

Estrategias de Mejoramiento para Incrementar la Capacidad de Fijación Biológica de Nitrógeno del Frijol Común en América Latina ¹

Juan C. Rosas
Judy Kipe-Nolt
Robert A. Henson
*y Fredrick A. Bliss*²

INTRODUCCION

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en la mayoría de condiciones es incapaz de satisfacer sus requerimientos de nitrógeno (N) por medio del proceso de fijación biológica de nitrógeno (FBN); por ello muchas veces se le ha considerado como muy pobre en su habilidad para fijar N atmosférico (N₂), sobre todo en relación a la efectividad reportada en otras leguminosas de grano (Vincent, 1974).

En frijol común se observan respuestas, en crecimiento y rendimiento, a la inoculación en condiciones de invernadero; sin embargo, en la mayoría de las pruebas de campo esta respuesta no es observada. La falta de habilidad de las cepas usadas como inóculo para sobrevivir y competir contra poblaciones

-
- 1 Trabajo presentado en la XIII-Reunión Latinoamericana de Rhizobium, 19-25 Octubre, 1986, Panamá, República de Panamá.
 - 2 Profesor Asociado, Escuela Agrícola Panamericana, P. O. Box 93, Tegucigalpa, Honduras; Microbióloga de Suelos, Programa de Frijol-CIAT, A.A. 67-13, Cali, Colombia; Asociado de Investigación, Proyecto Bean/Cowpea CRSP Universidad de Wisconsin/CNPAF-EM-BRAPA, C.P. 179, 74.000-Goiania, Goias-Brasil; y Profesor, Departamento de Horticultura, Universidad de Wisconsin, 1575 Linden Drive, Madison, Wisconsin, 53706, EE.UU.; respectivamente.

nativas, frecuentemente abundantes y de reducida efectividad, es parcialmente responsable de esta falla en la simbiosis; sin embargo, el bajo potencial para formar una simbiosis efectiva en la mayoría de cultivares comerciales, particularmente bajo condiciones de estrés, representa también una limitación grande (Graham, 1981; Bliss, 1984; Graham y Temple, 1984).

El aumento de la capacidad de FBN en frijol común representa una solución a la limitación en los incrementos de la productividad de esta leguminosa en América Latina. La mayoría de suelos dedicados a su cultivo presentan deficiencias en N y su contribución es mínima. Aunado a esto, el alto costo y las dificultades en la disponibilidad de fertilizantes nitrogenados, y la baja eficiencia en su utilización, sugieren un aporte limitado de esta fuente de N en el incremento de la productividad de frijol. Por lo tanto, un gran margen de los requerimientos de N de las plantas de frijol, sobre todo en aquellas seleccionadas por su alto potencial de rendimiento, deberá ser derivado de la atmósfera, lo cual sólo será posible en plantas que posean incrementos en su capacidad de FBN. Para ello es necesario desarrollar programas que permitan explotar este recurso potencial a través del mejoramiento de la efectividad simbiótica cepa/hospedero, así como también de prácticas culturales que puedan superar o reducir las condiciones en estrés que limitan la expresión simbiótica a nivel de campo.

En base a los conocimientos existentes hasta la actualidad, se ha tratado de delinear en este artículo los procedimientos que podrían ser útiles en el establecimiento de programas de mejoramiento que tengan como objetivos el aumentar los niveles de FBN en frijol para América Latina.

EL NITROGENO EN LA PRODUCCION DE FRIJOL

Requerimientos por la planta

Aunque la definición de "altos rendimientos" puede variar dependiendo de cada situación, un rendimiento de grano de 2,000 kg/ha sería considerado como muy satisfactorio. Los requerimientos de N para este tipo de rendimiento serían los siguientes: los granos contienen cerca de 20o/o de proteína, por lo que 2,000 kg contiene $(2,000 \times .20)/6.25=65$ kg de N, ya que las proteínas contienen 6.25 veces el contenido de N.

Basado en un índice de cosecha de N de 0.88, es decir cerca del 88o/o del N total en la planta a la cosecha se encuentran en los granos; 10 kg adicionales se encuentran en tallos y raíces. Las hojas que se caen antes de la cosecha contienen aproximadamente 5 kg de N. Estos datos aunque empíricos sugieren que un mínimo de 80 kg de N/ha es requerido para producir un rendimiento de grano de 2,000 kg/ha (Bliss y Henson, datos sin publicar).

Fuentes de N para la producción de frijol

El N para el crecimiento de las plantas y la producción de grano debe provenir de una de las tres fuentes; suelo, fertilizante o FBN. La mayor parte de la producción de frijol en América Latina está localizada en parcelas de pequeños agricultores con frecuencia bajo condiciones de suelo pobres en N, y donde el uso de fertilizantes no es posible o es muy costoso.

