FONDO EUROPEO DE DESENVOLVEMENTO REXIONAL
"Unha maneira de facer Europa"
FONDO SOCIAL EUROPEO
"O FSE inviste no teu futuro"

Recombinantes naturales del acervo genético Mesoamericano y su implicación en la evolución y genética de la especie *Phaseolus vulgaris* L.

Memoria para optar al título de doctora en Biología, que presenta la licenciada en Biología

Soledad Saburido

Pontevedra, 29 de Septiembre de 2011

FONDO EUROPEO DE DESENVOLVEMENTO REXIONAL
"Unha maneira de facer Europa"
FONDO SOCIAL EUROPEO
"O FSE inviste no teu futuro"

Dra. MARTA SANTALLA FERRADÁS, Investigadora Científica del CSIC, Dra. MARÍA DE LA FUENTE MARTÍNEZ, Investigadora "Isabel Barreto" en el CSIC y Dr. ANTONIO M. DE RON PEDREIRA, Profesor de Investigación del CSIC (Pontevedra, España), Co-Directores de la investigación en la Misión Biológica de Galicia y Dr. GONZALO ÁLVAREZ JURADO, Catedrático de la USC (Santiago de Compostela, España), Tutor de la investigación,

CERTIFICAMOS:

Que la investigación recogida en la Memoria que lleva por título "Recombinantes naturales del acervo genético Mesoamericano y su implicación en la evolución y genética de la especie *Phaseolus vulgaris* L.", de la que es autora MARÍA SOLEDAD SABURIDO ÁLVAREZ, ha sido realizada bajo nuestra dirección.

Y considerando que representa un trabajo de Tesis Doctoral, autorizamos su presentación en el Departamento de Genética de la Universidad de Santiago de Compostela (España).

Marta Santalla María De la Fuente Antonio M. De Ron Gonzalo Álvarez

Esta investigación ha sido financiada mediante los proyectos AGL2008-2091 e INCITE07PXI403088ES.

El contenido de este trabajo no podrá reproducirse, ya sea todo o en parte, bajo ningún tipo de soporte, sin la autorización expresa de los responsables de los mencionados proyectos, Dra. Marta Santalla Ferradás y Dr. Antonio M. de Ron Pedreira.

Y para que conste a los efectos oportunos, firmamos este documento en Pontevedra, a 29 de Septiembre del 2011.

Marta Santalla

Antonio M. De Ron

Soledad Saburido

"Por lo general se cree que tener un objetivo marcado es algo bueno:
que la persona sabe lo que quiere y que lo persigue;
por otra parte, sin embargo, tal situación le impone unas anteojeras,
como las de los caballos: ve única y exclusivamente su objetivo y nada más.
Y ocurre, por el contrario, que lo que está más allá,
lo que sale del límite impuesto en amplitud y profundidad
puede resultar mucho más interesante e importante.
A fin de cuentas, entrar en un mundo diferente
significa penetrar en un misterio,
y ese misterio puede guardar muchos laberintos y recovecos,
¡tantos enigmas e incógnitas!"

Ébano*, Ryszard Kapuscinski*

Agradecimientos

En primer lugar me gustaría expresar mi agradecimiento a la Dra. Marta Santalla, a la Dra. María De La Fuente y al Dr. Antonio De Ron, por su labor de dirección del presente trabajo, sus consejos y su ayuda en la realización del mismo.

Agradezco al Dr. Pedro Revilla, director de la Misión Biológica de Galicia, al Consejo Superior de Investigaciones Científicas, a la Xunta de Galicia, a la Diputación Provincial de Pontevedra y a la Universidad de Santiago de Compostela, especialmente a mi tutor, el Dr. Gonzalo Álvarez, el haberme facilitado los medios necesarios para llevar a cabo este trabajo.

Quisiera agradecer al Prof. Phillip Miklas y a su equipo del ARS-USDA, que me acogieron durante mi estancia en Washington y especialmente a la familia del Prof. Miklas, por hacerme sentir como en mi casa y compartir conmigo la celebración de acción de gracias a orillas del Pacífico.

También quisiera agradecer al Dr. Fernando Yuste, por su desinteresada disposición a la hora de resolver las dudas que me iban surgiendo en la última fase de la tesis.

Quisiera citar de nuevo a la Dra. María de la Fuente, por haberme brindado su confianza, su cariño, y sobre todo por su humor, su locura sana, sus abrazos, y estar siempre disponible para resolver cualquier duda. Gracias. Deseo agradecer también a la Dra. Ana Paula Rodiño, por ayudarme tanto con el análisis de calidad, por su sencillez y por los ánimos que siempre me ha dado. A la Dra. Ana Mª González, por sus consejos, por hacerme reír y por ofrecerme siempre chocolate!. También a la Dra. Mar Vilanova, por los ánimos y su cercanía. Y al Dr. Antón Masa, por su cariño.

Agradecimientos

Le doy las gracias a todo el personal de la Misión Biológica de Galicia que me han ayudado mucho y siempre me han dedicado una sonrisa, especialmente a las "mujeres y hombres de campo", ¡trabajadores incansables!. También quisiera agradecer a Rosa y a Benicio la compañía durante las largas tardes en el centro, en especial a Rosa por el cariño que siempre me ha demostrado. A los conserjes Jesús y Paco, en especial a Paco por su sencillez y la confianza que me ha brindado desde el primer momento. Quisiera recordar también a Reme, a Dori y a Luz, que colaboraron con parte de este trabajo. A mi compañero, Fernando Samayoa, por lo compartido, por su apoyo y por tener siempre un ratito para escucharme, gracias!. A todos los estudiantes de prácticas que me acompañaron en las intensas recogidas de datos en el campo, gracias.

Quiero agradecer a mis compañeras por tan buenos momentos compartidos! A la Dra. Pilar Canosa, que me ha tratado con cariño y dulzura, por los descansos a media tarde, por los abrazos, gracias Pili. A Iria Otero e Iria Rodríguez, por su sonrisa y sus constantes ánimos. A Silvia Carles, por su cariño y su ayuda con el trabajo de laboratorio. A Elisa Pérez, por su ayuda con los ensayos de campo, siempre con una sonrisa…o con un cubo de agua!!. Y muy especialmente a Andrea Castro y a María Lores, que desde que llegué me ofrecieron su confianza y su cariño, y con el tiempo se han convertido en más que compañeras de trabajo. Gracias Andrea por tus abrazos, por tu sonrisa a las ocho de la mañana, por los bocatas de las 11 y por ser tan cariñosa. Gracias María por tu empeño en que esta tesis saliese adelante, por los bailes y las risas, por tu impecable trabajo y por tu fuerza, sabes que esta tesis es tuya también y sin ti hubiera sido imposible! Os quiero chicas!

Agradecimientos

Y por encima de todo quiero dar las gracias a toda mi familia, especialmente a mi madre, Soledad Álvarez. Todo este esfuerzo está dedicado a ella, por enseñarme a ser independiente, a levantarme tras la caída, a ser fuerte. Por enseñarme a luchar. Y como no, a Javier Vázquez y a sus hijas, Emma y Susana, por hacerla tan feliz y acompañarla siempre. A mi hermano, Carlos Saburido, por la vida que hemos compartido y que además de aportar su arte en la portada de esta tesis, siempre me ha regalado su apoyo incondicional, sus sabios consejos, sus reflexiones y su comprensión.

Y quiero dar las gracias a mi familia de la vida, aquellas y aquellos que siempre han confiado en mí y me han dado la fuerza necesaria para seguir adelante: Itziar Soneyra, hermana del alma, gracias por estos más de 25 años a mi lado, por estar siempre disponible para escucharme pacientemente y tranquilizarme en los momentos más difíciles, gracias por todo lo que me has ayudado y por los respiros. Irene Malvárez y Matías González, mis luceros en la distancia, gracias por el amor y la paz, por la comprensión, por haber compartido conmigo tan buenos momentos, y por hacerme tía al fin!, espero abrazar pronto a Elunei, *"regalo del cielo"*. Mi pequeña Catalina Araújo, gracias por tantos momentos compartidos, por tu alegría y positividad, por el inolvidable viaje al Cabo de Gata, por darme fuerza para continuar y por estar siempre, aunque nos separe un océano. Iria Santos, mi loca, con sus llamadas y sus visitas fugaces, siempre presente de alguna forma, dándome cariño. Alba Blanco, por su arte, el apoyo y la comprensión constante. Elisabeth García, por transmitirme su fuerza en cada abrazo, y por haber querido colaborar con los diseños que separan los capítulos de esta tesis. Gracias Colibrí. María Meijón, por su cariño, por su gran personalidad y la dulzura con que siempre me ha tratado. La incansable Cristina Malvárez, nuestra Mama África, por su energía, su luz, su

fuerza y el empuje que me ha aportado. Esther Morgade, con sus sabios consejos y sus abrazos. Esther Estévez, por estar cerca a pesar de la distancia, por los intensos veranos y por su sensibilidad. Y también al sonriente Iñaki Ruíz. Gracias Silvia Tuñas, *mon guerrier de la lumière*, por tus mimos y ronroneos. Gracias Lidia Castrillón y Fredinho, por traer la música, los colores, por enseñarnos a todos que *bobeira* é *não viver a realidade*. Gracias a todas las africanas, por la energía compartida, por el poder de la risa y por darme la liberación que en ocasiones he necesitado. Gracias Uxío González y Paula Jamardo, por las visitas, el cariño, las tardes al sol y por dejarme participar de las sorpresas!!. Gracias Javier Malvárez por tratarme siempre con tanto respeto. Gracias Edu Cividanes por estar siempre pendiente.

Y por último, quiero dar mis más sinceras gracias a Javier González, por su amor, por soportar las continuas ausencias, por tratar de ayudarme a comprender este mundo loco, por cuidarme y abrazarme en los peores momentos de este duro camino. Te quiero. Gracias, siempre.

Resumen

La judía común es una de las leguminosas de grano de mayor importancia económica para la alimentación humana, ya que es una importante fuente de hidratos de carbono, proteínas, algunas vitaminas (niacina, riboflavina, ácido fólico y tiamina), minerales (hierro, zinc, potasio y magnesio) y fibra. Esta especie experimentó su evolución y domesticación en dos centros de diversificación genéticamente aislados: Mesoamericano (México y América central) y Andino (Sur de Perú, Bolivia y Noroeste de Argentina). Este germoplasma se adaptó a nuevos ambientes durante su introducción en la Península Ibérica, y se dio el cultivo de germoplasma de ambos acervos genéticos en proximidad, favoreciendo una recombinación genética entre ellos, y apareciendo formas genéticamente intermedias que presentan fenotipos tanto Mesoamericanos como Andinos, que podrían servir como material puente entre los dos acervos genéticos y mejorar germoplasma de origen Mesoamericano y/o Andino.

Los objetivos de este trabajo de investigación fueron conocer la posible contribución genética de las formas intermedias a la mejora de los acervos genéticos Andino y/o Mesoamericano. Se desarrollaron cuatro poblaciones RIL ($F_{2:7}$) a partir de un programa SSD mediante cruzamientos inter-acervos e intra-acervos, utilizando como parentales genotipos recombinantes y cultivares Andinos y Mesoamericanos. Las poblaciones RILs se evaluaron en diferentes ambientes para caracteres fenotípicos de floración, arquitectura de planta, morfológicos y de calidad de grano y vaina. Además, se realizó el genotipado de las poblaciones RIL mediante marcadores morfológicos y tipo SSR, y se desarrollaron mapas de ligamiento, donde se ubicaron los QTLs identificados. Algunos QTLs se detectaron en varios ambientes y en más de una población, lo que indicaría la consistencia de estos y su potencial uso en MAS. Se estudiaron las homologías presentes en los mapas de cada población y se desarrolló un mapa integrado con 49 marcadores SSR y una longitud de 329,2 cM, en el que se identificaron los GLs 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 10 y un GL desconocido. Se localizó el locus *tor* en el GL 6, que no se encontró localizado en trabajos previos. El genotipo PHA-0399 contribuye genéticamente a la mejora de caracteres de tamaño de vaina y grano y también de rendimiento en el genotipo Andino Beluga, pero no tanto en el genotipo Mesoamericano Matterhorn, por lo que podríamos decir que se están superando las incompatibilidades del cruzamiento entre acervos genéticos diferentes.

Abstract

The common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is one of the major grain legumes of economic importance for human consumption because it is an important source of carbohydrates, protein, some vitamins (niacin, riboflavin, folic acid and thiamine), minerals (iron, zinc, potassium and magnesium) and fiber. This species experienced its evolution and domestication in two genetically isolated centers of diversification: Mesoamerica (Mexico and Central America) and the Andes (southern Peru, Bolivia and northwestern Argentina). This germplasm experienced an adaptation to new environments during their introduction on the Iberian Peninsula, growing germplasm of both gene pools in proximity, favoring a genetic recombination between them. This gave rise to the appearance of genetically intermediate forms that have both Mesoamerican and Andean phenotypes, which can serve as bridge parents between the two gene pools to avoid the genetic barrier existing in the hybridization. Therefore, these intermediate forms may help to improve the germplasm of Mesoamerican origin and/or Andean.

The objectives of this research were to known the genetic contribution to the improvement of the intermediate forms of the Andean and Mesoamerican pools. Four RIL populations were developed from an SSD program based on inter- and intra-pool crosses performed using recombinants and Andean and Mesoamerican cultivars as parental. RIL populations were evaluated in different environments for the following phenotypic traits: flowering, plant architecture and morphological and quality grain and pod traits. Genotyping of RIL populations was also performed using morphological and SSR markers, and the identified QTLs were located in linkage maps. Some QTL were detected for several environments and in more than one population, which supports their consistency and their potential use in MAS. Map homologies were investigated and a integrated map with 49 SSR markers and a 329,2 cM length was constructed. In this map we could identify GLs 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9 and 10, and an unknown GL. Locus *tor* was mapped in GL 6, something not previously reported. PHA-0399 genotype genetically contributes to the improvement of pod and grain size, and moreover to the yield of the Beluga Andean genotype, having a lesser contribution in the Mesoamerican genotype Matterhorn. This could imply that crossing incompatibilities between different genetic pools are being overcome.

1. INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

1.1. La judía común: origen, importancia y mejora genética de la especie 1

1.1.1. Origen e historia 1

1.1.2. Importancia económica 3

1.1.3. Mejora genética: objetivos y logros 6

1.2. Marcadores moleculares basados en secuencias de ADN en judía común 10

1.2.1. RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) 10

1.2.2. RAPD (Random Amplification of Polymorphic DNA) 11

1.2.3. SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) 11

1.2.4. AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) 12

1.2.5. Microsatélites o SSR (Simple Sequence Repeats) 13

1.2.6. SNP (Single Nucleotide Polymorphism) 14

1.3. Mapas genéticos en judía común: mapa de ligamiento y mapa físico 15

1.3.1. Mapeo de ligamiento: antes de 1990 16

1.3.2. Mapeo de ligamiento: después de 1990 18

1.3.2.1. Mapa de integración 24

1.3.3. Mapas físicos 26

1.4. Marcaje y mapeo de genes favorables y QTLs de importancia económica 27

1.4.1. Selección de la población de mapeo 28

1.4.2. Genotipado de la población de mapeo 29

1.4.3. Análisis estadístico 30

1.5. QTLs de importancia económica en judía común 34

1.5.1. Caracteres agronómicos 34

1.5.2. Caracteres de calidad 35

1.5.3. Resistencia a enfermedades 36

1.5.3.1. Enfermedades fúngicas 36

1.5.3.2. Enfermedades bacterianas 46

1.5.3.3. Enfermedades víricas 47

1.6. Antecedentes 48

1.7. Objetivos 49
1.7.1. Objetivos específicos 49
2. MATERIAL Y MÉTODOS
2.1. Material genético 51
2.1.1. Poblaciones Recombinantes Cosanguíneas 51
2.1.2. Testigos de referencia de acervo genético 53
2.2. Diseño experimental: Ensayos agronómicos 53
2.3. Evaluación fenotípica: agronómica, de acervo genético y de calidad de grano 55
2.3.1. Caracteres agronómicos indicativos de precocidad 55
2.3.2. Caracteres agronómicos indicativos de la arquitectura de la planta 56
2.3.3. Caracteres indicativos de acervo genético 57
2.3.4. Caracteres agronómicos indicativos del tamaño de vaina y grano 58
2.3.5. Caracteres agronómicos indicativos del rendimiento del grano 59
2.3.6. Caracteres de calidad física del grano 59
2.4. Análisis de microsatélites 61
2.4.1. Extracción de ADN genómico 61
2.4.2. Cuantificación de ADN genómico 63
2.4.3. Selección de los marcadores microsatélites polimórficos 63
2.4.4. Amplificación de los microsatélites mediante PCR 71
2.4.5. Análisis de los productos amplificados por PCR 72
2.5. Análisis estadístico 75
2.5.1. Análisis de datos fenotípicos 75
2.5.1.1. Estadística descriptiva y distribución de las poblaciones 75
2.5.1.2. Análisis de varianza 75
2.5.1.3. Correlaciones entre caracteres 77
2.5.2. Análisis de ligamiento 77
2.5.3. Identificación de QTLs 78
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN
3.1. Análisis de datos fenotípicos: ajuste a la normalidad y análisis de varianza 81

3.1.1. Caracteres de precocidad 81
3.1.1.1. Poblaciones inter-acervos 82
3.1.1.1.1. Beluga/PHA-0399 83
3.1.1.1.2. PHA-0419/Beluga 87
3.1.1.2. Poblaciones intra-acervos 91
3.1.1.2.1. Matterhorn/PHA-0399 91
3.1.1.2.2. PHA-0419/Matterhorn 94
3.1.2. Caracteres de arquitectura de la planta 97
3.1.2.1. Poblaciones inter-acervos 99
3.1.2.1.1. Beluga/PHA-0399 99
3.1.2.1.2. PHA-0419/Beluga 102
3.1.2.2. Poblaciones intra-acervos 103
3.1.2.2.1. Matterhorn/PHA-0399 105
3.1.2.2.2. PHA-0419/Matterhorn 107
3.1.3. Caracteres de acervo genético 109
3.1.3.1. Poblaciones inter-acervos 110
3.1.3.1.1. Beluga/PHA-0399 110
3.1.3.1.2. PHA-0419/Beluga 114
3.1.3.2. Poblaciones intra-acervos 117
3.1.3.2.1. Matterhorn/PHA-0399 117
3.1.3.2.2. PHA-0419/Matterhorn 121
3.1.4. Caracteres de tamaño de vaina y grano 124
3.1.4.1. Poblaciones inter-acervos 125
3.1.4.1.1. Beluga/PHA-0399 125
3.1.4.1.2. PHA-0419/Beluga 130
3.1.4.2. Poblaciones intra-acervos 134
3.1.4.2.1. Matterhorn/PHA-0399 134
3.1.4.2.2. PHA-0419/Matterhorn 139
3.1.5. Caracteres de rendimiento del grano 143
3.1.5.1. Poblaciones inter-acervos 144

3.1.5.1.1. Beluga/PHA-0399 144
3.1.5.1.2. PHA-0419/Beluga 146
3.1.5.2. Poblaciones intra-acervos 148
3.1.5.2.1. Matterhorn/PHA-0399 149
3.1.5.2.2. PHA-0419/Matterhorn 151
3.1.6. Caracteres de calidad del grano 153
3.1.6.1. Poblaciones inter-acervos 154
3.1.6.1.1. Beluga/PHA-0399 154
3.1.6.1.2. PHA-0419/Beluga 154
3.1.6.2. Poblaciones intra-acervos 157
3.1.6.2.1. Matterhorn/PHA-0399 157
3.1.6.2.2. PHA-0419/Matterhorn 157
3.2. Efecto del ambiente e interacción genotipo y ambiente 160
3.2.1. Caracteres de precocidad 161
3.2.1.1. Poblaciones inter-acervos 161
3.2.1.2. Poblaciones intra-acervos 161
3.2.2. Caracteres de arquitectura de la planta 163
3.2.2.1. Poblaciones inter-acervos 163
3.2.2.2. Poblaciones intra-acervos 163
3.2.3. Caracteres indicativos de acervo genético 164
3.2.3.1. Poblaciones inter-acervos 164
3.2.3.2. Poblaciones intra-acervos 165
3.2.4. Caracteres de tamaño de vaina y grano 166
3.2.4.1. Poblaciones inter-acervos 166
3.2.4.2. Poblaciones intra-acervos 166
3.2.5. Caracteres de rendimiento del grano 168
3.2.5.1. Poblaciones inter-acervos 168
3.2.5.2. Poblaciones intra-acervos 168
3.2.6. Caracteres de calidad física del grano 169
3.2.6.1. Poblaciones inter-acervos 169

3.2.6.2. Poblaciones intra-acervos 169
3.3. Correlaciones entre caracteres 170
3.3.1. Poblaciones inter-acervos 171
3.3.1.1. Beluga/PHA-0399 171
3.3.1.2. PHA-0419/Beluga 172
3.3.2. Poblaciones intra-acervos 174
3.3.2.1. Matterhorn/PHA-0399 174
3.3.2.2. PHA-0419/Matterhorn 175
3.4. Genotipado de los microsatélites 176
3.4.1. Genotipado en las poblaciones inter-acervos 177
3.4.1.1. Beluga/PHA-0399 177
3.4.1.2. PHA-0419/Beluga 178
3.4.2. Genotipado en las poblaciones intra-acervos 178
3.4.2.1. Matterhorn/PHA-0399 178
3.4.2.2. PHA-0419/Matterhorn 178
3.5. Análisis de ligamiento 179
3.5.1. Poblaciones inter-acervos 181
3.5.1.2. Beluga/PHA-0399 181
3.5.1.2. PHA-0419/Beluga 185
3.5.2. Poblaciones intra-acervos 189
3.5.2.1. Matterhorn/PHA-0399 189
3.5.2.2. PHA-0419/Matterhorn 192
3.5.3. Mapa de ligamiento integrado 194
3.6. Identificación de QTLs 198
3.6.1. Poblaciones inter-acervos 199
3.6.1.1. Beluga/PHA-0399 200
3.6.1.1.1. Precocidad 200
3.6.1.1.2. Arquitectura de la planta 201
3.6.1.1.3. Acervo genético 202
3.6.1.1.4. Tamaño de vaina y grano 202

3.6.1.1.5. Rendimiento del grano 203
3.6.1.2. PHA-0419/Beluga 207
3.6.1.2.1. Precocidad 207
3.6.1.2.2. Arquitectura de la planta 208
3.6.1.2.3. Acervo genético 208
3.6.1.2.4. Tamaño de vaina y grano 209
3.6.1.2.5. Rendimiento del grano 210
3.6.2. Poblaciones intra-acervos 216
3.6.2.1. Matterhorn/PHA-0399 217
3.6.2.1.1. Arquitectura de la planta 217
3.5.2.1.2. Acervo genético 218
3.6.2.1.3. Tamaño de vaina y grano 218
3.6.2.1.4. Rendimiento del grano 221
3.6.2.2. PHA-0419/Matterhorn 223
3.6.2.2.1. Precocidad 223
3.6.2.2.2. Arquitectura de la planta 223
3.6.2.2.3. Acervo genético 224
3.6.2.2.4. Tamaño de vaina y grano 224
3.6.2.2.5. Rendimiento del grano 227
3.6.2.2.6. Calidad física del grano 230
4. DISCUSIÓN GLOBAL Y CONCLUSIONES
4.1. Discusión global 231
4.2. Conclusiones 238
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS 239
ANEXO I 281

ÍNDICE DE TABLAS

1. INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES Y OBJETIVOS.

Tabla 1.1. Consumo y producción de judía común en diferentes países. 5

Tabla 1.2. Ejemplos de marcadores SCAR ligados a genes y QTLs de resistencia a enfermedades en judía común. 12

Tabla 1.3. Poblaciones de judía común mapeadas y caracteres mapeados desde 1992 hasta la actualidad. 20

Tabla 1.4. Correspondencia entre la nueva nomenclatura de los GLs y nomenclaturas previas 26

Tabla 1.5. Características de librerías BAC en judía común 27

Tabla 1.6. Frecuencias de segregación de los marcadores moleculares en diferentes poblaciones de mapeo 29

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Tabla 2.1. Características fenotípicas y genotípicas de las líneas puras de judía común utilizadas para desarrollar las poblaciones RILs. 52

Tabla 2.2. Ensayos realizados en cada población y su código de ambiente (Año y Localidad). 54

Tabla 2.3. Marcadores microsatélite por cromosoma. 63

Tabla 2.4. Marcadores microsatélites polimórficos entre todos o alguno de los parentales combinados de acuerdo a la fluorescencia y al número de pares de bases de amplificación. 73

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tabla 3.1. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de precocidad de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399. 83

Tabla 3.2. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de precocidad de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga. 88

Tabla 3.3. Análisis de la varianza, m94edias y desviaciones típicas de los caracteres de precocidad de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399. 91

Tabla 3.4. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de precocidad de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn. 94

Tabla 3.5. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de arquitectura de la planta de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399. 100

Tabla 3.6. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de arquitectura de la planta de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga. 103

Tabla 3.7. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de arquitectura de la planta de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399. 105

Tabla 3.8. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de arquitectura de la planta de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn. 107

Tabla 3.9. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres indicativos de acervo genético de los genotipos parentales e intervalos 111

de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399.

Tabla 3.10. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres indicativos de acervo genético de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga. 115

Tabla 3.11. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres indicativos de acervo genético de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399. 118

Tabla 3.12. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres indicativos de acervo genético de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn. 121

Tabla 3.13. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de tamaño de vaina y grano de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399. 126

Tabla 3.14. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de tamaño de vaina y grano de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga. 131

Tabla 3.15. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de tamaño de vaina y grano de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399. 135

Tabla 3.16. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de tamaño de vaina y grano de los genotipos parentales e intervalos 139

de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn.

Tabla 3.17. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los componentes del rendimiento del grano de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399. 144

Tabla 3.18. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los componentes del rendimiento del grano de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga. 147

Tabla 3.19. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los componentes del rendimiento del grano de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399. 149

Tabla 3.20. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los componentes del rendimiento del grano de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn. 151

Tabla 3.21. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres cuantitativos de calidad física del grano de los genotipos parentales) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399. 155

Tabla 3.22. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres cuantitativos de calidad física del grano de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga. 156

Tabla 3.23. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres cuantitativos de calidad física del grano de los genotipos parentales e 158

intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399.

Tabla 3.24. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres cuantitativos de calidad física del grano de los genotipos parentales e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn. 159
Tabla 3.25. Análisis de varianza combinado de los caracteres de precocidad evaluados en las cuatro poblaciones RIL. 162
Tabla 3.26. Análisis de varianza combinado de los caracteres de arquitectura de la planta evaluados en las cuatro poblaciones RIL. 164
Tabla 3.27. Análisis de varianza combinado de los caracteres de acervo genético evaluados en las cuatro poblaciones RIL. 165
Tabla 3.28. Análisis de varianza combinado de los caracteres de tamaño de vaina y grano evaluados en las cuatro poblaciones RIL. 167
Tabla 3.29. Análisis de varianza combinado de los caracteres de rendimiento del grano evaluados en las cuatro poblaciones RIL. 168
Tabla 3.30. Análisis de varianza combinado de los caracteres de calidad física del grano evaluados en las cuatro poblaciones RIL. 170
Tabla 3.31. Coeficientes de correlación de Pearson (*r*) entre 29 caracteres cuantitativos evaluados en la población Beluga/PHA-0399. 171
Tabla 3.32. Coeficientes de correlación de Pearson (*r*) entre 29 caracteres cuantitativos evaluados en la población PHA-0419/Beluga. 173
Tabla 3.33. Coeficientes de correlación de Pearson (*r*) entre 29 caracteres cuantitativos evaluados en la población Matterhorn/PHA-0399. 174
Tabla 3.34. Coeficientes de correlación de Pearson (*r*) entre 29 caracteres cuantitativos evaluados en la población PHA-0419/Matterhorn. 175
Tabla 3.35. Segregación de los marcadores analizados en la población Beluga/PHA-0399. 181

Tabla 3.36. Segregación de los marcadores analizados en la población PHA-0419/Beluga. 185
Tabla 3.37. Segregación de los marcadores analizados en la población Matterhorn/PHA-0399. 189

Tabla 3.38. Segregación de los marcadores analizados en la población PHA-0419/Matterhorn. 192
Tabla 3.39. QTLs de caracteres agronómicos y calidad del grano detectados mediante CIM en la población RIL Beluga/PHA-0399. 205
Tabla 3.40. QTLs de caracteres agronómicos y calidad del grano detectados mediante CIM en la población RIL PHA-0419/Beluga. 213
Tabla 3.41. QTLs de caracteres agronómicos y calidad del grano detectados mediante CIM en la población RIL Matterhorn/PHA-0399. 221
Tabla 3.42. QTLs de caracteres agronómicos y calidad del grano detectados mediante CIM en la población RIL PHA-0419/Matterhorn. 227

ÍNDICE DE FIGURAS

1. INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES Y OBJETIVOS.

Figura 1.1. Mapa genómico de judía común con la distribución de genes y QTLs. 38

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Figura 2.1. Líneas de judía común empleadas en los cruzamientos para el desarrollo de las poblaciones RIL y testigos de acervo genético. 53
Figura 2.2. Etapas del procedimiento de evaluación de la calidad física del grano. 62
Figura 2.3. Representación de los pasos que involucra el análisis de fragmentos de ADN mediante electroforesis capilar en un secuenciador automático. 74

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Figura 3.1. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de precocidad de la población Beluga/PHA-0399. 85

Figura 3.2. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de precocidad de la población PHA-0419/Beluga. 89
Figura 3.3. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de precocidad de la población Matterhorn/PHA-0399. 93
Figura 3.4. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de precocidad de la población PHA-0419/Matterhorn. 96
Figura 3.5. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de la arquitectura de la planta de la población Beluga/PHA-0399. 101
Figura 3.6. Frecuencias relativas (%) del hábito de crecimiento en la población Beluga/PHA-0399. 102
Figura 3.7. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de la arquitectura de la planta de la población PHA-0419/Beluga. 104
Figura 3.8. Frecuencias relativas (%) del hábito de crecimiento en la población PHA-0419/Beluga. 104
Figura 3.9. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de la arquitectura de la planta de la población Matterhorn/PHA-0399. 106
Figura 3.10. Frecuencias relativas (%) del hábito de crecimiento en la población Matterhorn/PHA-0399. 106
Figura 3.11. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de la arquitectura de la planta de la población PHA-0419/Matterhorn. 108
Figura 3.12. Frecuencias relativas (%) del hábito de crecimiento en la población PHA-0419/Matterhorn. 108
Figura 3.13. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de acervo genético de la población Beluga/PHA-0399. 112
Figura 3.14. Frecuencias relativas (%) de la forma del foliolo central y de la bráctea en la población Beluga/PHA-0399. 114
Figura 3.15. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de acervo genético de la población PHA-0419/Beluga. 116

Figura 3.16. Frecuencias relativas (%) de la forma del foliolo central y de la bráctea en la población PHA-0419/Beluga. 117
Figura 3.17. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de acervo genético de la población Matterhorn/PHA-0399. 119
Figura 3.18. Frecuencias relativas (%) de la forma del foliolo central en la población Matterhorn/PHA-0399. 120
Figura 3.19. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de acervo genético de la población PHA-0419/Matterhorn. 122
Figura 3.20. Frecuencias relativas (%) de la forma del foliolo central y de la bráctea en la población PHA-0419/Matterhorn. 123
Figura 3.21. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de tamaño de vaina y grano de la población Beluga/PHA-0399. 127
Figura 3.22. Frecuencias relativas (%) de la forma de las semillas en la población Beluga/PHA-0399. 130
Figura 3.23. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de tamaño de vaina y grano de la población PHA-0419/Beluga. 132
Figura 3.24. Frecuencias relativas (%) de la forma de las semillas en la población PHA-0419/Beluga. 134
Figura 3.25. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de tamaño de vaina y grano de la población Matterhorn/PHA-0399. 136
Figura 3.26. Frecuencias relativas (%) de la forma de las semillas en la población Matterhorn/PHA-0399. 138
Figura 3.27. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de tamaño de vaina y grano de la población PHA-0419/Matterhorn. 140
Figura 3.28. Frecuencias relativas (%) de la forma de las semillas en la población PHA-0419/Matterhorn. 143
Figura 3.29. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos del rendimiento del grano de la población Beluga/PHA-0399 145
Figura 3.30. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de rendimiento de grano de la población PHA-0419/Beluga. 148

Figura 3.31. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de rendimiento de grano de la población Matterhorn/PHA-0399. 150
Figura 3.32. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de rendimiento de grano de la población PHA-0419/Matterhorn. 152
Figura 3.33. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de calidad física del grano de la población Beluga/PHA-0399. 155

Figura 3.34. Frecuencias relativas (%) de la integridad del grano tras la cocción en la población Beluga/PHA-0399. 156
Figura 3.35. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de calidad física del grano de la población PHA-0419/Beluga. 157
Figura 3.36. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de calidad física del grano de la población Matterhorn/PHA-0399. 158
Figura 3.37. Frecuencias relativas (%) de la integridad del grano tras la cocción en la población Matterhorn/PHA-0399. 159
Figura 3.38. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de calidad física del grano de la población PHA-0419/Matterhorn. 160
Figura 3.39. Mapa de ligamiento mostrando las homologías existentes entre las cuatro poblaciones. 196
Figura 3.40. Mapa de ligamiento integrado de las cuatro poblaciones RIL. 197
Figura 3.41. Mapa de ligamiento de la población Beluga/PHA-0399 que muestra la localización de los QTLs significativos detectados mediante CIM. 204
Figura 3.42. Mapa de ligamiento de la población PHA-0419/Beluga que muestra la localización de los QTLs significativos detectados mediante CIM. 212
Figura 3.43. Mapa de ligamiento de la población Matterhorn/PHA-0399 que muestra la localización de los QTLs significativos detectados mediante CIM. 219
Figura 3.44. Estabilidad del QTL *gse2.1* de grosor de semilla, detectado en el GL 2 del mapa de ligamiento de la población Matterhorn/PHA-0399. 220
Figura 3.45. Mapa de ligamiento de la población PHA-0419/Matterhorn que muestra la localización de los QTLs significativos detectados mediante CIM. 226

1. INTRODUCCIÓN, ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

1.1. La judía común: origen, importancia y mejora genética de la especie

1.1.1. Origen e historia

La judía común (*Phaseolus vulgaris* L.) es una especie autógama, diploide (2n=2x=22), con un genoma relativamente pequeño (650 Mb) (Mok y Mok, 1977; Cheng y Bassett, 1981; Broughton *et al*., 2003), siendo la leguminosa de grano destinada al consumo humano directo más importante en el mundo (Schoonhoven y Voysest, 1991; Singh *et al*., 1991a; Singh, 1999; Miklas *et al*., 2006; Miklas y Singh, 2007). Sus formas silvestres existen desde Chihuahua, en el Norte de México, hasta San Luis en Argentina (Gepts *et al*., 1986; Koenig *et al*., 1990; Toro *et al*., 1990). La domesticación y primer consumo sucedió hace 6000 a 8000 años en Mesoamérica y Sudamérica (Brick y Burgener, 2004). Esta leguminosa se ha cultivado durante cientos de años en América (Brick y Burgener, 2004), debido a su disponibilidad y al hecho de que es una excelente fuente de proteínas, hidratos de carbono, fibra, minerales y vitaminas. Además, recientemente, se ha demostrado que seis clases comerciales de judía común (White kidney, Dark red kidney, Black, Navy, Great Northern y Small red) tienen efectos anti-cancerígenos (Thompson *et al*., 2009). La colección de germoplasma de judía común más importante se encuentra en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), en Cali, Colombia, con unas 36000 entradas. Todas estas razones, junto con la diversidad y disponibilidad de una amplia colección de germoplasma, han hecho que *Phaseolus vulgaris* L. se considere una especie modelo para numerosos estudios (Broughton *et al*., 2003).

Durante el proceso de domesticación de la judía común han tenido lugar diferentes cambios morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y genéticos, dando lugar a una enorme variabilidad fenotípica de formas, tamaños y colores de semillas (Gepts y Debouck, 1991). En Norteamérica, la judía de grano ya era considerada una importante fuente de alimento por los nativos antes de la llegada de los colonizadores europeos (Kaplan, 1956). En los siglos XVI y XVII, marineros y comerciantes, sobre todo españoles y portugueses, transportaban la judía como una curiosidad al Este de África y Europa (Gepts y Bliss, 1988). Este transporte se inició principalmente desde

Centroamérica en 1506 (Ortwin-Sauer, 1966), y desde el sur de los Andes después, en 1532 (Brücher y Brücher, 1976; Debouck y Smartt, 1995). Tanto la adaptación al nuevo ambiente (temperatura, humedad, fotoperiodo, fertilidad del suelo, enfermedades, insectos y nuevos sistemas de cultivo), como la selección basada en las preferencias de los consumidores europeos (principalmente variedades de grano grande y blanco) han tenido un papel importante en la aparición de la nueva diversidad genética documentada en la Península Ibérica, la cual se considera un centro secundario de diversificación de la especie (Santalla *et al*., 2002, 2010; Rodiño *et al*., 2006).

