

MEJORAMIENTO DEL FRIJOL COMÚN PARA RESISTENCIA A LOS BRUQUIDOS

James S. Beaver¹, Timothy G. Porch², Juan Carlos Rosas³, Kelvin Kamfwa⁴, Juan M. Osorno⁵, Maria Mazala⁵

1. Información general

El gorgojo común del frijol (*Acanthoscelides obtectus* Say) y el gorgojo mexicano del frijol [*Zabrotes subfasciatus* (Boheman)] son importantes plagas de almacenamiento de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en climas tropicales (Myers et al, 2021; Tigist et al., 2021). Ambas especies pertenecen a la familia chrysomelidae, subfamilia Bruchinae; de aquí proviene el término genérico ‘brúquidos’. Esta subfamilia incluye aproximadamente 1,650 especies y se encuentra en todo el mundo (Yus-Ramos, 2014). El gorgojo mexicano del frijol es una plaga grave del frijol en América y África central y oriental, mientras que el gorgojo común del frijol puede infestar el frijol en la mayoría de las regiones tropicales y subtropicales. Back y Duckett (1918) observaron que la producción comercial de frijol en Estados Unidos se concentraba en los estados del norte, en gran parte, para evitar los daños causados por la infestación del gorgojo común del frijol en las regiones más cálidas del país.

Cardona (1989) describió diferencias importantes entre el gorgojo común del frijol y el gorgojo mexicano del frijol. El gorgojo mexicano del frijol se adapta mejor a temperaturas más cálidas y es más común en altitudes más bajas de los trópicos. El gorgojo común del frijol se encuentra con mayor frecuencia en altitudes y latitudes más altas, aunque también es una plaga en algunos climas más cálidos como Puerto Rico. Araújo Soares et al. (2015) informaron que la temperatura óptima para el crecimiento del gorgojo común del frijol era de 30° C y la temperatura óptima para la reproducción era de 24° C. Otra diferencia importante señalada por Cardona (1989) es el comportamiento de oviposición. La infestación y los daños causados por el gorgojo mexicano del frijol sólo se producen durante el almacenamiento. El gorgojo mexicano del frijol adhiere los huevos a la superficie de la semilla y no oviposita en el campo, mientras que el gorgojo común del frijol esparce huevos sueltos entre las semillas almacenadas o infesta las semillas en el campo ovipositando sus huevos en las vainas. Ambos gorgojos tienen una vida corta (35 a 45 días) y se aparean y ovipositan poco después de emerger.

La infestación de las semillas por el gorgojo mexicano del frijol se puede controlar durante el almacenamiento con técnicas sanitarias adecuadas, como la fumigación y/o el almacenamiento en contenedores sellados herméticamente que no permiten la entrada de los brúquidos (Myers et al., 2021). Los productos químicos utilizados para la fumigación de semillas son muy tóxicos y demasiado caros para que los utilicen agricultores de pequeñas escalas. El gorgojo común del frijol representa un desafío mayor de manejar que el frijol mexicano gorgojo porque la infestación puede comenzar en el campo. Cosechando tan pronto como el cultivo de

¹ Dep. Agroenvironmental Sci., Univ. of Puerto Rico, P.O. Box, 9000 Mayagüez, Puerto Rico 00681-9000, USA

² USDA-ARS Tropical Agriculture Research Station, 2200 P.A. Campos Ave, Suite 201, Mayagüez, PR 00680, USA

³ Zamorano Univ., Km 30 Carretera a Oriente, San Antonio de Oriente, P.O. Box 93, Tegucigalpa, Honduras

⁴ University of Zambia, Department of Plant Science, Lusaka, Zambia Dep. of Plant Sci.,

⁵ Dep. of Plant Sci., North Dakota State University, Dept. 7670, PO Box 6050, Fargo, ND 58108-6050, USA

frijol alcance la madurez puede ayudar a reducir la infestación del gorgojo común del frijol en el campo (Schmale et al., 2002).

El desarrollo de cultivares de frijol común resistentes a los brúquidos ayudará a reducir las pérdidas pos-cosecha y contribuirá a un suministro más estable de semillas de frijol en los países en desarrollo. Mishra et al. (2018) señalaron que el uso de cultivares resistentes debería representar una de las prácticas más importantes en el manejo integrado de los brúchidos. La siguiente es una descripción y reseña de las técnicas de investigación que se han utilizado para mejorar la resistencia del frijol tanto al gorgojo mexicano como al gorgojo común del frijol.

2. Técnicas utilizadas para evaluar frijol para resistencia a los brúquidos.

a. El gorgojo mexicano del frijol - *Z. subfasciatus* (Boheman)



Z. subfasciatus (Boheman)



Huevos del gorgojo mexicano del frijol

Fuente: Willow Warren, Department of Agriculture Western Australia, CC BY 3.0 AU, <https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/au/deed.en>>, via Wikimedia Commons.

Fuente: Juan Carlos Rosas

Schoonhoven y Cardona (1982) evaluaron genotipos de frijol común para resistencia al gorgojo mexicano bajo diferentes niveles de infestación del insecto y encontraron que una infestación de 50 semillas con 7 pares de adultos recién emergidos proporcionaba un nivel suficiente de infestación para detectar diferencias en la resistencia entre los genotipos de frijol. Se infestaron un solo réplica de cada accesión de germoplasma de frijol común. Cada grupo de 100 muestras incluyó cinco réplicas del cultivar testigo susceptible 'Diacol-Calima'. Una vez que aproximadamente el 50% de los adultos emergieron del cultivar testigo susceptible, se congelaron las muestras y se contó el número de adultos emergidos. Las líneas más resistentes se volvieron a evaluar para resistencia utilizando tres réplicas de 50 semillas infestadas con siete pares de adultos. Se registraron la oviposición por las hembras, la emergencia de adultos (contados cada dos días), el porcentaje de emergencia, la duración de las etapas de desarrollo y el peso seco de la progenie. Los datos se analizaron mediante la transformación $\log(x + 0,5)$.

Kornegay et al. (1993) realizaron un estudio de la herencia de la resistencia al gorgojo mexicano del frijol infestando pequeños contenedores de semillas con tres pares adultos de gorgojos durante 48 horas. El número de huevos puestos por semilla se limitó a cuatro y se eliminó el exceso de los huevos. Aproximadamente seis días después de la infestación, se examinaron semillas individuales para contar el número de larvas que habían eclosionado y penetrado la testa de la semilla. Para cada semilla se registró el número de huevos eclosionados, el número de adultos emergidos y los días transcurridos hasta la aparición de los adultos desde la oviposición. Los datos se utilizaron para determinar el porcentaje de emergencia de adultos y para calcular un índice reproductivo (IR) basado en el número de adultos emergidos, el número de huevos eclosionados y los días hasta la emergencia de los adultos.