Aún en suelos que son considerados pobres en N, la cantidad actual del N derivado del suelo en las plantas es variable y difícil de estimar con precisión. Aún así y basado en estimados derivados del crecimiento de plantas no-fijadoras, p.e. soya no-noduladora y cereales, y de experimentos usando isótopos de ^{15}N los suelos pobres en N usualmente no contribuyen con más de 20 kg/ha. Por otro lado, la eficiencia en el uso de fertilizantes (EUF) mide la proporción del total de fertilizante N aplicado que es recuperado en las plantas, del cual hay tan sólo unos estimados muy variables, presentan valores que raramente exceden al 30o/o (Rushel *et al.*, 1982). Las recomendaciones para las aplicaciones de fertilizantes N usualmente no exceden 60 kg/ha de N, los cuales proveerían tan solo 18 kg/ha de N, a un valor de EUF de 30o/o. Es decir que un total de unos 40 kg/ha de N serían proveídos por el suelo y una aplicación relativamente alta de fertilizante N. Sin FBN, quedaría un déficit de 40 kg/ha de N requerido por las plantas para producir un rendimiento de 2,000 kg/ha.

Sin la habilidad para fijar una apreciable cantidad de N_2 , una cantidad inadecuada de N es disponible para obtener un rendimiento substancial en plantas de frijol. Aumentar la capacidad para fijar más N atmosférico a través de la combinación de genotipos mejorados de frijol común, cepas superiores y prácticas de producción más favorables, ofrece una opción para

aliviar esta limitación tan importante en la producción de frijol en América Latina (Graham, 1981; Bliss, 1984).

MEJORAMIENTO DE LA FBN EN FRIJOL COMUN

Antecedentes

Hace casi más de diez años que el Programa de Frijol del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) empezó a evaluar materiales de frijol provenientes de su Banco de Germoplasma, encontrándose que existían genotipos de frijol común con capacidad para fijar altos niveles de N comparables a los reportados para otras leguminosas de grano (Graham, 1981; Graham y Rosas, 1977). Estos resultados demostraron también la existencia de una apreciable variabilidad genética en el potencial de FBN en frijol, y sugirió la posibilidad de mejorar esta capacidad mediante cruzamiento y selección. Es así como el CIAT inició un programa de mejoramiento de la FBN en frijol basado en el método de selección recurrente (Graham y Temple, 1984). Poco después la Universidad de Wisconsin, EE.UU., iniciaba sus trabajos sobre genética y mejoramiento de la FBN utilizando un método para producir líneas de alta FBN, útiles para condiciones de América Latina, mediante procedimientos que emplean la retrocruza y autofecundación (Bliss, 1984; McFerson *et al.*, 1982). Estos programas han influenciado el desarrollo de actividades de mejoramiento para incrementar la FBN en frijol común en algunos países de América Latina como Brasil y Honduras.

Definición de los objetivos de mejoramiento.

Los objetivos de un programa de mejoramiento para incrementar la FBN deben ser orientados hacia la obtención de incrementos en el N total fijado por planta, el porcentaje del N total que es derivado por la FBN, y aumentos en rendimiento debido a la FBN. Es muy importante que estos objetivos consideren que las mejoras producidas en la FBN deben de combinarse con otros caracteres deseables en las plantas. Es decir el mejoramiento de la habilidad de las plantas para fijar N_2 no debe de constituirse en esfuerzos aislados de otras actividades relacionados al mejoramiento de la planta de frijol, sino más bien deberá ser una parte integral de todo programa para mejorar la producción de frijol en América Latina.

Procedimientos para el mejoramiento de la FBN en frijol común

Los pasos que se sugieren en este artículo son basados en los procesos generales de mejoramiento los cuales están siendo usados de una u otra forma por los programas de mejoramiento para la FBN que están activos en América Latina. Variaciones a estas sugerencias serán necesarias para cada circunstancia específica.

1. Evaluación de germoplasma

Consiste en la evaluación de genotipos variables, provenientes de colecciones y otras fuentes de germoplasma, materiales mejorados dentro del mismo programa, y aquellos proporcionados por otros programas de mejoramiento. Dependiendo del número de materiales a ser evaluados, estas evaluaciones requerirán varias fases en el campo en las que se incluirán varios parámetros como criterios de selección de la FBN tales como nodulación, contenido de N, crecimiento vegetativo y rendimiento de grano. La finalidad de estas evaluaciones es la identificación de genotipos superiores para su uso posterior directamente como cultivares o como progenitores en el programa de mejoramiento. Resultados como los obtenidos de la evaluación de 339 cultivares por Pereira *et al.* (1984) en Brasil, sugieren la presencia de una alta variabilidad genética en varios parámetros asociados a la FBN en plantas de frijol común, y demuestran la importancia de las evaluaciones de fuentes de germoplasma como base fundamental de un programa de mejoramiento de la FBN en esta leguminosa de grano. Anteriormente, los datos de Graham y Halliday (1977) y Graham y Rosas (1977) habían presentado una fuerte evidencia de diferencias entre cultivares en su capacidad para fijar N_2 . Un resumen de los resultados obtenidos por Pereira *et al.* (1984) se presenta en el Cuadro 1.

Las necesidades de un programa para la evaluación detallada de germoplasma de frijol por su capacidad para fijar N_2 usando los modelos de los viveros internacionales de resistencia a enfermedades ha sido sugerido por Graham y Temple (1984).