Delgado-Salinas *et al*. (1999) clasificaron el género *Phaseolus* en 50 especies distribuidas en nueve grupos, de las cuales sólo cinco que pertenecen a dos de los nueve grupos (*P. acutifolius* A. Gray (Judía tepari), *P. coccineus* L. (Judía escarlata), *P. lunatus* L. (Judía de Lima), *P. dumosus* Macfad. (Judía año-largo) y *P. vulgaris* L. (Judía común)) han sido domesticadas (Debouck, 1991; 1999)..Posteriormente, Freytag y Debouck (2002) establecieron que el género está formado por 76 especies clasificadas en 14 grupos, perteneciendo las cinco especies domesticadas a cuatro grupos. El germoplasma de judía común existente en la actualidad ha evolucionado a partir de las formas silvestres (Gepts *et al*., 1986; Gepts, 1998a) y puede clasificarse en dos acervos genéticos: Mesoamericano (desde el norte de México a Colombia) y Andino (Sur de Perú, Bolivia y Noroeste de Argentina) de acuerdo a su origen geográfico, marcadores moleculares (faseolina, alozimas) y caracteres vegetativos y reproductivos (Gepts, 1988a; 1998; Gepts *et al*., 1986; Koenig y Gepts, 1989; Khairallah *et al*., 1990; 1992; Singh *et al*., 1991a; b; Koinange y Gepts, 1992; Freyre *et al*., 1996; Beebe *et al*., 2000; 2001). Los estudios basados en inhibidores de la α-amilasa (Gepts *et al*., 1999) y secuencias ESTs (Expressed Sequence Tag) (Chacón *et al*., 2005), sugieren que la separación de ambos acervos tuvo lugar hace medio millón de años a partir de un ancestro común localizado en Ecuador y norte de Perú (Debouck *et al*., 1993; Kami *et al*., 1995). Estas formas silvestres se dispersaron probablemente hacia el norte y hacia el sur, originando los dos acervos genéticos antes de la domesticación (Gepts, 1998; Broughton *et al*., 2003; McClean *et al*.,

2008). La localización precisa de la domesticación en cada una de las dos regiones (Mesoamérica y Andes) todavía continúa sometida a debate. Recientemente se ha propuesto una región en el occidente de México, en las cuencas de los ríos Lerma y Río Grande de Santiago, como el posible centro de domesticación del acervo Mesoamericano, basándose en análisis moleculares mediante microsatélites (Kwak *et al*., 2009).

Las características que distinguen los acervos genéticos y las razas dentro de los acervos, incluyen, entre otros caracteres, la forma y tamaño del foliolo, la longitud del quinto internudo, el tamaño y forma de la bractéola y el tamaño de la semilla (Debouck, 1991; Singh *et al*., 1991a). Muchas de estas características de la planta, de la flor, de la vaina y de la semilla se han modificado durante el proceso de domesticación, como es el caso del hábito de crecimiento, la sensibilidad al fotoperiodo y la pérdida de dormancia de la semilla (Gepts y Debouck, 1991; Singh, 1992; Koinange *et al*., 1996). El acervo genético Mesoamericano incluye razas con semillas pequeñas (<25 g/100 semillas) de diversos colores y hábitos de crecimiento (Evans, 1980; Gepts, 1988a; Singh *et al*., 1991a). Se han descrito tres razas Mesoamericanas, denominadas Mesoamérica, Jalisco y Durango (Singh *et al*., 1991a). Posteriormente, Beebe *et al*. (2000) identificaron la raza Guatemala. El acervo genético Andino consta de tipos con semillas medianas (25-40 g/100 semillas) y grandes (>40 g/100 semillas) y con hábitos de crecimiento I, II y III (Evans, 1980; CIAT, 1983; 1984; Gepts, 1988a; Singh *et al*., 1991a). Se han reconocido tres razas Andinas: Nueva Granada, Perú y Chile. Las variedades de las razas Durango (Mesoamericana), Mesoamérica (Mesoamericana) y Nueva Granada (Andina) representan el 80 % de la producción mundial de judía común (Singh, 1999).

1.1.2. Importancia económica

La utilización de judía común se puede clasificar en dos tipos según su consumo: variedades para producción de vaina (vaina fresca) y para producción de semilla (grano seco) (Singh, 1992; 1999; 2001a). Las variedades de grano seco suponen la mayor producción, clasificándose a su vez en diversas clases comerciales de acuerdo

con las características del grano (Singh *et al*., 1991a; Singh, 1992; 1999; Santalla *et al*., 2001). Dependiendo del país, e incluso las regiones dentro de un país, las preferencias en las variedades de grano varían (Voysest y Dessert, 1991). Por ejemplo, en los valles del centro de México se prefieren las variedades de colores claros y tamaño mediano, mientras que los tipos pequeños y negros son los preferidos en la costa y sur de México. En los Estados Unidos y Canadá, las principales clases comerciales que se consumen son "pinto", "red kidney" y "navy" (Singh, 1999; Burgener, 2004), mientras que en España se prefieren las clases comerciales como "favada" y "alubia". Además, la judía se consume en una amplia variedad de formas, como sopas, cremas, pasteles, ensaladas, estofadas o simplemente hervidas en agua, lo que también depende de la región en donde se cultive (Singh, 1999; Hosfield *et al*., 2000).

La producción mundial de judía grano en el año 2009 fue, según datos de la FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), de $20{,}7.10^6$ t, producidos en más de 14.10^6 ha (Singh, 1999; Brick y Burgener, 2004), con América a la cabeza, seguida de Asia, África y Europa. En España, se cultiva en todas las comunidades autónomas, siendo Castilla y León la más productora con 4752 t en 2008, seguida de Galicia, la comunidad autónoma que más superficie dedica al cultivo de judía grano, con 3503 t (Anuario de Estadística, 2009).

En cuanto al consumo (FAO, 2010), en 2005, en España fue de 1,2 kg/habitante-año, inferior al de otros países europeos como Grecia (2,7 kg/habitante-año), Portugal (2,3 kg/habitante-año), Bulgaria (2,0 kg/habitante-año) o Italia (1,7 kg/habitante-año), y superior al de Reino Unido (0,2 kg/habitante-año) y Francia (0,8 kg/habitante-año). Respecto a otros continentes, puede mencionarse a los Estados Unidos (3,2 kg/habitante-año) y Japón (1,7 kg/habitante-año), en contraste con Brasil (16,2 kg/habitante-año) y Burundi (28,7 kg/habitante-año). Estas cifras muestran las diversas tendencias en la producción y consumo de judía grano (Tabla 1.1).

En España, el consumo de judía de grano ha ido disminuyendo por la disponibilidad de fuentes de proteína de origen animal, lo cual ha llevado consigo una disminución en la producción. En un nivel de consumo muy superior, Burundi es un ejemplo que

se mantiene gracias a una producción elevada, aunque el consumo está también disminuyendo por una posible diversificación de la dieta. En Estados Unidos (USA), el consumo de judía de grano está aumentando debido a sus beneficiosos efectos nutricionales y anti-cancerígenos (Hughes *et al.*, 1997; Broughton *et al.*, 2003; Hangen and Bennink, 2003; Papanikolaou y Fulgoni, 2008; Thompson *et al.*, 2009) y por la creciente población de origen hispano. Existe una iniciativa desarrollada por el USDBC (US Dry Bean Council) en USA denominada Beans for Health (http://www.beansforhealth.org/) que promueve el consumo de judía grano entre la población y educa a los consumidores acerca de sus beneficios para la salud, para tratar problemas tan comunes en este país como la obesidad infantil. De hecho, existen numerosos estudios clínicos que avalan que el consumo regular de judía ayuda en la prevención y tratamiento de enfermedades cardiovasculares, diabetes *mellitus*, obesidad y enfermedades relacionadas con el aparato digestivo, ya que reduce el nivel de colesterol y glucosa en sangre (Singh, 1992; Thompson *et al.*, 2009; Bennink, 2010). Finalmente, Canadá es un ejemplo de país de vocación claramente exportadora que, sin incrementar el consumo, ha experimentado un espectacular aumento de producción, motivada por exportaciones masivas.

Tabla 1.1. Consumo y producción de judía común en diferentes países (FAO, 2009).

País	1965	1975	1985	1995	2005
	Consumo (kg/habitante-año)				
Burundi	66,0	70,4	54,1	40,1	28,6
Canadá	1,8	0,8	0,1	1,2	1,5
España	3,2	3,0	1,7	2,1	1,1
Estados Unidos	2,9	3,0	3,2	3,5	3,3
País	**Producción (t/año)**				
Burundi	240000	294008	301000	318891	250000
Canadá	57910	96510	58500	203100	318000
España	118252	108300	70768	32400	14815
Estados Unidos	750719	791152	1011400	1392000	1234770

Los dos objetivos principales en la producción de judía grano son el rendimiento y la calidad (Pachico, 1989; Singh, 1992; 1999), factores que dependen de la genética de la variedad y el ambiente de cultivo (Schoonhoven y Voysest, 1989). El empleo de prácticas agronómicas adecuadas durante el periodo de cultivo y cosecha son importantes para maximizar el rendimiento y la calidad (Singh, 1992; 1999). Los problemas de producción incluyen la fertilidad del suelo, estrés de agua y temperatura; y también la presión de plagas y malas hierbas, junto con las enfermedades ocasionadas por bacterias, hongos y virus (Schwartz y Pastor-Corrales, 1989; Schoonhoven y Voysest, 1989; Singh, 2001b).

1.1.3. Mejora genética: objetivos y logros

La divergencia entre los dos acervos genéticos tiene importantes implicaciones para la mejora genética de la judía común. Las variedades de origen Mesoamericano son más productivas y resistentes a estreses bióticos y abióticos que las variedades de origen Andino, con un mayor tamaño de grano y mejor calidad. A pesar de su parcial aislamiento genético durante muchos siglos (Singh y Gutiérrez, 1984; Gepts y Bliss, 1985; Koinange y Gepts, 1992), es posible obtener descendencia viable y fértil entre ambos acervos genéticos, es decir, es posible transferir genes aunque la transmisión de caracteres cuantitativos parece tener más dificultades. En México, desde el año 1960, se han realizado cruzamientos entre ambos acervos genéticos principalmente entre la raza Nueva Granada y las razas Durango y Jalisco (Rosales-Serna *et al.*, 2005). Estos cruzamientos han sido posibles ya que la mayoría de los genotipos pertenecientes a las razas Durango y Jalisco no llevan los alelos complementarios DL1/DL2 que causan letalidad de la F_1 (Singh y Gutiérrez, 1984). Sin embargo, en la mayoría de los cruzamientos entre acervos en los que los factores de letalidad están ausentes, la obtención de progenies superiores es mucho más difícil que en los cruzamientos dentro del mismo acervo (González *et al.*, 2009). El gran número de relaciones epistáticas que se rompen con el cruzamiento podría ser la causa de ese pobre desarrollo (Johnson y Gepts, 1999; 2002; González *et al.* 2005). La recuperación de esas relaciones epistáticas requiere de métodos de mejora diferentes

a los utilizados en los cruzamientos dentro de acervos genéticos (Beaver y Kelly, 1994).

En relación con la mejora de la resistencia a enfermedades, el potencial de los cruzamientos entre acervos radica en la co-evolución del huésped y el patógeno, la cual ha originado la especificidad de los aislados (patotipos) que afectan a variedades del mismo acervo (Miklas *et al*., 2006). Los aislados de Centroamérica atacan a judías principalmente de Mesoamérica y lo mismo sucede con los aislados del acervo Andino. Esta co-evolución entre el acervo genético y la virulencia del patógeno se ha encontrado en la mancha angular (ALS, Angular Leaf Spot) (causada por *Phaeoisariopsis griseola* (Sacc.) Ferr.) (Guzman *et al*., 1995), antracnosis (causada por *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. & Magnus) Lambs. Scrib.) (Balardin y Kelly, 1998), y bacteriosis común (CBB, Common Bacterial Blight, causada por *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* (Smith) Dye) (Mkandawire *et al*., 2004). Por todo ello, la co-evolución de la virulencia del patógeno dentro de cada acervo genético debe de tenerse en cuenta para las diferentes estrategias de mejora.

Inicialmente, los programas de mejora genética en judía común empleaban métodos como el de pedigrí y masal (Singh *et al*., 1989; Kelly *et al*., 1994). Posteriormente, se se empezaron a usar otras técnicas como retrocruzamientos (Mejía-Jiménez *et al*., 1994; Urrea y Singh, 1995), descendiente de semilla única (SSD, Single-Seed Descendent) (Kelly *et al*., 1989; Urrea y Singh, 1994), selección recurrente (Kelly y Adams, 1987; Beaver y Kelly, 1994; Singh y Muñoz, 1999) y selección de gametos (Singh, 1994; Singh *et al*., 1998). Y más recientemente, estos programas se han visto beneficiados por la aplicación de selección asistida por marcadores moleculares (MAS, Marker-Assisted Selection). Esta última supone que previamente se haya realizado la identificación, etiquetado y mapeo de loci de caracteres cualitativos y cuantitativos (QTL, Quantitative Traits Loci) de interés (Miklas *et al*., 2006). La MAS se inició en el año 1960 cuando se utilizaron los marcadores isoenzimáticos para introducir determinados caracteres en germoplasma exótico (Tanksley, 1983; Tanksley y Rick, 1980). La siguiente fase en el desarrollo de la MAS incluyó la

aplicación de los marcadores RFLPs (Restriction Fragment Length Polymorphisms; Polimorfismos de longitud de fragmentos de restricción) en programas de retrocruzamiento (Beckmann y Soller, 1986). La MAS ganó rápidamente atención, y a partir del año 1990, salieron a la luz diversos estudios teóricos y de simulación que utilizaban esta tecnología (Lande y Thompson, 1990). La MAS se hizo muy popular en muchos cultivos para la mejora de caracteres cualitativos y cuantitativos (Gimelfarb y Lande, 1995; Whittaker *et al*., 1997; Xu y Crouch, 2008). Para la identificación de marcadores ligados a caracteres de interés se han utilizado diversos tipos de poblaciones: F_2, retrocruzamientos (RC), dobles haploides (DH), líneas recombinantes cosanguíneas (RILs, Recombinant Inbreed Lines) y líneas isogénicas emparentadas (NILs, Near-Isogenic Lines) (Michelmore *et al*., 1991).

La MAS tiene una amplia aplicación en la mejora genética de plantas, pudiendo destacarse (Xu y Crouch, 2008):

1) Su utilidad para caracteres que son difíciles de manejar a través de la evaluación fenotípica, debido a su herencia compleja.

2) sus mejores resultados cuando la selección convencional depende de las condiciones ambientales y el estado de desarrollo del huésped.

3) Su eficacia para seleccionar alelos recesivos durante el retrocruzamiento.

4) Su utilidad para piramidar múltiples QTLs para un único carácter con herencia compleja.

De forma general, las ventajas de la MAS incluyen una reducción en el tiempo y esfuerzo y una mayor eficiencia (Dwivedi *et al*., 2007; Jena y Mackill, 2008). Por otro lado, hay una serie de desventajas asociadas a la MAS en la mejora de caracteres complejos (Holland, 2004), como son el coste en los sistemas de extracción de ADN y de genotipado, el tiempo y coste en el desarrollo de asociaciones marcador-carácter apropiadas, y la ausencia de programas informáticos gratuitos de mejora genética molecular (Xu y Crouch, 2008). Estas desventajas han limitado el progreso de la MAS

en los programas de mejora del sector público, sin embargo, su potencial es grande y se ha demostrado en el sector privado (Xu y Crouch, 2008).

En judía común, los primeros marcadores utilizados fueron las alozimas y la proteína de reserva faseolina (Kelly y Miklas, 1999). Estos marcadores distinguen entre genotipos de los diferentes acervos genéticos, pero no diferencian genotipos dentro de cada acervo (Singh *et al*., 1991b). Los RFLPs (Bostein *et al*., 1980) fueron los primeros tipos de marcadores basados en ADN utilizados en judía. El mapa de ligamiento basado en una población derivada del cruzamiento entre BAT 93 y Jalo EEP558 utilizó 115 loci RFLP y cubre 827 centiMorgans (Nodari *et al*., 1993a); sin embargo, la aplicación rutinaria de estos marcadores fue limitada debido a su alto coste (Kelly y Miklas, 1999). Los marcadores tipo RAPD (Random-Amplified Polymorphic DNA; ADN polimórfico amplificado al azar) fueron los siguientes utilizados. Estos marcadores se emplearon con éxito en estudios de clonación basados en mapeo y en la MAS en numerosos cultivos (Williams *et al*., 1990), pero la falta de reproducibilidad de los resultados entre los laboratorios los convirtió en marcadores pocos imprecisos (Jones *et al*., 1997; Kelly y Miklas, 1999). Desde entonces, la disponibilidad para convertir un marcador RAPD en un marcador SCAR (Sequence Characterized Amplified Region; Regiones amplificadas caracterizadas y secuenciadas) ha reducido los problemas con la variabilidad, y estos marcadores se han utilizado ampliamente en programas de mejora genética de judía (Gu *et al*., 1995; Melotto *et al*., 1996; Kelly y Miklas, 1998).

La mayoría de los estudios de la MAS en judía común se han enfocado en caracteres de resistencia a enfermedades (Kelly y Miklas, 1999; Kelly *et al*., 2003), como la mancha angular, antracnosis, virus del mosaico común, bacteriosis de halo y común, virus del mosaico dorado, roya, hongos de raíz y moho blanco (Kelly y Miklas, 1999; Kelly *et al*., 2003).

1.2. Marcadores moleculares basados en secuencias de ADN en judía común

Con el avance de las técnicas del ADN recombinante se han puesto a disposición de mejoradores y genetistas de judía común diferentes tipos de marcadores moleculares (Mohan *et al*., 1997). En comparación con los marcadores morfológicos, basados en el fenotipo o carácter observable en el individuo y muy influidos por el ambiente, estos marcadores presentan diversas ventajas: son fenotípicamente neutros, polimórficos, abundantes en el genoma, no presentan epistasia y algunos presentan herencia codominante (Tanksley, 1993).

Los marcadores moleculares se han empleado para comprender la organización de la diversidad genética en judía común (Papa y Gepts, 2003; Payró de la Cruz *et al*., 2005; Zizumbo-Villareal *et al*., 2005; Kwack y Gepts, 2009; Rossi *et al*, 2009; Blair *et al*., 2009b), así como para el mapeo y etiquetado de caracteres de interés agronómico (Freyre *et al*., 1998; Alzate-Marín *et al*., 2001; Miklas *et al*., 2006; 2009; Blair *et al*., 2007; Rodríguez-Suárez *et al*., 2007; Geffroy *et al*., 2008).

Tras los RFLPs y los RAPDs, se desarrollaron los marcadores AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism; Polimorfismo de la longitud de los fragmentos amplificados) (Vos *et al*., 1995), los microsatélites o SSRs (Simple Sequence Repeats; Repetición de secuencias cortas) (Tautz, 1989), que han ganado en popularidad para estudios de mapeo comparativo y obtención de huellas genéticas (*fingerprints*) (Mohan *et al*., 1997; Yu *et al*., 1999, 2000a; Guo *et al*., 2000; Gaitán-Solís *et al*., 2002; Métais *et al*., 2002; Blair *et al*., 2003, 2006b; Masi *et al*., 2003;), y los SNPs (Single Nucleotide Polymorphism; Polimorfismo de un solo nucleótido) (Miklas *et al*., 2006).

1.2.1. RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism)

Los marcadores RFLP (Bostein *et al*., 1980) detectan polimorfismos producidos al digerir los productos de la PCR (Polymerase Chain Reaction, Reacción en Cadena de la Polimerasa) con endonucleasas de restricción (García-Mas *et al*., 2000). Debido a

su expresión codominante han sido el tipo de marcador escogido por muchos genetistas para desarrollar mapas genéticos. En la actualidad se utilizan en estudios de mapeo comparativo y de sintenia entre especies. En judía común se han empleado en estudios de mapeo genético (Vallejos *et al.*, 1992; Gepts *et al.*, 1993; Nodari *et al.*, 1993a; Adam-Blondon *et al.*, 1994b; Boutin *et al.*, 1995; Yu *et al.*, 1998; Vallejos *et al.*, 2001).

1.2.2. RAPD (Random Amplification of Polymorphic DNA)

Los marcadores RAPD (Williams *et al.*, 1990) son secuencias aleatorias que se obtienen mediante amplificación por PCR del ADN genómico usando un único cebador, normalmente de 10 nucleótidos de longitud (García-Mas *et al.*, 2000). Son poco reproducibles, su herencia es mendeliana y son marcadores dominantes, aunque ocasionalmente se detectan RAPD codominantes cuando se produce una inserción o delección dentro del fragmento a amplificar que no altera el lugar de hibridación del cebador (Williams *et al.*, 1990).

En judía común, se han utilizado en estudios de ligamiento de caracteres complejos como el rendimiento, tolerancia al estrés (Schneider *et al.*, 1997b) o la calidad del grano para envasado (Walters *et al.*, 1997). Estos marcadores se han empleado también en estudios de diversidad (Galván *et al.*, 2006) y mapas de ligamiento (Correa *et al.*, 2000; Kelly *et al.*, 2003; Miklas *et al.*, 2006).

1.2.3. SCAR (Sequence Characterized Amplified Region)

Los marcadores tipo RAPD pueden convertirse en marcadores específicos de PCR de más fácil utilización (García-Mas *et al.*, 2000), clonando las bandas amplificadas, secuenciando los extremos y usando luego estas secuencias para diseñar cebadores específicos; son los denominados SCARs (Paran y Michelmore, 1993). El diseño específico de los cebadores permite trabajar en condiciones de mayor rigurosidad. Aunque esta técnica permite el desarrollo rápido de marcadores moleculares, el grado de polimorfismo obtenido es bastante bajo. En judía común, existen numerosos marcadores SCAR (http://www.css.msu.edu/bic/PDF/SCAR_Markers_2009) ligados

a genes y QTLs de resistencia a múltiples enfermedades, algunos ejemplos de ellos se muestran en la Tabla 1.2.

Tabla 1.2. Ejemplos de marcadores SCAR ligados a genes y QTLs de resistencia a enfermedades en judía común.

Patógeno	Grupo de Ligamiento	Locus marcado	SCAR	Referencia
Bacteriosis común (CBB)	10	QTL	SAP6	Miklas *et al.*, 2000a,c
Bacteriosis de halo (HBB)	2	gen *Pse-3*	SW13	Haley *et al.,* 1994a; Melotto *et al.*, 1996; Fourie *et al.*, 2004
Virus del mosaico común y necrótico (BCMV y BCMNV)	2	gen *I*	SW13	Haley *et al.*, 1994a; Melotto *et al.*, 1996; Fourie *et al.*, 2004
	6	gen *bc-3*	ROC11	Johnson *et al.*, 1997
	3	gen *bc-1²*	SBD5	Miklas *et al.*, 2000b
Virus del mosaico amarillo (BGYMV)	3	gen *bgm-1*	SR2	Urrea *et al.*, 1996; Beebe, PC, 1996; Blair *et al.*, 2007
Virus del encrespamiento de la remolacha (BCTV)	7	gen *Bct*	SAS8	Larsen y Miklas, 2004
Roya	11	gen *Ur-3*	SK14	Haley *et al.*, 1994a; Nemchinova y Stavely, 1998; Miklas *et al.*, 2002
Moho blanco (WM)	8	QTL	SS18	Miklas *et al.*, 2003b
Antracnosis	8	gen *Co-4²*	SBB14	Young *et al.*, 1998; Kelly *et al.*, 2003
	8	gen *Co-4*	SY20	Kelly *et al.*, 2003; Queiroz *et al.*, 2004a

1.2.4. AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism)

Los marcadores AFLP (Vos *et al.*, 1995) se basan en la combinación de la digestión con enzimas de restricción (propia de los RFLP) y la amplificación por PCR (García-

Mas *et al*., 2000). Son marcadores generalmente dominantes, y la técnica es costosa y poco reproducible aunque esto se puede solucionar automatizando la técnica.

En el contexto de la judía común, los AFLPs han sido útiles para determinar la dirección del flujo génico y comparar la diferenciación espacial entre germoplasma silvestre y domesticado (Papa y Gepts, 2003) y para establecer una diferenciación ecogeográfica entre variedades cultivadas (Negri y Tosti, 2002; Rosales-Serna *et al*., 2005).

1.2.5. Microsatélites o SSR (Simple Sequence Repeats)

Los microsatélites, también conocidos como SSRs o STRs (Short Tandem Repeats) fueron descritos por primera vez por Hamada *et al*. (1982) como secuencias cortas de ADN constituidas por motivos de 1 a 6 nucleótidos (mono, di, tri, tetra, penta o hexanucleótidos) repetidos en tándem entre 10 y 100 veces. Como ventajas se puede destacar que son marcadores codominantes, con buena resolución analítica, altamente reproducibles y que están distribuidos por todo el genoma. Además, los SSRs requieren poca cantidad de ADN y no necesariamente de alta calidad. Estos marcadores son transferibles entre cruzamientos, ya que las secuencias que flanquean los motivos repetidos se conservan entre individuos de la misma especie y parcialmente entre especies afines (Martin, 2002). La información generada por estos marcadores permite hacer comparaciones e intercambio de información entre diferentes estudios, especialmente para el mapeo genético comparativo (Grattapaglia, 2000).

En los últimos años se han desarrollado multitud de marcadores SSR en judía común a partir de secuencias genómicas publicadas (Yu *et al*., 1999, 2000a; Métais *et al*., 2002; Masi *et al*., 2003; Blair *et al*., 2003; Guerra-Sanz, 2004; Benchimol *et al*., 2007; Cardoso *et al*., 2008), de genotecas enriquecidas (Gaitán-Solís *et al*., 2002; Yaish y Pérez de la Vega, 2003; Buso *et al*., 2006) y no enriquecidas (Blair *et al*., 2009c), de secuencias ESTs (Expressed Sequence Tags) (Hanai *et al*., 2007, 2010) y librerías de clones de cromosomas artificiales bacterianos BAC (Bacterial Artificial

Chromosome) (Caixeta *et al*., 2005). Sin embargo, su número es todavía bajo comparado con cereales y otras leguminosas, como el arroz (*Oryza sativa* L.) y la soja (*Glycine max* (L.) Merr) (Cregan *et al*., 1999; Temnykh *et al*., 2000). Se han utilizado en estudios de mapas genéticos y ligamientos (Yu *et al*., 2000b; Beattie *et al*., 2003; Blair *et al*., 2003; 2006a; 2010; 2011; Liao *et al*., 2004; Yan *et al*., 2004; Frei *et al*., 2005; Beebe *et al*., 2006; Ochoa *et al*., 2006; Checa y Blair, 2008; Pérez-Vega *et al*., 2010; Chavarro y Blair, 2010; Campos *et al*., 2011) y diversidad (Gaitán-Solís *et al*., 2002; Métais *et al*., 2002; Masi *et al*., 2003; Gomez *et al*., 2004).

1.2.6. SNP (Single Nucleotide Polymorphism)

Los marcadores SNP consisten en sustituciones nucleotídicas que ocurren con una frecuencia relativamente alta a lo largo del genoma (García-Mas *et al*., 2000), y que pueden derivar tanto de secuencias genómicas codificantes como de no codificantes. Estos marcadores son las secuencias de variación más abundantes entre los individuos de todas las especies (Kahl *et al*., 2005) y pueden utilizarse para la identificación rápida de variedades de cultivos, la construcción de mapas genéticos ultrasaturados y estudios de asociación relacionados con desórdenes genéticos (Douabin-Gicquel *et al.,* 2001).

En el contexto de la mejora de judía común, Ramírez *et al*. (2005) analizaron secuencias EST e identificaron 529 SNPs en 214 kb de contigs, resultando aproximadamente un SNP por cada 387 pb. En este estudio se analizaron 26,4 kb de secuencias, encontrándose un SNP cada 92pb, y 138 SNPs fueron confirmados en dos o más secuencias de genotipos del acervo Andino (G19833) y Mesoamericano (Negro Jamapa); Gaitán-Solís *et al*. (2008) encontraron 223 SNP en 20964 pb del genoma después de secuenciar los productos de PCR de 10 genotipos de cada acervo genético; Hyten *et al*. (2010) identificaron 3487 SNP en el genoma, secuenciando los genotipos de los parentales de la población de mapeo de referencia: BAT 93 y Jalo EEP 558, mediante métodos de última generación y genotipado de alto rendimiento.

Dadas estas frecuencias, los SNP pueden ser útiles para realizar un mapa de alta resolución de caracteres en judía común y otras legumbres, también para estudios de asociación basados en genes candidatos o análisis de genoma completo (Galeano *et al*., 2009). Sin embargo, no se han explotado en profundidad en judía común (Galeano *et al*., 2009), aunque si se han empleado en otros cultivos como soja (Zhu *et al*., 2003) y maíz (*Zea mays* L.) (Ching *et al*., 2002).

1.3. Mapas genéticos en judía común: mapa de ligamiento y mapa físico

Las secuencias de ADN están en la actualidad disponibles en muchos cultivos, incluyendo las secuencias del genoma de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Arabidopsis Genome Initiative, 2000) y arroz (International Rice Genome Sequencing Project, 2005). Sin embargo, aparte de los proyectos de los genomas de las especies modelo *Medicago truncatula* Gaertn. y *Lotus japonicus* L. (Young *et al.* 2005), y el genoma de soja (*Glycine max*) recientemente completado (Schmutz *et al*., 2010), existen comparativamente pocos datos de secuencia en otras leguminosas, como la judía común, si bien la secuenciación de su genoma se está llevando a cabo bajo dos iniciativas: PhasIbeAm en Iberoamérica y España (http://www.genoma-cyted.org/) y BeanCap en Estados Unidos (http://www.beancap.org/). Hougaard *et al.* (2008) demostraron que existe un elevado nivel de macrosintenia entre la judía común y *Lotus japonicus* L., y más recientemente, McClean *et al.* (2010) descubrieron que existe un elevado grado de sintenia entre la judía común y la soja. Por estos estudios y debido a su posición filogenética en la familia Fabaceae, la judía común se considera un organismo modelo para genómica comparativa de leguminosas (McClean *et al*., 2008; McConell *et al*., 2010).

Existen dos tipos diferentes de mapas genómicos: mapas genéticos o de ligamiento, definidos mediante unidades de frecuencia de recombinación, y mapas físicos, en donde las distancias entre loci se expresan en unidades de distancia en nucleótidos.

Los mapas de ligamiento indican la posición y la distancia genética relativa entre marcadores a lo largo de los cromosomas o grupos de ligamiento (GLs) que forman el

genoma de una especie (Collard *et al.*, 2005). Permiten identificar regiones cromosómicas donde se encuentran genes y QTLs asociados a caracteres de interés. La distancia genética entre marcadores y su posición se calcula a partir de las fracciones de recombinación estimadas de las frecuencias de genotipos recombinantes en poblaciones segregantes. Los marcadores que tienen una frecuencia de recombinación > 25 % se consideran "no ligados". Las frecuencias de recombinación se convierten en unidades de mapa llamadas CentiMorgans (cM) mediante fórmulas como la función de Kosambi (Kosambi, 1944; Liu, 1997) y la función de Haldane (Haldane, 1919).

Existen principalmente dos técnicas empleadas para integrar mapas de ligamiento y mapas físicos, los cuales muestran la ubicación física de los marcadores en los cromosomas. La tecnología de librerías BAC, consistente en emplear un vector de clonación creado en el laboratorio que permite insertar segmentos largos de ADN de otras especies en el genoma de una bacteria, normalmente *Escherichia coli*, y una vez que este ADN ha sido clonado dentro de la bacteria huésped puede replicarse junto con el genoma bacteriano y obtener así muchas copias de él. La hibridación fluorescente *in situ* (FISH, Fluorescence In Situ Hybridization), es una técnica de marcado de cromosomas en la que se provoca que los cromosomas específicos brillen bajo el microscopio, lo que permite la rápida determinación de aneuploidía, la ausencia del cromosoma completo o la presencia de un cromosoma adicional, así como la adjudicación de un marcador genético a un cromosoma.

1.3.1. Mapeo de ligamiento: antes de 1990

Sax (1923) determinó el ligamiento genético entre caracteres cualitativos de color y tamaño de la semilla en judía común en poblaciones F_2. El primer mapa de ligamiento desarrollado en judía fue publicado por Lamprecht (1961), en donde hacía un compendio de varios trabajos. Posteriormente, ese primer mapa se amplió con alozimas, proteínas de reserva de la semilla y mutaciones inducidas (Basset, 1988, 1991; Gepts, 1988b; Arndt y Gepts, 1989; Koenig y Gepts, 1989; Vallejos y Chase, 1991b).

Estos primeros mapas fueron revisados por Bassett (1988; 1991) y dieron lugar al mapa de ligamiento revisado que consta de 13 GLs y 47 marcadores de genes. Nagata y Bassett (1984) mapearon genes de hoja en el GL 9; Kyle y Dickson (1988) estudiaron el ligamiento entre genes de color y el gen dominante *I*, el cual proporciona resistencia a BCMNV y a diferentes cepas de BCMV. El gen *I* está ligado al color de la testa de la semilla (Temple y Morales, 1986; Kyle y Dickson, 1988) y al gen *B* que codifica la presencia de una región oscura en el hilum de la semilla (Park y Tu, 1986). Deakin y Dukes (1975) y Dickson y Petzoldt (1986) observaron una asociación entre la presencia de color en la testa de la semilla (gen *P*) con la resistencia a hongos radiculares como *Pythium* spp. y/o *Rhizoctonia* spp. Coyne *et al.* (1973) encontraron asociación entre resistencia a bacteriosis común y floración tardía. Valladares-Sanchez *et al.* (1979) estudiaron la asociación entre maduración tardía y hábito de crecimiento indeterminado. Stavely (1984) observó ligamiento entre genes de resistencia a roya, y Osborn *et al.* (1986) entre genes de arcelina y lectina. Se observó también la asociación del isoenzima esterasa (EST-2) con color de flor blanca (Weeden y Liang, 1985) y testa de semilla blanca (Weeden, 1984).

Estos mapas "clásicos" aportaban muy poca información del genoma y su utilidad para la MAS era muy limitada, sin embargo, aportaban un punto de referencia para los posteriores mapas de ligamiento basados en ADN. El *Phaseolus* Genetics Committee creado en 1987 (Gepts, 1988c) estableció los "stocks" genéticos que Basset (1961) identificó y que son en la actualidad mantenidos por el USDA-ARS, NPGS (National Plant Germplasm System) y el Western Regional Plant Introduction (PI) Station en Pullman, WA, USA (http://www.ars-grin.gov/cgibin/npgs/html/desc.pl?83034). Otro de los problemas en el establecimiento de los mapas clásicos fue la utilización de diferentes símbolos por diferentes investigadores para el mismo gen (Bassett 1991). Un subcomité del *Phaseolus* Genetics Committee estableció las guías para la nomenclatura de genes (Myers y Weeden, 1988; Bassett y Myers, 1999; Bassett, 2004).

1.3.2. Mapeo de ligamiento: después de 1990

Vallejos *et al.* (1992) y Nodari *et al.* (1993a) fueron los primeros en desarrollar mapas de ligamiento en judía común a partir de dos poblaciones de mapeo resultantes del cruzamiento de progenitores procedentes de distintos acervos (Andino x Mesoamericano). Ambos mapas se escogieron para maximizar (*i*) el polimorfismo a nivel nucleótidico, (*ii*) la diversidad fenotípica, y (*iii*) la variabilidad para resistencia a enfermedades y otros caracteres. Vallejos *et al.* (1992) desarrollaron una población de retrocruzamiento (BC_1) (mapa Florida) de los progenitores XR-235-1-1 (padre recurrente) y DIACOL Calima, representantes de los acervos genéticos Mesoamericano y Andino, respectivamente (Tabla 1.3). El mapa Florida BC_1 incluye el gen de la pigmentación (P), 224 RFLPs (de clones genómicos PstI), nueve proteínas de reserva y nueve alozimas, distribuidos en 11 GLs denominados en orden descendiente de longitud de A a K. Este mapa cubre 963 cM de los 1200 cM estimados del genoma de judía. Gepts *et al.* (1993) estimaron la longitud del genoma en 1250 cM, y siete marcadores adicionales añadieron 17 cM de cobertura (980 cM) (Vallejos *et al.*, 1994). En la actualidad, el mapa Florida consta de 294 marcadores, incluyendo RFLPs de pruebas de sintenia (Boutin *et al.*, 1995), y cubre 900 cM (Vallejos *et al.*, 2001), que es menos de lo previsto debido a un aumento del logaritmo del valor de la probabilidad o puntuación LOD >2 (LOD, Logarithm of the Odds), para localizar marcadores en el mapa.

La población Florida BC_1 y una población F_2 del mismo cruzamiento se utilizaron para mapear alozimas, proteínas de semilla, y el locus *P* que controla la pigmentación (Vallejos y Chase, 1991b), lo que resulta en la combinación y extensión de los GLs 10 y 13 del mapa clásico (Bassett, 1991). En otro estudio (Vallejos y Chase, 1991a), se asociaron un par de marcadores de alozimas (*Adh-1* y *Got2*) con el tamaño de semilla, que se identificó como un QTL. Sax (1923) fue el primero en describir el ligamiento entre un marcador morfológico (pigmentación de semilla) y un carácter cuantitativo (tamaño de semilla). Johnson *et al.* (1996) observaron que el locus de la faseolina, *Phs*, fue el gen candidato bajo el QTL de tamaño de semilla y su ligamiento con *P*

como el locus morfológico para el color de la semilla que Sax (1923) había identificado. Esta población de mapeo se utilizó más tarde para identificar directamente QTLs para resistencia a bacteriosis común (Yu *et al.*, 1998).

El mapa Davis (Tabla 1.3), basado en una población F_2, se obtuvo del cruzamiento entre BAT 93 del acervo Mesoamericano y EEP558 del acervo Andino (Nodari *et al.*, 1993a). El mapa, con 143 marcadores, consistió en tres genes (*I* para resistencia a BCMV, *C* para patrón del color de semilla, y un gen desconocido para el color de la flor), 108 RFLPs (principalmente clones *PstI*), siete alozimas, siete RAPDs, y 18 marcadores correspondientes a clones de genes conocidos, distribuidos en 15 GLs denominados en orden descendiente de longitud D1 a D15. Este mapa cubre 827 cM del genoma y rápidamente se amplió, incluyendo 204 marcadores en 13 GLs que cubren 1060 cM del genoma (Gepts *et al.*, 1993). Esta ampliación incluyó RFLPs de otras poblaciones de mapeo como las de los mapas de Florida (Vallejos *et al.*, 1992) y Paris (Adam-Blondon *et al.*, 1994a), en un primer esfuerzo para alinear los GLs entre los diferentes mapas. El mapa Davis se utilizó directamente para mapear genes/QTLs para inoculación con *Rhizobium* y resistencia a bacteriosis común (Nodari *et al.*, 1993b) y antracnosis (Geffroy *et al.*, 2000).