Blair et al. (2010) examinaron líneas de frijol común para detectar resistencia al gorgojo mexicano del frijol infestando 15 semillas de cada línea con nueve pares (hembra y macho) de adultos de una colonia de insectos mantenida en el CIAT. La semilla se evaluó en viales de plástico transparente cubiertos con malla (9 cm de alto x 1.7 cm de diámetro). Las paredes de los viales se cubrieron con papel de lija (No. 150) mirando hacia adentro para evitar que los adultos pusieran huevos en la superficie de plástico del recipiente en lugar de en la testa de la semilla del frijol. Se evaluaron tres replicaciones de cada línea en una cámara de crecimiento a 27°C y 70% HR. Los adultos fueron retirados 5 días después de la infestación cuando se inició el conteo del número de huevos puestos. Luego se evaluó el número de adultos emergidos durante un período de 70 días. El porcentaje de emergencia de adultos se calculó con base en el número total de adultos emergidos en relación con el número de huevos puestos.

Tigist et al. (2021) examinaron líneas de frijol en Etiopía para detectar resistencia al gorgojo mexicano del frijol. Se recolectaron gorgojos adultos de semillas infestadas para iniciar la infestación y se utilizó un cultivar de frijol susceptible no identificado para desarrollar y mantener la colonia. La cría masiva de brúchidos se realizó a una temperatura ambiente promedio de 27°C y una HR del 70%. La semilla de frijol a evaluar se congeló a -20°C durante cuatro semanas para eliminar cualquier infestación previa de gorgojos. Quince semillas de cada línea de frijol se colocaron en frascos de plástico transparente de 6 cm x 7 cm. Las tapas de los frascos de plástico fueron perforadas para proveer ventilación y cubiertas con una malla para evitar el escape de los gorgojos. Cada frasco estaba infestado con tres pares (hembra y macho) de gorgojos adultos recién emergidos. Se utilizó un diseño de bloques completos al azar (DCA), con tres repeticiones. Diez días después de la infestación, se eliminaron los gorgojos adultos y se contó el número de huevos en la superficie de la semilla. Los frascos fueron monitoreados diariamente para detectar la aparición de la próxima generación de gorgojos adultos. Después de la primera aparición de gorgojos, los frascos se monitorearon cada 2 días, con fines de registro y para la eliminación de gorgojos recién surgidos. Se registró el número de huevos por hembra adulta (NE), el número de gorgojos adultos emergidos (NAE) y semillas dañadas (% de semillas con agujeros). Se calculó el porcentaje de emergencia de los gorgojos adultos (PAE), con base en el número total de adultos emergidos en comparación con el número de huevos puestos. El nivel de resistencia de las líneas de frijol se basó en el porcentaje de emergencia de adultos según lo descrito por Blair et al. (2010). Los genotipos con emergencia adulta de 0-15% fueron clasificados como altamente resistentes (HR), aquellos del 15-30% como resistentes (R), los del 30-50% como resistencia intermedia (IR) y los del 50-100% como susceptibles (S). Para garantizar la homogeneidad de la varianza, los datos, basados en valores de recuento y

porcentaje, se transformaron mediante transformación logarítmica natural y arcoseno, respectivamente.

b. El gorgojo común del frijol - (*Acanthoscelides obtectus* Say)



Daño a la semilla de frijol causado por el gorgojo común del frijol.

Fuente: James Beaver



Acanthoscelides obtectus Say

Fuente: Udo Schmidt, CC BY-SA 2.0
<<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/2.0>>, via Wikimedia Commons

Kornegay y Cardona (1991) realizaron un estudio de herencia examinando semillas individuales para determinar la reacción al gorgojo común del frijol. Se infestaron semillas individuales en pequeños viales de vidrio con tres huevos. Se mezclaron bolas de vidrio (0.5 mm de diámetro) con la semilla para mejorar la penetración de las larvas y evitar escapes. Se registró el número de adultos que emergieron de cada semilla y se recolectaron a medida que emergieron, se secaron en una estufa (24 horas a 50°C) y se pesaron. El programa de mejoramiento del CIAT evaluó al menos 200 plantas F₂ individuales para poder identificar algunos segregantes altamente resistentes y sugirió el desarrollo de una prueba serológica para la detección de rutina después de entender más sobre las bases bioquímicas de esta resistencia. Cabe señalar que la disponibilidad de marcadores moleculares eficaces asociados con la resistencia al gorgojo del frijol también puede permitir la selección de generaciones tempranas para la resistencia.

Kusolwa y Myers (2011) multiplicaron y mantuvieron una colonia del gorgojo común del frijol en Oregón utilizando semillas del cultivar susceptible 'Rojo' para producir gorgojos adultos para la infestación. Para detectar resistencia, se colocaron 15 adultos en recipientes de vidrio que contenían entre 20 y 30 semillas. Las tapas de los contenedores no estaban completamente cerradas para permitir la aireación, pero impedían el escape de los gorgojos adultos. Los recipientes que contenían semillas e insectos adultos se colocaron en bandejas de incubación y permanecieron intactos durante 12 días a 25 ± 3°C y humedad relativa ambiental, hasta que emergió el primer adulto. Después de 12 días, se estimó el número de huevos puestos utilizando una lupa y se retiraron los adultos. En los casos en los que no se observaron huevos, las muestras se reinfestaron con nuevos adultos. Se observó la presencia de una apariencia

polvoriento/harinosa en la superficie de los frijoles para confirmar la penetración de las larvas en las semillas e identificar escapes de la infestación. Se inspeccionó diariamente la aparición de adultos en cada recipiente de vidrio y se contó hasta 72 días después de la infestación. Los datos recopilados incluyeron el número total de gorgojos adultos que emergieron después de la infestación, el número de días para la aparición del primer adulto (DAE), el número de días para que emergiera el 50% del total de adultos, el número de semillas perforadas, la gravedad del daño expresada por el número de semillas con 5 o más agujeros y porcentaje de pérdida de peso de semilla. La frecuencia de aparición de adultos se determinó por el número total de adultos que emergieron por día durante un período de 72 días.

En Puerto Rico, Beaver et al. (2023) mantuvieron una población del gorgojo común del frijol infestando una mezcla de semillas de los cultivares susceptibles de frijol común 'Verano' y 'Badillo'. Se llenaron parcialmente frascos Mason de un cuarto de galón (946 cc) con semillas. Los sellos metálicos de las tapas de los tarros Mason fueron reemplazados por mallas metálicas para permitir la aireación. Se colocaron al menos 100 adultos en cada tarro Mason para mantener la colonia y evitar la endogamia en la población. Se aplicó una capa de jalea de petróleo (Vaselina) en la base de la caja plástica que contenía los frascos de vidrio para evitar la depredación de los gorgojos por hormigas y otros insectos. Los días hasta la primera aparición de adultos variaron dependiendo de la temperatura del ambiente. Las evaluaciones comenzaron cuando emergió un gran número de adultos, generalmente unos 45 días después de la infestación. Se utilizaron tamices de limpiar granos con orificios más grandes que los gorgojos pero más pequeños que la semilla de frijol para separar fácilmente los gorgojos adultos de la semilla de frijol. Golpear la base metálica del tamiz hizo que los gorgojos adultos estuvieran temporalmente inactivos y facilitó el manejo de los insectos. Colocar a los adultos en una nevera por un corto período de tiempo también redujo temporalmente su movilidad. En el momento de la aparición de los adultos, los nuevos frascos de vidrio con semillas limpias estaban infestados de gorgojos. Esto ayudó a evitar la acumulación de poblaciones de plagas como los ácaros que pueden ser perjudiciales para el crecimiento y reproducción de los gorgojos.