En esta etapa del programa de mejoramiento del frijol común por caracteres de la FBN debe considerarse también la evaluación simultánea de cepas de *Rhizobium* provenientes de

Cuadro 1. Capacidad de fijación de nitrógeno y rendimiento de 339 cultivares de frijol común. Goiania, Brasil, Pereira *et al.* 1984.

Parámetros de la FBN	Promedio	Rango
Nódulos (mg/pl)	75.4	7.5-263.5
Reducción de acetileno ($\mu\text{M C}_2\text{H}_4/\text{pl/hr}$)	6.2	0.3-28.8
Rendimiento grano (g/pl)		
Con nitrógeno	13.0	5.2-27.0
Inoculado	9.0	2.0-23.0

diferentes fuentes como colecciones locales o de otras instituciones, utilizando las fases de invernadero y campo que permitan la identificación de aquellas cepas con mayor efectividad simbiótica. En estas evaluaciones de cepas deben utilizarse plantas hospederas con buena capacidad para establecer combinaciones simbióticas superiores con el fin de no limitar la expresión de la efectividad de las cepas debido a posibles limitaciones en el hospedero (Rosas y Bliss, 1986a; Wynne *et al.*, 1987).

2. Identificación de los factores críticos.

Varios factores deben ser considerados como críticos en la decisión sobre cuáles métodos de mejoramiento serían los más apropiados para alcanzar los objetivos trazados en un programa de mejoramiento para incrementar la FBN en frijol común.

Expresión simbiótica compleja. Esta complejidad de la FBN es debida a las dificultades inherentes al estudio del sistema radicular donde se lleva a cabo este proceso simbiótico, a las interacciones tan variables entre la raíz y la parte aérea, a la baja heredabilidad de los caracteres asociados con la FBN que son altamente afectados por el ambiente y de herencia cuantitativa, y a las interacciones entre los genotipos del hospedero y las cepas de *Rhizobium*.

Métodos para medir la FBN. La mayoría de métodos que se encuentran disponibles para ser usados en la estimación de la FBN de un gran número de muestras, como ocurre en programas de mejoramiento, están asociados con observaciones del sistema radicular y por elló con la destrucción de las plantas; además, son métodos indirectos que no cubren el ciclo total de las plantas. Esto requiere de la evaluación de plantas con cierto grado de similaridad genética u homocigocidad (selección en base al promedio de familias), de tal manera de poder sacrificar algunas de ellas para estimar la FBN y de tener otras para determinar el rendimiento de grano y asegurar el avance de generaciones en aquellas que son seleccionadas. La aplicación de otros métodos directos para estimar la FBN en poblaciones segregantes está limitada por las dificultades en encontrar suelos suficientemente "pobres" en N para poder seleccionar en base a las diferencias genotípicas en acumulación de N total, o en aumentos del rendimiento debido a la FBN; o por el alto costo y las dificultades técnicas para utilizar métodos para estimar la FBN actual mediante el uso de isótopos de ^{15}N (Bliss, 1984; Bliss et al., 1986).

Varios ensayos de campo conducidos en Wisconsin sugieren para los programas de selección que las plantas experimentales deban de ser cultivadas en condiciones de suelo con bajo N, y que el N total por planta durante la etapa de crecimiento R7 (llenado de las vainas) y el rendimiento de grano a la madurez sean usados como criterios de selección que reflejen, indirectamente, el aumento en FBN en frijol común (Bliss, 1984; Bliss et al., 1986).

Aceptación de nuevos cultivares. La aceptación va a depender de la recombinación de los incrementos en la FBN con otros caracteres asociados con aumentos en el potencial y en la estabilidad del rendimiento, adaptación agronómica, y su aceptación comercial relacionada con características de la semilla, p.e. color, tamaño, etc. (Bliss, 1984; Rosas y Bliss, 1986b, 1986c).

Estos factores que hemos mencionado deberán ser considerados en las decisiones para escoger los métodos de cruzamiento y selección más apropiados. No hay un método ideal para todos los casos y en la práctica lo que se usa es una combinación de dos o más métodos, tratando de reunir las ventajas de cada uno de ellos según la orientación que se desea dar al programa de

mejoramiento para la FBN.

3. Desarrollo de poblaciones

Finalidad. Durante esta etapa se trata de recombinar mediante cruzamientos artificiales los genes que controlan alta expresión de la FBN y sus caracteres asociados, con otros caracteres deseables previamente identificados, aplicando los métodos de mejoramiento más apropiados. Esto tiene como propósito fundamental el de producir poblaciones segregantes constituidas por individuos que recombinan la FBN con otros caracteres deseables; los recombinantes más favorables se identifican durante la evaluación de estas poblaciones donde se aplica selección.

Escogencia de progenitores. A fin de producir poblaciones segregantes de las que se puedan extraer recombinantes superiores, se deben escoger los progenitores más adecuados. Alta expresión de los caracteres de la FBN como también buena capacidad combinatoria (propiedad por la cual los progenitores son capaces de transmitir genes favorables a su descendencia), son requeridos en un buen progenitor. En el Cuadro 2 se indican las diferencias relativas en la habilidad combinatoria para número de nódulos en líneas de frijol negro, resultados obtenidos por Pereira *et al.* (1986), indicando la variabilidad genotípica para este carácter. Los mejores progenitores para introducir alta nodulación (número de nódulos) en plantas de baja nodulación serían en este caso Puebla 152 y UW 22-34.