El mapa Paris BC_1 (Tabla 1.3), fue el siguiente mapa publicado de importancia molecular (Adam-Blondon *et al.*, 1994a), que se obtuvo del retrocruzamiento de Corel (padre recurrente) x Ms8EO2 y se desarrolló en un principio para localizar genes de resistencia específica a antracnosis (Kelly y Vallejo, 2004a). El mapa consiste en 157 marcadores que incluyen 100 RAPDs, 51 RFLPs (19 de los cuales se utilizaron para alinear el mapa Davis), 2 SCARs, y 4 loci: *Co-2* (antiguamente *Are*), *RVI* para resistencia a antracnosis, *Ms-8* para esterilidad masculina y *SGou* para forma de la vaina. El mapa cubre 567 cM del genoma.

Se han desarrollado muchas poblaciones RIL para análisis genéticos y mapeo de caracteres específicos. Gepts (1999) identificó 11 poblaciones y Kelly *et al.* (2003) actualizaron la lista a 14 poblaciones utilizadas para desarrollar mapas de ligamiento desde 1992. En la Tabla 1.3 se recogen las poblaciones de mapeo desarrolladas desde

1992 hasta la actualidad, que son 37 RILs, tres BC, una IBL (Inbreed Backcross Line, línea retrocruzada cosanguínea) y tres poblaciones F_2. Koinange *et al.* (1996) utilizaron una población RIL derivada de un cruzamiento entre una variedad de verdeo Andina (Midas) y una forma silvestre Mesoamericana (G12873) para mapear los alelos y QTLs que diferencian las variedades silvestres de las cultivadas. Las poblaciones RIL Sierra/Olathe, DOR364/XAN176, OACSeaforth/OAC95-4, BAC6/HT7719, BelNeb-RR-1/A55, PC-50/XAN159, Eagle/Puebla152, y muchas otras se desarrollaron para estudiar la resistencia a enfermedades específicas. Las poblaciones RIL CDRK/Yolano y A55/G122 se crearon para mapear los componentes del rendimiento en cruzamientos entre acervos genéticos (Johnson y Gepts, 1999). Las poblaciones RIL Sierra/Lef-2RB y Sierra/AC1028 se desarrollaron para estudiar la resistencia a la sequía (Schneider *et al.*, 1997a).

Tabla 1.3. Poblaciones de judía común mapeadas y caracteres mapeados desde 1992 hasta la actualidad (modificada por Gepts, 1999; Kelly *et al.*, 2003; Miklas y Singh, 2007).

Población (generación)	Abrev.[1]	Fuente	Caracteres mapeados[2]	Referencias
BAT93/Jalo EEP558 (F_2, RIL)	BJ	Davis	BCMV, CBB, ANT, ALS, Roya, *Rhizobium* spp., color y tamaño del grano. Contenido en taninos de la semilla	Gepts *et al.*, 1993; Nodari *et al.*, 1993a; Freyre *et al.,* 1998; Yu *et al.,* 2000b; McLean *et al.*, 2002; Papa y Gepts, 2003; Blair *et al.*, 2003, 2006c; González *et al.*, 2005; Teixeira *et al.*, 2005; Miklas *et al.*, 2006; Grisi *et al.*, 2007; Caldas *et al.*, 2009; Hanai *et al.,* 2010
Corel/Ms8EO2 (BC)	CE	Paris	ANT (*Co-2*), *RVI*, *Ms-8* , *Sgou*	Adam-Blondon *et al.*, 1994a
Midas/G12873 (RIL)	MG	Davis	Síndrome de domesticación	Koinange *et al.*, 1996
XR235-1-1/DIACOL Calima (BC)	XD	Florida	CBB, tamaño de semilla	Vallejos *et al.*, 1992; Yu *et al.*, 1998
Olathe/Sierra (RIL)	OS	Idaho, North Dakota	BCMNV, roya, *Crg*	Strausbaugh *et al.*, 1999, 2003; Kalavacharla *et al.*, 2000

Población (generación)	Abrev.[1]	Fuente	Caracteres mapeados[2]	Referencias
BAC6/HT7719 (RIL)	BH	Nebraska	CBB, WB y roya	Jung *et al.*, 1996a
DOR364/XAN176 (RIL)	DX	ARS	BGYMV, ASB, CBB, roya. Gravitropismo basal de la raíz y eficiencia en la adquisición de fósforo	Miklas *et al.*, 1996, 1998, 2000a; Liao *et al.*, 2004
PC-50/XAN159 (RIL)	PX	Nebraska	CBB, WM y roya. Tamaño de la semilla, color del tegumento	Jung *et al.*, 1997, 1998; Park *et al.*, 2000, 2001
Jamapa/DIACOL Calima (RIL)	JC	Florida	RGA	Rivkin *et al.*, 1999; Vallejos *et al.,* 2001
A55/G122 (RIL)	AG	Harris Moran, Davis	Rendimiento de grano, WM, tolerancia a altas temperaturas. Altura planta, precocidad	Johnson *et al.*, 1997, 1999; Miklas *et al.*, 2001; Porch, 2001; Chavarro y Blair, 2010
CDRK/Yolano (RIL)	CY	Davis	Rendimiento de grano. Días a madurez	Johnson y Gepts, 1999
Sierra/AC1028 (RIL)	nd	Minnesota	Resistencia a la sequía	Schneider *et al.*, 1997a,b
Sierra/LEF-2RB (RIL)	nd	Minnesota	Resistencia a la sequía y a WM	Schneider *et al.*, 1997a,b; Brick *et al.*, 2004
Berna/EMP419 (RIL)	nd	Guelp	LH, tamaño de semilla	Murray *et al.*, 2004
Benton/NY6020-4 (RIL)	BN	ARS	WM	Miklas *et al.*, 2001, 2003b
OAC Seaforth/OAC-95-4 ($F_{2:4}$)	S95	Guelp	CBB, caracteres agronómicos	Tar'an *et al.*, 2001, 2002
Belneb-RR-1/A55 (RIL)	BA	Nebraska	*Fusarium* spp. HBB, BBS y BCMV	Ariyarathne *et al.*, 1999; Fall *et al.*, 2001; Jung *et al.*, 2003; Fourie *et al.*, 2004
Bayo Baranda/G22837 (F2)	nd	México	Concentración de Ca, Fe, Zn y taninos en la semilla	Guzmán-Maldonado *et al.*, 2003

Población (generación)	Abrev.[1]	Fuente	Caracteres mapeados[2]	Referencias
Minuette/OSU 5630 (RIL)	OR	Oregon	Caracteres de calidad de judía para vaina	Myers *et al.*, 2004
HR67/OAC95 (RIL)	H95	Harrow	CBB	Yu *et al.*, 2004
Aztec/ND88-106-04 (RIL)	AN	North Dakota, ARS	WM, roya, Zn	Miklas *et al.*, 2005
Red Hawk/Negro San Luis (IBL)	RN	Minnesota	*Fusarium* spp (FRR)	Román- Avilés y Kelly, 2005
Bunsi/Raven (RIL)	BR	Minnesota	WM y BCMV	Ender y Kelly, 2005
Bunsi/Huron (RIL)	BH	Minnesota	WM	Kolkman y Kelly, 2003
Bunsi/Newport (RIL)	BN	Minnesota	WM	Kolkman y Kelly, 2003
Montcalm/FR266 (RIL)	MF	Minnesota	FRR	Schneider *et al.*, 2001
Isles/FR266 (RIL)		Minnesota	FRR	Schneider *et al.*, 2001
Eagle/Puebla 152 (RIL)	EP	Wisconsin	Pudrición de raíz	Vallejos *et al.*, 2001; Navarro *et al.*, 2003
Montcalm/CDRK82 (RIL)	nd	ARS, Minnesota, North Dakota	Calidad para envasado	Posa-Macalincag *et al.*, 2002
Montcalm/CELRK (RIL)	nd	ARS, Minnesota, North Dakota	Calidad para envasado	Posa-Macalincag *et al.*, 2002
Carioca/Flor de Mayo (RIL)	nd	Brasil	ALS, oídio	Melo *et al.*, 2000
Ouro Negro/Rudá (RIL)	nd	Brasil	ALS, Tamaño de 100 semillas	Faleiro *et al.*, 2003
Moncayo/Primo (RIL)	MP	ARS	BCTV (*Bct*)	Larsen y Miklas, 2004
Xana/Cornell 49242 (RIL)	XC	SERIDA, Spain	Días a floración, fin de floración y madurez, tamaño de semilla y calidad de semilla	Pérez-Vega *et al.*, 2010

Población (generación)	Abrev.[1]	Fuente	Caracteres mapeados[2]	Referencias
G2333/G19839 (RIL)	nd	CIAT	Formación de raíces adventicias bajo diferentes concentraciones de fósforo. Arquitectura de la planta. Concentración de taninos y minerales en la semilla	Ochoa *et al*., 2006; Checa y Blair, 2008; Blair *et al*., 2009a; Caldas *et al*., 2009
ICA Cerinza/G24404 (BC)	nd	CIAT	Rendimiento, tamaño de 100 semillas, días a floración y días a madurez	Blair *et al*., 2006a
WO3391/OAC Speedvale (RIL)	nd	Canadá	Rendimiento y caracteres asociados a la arquitectura de la planta	Beattie *et al*., 2003
AND696/G19864 (RIL)	nd	CIAT, Michigan	Arquitectura de la raíz y tolerancia a bajo fósforo	Cichy *et al*., 2009
BAT881/G21212 (RIL)	nd	CIAT	Resistencia a *Thrips palmi*	Frei *et al*., 2005
DOR364/G19833 (RIL)	DG	CIAT	BGYMV, ANT, ALS. Peso 100 semillas. Caracteres de arquitectura de raíz y pelos radiculares relacionados con la adquisición de fósforo. Tasa de exudación ácida. Concentración de taninos y minerales en la semilla	Yan *et al*., 2004; Beebe *et al*., 1998, 2006; Blair *et al*., 2003, 2009a; López *et al*., 2003; Liao *et al*., 2004; Caldas *et al*., 2009
Jaguar/115M (RIL)	nd	Michigan	Caracteres agronómicos y de calidad para envasado	Wright y Kelly, 2011
G14519/G4825 (RIL)	nd	CIAT	Concentración de minerales en la semilla. Cruce Mesoamericano	Blair *et al*., 2010
G21242/G21078 (RIL)	nd	CIAT	Concentración de minerales en la semilla. Cruce Andino	Blair *et al.,* 2011

[1]Abrev.: abreviatura; nd: no disponible; [2]ALS: Angular Leaf Spot: mancha angular; ANT: Antracnosis; ASB: Ashy Stem Blight: pudrición carbonosa de la raíz; BBS: Bacterial Brown Spot: mancha marrón; BC: Backcross: retrocruce; BCMV: Bean Common Mosaic Virus: virus del mosaico común de la judía; BGYMV: Bean Golden Yellow Mosaic Virus: virus del mosaico amarillo de judía; CBB: Common Bacterial Blight: bacteriosis común; FRR: *Fusarium* root rot: pudrición de la raíz*;* HBB: Halo Bacterial Blight: bacteriosis de halo; IBL: Inbreed Backcross Line: línea retrocruzada cosanguínea ; LH: Leaf Hopper: saltahojas; RIL: Recombinant Inbreed Line: línea recombinante cosanguínea; TP: *Thrips palmi* Karny ; WB: Web Blight: Mustia hilachosa; WM: White Mold: moho blanco

Otra población de mapeo importante, que representa la base de los estudios de mapeo del CIAT, consiste en la población RIL DOR364/G19833 (Beebe *et al*., 1998) que

representa progenitores de origen Mesoamericano y Andino, respectivamente (Tabla 1.3). El mapa del CIAT se ha utilizado recientemente para identificar asociaciones entre genes análogos de resistencia (RGA) con genes y QTLs de resistencia a enfermedades (López *et al*., 2003), QTLs de caracteres agronómicos (Yan *et al*., 2004; Beebe *et al*., 2006; Blair *et al*., 2009a; Caldas *et al*., 2009) y para integrar marcadores SSR en el mapa (Blair *et al*., 2003). El cruzamiento se hizo originalmente para estudiar la resistencia a BGYMV (Bean Golden Yellow Mosaic Virus) presente en DOR364 y tolerancia a baja fertilidad del suelo presente en G19833.

1.3.2.1. Mapa de integración

La utilización de diferentes poblaciones de mapeo de diferente tamaño (ej., F_2, BC, RIL), tipos de marcadores (ej., AFLPs, RFLPs, RAPDs), y la ausencia de coordinación entre los investigadores ha dado lugar a un desarrollo lento de mapas de ligamiento integrados completamente saturados. De todas maneras, Freyre *et al*. (1998) integraron los mapas de ligamiento desarrollados por Vallejos *et al*. (1992), Nodari *et al*. (1993a), Adam-Blondon *et al*. (1994b), y Jung *et al*. (1996, 1997) consiguiendo así el mapa consenso que tiene una mayor densidad y longitud. La población de mapeo Davis F_2 se avanzó a una población RIL por SSD. A la población Davis RIL se le denominó población de mapeo BJ (BAT93/Jalo EEP558). El mapa BJ consta de 563 marcadores que cubren 1226 cM del genoma (Freyre *et al*., 1998). Los GLs para el mapa BJ se denominan de B1 a B11. De los 563 marcadores, aproximadamente 200 son RAPDs que derivan de trabajos anteriores de integración del mapa con los RAPDs de los mapas Nebraska y Wisconsin, BAC6/HT7719 (Jung *et al*., 1996) y PC-50/XAN 159 (Jung *et al*., 1997), que no fueron formalmente publicados (Skroch *et al*., 1996), 71 RFLPs, 161 AFLPs, 158 RAPDs, 50 ISSRs, 30 SCARs y 200 SSRs (Freyre *et al*., 1998; McClean *et al*., 2002; Papa y Gepts, 2003; Blair *et al*., 2003; 2006c; González *et al*., 2005; Miklas *et al*., 2006; Grisi *et al*., 2007; Caldas *et al*., 2009; Hanai *et al*., 2010). El mapa BJ ha sido actualizado y revisado por Gepts (1999) y Kelly *et al*. (2003) (Figura 1.1).

El resultado de la integración de los mapas Florida y Paris con el mapa BJ (Figura 1.1) permitió la localización de más de 1070 marcadores (Freyre *et al*., 1998). Se utilizaron principalmente marcadores RFLPs para alinear los tres mapas. Aunque el mapa Florida todavía se usa ampliamente para integrar mapas, la población BJ es reconocida como la "población de mapeo consenso" (Freyre *et al*., 1998; Gepts, 1999). Las líneas RIL BJ han sido distribuidas por todo el mundo, y los datos de los marcadores moleculares se han ampliado para el mapa consenso BJ (http://www.agronomy.ucdavis.edu/agronomy/). Además, se ha desarrollado una genoteca BAC para BAT93, y su genoma se está secuenciando dentro del proyecto PhasIbeAm, lo que contribuirá al desarrollo de marcadores adicionales y la clonación posicional de genes (Kami y Gepts, 2000). Por otro lado, el mapa RFLP Florida fue integrado con el mapa RAPD Wisconsin Eagle/Puebla 152 a través de la población RIL Jamapa/DIACOL Calima (Vallejos *et al*., 2001). Por medio de la integración de esos tres mapas se localizaron 814 marcadores (230 RFLP, 464 RAPD, y otros 120) en el genoma. Todos los mapas se integraron directa o indirectamente con los mapas Davis (BJ) y Florida. En la actualidad, marcadores rápidos basados en PCR como SCAR, Sequence Tagged Site (STS) y SSR se están utilizando como marcadores de anclaje para integrar mapas de judía común, sustituyendo a los marcadores RFLP. Así, 115 SSR se han desarrollado y caracterizado (Yu *et al*., 1999, 2000b; Gaitán-Solís *et al*., 2002; Blair *et al*., 2003) y localizado en el mapa BJ (37 SSR) o CIAT (78 SSR). Además, unos pocos clones RFLP del mapa Florida se han convertido a STS, lo que contribuirá a que sean utilizados como marcadores de anclaje (Murray *et al*., 2002). Por otro lado, el desarrollo y mapeo de EST (Broughton *et al*., 2003) permitirá la identificación de SSRs.

Recientemente, el mapa Florida (Vallejos *et al*., 1992) fue integrado con el mapa cromosómico (Moscone *et al*., 1999) utilizando FISH de clones de RFLP de cada GL (Pedrosa *et al*., 2003), lo que sirvió para unificar la nomenclatura de los GLs (Tabla 1.4).

Tabla 1.4. Correspondencia entre la nueva nomenclatura de los GLs y nomenclaturas previas (Pedrosa *et al.*, 2003)

Nomenclatura consenso	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Freyre *et al.,* 1998	B1	B2	B3	B4	B5	B6	B7	B8	B9	B10	B11
Vallejos *et al.,* 1992	H	D	C	B4	E	G	A	F	K	I	J
Pedrosa *et al.,* 2003	2	9	5	10	7	1	4	3	11	8	6

1.3.3. Mapas físicos

La creación de librerías BAC es una de las técnicas más empleadas para la construcción de mapas físicos. En judía (Tabla 1.5), existen librerías de *Phaseolus lunatus* L. cv. Henderson (Kami *et al*., 2006) aunque la mayoría son de *Phaseolus vulgaris* L. como son: DGD1962 (Debouck *et al*., 1993; Kami *et al*., 1995), que es un genotipo silvestre del norte de Perú que representa el ancestro común de los dos acervos; Sprite, variedad del acervo Andino (Vanhouten y Mackenzie, 1999; Melotto *et al*., 2003; Kami *et al*., 2006; Yu *et al*., 2006); G02333, variedad autóctona de México con resistencia a antracnosis (Melotto *et al*., 2003); la línea mejorada BAT93; las variedades autóctonas Mesoamericanas G21245 y G02771 (Kami *et al*., 2006); G19833, que es una variedad autóctona de Perú (Blair et al., 2009b); OAC HR67 y OAC HR45 (Yu *et al*., 2006) que son líneas RIL y OAC REX, que es una variedad del acervo Mesoamericano (Gepts *et al*., 2008).

El primer mapa físico del genoma de judía común fue desarrollado por Schlueter *et al*. (2008) utilizando la librería BAC G19833 y empleando técnicas HICF (High Information Content Fingerprinting), basadas en el marcaje fluorescente y desarrolladas en un secuenciador automático (Ding *et al*., 1999, 2001; Luo *et al*., 2003; Nelson *et al*., 2005). Este mapa incluye 540 marcadores derivados de RFLPs, genes y otras secuencias ESTs, de los que aproximadamente 84 están mapeados y proporcionan un punto de unión entre el mapa físico y el genético. Liu *et al*. (2010) desarrollaron un mapa físico para la caracterización molecular de QTLs que condicionan resistencia a bacteriosis común en judía común, empleando la librería BAC OAC HR45 (Yu *et al*., 2006). Córdoba *et al*. (2010) construyeron un mapa físico

empleando un mapa genético basado en microsatélites derivados de la librería BAC G19833 (Blair *et al*., 2007) y la población RIL DOR364/G19833 (Blair *et al*., 2003), y se identificaron un total de 875 microsatélites en el mapa desarrollado por Schlueter *et al*. (2008).

Tabla 1.5. Características de librerías BAC en judía común (modificada de Gepts et al., 2008)

Genotipo	Número de clones	Sitio de Restricción	Tamaño medio de clon (kb)	Genomas	Referencia
Sprite	33.792	*Eco*RI	90	4,79	Vanhouten y Mackenzie, 1999
Henderson	55.296	*Hin*dIII	110	9,5	Kami *et al*., 2006
BAT93	110.592	*Hin*dIII	125	20,8	Kami *et al*., 2006
DGD1962	55.296	*Hin*dIII	105	8,7	Kami *et al*., 2006
G02771	55.296	*Hin*dIII	139	12,1	Kami *et al*., 2006
G19833	55.296	*Hin*dIII	145	12	Blair *et al*., 2007
G12949	30.720	*Hin*dIII	135	6,5	Galasso *et al*., 2005
OAC HR45	33.024	*Hin*dIII	100	5	Yu *et al*., 2006
OAC HR67	22.560	*Bam*HI	300	8,1	Perry *et al*., 2006
OAC Rex	31.776	*Bam*HI	150	5,6	Perry *et al*., 2006
G02333	24.960	*Hin*dIII	125	6	Melotto *et al*., 2003

1.4. Marcaje y mapeo de genes favorables y QTLs de importancia económica

Un QTL o locus de carácter cuantitativo es la región del genoma responsable de la variación del carácter cuantitativo de interés (Doerge, 2002). La asociación de regiones del genoma a un carácter cuantitativo, requiere de la construcción de mapas de ligamiento y análisis de QTLs, y es lo que se conoce como mapeo de QTLs (McCouch y Doerge, 1995; Paterson, 1996a; b; Mohan *et al*., 1997). Los marcadores moleculares se han usando para detectar y mapear alelos favorables y QTLs que controlan caracteres fenotípicos de importancia económica.

1.4.1. Selección de la población de mapeo

El primer paso en un estudio de mapeo de QTLs es construir una población segregante originada a partir de parentales homocigotos que difieran en uno o más caracteres de interés. En especies autógamas, las poblaciones segregantes más utilizadas son poblaciones F_2, retrocruzamientos (RC_1F_1 y RC_2F_1), RILs o DH, y el empleo de cada una de ellas presenta ventajas y desventajas (McCouch y Doerge, 1995; Paterson, 1996a).

Las poblaciones F_2 y los retrocruzamientos son las poblaciones de mapeo más simples, presentando como ventaja la facilidad para construirlas. Por el contrario, para generar una población RIL se requieren de 6 a 8 ciclos de cultivo. Las poblaciones F_2 ofrecen el máximo de información de la variabilidad genética, pero la obtención de datos en estas generaciones es complicada por la dificultad de no disponer de repeticiones y en el caso de plantas de ciclo anual, sólo se podría utilizar el mapa producido en esa generación. Por otro lado, el desarrollo de DH sólo es posible en especies donde es fácil realizar cultivos celulares, como es el caso de los cereales.

Por estos motivos se utilizan las denominadas poblaciones "inmortalizadas" (Martin, 2002), DH y RILs, en las que por duplicación de haploides en la F_1 (DH) o autofecundaciones sucesivas (RILs) se fijan en homocigosis los loci segregantes de la F_2. Las mayores ventajas de RILs y DH son, por lo tanto, que producen líneas homocigotas que pueden ser multiplicadas sin que ocurran cambios genéticos, lo que permite realizar ensayos en diferentes años y localidades (Collard *et al.*, 2005). Además, las semillas de poblaciones RILs y DH pueden ser utilizadas por otros laboratorios para desarrollar diferentes mapas de ligamiento o para añadir marcadores a mapas ya existentes, asegurando que todos los colaboradores examinen un material idéntico (Paterson, 1996a; Young, 1994). Los diferentes tipos de poblaciones de mapeo presentan diferentes patrones de segregación de los marcadores (Tabla 1.6).

Tabla 1.6. Frecuencias de segregación de los marcadores moleculares en diferentes poblaciones de mapeo (Collard *et al.*, 2005)

Tipo de población	Marcadores codominantes	Marcadores dominantes
F_2	1:2:1 (AA:Aa:aa)	3:1 (B_:bb)
Retrocruzamientos	1:1 (Cc:cc)	1:1 (Dd:dd)
RIL, DH	1:1 (EE:ee)	1:1 (FF:ff)

El número de individuos en las poblaciones de mapeo puede variar entre 50 y 250 individuos (Mohan *et al.*, 1997), sin embargo, cuanto más grande sea la población, mayor resolución mostrarán los mapas que se construyan. La población de mapeo tiene que ser evaluada fenotípicamente, y se deben realizar dichas evaluaciones fenotípicas en diferentes ambientes (localidades y años), ya que será la base de un buen mapeo de QTLs.

1.4.2. Genotipado de la población de mapeo

Posteriormente, deben identificarse los marcadores moleculares que son polimórficos entre los parentales. Es fundamental que existan suficientes polimorfismos entre los parentales con el fin de construir un buen mapa de ligamiento (Young, 1994). El número de marcadores necesario para construir un mapa de ligamiento depende del tamaño del genoma, del número de cromosomas, y de la frecuencia de recombinación genética. Un mapa será considerado como completo cuando el número de GLs obtenidos sea igual al número de cromosomas de la especie, o cuando todos los marcadores genéticos estén ligados, sugiriendo así que todas las regiones del genoma están representadas (Lanza *et al.*, 2000). Los marcadores polimórficos seleccionados se evaluarán en toda la población de mapeo, junto a los parentales y a la F_1. La información ofrecida por los marcadores debe ser codificada, de manera que los diferentes alelos se expresarán como 0 y 1 para las poblaciones RILs, DH y RC, y como 2, 1 y 0 para las poblaciones F_2.

1.4.3. Análisis estadístico

Posteriormente al genotipado y fenotipado de la población de mapeo, se prueban las desviaciones significativas de las proporciones de segregación de los marcadores y se observa si se ajustan a los modelos mendelianos esperados, lo que puede hacerse usando el test Chi-Cuadrado, ya que es posible encontrar distorsiones en la segregación (Xu *et al.*, 1997; Sayed *et al.*, 2002). Además, se prueba el nivel de significación global empleando la corrección de Bonferroni. Se realiza un análisis de la varianza (ANOVA) de los caracteres cuantitativos que se van a asociar a los QTLs, el cual se realiza para cada ambiente y para la media de todos los ambientes, y que permitirá conocer la contribución del ambiente en la expresión de los caracteres. Estos análisis se pueden llevar a cabo con los programas estadísticos como SAS Statistical Package (SAS Institute, Cary, North Carolina, USA, 2007), XLSTAT Software 7.5.2 (Addinsoft, http://www.xlstat.com), R (R Foundation for Statistical Computing, http://www.R-project.org) y GenStat 13th Software (VSN International, 2010, http://www.genstat.com), entre otros.

El último paso en la construcción del mapa de ligamiento en el que se ubicarán los QTLs es la codificación de los datos de cada marcador analizado en cada individuo de la población, así el parental femenino será siempre A y el masculino B, con independencia de que sean 0 ó 1 (Collard *et al.*, 2005), y el análisis de ligamiento entre los marcadores. Las distancias a lo largo del mapa de ligamiento se medirán en términos de frecuencia de recombinación entre los marcadores (Paterson, 1996a). El ligamiento entre marcadores se calcula comparando las proporciones de ligado *vs.* no ligado, lo que se expresa como el logaritmo del valor de la probabilidad o unidades LOD (Risch, 1992) y determina la frecuencia de recombinación. Se utiliza normalmente un valor de LOD>3, lo que indica que es 1000 veces más posible que exista ligamiento frente a que no exista. La frecuencia de recombinación se expresa en unidades de mapa o centiMorgans (cM), para lo que se utilizan las funciones de mapeo, ya que las frecuencias de recombinación y entrecruzamiento no están relacionadas linealmente (Hartl y Jones, 2001; Kearsey y Pooni, 1996). Las funciones

de mapeo más utilizadas son: i) Haldane (1919), que presupone que las permutaciones que ocurren son eventos independientes entre sí, es decir, no hay interferencia entre los eventos de recombinación, y el número de puntos de permuta puede ser descrito por la distribución de Poisson, y ii) Kosambi (1944), que considera la interferencia entre eventos de recombinación (Kearsey y Pooni, 1996; Hartl y Jones, 2001). Los programas estadísticos más usados para el análisis de ligamiento son JoinMap (Stam, 1993), Mapmaker/EXP (Lander *et al*., 1987; Lincoln *et al*., 1993) y MapManager QTX (Manly *et al*., 2001).

A continuación, con la matriz de datos fenotípicos, genotípicos y los resultantes del análisis de ligamiento, se lleva a cabo la detección de QTLs. El análisis de QTLs está basado en la detección de una asociación entre el fenotipo y el genotipo de los marcadores. Los marcadores dividen la población en grupos genotípicos en función de la presencia o ausencia de un locus marcador para determinar si existen diferencias significativas entre grupos con respecto al carácter medido (Tanksley, 1993; Young, 1996). Si el análisis de varianza muestra diferencias significativas entre las medias del carácter de cada grupo genotípico, este marcador está ligado a un QTL que controla el carácter analizado. Esto se explica porque cuanto más cerca se encuentre un marcador de un QTL, menor será la oportunidad de recombinación entre ellos y mayor será la probabilidad de que se hereden juntos en la descendencia. En cambio, si un marcador y un QTL no se encuentran ligados, ambos se heredan independientemente y no habrá diferencias significativas entre las medias de los grupos genotípicos (Tanskley, 1993). Los métodos estadísticos utilizados para la detección de QTLs se basan, bien en el estudio de la asociación de un posible QTL con cada uno de los marcadores por separado, lo que se conoce como “análisis marcador a marcador”, o bien en el estudio de la probabilidad de existencia de un QTL dentro del intervalo acotado por dos marcadores no muy distantes entre sí, lo que se conoce como “mapeo por intervalos”, del que existen diferentes modalidades (Tanskley, 1993; Liu, 1998).

- **Análisis marcador a marcador**. Es el método más simple y analiza si existe asociación entre un marcador individual y una característica fenotípica (Zeng, 1994). Puede llevarse a cabo mediante la prueba *t* de Student, análisis de varianza (ANOVA) y regresión lineal. El método más utilizado es la regresión lineal múltiple, donde se aplica la estimación de cuadrados mínimos y se emplea el coeficiente de determinación del marcador (R^2) para explicar la variación fenotípica del QTL ligado al marcador. Este método no requiere un mapa de ligamiento completo, ni que las distancias entre los marcadores sean pequeñas, ya que la única información que aporta es la existencia de un QTL próximo a un marcador, y no su localización precisa en el genoma. El análisis marcador a marcador es poco informativo, ya que la detección de la asociación entre un QTL y un marcador depende tanto del grado de ligamiento entre ambos como de la magnitud de los efectos genéticos del QTL; es decir, con esta metodología, para un mismo nivel de significación estadística de la asociación, no se distingue entre un QTL con efecto genético pequeño que esté próximo al marcador, o un QTL con efecto importante pero alejado del marcador. La desventaja principal de este método es que aumenta la probabilidad de detectar falsos QTLs (error tipo I), lo que puede minimizarse aumentando el nivel de significación ya que se reduce el nivel de detección (error tipo II). Por tanto, este método puede fallar en la estimación del número y la posición de los QTLs y de la magnitud de sus efectos (McMillan y Robertson, 1974; Lander y Botstein, 1989). Se emplean programas estadísticos como SAS (SAS Institute, Cary, North Carolina, USA. 2007) o Minitab Statistical Software (State College, Pensilvania, USA).

- **Mapeo por intervalos simples (SIM, Simple Interval Mapping).** En 1961, Thoday introdujo el mapeo por intervalos, y en 1989, Lander y Botstein presentaron el tratamiento matemático para este método. Este método utiliza el intervalo entre pares adyacentes de marcadores ligados a lo largo del cromosoma, empleando el mapa genético, y se basa en la estimación de la máxima verosimilitud de los parámetros de frecuencia de recombinación, orden de los marcadores y magnitud del efecto. El SIM se considera estadísticamente más

poderoso que el análisis marcador a marcador, ya que al analizar simultáneamente los intervalos entre pares de marcadores adyacentes ligados a lo largo de los cromosomas, se compensa el efecto de la recombinación entre marcadores y QTL y, por tanto, se pueden estimar con cierta precisión tanto la posición como la magnitud de los efectos genéticos del QTL. La desventaja es que no tiene en cuenta los QTLs que están fuera del intervalo, por lo que disminuye la precisión de las estimaciones (Lander y Bostein, 1989; Liu, 1998).

- **Mapeo por intervalos compuesto (CIM, Composite Interval Mapping).** Este método combina el mapeo por intervalos con la regresión lineal múltiple, lo que lo hace un método más efectivo (Jansen, 1993; Zeng, 1993, 1994; Jansen y Stam, 1994), ya que permite incluir marcadores localizados fuera del intervalo como cofactores, aumentando así la eficacia de detección y posicionamiento del QTL. Gracias al uso de cofactores, el CIM tiene en cuenta la variación debida a QTLs importantes y aumenta el poder de detección de QTLs de efectos menores (Septiningsih *et al.,* 2003).

Jiang y Zeng (1995) proponen el mapeo simultáneo de QTLs que afectan a más de una carácter, que pueden estar correlacionados debido a pleiotropía o a ligamiento. El mapeo por intervalos permite el estudio de la interacción Genotipo x Ambiente y de la correlación genética entre caracteres (Bearzoti, 2000). Jansen *et al*., (1995) propusieron la metodología llamada *Multiple QTL models* para el mapeo de múltiples QTLs, especialmente aquellos detectados en ambientes diferentes, y estudiar la interacción QTLs x Ambiente. Tinker y Mather (1995) proponen el mapeo de intervalos compuesto simplificado (SCIM, Simplified Composite Interval Mapping) para analizar QTLs evaluados en diferentes condiciones ambientales. Posteriormente, Kao *et al*. (1999) proponen el método de mapeo por intervalos múltiple (MIM, Multiple Interval Mapping), que incorpora la epistasia al modelo y considera múltiples intervalos simultáneamente, lo que ofrece ventajas al proporcionar mayor eficiencia y precisión en la identificación de QTLs.

Los programas estadísticos más utilizados para el mapeo e identificación de QTLs son GenStat 13th (VSN International, 2010), QTL Cartographer (Basten *et al*., 1994, 2001), MapManager QTX (Manly *et al*., 2001), QGene (Nelson, 1997; Joehanes y Nelson, 2008) y PLABQTL (Utz y Melchinger, 1996).

1.5. QTLs de importancia económica en judía común

En judía común se han detectado y mapeado multitud de QTLs asociados al síndrome de domesticación, a caracteres agronómicos y de calidad, a la resistencia genética a estreses abióticos (tolerancia a la sequía, el frío etc.) y bióticos como plagas y enfermedades bacterianas, fúngicas y víricas (Tabla 1.3, Figura 1.1).

1.5.1. Caracteres agronómicos

El hábito de crecimiento se ha descrito como un carácter cualitativo controlado por el gen *fin* (Lamprecht, 1935; Rudorf, 1958) localizado en el GL 1 del mapa de ligamiento consenso de judía común (Freyre *et al*., 1998), de tal manera que un genotipo homocigoto recesivo presentará hábito de crecimiento determinado y un genotipo con el alelo dominante mostrará hábito de crecimiento indeterminado (Koinange *et al*., 1996; Park *et al*., 1999). Campos *et al*. (2011), mapearon el gen *fin* en dos GLs (1 y 9). Koinange *et al*. (1996) y Blair *et al*. (2006a) también lo mapearon en el GL 1, mientras que Tar'an *et al*. (2001, 2002) mapearon este gen en el GL 9. La existencia de un solo locus para el hábito de crecimiento ha sido cuestionada (McClean *et al*., 2002) y recientemente se ha propuesto la existencia de dos loci para el control de este carácter (Campos *et al*., 2011). La aptitud para trepar que poseen los genotipos con hábito de crecimiento indeterminado, está relacionada con la capacidad de torsión del tallo, y se ha descrito que está controlada por el gen *tor* (Lamprecht, 1947), aunque no se tiene conocimiento de su localización genómica exacta. Checa y Blair (2008) identificaron 23 QTLs relacionados con la capacidad para trepar en la población RIL G2333/G19839, derivada de un cruzamiento entre un genotipo Mesoamericano con hábito de crecimiento tipo IV y un genotipo Andino con hábito de crecimiento tipo II.

Johnson y Gepts (1999) identificaron un QTL para días a madurez en la población RIL CDRK/Yolano, mientras Tar'an *et al.* (2001, 2002) y Blair *et al.* (2006a) detectaron QTLs asociados a días a floración y días a madurez en la población $F_{2:4}$ OAC Seaforth/OAC-95-4 y un retrocruzamiento entre un cultivar Andino y un genotipo silvestre, respectivamente. Pérez-Vega *et al.* (2010) detectaron QTLs asociados a caracteres de precocidad en la población RIL Xana/Cornell 49242.

Otros caracteres mapeados incluyen QTLs controlando la longitud del entrenudo, el número de nudos del tallo principal y el índice de cosecha o rendimiento (Koinange *et al.*, 1996). Wallace *et al.* (1993) encontraron que el QTL para el índice de cosecha estaba ligado al gen *Ppd*, de insensibilidad al fotoperiodo. Schneider *et al.* (1997a) mostraron cuatro QTLs ligados a marcadores RAPD en una población biparental y cinco en otra que se asociaron a rendimiento en sequía, rendimiento en no sequía, y media geométrica de rendimiento en sequía y no sequía.

Koinange *et al.* (1996) detectaron tres QTLs asociados al número de vainas por planta en la población RIL Midas/G12873. Johnson y Gepts (1999) detectaron cinco QTLs asociados al rendimiento del grano en la población RIL CDRK/Yolano. Beattie *et al.* (2003) y Blair *et al.* (2006a) detectaron tres y nueve QTLs asociados a rendimiento de grano.

