentes diversas de germoplasma (Singh *et al.*, 1997, Singh, 1999).

En cada caso, el método de mejora debe tener en cuenta el problema de la evaluación de generaciones segregantes, que en el caso de la calidad no es sencillo, especialmente en lo relativo a la calidad sensorial. Esta evaluación debe realizarse en diferentes ambientes (Multiple Environments Test, METs) dada la existencia de efectos ambientales e interacciones genotipo x ambiente y, además, debe incluir como referencia testigos de calidad reconocida.

Profundizar en las características fenotípicas y genotípicas de cada una de las variedades presentes en colecciones y bancos de germoplasma supone un paso previo para conocer la variabilidad de la que se dispone. Esto es fundamental para llevar a cabo programas de mejora genética en la especie, que ayuden a obtener variedades de judía portadoras de caracteres deseables en cuanto a calidad y producción, así como resistencias a estreses abióticos y bióticos.