Métodos de cruzamiento y selección. Entre los métodos de mejoramiento aplicados para desarrollar y seleccionar poblaciones segregantes en especies de autopolinización como frijol común están los siguientes: selección por pedigrí o genealógica, selección por pedigrí modificada, selección recurrente, selección individual o de líneas puras, selección masal, y la retrocruza. Básicamente dos métodos están siendo empleados en América Latina, el método de la selección recurrente por el programa de frijol del CIAT y el método lineal de retrocruza y autofecundación (MLRA), que combina la retrocruza y la autofecundación por descendencia de semilla individual de la selección por pedigrí modificada, que es usado por los proyectos de la Universidad de Wisconsin en Honduras con la Escuela Agrícola Panamericana, y en Brasil con el CNPAF—

EMBRAPA (Rosas y Bliss, 1986b, 1986c).

El método de selección recurrente usado en el programa de mejoramiento en el CIAT ha ido evolucionando a través de los años; los primeros padres fueron identificados en base a rendimiento, floración tardía, nodulación, y actividad de reducción de acetileno (ARA). Las plantas F_1 eran cultivadas en un medio de arena en invernadero, inoculadas con una mezcla de cepas efectivas de *Rhizobium*, y las plantas más vigorosas entraban a la fase de entrecruzamiento. Las plantas F_2 eran también evaluadas por rendimiento en arena, y las progenies F_3 de la selección de plantas individuales eran evaluadas por nodulación, ARA y rendimiento, en el campo. Debido a la pobre adaptación de las selecciones F_1 en el campo, el entrecruzamiento entre

Cuadro 2. Variabilidad genotípica y capacidad combinatoria para número de nódulos en líneas de frijol negro. Pereira et al. (1986).

Línea	Número de nódulos (promedio 3 experimentos)	Efecto de capacidad combinatoria general
Puebla 152	146	+ 22.10
UW 22-34	130	+ 19.75
BAT 76	101	+ 9.13
ICA Pijao	100	+ 1.25
Porrillo Sintético	100	- 14.81
Black Turtle Soup	99	- 2.69
UW 22-03	99	- 6.13
UW 21-58	78	- 13.88
Rio Tibagi	75	- 4.75
Negro Argel	68	- 9.14

ellas fue abandonado en 1982 decidiéndose a evaluar poblaciones F_2 mucho más grandes bajo estas condiciones. Las progenies F_3 y F_4 son evaluadas por adaptación y resistencia a enfermedades en dos localidades para luego sembrar los materiales seleccionados F_4 y F_5 en ensayos replicados en tres localidades y evaluados por nodulación, ARA (dejó de ser usado hace poco), vigor, resistencia a enfermedades, tipo de grano, y rendimiento. Líneas élites son seleccionadas en base al comportamiento en esta combinación de caracteres a través de tres localidades y

codificadas como líneas RIZ. Las líneas RIZ entran al siguiente ciclo de cruzamientos y también al Vivero del Equipo de Frijol (VEF) del CIAT. Algunas de estas líneas están comportándose bien (generalmente las mejor adaptadas en Centro América) pero es algo incierto si esto es debido a un alto potencial de FBN o no. Líneas avanzadas de otros programas han sido incluidas como progenitores para mejorar arquitectura, tipo de grano o resistencia a enfermedades (en la mayoría de los casos sin ser previamente evaluadas por potencial de FBN). La figura 1 representa el procedimiento empleado por CIAT para incrementar los niveles de FBN en genotipos de alto rendimiento usando el método de selección recurrente, el cual se ha descrito líneas arriba.

El MLRA usado por los proyectos de FBN de la Universidad de Wisconsin en Honduras y en Brasil (Bliss, 1984; Rosas y Bliss, 1986b, 1986c), consiste en la utilización de variedades bien adaptadas y de comportamiento superior (rendimiento, resistencia a enfermedades, etc.), las cuales son empleadas como padres recurrentes en un diseño de cruzamiento que utiliza la retrocruza hacia este progenitor. El padre o progenitor donante se escogerá por su alta expresión del potencial de FBN. El MLRA es similar al procedimiento sugerido por Wehrhahn y Allard (1965) para identificar genes principales que afectan la expresión cuantitativa de caracteres métricos complejos. Como se indica en la figura 2, el MLRA incluye los siguientes pasos: cruzamiento del padre recurrente con un padre donante para producir una F_1 , retrocruza de la F_1 hacia el padre recurrente, repetir la retrocruza en un número específico (60-80) de plantas hacia el padre recurrente hasta obtener el número deseado de retrocruzas, autofecundar cada planta usando el sistema de descendencia por semilla individual, y propagar cada línea consanguínea de retrocruza hasta obtener suficiente semilla para realizar pruebas de campo con repeticiones. Después de dos retrocruzas y tres autofecundaciones, las líneas recombinantes alcanzan un coeficiente de consanguinidad de 0.9687. Las características principales del MLRA son: la retrocruza produce similitud entre las líneas y el padre recurrente, con el resultado de que las líneas recombinantes combinan una mejor FBN con otros caracteres deseables del padre recurrente; debido a que las líneas recombinantes contienen antecedentes genéticos similares, los genes que afectan caracteres complejos como la FBN son identificados y cuantificados más fácilmente; la

alta homocigocidad y uniformidad permiten la repetición extensiva en diferentes épocas y localidades; permiten la aplicación de métodos destructivos para evaluar la FBN y el uso de otras plantas genéticamente similares para evaluar otros caracteres como rendimiento; y poder avanzar las líneas seleccionadas hacia la siguiente generación.