1.5.2. Caracteres de calidad

Otros caracteres mapeados son los genes del color de la cubierta de la semilla y QTLs que controlan la calidad culinaria, el tamaño y forma de semilla y contenido en hierro y zinc. McClean *et al.* (2002) identificaron nueve genes que controlan el color de la cubierta de la semilla (*G*, *Gy*, *J*, y *V*) o dibujo (*C*, *T*, *Z*, *Ana*, *Bip*) asociados a marcadores RAPD, de los que muchos se han convertido posteriormente a marcadores STS, y se localizaron en el mapa BJ integrado (Figura 1.1).

Walters *et al.* (1997) estudiaron la calidad culinaria en tres poblaciones en dos localidades e identificaron varios QTLs con efectos pequeños, y que no se han localizado en los GLs. Posa-Macalincag *et al.* (2002) detectaron dos QTLs en

múltiples ambientes, un QTL asociado a características deseables y el otro asociado a una pobre calidad. Wright y Kelly (2011) mapearon QTLs que afectan a caracteres agronómicos y de calidad para envasado en la población RIL Jaguar/115M.

Guzmán-Maldonado *et al.* (2003) identificaron cinco QTLs que afectan al tamaño de semilla (explican un 42 % de la varianza fenotípica), cuatro del contenido en taninos (42 %), dos del contenido en Ca (25 %) y Fe (25 %) y uno del contenido en Zn (15 %), dispersos a través de cuatro GLs (no integrados) en una población derivada de un cruzamiento entre cultivado/silvestre. Cardona *et al.* 1990 identificaron los QTLs favorables para la acumulación de Ca, Fe, y Zn.

Se identificaron tres QTLs para el tamaño de semilla, dos de ellos en el GL 7 y uno en el grupo 1, en la población RIL Midas/G12873 (Koinange *et al.*, 1996), y Park *et al.* (2001) encontraron 5 QTLs para el tamaño de la semilla, en los GLs 3, 4, 5, 6 y 7 (uno en cada grupo), en la población RIL PC-50/XAN159. Uno de los QTLs detectados por Koinange *et al.* (1996) y Park *et al.* (2001) resultó ser el mismo y corresponde al locus *Phs* (proteína de reserva de la semilla, faseolina).

Tar'an *et al.* (2002) encontraron dos QTLs, en los GLs 2 y 10, para la masa de 100 semillas ligados a marcadores AFLP, en la población OAC Seaforth/OAC-95-4 (F2:4). Faleiro *et al.* (2003b) utilizaron marcadores RAPD y morfológicos para identificar QTLs asociados a la masa de 100 semillas en la población RIL Ouro Negro/Rudá.

1.5.3. Resistencia a enfermedades

1.5.3.1. Enfermedades fúngicas

En lo que respecta a la antracnosis, se han identificado 13 genes (*Co-1* a *Co-13*) de herencia mendeliana que confieren resistencia, *Co-1* (McRostie, 1919), *Co-1*^{2} (Melotto y Kelly, 2000), *Co-1*^{3} (Melotto y Kelly, 2000), *Co-1*^{4} (Alzate-Marin *et al.*, 2003ª), *Co-1*^{5} (Gonçalves-Vidigal y Kelly, 2006), *Co-2* (Mastenbroek, 1960), *Co-3*, *Co-3*^{2} (Bannerot, 1965; Fouilloux, 1976, 1979), *Co-4* (Fouilloux, 1976, 1979), *Co-4*^{2} (Young *et al.*, 1998), *Co-4*^{3} (Alzate-Marin *et al.*, 2007), *Co-5* (Young y Kelly, 1996a,b; Young *et*

al., 1998; Alzate-Marin *et al*., 2007), *Co-6* (Schwartz *et al*., 1982; Gonçalves-Vidigal, 1994; Kelly y Young, 1996), *Co-7* (Pastor-Corrales *et al*., 1994; Young *et al*., 1998), *co-8* (Alzate-Marin *et al*., 1997), *Co-9*, inicialmente descrito como *Co-3*^{3} (Geffroy *et al*., 1999; Rodríguez-Suárez *et al*., 2004; Méndez-Vigo *et al*., 2005; Alzate-Marin *et al*., 2007), *Co-10* (Alzate-Marin *et al*., 2003b), *Co-11* (Gonçalves-Vidigal *et al*., 2007b), *Co-12* (Gonçalves-Vidigal *et al*., 2008) y *Co-13* (Gonçalves-Vidigal *et al*., 2009).

Con excepción de *co-8*, todos los genes son dominantes, y multialélicos en los casos de *Co-1*, *Co-3*, *Co-4* y *Co-5* (Kelly y Vallejo, 2004a). Los genes *Co-2* a *Co-11* son originarios del acervo Mesoamericano y *Co-1*, *Co-12* y *Co-13* pertenecen al acervo Andino. En la revisión de Kelly y Vallejo (2004b), siete de los nueve genes mayores de resistencia a antracnosis han sido identificados y mapeados (Figura 1.1): *Co-1* reside en el GL 1; *Co-2* en el 11 ligado al SCAR SCAreoli (Geffroy *et al*., 1998; Adam-Blondon *et al*., 1994a), *Co-3* en el 4 ligado al SCAR SW12 (Miklas *et al*., 2000c; Singh *et al*., 2000; Rodríguez-Suárez *et al*., 2008); *Co-4* en el 8 ligado a los marcadores SY20 y SC08 (Queiroz *et al*., 2004a; Kelly *et al*., 2003); *Co-6* en el 7 ligado a SZ20 y SZ04 (Queiroz *et al*., 2004a; Kelly *et al*., 2003); *Co-13* en el 3; y *Co-9/Co-3*^{3} y *Co-10* están localizados en el 4; *Co-7* aparece como otro alelo del locus *Co-3* (Sousa *et al*., 2009); *Co-4*^{2} es el mayor alelo de resistencia en el locus *Co-4* y presenta ligamiento con los marcadores SAS13 (Young *et al*., 1998), SH18 y SBB14 (Awale y Kelly, 2001); y *Co-5*^{2} es el segundo alelo en el locus *Co-5*, locus que presenta un patrón de resistencia más restrictivo que el propio alelo *Co-5* (Vallejo y Kelly, 2009). Existe una co-localización entre los genes de resistencia y los QTLs que condicionan la resistencia parcial a la antracnosis (Geffroy *et al*., 2000). Cuatro de los genes (*Co-1*, *Co-2*, *Co-9* y *Co-10*) segregan juntos con la resistencia a roya, y *Co-10* con la resistencia a bacteriosis de halo (Miklas *et al*., 2002; 2005; Kelly y Vallejo, 2004a), lo que indica un cluster de genes de resistencia que deriva de genes ancestrales después de eventos de duplicación y divergencia (Michelmore y Myers, 1998).

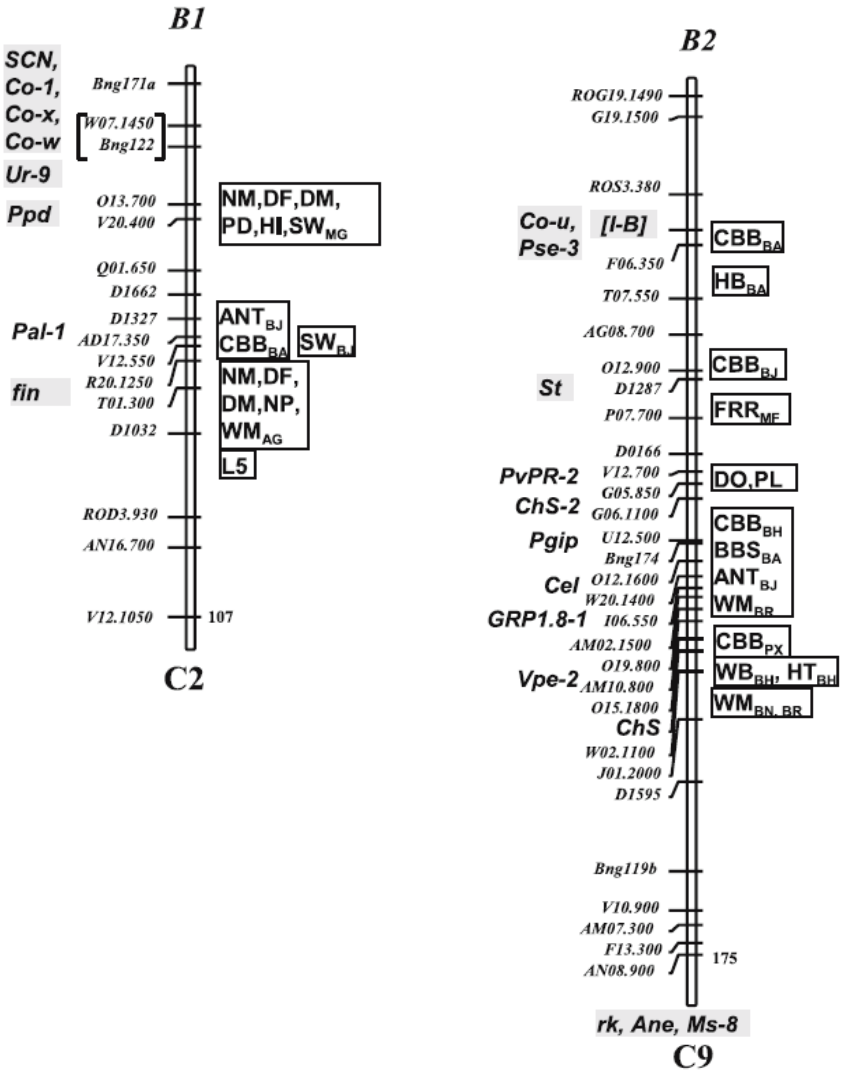

Figura 1.1. Mapa genómico de judía común. Los GLs (1 a 11) corresponden a Freyre *et al.* (1998). Es una combinación de los mapas de Kelly *et al.* (2003) y Miklas *et al.* (2006). A la izquierda de los GLs se muestran los marcadores moleculares (letra pequeña), genes bioquímicos (letra grande) y caracteres fenotípicos (recuadros sombreados). A la derecha de los GLs se muestran los QTLs mapeados en diferentes poblaciones (Tabla 1.3). Para la comprensión de las abreviaturas consultar Tabla 1.3 y Miklas y Singh (2007).

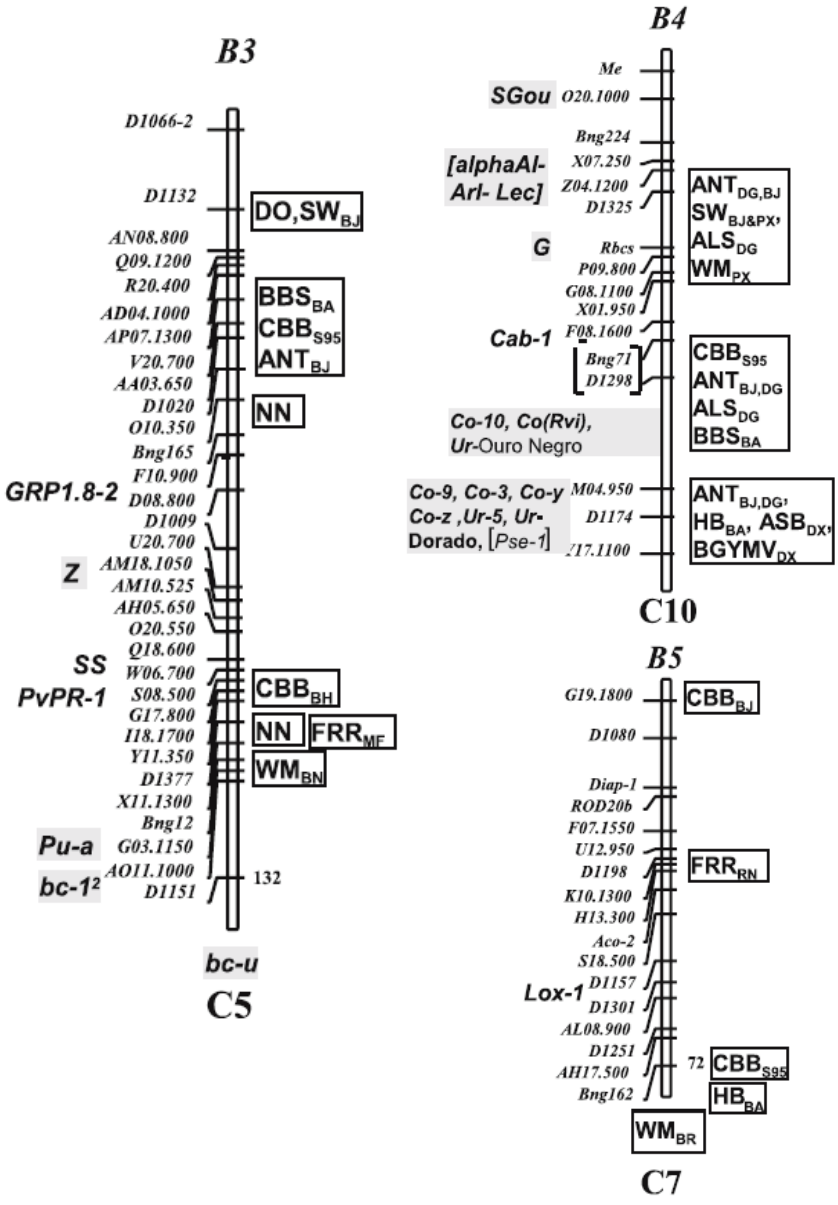

Figura 1.1. Continuación.

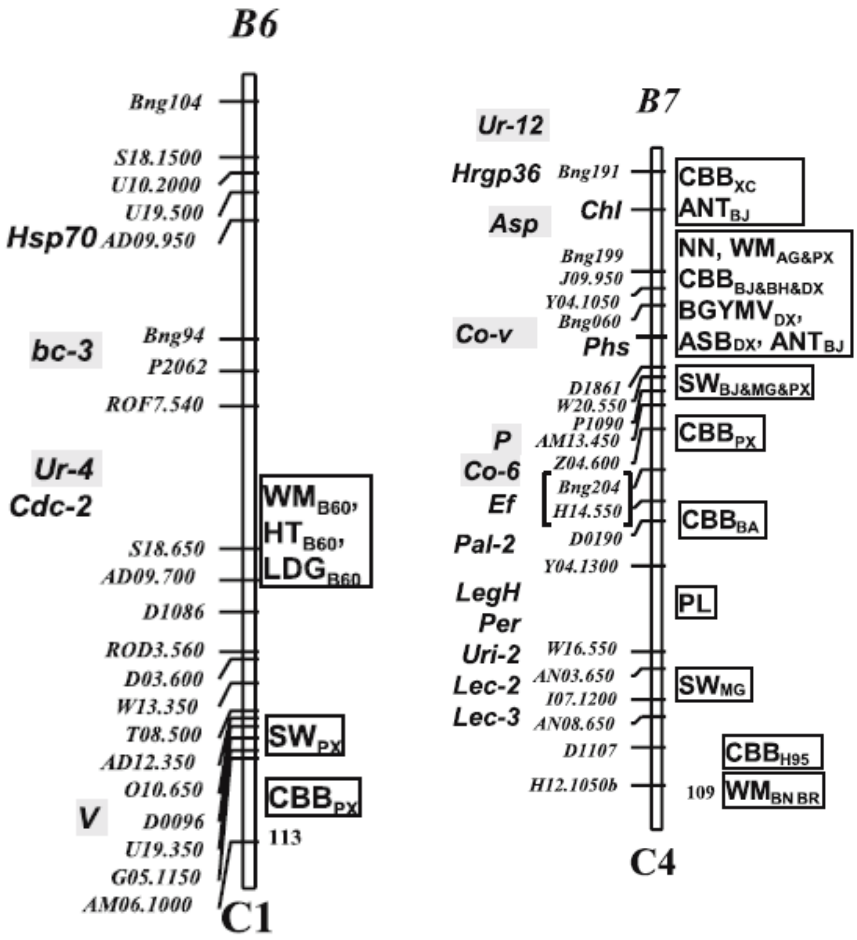

Figura 1.1. Continuación.

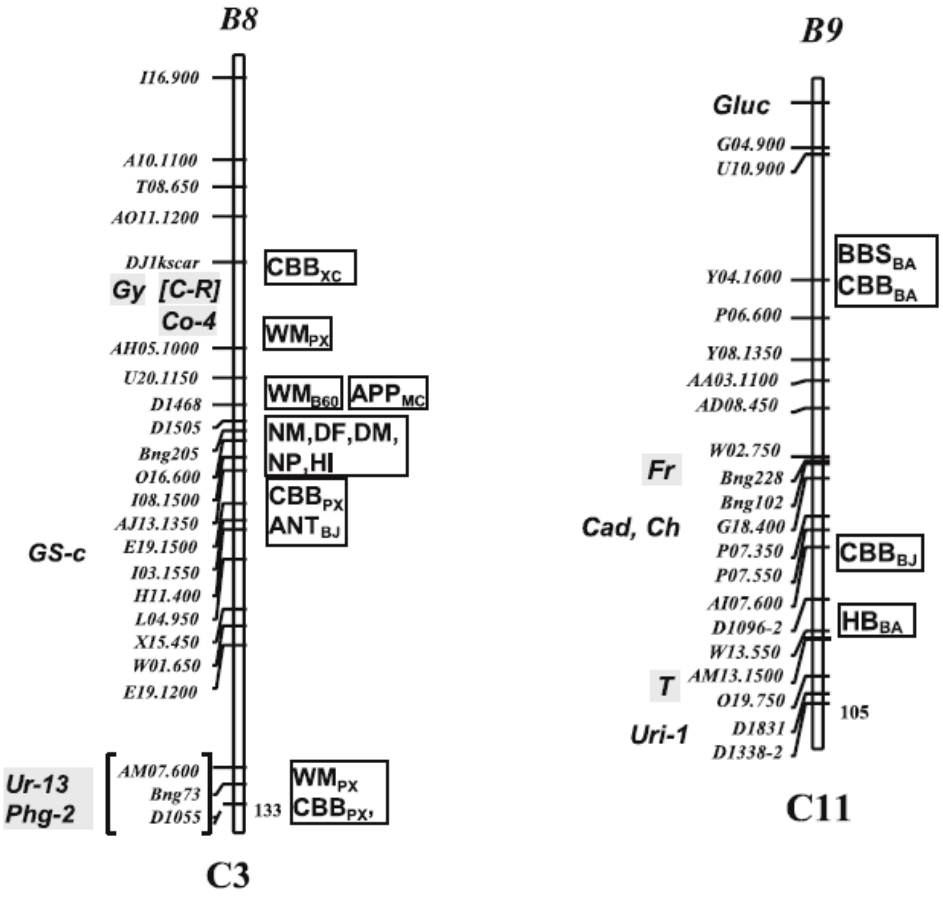

Figura 1.1. Continuación.

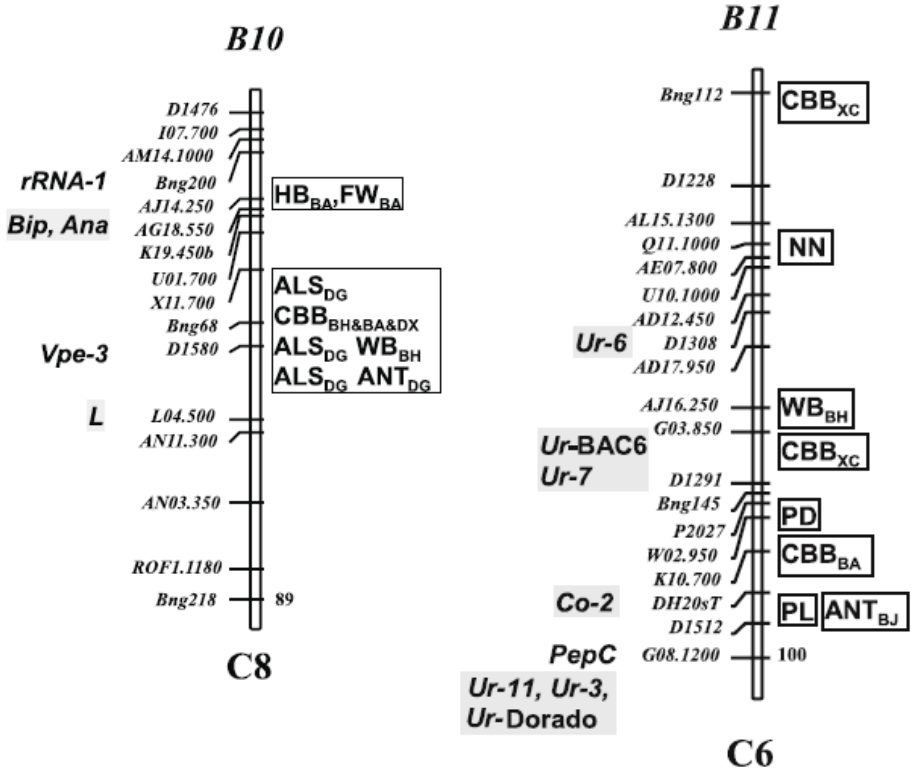

Figura 1.1. Continuación.

El gen *Ur-4* de resistencia a roya fue el primer gen identificado en judía común con un marcador de ADN (Miklas *et al*., 1993). Existen 13 genes de resistencia a roya: *Ur-1*, *Ur-2*, *Ur-2²*, *Ur-3*, *Ur-4*, *Ur-6* (Ballantyne, 1978), *Ur-5* (Stavely, 1984), *Ur-7* (Augustin, 1972), *Ur-8* (Christ y Groth, 1982), *Ur-9* (Finke *et al*., 1986), *Ur-10* (Webster y Ainsworth, 1988), *Ur-11* (Stavely, 1990, 1998), *Ur-12* (Jung *et al*., 1998) y *Ur-13* (Liebenberg y Pretorius, 2004). Los alelos dominantes *Ur-3* (Haley *et al*., 1994b; Nemchinova y Stavely, 1998), *Ur-4* (Miklas *et al*., 1993; Mienie *et al*., 2004), *Ur-5* (Haley *et al*., 1993; Melotto y Kelly, 1998), *Ur-6* (Park *et al*., 2004b), *Ur-7* (Park *et al*., 2003, 2004a), *Ur-9* (Jung *et al*., 1996), *Ur-11* (Queiroz *et al*., 2004c; Johnson *et al*., 1995) y *Ur-13* (Mienie *et al*., 2005) que confieren resistencia específica a roya se

detectaron utilizando marcadores RAPD que eventualmente se convirtieron a SCARs y se localizaron en el mapa.

De los trece genes de resistencia, se han mapeado nueve genes (Jung *et al*., 1998; Kelly *et al*., 2003; Park *et al*., 2003; Miklas *et al*., 2002, 2006; Miene *et al*., 2005) en diferentes GLs del mapa consenso desarrollado por Freyre *et al*. (1998) para judía común (Figura 1.1). El gen *Ur-5* se encuentra en el GL 4 ligado al SCAR SI19 (Miklas *et al*., 1993; Melotto *et al*., 1998; Miklas *et al*., 2000c), *Ur-3*, *Ur-6*, *Ur-7* y *Ur-11* en el grupo 11, ligados a los SCARs SK14, SBC6, SAD12 y SAE19 respectivamente (Haley *et al*., 1994c; Nemchinova y Stavely, 1998; Park *et al*., 2003b, 2004b, 2008; Johnson *et al*., 1995; Queiroz *et al*., 2004c; Miklas *et al*., 2002). *Ur-9* en el grupo 1, *Ur-4* en el grupo 6 ligado a SA14 (Miklas *et al*., 1993, 2002; Miene *et al*., 2004), *Ur-12* en el 7 y *Ur-13* en el 8 ligado al SCAR KB126 (Mienie *et al*., 2005). Otros genes de resistencia específica de la población DOR 364 (Miklas *et al*., 2000a) se mapearon próximos a *Ur-3* y *Ur-5*, uno de BAC 6 (Jung *et al*., 1996) próximo a *Ur-7*, y otro de Ouro Negro (Correa *et al*., 2000) en el GL 10. Otros genes se han mapeado: *Ur-12* en el grupo 4 que condiciona resistencia en la planta adulta (APR) y se expresa en el estado de la cuarta hoja trifoliada o más tarde (Jung *et al*., 1998), *Pu-a* en el grupo 5 y que condiciona la pubescencia de la hoja abaxial (Jung *et al*., 1998), y *Crg* (Complements resistance gene) en el grupo 3 y es necesario para la expresión del gen *Ur-3* (Kalavacharla *et al*.. 2000) que está localizado en el GL 8 (Freyre *et al*., 1998).

En cuanto a la pudrición de la raíz, ocasionada por el género *Fusarium* (FRR, Fusarium Root Rot), Fall *et al*. (2001) identificaron y mapearon un QTL mayor en el GL 8 en la población RIL Belneb RR-1/A55 (Ariyarathne *et al*., 1999), donde la línea A55 de origen Mesoamericano controla el 63,5 % de la varianza para la resistencia a la podredumbre provocada por este hongo, ya que es resistente a las razas 1, 2 y 4 (Silbernagel y Mills, 1991; Velázquez-Valle *et al*., 1997). Schneider *et al*. (2001) detectaron 16 QTLs asociados con la resistencia a FRR en la población RIL Montcalm/FR266. Los marcadores RAPD asociados a dichos QTLs en ensayos de

invernadero no se corresponden con los resultados obtenidos en el campo, y los marcadores individuales no explican más del 15 % de la varianza para la resistencia.

Chowdbury *et al.* (2002) detectaron dos QTLs ligados a marcadores RAPD en la población RIL A.C. Compass/NY2114-12. Se identificaron también seis QTLs en la población RIL Eagle/Puebla 152 (Navarro *et al.*, 2003). La mayoría de esos QTLs se localizaron en los GLs 2 y 3 del mapa integrado (Freyre *et al.*, 1998), ligados a una región del genoma donde se han identificado genes de defensa como *Pgip* y *Chs* y proteínas asociadas a patogénesis como *PvPR-1* y *PvPR-2* (Schneider *et al.*, 2001). Román-Avilés *et al.* (2005) identificaron 9 QTLs asociados con la resistencia a Fusarium empleando dos poblaciones IBL Red Hawk 2/Negro San Luís y C974072/NLS, tanto en invernadero como en campo, que explican hasta un 53 % de la varianza fenotípica total. Dichos QTLs se localizan en los GLs 2 y 5 del mapa de judía integrado (Freyre *et al.*, 1998) (Figura 1.1).

El moho blanco (WM, White Mold) es otra enfermedad fúngica que ataca a la judía. La resistencia a WM es parcial y presenta una herencia compleja. Se han detectado QTLs para resistencia a esta enfermedad en ocho de los 11 GLs de judía. Park *et al.* (2001) detectaron 9 QTLs ligados a marcadores RAPD en la población RIL PC-50/XAN 159, situados en los GLs 3, 4, 6 y 10, siendo el QTL localizado en el grupo 4 el que explica la mayor parte de la varianza en la resistencia. Miklas *et al.* (2001) identificaron en la población RIL A55/G122 el gen *Phs* (faseolina) ligado a un QTL mayor en el GL 7, y otro QTL en el GL 2 atribuible al gen *fin*, responsable del hábito de crecimiento determinado. Kolkman y Kelly (2003) mapearon QTLs de resistencia a WM en los GLs 2 y 7 del mapa de Freyre *et al.* (1998) en la población RIL ICA Bunsi/Newport. Miklas *et al.* (2003b) identificaron dos QTLs de resistencia a WM en la población RIL Benton/NY 6020-4, uno de los QTLs, derivado del parental Benton, se localiza en el grupo 1 y explica el 12 % de la varianza, mientras que el otro QTL, procedente del parental NY 6020-4, está asociado con el aumento de la longitud de internudos y se localiza en el GL 8, cerca del gen *Co-4* responsable de la resistencia a antracnosis, ligado además al SCAR SAU5 (Miklas *et al.*, 2006) y que explica el 38 %

de la variación. Soule *et al.* (2011) detectaron dos QTLs asociados a la resistencia a WM en la población RIL Benton/VA19 y siete QTLs en la RIL Raven/I9365-31, añadiendo información a los mapas anteriormente publicados. Uno de los QTLs detectados se encuentra ligado al marcador SCAR Sme1Em5, derivado de un marcador SRAP (Sequence-Related Amplified Polymorphism) y localizado en el GL 2 (Soule *et al.*, 2011). Otro de los QTLs se encuentra ligado al SCAR SF18R7 en el GL 7 (Soule *et al.*, 2011).

En cuanto a la resistencia a la enfermedad provocada por *Phaeoisariopsis griseola* (Sacc.) Ferr., conocida como mancha angular (ALS, Angular Leaf Spot), se ha probado que muestra una herencia sencilla y se han identificado marcadores para diversos genes de resistencia (Carvalho *et al.*, 1998; Ferreira *et al.*, 2000; Mahuku *et al.*, 2004; Queiroz *et al.*, 2004b; Miklas *et al.*, 2006). Este hongo fue el primer patógeno de judía en el cual se demostró claramente la existencia de co-evolución planta-patógeno (Guzmán *et al.*, 1995). Ferreira *et al.* (2000) encontró un marcador RAPD ligado a un alelo dominante (*Phg-2*) que confiere resistencia a ALS. Nietsche *et al.* (2000) encontraron también marcadores RAPD y SCAR (SN02) ligados al alelo dominante *Phg-2* en la línea Cornell 49-24-2. El SCAR SN02 fue mapeado por Miklas *et al.* (2006) en el GL 3 del mapa consenso (Figura 1.1). Melo *et al.* (2000) encontraron diez QTLs asociados a la resistencia a ALS en la población RIL Carioca/Flor de Mayo, empleando en el estudio marcadores RAPD, los cuales fueron usados por Faleiro *et al.* (2003) para localizar dos QTLs en la población RIL Ouro Negro/Rudá. Ragagnin *et al.* (2005) encontraron resistencia a ALS en la línea diferencial AND277, debida al gen dominante *Phg-1* y ligado al SCAR SH13 (Carvalho *et al.*, 1998; Queiroz *et al.*, 2004b). También un SCAR derivado de un AFLP se encontró ligado a un gen de resistencia dominante a ALS en la línea G10474 (Mahuku *et al.*, 2004). López *et al.* (2003) observaron cinco QTLs de resistencia a ALS en la población RIL DOR364/G19833, localizados en los grupos 8 y 10. Teixeira *et al.* (2005) identificaron 5 QTLs ligados a marcadores SSR responsables de la resistencia a ALS en la población F2 Jalo EEP/Small White.

1.5.3.2. Enfermedades bacterianas

Existen una docena de QTLs mayores y menores que controlan la resistencia a la bacteriosis común (CBB). Los SCARs SU91 (Pedraza *et al*., 1997) y BC420 (Yu *et al*., 2000a) están completamente ligados con QTLs que fueron introducidos de una variedad de *P. acutifolius* A. Gray en la línea de judía común XAN159 (McElroy, 1985). Un tercer QTL mayor ligado al SCAR SAP6 en el grupo 8 (Miklas *et al*., 2000c) deriva de una variedad Great Northern Montana (Miklas *et al*., 2003a). Y un cuarto QTL mayor se identificó en el grupo 4 entre el locus *Asp* para el brillo de la semilla y el locus *Phs* de la faseolina pero no ha sido identificado con ningún marcador (Nodari *et al*., 1993b; Miklas *et al*., 2000a). Un quinto QTL mayor presente en OAC 95-4 y en la variedad de *P. acutifolius* A. Gray se mapeo en el grupo 7 (Tar'an *et al*., 2001).

Se han identificado y mapeado genes y QTLs que confieren resistencia a otros patógenos bacterianos. Taylor *et al*. (1996a, b) identificaron cinco genes de resistencia monogénica a bacteriosis de halo (HBB) (*P. syringae* pv. *phaseolicola*): *Pse-1*, *Pse-2*, *Pse-3*, *Pse-4* y *Pse-5*. El gen *Pse-1* que condiciona resistencia a las razas 1,7 y 9; *Pse-3* a razas 3 y 4; y *Pse-4* a la raza 5 se identificaron en la población RIL BelNeb-RR-1/A55 (Fourie *et al*., 2004) en los grupos 1, 9, y 10, respectivamente. Un estudio con la misma población, identificó un QTL que condiciona resistencia y que su posición en el mapa corresponde a la posición de los genes *Pse-1*, *Pse-3*, y *Pse-4* (Ariyarathne *et al*., 1999). En un estudio llevado a cabo por Fourie *et al*. (2004) en la población RIL Bel-Neb-RR-1/A 55, se mapeó el gen *Pse-1* en el GL 4 , junto al SCAR ligado SB10, este gen se encuentra dentro de un clúster de genes que ofrece resistencia a antracnosis (*Co-9*), roya (*Ur-5*), pudrición carbonosa de la raíz (ASB, Ashy Stem Bligh, QTL) y BGYMV (QTL). Un QTL de resistencia a mancha marrón de judía (BBS, Bacterial Brown Spot), causado por *P. syringae* pv. *syringae*, (Jung *et al*., 2003) que se localiza próximo al clúster de resistencia, está en el grupo 10 y otros cuatro en los grupos 4, 5, 9, y 11 se identificaron utilizando la misma población Bel-Neb-RR-1/A 55 (Figura 1.1). Recientemente, Miklas *et al*. (2009) mapearon el gen *Pse-1* en el GL 10 del mapa integrado en la población RIL Canadian Wonder/UI-3, ligado a los SCARs SR13, ST8

y SH11, cerca de otros QTLs que confieren resistencia a *Fusarium* spp y bacteriosis de halo (Ariyarathne *et al*., 1999; Fall *et al*., 2001), y a ALS (López *et al*., 2003; Miklas *et al*., 2006). El gen *Pse-3* está completamente ligado al gen *I*, y ligados ambos al SCAR SW13 (Haley *et al*., 1994a; Melotto *et al*., 1996; Fourie *et al*., 2004) ya que no se observaron recombinantes para ambos genes (Teverson, 1991). El gen *Pse-4* podría estar ligado con el gen *Pse-1* en el grupo 10.

1.5.3.3. Enfermedades víricas

Los genes de resistencia al virus del mosaico común y necrótico son dominantes (gen *I*) y recesivos (*bc-u*, *bc-1*, *bc-1²*; *bc-2*, *bc-2²* y *bc-3*) (Drijfhout, 1978, 1991). Muchos de estos genes de resistencia han sido mapeados: el gen *I* ligado al SCAR SW13 en el GL 2, ligado por completo al gen *Pse-3* de resistencia a bacteriosis de halo (Haley *et al*., 1994a; Melotto *et al*., 1996; Freyre *et al*., 1998; Fourie *et al*., 2004), el gen *bc-3* en el GL 6 ligado al marcador SCAR ROC11 (Johnson *et al*., 1997; Gepts, 1999; Miklas *et al*., 2000a; Kelly *et al*., 2003), el gen *bc-1²* reside en el GL 3 y ligado al SCAR SBD5 (Freyre *et al*., 1998; ; Miklas *et al*., 2000b: Kelly *et al*., 2003), y el gen no específico *bc-u* está localizado también en el GL 3 (Strausbaugh *et al*., 1999) (Figura 1.1).

En cuanto al virus del mosaico dorado y amarillo, Urrea *et al*. (1996) encontraron un marcador RAPD (R2) para el alelo *bgm-1* que proporciona resistencia a la clorosis foliar provocada por BGMV y BGYMV. Dicho marcador se convirtió en SCAR (SR2) y fue mapeado en el GL 3 (Blair *et al*., 2007). La resistencia a BGYMV detectada en la línea DOR364 está controlada por dos QTLs mayores (Miklas *et al*., 1996) en los grupos 4 y 10 (Miklas *et al*., 2000a). El QTL posicionado en el grupo 10 está ligado con el SCAR SW13 y se encuentra dentro de un clúster de genes que confieren resistencia a otras enfermedades como antracnosis, bacteriosis de halo y roya.

El gen dominante *Bct* confiere resistencia al virus del encrespamiento de la remolacha (BCTV, Beet Curly Top Virus) que ataca a judía. Larsen y Miklas (2004) desarrollaron un SCAR (SAS8) para detectar este gen dominante y se mapeó en el GL 7. Este gen se encuentra localizado en el clúster anteriormente citado. Recientemente se ha

encontrado un QTL ligado al marcador SCAR Q14 que confiere resistencia a BCTV, localizado en el GL 6 (Larsen *et al*., 2010).

1.6. Antecedentes

La judía común experimentó su domesticación y diversificación en América, existiendo dos centros de domesticación y dos acervos genéticos: Mesoamericano (principalmente en México) y Andino (Sur de Perú, Bolivia y Noroeste de Argentina). Debido al aislamiento genético que existió durante siglos, la mayoría de las variedades de un centro tienen características que no se encuentran en las del otro. Las variedades Mesoamericanas de judía común son mucho más productivas y la frecuencia de genes de resistencia a enfermedades y plagas, así como a estreses abióticos en ellas es más alta que en las variedades Andinas, las cuales presentan un grano de mayor tamaño y calidad. Durante la dispersión de los centros de origen e introducción de germoplasma de judía común en otras áreas como la Península Ibérica, tuvo lugar una adaptación a nuevos ambientes y el cultivo de germoplasma de ambos acervos genéticos en proximidad, lo que favoreció el flujo de genes entre ellos, contrario al aislamiento genético que había existido en América. Esto dio lugar a la aparición de formas recombinantes naturales genéticamente intermedias que presentan fenotipos y genotipos tanto Mesoamericanos como Andinos. En investigaciones anteriores del Grupo de Leguminosas de la Misión Biológica de Galicia-Consejo Superior de Investigaciones Científicas (MBG-CSIC), se ha documentado la existencia de estas nuevas formas genéticas y por tal razón se considera la Península Ibérica como un centro secundario de diversificación de la especie (Santalla *et al*., 2002, 2010; Rodiño *et al*., 2006).