La técnica utilizada por Kusolwa et al. (2016) para detectar la resistencia a los gorgojos envolvió la infestación de los frijoles con al menos un gorgojo adulto por semilla. Los gorgojos adultos se colocaron en recipientes plásticos de 118 cm³ que contenían entre 10 y 25 semillas de cada línea. Es muy poco probable que las hembras estén ausentes cuando se infesta un contenedor con al menos 10 adultos. Las tapas de los contenedores tenían orificios de 2 cm de diámetro cubiertos por mallas para permitir la aireación. Se incluyeron como testigos susceptibles los cultivares de frijol blanco 'Verano' y 'Morales'. Para las evaluaciones se utilizaron dos réplicas por línea de frijol. A los 30 días después de la infestación, se retiraron de cada contenedor los adultos muertos de la infestación inicial. Las semillas de líneas susceptibles pueden mostrar paneles translúcidos de perforaciones 30 días después de la infestación. En este caso se contó el número de semillas con y sin perforaciones en cada recipiente. Se realizaron evaluaciones adicionales de semillas dañadas entre 45 y 60 días después de la infestación. En algunos estudios, se midieron el peso inicial de la semilla y el peso de la semilla a los 60 DAI para calcular el porcentaje de pérdida de peso de la semilla.



En Puerto Rico se utilizan frascos de vidrio y pequeños recipientes de plástico para evaluar líneas de frijol con resistencia al gorgojo común del frijol. Fuente: James Beaver

Schmale et al. (2002) tomaron muestras de semillas de frijol de fincas de pequeña escala durante un período de tres años en el Valle del Cauca de Colombia. La infestación de la semilla con el gorgojo común del frijol fue frecuente (~ 90%), aunque el nivel inicial promedio de infestación fue de sólo 16 gorgojos por 1000 semillas. La aparición de gorgojos adultos en las muestras se produjo durante un período de tres semanas con una distribución normal, lo que sugiere que la infestación inicial ocurrió durante las últimas semanas antes de la cosecha.

En las evaluaciones en el laboratorio para resistencia a los gorgojos, la semilla es normalmente infestada con densidades de gorgojos adultos mucho más alto de lo esperado en condiciones naturales. Utilizando un peso de 20 g de 100 semillas, una densidad de un adulto por semilla representa una densidad inicial de 5.000 adultos por kg de semilla. Con estas altas niveles de infestación, se considera en Puerto Rico que los genotipos que no muestran daño a los 30 días después de la infestación tienen niveles útiles de resistencia.

La evaluación de la resistencia de las semillas en el laboratorio no permite identificar los mecanismos de resistencia a la infestación en el campo del gorgojo común del frijol. Tampoco proporciona una medida de la eficacia de la resistencia a lo que se esperaría que fueran niveles mucho más bajos de infestación poco después de la cosecha de los frijoles. Así, se realizó un estudio en Puerto Rico durante tres temporadas para medir el nivel de daño a las semillas debido a la infestación natural después de 90 días de almacenamiento. Se tomaron muestras de hasta 100 g de semilla de cada unidad experimental poco después de la cosecha de los ensayos de campo y se colocaron en recipientes plásticos de almacenamiento de alimentos de 946 cc de los cuales los gorgojos no podían entrar ni escapar. Después de 90 días de almacenamiento, se midió el porcentaje de semilla dañada. Las líneas resistentes tuvieron una frecuencia y un nivel de daño a las semillas significativamente menores que los cultivares susceptibles (Beaver et al., 2024).

Baldín et al. (2017) mantuvieron una población de gorgojos comunes del frijol en una cámara de crecimiento ($25 \pm 2^\circ \text{C}$, HR = $70 \pm 10\%$ y fotoperíodo de 12:12 h L:D) para

suministrar adultos para ensayos de detección de frijol en Brasil. Se utilizaron frascos de vidrio transparente (750 ml) para criar la colonia de gorgojos. Los frascos se cerraron en la parte superior con una tapa de rosca con una abertura circular cubierta con una malla de nailon de malla fina para la aireación. Cada frasco contenía aproximadamente 0.3 kg del cultivar de frijol susceptible 'Bolinha' y aproximadamente 300 adultos seleccionada al azar. Los adultos que emergían de las semillas en los matraces se tamizaban periódicamente y se usaban para reinfestar las semillas para mantener la colonia.

En los ensayos para detectar resistencia en líneas de frijol, Baldin et al. (2017) utilizaron recipientes de plástico transparente (5.0 cm de alto x 3.0 cm de diámetro) con tapas ajustadas. Se colocaron en cada recipiente 10 g de semilla de una línea de frijol. Cada recipiente de plástico estaba infestado con seis gorgojos adultos que no tenían más de 48 h de edad. Los contenedores se taparon y se colocaron en una cámara. Siete días después de la infestación inicial, se retiraron de los recipientes de plástico los gorgojos adultos vivos y muertos. A partir de 15 días después de la infestación inicial, las semillas en los recipientes de plástico se evaluaron diariamente para observar los gorgojos en desarrollo. La semilla de cada recipiente se tamizó con un tamiz y se registró el número de insectos emergidos. Los adultos emergidos se colocaron en pequeños viales de vidrio (5.0 cm de altura x 2.2 cm de diámetro) y se congelaron inmediatamente para evitar la pérdida de peso. Al final del período de emergencia, los gorgojos de los pequeños viales de vidrio se secaron en un horno a 50°C durante 2 días y se pesaron. El diseño experimental fue completamente al azar con ocho repeticiones por cada línea de frijol. Cada recipiente de plástico fue una unidad experimental. Se utilizó el cultivar carioca 'Pitoco' como testigo susceptible y una línea que tenía Arcelin 2 como testigo resistente (Baldin y Lara, 2004). El número total de huevos se contó con un microscopio estereoscópico 20 días después de la infestación inicial para determinar la preferencia de oviposición. 25 días después de la infestación inicial, también se determinó el número de adultos emergidos y los períodos de desarrollo (huevo-adulto). Se midieron los pesos secos de los gorgojos y el consumo de semilla cuando se completó la emergencia de los adultos. Las semillas en los viales al final de la emergencia se secaron en estufa a 50°C durante 2 días y se pesaron. Los pesos iniciales y finales de las semillas se ajustaron según los pesos de los controles y se calculó la diferencia de peso seco (consumo).

Baldín et al. (2017) también realizaron un ensayo en invernadero para evaluar la infestación natural del gorgojo común del frijol. Se utilizaron ocho réplicas por genotipo en un diseño completamente al azar. La unidad experimental fue una planta individual por maceta. Una vez que las plantas en el invernadero alcanzaron la madurez de cosecha, se realizó una limpieza general en cada maceta retirando hojas secas, pecíolos y ramas. Se contó el número de vainas/plantas y las plantas se enjaularon individualmente dentro de estructuras metálicas tubulares (35 cm de diámetro x 60 cm de altura). En cada jaula se liberaron dos gorgojos del frijol adultos (48 h de edad) por vaina. Las estructuras tubulares se cubrieron con tela de organdí para evitar la fuga de los gorgojos. La infestación se mantuvo durante 25 días, luego de los cuales se retiraron las vainas de las plantas, se colocaron en bolsas de papel y se colocaron en la cámara (en las condiciones descritas para las pruebas anteriores). 60 días después de la infestación inicial, se abrieron las bolsas y se evaluaron las vainas y semillas de las diferentes

líneas de frijol. Las variables analizadas fueron el número de vainas por planta, número de vainas dañadas por planta, número de semillas por vaina y porcentaje de semillas dañadas por vaina.