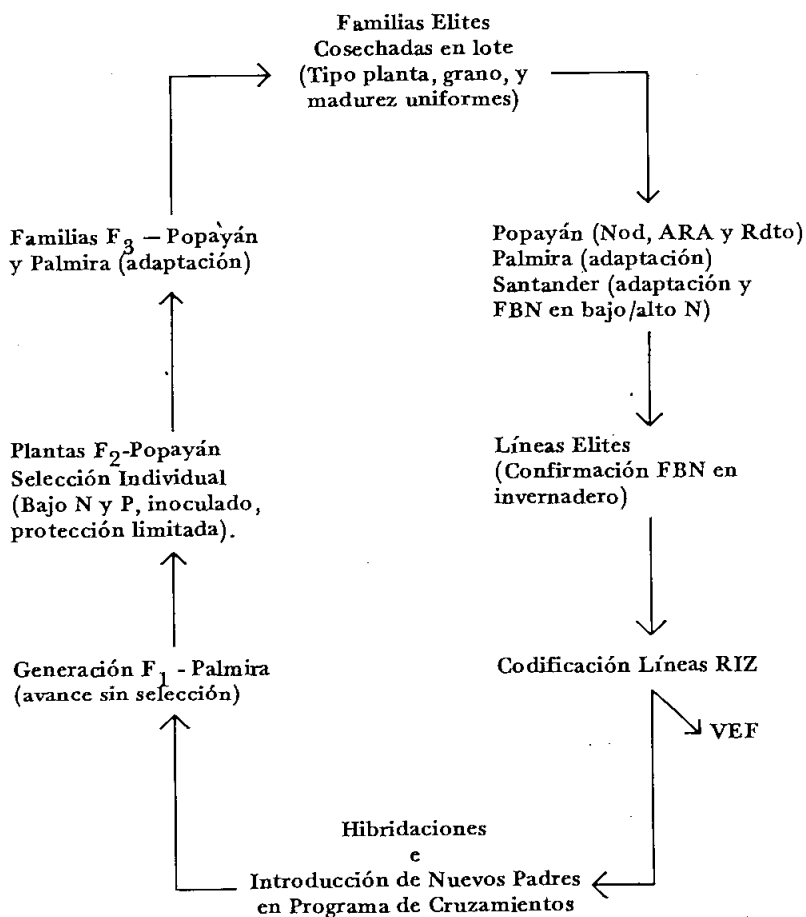


Figura 1.- Método de Selección Recurrente para incrementar la FBN en Frijol Común (CIAT, 1983).

Padre recurrente

Genotipo adaptado,
alto rendimiento,
resistencia a enferme-
dades, grano comercial,
etc.