Esta nueva variación genética tiene importantes implicaciones en estudios de evolución y genética que no han sido completamente exploradas (Rodiño *et al*., 2006), como es su empleo en cruzamientos inter-acervos, ya que puede servir como material puente entre ambos acervos genéticos, y permitiría salvar la barrera genética existente en la hibridación. Es importante, sin embargo, conocer en qué medida los alelos favorables de estas formas intermedias permiten mejorar germoplasma de

origen Mesoamericano y/o Andino, para así poder desarrollar variedades de grano grande, con calidad comercial, y con un buen rendimiento, algo que ha sido una limitación en los programas de mejora de la especie.

1.7. Objetivos

El trabajo de investigación que constituye esta tesis doctoral se desarrolla en el marco del proyecto del Plan Nacional AGL2008-02091/AGR (Mejora y Genética de *Phaseolus*), continuación del proyecto AGL2005-01268/AGR (Mejora genética de judía: desarrollo y explotación de material genético). Teniendo en cuenta los antecedentes citados, el objetivo general de este trabajo consiste en identificar QTLs que afectan a caracteres agronómicos y de calidad de importancia económica en judía común mediante el estudio de poblaciones de mapeo RILs derivadas de cruzamientos entre genotipos de diferentes acervos genéticos: Beluga/PHA-0399 y PHA-0419/Beluga, y del mismo acervo genético: Matterhorn/PHA-0399 y PHA-0419/Matterhorn y determinar así la contribución genética de los recombinantes naturales (genotipos PHA-0399 y PHA-0419) a la mejora de germoplasma de ambos acervos genéticos con respecto a los caracteres estudiados.

Se investigará si determinadas regiones candidatas con QTLs han originado genotipos segregantes fijados en dichas poblaciones de mapeo, mediante el análisis de caracteres fenotípicos y genotípicos a través de marcadores moleculares microsatélites en los once GLs del genoma de judía común.

1.7.1. Objetivos específicos

Los objetivos específicos se pueden resumir en los siguientes:

1) Análisis fenotípico de caracteres de precocidad, arquitectura de planta, acervo genético, tamaño de vaina y grano, rendimiento y calidad física del grano en las cuatro poblaciones RIL avanzadas.

2) Estudio de polimorfismos genéticos en las poblaciones RILs mediante marcadores microsatélite.

3) Desarrollar un mapa de ligamiento donde se localizarán los marcadores microsatélites y los QTLs detectados, e integrar los mapas de cada población en uno.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Material genético

2.1.1. Poblaciones Recombinantes Cosanguíneas

Los caracteres fenotípicos y el genotipo se analizaron mediante marcadores moleculares tipo microsatélite en cuatro poblaciones RIL, provenientes de cruzamientos entre líneas puras de judía común pertenecientes a los acervos genéticos Mesoamericano y Andino (Tabla 2.1, Figura 2.1). Matterhorn pertenece al acervo Mesoamericano, presenta hábito de crecimiento indeterminado erecto (Tipo II), foliolos de forma hastada, brácteas de forma lanceolada, semillas elípticas aplanadas y resistencia a BCMNV y a la raza 53 de roya (Kelly *et al*., 1999a). Beluga, perteneciente al acervo Andino, muestra hábito de crecimiento determinado (Tipo I), foliolos de forma hastada, brácteas lanceoladas, semillas arriñonadas llenas, resistencia a BCMV y a algunas razas de antracnosis (Kelly *et al*., 1999b).

Los genotipos PHA-0399 y PHA-0419 son líneas derivadas de poblaciones recolectadas en la Península Ibérica (De Ron *et al*., 1991), que se mantienen en el banco de germoplasma de la MBG-CSIC. Ambas presentan hábito de crecimiento indeterminado trepador (Tipo IV), foliolos de forma cordada, semillas arriñonadas planas y resistencia a determinadas razas de antracnosis. El genotipo PHA-0399 presenta brácteas de forma lanceolada, mientras que en PHA-0419 son de forma cordada. Estudios previos (Santalla *et al*., 2004; 2010; Rodiño, 2001; Rodiño *et al*., 2003; 2006) han caracterizado estas líneas mediante su tipo de faseolina, alozimas, caracteres moleculares y morfológicos, determinando su carácter Mesoamericano extremo, con presencia de caracteres introgresados del acervo genético Andino, como son el gran tamaño de semilla (> 70 g/100 semillas) o el tipo de faseolina, por lo que se consideran formas intermedias o recombinantes naturales entre ambos acervos.

Las cuatro poblaciones RIL se generaron en un proyecto anterior del Grupo de Leguminosas de la MBG-CSIC (Proyecto AGL2003-03834), utilizando la metodología de SSD (Cubero, 2003) a partir de una planta F_2. Los cruzamientos se realizaron mediante emasculación y la posterior transferencia de polen, verificándose la

heterocigosis de la F_1 mediante la observación fenotípica del hábito de crecimiento y el marcador molecular SCAR SW13 (Melotto *et al.*, 1996) para el *gen I* de resistencia a BCMNV. De las semillas F_2 generadas se tomaron al azar un número fijo de individuos (un mínimo de 300 y un máximo de 500 individuos) para tener una amplia representación de toda la variabilidad genotípica de la población F_2. Cada planta F_2 se recogió independientemente y se sembró una semilla al azar que produjo una planta $F_{2:3}$, de la que se volvió a tomar una sola semilla, para generar la $F_{2:4}$. Esta metodología se continuó hasta la generación $F_{2:7}$.

Tabla 2.1. Características fenotípicas y genotípicas de las líneas puras de judía común utilizadas para desarrollar las poblaciones RILs.

Línea	AG [1]	HC [2]	Clase comercial [3]	Genes de resistencia [4]
Matterhorn	M	II	Great Northern	BCMNV (*I*)
(Kelly *et al.*, 1999a)			(35 g/100 semillas)	Roya (*Ur-3*) (Raza 53)
Beluga	A	I	Canellini	BCMNV (*I*)
(Kelly *et al.*, 1999b)			(60 g/100 semillas)	Antracnosis (*Co-1*) (Razas 65, 73)
PHA-0399-02-05	M	IV	Large Great Northern	Antracnosis (*Co-4²*, *Co-4³*, *Co-6*)
(Santalla *et al.*, 2004)			(90 g/100 semillas)	(Razas 23, 55, 102, 1545)
PHA-0419-03-02	M	IV	Large Great Northern	Antracnosis (*Co-4²*, *Co-6*, *Co-10*)
(Santalla *et al.*, 2004)			(80 g/100 semillas)	(Razas 23, 39, 102, 448, 1545)

[1] AG, Acervo genético: M = Mesoamericano, A = Andino. [2] HC, Hábito de crecimiento: I = Determinado, II = Indeterminado erecto y IV = Indeterminado trepador (CIAT, 1983). [3] Santalla *et al.*, 2001. [4] Razas de antracnosis: Andinas: 23, 39, 55, 102 y Mesoamericanas: 65, 73, 448, 1545.

Las poblaciones RIL Matterhorn/PHA-0399 y PHA-0419/Matterhorn se componen de 118 y 170 familias F_7, respectivamente, y aportarán conocimiento de los posibles alelos favorables de PHA-0399 y PHA-0419 para la mejora de germoplasma de judía de origen Mesoamericano. Las poblaciones RIL Beluga/PHA-0399 y PHA-0419/Beluga, conformadas por 60 y 179 familias F_7, respectivamente, permitirán conocer si existen genes favorables en PHA-0399 y PHA-0419 que permitan mejorar germoplasma de judía de origen Andino.

2.1.2. Testigos de referencia de acervo genético

Se utilizaron como testigos genotipos pertenecientes a los dos acervos genéticos: ICA Pijao (Código CIAT Nº G05773), de la clase comercial Black Turtle y perteneciente al acervo Mesoamericano y Calima (Código CIAT Nº G04435), de la clase comercial Red Pinto representando al acervo Andino (Figura 2.1).

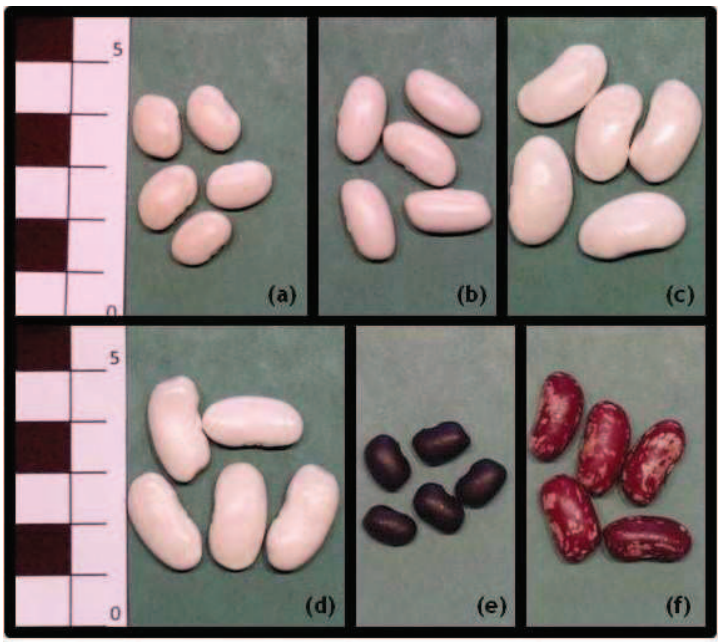

Figura 2.1. Líneas de judía común empleadas en los cruzamientos para el desarrollo de las poblaciones RIL y testigos de acervo genético: (a) Matterhorn, (b) Beluga, (c) PHA-0399, (d) PHA-0419, (e) ICA Pijao y (f) Calima.

2.2. Diseño experimental: ensayos agronómicos

Los ensayos agronómicos protegidos y al aire libre se llevaron a cabo durante los años 2008, 2009 y 2010. Las parcelas experimentales utilizadas fueron: Invernadero V, Invernadero VII y "Huerta II" (40 msnm, 42º 26´ N y 8º 38´O) en la MBG-CSIC, Salcedo (Pontevedra), instalaciones pertenecientes a la Diputación Provincial de Pontevedra; y "As Raias" (20 msnm, 43º 14´ N y 8º 16´ O) en Soutomaior

(Pontevedra). La Tabla 2.2 muestra los ambientes en los que se llevaron a cabo los ensayos de las cuatro poblaciones, entendiendo como ambiente cada combinación de año y localidad.

En los ensayos agronómicos protegidos, la siembra se realizó por trasplante cuando las plántulas tuvieron las hojas opuestas completamente expandidas, mientras que en los ensayos agronómicos al aire libre se realizó siembra directa.

El diseño experimental utilizado fue en bloques completos al azar con dos repeticiones. La unidad experimental fue la parcela, que corresponde a cada familia F_7 de cada población RIL. La parcela experimental constó de uno o dos surcos, con una distancia entre surcos de 0,80 m, 15 plantas por surco, y una distancia entre plantas de 0,30 m. La densidad fue de aproximadamente 42000 plantas/ha. Para eliminar el efecto de borde se incluyó un surco en los extremos de cada bloque.

Tabla 2.2. Ensayos realizados en cada población y su código de ambiente (Año y Localidad).

Población F_7	**Año**	**Localidad**	**Ambiente**
Beluga/PHA-0399	2008	Invernadero I Salcedo	IV103
		"Huerta II" Salcedo	HS101
	2009	Invernadero II Salcedo	IP204
		"Huerta II" Salcedo	HS201
	2010	Invernadero II Salcedo	IP304
		"Huerta II" Salcedo	HS301
Matterhorn/PHA-0399	2008	Invernadero I Salcedo	IV103
		"Huerta II" Salcedo	HS101
	2009	"Huerta II" Salcedo	HS201
	2010	Invernadero I Salcedo	IV303
		"Huerta II" Salcedo	HS301
PHA-0419/Beluga	2008	"Huerta II" Salcedo	HS101
		"As Raias" Soutomaior	ST102
	2009	Invernadero I Salcedo	IV203
	2010	Invernadero I Salcedo	IV303
		"Huerta II" Salcedo	HS301
PHA-0419/Matterhorn	2008	Invernadero I Salcedo	IV103

Población F_7	Año	Localidad	Ambiente
		"Huerta II" Salcedo	HS101
		"As Raias" Soutomaior	ST102
	2009	"Huerta II" Salcedo	HS201
	2010	"Huerta II" Salcedo	HS301

En los ensayos agronómicos se realizaron tratamientos ecológicos preventivos con una mezcla de extracto natural de *Quassia amara* L. y de aceite de semillas de Neem (*Azadirachta indica* A. Juss.*)*, para al ataque de mosca blanca (*Bemisia tabaci* Genn.), araña roja (*Tetranychus* sp), pulgón (*Aphis fabae* Scop.) y trips (*Frankliniella occidentalis* Perg.). El empleo de ambos productos está autorizado por la Unión Europea (Anexo II del Reglamento nº 2092/91) en la producción agrícola ecológica y en los productos agrarios y alimenticios (DO L 198 de 22.7.1991, p. 1/15). Sin embargo, en ocasiones los tratamientos no fueron eficaces y se aplicó zzAphox (Pirimicarb, 50 p/p) para el pulgón (*Aphis fabae*), Align (Azadiractrin 3.2%) para trips (*Frankliniella occidentalis*), Nexter (Pyridaben 20%) para araña roja (*Tetranychus* sp) y Confidor (Imidacloprid 20%) para mosca blanca (*Bemisia tabaci)*. Estos productos están autorizados e inscritos en el Registro Oficial de Productos Fitosanitarios (MARM, 2010).

2.3. Evaluación fenotípica: agronómica, de acervo genético y de calidad de grano

En las cuatro poblaciones RIL se analizó la expresión fenotípica de caracteres agronómicos, de acervo genético y calidad física del grano (CIAT, 1983, 1984; De la Cuadra *et al*., 2001; Yeung *et al*., 2009).

2.3.1. Caracteres agronómicos indicativos de precocidad (CIAT, 1983)

1) Nascencia (NASCEN): Días transcurridos desde la siembra hasta la apertura de los cotiledones y aparición de las hojas opuestas.

2) Primera flor (PRIMFLO): Días transcurridos desde la nascencia hasta la aparición de la primera flor abierta.

3) Fin de floración (FINFLO): Días transcurridos desde la nascencia hasta que el 50 % de las plantas no posean ninguna flor abierta.

4) Duración de la floración (DURFLO): Días transcurridos desde el inicio hasta el fin de la floración.

5) Inicio de vaina inmadura (INVAIN): Días transcurridos desde la nascencia hasta la aparición de la primera vaina inmadura o en condiciones óptimas de consumo.

6) Inicio de vaina madura (IVAIMAD): Días trascurridos desde la nascencia hasta la aparición de la primera vaina fisiológicamente madura.

7) Primera vaina seca (PRIMSEC): Días trascurridos desde la nascencia hasta la aparición de la primera vaina seca.

8) Duración del período de madurez fisiológica (DURVAI): Días transcurridos desde el inicio de las vainas inmaduras hasta la primera vaina seca.

2.3.2. Caracteres agronómicos indicativos de la arquitectura de la planta

1) Hábito de crecimiento: La arquitectura de la planta de judía común se clasificó en los siguientes hábitos de crecimiento (CIAT, 1983): TIPO I, crecimiento arbustivo determinado; TIPO II, crecimiento arbustivo indeterminado, con tallos y ramas erectos; y TIPO IV, crecimiento voluble indeterminado, con tallo y ramas débiles, largas y torcidas.

2) Altura de la planta (ALTPLAN): Medida en centímetros del tallo principal en la etapa de floración, desde el primer nudo cotiledonar hasta el nudo de la última hoja.

3) Número de ramificaciones de la planta (RAMIFPLAN): Número de ramificaciones alrededor de un nudo de la parte media del tallo principal.

4) Número de nudos (NUMNUD): Número de nudos en el tallo principal desde la base hasta la primera inflorescencia. En hábitos de crecimiento indeterminado se mide desde la base hasta la primera inflorescencia axilar, mientras que en hábitos de crecimiento determinado se determina desde la base hasta la inflorescencia terminal.

5) Longitud de internudos (INTERNUD): Longitud, expresada en centímetros, de un internudo de la parte media de la planta.

2.3.3. Caracteres indicativos de acervo genético

Se determinaron los siguientes caracteres fenotípicos que son indicativos de los dos acervos genéticos, Mesoamericano y Andino (Urrea y Singh, 1991; CIAT, 1983; Singh *et al.,* 1991a; b):

1) Dimensiones de la bráctea floral: Longitud (LONBRAC), desde el punto de inserción hasta el ápice, y anchura (ANBRAC), tomada perpendicularmente al nervio central, expresadas en milímetros y medidas en dos brácteas por planta de cada parcela.

2) Forma de la bráctea (LOANBRAC): Se calculó un índice entre la longitud y la anchura, de manera que los genotipos que presenten índices más elevados corresponderán a genotipos del acervo Andino y los más bajos al acervo Mesoamericano. Tras realizar mediciones repetidas en los cuatro parentales y en los controles de acervo empleados, se estableció que índices menores de 1,40 corresponden a brácteas de morfología cordada u ovada, y mayores o iguales de 1,40 corresponden a brácteas de morfología lanceolada o triangular.

3) Dimensiones del foliolo: La longitud (LONFOL) y anchura (ANFOL) se determinan en un foliolo terminal de una hoja de la parte media de la planta. Se determinan en dos foliolos por planta y se expresan en centímetros.

4) Forma del foliolo (LOANFOL): Se calculó un índice entre la longitud y la anchura y se siguió el mismo protocolo utilizado para establecer la forma de la bráctea. Los

índices menores de 1,40 corresponden a foliolos de morfología cordada u ovada, y mayores o iguales de 1,40 corresponden a foliolos de morfología romboédrica o hastada.

5) Longitud del pico de la vaina (LONPIC): Longitud del pico de la vaina expresada en milímetros. Se determina en dos vainas por planta de cada parcela.

2.3.4. Caracteres agronómicos indicativos del tamaño de vaina y grano

1) Dimensiones de la vaina inmadura: Longitud (LONVAI), desde un extremo al otro sin tener en cuenta el pico ni el pedicelo, anchura (ANVAI), a nivel del segundo grano partiendo del ápice y grosor (GRVAI), entre el segundo y tercer grano partiendo del ápice. Se determinan en 10 vainas al azar de la parcela experimental y se expresan en centímetros.

2) Dimensiones del grano: Longitud (LOSE), paralelamente al hilum, anchura (ANSE), dimensión tomada desde el hilum hasta su parte opuesta y grosor (GRSE), dimensión tomada en la parte media de la semilla, con el hilum en posición central. Se miden en 10 granos por parcela y se expresan en milímetros. Se calcularon dos coeficientes indicativos de la forma de la semilla (modificado de Puerta-Romero, 1961): J (Longitud/Anchura) y H (Grosor/ Anchura):

-Coeficiente J (FORSEM)

Forma de la semilla	**J=L/A**
Elíptica	< 1,66
Arriñonada	≥ 1,66

-Coeficiente H (GROSEM)

Grosor de la semilla	**H=G/A**
Aplanada	≤ 0,75
Llena	> 0,75

3) Masa de 100 granos (MASA100): Expresada en gramos. La masa es indicativa del tamaño del grano, diferenciándose tres tipos: pequeño (< 25 g), mediano (25-40 g) y grande (> 40 g) (Singh *et al*., 1991a).

2.3.5. Caracteres agronómicos indicativos del rendimiento del grano

1) Número de vainas por planta (NUMVAI): Es la relación entre el número de vainas y plantas productoras en la unidad experimental.

2) Número de granos por vaina (GRAVAI): Valor promedio del número de granos de 10 vainas cogidas al azar en la parcela experimental.

3) Rendimiento (RENDIM): Expresado en kg/ha y ajustado al 14% de humedad.

$$RENDIM(kg/ha) = \frac{\frac{(Pparcela/1000)}{(Aparcela/10000)} \times 14}{HP}$$

P parcela, peso total del grano producido en la parcela en gramos; ***A parcela***, área de la parcela en metros cuadrados; ***HP***, humedad medida en el grano de la parcela; **14%**, humedad de almacenamiento del grano; es un parámetro constante que se toma como valor de humedad establecido en el cultivo para el almacenamiento del grano.

2.3.6. Caracteres de calidad física del grano

Se siguió el procedimiento de Yeung *et al*. (2009) con algunas modificaciones. Ver Figura 2.2.

Absorción de agua

- Por cada parcela experimental se pesaron 10 granos (peso seco del grano, Psg) que se introdujeron en una bolsa de plástico con cierre hermético, con dos canicas en su interior para que no flote durante la cocción, y con agujeros en su parte superior para evitar la acumulación de gases en el interior. En cada bolsa se introdujeron 100 ml de agua destilada para evitar el efecto de los iones en la cocción (Scanlon *et al.,* 1998).

- Las muestras de grano permanecieron en remojo dentro de la bolsa a temperatura ambiente (20-25ºC) durante 16 horas (Onayemi *et al.,* 1986). Posteriormente, se retiró el agua de cada bolsa en un recipiente y se registró el peso de remojo del grano (Prg).

- La absorción de agua (ABSORC) se determina mediante la siguiente fórmula:

$$ABSORC = [(Prg - Psg)/Psg] \times 100$$

Prg, peso remojo del grano; ***Psg***, peso seco del grano

Cocción

- Se introdujo de nuevo el agua junto con las muestras de grano en su correspondiente bolsa y se procedió a la cocción. El tiempo óptimo de cocción (tiempo necesario para que el 50% de las muestras estén bien cocidas) se estableció en 70 minutos (UNE 87028-1:1997). Las bolsas se dispusieron colgadas en alambres (10 bolsas por alambre) en una olla (29,2 cm de alto y 40,6 cm de ancho) con agua destilada hasta una altura de 21,6 cm después de que el agua comenzó a hervir.

- Después de 70 min, se retiraron las bolsas del agua, se recogió en un recipiente el caldo de cocción y se registró el peso del grano cocido (*Pcg*) de cada bolsa. El caldo de cocción se congeló para futuros análisis.

Evaluación subjetiva

- Se cataron algunas muestras de grano para verificar que las evaluaciones fueron adecuadas, y se determinaron los siguientes caracteres fenotípicos:

    1) Integridad del grano después de la cocción: Se determinó mediante dos parámetros: la proporción de granos que presentan roturas en la piel y proporción de granos que presentan los cotiledones separados. Los datos se

evaluaron en cada parcela y posteriormente se calculó la media de las dos repeticiones. Los resultados se clasificaron según la alta o la baja integridad tras la cocción siguiendo la siguiente escala:

Integridad tras la cocción	Rotura o separación
Alta	≤ 40 %
Baja	> 40 %

2) Dureza del grano cocido (MEDUR): La medida se realizó en cada grano individual de la parcela experimental. Se empleó un Durómetro (TR® di Turoni & C. snc) y se expresó en unidades SHORE. La escala de medición del durómetro va desde 0 a 100, correspondiendo el 0 a granos que se deshacen por completo y 100 a granos completamente duros tras la cocción. Tras ajustar los tiempos de cocción y realizar diversas pruebas en los parentales, se estableció la siguiente escala para determinar el grado de dureza del grano:

Dureza tras la cocción	Unidades SHORE
Cocido	≤ 55
Duro	> 55

2.4. Análisis de microsatélites

2.4.1. Extracción de ADN genómico

La extracción de ADN genómico se realizó según el protocolo de Afanador *et al.* (1993). Las muestras de hojas trifoliadas no expandidas (dos discos de Eppendorf®) de cada familia F_7 se recogieron en tubos Eppendorf® y se conservaron a -80ºC. Cada muestra de tejido, previamente enfriada en Nitrógeno líquido, fue pulverizada en un molino mezclador (Retsch® MM400) con bolas de tungsteno de 3 mm durante dos tiempos de 30 s a una frecuencia de 25 Hz. Posteriormente, el tejido pulverizado se maceró con 600 µl de tampón de extracción (2% CTAB, 1,4M NaCl, 0,02M EDTA,

0,1M Tris-HCl y 1% 2-mercaptoetanol), y se mantuvo en un baño de agua a 65°C durante 20 min, lo que permitiría la ruptura de las paredes y membranas celulares.

Figura 2.2. Etapas del procedimiento de evaluación de la calidad física del grano. (1) Preparación de las muestras en las bolsas de cocción; (2) Remojo de las muestras; (3) Cocción de las muestras; (4) Caldo recogido tras la cocción; (5) Evaluación de dureza del grano cocido mediante un Durómetro.

Posteriormente, a cada muestra se añadió 600 µl de cloroformo:isoamyl (24:1) pH 8,0 (Sigma P2069) a temperatura ambiente que se mezcló invirtiéndolo suavemente durante 5 min, para permitir la separación de los ácidos nucleicos tras la centrifugación a 13000 rpm durante 5 min. Se transfirieron 500-600 µl del sobrenadante a tubos nuevos a los que se añadieron 600 µl de isopropanol (1:1),

conservado a -20ºC. Se invirtieron los tubos varias veces y se mantuvieron a -20ºC durante 10-15 min, lo que permitió una óptima precipitación del ADN, que es obtenido tras la centrifugación a 13000 rpm durante 5 min.

A continuación, se disolvió el pellet en 100 µl de agua bi-destilada autoclavada y se realizó un lavado con 200 µl de una solución que contiene Etanol absoluto y acetato amónico 5M ($C_2H_4O_2 \cdot H_3N$). Las muestras se centrifugaron a 13000 rpm durante 15 min, disolviéndose el pellet en 150 µl de agua bi-destilada autoclavada, y se dejaron durante 1 h en un baño a 65ºC para disolver totalmente el ADN. Para eliminar los restos de ARN se añadieron 2 µl de RNAsa y se mantuvieron las muestras durante 30 min a temperatura ambiente.

2.4.2. Cuantificación de ADN genómico

La cuantificación de ADN se efectuó a partir de 1 µl de ADN genómico mediante un espectrofotómetro Thermo Scientific® NanoDrop 2000. Las muestras de ADN genómico se almacenaron a -20ºC para el posterior genotipado de las poblaciones.

2.4.3. Selección de los marcadores microsatélites polimórficos

Se analizaron los 306 marcadores microsatélites para judía común que se muestran en la Tabla 2.3 en los cuatro parentales de las poblaciones RILs para seleccionar los polimórficos. Los genotipados se hicieron en reacciones de PCR simples o múltiplex dependiendo de los microsatélites amplificados.

Tabla 2.3. Marcadores microsatélite por cromosoma. Las secuencias de cada marcador se muestran en el Apéndice I. (1) GL: Grupo de Ligamiento, (2) t_a E: Temperatura de alineamiento experimental, NL: No ligado, ND: No disponible.

GL(1)	Marcador	GeneBank	t_a E(2)	Genómico o cDNA	Referencia
1	BMd045	AF293023	60-58	cDNA	Blair *et al.*, 2003
1	PV-AG003	X04001	62	cDNA	Yu *et al.*, 2000b
1	PVBR25	DQ185890	55	Genómico	Buso *et al.*, 2006
1	BMd010	X13329	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
1	PvM120	CB539705	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010

GL[1]	Marcador	GeneBank	t_a E[2]	Genómico o cDNA	Referencia
2	BM142	AF483860	47	Genómico	Gaitán-Solís *et al.*, 2002
2	BM152	AF483868	62	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
2	BM164	AF483878	48	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
2	BMd002	U18349	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
2	BMd007	X13596	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
2	BMd017	U77935	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
2	PvM115	CB539191	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
2	IAC024	DQ469421	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
2	PV-GAAT002	X59469	61-57	cDNA	Yu *et al.*, 2000b
2	PV-CCT001	X79722	62	cDNA	Yu *et al.*, 2000b
2	BMd047	AF350505	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
2	PvM100	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
2	BM156	AF483872	52	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
2	PvM153	CB555935	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
2	GATS091	AF483842	58-54	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
3	BM098	AF483853	62	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
3	BM172	AF483884	55-46	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
3	BMd036	AY298744	48	Genómico	Blair et al., 2003
3	PvM124	CB540001	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
3	PvM132	CB544128	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
3	BMc179	GO477899	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
4	BMd026	U12927	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
4	IAC066	DQ469463	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
4	BM068	AF483851	47	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
4	BM161	AF483877	64	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
4	BM199	AF483896	58	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
4	BMd015	K03288	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
4	PV-AT003	X60000	47	cDNA	Yu *et al.*, 2000b
4	BMd016	K03289	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
4	PV-GAAT001	X57022	47	cDNA	Yu *et al.*, 2000b
4	IAC025	DQ469422	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
5	BM175	AF483886	60	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
5	BMd020	X74919	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
5	BMd028	Z30345	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
5	BMd053	AF324244	48	cDNA	Blair *et al.*, 2003
5	PvM62	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
5	BM155	AF483871	61	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
5	PvM52	ND	52	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
5	IAC088	DQ469485	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
5	IAC010	DQ469407	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
6	BM170	AF483882	47	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
6	PVBR14	DQ185881	55	Genómico	Buso *et al.*, 2006
6	BMd012	AZ044945	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003

GL[1]	Marcador	GeneBank	t_a E[2]	Genómico o cDNA	Referencia
7	BM160	AF483876	50	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
7	BMd040	AZ301605	48	Genómico	Blair *et al.*, 2003
7	PV-ATCC003	X52626	68	cDNA	Yu *et al.*, 2000b
7	IAC006	DQ469403	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
8	BM151	AF483867	65-45	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
8	BM211	AF483903	58	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
8	BM229	GQ149528	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
8	BM238	GQ149537	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
8	BMd025	L47221	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
8	BMd044	AZ301573	52	Genómico	Blair *et al.*, 2003
8	BM189	AF483893	50	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
8	BMc222	GO477942	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
8	PvM118	CB539525	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
8	IAC022	DQ469419	58	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
9	BM141	AF483859	55-46	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
9	PvM128	CB540199	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
9	IAC062	DQ469459	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
9	BMd046	AF293404	61-57	cDNA	Blair *et al.*, 2003
9	BMd052	AF325187	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
9	BM188	AF483892	47	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
9	BM154	AF483870	64	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
9	PvM73	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
9	PV-AT007	X80051	65-45	cDNA	Yu *et al.*, 2000b
9 - 11	BM184	AF483889	65	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
10	BM212	AF483904	58	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
10	GATS11B	AF483840	58	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
10 - 1	BM157	AF483873	55	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
11	BMd033	AZ301561	52	Genómico	Blair *et al.*, 2003
11	PvM98	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
11	BMd022	X74403	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
11	BMd027	M18093	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
11	BMd041	AZ301561	55	Genómico	Blair *et al.*, 2003
NL	BM149	AF483865	52	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
NL	BM153	AF483869	65-45	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
NL	BM171	AF483883	47	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
NL	BM202	AF483899	47	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
NL	BM213	AF483905	60	Genómico	Gaitán-Solís et al., 2002
NL	BM216	GQ149515	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM217	GQ149516	60	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM219	GQ149518	52	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM220	GQ149519	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM221	GQ149520	60	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM224	GQ149523	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c

GL[1]	Marcador	GeneBank	t_a E[2]	Genómico o cDNA	Referencia
NL	BM226	GQ149525	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM228	GQ149527	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM231	GQ149530	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM232	GQ149531	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM233	GQ149532	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM234	GQ149533	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM237	GQ149536	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM239	GQ149538	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM240	GQ149539	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM246	GQ149545	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM249	GQ149548	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM251	GQ149550	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM252	GQ149551	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM256	GQ149555	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM257	GQ149556	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM258	GQ149557	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM265	GQ149564	60	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM268	GQ149567	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM271	GQ149570	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM272	GQ149571	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM283	GQ149582	58	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BM286	GQ149585	55	Genómico	Blair *et al.*, 2009c
NL	BMc122	GO477844	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc123	GO477845	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc135	GO477857	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc138	GO477860	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc143	GO477865	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc147	GO477869	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc148	GO477870	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc150	GO477872	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc151	GO477873	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc152	GO477874	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc154	GO477876	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc155	GO477877	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc159	GO477881	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc161	GO477883	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc162	ND	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc163	ND	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc165	GO477885	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc166	GO477886	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc167	GO477887	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc168	GO477888	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc169	GO477889	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b

GL[1]	Marcador	GeneBank	t_a E[2]	Genómico o cDNA	Referencia
NL	BMc170	GO477890	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc172	GO477892	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc173	GO477893	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc174	GO477894	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc175	GO477895	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc182	GO477902	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc184	GO477904	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc188	GO477908	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc189	GO477909	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc190	GO477910	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc191	GO477911	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc193	GO477913	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc194	GO477914	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc195	GO477915	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc196	GO477916	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc197	GO477917	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc201	GO477921	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc204	GO477924	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc208	GO477928	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc211	GO477931	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc213	GO477933	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc215	GO477935	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc217	GO477937	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc219	GO477939	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc221	GO477941	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc228	GO477948	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc229	GO477949	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc232	GO477952	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc235	GO477955	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc237	GO477957	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc238	GO477958	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc239	GO477959	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc240	GO477960	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc242	GO477962	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc243	GO477963	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc244	GO477964	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc248	GO477968	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc249	GO477969	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc250	GO477970	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc253	GO477973	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc259	GO477979	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc261	GO477981	58	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc262	GO477982	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b

GL[1]	Marcador	GeneBank	t_a E[2]	Genómico o cDNA	Referencia
NL	BMc263	GO477983	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc264	GO477984	58	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc265	GO477985	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc267	GO477987	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc268	ND	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc269	GO477988	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc270	GO477989	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc271	GO477990	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc273	GO477992	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc274	GO477993	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc275	GO477994	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc278	GO477997	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc281	GO478000	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc283	GO478002	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc284	GO478003	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc287	GO478006	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc291	GO478010	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc293	GO478012	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc294	GO478013	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc296	GO478015	47	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc300	GO478019	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc306	GO478025	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc307	GO478026	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc308	GO478027	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc309	GO478028	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc310	GO478029	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc316	GO478035	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc318	GO478037	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc319	GO478038	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc320	GO478039	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc323	GO478042	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc331	GO478050	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc333	GO478052	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc334	GO478053	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc335	GO478054	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc337	GO478056	60	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc338	GO478057	58	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc341	GO478060	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc342	GO478061	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc346	GO478065	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc348	GO478067	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc349	GO478068	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc353	GO478072	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b

GL[1]	Marcador	GeneBank	t_a E[2]	Genómico o cDNA	Referencia
NL	BMc354	GO478073	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc356	GO478075	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc357	GO478076	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc359	GO478078	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc362	GO478081	47	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc364	GO478083	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc367	GO478086	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMc368	GO478087	55	cDNA	Blair *et al.*, 2009b
NL	BMd003	U34754	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd004	AF190462	56	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd005	AJ132438	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd006	Z99957	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd008	U70530	52	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd011	AZ044955	52	Genómico	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd013	AF204210	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd014	AF190462	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd023	E04043	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd030	U32582	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd031	U28645	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd032	X85804	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd034	AF078082	47	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd035	AX008671	48	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd038	AZ301538	55	Genómico	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd039	AZ301615	52	Genómico	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd043	AZ301513	47	Genómico	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd048	AF088188	55	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd051	AF128454	48	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd054	AJ297395	65	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd055	AF142702	48	cDNA	Blair *et al.*, 2003
NL	BMd057	AZ301498	48	Genómico	Blair *et al.*, 2003
NL	PV-AT005	X63525	47	cDNA	Yu *et al.*, 2000b
NL	PV-CTT002	X58274	50	cDNA	Yu *et al.*, 2000b
NL	PVBR10	DQ185878	47	Genómico	Buso *et al.*, 2006
NL	PVBR11	DQ185879	55	Genómico	Buso *et al.*, 2006
NL	PvM104	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
NL	PvM137	CB539557	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
NL	PvM149	CB540841	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
NL	PvM155	CB543362	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
NL	PvM51	ND	52	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
NL	PvM65	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
NL	PvM74	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
NL	PvM79	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
NL	PvM81	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010

GL[1]	Marcador	GeneBank	t_a E[2]	Genómico o cDNA	Referencia
NL	PvM82	ND	55	cDNA	Hanai *et al.*, 2010
NL	IAC001	DQ469398	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC003	DQ469400	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC005	DQ469402	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC007	DQ469404	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC008	DQ469405	56	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC009	DQ469406	56	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC013	DQ469410	58	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC014	DQ469411	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC015	DQ469412	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC016	DQ469413	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC017	DQ469414	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC020	DQ469417	58	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC023	DQ469420	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC027	DQ469424	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC031	DQ469428	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC033	DQ469430	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC034	DQ469431	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC039	DQ469436	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC044	DQ469441	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC045	DQ469442	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC048	DQ469445	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC056	DQ469453	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC060	DQ469457	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC068	DQ469465	58	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC069	DQ469466	60	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC070	DQ469467	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC071	DQ469468	56	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC072	DQ469469	52	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC073	DQ469470	47	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC074	DQ469471	60	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC075	DQ469472	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC077	DQ469474	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC080	DQ469477	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC082	DQ469479	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC084	DQ469481	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC086	DQ469483	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC089	DQ469486	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC090	DQ469487	58	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC091	DQ469488	58	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC094	DQ469491	55	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC101	DQ469498	60	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007
NL	IAC102	DQ469499	58	Genómico	Benchimol *et al.*, 2007

2.4.4. Amplificación de los microsatélites mediante PCR

Las muestras de ADN se ajustaron a 50 ng/µl mediante un NanoDrop (Thermo Scientific® NanoDrop 2000) antes de la amplificación por PCR. El protocolo de amplificación de los microsatélites varía según que los cebadores estén marcados o no.

La amplificación de los microsatélites no marcados se llevó a cabo utilizando 50 ng de ADN, 100 mM de Tris-HCl, 50mM KCl, 25 mM de Mg_2Cl, 0,25 mM de cada dNTP, 0,7 µM de cada cebador y 1,25 unidades de GoTaq ® DNA Polimerasa (Promega) en un volumen final de 13µl. Las reacciones de PCR se llevaron a cabo en un termociclador MJ Research® PTC-200 DNA Thermal Cycler empleando el siguiente programa: inicialización de 5 min a 94ºC seguida de 30 ciclos consistentes en desnaturalización de 1 min a 94ºC de temperatura, 30 s para el alineamiento del cebador a 47-65ºC (según la pareja de cebadores empleada) y elongación de 1 min a 68-72ºC. Se realizó una extensión final de 30 min a 68-72ºC.