Li y col. (2021) utilizaron un método de infestación de gorgojo del laboratorio para detectar líneas de frijol común con resistencia al gorgojo común del frijol. Los gorgojos utilizados en el estudio se recolectaron en varios lugares de la provincia Yunnan de China, donde se habían observado graves daños por brúquidos. Se examinaron dos placas de Petri de 9 cm de diámetro de cada línea que contenían 20 semillas para evaluar su resistencia. Las placas de Petri con semilla de cada línea de frijol y los testigos susceptibles y resistentes se colocaron aleatoriamente en estantes. Todos los estantes estaban cubiertos con una fina malla. Miles de adultos del gorgojo común del frijol recolectados (machos y hembras) se colocaron dentro de la malla para aparearse libremente y garantizar que todas las semillas estuvieran infestadas en las mismas condiciones. La temperatura ambiente se mantuvo entre 18 y 25 °C. La HR se mantuvo en aproximadamente el 70%. Después de 100 días de exposición al gorgojo común del frijol, se determinó el nivel de daño de cada línea de frijol. Se calculó el porcentaje de semillas dañadas (PDS) y el número total de perforaciones por unidad experimental. Cabe señalar que 100 días de exposición son suficientes para que se completen dos generaciones del gorgojo.

3. Fuentes de resistencia a los brúquidos

a. Frijol común (*Phaseolus vulgaris*)

Schoonhoven y Cardona (1982) evaluaron en el CIAT más de 4,000 genotipos de frijol común para determinar su resistencia al gorgojo mexicano del frijol. Aunque se observaron diferencias significativas entre los genotipos para diferentes criterios de resistencia, se consideró que los niveles de resistencia eran demasiado bajos para tener valor económico.

El locus complejo APA en algunas accesiones de germoplasma de frijol común silvestre con semillas pequeñas incluye genes para las proteínas de la semilla Arcelina (Arc), la lectina Fitohemaglutinina (PHA) y el Inhibidor de α -Amilasa (α -AI) que proporcionan propiedades insecticidas (antibiosis) a las semillas de frijol al reducir el desarrollo de las larvas y la fertilidad y el crecimiento de los insectos. (Blair et al., 2010). Cardona (1989) informó que accesiones de germoplasma de frijol común silvestre de semillas pequeñas poseen diferentes variantes del gen arcelina. Las fuentes de las ocho variantes diferentes incluyen G 12882, G 24390 (*Arc-1*); G 12866 (*Arc-2*); G 12891, G 12895 y G 12942 (*Arc-3*); G 24371, G 24370, G 24369, G 24368, G 23676, G 23675, G 24391, G 12949, G 12952 y G 12953 (*Arc-4*), G 02771 (*Arc-5*), G 11051 (*Arc-6*), G 24582, G 24584 (*Arc-7*). Un frijol silvestre recolectado en México identificado como QUES fue reportado a la autoridad *Arc-8* y resistencia tanto al gorgojo mexicano como al gorgojo común del frijol (Zaugg et al., 2012). Desafortunadamente, este informe tiene un valor limitado para los mejoradores de frijol porque no se proporcionó información adicional sobre cómo obtener este genotipo potencialmente valioso. Zaugg et al., (2012) notaron que QUES tenía componentes de APA como G12949 (*Arc-7*).

Las diferentes variantes de arcelina tienen diferentes efectos sobre el gorgojo mexicano del frijol y confieren distintos niveles de resistencia (Kornegay et al., 1993; Acosta et al., 1998; Tigist et al., 2021). Hartweck et al. (1997b) observaron que la clasificación de la resistencia de

los tipos de arcelina al gorgojo mexicano del frijol variaba entre los estudios. No se determinó si estas diferencias se debían a la variabilidad en la virulencia entre biotipos del gorgojo mexicano del frijol o a diferencias en las técnicas de detección. La presencia de la proteína arcelina se hereda como un rasgo único dominante, donde el estado homocigoto proporciona un mayor nivel de resistencia a los brúquidos (Blair et al., 2010).

Kornegay y Cardona (1991) informaron que la accesión de frijol silvestre G12492 (*Arc 4*) tenía altos niveles de resistencia al gorgojo común del frijol. Se identificaron como mecanismos de resistencia la antibiosis que provoca un retraso y una reducción de la aparición de adultos, una alta mortalidad de las larvas del primer estadio tardío y una reducción de la fecundidad femenina. Los resultados de un estudio de herencia sugirieron que la resistencia era conferida por dos genes complementarios recesivos. Baldín et al. (2017) identificaron que *Arc-1S* tiene una fuerte antibiosis contra el gorgojo común del frijol que resultó en un retraso en el desarrollo de etapas inmaduras y una reducción en el número de adultos emergidos.

Los mejoradores de frijol del CIAT desarrollaron numerosas líneas de mejoramiento de frijol RAZ (Resistentes a *Zabrotes subfasciatus*) retrocruzando *Arc-1* con diferentes clases de frijol en el mercado (Cardona et al., 1990). Se utilizó selección asistida por marcadores para desarrollar las líneas MAZ. Tigist et al. (2018) informaron que RAZ-11, RAZ-36, RAZ-2, RAZ-44, RAZ-120, RAZ-40 y MAZ-203 tenían altos niveles de resistencia al gorgojo mexicano del frijol en Etiopía. Tigist et al. (2021) desarrollaron frijol común resistente al gorgojo mexicano del frijol utilizando la línea mesoamericana RAZ 168 como fuente de resistencia. La heredabilidad en sentido amplio de los rasgos relacionados con la resistencia al gorgojo mexicano del frijol osciló entre 68.5% y 93.9% y se identificaron varias líneas de mejoramiento con altos niveles de resistencia.

Osborn et al. (2003) utilizaron los padres recurrentes 'Sanilac' y 'Porillo 70' y retrocruzaron para desarrollar líneas de frijol blanco (SARC) y negro (PARC) que tenían diferentes variantes de arcelina (*Arc-1*, *Arc-2*, *Arc-3*, *Arc-4*). Las líneas con *Arc-1* del germoplasma de frijol silvestre G 12882, SARC1 y PARC1, expresaron altos niveles de resistencia al gorgojo mexicano del frijol pero bajos niveles de resistencia al gorgojo común del frijol (Harmsen, 1989). En un intento por aumentar el contenido de arcelina en la semilla, se cruzó SARC1 con la línea de mejoramiento de frijol común MB11-29 que carecía de faseolina en la semilla debido a la introgresión de un gen recesivo de *P. coccineus* (Hartweck et al., 1997b). La línea genética SMARC-PN1 (PI628627) de este cruce expresó niveles moderados de resistencia al gorgojo común del frijol y altos niveles de resistencia al gorgojo mexicano del frijol. Taylor et al. (2008) reportaron que la deficiencia de proteína de almacenamiento (faseolina) encontrada en SMARC-PN1 resultó en un mayor contenido de aminoácidos azufrados en la semilla. La línea de germoplasma resistente a brúquidos AO1012-29-3-3A, que combina la resistencia a la arcelina del frijol tépari silvestre G40199 y la deficiencia de proteína de almacenamiento de semilla de SMARC-PN1, también mostró niveles más altos de aminoácidos azufrados en la semilla (Kusolwa et al., 2016).