Padre donante

Genotipo con alto
potencial de FBN

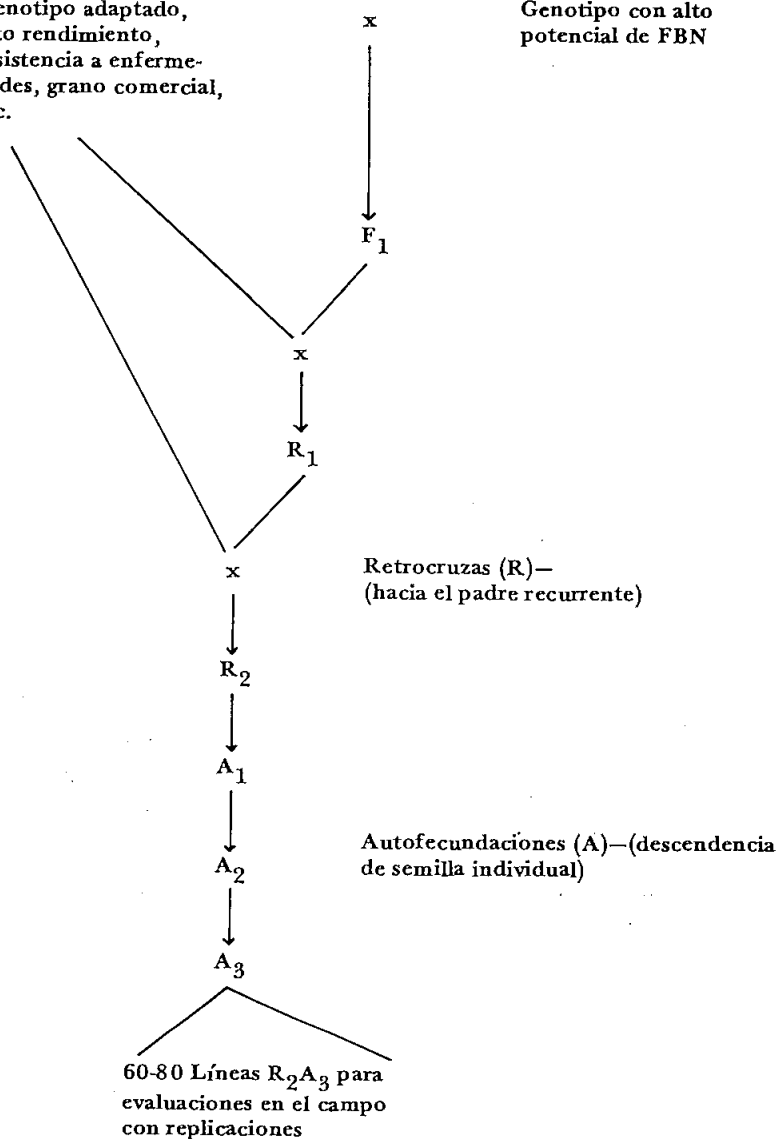


Figura 2.- Método Lineal de Retrocruza y Autofecundación para incrementar la FBN en frijol común (McFerson *et al.*, 1982, Bliss, 1984).

4. Evaluación de poblaciones

Durante esta etapa se trata de identificar, en las poblaciones segregantes, aquellas líneas híbridas que combinan alta FBN con otros caracteres deseables mediante un proceso de selección aplicado durante varias generaciones. Los criterios de selección pueden basarse en medidas indirectas del N_2 fijado, p.e. N total en plantas crecidas en suelos bajos en N; caracteres asociados con la FBN, p.e. masa de nódulos, ARA, y otros; y en medidas directas del N_2 fijado, p.e. método isótopos de ^{15}N . Los dos primeros, es decir las medidas indirectas del N_2 fijado y los caracteres asociados con la FBN, son los más usados en programas de mejoramiento por su facilidad de aplicación a nivel de campo para la evaluación de un gran número de materiales, como sucede con las poblaciones híbridas. A pesar de que estos métodos presentan serias limitaciones han sido usados con bastante eficiencia, haciendo posible la identificación de líneas con incrementos en su habilidad para fijar N_2 (McFerson *et al.*, 1982; Bliss, 1984). Indudablemente los métodos directos mediante el uso de fertilizantes que contienen isótopos de ^{15}N son más precisos y proveen una estimación directa del N_2 fijado; sin embargo, el alto costo de este tipo de fertilizante y la necesidad de contar con el equipo y la experiencia para su aplicación hace que sea raramente disponible en programas de mejoramiento modestos. Si hubiese la posibilidad de una pequeña inversión para aplicar estos métodos, se recomienda usarlos principalmente para la identificación de genotipos que potencialmente puedan ser usados como progenitores, como también en la verificación de los avances obtenidos mediante la aplicación de otros métodos indirectos para estimar la FBN.

Procedimiento. En general, el proceso de evaluación de poblaciones puede conducirse de la manera siguiente; durante las generaciones tempranas (F_3 — F_4) las condiciones de evaluación serían las de utilizar suelos bajos en N, una sola localidad, parcelas pequeñas y bajo número (2-3) repeticiones, ya que la cantidad de semilla es insuficiente en esta etapa y el número de líneas que son evaluadas en cada población es muy grande; las parcelas deben de ser inoculadas con una mezcla de cepas efectivas. Los criterios de selección a usarse serían la estimación de la nodulación mediante métodos visuales (Rosas y Bliss, 1984; CIAT, 1984), del crecimiento mediante estimación visual del vigor de las plantas, y del rendimiento de grano en base a por

lo menos 5-10 plantas por parcela, y otros criterios que permitan eliminar materiales con tipos indeseables de hábito de crecimiento, características de la semilla, y susceptibilidad a enfermedades, etc.

En las generaciones más avanzadas (F₅—F₆) las condiciones de evaluación deberán incluir tipos variables de suelos y varias localidades, parcelas más grandes y por lo menos cuatro repeticiones, ya que para esta etapa se cuenta con suficiente semilla y un menor número de líneas por población; se deben incluir tratamientos con inoculación vs fertilización nitrogenada recomendada en la región. Los criterios de selección para FBN en esta etapa serían determinaciones del número/peso de nódulos y/o de la ARA, contenido de N total en las plantas en la etapa R7 de desarrollo, y si es posible incluir determinaciones usando isótopos de ¹⁵N. Para estimar el crecimiento debe usarse el peso seco del follaje, y el rendimiento deberá medirse en 20 o más plantas por parcela; otras determinaciones de importancia son la adaptación a las condiciones de cultivo, resistencia a enfermedades, y la aceptación comercial del grano.

Efectividad de selección. La ganancia debida a selección deberá ser estimada a fin de verificar si los métodos de mejoramiento y selección aplicados están siendo efectivos en la obtención de los objetivos trazados. Es decir debemos hacernos la siguiente pregunta: ¿está la selección para aumentar la FBN en frijol siendo efectiva?