Para la amplificación de los microsatélites marcados se realizaron reacciones de PCR multiplex combinando de dos a cinco microsatélites por PCR, en función de sus tamaños y temperaturas de alineamiento, utilizando 50 ng de ADN, 100 mM de Tris-HCl, 50mM KCl, 25 mM de Mg_2Cl, 0,25 mM de cada dNTP, de 1,5 a 8 µM de cada cebador (uno de ellos marcado con un fluorocromo, ver Tabla 2.4) y 1,25 unidades de GoTaq ® DNA Polimerasa (Promega) en un volumen final de 25µl. Las reacciones se llevaron a cabo en un termociclador MJ Research® PTC-200 DNA Thermal Cycler empleando el siguiente programa: inicio de 5 min a 94ºC seguida de 30 ciclos consistentes en desnaturalización de 1 min a 94ºC de temperatura, 30 s para el alineamiento del cebador a 47-58ºC (según la pareja de cebadores empleada, ver Tabla 2.3), elongación de 1 min a 68-72ºC y por último, extensión final de 30 min a 68-72ºC.

2.4.5. Análisis de los productos amplificados por PCR

Los productos amplificados de los SSRs pueden ser analizados en forma individual o conjunta, en el caso de los microsatélites en que estaban marcados los cebadores, de acuerdo a la fluorescencia y al número de pares de bases de amplificación de cada fragmento (Tabla 2.4), para facilitar la interpretación de los genotipados.

Los productos amplificados por PCR cuando los SSRs no estaban marcados se resolvieron mediante electroforesis vertical en geles de poliacrilamida al 6% (20:1 acrylamida:bis-acrylamida; 1XTBE), con espaciadores de 0,4 mm y peines de 100 pocillos, y en tampón 0,5XTBE con Bromuro de Etidio y marcador de peso molecular de 100 pb GeneRuler™ (Fermentas). Los productos amplificados migran por acción de un campo eléctrico de 350 V/175 mA durante 2 h. Los geles se vieron a través de un transiluminador de luz ultravioleta y se fotografiaron con una cámara digital FujiFilm® para su posterior interpretación.

El análisis de los productos de la PCR en el caso de los SSRs marcados se realizó mediante un secuenciador automático de electroforesis capilar y detección fluorescente ABI PRISM® 3130xl (Applied Biosystems). El ABI PRISM 3130xl es un equipo automatizado de electroforesis que posee 16 capilares que se rellenan con un polímero (POP-7™, Performance Optimised Polymer, Applied Biosystems) (Ver Figura 2.3). El producto amplificado debe ser previamente desnaturalizado con formamida desionizada (Hi-Di™, Higly Deionized Formamide, Applied Biosystems) y acompañado de un marcador interno de tamaños de fragmentos de ADN en un rango de 35 a 350 pb marcado con un fluorocromo (GeneScan™ 500LIZ™ Size Standar, Applied Biosystems). Los fluorocromos utilizados para el marcaje en los extremos 5' de uno de los cebadores de cada pareja (forward o reverse), son 6-FAM (Azul) (Carboxifluoresceina), VIC (Verde) (Tetraclorofluoresceina), NED (Amarillo) (Hexaclorofluoresceina), y PET (Rojo) (Carboxitetrametilrhodamina).

Tabla 2.4. Marcadores microsatélites polimórficos entre todos o alguno de los parentales combinados de acuerdo a la fluorescencia y al número de pares de bases de amplificación. Los recuadros coloreados indican el color del fluorocromo.

Bloque	t_a[1]	Marcador SSR	pb mín.	pb máx.	Fluorocromo
A	50	SSR-IAC22	138	150	6-FAM
		SSR-IAC6	160	190	PET
		SSR-IAC68	270	300	PET
		BMc222	140	143	VIC
		SSR-IAC5	186	200	NED
		SSR-IAC10	230	310	NED
B	47-58	BM188	142	190	6-FAM
		GATS11B	100	105	6-FAM
		Pv-GAAT001	158	166	PET
		BMc284	170	178	VIC
C	47-55	PvM73	194	600	6-FAM
		BM156	196	315	VIC
		GATS91	210	275	NED
		BMc316	130	134	NED
D	48-50	BM189	100	120	6-FAM
		PvM120	188	212	6-FAM
		BMc318	76	78	6-FAM
		BM237	66	106	PET
		SSR-IAC25	255	310	PET
		BMc175	114	117	PET
		BMd16	126	150	NED
		BMc159	87	93	NED
		BMc168	172	175	NED
E	50-52	SSR-IAC16	224	228	6-FAM
		BMc197	126	132	PET
		SSR-IAC56	264	272	VIC
F	50	SSR-IAC90	232	258	PET
		BMc184	124	130	VIC

[1]Rango de temperaturas de alineamiento en las que se amplificaron los SSRs.

Los productos amplificados migran por acción de un campo eléctrico de 15 kV a 60ºC durante 22 minutos a través del capilar en función de su tamaño. El laser excita el fluorocromo unido a uno de los extremos 5' de los cebadores y emite una fluorescencia, que en función del máximo de longitud de onda permite su diferenciación.

Mediante el software GeneMapper® 4.0 (Applied Biosystems) se convierte la longitud de onda emitida en un electroferograma, en el que los picos representan los alelos amplificados, como las bandas obtenidas en un gel de electroforesis, y cada color corresponde a los diferentes fluorocromos. Además, el software asigna a cada pico del electroferograma una intensidad o altura, correspondiente a la cantidad de fragmentos registrados por el laser al pasar por el capilar, y un tamaño medido en pares de bases.

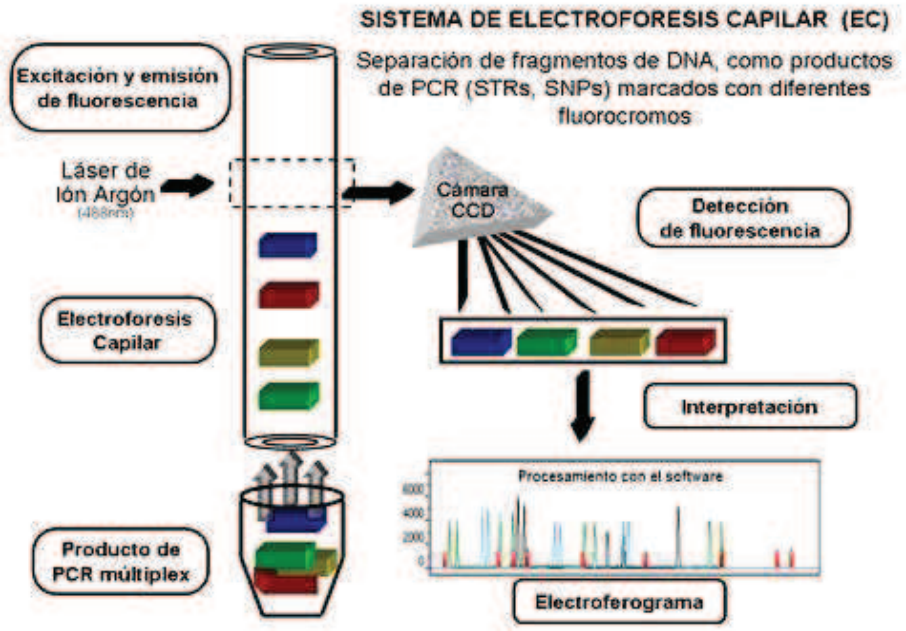

Figura 2.3. Representación de los pasos que involucra el análisis de fragmentos de ADN mediante electroforesis capilar en un secuenciador automático.

2.5. Análisis estadístico

2.5.1. Análisis de datos fenotípicos

2.5.1.1. Estadística descriptiva y distribución de las poblaciones

Los análisis estadísticos de los caracteres cuantitativos se llevaron a cabo mediante los paquetes estadísticos SAS® 9.1. (SAS Institute, Cary, North Carolina, USA. 2007), XLSTAT 2011 (Addinsoft, http://www.xlstat.com) y GenStat13th (VSN International, 2010).

Se calcularon los parámetros descriptivos por carácter con la media de las dos repeticiones de cada ambiente en cada una de las cuatro poblaciones RIL. Se realizaron histogramas de frecuencias y se comprobó el ajuste a la normalidad de estas distribuciones mediante el test de Kolmogorov-Smirnov con un nivel de significación de p=0,05. En aquellos caracteres que no se ajustaron a la distribución normal se procedió a la transformación logarítmica de los datos.

Para el análisis de los caracteres cualitativos (hábito de crecimiento, forma de la bráctea, forma del foliolo, forma de la semilla y dureza e integridad de la semilla tras la cocción) se realizaron gráficos de distribución de frecuencias. Cuando se observaron diferencias entre los parentales y para comprobar si se trata de caracteres de herencia monogénica, se realizó el test Chi-cuadrado (χ^2) en la población, verificando así el ajuste de la segregación a la proporción esperada en F_7 (1:1).

2.5.1.2. Análisis de varianza

Los datos fenotípicos de carácter cuantitativo de cada población RIL obtenidos de los ensayos llevados a cabo en bloques completos al azar, se analizaron mediante un análisis de varianza (ANOVA) usando un modelo lineal generalizado (GLM, Generalized Linear Model) mediante el programa SAS® 9.1. (SAS Institute, Cary, North Carolina, USA. 2007).

En primer lugar se realizaron ANOVAs individuales con el fin de estudiar los efectos de los genotipos en cada ambiente. Se estudió la existencia de diferencias

significativas entre los parentales de cada población y entre las familias RIL, calculando el valor de la Diferencia Mínima Significativa (LSD, Least Significant Difference). Se emplearon los valores medios de los datos de cada población en cada uno de los ambientes (McIntosh, 1983; Steel y Torrie, 1986), de acuerdo al siguiente modelo matemático:

$$Y_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

Y_{ij}: Observación del genotipo *i* en la repetición *j*; μ: Media general del carácter; α_i: Efecto del genotipo *i* (*i*=1, 2,..., n, siendo n el nº líneas); β_j: Efecto de la repetición *j* (*j*= 1, 2); ε_{ij}: Error experimental efectivo asociado a la observación Y_{ij} con distribución N (0, s^2)

Posteriormente, se realizaron análisis de varianza combinados con los datos de todos los ambientes por carácter y población, con el propósito de estudiar los efectos ambientales, genotípicos y las interacciones entre genotipos y ambientes. Por tanto, se utilizaron como fuentes de variación: el ambiente, el genotipo y la interacción genotipo y ambiente, entendiendo como ambiente la combinación de año y localidad. Los ambientes son factores aleatorios y los genotipos son factores fijos (McIntosh, 1983; Steel y Torrie, 1986). El modelo estadístico para los análisis de varianza combinados fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + (\alpha\beta)_{ij} + \varepsilon_{ijk}$$

Y_{ijk}: Observación del genotipo *i* en la repetición *j* en el ambiente *k*; μ: Media general del carácter; α_i: Efecto del genotipo *i* (*i*=1, 2,..., n, siendo n el nº líneas); β_j: Efecto de la repetición *j* (*j*= 1, 2); $(\alpha\beta)_{ij}$: Efecto de la interacción; ε_{ijk}: Error experimental efectivo asociado a la observación Y_{ijk} suponiendo N (0, s^2)

De los resultados de los ANOVAs se obtuvieron también los valores del coeficiente de variación de Pearson (CV) así como el coeficiente de determinación (R^2). El CV se suele expresar en porcentaje e informa sobre la dispersión existente respecto al valor de la media global en el conjunto de los datos analizados por carácter. Cuanto mayor

es su valor, mayor es la dispersión y menor la representatividad de la media. Su fórmula es la siguiente:

$$CV\ (\%) = (S/\mu)\ x\ 100$$

S, desviación típica; **μ**, media global

El coeficiente de determinación (R^2) indica la proporción de la variación de cada carácter que viene explicado por las fuentes de variación incluidas en el modelo descrito en el ANOVA. Toma valores de cero a uno, de tal manera que si $R^2=1$, la variación total del carácter estudiado viene explicada por las fuentes de variación incluidas en el modelo.

$$R^2 = 1-(SCT/SCR)$$

SCT, suma de cuadrados total; ***SCR***, suma de cuadrados residual

2.5.1.3. Correlaciones entre caracteres

La correlación entre los caracteres cuantitativos estudiados se calculó mediante el coeficiente de correlación lineal de Pearson (Gómez y Gómez, 1976) en cada población RIL, empleando para ello la media conjunta de todos los ambientes por genotipo, según la siguiente fórmula:

$$r = Cov\ (x, y)/S_x\ x\ S_y$$

Cov, covarianza de los caracteres x e y; S_x, S_y, desviaciones típicas de los caracteres x e y

2.5.2. Análisis de ligamiento

Se realizó el test Chi-Cuadrado ($\chi 2$) usando un nivel de significación de 0,05 con el objetivo de verificar el ajuste a la segregación esperada en la generación F_7 (1:1). Con los datos procedentes del genotipado de las líneas RIL se realizó un análisis de ligamiento utilizando el programa JoinMap 4.0 (Van Ooijen, 2006) en cada población, empleando para ello la regresión como algoritmo de mapeo. Inicialmente se aceptaron valores de LOD ≥ 3,0 y una frecuencia de recombinación (r) de 0,3, el

valor *r* es usado como un índice de la distancia entre dos loci sobre un cromosoma, por lo tanto valores altos (r=0,5) sugieren la independencia de éstos (Staub *et al*., 1996). En una segunda fase se aceptaron valores de LOD ≥ 2,0 para asignar marcadores que en un principio no aparecieron ligados. Las distancias obtenidas son aditivas y permiten construir mapas mediante la adición de puntos, las unidades de distancia en el mapa de ligamiento se calculan en centimorgans (cMs) con la función de Kosambi que asume presencia de interferencia en los eventos de recombinación (Kosambi, 1944; Liu, 1997).

Para asignar los loci marcadores a los diferentes grupos de ligamiento de judía, se emplearon marcadores SSR que ya se han localizado en otros mapas de ligamiento genético desarrollados en judía (Yu *et al.,* 2000b; Beattie *et al*., 2003; Blair *et al.,* 2003; 2006a; 2011; Liao *et al.,* 2004; Yan *et al.,* 2004; Frei *et al.,* 2005; Beebe *et al*., 2006; Ochoa *et al.,* 2006; Checa *et al*., 2008; Pérez-Vega *et al*., 2010; Chavarro *et al*., 2010; Campos *et al*., 2011).

Una vez obtenidos los cuatro mapas, se procedió al estudio de homologías entre grupos y a la integración de todos ellos en uno mediante un comando ("combine groups for map integration", combinar grupos para integrar mapas) del programa JoinMap 4.0 (Van Ooijen, 2006). Se emplearon valores de LOD ≥ 3,0 y una frecuencia de recombinación ® de 0,3. Las frecuencias de recombinación se convirtieron en distancias genéticas (cM) mediante la función de mapeo de Kosambi (Kosambi, 1944). Todos los mapas de ligamiento se representaron gráficamente mediante el programa MapChart v2.2 (Voorips, 2002).

2.5.3. Identificación de QTLs

El análisis de QTLs se basa en detectar una asociación entre el fenotipo y el genotipo de los individuos analizados en cuanto a marcadores. El análisis de QTLs se llevó a cabo mediante QGene 4.0 (Joehanes y Nelson, 2008) en cada población utilizando las medias de cada carácter en cada ambiente individual. Se realizó un mapeo por intervalos simple (SIM) como procedimiento inicial para detectar QTLs candidatos y

en una segunda fase se aplicó el mapeo por intervalos compuesto (CIM). Para el CIM, se ha aplicado la selección automática de cofactores, y el método de regresión directo ("forward", $p \leq 0.01$). En este modelo, los marcadores que están fuera del intervalo detectado por SIM, son considerados como cofactores, por lo que al quitar los efectos producidos por esos cofactores, puede estimarse con más precisión la localización y el efecto del QTL dentro del intervalo. Los umbrales de significación estadística utilizados para declarar la presencia de QTLs significativos (LOD máximo) fueron determinados mediante un análisis de permutaciones aleatorias con 1000 repeticiones de los datos (Churchill y Doerge, 1994) para cada carácter analizado, eligiéndose los valores con una probabilidad de error del 5% (error de tipo I, $p<0,05$). El análisis CIM permite estimar también los efectos aditivos de cada QTL y su contribución relativa a la variación fenotípica observada mediante el coeficiente de determinación (R^2). La estima de la aditividad se expresa como el efecto del alelo materno respecto al alelo paterno.

Los mapas de ligamiento con los QTLs detectados se representaron gráficamente mediante el programa MapChart v2.2 (Voorrips, 2002). Los QTLs se nombraron de acuerdo a la nomenclatura propuesta por el comité de la BIC, basada en los QTLs previos encontrados por Tar'an *et al*. (2002) y Blair *et al*. (2006a), donde a cada QTL se le asigna un nombre compuesto por la abreviatura asignada al carácter en cuestión junto al grupo de ligamiento en donde se localiza y un número que refleja el orden en que ese QTL se encontró para dicho grupo de ligamiento.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Análisis de datos fenotípicos: ajuste a la normalidad y análisis de varianza

En las Tablas 3.1-3.24, se muestran los fenotipos de los parentales con las correspondientes medias, desviaciones típicas e intervalos de variación de las líneas RIL, así como las diferencias estadísticamente significativas entre parentales y líneas en cada uno de los de caracteres estudiados. Se elaboraron histogramas de frecuencias y se determinó el ajuste de los datos fenotípicos a una distribución normal mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov con un valor de p=0,05. En aquellos casos que no se detectó una distribución normal se realizó una transformación logarítmica para llevar a cabo el ajuste a la normalidad. El ajuste de las segregaciones de las poblaciones a las proporciones esperadas en los caracteres cualitativos estudiados se comprobó mediante el test Chi-cuadrado.

3.1.1. Caracteres de precocidad

Se denominan caracteres de precocidad los que acortan el ciclo de crecimiento de la planta. Un ciclo de cultivo precoz presenta diferentes ventajas en el contexto de la agricultura: un menor riesgo por exposición prolongada del cultivo a factores adversos, reducción de las labores agrícolas, y facilidad para la rotación de cultivos, además de liberar antes el producto en el mercado. En la evaluación de la precocidad se estudiaron diferentes caracteres fenológicos: días a nascencia, días a primera flor, días a final de floración, duración de la floración, días a inicio de vainas inmaduras, días a inicio de vainas maduras, días a primera vaina seca y duración del período de madurez fisiológica.

Se observaron diferencias significativas entre genotipos, al menos en algún ambiente, en las cuatro poblaciones RIL para todos los caracteres de precocidad evaluados, con excepción de la población Matterhorn/PHA-0399, en la duración del período de madurez fisiológica.

Las distribuciones de los caracteres de precocidad presentaron ajuste a la normalidad en todas las poblaciones y ambientes estudiados, excepto en la duración del período de madurez fisiológica en los ambientes HS101 y HS301 en la población PHA-0419/Matterhorn. En las distribuciones se observó variación continua, sugiriendo que se trata de caracteres cuantitativos, y las líneas RIL se distribuyeron de forma intermedia entre los valores parentales, aunque en algunos casos se observaron patrones de asimetría negativa, hacia valores más altos (o tardíos).

En las poblaciones inter-acervos (Beluga/PHA-0399 y PHA-0419/Beluga) e intra-acervos (Matterhorn/PHA-0399 y PHA-0419/Matterhorn), y en relación con la aportación genética de los genotipos recombinantes PHA-0399 y PHA-0419 al acervo genético Andino (Beluga) y Mesoamericano (Matterhorn), se observó que los genotipos recombinantes están aportando su carácter tardío a la población RIL, por lo que no mejoran el germoplasma de origen Andino y Mesoamericano en cuanto a precocidad. Estos resultados eran previsibles, ya que las formas recombinantes presentan patrones más tardíos que los tipos Andinos y Mesoamericanos en todos los componentes de la precocidad evaluados. Otros autores como Chavarro y Blair (2010) observaron que la aportación genética del parental Mesoamericano A55 alargaba el ciclo de crecimiento de la población RIL A55/G122 derivada del cruzamiento entre un genotipo Mesoamericano de hábito de crecimiento indeterminado (A55) y un genotipo de origen Andino de hábito de crecimiento determinado (G122); y Blair *et al*. (2006a) encontraron que el alelo tardío del parental Mesoamericano G24404 estaba influyendo en la población Cerinza/G24404.

3.1.1.1. Poblaciones inter-acervos

La población Beluga/PHA-0399 mostró diferencias significativas entre líneas en más ambientes que la población PHA-0419/Beluga.

3.1.1.1.1. Beluga/PHA-0399

En la evaluación de la precocidad (Tabla 3.1) se observaron diferencias significativas entre los parentales en días a fin de floración (IP304) e inicio de vainas inmaduras (HS301), y entre las líneas RIL en días a nascencia (IV103, HS201 e IP204), primera flor (todos los ambientes), fin de floración y duración de la floración (HS201, IP204 e IP304), inicio de vainas inmaduras y primera vaina seca (todos los ambientes excepto HS301), inicio de vainas (todos los ambientes excepto HS101 y HS301) y duración del período de madurez fisiológica (IP304).

La población (Figura 3.1) presentó distribución normal con asimetría hacia los valores bajos o precoces en días a nascencia (IV103, HS201 e IP204) y fin de floración (IP204), asimetría hacia valores altos o tardíos en días a primera flor (IV103, HS201, IP204 y HS301), inicio de vainas inmaduras (IV103, HS201 e IP204), y una distribución normal con valores intermedios entre los parentales en días a fin de floración (HS201, IP204 e IP304), primera vaina seca (IV103) y duración de floración (HS201, IP204 e IP304). Además, se encontró una distribución bimodal en días a primera flor (HS101, IP304), final de floración (HS201 e IP304), inicio de vainas maduras (IP304), primera vaina seca (IP204) y madurez fisiológica (IP304). Esta distribución bimodal podría deberse a la influencia del hábito de crecimiento sobre estos caracteres, que es un carácter de herencia aparentemente monogénica.

Tabla 3.1. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de precocidad de los genotipos parentales (Beluga y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399.

Precocidad	Ambientes	Parentales			RIL		
		Beluga	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NASCEN	HS101	15,0 ± 4,24	13,0 ± 1,41	ns	12,0-16,0	ns	13,3 ± 1,27
	IV103	10,0 ± 0,00	10,5 ± 0,71	ns	6,0-18,0	*	11,6 ± 2,82
	HS201	14,7 ± 2,36	11,5 ± 0,71	ns	8,8-25,0	**	14,3 ± 2,96
	IP204	8,3 ± 0,47	15,2 ± 4,48	ns	8,0-22,3	***	11,9 ± 3,59
	HS301	13,0 ± 0,00	14,0 ± 1,41	ns	13,0-15,0	ns	13,4 ± 0,68
	IP304	11,0 ± 1,41	10,0 ± 0,00	ns	10,0-11,0	ns	10,2 ± 0,36
PRIMFLO	HS101	24,5 ± 14,85	44,5 ± 7,54	ns	31,0-52,0	***	39,7 ± 4,81

Precocidad	Ambientes	Parentales			RIL		
		Beluga	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
	IV103	32,0 ± 7,07	35,5 ± 0,71	ns	24,0-55,0	***	37,6 ± 7,85
	HS201	29,3 ± 5,19	34,3 ± 7,54	ns	7,7-74,0	**	43,7 ± 10,46
	IP204	41,3 ± 0,94	43,7 ± 6,13	ns	32,0-60,3	***	46,3 ± 6,58
	HS301	34,0 ± 0,00	37,0 ± 1,41	ns	30,0-41,5	***	36,4 ± 3,18
	IP304	28,5 ± 0,71	45,8 ± 3,89	ns	22,3-53,0	***	39,3 ± 8,41
FINFLO	HS101	72,0 ± 1,41	72,0 ± 4,24	ns	63,0-81,5	ns	72,1 ± 3,52
	IV103	74,0 ± 7,07	81,0 ± 1,41	ns	44,5-117,0	ns	82,8 ± 11,31
	HS201	60,3 ± 18,86	57,0 ± na	na	21,7-95,8	**	70,7 ± 9,92
	IP204	55,7 ± 0,47	81,2 ± 25,22	ns	53,3-115,7	***	70,8 ± 10,67
	IP304	48,0 ± 1,41	78,0 ± 1,41	*	48,3-83,3	***	68,5 ± 12,45
DURFLO	HS101	47,5 ± 16,26	27,5 ± 6,36	ns	22,0-43,0	ns	32,4 ± 4,25
	IV103	38,5 ± 4,95	45,5 ± 0,71	ns	7,5-77,0	ns	43,8 ± 10,43
	HS201	31,0 ± 24,04	28,0 ± na	na	12,5-52,0	*	28,1 ± 8,37
	IP204	14,3 ± 1,41	37,5 ± 19,09	ns	13,7-59,5	**	24,5 ± 6,66
	IP304	19,5 ± 0,71	32,3 ± 5,30	ns	14,5-42,5	***	29,1 ± 7,05
INVAIN	HS101	54,5 ± 2,12	68,0 ± 1,41	ns	49,0-70,0	*	61,8 ± 4,54
	IV103	46,5 ± 6,36	50,5 ± 4,95	ns	43,0-76,5	*	55,9 ± 8,24
	HS201	58,5 ± 0,71	40,0 ± na	na	35,0-79,0	***	61,7 ± 7,62
	IP204	61,3 ± 0,47	61,7 ± 9,90	ns	54,3-76,9	***	63,4 ± 5,09
	HS301	48,0 ± 0,00	61,0 ± 1,41	*	52,5-62,0	ns	60,6 ± 2,60
	IP304	48,0 ± 1,41	64,0 ± 8,49	ns	43,5-83,3	***	60,9 ± 10,47
IVAIMAD	HS101	70,0 ± 1,41	60,5 ± 17,68	ns	58,5-83,0	ns	70,4 ± 4,62
	IV103	69,0 ± 11,31	74,5 ± 7,78	ns	64,0-99,5	*	78,0 ± 8,38
	HS201	68,8 ± 1,18	54,0 ± na	na	47,7-91,8	***	75,0 ± 7,49
	IP204	69,7 ± 2,36	76,2 ± 15,32	ns	62,1-88,7	***	72,6 ± 6,09
	HS301	62,0 ± 0,00	72,0 ± 1,41	ns	65,5-81,0	ns	72,5 ± 2,71
	IP304	58,5 ± 0,71	78,0 ± 8,49	ns	57,0-107,0	***	76,5 ± 14,46
PRIMSEC	HS101	82,0 ± 4,24	90,0 ± 1,41	ns	68,0-96,0	***	81,1 ± 6,61
	IV103	76,5 ± 10,61	83,0 ± 2,83	ns	71,0-105,0	***	86,4 ± 8,25
	HS201	76,2 ± na	-	na	75,3-111,0	-	92,0 ± 11,14
	IP204	83,7 ± 2,36	97,8 ± 7,31	ns	82,0-113,2	***	95,4 ± 6,64
	HS301	74,5 ± 2,12	85,5 ± 2,12	ns	78,0-91,0	ns	85,9 ± 2,67
	IP304	80,0 ± 1,41	122,5 ± 20,51	ns	78,0-137,0	***	107,5 ± 19,90
DURVAI	HS101	27,5 ± 2,12	22,0 ± 0,00	ns	10,0-33,0	ns	19,2 ± 4,56
	IV103	30,0 ± 4,24	32,5 ± 2,12	ns	19,0-40,0	ns	30,5 ± 4,46
	HS201	17,2 ± na	-	na	16,0-52,3	-	26,7 ± 7,47
	IP204	22,3 ± 1,89	36,2 ± 2,59	ns	21,0-41,9	ns	32,0 ± 4,19
	HS301	26,5 ± 2,12	24,5 ± 0,71	ns	21,0-31,0	ns	25,1 ± 2,01
	IP304	32,0 ± 0,00	58,5 ± 12,02	ns	25,0-65,5	**	46,6 ± 11,46

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

No se tomaron datos de FINFLO ni DURFLO en el ambiente HS301

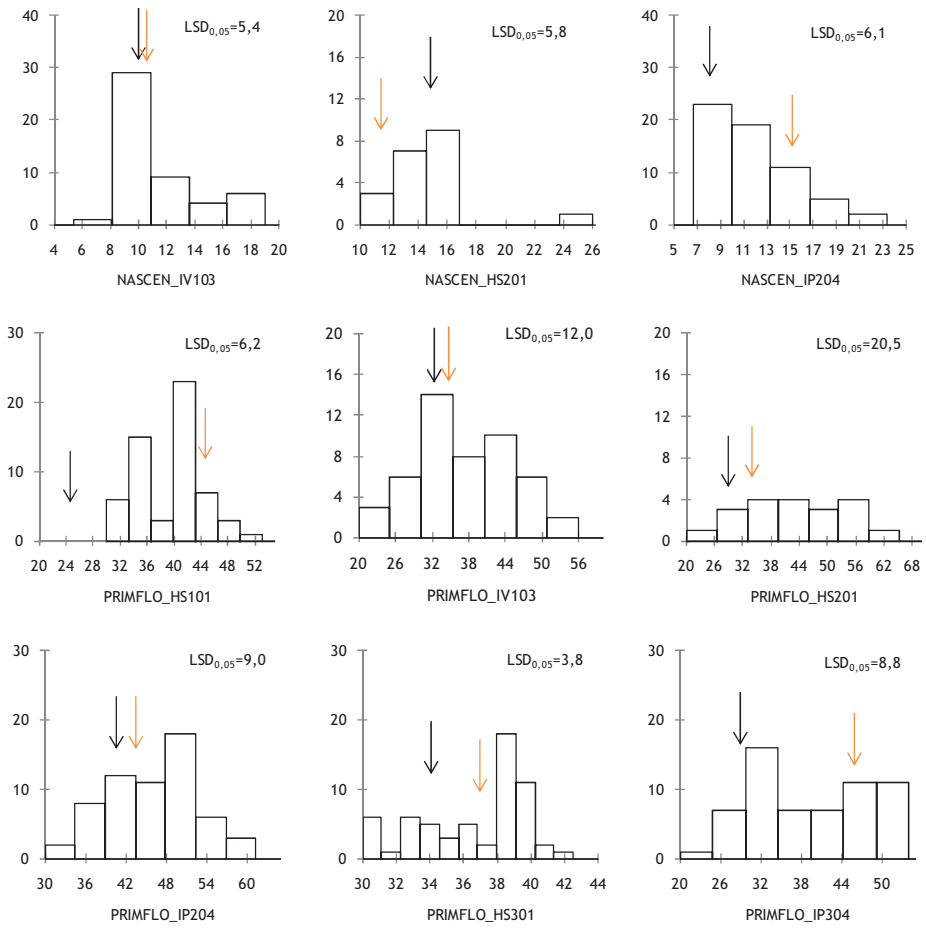

Figura 3.1. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de precocidad de la población Beluga/PHA-0399. Las flechas negra y roja indica el valor de los parentales Beluga y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

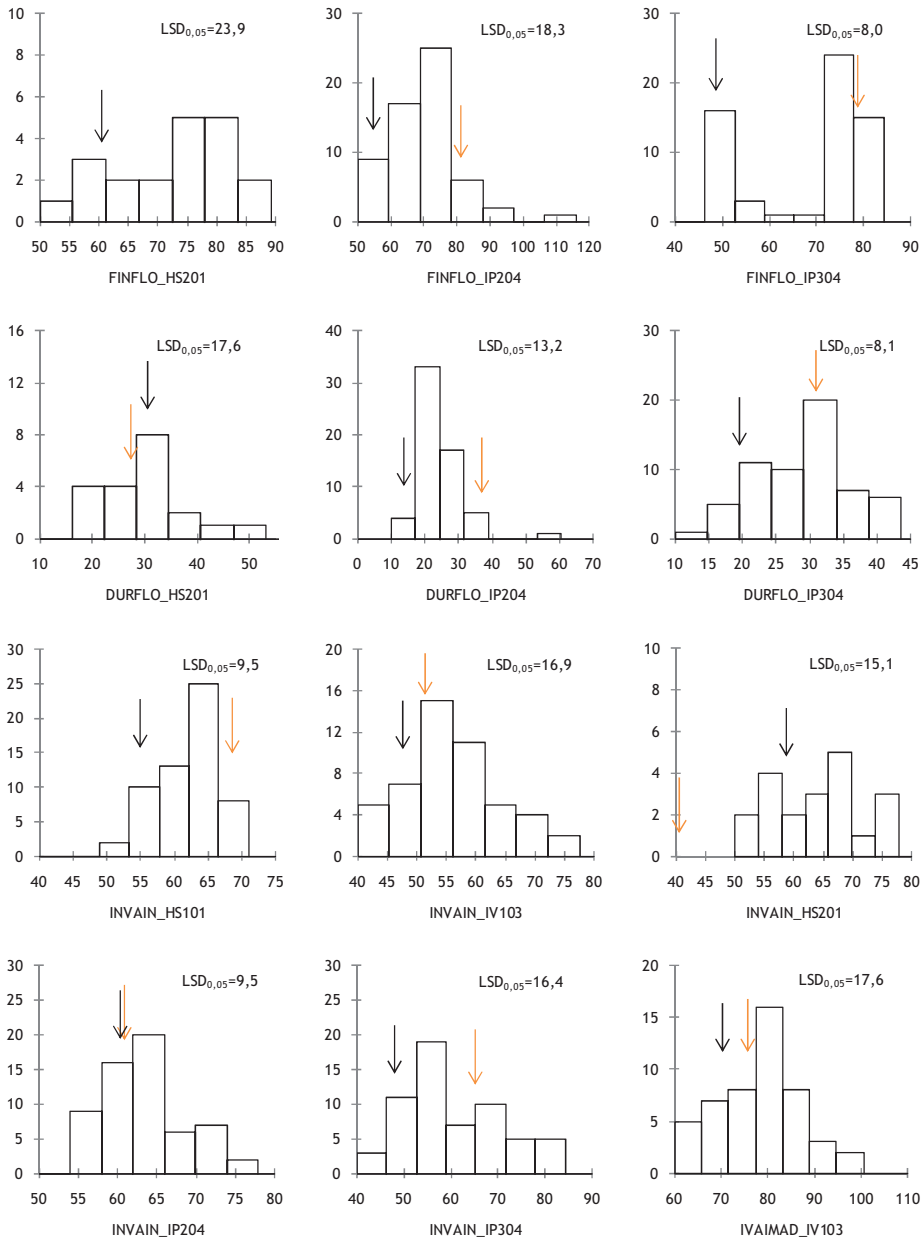

Figura 3.1. Continuación.

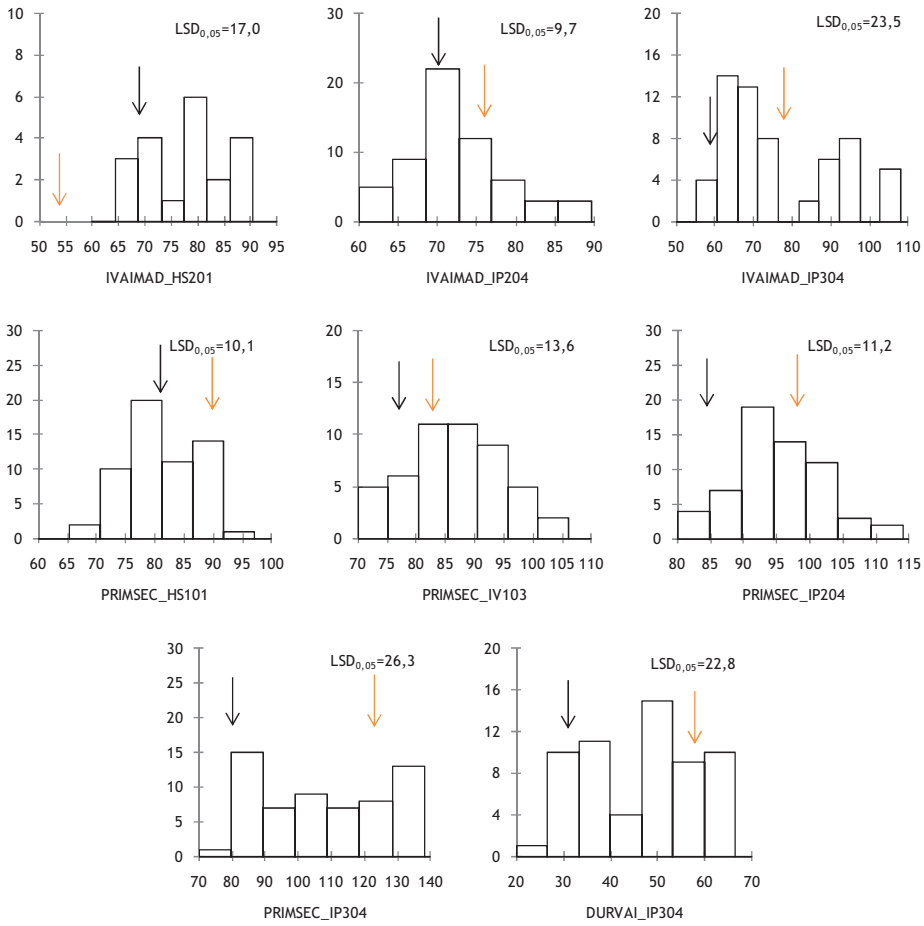

Figura 3.1. Continuación.