Baldín et al. (2017) informaron que, en el campo, las hembras del gorgojo común del frijol ponen huevos en vainas maduras y producen larvas que perforan las semillas. Ellos

sugirieron que barreras físicas, como los tricomas, las ceras superficiales y los tejidos endurecidos o más gruesos en las paredes de las vainas pueden proporcionar una resistencia parcial.

En altitudes más altas de Centroamérica y México, otra plaga, el picudo de la vaina del frijol (*Trichapion godmani* Wagner), pone huevos en el mesocarpio de las vainas que producen larvas que se penetran las semillas inmaduras del frijol (Cardona, 1989). No se ha determinado si los mecanismos de resistencia encontrados en genotipos de frijol seleccionados para resistir al picudo de la vaina del frijol (Blair et al. 2016; Garza et al., 2001) podrían proveer cierta protección contra la infestación en el campo del gorgojo común del frijol y viceversa.

b. Frijol tépari (*Phaseolus acutifolius*)

Mbogo et al. (2009) informaron que la línea de frijol tépari silvestre G40199 era resistente tanto al gorgojo común como al gorgojo mexicano del frijol. La fuente de resistencia se utilizó con éxito para desarrollar líneas de mejoramiento de frijol común con niveles mejorados de resistencia a esta plaga (Kusolwa et al., 2016).

Porch y Beaver (2022) examinaron 34 genotipos de frijol tepari cultivados y 122 silvestres del panel de diversidad de frijol tépari (TDP) para determinar su resistencia al gorgojo común del frijol. Todos los frijoles comunes y tépari cultivados fueron susceptibles a los 60 días después de la infestación (DDI), mientras que siete genotipos silvestres en el TDP tenían $\leq 10\%$ de semillas dañadas o blandas a los 90 DAI. La pérdida en el peso inicial de la semilla osciló entre 0.0 y 3.0% entre los genotipos de tépari silvestre resistentes. Los autores señalaron que es posible que se haya perdido una valiosa diversidad genética para la resistencia a los brúquidos durante la domesticación del frijol tépari. La introgresión de este alto nivel de resistencia en el frijol común puede ser posible utilizando un padre puente que faciliten los cruces interespecíficos (Barrera et al., 2020). Bornowski et al. (2023) reportaron que las líneas de germoplasma de frijol tépari silvestre G40199, G40087 y G40253A no mostraron daños causados por el gorgojo común del frijol 60 días después de la infestación. Los resultados de un GWAS realizado por Boronoski et al. (2023) encontraron que la resistencia de los brúquidos estaba asociada con dos dominios de cupina-1 en Pa07. La introgresión de esta nueva fuente de resistencia del frijol tépari al frijol común puede ser útil para complementar la resistencia a los brúquidos conferida por el locus APA.

4. Técnicas de fitomejoramiento convencional

El desarrollo de líneas de frijol resistencia a los brúquidos utilizando técnicas de fitomejoramiento convencionales requiere un compromiso a largo plazo. El retrocruzamiento simple de las variantes de arcelina en el locus APA no ha demostrado ser efectivo en introducir altos niveles de resistencia a brúquidos en frijol común. Los resultados de los esfuerzos de fitomejoramiento y los análisis de los QTL sugieren que factores genéticos adicionales pueden contribuir a la alta nivel de resistencia a los gorgojos (Mateo, 2016; Kamfwa et al., 2018). Aunque se informó que las líneas silvestres de frijol común que contenían *Arc-4* eran altamente resistentes al gorgojo común del frijol (Cardona et al. 1989), las líneas de frijol común retrocruzadas que tenían *Arc-4* tenían bajos niveles de resistencia a este gorgojo (Harmsen,

1989). Kamfwa et al. (2018) informaron que apenas 7 % de los RILs derivados de cruces con AO-1012-29-3-3A tenían altos niveles de resistencia al gorgojo común del frijol. Estos resultados concuerdan con la baja tasa de recuperación de líneas con resistencia al gorgojo común del frijol en un cruce entre frijol común silvestre resistente y frijol común cultivado (Kornegay y Cardona, 1991). Se han obtenido tasas bajas de recuperación de resistencia similares al cruzar AO-1012-29-3-3A con diferentes variedades locales de frijol andino africano, siendo solo el 5% de las progenies resistentes (Mazala, 2023). Por lo tanto, el mejoramiento genético exitoso para obtener resistencia al gorgojo común del frijol puede requerir la selección de poblaciones más grandes de frijol común y de evaluaciones en generaciones más avanzadas.

Después de seleccionar frijoles en generaciones tempranas para características altamente hereditarios como tipo de semilla, madurez relativa y hábito de crecimiento, las líneas de mejoramiento podrían ser inicialmente analizadas para detectar resistencia a los brúquidos en la F₄ o generaciones posteriores sin replicaciones, pero utilizando múltiples controles susceptibles para confirmar que los gorgojos infestaron uniformemente las muestras de semillas. El número pequeño de líneas que expresan resistencia se puede confirmar en las siguientes generaciones en ensayos replicados. Pueden ser necesarios varios ciclos de selección para el superar el arrastre de ligamiento genético, lo que puede resultar en progenie que tengan menor potencial de rendimiento o características agronómicas deficientes (Blair et al., 2010).

Este enfoque requiere el mantenimiento de una colonia de gorgojos. Para evitar la acumulación de plagas y productos de desecho en la colonia, los adultos recién emergidos deben transferirse a contenedores con semillas limpias y no infestadas. Debe transferirse un número suficiente de adultos para evitar los efectos negativos de la deriva genética. Idealmente, los adultos recolectados en el campo pueden agregarse ocasionalmente a la colonia de gorgojos para evitar la depresión endogámica en la población. Hay escasa información disponible sobre la estructura poblacional y la diversidad genética de estas especies de brúquidos (por ejemplo, biotipos). Idealmente, las líneas de mejoramiento prometedoras deberían probarse en diferentes lugares para garantizar la identificación de amplios niveles de resistencia.

Tabla 1. Resumen de las fuentes de resistencia a los brúquidos.