El cuadro 3 indica el comportamiento del 100/o superior de líneas seleccionadas de una población segregante proveniente del cruzamiento de Sanilac x Puebla 152 (Población 24). Los resultados indican las diferencias debidas a la selección de estas líneas y su superioridad en relación a sus dos progenitores y a la población de las que fueron identificadas para ARA y rendimiento de grano, con la excepción en el caso del rendimiento comparado con Puebla 152.

Interacción genotipo hospedero x cepa Rhizobium. Es muy importante considerar los efectos de la interacción entre el hospedero y las cepas de *Rhizobium* durante el proceso de evaluación tanto de germoplasma como de poblaciones híbridas de frijol común. La selección de cepas eficientes deberá ser una parte integral del programa de mejoramiento del hospedero

(Mytton, 1984; Vincent, 1984; Rosas y Bliss, 1986c). Existen dos posibles alternativas; el primer método es producir combinaciones superiores de plantas hospederas-*Rhizobium* mediante la selección simultánea de los dos simbiosistas (Mytton, 1984). En este caso se espera que la planta hospedera influya en cuál de las cepas dentro de una mezcla o población sea la que forme los nódulos, y que esta especificidad sea altamente heredable y pueda ser incrementada mediante la selección de plantas. El segundo método para determinar los efectos de poblaciones variables de *Rhizobium*, es encontrar genes o combinaciones de genes que confieran una buena expresión fenotípica de la FBN sobre un rango amplio de cepas de *Rhizobium* (Graham y Temple, 1984; Mytton, 1984; Vincent, 1984). Sin embargo, en frijol común existe insuficiente información para apoyar

Cuadro 3. Valores promedios del 10o/o superior de líneas de retrocruza/autofecundación de la Población 24 seleccionadas por valores de actividad de reducción de acetileno —ARA— ($\mu\text{MC}_2\text{H}_4/\text{planta/hora}$) y rendimiento de grano (g/parcela). Wisconsin, 1980 (Bliss, datos sin publicar).

	n	ARA			Rendimiento de Grano		
		Población	10%	Diferencia Selección	Población	10%	Diferencia Selección
Población 24	65	8.4	19.8	11.4	214	275	61
Sanilac	1	2.0		17.8	165		110
Puebla 152	1	8.0		11.8	367		-92

la ventaja de una o la otra alternativa. Aun así, se ha demostrado la influencia del hospedero en el comportamiento de diferentes cepas; valores bajos en peso seco de nódulos y ARA han sido registrados para cepas en combinación con cultivares de pobre capacidad para fijar N_2 , y el incremento de las diferencias entre cepas debido a la habilidad de algunos genotipos de frijol para establecer simbiosis efectivas con determinadas cepas (Dazzo et al., datos sin publicar).

Progresos obtenidos en el mejoramiento de la FBN

El potencial genético para incrementar la FBN que se en-

cuentra presente en germoplasma de frijol común y que frecuentemente es inadaptado en áreas específicas, puede ser introducido en material bien adaptado y tipos de frijol que son comercialmente aceptables usando métodos apropiados de mejoramiento y selección (Bliss, 1984; Rosas y Bliss, 1986b, 1986c). Métodos similares a aquellos descritos en este artículo han estado siendo aplicados en Colombia, Brasil y Honduras. Líneas superiores de frijol negro para Brasil y rojo-pequeño brillantes para Honduras con incrementos en la FBN han sido identificados en ensayos de campo conducidos en estaciones experimentales y en fincas. La línea UW 22-34 ha superado el rendimiento de cultivares locales en ensayos experimentales en Brasil (Henson *et al.*, datos sin publicar). En Honduras, 12 líneas avanzadas provenientes de las evaluaciones de varias poblaciones desarrolladas en base al cultivar local Desarrural y a la línea mejorada RAB 39, han sido seleccionadas para ser evaluadas en una red experimental para pruebas regionales establecida con la colaboración de varias instituciones de Honduras (Rosas *et al.*, datos sin publicar).

En Colombia, el CIAT ha producido líneas RIZ que presentan mayor cantidad de N total fijado por planta, y mayor proporción del N en la planta derivado por fijación que sus progenitores, indicando que el programa de selección recurrente ha producido materiales con incrementos en la FBN. Otros estudios indican que los genotipos de frijol difieren en la combinación de ciertos caracteres por los que estos pueden alcanzar a fijar cantidades apreciables de N_2 ; nodulación temprana, uso eficiente de fotosintatos en la FBN y una gran masa de nódulos fueron las características más distintivas en los mejores genotipos fijadores, lo que sugiere que la recombinación de estos y otros caracteres asociados con la FBN a través de una mejor selección de los padres puede resultar en incrementos substanciales de la FBN (Kipe-Nolt y Giller, datos sin publicar).

RECOMENDACIONES

Entre las recomendaciones generales a considerarse en el establecimiento de programas de mejoramiento para incrementar la habilidad para fijar N_2 en frijol común para América Latina se encuentran las siguientes:

- Integración de los programas para la selección de plantas

hospederas con aquellos para la selección de cepas de *Rhizobium*.