3.1.1.1.2. PHA-0419/Beluga

El resultado del ANOVA entre parentales (PHA-0419 y Beluga) reveló que solamente existen diferencias significativas en los caracteres de días a inicio de vainas inmaduras y maduras (Tabla 3.2). Por otro lado, se encontraron diferencias significativas entre las RIL en días a nascencia y primera vaina seca (IV203, HS301 e IV303), primera flor (ST102, IV203 y HS301), fin de floración y duración de la floración (IV203), inicio de

vainas inmaduras (ST102, IV203 e IV303), inicio de vainas maduras (IV203 e IV303), primera vaina seca (IV203, HS301 e IV303) y duración del período de madurez fisiológica (ST102 e IV203).

Respecto a las distribuciones (Figura 3.2), la población mostró curtosis y asimetría positiva en días a nascencia (IV203, HS301 e IV303), distribución intermedia en días a inicio de vainas maduras (IV303) y duración del periodo de madurez fisiológica (ST102, IV203) y expresiones fenotípicas transgresivas hacia valores más tardíos en días a primera flor (ST102 e IV203), final y duración de la floración (IV203), inicio de vainas inmaduras (ST102, IV203 e IV303), inicio de vainas maduras (IV203).

Tabla 3.2. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de precocidad de los genotipos parentales (PHA-0419 y Beluga) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga.

Precocidad	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Beluga	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NASCEN	HS101	11,5 ± 0,71	11,5 ± 0,71	ns	11,0-17,0	ns	14,0 ± 1,31
	ST102	20,0 ± na	17 ± 2,12	na	16,0-25,0	ns	16,7 ± 1,37
	IV203	10,7 ± 0,47	8,0 ± 0,47	ns	7,0-21,5	***	10,3 ± 2,52
	HS301	14,0 ± 1,41	13,0 ± 0,00	ns	13,0-20,0	**	13,4 ± 0,90
	IV303	17 ± 2,12	10 ± 2,12	ns	6,0-23,5	***	11,8 ± 2,91
PRIMFLO	HS101	38,5 ± 0,71	42,0 ± 1,41	ns	18,0-52,0	ns	39,0 ± 3,82
	ST102	41,0 ± na	33 ± 2,83	na	31,0-70,0	***	41,1 ± 3,98
	IV203	43,8 ± 3,54	38,7 ± 0,94	ns	32,0-58,6	***	42,7 ± 4,52
	HS301	41,5 ± 0,71	32,5 ± 2,12	ns	28,0-83,0	***	37,6 ± 4,06
	IV303	55,0 ± na	31 ± 2,47	na	20,0-58,5	ns	37,8 ± 5,88
FINFLO	HS101	72,5 ± 4,95	68,5 ± 0,71	ns	54,5-87,0	ns	69,0 ± 4,35
	ST102	62,0 ± na	63,0 ± na	na	59,0-79,0	ns	68,0 ± 3,77
	IV203	60,3 ± 1,89	49,7 ± 0,94	ns	41,0-74,0	***	55,6 ± 5,68
	IV303	65,0 ± na	60 ± 25,46	na	41,0-109,0	ns	73,2 ± 12,03
DURFLO	HS101	33,0 ± 7,07	26,0 ± 1,41	ns	19,0-45,5	ns	29,0 ± 4,25
	ST102	21,0 ± na	32,0 ± na	na	18,0-39,0	ns	27,6 ± 5,63
	IV203	16,5 ± 5,42	11,0 ± 0,00	ns	6,3-22,8	***	13,0 ± 2,92
	IV303	-	29 ± 27,93	na	8,3-63,0	ns	36,0 ± 10,47
INVAIN	HS101	68,5 ± 0,71	65,5 ± 0,71	***	56,0-72,5	ns	64,0 ± 2,76
	ST102	63,0 ± na	65,0 ± na	na	58,0-84,0	*	66,4 ± 2,69
	IV203	64,7 ± 1,89	55,0 ± 0,47	ns	47,7-79,3	***	61,7 ± 5,48
	IV303	55,0 ± na	43 ± 2,12	na	38,5-84,0	*	58,3 ± 7,52
IVAIMAD	HS101	73,0 ± 0,00	70,0 ± 1,41	ns	62,0-80,5	ns	70,0 ± 2,63

Precocidad	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Beluga	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
	ST102	67,0 ± na	71,0 ± na	na	64,0-90,0	ns	73,3 ± 4,25
	IV203	73,8 ± 1,65	70,0 ± 1,89	***	62,3-89,0	***	73,4 ± 4,00
	IV303	84,0 ± na	78,0 ± na	na	52,5-107,0	*	78,3 ± 8,91
PRIMSEC	HS101	82,5 ± 9,19	81,0 ± 5,66	ns	61,0-95,5	ns	79,0 ± 4,91
	ST102	82,0 ± na	79,0 ± na	na	59,0-99,5	ns	84,7 ± 5,23
	IV203	94,3 ± 0,47	85,0 ± 3,30	ns	78,2-106,0	***	90,5 ± 5,81
	HS301	102,0 ± na	76,0 ± 0,00	na	74,0-102,0	**	81,5 ± 5,22
	IV303	94,0 ± na	88,0 ± na	na	68,0-117,0	*	90,0 ± 8,53
DURVAI	HS101	14,0 ± 8,49	15,5 ± 6,36	ns	6,0-27,0	ns	15,0 ± 4,46
	ST102	19,0 ± na	14,0 ± na	na	8,0-90,0	**	19,3 ± 5,25
	IV203	29,7 ± 2,36	30,0 ± 2,83	ns	21,2-42,0	*	28,8 ± 3,62
	IV303	39,0 ± na	46,0 ± na	na	11,0-53,0	ns	31,6 ± 6,02

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

No se tomaron datos de FINFLO, DURFLO, INVAIN, IVAIMAD ni DURVAI en el ambiente HS301

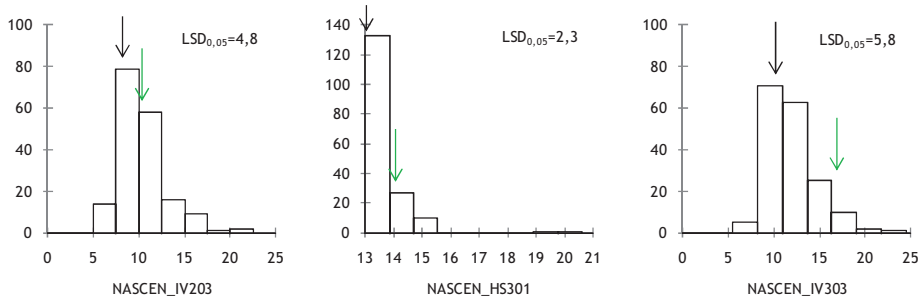

Figura 3.2. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de precocidad de la población PHA-0419/Beluga. Las flechas verde y negra indican el valor de los parentales PHA-0419 y Beluga, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

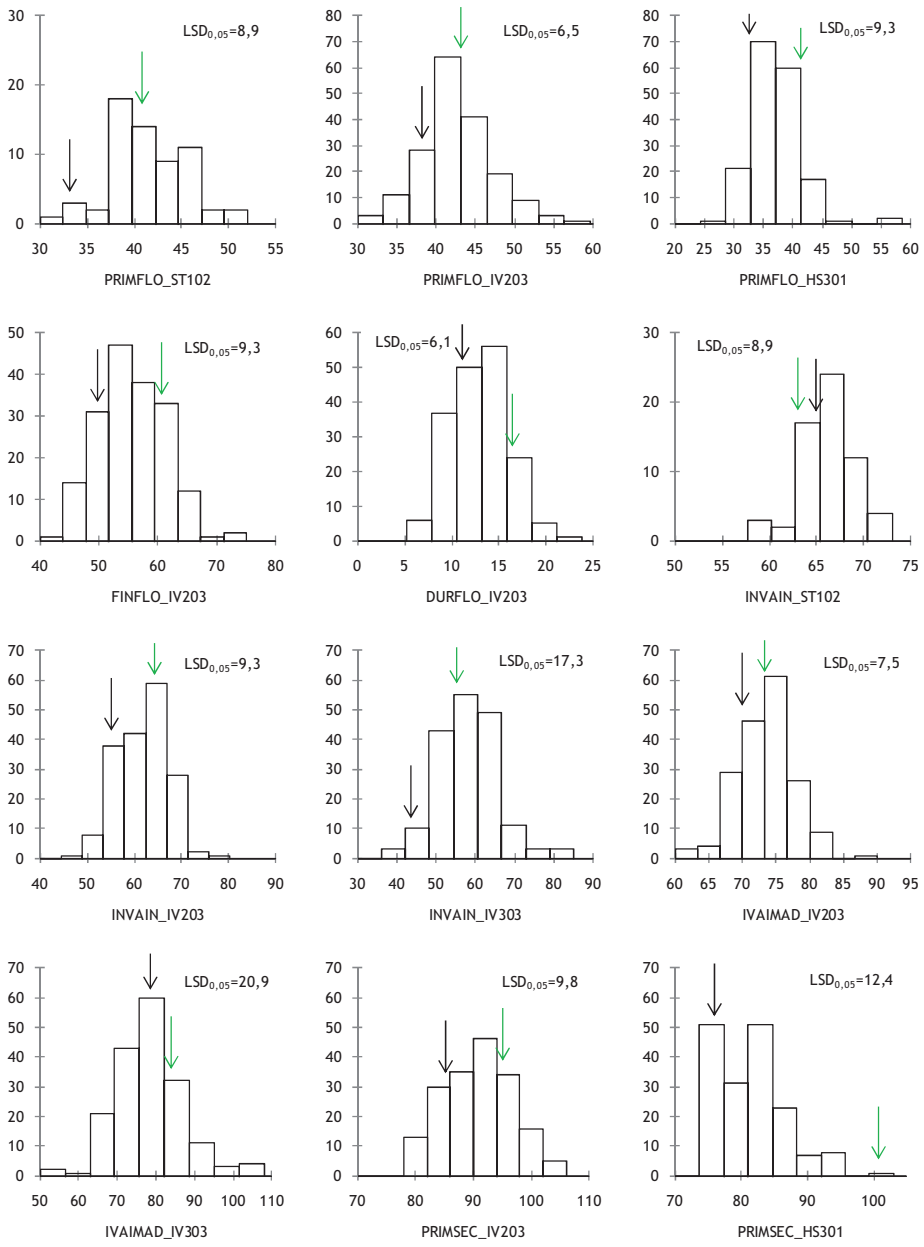

Figura 3.2. Continuación.

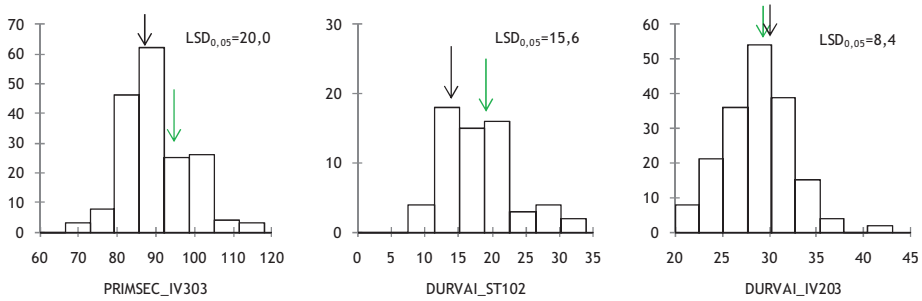

Figura 3.2. Continuación.

3.1.1.2. Poblaciones intra-acervos

La población PHA-0419/Matterhorn presentó diferencias significativas entre líneas en más ambientes que Matterhorn/PHA-0399 en los caracteres de precocidad.

3.1.1.2.1. Matterhorn/PHA-0399

Las diferencias significativas entre las líneas RIL (Tabla 3.3) se observaron en días a nascencia (IV103 y HS201), primera flor (HS201 y HS301), inicio de vainas maduras (HS101 y HS201), fin y duración de la floración, inicio de vainas inmaduras y primera vaina seca (HS201).

Tabla 3.3. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de precocidad de los genotipos parentales (Matterhorn y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399.

Precocidad	Ambientes	Parentales			RIL		
		Matterhorn	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NASCEN	HS101	15,0 ± na	15,0 ± na	na	13,0-20,0	ns	14,5 ± 1,03
	IV103	15,5 ± 3,54	-	na	6,0-25,0	*	13,2 ± 3,86
	HS201	11,0 ± 0,00	16,0 ± 5,66	ns	11,5-19,8	***	14,4 ± 2,02
	IV303	7,0 ± 0,71	11,0 ± 4,24	ns	7,0-18,0	ns	11,6 ± 2,23
	HS301	12,0 ± 0,00	12,0 ± 0,01	ns	12,0-13,0	ns	12,0 ± 0,00
PRIMFLO	HS101	38,0 ± na	39,0 ± na	na	37,0-48,0	ns	41,1 ± 1,41
	IV103	26,5 ± 12,02	-	na	16,0-73,0	ns	36,7 ± 7,34
	HS201	34,5 ± 2,12	-	na	16,0-58,0	**	39,1 ± 8,25

Precocidad	Ambientes	Parentales			RIL		
		Matterhorn	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
	IV303	48,3 ± 1,77	42,5 ± 0,71	ns	24,0-53,5	ns	40,3 ± 6,25
	HS301	34,5 ± 3,54	-	na	31,5-50,0	*	36,0 ± 6,63
FINFLO	HS101	64,0 ± na	68,0 ± na	na	57,0-83,0	ns	66,8 ± 4,31
	IV103	69,0 ± 15,56	-	na	57,0-105,0	ns	81,0 ± 9,65
	HS201	67,0 ± 0,00	-	na	42,0-78,0	***	66,8 ± 7,68
	IV303	94,0 ± na	86,0 ± 2,83	na	57,0-102,0	ns	83,3 ± 9,16
DURFLO	HS101	26,0 ± na	23,0 ± na	na	11,0-38,0	ns	25,8 ± 4,58
	IV103	42,5 ± 3,54	-	na	9,0-73,5	ns	44,0 ± 9,33
	HS201	32,5 ± 2,12	-	na	13,0-39,5	*	28,0 ± 5,03
	IV303	47,0 ± na	43,5 ± 2,12	na	16,0-72,5	ns	44,1 ± 6,52
INVAIN	HS101	60,0 ± na	64,0 ± na	na	54,0-73,5	ns	61,8 ± 2,76
	IV103	39,0 ± 11,31	-	na	28,0-80,0	ns	52,4 ± 8,07
	HS201	58,5 ± 0,71	-	na	23,0-72,0	***	56,5 ± 9,18
	IV303	68,0 ± na	65,0 ± 2,83	na	41,0-84,0	ns	61,3 ± 7,29
	HS301	58,0 ± 0,00	-	na	58,0-67,0	ns	64,0 ± 2,24
IVAIMAD	HS101	68,0 ± na	67,0 ± na	na	52,0-107,0	*	69,7 ± 4,02
	IV103	67,5 ± 13,44	-	na	46,0-94,0	ns	77,9 ± 7,81
	HS201	70,0 ± 0,00	-	na	35,0-84,0	***	68,6 ± 9,23
	IV303	91,0 ± na	90,0 ± 2,83	na	55,0-104,0	ns	83,6 ± 8,57
PRIMSEC	HS101	73,0 ± na	76,0 ± na	na	66,0-91,0	ns	77,7 ± 4,32
	IV103	72,0 ± 11,31	-	na	67,0-110,0	ns	88,6 ± 7,80
	HS201	83,0 ± 0,00	-	na	48,0-97,0	***	81,6 ± 9,23
	IV303	117,0 ± na	111,5 ± 2,12	na	80,0-116,5	ns	104,8 ± 8,79
	HS301	75,0 ± 7,07	-	na	70,0-84,0	ns	78,0 ± 3,81
DURVAI	HS101	13,0 ± na	12,0 ± na	na	9,0-32,5	ns	16,6 ± 3,59
	IV103	33,0 ± 0,00	-	na	17,0-60,0	ns	36,2 ± 5,58
	HS201	24,5 ± 0,71	-	na	21,8-32,0	ns	25,1 ± 0,98
	IV303	49,0 ± na	46,5 ± 4,95	na	26,0-59,0	ns	44,0 ± 5,61
	HS301	17,0 ± 7,07	-	na	3,0-23,0	ns	14,0 ± 4,54

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

No se tomaron datos de FINFLO, DURFLO ni IVAIMAD en el ambiente HS301

En las distribuciones de la población (Figura 3.3) respecto a días a nascencia, la población se distribuye de manera intermedia entre los valores de los parentales con evidencia de curtosis positiva (IV103) y curtosis negativa (HS201), y en días a primera flor se observó asimetría negativa (HS201) y asimetría positiva (Hs301). En los restantes caracteres de precocidad evaluados, la población se distribuye con valores

intermedios a los parentales, pudiendo observarse en determinados casos, como algunas líneas RIL muestran patrones más tardíos.

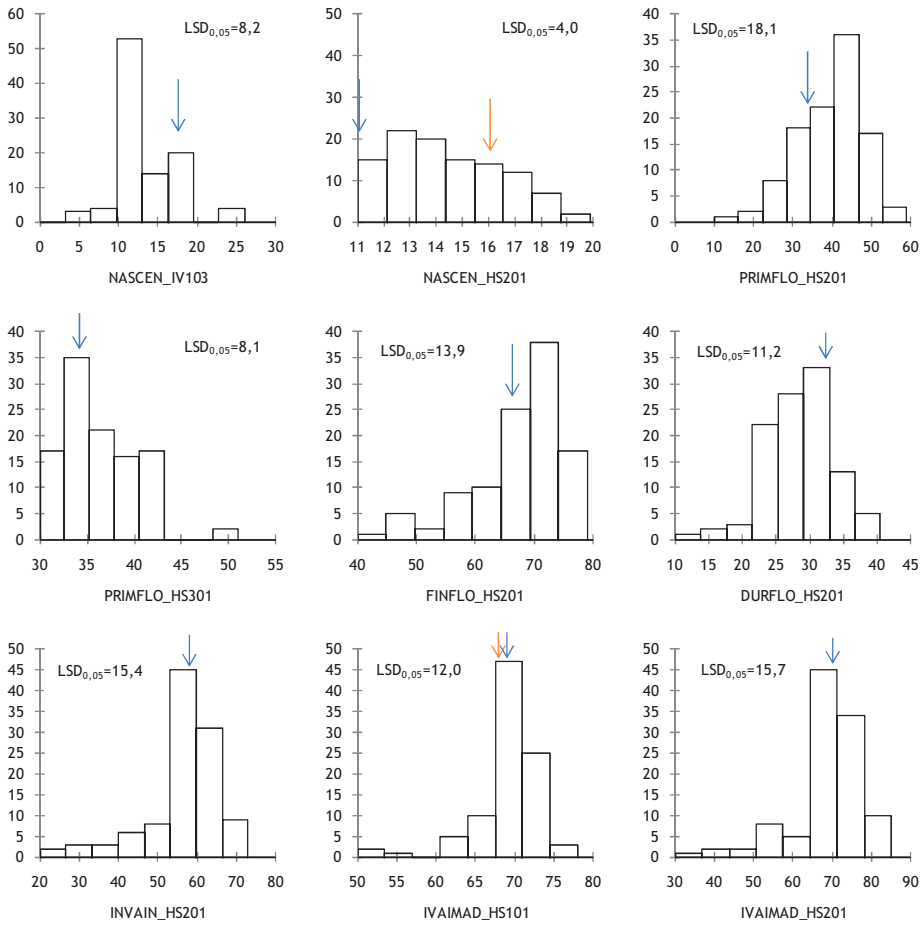

Figura 3.3. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de precocidad de la población Matterhorn/PHA-0399. Las flechas azul y roja indican el valor de los parentales Matterhorn y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

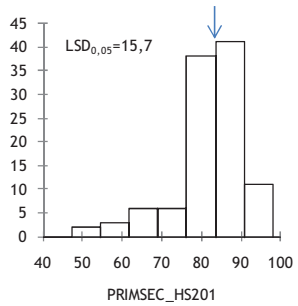

Figura 3.3. Continuación.

3.1.1.2.2. PHA-0419/Matterhorn

Las diferencias entre las líneas RIL (Tabla 3.4) fueron significativas en días a nascencia (IV103 y HS201), primera flor, duración de la floración (HS101), inicio de vainas inmaduras (HS101 e IV103), inicio de vainas maduras (HS101), primera vaina seca (excepto HS201) y duración del período de madurez fisiológica (HS101 y HS301).

Los histogramas (Figura 3.4) mostraron una distribución intermedia en todos los caracteres de precocidad evaluados. En días a nascencia e inicio de vainas inmaduras se observó asimetría negativa (IV103), y en días a primera flor (excepto en HS301) y primera vaina seca (HS101 y ST102) se detectó curtosis positiva. En duración de la floración, la población mostró tendencia hacia valores más bajos que los parentales en el ambiente HS101, mientras que en días a inicio de vainas inmaduras se observó asimetría positiva (HS101) y asimetría negativa (IV103).

Tabla 3.4. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de precocidad de los genotipos parentales (PHA-0419 y Matterhorn) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn.

Precocidad	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NASCEN	HS101	14,0 ± 0,00	14,0 ± 0,01	ns	12,0-16,5	ns	13,9 ± 0,81
	ST102	16,0 ± na	16,0 ± na	na	16,0-23,5	ns	17,0 ± 1,89
	IV103	7,5 ± 0,71	7,0 ± 1,41	ns	6,0-11,0	***	7,8 ± 1,05

Precocidad	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
	HS201	17,0 ± 0,00	11,5 ± 0,71	ns	10,5-19,0	**	13,9 ± 1,81
	HS301	11,0 ± 0,00	11,0 ± 0,00	na	11,0-11,0	-	11,0 ± 0,00
PRIMFLO	HS101	34,0 ± 12,73	40,0 ± 0,00	ns	25,0-50,0	***	37,9 ± 5,51
	ST102	43,0 ± na	39,0 ± na	na	28,0-53,0	*	41,9 ± 4,04
	IV103	43,5 ± 3,54	41,0 ± 0,00	ns	39,0-55,0	***	44,7 ± 2,74
	HS201	40,8 ± 2,47	36,0 ± 2,83	ns	27,5-66,5	*	43,6 ± 7,76
	HS301	33,5 ± 2,12	51,0 ± 12,73	ns	31,0-51,0	**	38,3 ± 3,43
FINFLO	HS101	69,0 ± 5,66	69,5 ± 7,78	ns	55,0-83,0	ns	65,7 ± 3,40
	ST102	70,0 ± na	73,0 ± na	na	53,0-91,0	ns	69,6 ± 4,90
	IV103	102,0 ± 11,31	91,0 ± 9,90	ns	82,0-108,0	ns	96,8 ± 4,79
	HS201	84,8 ± 3,89	82,0 ± 9,90	ns	71,8-119,5	ns	90,7 ± 9,00
DURFLO	HS101	35,0 ± 7,07	29,5 ± 7,78	ns	10,0-83,0	***	26,9 ± 5,36
	ST102	27,0 ± na	34,0 ± na	na	15,0-50,5	ns	27,6 ± 5,71
	IV103	57,5 ± 9,19	49,0 ± 8,49	*	40,0-64,5	ns	51,3 ± 4,36
	HS201	44,0 ± 1,41	46,0 ± 7,07	ns	39,0-58,0	ns	47,2 ± 3,73
INVAIN	HS101	57,5 ± 7,78	65,0 ± 0,00	ns	40,0-67,5	***	61,2 ± 3,63
	ST102	60,0 ± na	60,0 ± na	na	53,0-85,0	ns	62,3 ± 3,93
	IV103	68,0 ± 1,41	64,5 ± 7,78	ns	60,0-77,0	*	66,2 ± 3,01
	HS201	61,3 ± 5,30	60,0 ± 1,41	ns	48,3-81,5	ns	65,0 ± 5,39
	HS301	65,5 ± 2,12	67,0 ± na	na	58,0-88,0	ns	65,6 ± 2,96
IVAIMAD	HS101	65,5 ± 7,78	72,0 ± 4,24	ns	60,5-83,5	***	68,7 ± 3,25
	ST102	67,0 ± na	-	na	58,0-103,0	ns	72,9 ± 5,52
	IV103	90,0 ± 12,73	82,0 ± 1,41	ns	68,5-101,0	ns	87,5 ± 5,25
	HS201	73,3 ± 5,30	72,0 ± 1,41	ns	60,3-93,5	ns	77,0 ± 5,39
PRIMSEC	HS101	75,5 ± 10,61	80,5 ± 3,54	ns	64,0-97,0	***	76,7 ± 4,98
	ST102	84,0 ± na	-	na	73,0-104,0	*	84,6 ± 4,54
	IV103	104,5 ± 9,19	93,5 ± 3,54	ns	93,0-115,0	*	100,9 ± 4,22
	HS201	86,3 ± 5,30	85,0 ± 1,41	ns	73,3-106,5	ns	90,0 ± 5,39
	HS301	78,5 ± 2,12	73,5 ± 4,95	ns	70,0-102,0	**	77,9 ± 4,17
DURVAI	HS101	18,0 ± 2,83	15,5 ± 3,54	ns	9,0-42,0	**	15,7 ± 4,48
	ST102	24,0 ± na	-	na	13,5-37,0	ns	22,5 ± 3,99
	IV103	36,5 ± 7,78	29,0 ± 4,24	ns	25,0-47,0	ns	34,7 ± 3,93
	HS201	25,0 ± 0,00	25,0 ± 0,00	ns	25,0-25,0	ns	25,0 ± 0,00
	HS301	13,0 ± 4,24	-	na	3,0-22,0	*	12,1 ± 4,61

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

No se tomaron datos de FINFLO, DURFLO ni IVAIMAD en el ambiente HS301

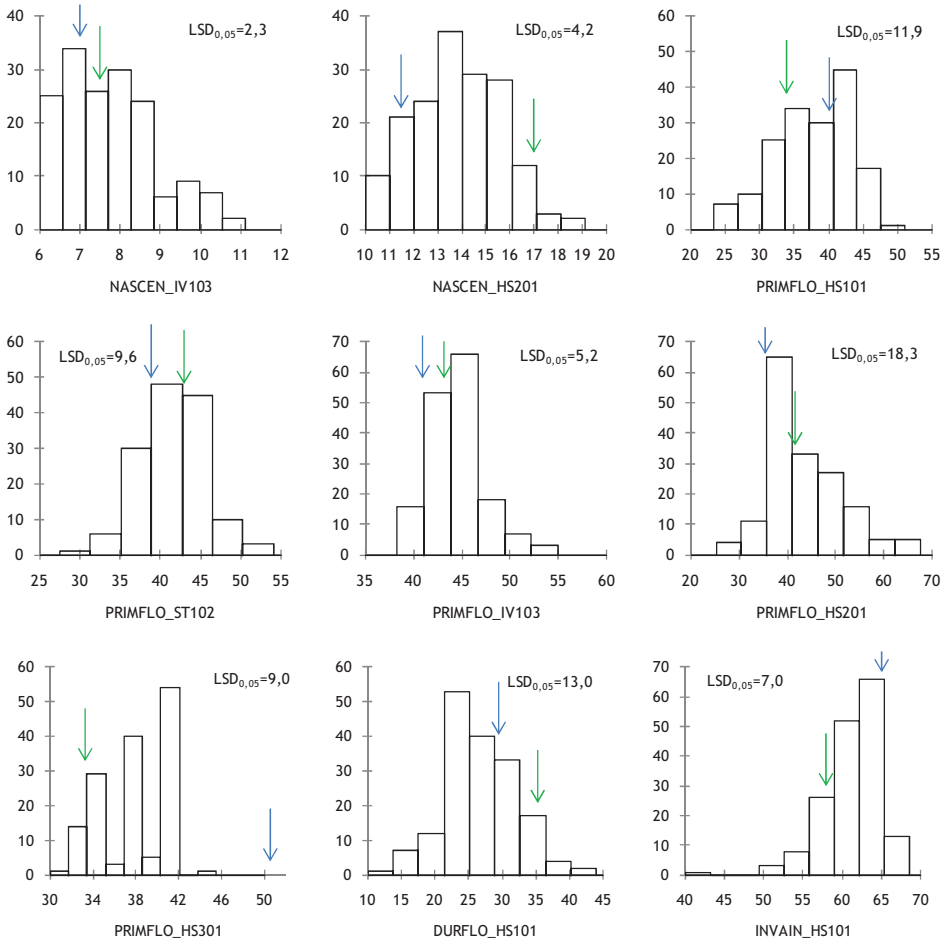

Figura 3.4. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de precocidad de la población PHA-0419/Matterhorn. Las flechas verde y azul indican el valor de los parentales PHA-0419 y Matterhorn, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

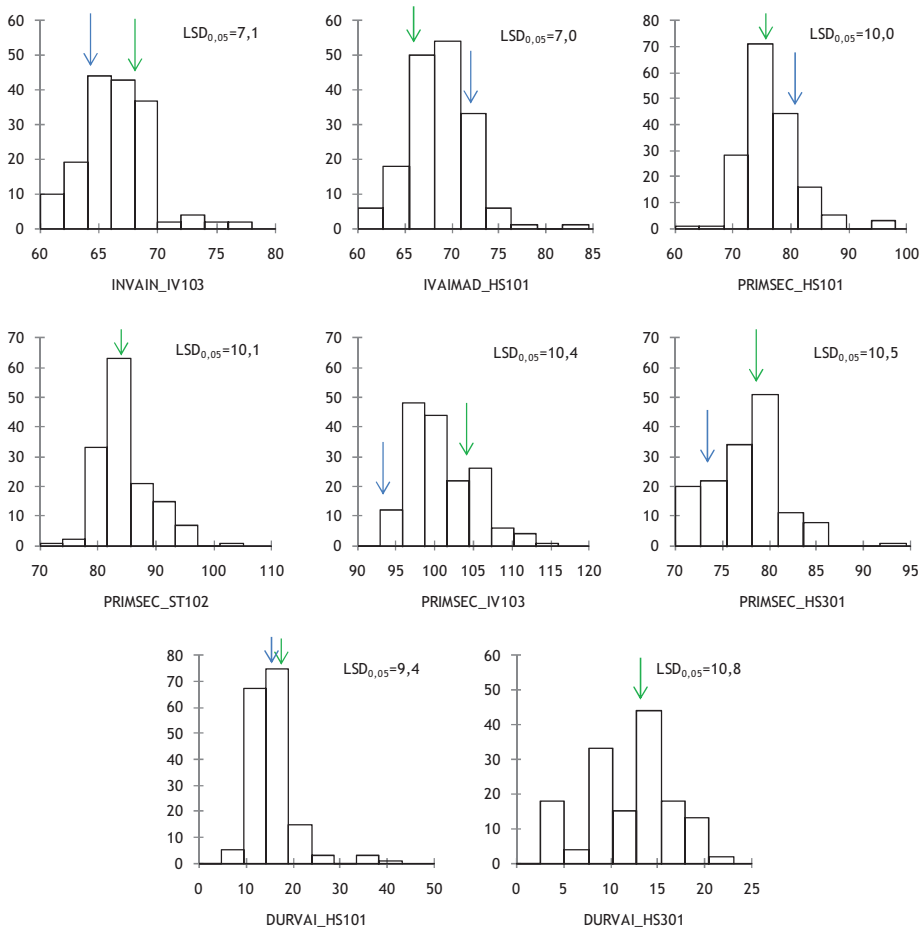

Figura 3.4. Continuación.

3.1.2. Caracteres de arquitectura de la planta

Los caracteres relacionados con la arquitectura de la planta están englobados en un grupo de caracteres del denominado "síndrome de domesticación", el cual es el resultado de un proceso evolutivo. Los principales caracteres del "síndrome de domesticación" que diferencian a las judías cultivadas de sus ancestros silvestres son la ausencia de dormancia, la indehiscencia, el hábito de crecimiento, más compacto

en judías cultivadas, la insensibilidad al fotoperiodo, el desarrollo de nuevas formas de vaina, nuevos colores o patrones de color de la semilla, y semillas de mayor tamaño. Por otro lado, la presencia de internudos cortos es un carácter típicamente Mesoamericano frente a internudos largos, que se identifican con germoplasma de origen Andino (Singh *et al.,* 1991a), el cual también presenta un mayor número de nudos hasta la primera flor que el germoplasma Mesoamericano (Singh *et al*., 1991b).

Se estudiaron los siguientes caracteres de la arquitectura de la planta: número de nudos a primera flor, longitud de internudos, altura de la planta y número de ramificaciones en cada una de las poblaciones. Además, se evaluó el tipo de hábito de crecimiento cualitativamente, ya que los parentales que intervinieron en los cruzamientos presentan hábitos de crecimiento diferentes: Beluga con hábito de crecimiento determinado tipo I, Matterhorn con hábito de crecimiento indeterminado erecto tipo II y los genotipos recombinantes PHA-0399 y PHA-0419 con hábito de crecimiento indeterminado trepador tipo IV.

Se detectaron diferencias significativas entre líneas para la mayoría de los componentes de la arquitectura de la planta en las cuatro poblaciones RIL en al menos en algún ambiente, excepto en el carácter de número de ramificaciones en las poblaciones intra-acervos. Por otro lado, la mayoría de caracteres presentaron una distribución normal, excepto los caracteres de altura de la planta y número de ramificaciones en las poblaciones inter-acervos, que necesitaron transformación logarítmica para ajustarse a la normalidad.

En las poblaciones RIL inter e intra-acervos, los genotipos PHA-0399 y PHA-0419 mostraron fenotipos Andinos extremos, y en todos los ambientes, se observó la presencia de líneas más altas, con más nudos a primera flor y con internudos más largos que los parentales. En cuanto al hábito de crecimiento, diferentes autores consideraron que el fenotipo indeterminado (Tipos II, III y IV) es dominante frente al determinado (Tipo I), y controlado por un único gen (*fin*) (Lamprecht, 1935b; Rudorf, 1958) localizado en el GL 1 (Koinange *et al*., 1996; Freyre *et al*., 1998), aunque no

existe un consenso acerca de su localización genómica exacta ni del número de loci involucrados en este carácter (McClean *et al*., 2002). Recientes estudios proponen la existencia de dos loci recesivos que controlan el fenotipo de hábito de crecimiento indeterminado (Campos *et al*., 2011). En las poblaciones intra-acervos, el fenotipo trepador parece dominante frente al erecto y controlado por un solo gen, el gen *tor* (Lamprecht, 1947), aunque no se tiene conocimiento de su localización exacta en el genoma.

3.1.2.1. Poblaciones inter-acervos

Los individuos de las poblaciones inter-acervos mostraron diferencias significativas en el carácter altura de la planta en todos los ambientes. El estudio del hábito de crecimiento evidenció herencia monogénica en la población Beluga/PHA-0399, con ligera tenencia hacia el parental PHA-0399, mientras que en PHA-0419/Beluga, la distribución se ajustó más a la proporción 3:1, con distorsión también hacia el parental recombinante. Esto puede ser debido a la existencia de dos loci regulando el carácter (Campos *et al*., 2011) o a que en un cruzamiento inter-acervos existe una distancia genética considerable entre los progenitores que ha provocado que algunas líneas sean más viables que otras y durante el desarrollo de las generaciones se han favorecido los alelos del parental recombinante.

3.1.2.1.1. Beluga/PHA-0399

En el análisis de varianza se detectaron diferencias significativas entre los parentales en la longitud de internudo y en altura de la planta (Tabla 3.5). Se determinó la existencia de diferencias significativas entre las RIL en número de nudos a primera flor (IP304), longitud de internudo (IP204 e IP304), altura de la planta (HS201, IP204 e IP304) y número de ramificaciones (HS201, IP204 e IP304).

En las distribuciones (Figura 3.5), la población mostró fenotipos más próximos al parental Andino (Beluga) en número de nudos (IP304) y cierto bimodalismo en longitud de internudo (IP204 e IP304) y altura de la planta (HS201, IP204 e IP304),

debido a que estos caracteres están ligados a la expresión del gen *fin*, y la población se distribuye según el tipo I determinado (Beluga) o tipo IV indeterminado (PHA-0399). Aunque se observaron distribuciones bimodales, no se observaron clases discretas, por lo que se deduce que si un solo gen (*fin*) es responsable de la altura de la planta y de la longitud de internudo, debe estar influenciado por otros genes de menor efecto que producen distorsiones en la segregación esperada para dichos caracteres. La prueba Chi-cuadrado (X^2=4,27) determinó una ligera distorsión ($p \leq 0,05$) de la proporción 1:1, lo que sustenta la hipótesis expuesta. Este hecho sugiere que quizás los caracteres de arquitectura de la planta son menos cuantitativos de lo esperado inicialmente. La Figura 3.6 muestra la distribución de frecuencias (%) de la población respecto al hábito de crecimiento.

Tabla 3.5. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de arquitectura de la planta de los genotipos parentales (Beluga y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399.