Identidad	Especies	Fuente(s) de la resistencia	Brúquido	Referencia
G12882, G24390	<i>P. vulgaris</i>	<i>Arc-1</i>	<i>Z. subfasciatus</i>	Cardona (1989)
RAZ-168	“	<i>Arc-1</i>	“	Tigist et al. (2018)
G12866	“	<i>Arc-2</i>	“	Cardona (1989)
G12891, G12895, G12942	“	<i>Arc-3</i>	“	“
G24371, G24370, G24369, G24368, G23676, G23675, G24391, G12949, G12952, G12953	“	<i>Arc-4</i>	“	“
G02771	“	<i>Arc-5</i>	“	“
G11051	“	<i>Arc-6</i>	“	“
G24582, G24584	“	<i>Arc-7</i>	“	“
SMARC-PN1 (PI 628627)	“	<i>Arc-1</i> , Ausencia de faseolina de un cruce interespecífico con <i>P. coccineus</i>	<i>Z. subfasciatus</i> , <i>A. obtectus</i>	Osborn et al. (2003)
G40199	<i>P. acutifolius</i>	APA - locus complejo en Pv04	<i>Z. subfasciatus</i> , <i>A. obtectus</i>	Mbogo et al. (2009)
AO1012-29-3-3A (rojo arriñonado)	Interespecífico (Pv x Pa)	G 40199, SMARC-PN1	<i>Z. subfasciatus</i> , <i>A. obtectus</i>	Kusolwa et al. (2016)
PR1303-129 (negro), PR1743-44 (rojo pequeño)	<i>P. vulgaris</i>	AO1012-29-3-3A	<i>Z. subfasciatus</i> , <i>A. obtectus</i>	Beaver et al. (2024)
SUA-Red (rojo arriñonado), SUA-Karanga (rosado arriñonado), SUA-Rosa (rojo rayado arriñonado)	<i>P. vulgaris</i>	AO1012-29-3-3A	<i>Z. subfasciatus</i> , <i>A. obtectus</i>	Myers et al. (2021)
Líneas de mejoramiento de frijol andino con grano amarillo y rojo moteado	<i>P. vulgaris</i>	AO1012-29-3-3A	<i>Z. subfasciatus</i> , <i>A. obtectus</i>	Mazala (2023)
G40199, G40087, G40253A	<i>P. acutifolius</i> silvestre	Dos dominios de la proteína cupina-1 en Pa07	<i>A. obtectus</i>	Bornowski et al. (2023)

5. Marcadores moleculares

Ishimoto et al. (1995) observaron que el locus APA en genotipos de frijol cultivado tiene genes que codifican sólo para fitohemaglutinina (PHA) y inhibidor de alfa-amilasa (α -AI) y no son resistentes a los gorgojos común y mexicano del frijol. Blair et al. (2010) observaron que la falta de éxito en el mejoramiento genético para la resistencia a los brúquidos utilizando arcelina del locus APA en frijoles silvestres puede deberse a una falta de comprensión sobre los mecanismos de resistencia y la organización del locus APA. El complejo locus APA en los genotipos de frijol que poseen arcelina puede tener duplicaciones y deleciones de genes (Lioi et al. 2003), y el número de copias podría ser un factor en la resistencia genética.

Blair et al. (2010) utilizaron datos fenotípicos de una población andina segregando para *Arc-1* que mostraron una asociación altamente significativa con marcadores en la región del locus APA donde la resistencia a los brúquidos se midió como el porcentaje de emergencia de adultos del gorgojo mexicano (PAE). La presencia de la proteína arcelina se hereda como un gen dominante único, mientras que los genotipos homocigotos poseen niveles más altos de resistencia a los brúquidos (Kornegay et al. 1993). Blair et al. (2010) identificaron marcadores codominantes y otros microsatélites de la región APA que son potencialmente útiles para la selección asistida por marcadores para *Arc-1*. Observó que estos marcadores pueden no ser eficaces para otros genes de arcelina.

Utilizando un enfoque basado en genes, Mazaheri (2018) desarrolló un marcador indel α -AI-1 INS45 basado en el gen inhibidor de la α -amilasa vinculado al locus complejo APA que amplificó un fragmento de ADN que mostraba una inserción de 45 pares de bases en el medio de un dominio de lectina Leg_b. Mazalá et al. (2023) reportaron que el marcador indel α -AI fue 100% preciso en la identificación de líneas de frijol andino resistentes al gorgojo común del frijol.

Kamfwa et al. (2018) identificaron tres QTL de resistencia al gorgojo común del frijol en la línea interespecífica AO-1012-29-3-3A en los cromosomas Pv04 y Pv06. Uno de los QTL en Pv04 se informó anteriormente como el locus de arcelina, fitohemaglutinina y α -amilasa (APA). Li y col. (2022) también informaron un QTL importante para la resistencia al gorgojo común del frijol en Pv06 en una accesión de germoplasma de frijol negro de China que codifica una proteína bifuncional inhibida por α -amilasa/proteasa. Kamfwa et al. (2018) señalaron que estos resultados respaldan estudios previos (Kusolwa y Myers, 2011) de que otros factores de resistencia, además de las arcelinas codificadas por el locus APA, del frijol silvestre común y tépari, pueden conferir resistencia al gorgojo común del frijol. Pandurangan et al. (2016) informaron que probablemente se introdujo un polimorfismo de un solo nucleótido de *P. coccineus* en SMARC1-PN1 asociado con las diferencias genotípicas en la acumulación de β -faseolina. Viscarra-Torrico et al. (2021) identificaron marcadores SNP en los cromosomas Pv04 y Pv07 asociados con la introgresión de la deficiencia de faseolina y lectina en el frijol común.

Tigist et al. (2021) señalaron que la detección en laboratorio de la resistencia de los brúquidos es tediosa y requiere mucho tiempo, por lo que la selección asistida por marcadores

sería más eficiente y rentable y podría permitir la selección de resistencia en generaciones anteriores que los métodos de reproducción convencionales. Investigadores del CIAT desarrollaron recientemente líneas MAZ cruzando líneas RAZ con diferentes clases de frijol del mercado. El marcador KASP BRU_00261 (Intertek ID: snpPV0007), ubicado en el locus arcelin en el extremo del cromosoma 4, logró identificar alrededor del 95% de las líneas con resistencia al gorgojo mexicano del frijol en una población de frijol mesoamericano F₄ derivada del cruce 'SR 15 y MAZ 200' (Tigist et al., 2021).

6. Desafíos

Los cultivares de frijol resistentes a los brúquidos no se han implementado ampliamente, por lo tanto, quedan incertidumbres sobre la efectividad de la resistencia cuando se exponen a diferentes biotipos de los gorgojos común y mexicano del frijol. El germoplasma de frijol andino resistente a los brúquidos AO1012-29-3-3A seleccionado en Puerto Rico por su resistencia al gorgojo común del frijol ha demostrado ser una fuente eficaz de resistencia a las poblaciones de gorgojo común del frijol en Tanzania (Myers et al., 2021) y Zambia (Mazalá, 2023). Beaver et al. (2024) informaron que la línea de mejoramiento de frijol negro PR1303-129 resistente a brúquidos expresó resistencia al gorgojo común del frijol en Puerto Rico y Guatemala y al gorgojo mexicano del frijol en Honduras y la República Dominicana.

Tampoco se ha determinado si o con qué rapidez los gorgojos pueden desarrollar tolerancia y reproducirse en las semillas de cultivares resistentes. Mayunga et al. (2023) encontraron poca variabilidad genética intraespecífica entre muestras de gorgojos del frijol común y mexicano recolectadas en Tanzania. Los autores señalaron que la falta de variabilidad puede deberse en parte al comercio de frijoles y al movimiento de semillas infestadas dentro del país.

Los marcadores moleculares deben ser eficaces en la selección de resistencia en diferentes acervos genéticos y clases de frijol comercializadas. Se necesita una mejor comprensión de los mecanismos y la genética de las fuentes de resistencia para desarrollar estrategias de selección más efectivas.