- Establecimiento de los programas para mejorar la FBN integrados a otros programas de mejoramiento a fin de coordinar esfuerzos para incrementar la productividad del frijol común.
- Incrementar la eficiencia simbiótica mediante la utilización de métodos de mejoramiento apropiados y la maximización en el uso de los recursos disponibles.
- Promover el intercambio de plantas hospederas superiores y cepas de *Rhizobium* de alta efectividad, y de técnicas y métodos a fin de incrementar la eficiencia de los programas de mejoramiento.

LITERATURA CITADA

- BLISS, F.A. 1984. Breeding for enhanced dinitrogen fixation potential of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: P.W. Ludden and J.E. Burris (eds.), Nitrogen Fixation and CO₂ Metabolism, Elsevier Sci. Publ., New York, pp. 303-310.
- BLISS, F.A., J.C. Rosas, D.A. StClair y K.A. Kmiecik. 1986. Breeding beans for increased nitrogen fixation. Annual Report. Bean Improv. Coop., 29:15-17.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1983. Reporte Anual Programa de Frijol, CIAT, Cali, Colombia, pp. 82-87.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1984. Reporte Anual Programa de Frijol, CIAT, Cali, Colombia, pp. 106-112.
- GRAHAM, P.H. 1981. Some problems of nodulation and symbiotic nitrogen fixation in *Phaseolus vulgaris* L.: A Review. Field Crops Res. 4:93-112.
- GRAHAM, P. H. y J. Halliday. 1977. Inoculation and nitrogen fixation in the genus *Phaseolus*. In: J.M. Vincent, A.S. Whitney and J. Bose (eds.), Exploiting the Legume-*Rhizobium* Symbiosis in Tropical Agriculture, Univ.

- Hawaii Coll. Trop. Agric. Misc. Publ. 145:313-334.
- GRAHAM, P. H. y J. C. Rosas. 1977. Growth and development of indeterminate bush and climbing cultivars of *Phaseolus vulgaris* L. inoculated with *Rhizobium*. J. Agric. Sci., Camb. 88:503-508.
- GRAHAM, P.H. y S.R. Temple. 1984. Selection for improved nitrogen fixation in *Glycine max* (L.) Merr. and *Phaseolus vulgaris* L. Plant and Soil 82:315-327.
- McFERSON, J.R. F.A. Bliss y J.C. Rosas. 1982. Selection for enhanced nitrogen fixation in common beans. *Phaseolus vulgaris*. In: P.H. Graham and S. Harris (eds.), Biological Nitrogen Fixation Technology for Tropical Agriculture, CIAT, Cali, Colombia, pp. 39-44.
- PEREIRA, P.A.A., R. Silva-Araujo, R.G. Moreira, y S. Steinmetz. 1984. Capacidade de genotipos de feijoeiro de fixar N₂ atmosférico. Pesq. Agropec. Brass., Brasília, 19(7): 811-815.
- PEREIRA, P.A.A., B. Miranda, D. Wolyn, y F.A. Bliss. 1986. Genotypic variability and combining ability for nodule number in common bean. Annual Report Bean Improv. Coop., 29:87-88.
- MYTTON, L.R. 1984. Developing a breeding strategy to exploit quantitative variation in symbiotic nitrogen fixation. Plant and Soil 82:329-334.
- ROSAS, J.C. y F.A. Bliss. 1984. Nodulation scoring: a relative scale to simplify BNF evaluations in common bean. In: Annual Report Bean Improv. Coop., 27:166-167.
- ROSAS, J.C. y F.A. Bliss. 1986a. Principios y prácticas para conducir ensayos sobre fijación de nitrógeno en condiciones de campo. CEIBA 27 (1):23-39.
- ROSAS, J.C. y F.A. Bliss. 1986b. Mejoramiento de la capacidad de fijación de N₂ del frijol en Honduras. CEIBA 27(1): 95-104.

- ROSAS, J.C. y F.A. Bliss. 1986c. Improvement of the nitrogen fixation potential of common beans in Latin American. CEIBA 27(2):245-259.
- RUSCHEL, A.P., P.B. Vose, E. Matsui R.L. Victoria y S.M. Tsai Saito. 1982. Field evaluation of N₂-fixation and N-utilization by Phaseolus bean varieties determined by ¹⁵N isotope dilution. Plant and Soil 65:397-407.
- VINCENT, J.M. 1974. Root nodule symbiosis with *Rhizobium*. In: A. Quispel (editor), The Biology of Nitrogen Fixation, North Holland Publ. Co., Amsterdam, pp. 266-341.
- VINCENT, J.M. 1984. Potential for enhancing biological nitrogen fixation. In: P.B. Vose and S.G. Blixt (eds.), Crop Breeding- a contemporary basis, Pergamon Press, New York, PP. 185-215.
- WEHRHAHN, C. y R.W. Allard. 1965. The detection and measurement of the effect of individual genes involved in the inheritance of a quantitative character in wheat. Genetics 51:109-119.
- WYNNE, J. C., F.A. Bliss, y J.C. Rosas. 1987. Principles and practices of field designs to evaluate symbiotic nitrogen fixation. In: G. H. Elkan (ed.), Practical Symbiotic Nitrogen Fixation Methodology, Marcel Dekker Inc., New York, 371-389.