Las prácticas agronómicas, como cosechando plantas tan pronto como maduren, y las características morfológicas, como hábitos de crecimiento determinados (tipo I) o indeterminados erectos (tipo IIA), pueden ayudar a evitar la exposición del cultivo de frijol al gorgojo común del frijol en el campo y pueden complementar la resistencia genética al reducir la presión inicial de la población de plagas durante el almacenamiento.

Los efectos potenciales de la introgresión de la resistencia de los brúquidos sobre la expresión de otras características merecen más estudio. Kusolwa et al. (2016) informaron que la semilla de la línea andina resistente a brúquidos AO-1012-29-3-3A tenía mayores niveles de treonina, prolina, alanina, valina, lisina, metionina y proteína cruda en comparación con el cultivar testigo 'Badillo'. Mazalá et al. (2023) informaron que la resistencia a los brúquidos no afectó el tiempo de cocción de líneas de frijol andino. Sin embargo, estudios sensoriales adicionales para sabor, textura y otras características pueden garantizar que estas variedades resistentes no tendrán problemas de aceptabilidad por los consumidores.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a Eduardo Melgar por corregir la versión en español de este documento.

CITAS Y REFERENCIAS ADICIONALES

- Acosta-Gallegos, J.A., Quintero, C., Vargas, J., Toro, O., Tohme, J., & Cardona, C. (1998). A new variant of arcelin in wild common bean, *Phaseolus vulgaris* L., from southern Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 45, 235–242.
- Araújo Soares, M., Dias Quintela, E., Moura Mascarin, G. & Arthurs, S.P. (2014). Effect of temperature on the development and feeding behavior of *Acanthoscelides obtectus* (Chrysomelidae: Bruchinae) on dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.) *Journal of Stored Products Research*. 61, 90-96.
- Back, E.A. & Duckett, A.B. 1918. Bean and Pea Weevils. Farmers' Bulletin 983. United States Department of Agriculture. 24 p.
- Barrera, S., Berny Mier y Teran, J.C., Diaz, J., Leon, R., Beebe, S., & Urrea, C. A. (2020). Identification and introgression of drought and heat adaptation from tepary beans to improve elite common bean backgrounds. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 63, 21–22.
- Baldin, E.L.L., Lara, F.M., Camargo, R.S. & Pannuti, L.E.R. (2017). Characterization of resistance to the bean weevil *Acanthoscelides obtectus* Say, 1831 (Coleoptera: Bruchidae) in common bean Genotypes. *Arthropod-Plant Interactions* 11, 861–870.
- Beaver, J. S., González, A., Mateo, B., Godoy Lutz, G., Miranda, A., Rosas, J. C. & Porch, T. G. (2024). Release of multiple virus and bruchid resistant Mesoamerican bean germplasm lines PR1303-129 and PR1943-44. *J. Plant Reg.* 18, 149-156.
- Blair M.W., Prieto S., Díaz L.M., Buendía H.F. & Cardona C. (2010). Linkage disequilibrium at the APA insecticidal seed protein locus of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *BMC Plant Biol.* 10, 79.
- Blair M.W., Muñoz C., Garza R. & Cardona C. (2006). Molecular mapping of genes for resistance to the bean pod weevil (*Apion godmani* Wagner) in common bean. *Theor. Appl. Genet.* 112, 913-23.
- Blair MW, Muñoz C, Buendía HF, Flower J, Bueno JM, Cardona C. 2010. Genetic mapping of microsatellite markers around the arcelin bruchid resistance locus in common bean. *Theor Appl Genet.* 121, 393–402.
- Bornowski, N., Hart, J. P., Palacios, A.V., Ogg, B., Brick, M.A., Hamilton, J.P., Beaver, J.S., Buell, C. R., & Porch, T. (2023). Genetic variation in a tepary bean (*Phaseolus acutifolius* A. Gray) diversity panel reveals loci associated with biotic stress resistance. *The Plant Genome*, 16, e20363. <https://doi.org/10.1002/tpg2.2036>
- Cardona, C. (1989). Insect and other invertebrate bean pests in Latin America. p. 505-570. *In* Bean Production Problems in the Tropics. Schwartz, H.F. & Pastor Corrales, M.A. (eds). CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical), Cali, Colombia. 726 p.
- Cardona, C., Kornegay, J., Posso, C.E., Morales, F. & Ramirez, H. (1990). Comparative value of four arcelin variants in the development of dry bean lines resistant to the Mexican bean weevil. *Entomol. Exp. Appl.* 56, 197-206.
- Cardona C., Posso C.E., Kornegay J., Valor J. & Serrano M. (1989) Antibiosis effects of wild dry bean accessions on the Mexican bean weevil and the bean weevil (Coleoptera: Bruchidae). *J Econ Entomol.* 82, 310–315
- Duarte M.A.G., Cabral G.B., Ibrahim A.B. & Aragão F.J.L. (2018). An overview of the APA locus and arcelin proteins and their biotechnological potential in the control of bruchids. *Agri Gene.* 8, 57–62.

- Garza R., Vera J., Cardona C., Barcenas N. & Singh S.P. (2001) Hypersensitive response of beans to *Apion godmani* (Coleoptera: Curculionidae). *J. Econ. Entomol.* 94, 958–962.
- Harmsen, R.H. (1989). Bruchid resistance and agronomic traits of cultivated bean lines (*Phaseolus vulgaris* L.) containing arcelin seed protein alleles from wild beans. Ph.D. Thesis (Diss. Abstr.) University of Wisconsin, Madison.
- Hartweck, L.M. and T.C. Osborn. (1997a). Altering protein composition by genetically removing phaseolin from common bean seeds containing arcelin or phytohemagglutinin. *Theor. Appl. Genet.* 95, 1012-1017.
- Hartweck, L.M, Cardona, C. & Osborn, T.C. (1997b). Bruchid resistance of common bean lines having an altered seed protein composition. *Theor. Applied Genet.* 95, 1018-1023.
- Ishimoto M., Suzuki K., Iwanaga M., Kikuchi F., Kitamura K. (1995) Variation of seed α -amylase inhibitors in the common bean. *Theor. Appl. Genet.* 90, 425–429.
- Kamfwa K., Beaver J.S., Cichy K.A., Kelly J.D. (2018). QTL mapping of resistance to bean weevil in common bean. *Crop Sci.* 58, 1–9.
- Kornegay, J., and C. Cardona. (1991). Inheritance of resistance to *A. obtectus* in a wild common bean accession crossed to commercial bean cultivars. *Euphytica* 52, 103–111.
- Kornegay J., Cardona C., Posso C.E. (1993). Inheritance of resistance to Mexican bean weevil in common bean, determined by bioassay and biochemical tests. *Crop Sci.* 33, 589–594.
- Kusolwa, P.M., Myers, J.R., Porch, T.G., Trukhina, Y., González-Vélez, A. & Beaver, J. S. (2016). Registration of AO-1012-29-3-3A red kidney bean germplasm line with bean weevil, BCMV, and BCMNV resistance. *J. Plant Reg.* 10, 149-153.
- Kusolwa, P.M. and J.R. Myers. (2011). Seed storage proteins ARL2 and its variants from the APA locus of wild tepary bean G40199 confers resistance to *A. obtectus* when expressed in common beans. *African Crop Sci. J.* 19, 255-265.
- Kusolwa, P.M., Davis, J. & Myers, J.R. (2009). Transfer of the Arcelin-Phytohaemagglutinin- α Amylase inhibitor seed protein locus from tepary bean (*Phaseolus acutifolius* A. Gray) to common bean (*P. vulgaris* L.). *Biotechnology* 8, 285-295.
- Li, X., Tang, Y., Wang, L., Chang, Y., Wu, J. & Wang S. (2022). QTL mapping and identification of genes associated with the resistance to *Acanthoscelides obtectus* in cultivated common bean using a high-density genetic linkage map. *BMC Plant Biol.* 22, 260.
- Lioi, L., Galasso, I., Lanave, C., Daminati, M.G., Bollini R. & Sparvoli F. (2007). Evolutionary analysis of the APA genes in the Phaseolus genus: wild and cultivated bean species as sources of lectin-related resistance factors? *Theor. Appl. Genet.* 115, 959–970.
- Lioi L, Sparvoli F, Galasso I, Lanave C, Bollini R. (2003). Lectin-related resistance factors against bruchids evolved through a number of duplication events. *Theor. Appl. Genet.* 107, 14–22.
- Mateo, B. (2016). Selección de líneas de frijol que combinan resistencia al gorgojo común con resistencia a los virus BGYMV, BCMV y BCMNV. M.S. Thesis, Univ. of Puerto Rico, Mayagüez, Puerto Rico.
- Mayunga, E., Mbogo Kusolwa, P., & Chilagane, L.A. (2023). Genetic diversity of common bean bruchids (*Acanthoscelides obtectus* and *Zabrotes subfasciatus*) from different bean growing regions of Tanzania. *J. Current Opinion Crop Sci.* 4, 13-24.
- Mazaheri, L.I. (2018) development of a molecular marker to track APA G40199 introgression in common bean for bruchid resistance. M.S. Thesis. North Dakota State University. Fargo, ND. 50 p.

- Mazala, M. 2023. Agronomic and cooking characteristics of common bean genotypes with bruchid resistance and molecular marker validation. M.S. Thesis. North Dakota State University.
- Mazala, M., McClean, P., Lee, R., Erfatpour, M., Kamfwa, K., Chinji, M., Hamabwe, S., Kuwabo, K., Urrea, C.A., Beaver, J.S. & Osorno, J.M. 2023. Agronomic and cooking characteristics of common bean genotypes with bruchid resistance and molecular marker validation. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 66, 45-46.
- Mishra, S.K., Macedo, M.L.R., Panda, S.K. & Panigrahi, J. (2018). Bruchid pest management in pulses: past practices, present status, and use of modern breeding tools for development of resistant varieties. *Annals of Applied Biology* 172, 4-19.
- Myers, J.R., Kusolwa, P.M. & Beaver, J.S. (2021). Breeding the common bean for weevil resistance. *Chronica Horticulturae* 61, 16-20.
- Mbogo K.P., Davis J., Myers J.R. (2009). Transfer of the arcelinphytohaemagglutinin- α amylase inhibitor seed protein locus from tepary bean (*Phaseolus acutifolius* a. gray) to common bean (*P. vulgaris* L.). *Biotechnology*. 8, 285–95.
- Osborn, T.C., Hartweck, L.M., Harmsen, R.H., Vogelzang, R.D. Kmiecik, K.A. & Bliss, F.A. (2003). Registration of *Phaseolus vulgaris* genetic stocks with altered seed protein compositions. *Crop Sci.* 43, 1570-1571.
- Osborn, T.C., Blake, T., Gepts, P. & Bliss, F.A. (1986). Bean arcelin 2. Genetic variation, inheritance, and linkage relationships of a novel seed protein of *Phaseolus vulgaris* L. *Theor. Appl. Genet.* 71, 847-855.
- Pandurangan, S., Diapari, M., Yin, F., Munholland, S., Perry, G.E., Chapman, B.P., Huang, S., Sparvoli, F., Bollini, R., Crosby, W.L., Pauls, K.P. & Marsolais, F. (2016) Genomic Analysis of Storage Protein Deficiency in Genetically Related Lines of Common Bean (*Phaseolus vulgaris*). *Front. Plant Sci.* 7, 389. doi: 10.3389/fpls.2016.00389.
- Porch, T.G. & Beaver, J.S. (2022). Response of tepary bean breeding lines and entries of the tepary diversity panel (TDP) when infested with the common bean weevil (*Acanthoscelides obtectus*). *Ann. Rep. of the Bean Improv. Coop.* 65, 117-118.
- Schoonhoven, A. v. and Cardona, C. 1982. Low levels of resistance to the Mexican bean weevil in dry beans. *J. Econ. Entomol.* 75, 567-569.
- Schmale, I., Wäckers, F.L., Cardona, C., & Dorn, S. 2002. Field Infestation of *Phaseolus vulgaris* by *Acanthoscelides obtectus* (Coleoptera: Bruchidae), Parasitoid Abundance, and Consequences for Storage Pest Control. *Environmental Entomology* 31, 859-863
- Taylor, M., Chapman, R., Beyaert, R., Hernández-Sebastià, C. & Marsolais, F. (2008). Seed storage protein deficiency improves sulfur amino acid content in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.): Redirection of sulfur from gamma-glutamyl-S-methyl-cysteine. *J. Agric. Food Chem.* 56, 5647-5654.
- Tigist, S. G., Raatz, B., Assefa, A., Melis, R., Sibiya, J., Keneni, G., Mukankusi, C., Fenta, B., Ketema, S., & Tsegaye, D. (2021). Introgression of bruchid (*Zabrotes subfasciatus*) resistance into small red common bean (*Phaseolus vulgaris*) background and validation of the BRU_00261 (snpPV0007) resistance marker. *Plant Breeding*, 140, 1081-1089.
- Tigist, S.G., Melis, R., Sibiya, J., & Keneni, G. (2018). Evaluation of different Ethiopian common bean, *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) genotypes for host resistance to the Mexican bean weevil, *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae). *International J. Tropical Insect Sci.* 38, 1-15.

- Velten G., Rott A.S., Cardona C. & Dorn S. (2007). The inhibitory effect of the natural seed storage protein arcelin on the development of *Acanthoscelides obtectus*. *J. Stored Prod. Res.* 43, 550–557.
- Viscarra-Torrice, R. C., Pajak, A., Garzon, A. S., Zhang, B, Pandurangan, S., Diapari, M., Song, Q., Conner, R. L., House, J. D., Miklas, P. N., Hou, A., & Marsolais, F. (2021). Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) with increased cysteine and methionine concentration. *Legume Science*, 3(3), e103. <https://doi.org/10.1002/leg3.103>.
- Yus-Ramos, R. 2014. Nueva sinonimia de la familia Bruchidae y comentarios sobre el origen de este nombre de familia (Coleoptera). *Boletín de la Asociación Española de Entomología* 38, 341–349.
- Zaugg, I., Magni, C., Panzeri, D., Daminati, M.G., Bollini, R., Benrey, B., Bacher, S. & Sparvoli, F. (2012). QUES, a new *Phaseolus vulgaris* genotype resistant to common bean weevils, contains the Arcelin-8 allele coding for new lectin-related variants. *Theor. Appl. Genet.* 126, 647-661.