Arquitectura	Ambientes	Parentales			RIL		
		Beluga	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NUMNUD (nº)	HS101	4,5 ± 2,12	3,3 ± 0,35	ns	3,0-6,0	ns	4,1 ± 0,64
	IV103	4,8 ± 0,35	5,0 ± 2,83	ns	2,5-10,0	ns	4,8 ± 1,55
	HS201	3,8 ± 0,24	5,2 ± 1,18	ns	3,3-8,0	ns	5,0 ± 1,12
	IP204	6,5 ± 0,24	8,7 ± 1,41	ns	4,8-8,9	ns	6,4 ± 0,93
	IP304	5,5 ± 1,41	10,5 ± 0,00	ns	4,0-11,8	***	7,2 ± 1,91
INTERNUD (cm)	HS101	4,1 ± 0,53	5,3 ± 1,77	ns	3,0-11,5	ns	4,2 ± 1,29
	IV103	10,3 ± 1,06	8,8 ± 0,35	ns	3,2-22,0	ns	9,3 ± 4,70
	HS201	10,6 ± 0,90	22,7 ± 1,15	**	5,9-22,4	ns	14,8 ± 4,06
	IP204	7,2 ± 2,90	21,6 ± 3,30	*	5,3-27,9	***	16,1 ± 6,51
	IP304	8,0 ± 0,14	20,3 ± 1,38	ns	7,5-27,8	***	18,2 ± 6,62
ALTPLAN (cm)	HS201	55,2 ± 4,01	223,5 ± 33,23	ns	41,0-267,0	***	175,4 ± 89,54
	IP204	53,3 ± 3,77	286,7 ± 2,36	**	49,7-382,5	***	217,3 ± 110,37
	IP304	62,5 ± 7,07	315,0 ± 17,68	*	41,8-350,0	***	216,6 ± 110,43
RAMIFPLAN (nº)	HS201	3,3 ± 0,47	2,3 ± 0,47	ns	2,0-4,5	*	3,2 ± 0,56
	IP204	3,2 ± 0,24	2,7 ± 0,47	ns	1,5-4,7	***	3,0 ± 0,62
	IP304	4,5 ± 0,00	3,3 ± 0,35	ns	1,8-5,0	***	3,3 ± 0,81

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD)

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

No se tomaron datos de ALTPLAN ni RAMIFPLAN en los ambientes HS101 ni IV103

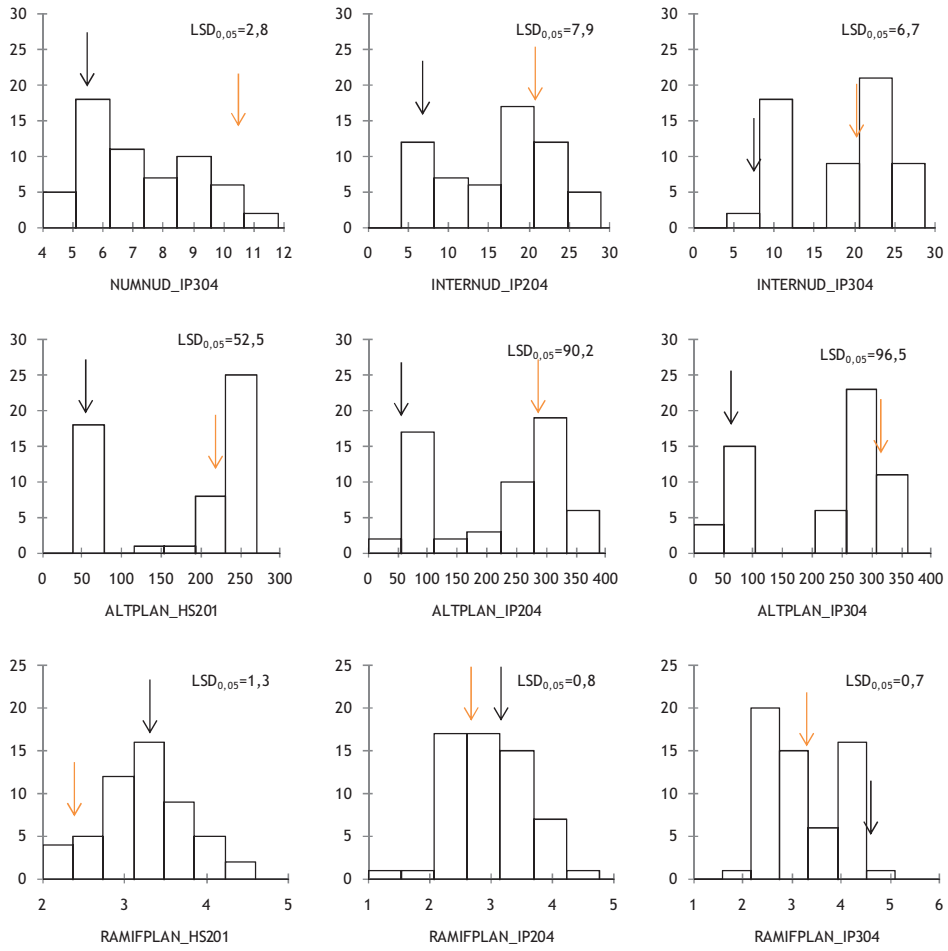

Figura 3.5. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de la arquitectura de la planta de la población Beluga/PHA-0399. Las flechas negra y roja indican el valor de los parentales Beluga y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

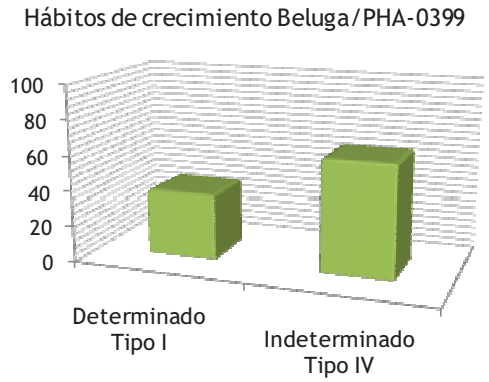

Figura 3.6. Frecuencias relativas (%) del hábito de crecimiento en la población Beluga/PHA-0399.

3.1.2.1.2. PHA-0419/Beluga

En el análisis de varianza se determinó la existencia de diferencias significativas entre los parentales en la longitud del internudo (HS101) y altura de la planta (Iv203) (Tabla 3.6). Las diferencias entre las líneas RIL fueron significativas en número de nudos (IV203 e IV303), longitud de internudo (IV203), altura de la planta (IV203 e IV303) y número de ramificaciones (IV203).

En la Figura 3.7 se observa una asimetría positiva en número de nudos (IV203 e IV303) y longitud de internudo (IV203). La población se distribuye con valores intermedios entre ambos parentales en altura de la planta (IV203 e IV303), y no se observa el bimodalismo presente en la población Beluga/PHA-0399, y aunque la segregación esperada para este carácter de herencia aparentemente monogénica en una generación F7 sería 1:1, se observó una distorsión en esta proporción, con 66 individuos con hábito de crecimiento determinado tipo I y 113 con hábito indeterminado tipo IV (Figura 3.8). Para comprobar esta distorsión se realizó la prueba Chi-cuadrado (X^2=12,34) y se verificó que la segregación del carácter presenta una distorsión elevada (α<0,0005) de la proporción 1:1, con tendencia en la población hacia el parental PHA-0419. Se estudió el ajuste de la segregación a la proporción 3:1,

y aunque también mostró distorsión, ésta fue menor (X^2=9,92, α=0,001). El número de ramificaciones necesitó transformación logarítmica para ajustarse a la normalidad.

Tabla 3.6. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de arquitectura de la planta de los genotipos parentales (PHA-0419 y Beluga) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga.

Arquitectura	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Beluga	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NUMNUD (nº)	HS101	4,0 ± 0,71	4,0 ± 0,71	ns	2,5-6,0	**ns**	4,0 ± 0,65
	ST102	3,0 ± na	4,3 ± 1,77	na	3,0-7,5	ns	4,5 ± 0,99
	IV203	6,7 ± 1,89	5,7 ± 0,00	ns	3,0-6,5	***	4,4 ± 1,00
	IV303	5,5 ± na	5,8 ± 0,35	na	2,8-7,8	*	4,5 ± 0,76
INTERNUD (cm)	HS101	3,1 ± 0,53	5,2 ± 0,39	*	2,1-6,8	**ns**	3,6 ± 1,27
	ST102	5,5 ± na	2,9 ± 1,59	na	1,5-17,8	ns	4,0 ± 1,04
	IV203	12,8 ± 4,20	5,5 ± 0,14	ns	2,2-7,6	***	4,0 ± 4,27
	IV303	9,2 ± na	9,0 ± na	na	2,5-21,5	ns	10,5 ± 2,73
ALTPLAN (cm)	IV203	280,5 ± 0,71	38,6 ± 13,79	*	19,3-341,7	***	133,8 ± 81,90
	IV303	-	35,4 ± 12,02	na	23,0-342,5	***	145,5 ± 81,01
RAMIFPLAN (nº)	IV203	1,5 ± 0,71	2,2 ± 0,24	ns	1,0-3,3	***	1,9 ± 0,51
	IV303	-	3,0 ± 0,71	na	1,0-3,5	ns	1,9 ± 0,55

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

No se tomaron datos de ALTPLAN ni RAMIFPLAN en los ambientes HS101 ni ST102

3.1.2.2. Poblaciones intra-acervos

Se encontraron diferencias significativas entre individuos en los caracteres de número de nudos, longitud de internudo y altura de planta en algún ambiente. En ambas poblaciones, las líneas RIL se distribuyen con valores intermedios entre los parentales, y en ocasiones se observó cierta asimetría positiva. Respecto al hábito de crecimiento, parece que el fenotipo trepador (Tipo IV) domina frente al erecto (Tipo II) y que está controlado por un solo gen, el gen *tor* (Lamprecht, 1947), ya que en ambas poblaciones, la segregación del hábito (II, IV) se aproximó a la proporción 1:1.

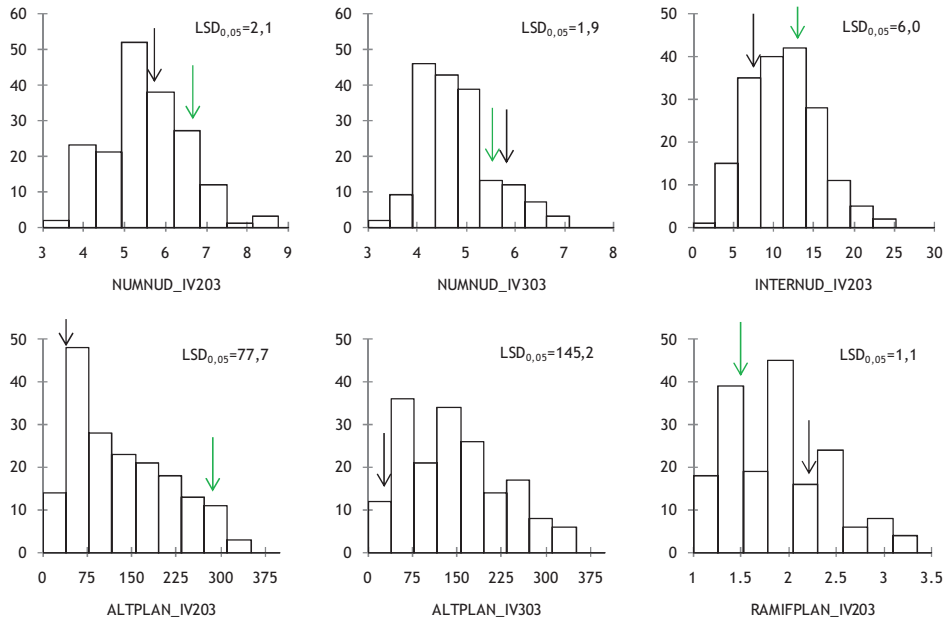

Figura 3.7. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de la arquitectura de la planta de la población PHA-0419/Beluga. Las flechas verde y negra indican el valor de los parentales PHA-0419 y Beluga, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

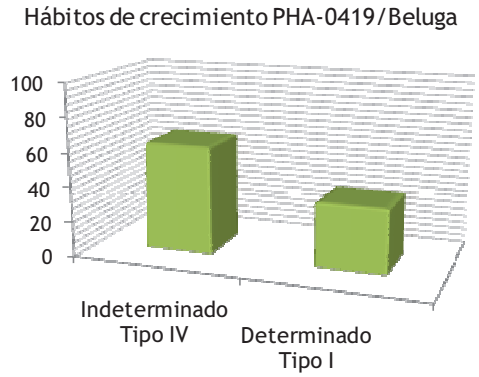

Figura 3.8. Frecuencias relativas (%) del hábito de crecimiento en la población PHA-0419/Beluga.

3.1.2.2.1. Matterhorn/PHA-0399

En el análisis de varianza se detectaron diferencias significativas entre las líneas RIL (Tabla 3.7) en número de nudos (HS201), longitud de internudo (IV103) y altura de la planta (HS201 e IV303).

La población (Figura 3.9) mostró asimetría positiva en la distribución del carácter número de nudos (HS201), longitud de internudo (IV103), y una distribución intermedia en altura de la planta (HS201 e IV303). Con la premisa de que el fenotipo trepador es dominante frente al erecto, se estudió la distribución de este carácter en la población (Figura 3.10). De 118 individuos, 60 de ellos presentaron hábito de crecimiento indeterminado erecto tipo II, y 58 mostraron hábito indeterminado trepador tipo IV. Para comprobar el ajuste a la proporción esperada (1:1), se realizó la prueba Chi-cuadrado (X^2=0,03, ns) y se verificó la herencia monogénica del carácter.

Tabla 3.7. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de arquitectura de la planta de los genotipos parentales (Matterhorn y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399.

Arquitectura	Ambientes	Parentales			RIL		
		Matterhorn	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NUMNUD (nº)	HS101	5,5 ± na	4,0 ± na	na	2,5-7,3	ns	4,2 ± 0,71
	IV103	3,8 ± 1,06	-	na	2,0-7,0	ns	3,9 ± 1,12
	HS201	3,9 ± 0,59	-	na	3,0-7,0	**	5,0 ± 0,89
	IV303	3,8 ± 0,35	6,0 ± 0,00	ns	3,3-6,5	ns	4,7 ± 0,68
INTERNUD (cm)	HS101	2,8 ± na	5,5 ± na	na	1,5-12,0	ns	4,1 ± 1,35
	IV103	3,9 ± 1,59	-	na	2,1-22,0	**	5,3 ± 2,57
	HS201	4,6 ± 0,48	6,7 ± 1,13	ns	4,3-7,5	ns	5,5 ± 0,76
	IV303	5,8 ± 2,19	13,8 ± 6,72	ns	2,4-17,6	ns	9,0 ± 3,14
ALTPLAN (cm)	HS201	160,0 ± 70,71	265,0 ± 77,78	ns	110,0-305,0	**	222,2 ± 48,11
	IV303	131,6 ± 62,78	224,8 ± 35,77	ns	95,1-297,4	***	193,2 ± 42,81
RAMIFPLAN (nº)	HS201	3,8 ± 0,24	3,3 ± 0,47	ns	2,2-5,0	ns	3,3 ± 0,46
	IV303	3,3 ± 1,06	4,5 ± na	na	2,0-5,0	ns	3,1 ± 0,66

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

No se tomaron datos de ALTPLAN ni RAMIFPLAN en los ambientes HS101 ni IV103

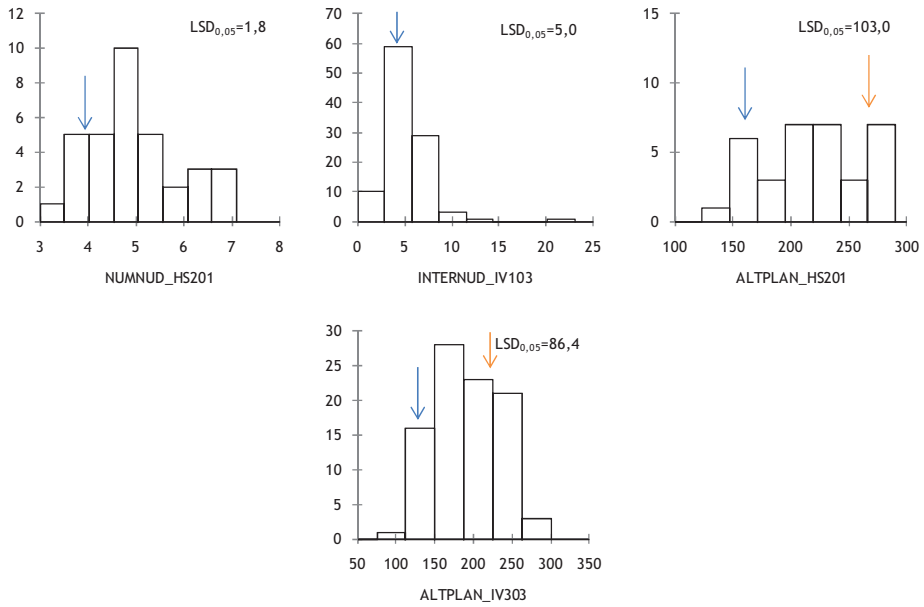

Figura 3.9. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de la arquitectura de la planta de la población Matterhorn/PHA-0399. Las flechas azul y roja indican el valor de los parentales Matterhorn y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

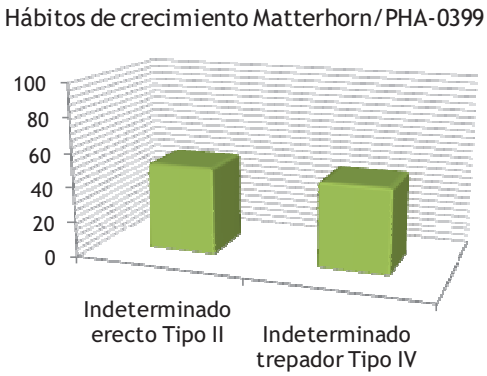

Figura 3.10. Frecuencias relativas (%) del hábito de crecimiento en la población Matterhorn/PHA-0399.

3.1.2.2.2. PHA-0419/Matterhorn

En el análisis de la varianza se determinó la existencia de diferencias significativas entre las líneas RIL (Tabla 3.8) en el número de nudos (IV103 y HS201) y longitud de internudo (ST102 e IV103).

Se observó una distribución de la población (Figura 3.11) intermedia con respecto al número de nudos y longitud de internudo (IV103), además de curtosis positiva en la longitud de internudo (ST102). Respecto al hábito de crecimiento (Figura 3.12) se observaron 102 individuos presentando hábito de tipo IV y 68 con hábito de tipo II. Con la prueba Chi-cuadrado (X^2=6,80) se verificó que la segregación del carácter está ligeramente distorsionada (α=0,01), con tendencia hacia PHA-0419, que indica que se han favorecido los alelos del parental recombinante durante el desarrollo de las generaciones, pero se mantiene la hipótesis de la herencia monogénica del carácter.

Tabla 3.8. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de arquitectura de la planta de los genotipos parentales (PHA-0419 y Matterhorn) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn.

Arquitectura	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NUMNUD (nº)	HS101	4,8 ± 2,47	4,8 ± 1,06	ns	2,5-6,0	ns	4,0 ± 0,64
	ST102	5,0 ± na	3,0 ± na	na	3,0-7,5	ns	4,5 ± 0,94
	IV103	5,3 ± 0,35	4,0 ± 0,00	ns	2,8-7,8	**	4,5 ± 0,91
	HS201	4,8 ± 0,71	3,4 ± 0,12	ns	3,0-6,5	*	4,4 ± 0,67
INTERNUD (cm)	HS101	4,5 ± 0,00	3,8 ± 2,83	ns	2,1-6,8	ns	3,6 ± 0,77
	ST102	3,8 ± na	4,5 ± na	na	1,5-17,8	***	4,0 ± 1,58
	IV103	13,8 ± 2,47	4,1 ± 1,94	ns	2,5-21,5	***	10,5 ± 4,42
	HS201	4,4 ± 0,85	7,5 ± 4,31	ns	2,2-7,6	ns	4,0 ± 0,90
ALTPLAN (cm)	HS201	149,2 ± 97,82	99,5 ± 1,18	ns	53,0-320,0	ns	189,2 ± 51,87
RAMIFPLAN (nº)	HS201	3,2 ± 0,24	2,8 ± 0,71	ns	2,0-4,8	ns	3,2 ± 0,52

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

No se tomaron datos de ALTPLAN ni RAMIFPLAN en los ambientes HS101, IV103 ni ST102

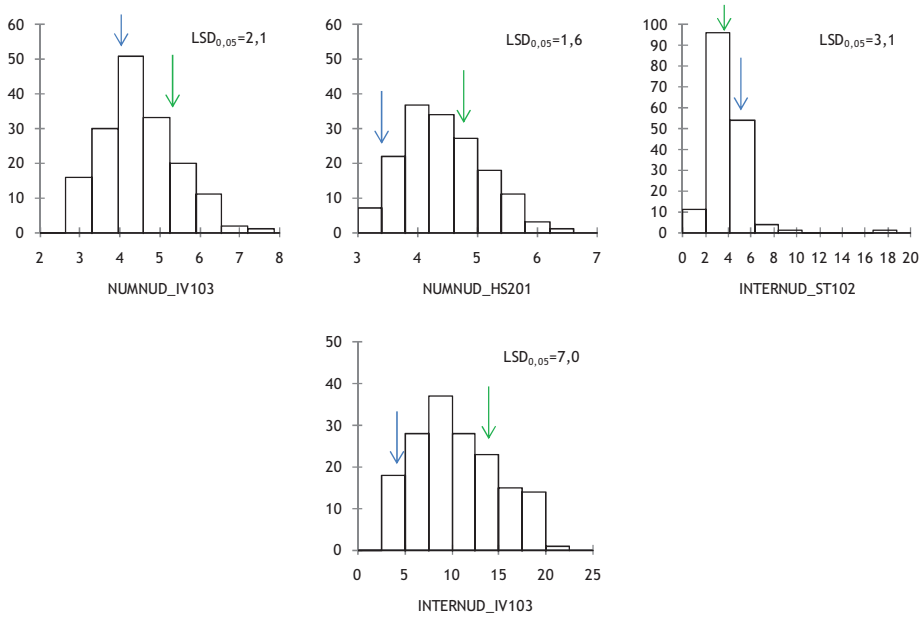

Figura 3.11. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de la arquitectura de la planta de la población PHA-0419/Matterhorn. Las flechas verde y azul indican el valor de los parentales PHA-0419 y Matterhorn, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

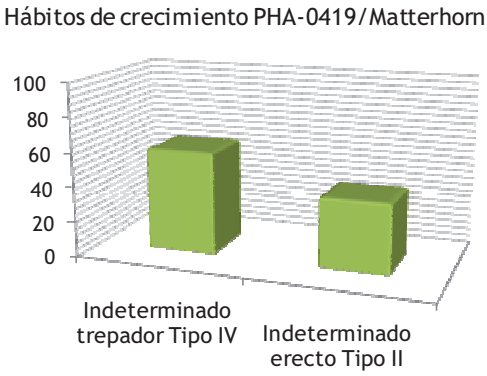

Figura 3.12. Frecuencias relativas (%) del hábito de crecimiento en la población PHA-0419/Matterhorn.

3.1.3. Caracteres indicativos de acervo genético

Las formas cultivadas de judía común presentan características diferentes según pertenezcan al acervo genético Mesoamericano o Andino. Singh *et al.* (1989, 1991a,b) caracterizaron los acervos genéticos en función de determinadas características como la forma del foliolo central del trifolio, de la bráctea o el tamaño de la semilla. A modo de ejemplo, los genotipos del acervo Andino poseen foliolos de forma hastada o romboédrica y brácteas lanceoladas o triangulares, y los genotipos del acervo Mesoamericano poseen foliolos de forma oval o cordada y brácteas ovaladas o cordadas (Singh, 1989; Singh *et al.*, 1991a; Urrea y Singh, 1991).

Se ha tratado de estudiar el fondo genético que domina en las poblaciones RIL teniendo en cuenta el acervo al que pertenecen los parentales, con el fin de detectar si ese fondo genético podría estar aportando otros caracteres además de los propios de acervo. Para analizar el acervo genético en las poblaciones RIL, se evaluaron los siguientes caracteres: longitud y anchura del foliolo, longitud y anchura de la bráctea y longitud del pico de la vaina, y los cualitativos de forma del foliolo y de la bráctea.

Se determinó la presencia de diferencias significativas entre las RIL de todas las poblaciones en la mayoría de los componentes del acervo genético evaluados en los diferentes ambientes. Las distribuciones se ajustaron a la normalidad y mostraron variación continua y herencia intermedia entre los valores de los parentales en la mayoría de caracteres. Estos resultados indican el carácter cuantitativo de los caracteres de longitud y anchura del foliolo y de la bráctea, y longitud del pico de la vaina. Los caracteres cualitativos de forma mostraron desviaciones en las proporciones esperadas. Respecto a la forma del foliolo, resultó ser un carácter polimórfico en las cuatro poblaciones y mostró mayor ajuste a la proporción 3:1 en las poblaciones Beluga/PHA-0399 y PHA-0419/Matterhorn, y ajuste a la proporción 1:1 en PHA-0419/Beluga y Matterhorn/PHA-0399, por lo que el modelo de herencia de este carácter no está claro. La forma de la bráctea solo resultó un carácter polimórfico

en las poblaciones PHA-0419/Beluga y PHA-0419/Matterhorn, y parece regulado por dos loci recesivos, dado el ajuste de la segregación del carácter a la proporción 3:1.

3.1.3.1. Poblaciones inter-acervos

Se observó que los genotipos PHA-0399 y PHA-0419 están realizando una aportación genética a las poblaciones inter-acervos. En la población Beluga/PHA-0399 se observa como PHA-0399 está aportando su carácter Mesoamericano a la población, y su fenotipo está dominando al del parental Andino. En la población PHA-0419/Beluga, los individuos muestran un carácter típicamente Mesoamericano en la forma del foliolo, aportado por el genotipo recombinante PHA-0419, mientras que en la forma de la bráctea, predomina el tipo Andino, con brácteas más largas y más estrechas.

3.1.3.1.1. Beluga/PHA-0399

Los análisis de varianza entre las líneas RIL (Tabla 3.9) revelaron la existencia de diferencias significativas en la longitud del foliolo (HS101, IP204 e IP304), anchura del foliolo (IP204 e IP304), longitud y anchura de la bráctea floral y longitud del pico de la vaina (excepto HS101).

En los histogramas de frecuencias (Figura 3.13) se observa que la población se distribuye con valores intermedios entre los parentales para la longitud del foliolo (HS101, IP204 e IP304), anchura del foliolo (IP204 e IP304), longitud y anchura de la bráctea y longitud del pico de la vaina (IV103, HS201, IP204 e IP304). Además, se observaron expresiones fenotípicas transgresivas hacia picos más cortos, especialmente en los ambientes HS201 e IP204. Un 92 % de las líneas (Figura 3.14) que componen esta población presentaron foliolos con la forma típica del acervo Mesoamericano, al igual que el parental PHA-0399. Esta distorsión del ajuste a la proporción 1:1 esperada de la forma del foliolo se comprobó mediante la prueba Chi-cuadrado (X^2=41,67), que reveló una severa distorsión en la segregación (α<0,001)

hacia el parental recombinante. Al comprobar el ajuste a la proporción 3:1, se observó un mejor ajuste, aunque también distorsionado (X^2=8,89).

Tabla 3.9. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres indicativos de acervo genético de los genotipos parentales (Beluga y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399.

Acervo genético	Ambientes	Parentales			RIL		
		Beluga	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
LONFOL(cm)	HS101	9,0 ± 0,00	9,0 ± 1,41	ns	8,0-12,0	*	9,3 ± 0,77
	IV103	11,7 ± 1,06	13,5 ± 0,71	ns	6,5-16,2	ns	11,4 ± 1,58
	HS201	15,7 ± 1,30	14,4 ± 1,77	ns	11,1-24,4	ns	14,7 ± 1,48
	IP204	15,7 ± 1,27	14,7 ± 1,46	ns	10,4-21,1	**	14,7 ± 1,44
	IP304	13,6 ± 1,45	14,8 ± 0,60	ns	8,6-17,2	**	14,0 ± 1,44
ANFOL(cm)	HS101	6,0 ± 0,00	7,0 ± 1,41	ns	5,0-9,0	ns	6,7 ± 0,87
	IV103	7,7 ± 0,35	9,7 ± 0,35	ns	4,5-12,5	ns	7,9 ± 1,15
	HS201	11,2 ± 2,31	11,2 ± 2,10	ns	8,7-17,3	ns	11,2 ± 1,22
	IP204	11,6 ± 1,65	11,3 ± 2,10	ns	8,4-17,4	***	11,3 ± 1,53
	IP304	11,4 ± 1,48	11,9 ± 1,03	ns	6,0-15,2	***	11,4 ± 1,43
LONBRAC(mm)	HS101	6,0 ± 0,57	5,9 ± 0,01	ns	4,0-9,0	ns	5,2 ± 0,74
	IV103	6,1 ± 0,06	6,1 ± 0,74	ns	3,8-10,0	***	6,1 ± 1,49
	HS201	6,9 ± 0,28	5,5 ± 0,80	ns	4,4-11,4	***	7,1 ± 1,37
	IP204	4,9 ± 1,35	4,1 ± 0,77	ns	3,0-9,5	**	5,0 ± 0,79
	IP304	7,3 ± 0,51	5,2 ± 0,01	ns	3,8-9,2	***	5,8 ± 0,92
ANBRAC(mm)	HS101	4,1 ± 0,17	4,0 ± 0,01	ns	2,1-7,6	ns	3,7 ± 0,77
	IV103	3,8 ± 0,57	3,7 ± 0,13	ns	2,6-8,9	**	4,7 ± 1,35
	HS201	5,6 ± 0,22	3,9 ± 0,86	ns	2,8-8,1	***	5,2 ± 1,20
	IP204	3,0 ± 0,66	3,2 ± 0,32	ns	2,5-6,7	**	3,8 ± 0,59
	IP304	5,8 ± 0,08	3,8 ± 0,23	ns	2,6-7,8	***	4,4 ± 1,03
LONPIC(mm)	HS101	20,4 ± 0,42	17,1 ± 2,61	ns	8,9-20,3	ns	16,2 ± 2,38
	IV103	16,3 ± 2,27	17,8 ± 0,89	ns	10,8-28,3	***	17,0 ± 3,90
	HS201	18,9 ± na	16,3 ± na	na	10,0-20,7	***	13,7 ± 2,57
	IP204	17,6 ± 0,32	15,1 ± 0,10	*	11,8-21,2	***	15,3 ± 2,09
	IP304	17,6 ± 0,82	14,7 ± 2,26	ns	10,5-20,8	***	15,9 ± 2,48

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

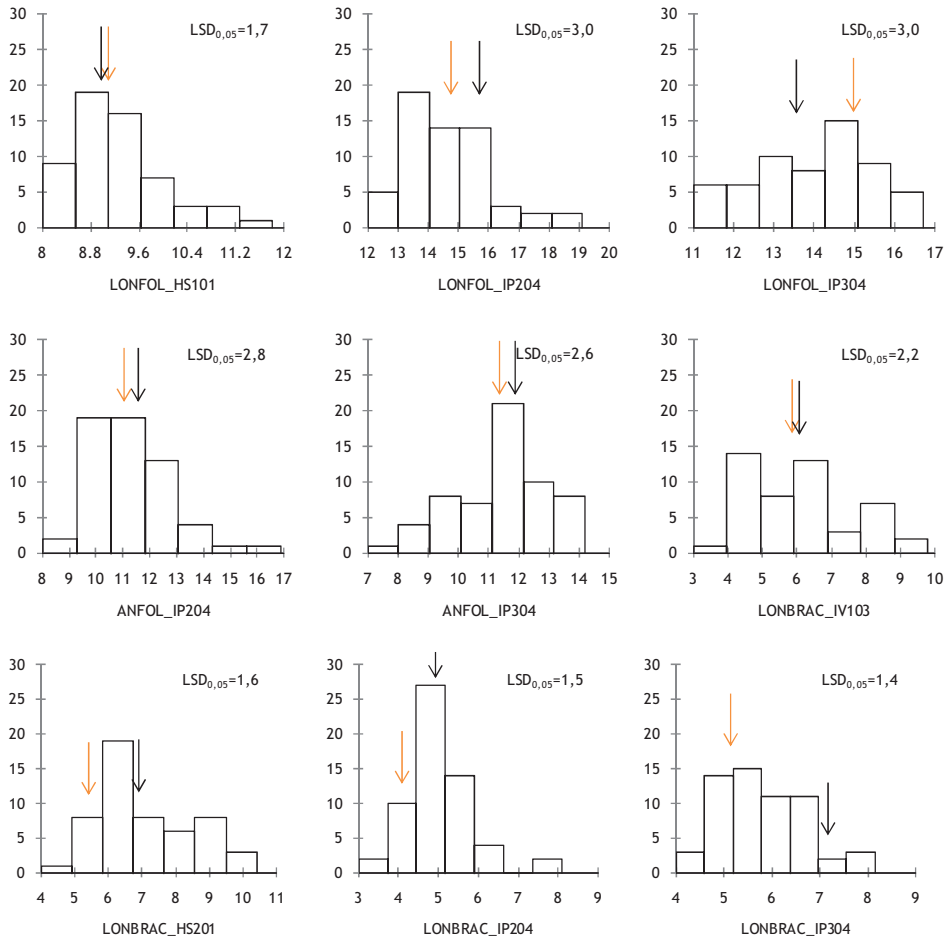

Figura 3.13. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de acervo genético de la población Beluga/PHA-0399. Las flechas negra y roja indican el valor de los parentales Beluga y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

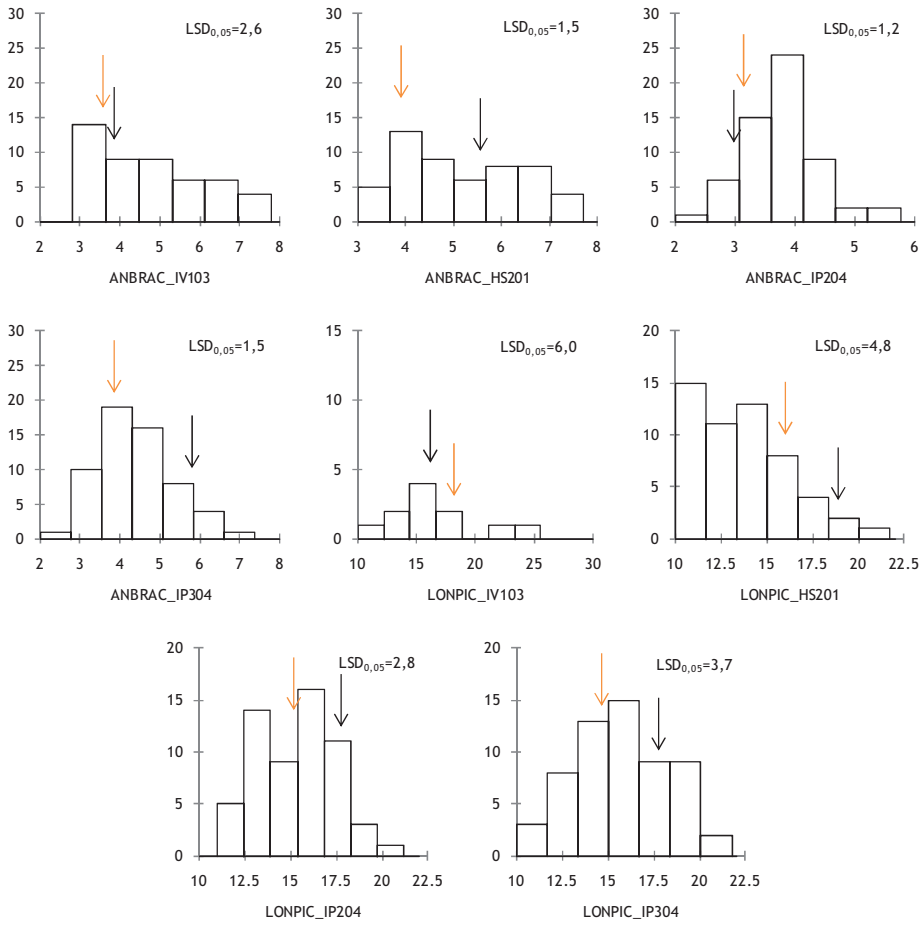

Figura 3.13. Continuación.

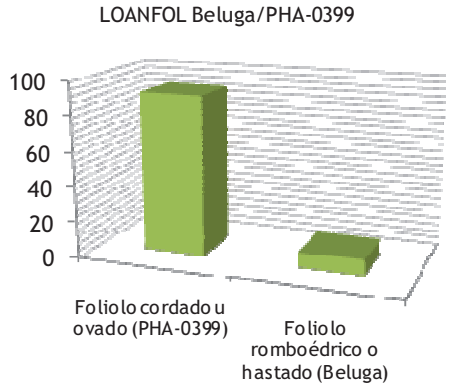

Figura 3.14. Frecuencias relativas (%) de la forma del foliolo central y de la bráctea en la población Beluga/PHA-0399.

3.1.3.1.2. PHA-0419/Beluga

En el análisis de la varianza se detectaron diferencias significativas entre las líneas RIL (Tabla 3.10) en los caracteres de longitud y anchura del foliolo (IV203), longitud y anchura de la bráctea (IV203 e IV303), y longitud del pico de la vaina (ST102, IV203 e IV303).

Los histogramas (Figura 3.15) de longitud y anchura del foliolo (IV203) y longitud y anchura de la bráctea (IV203 e IV303) muestran a la población distribuyéndose con valores intermedios a los parentales, y se detectaron evidencias de curtosis en el caso de la longitud del foliolo. En la longitud del pico de la vaina se observó una distribución asimétrica negativa (ST102, IV203 e IV303). Respecto a la forma del foliolo (Figura 3.16), un 61 % de las líneas que componen esta población presentaron foliolos con forma cordada u ovada, típica del acervo Mesoamericano, y un 68 % mostraron la forma de la bráctea típicamente Andina. La forma del foliolo se ajustó más a la proporción 1:1 (X^2= 9,39, α<0,01) que a la 3:1 (X^2= 17,52, α<0,001), aunque mostró distorsión hacia el parental recombinante. Por otro lado, la forma de la

bráctea se ajustó más a la proporción 3:1 (X^2= 5,23, α=0,05) que a la 1:1 (X^2=22,17, α<0,001), también con distorsión hacia el parental PHA-0419.

Tabla 3.10. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres indicativos de acervo genético de los genotipos parentales (PHA-0419 y Beluga) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga.

Acervo genético	Ambientes	Parentales			RILs		
		PHA-0419	Beluga	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
LONFOL (cm)	HS101	6,8 ± 0,35	8,5 ± 2,12	ns	8,0-11,0	ns	9,0 ± 0,87
	ST102	9,0 ± na	9,3 ± 0,35	na	5,8-10,8	ns	9,0 ± 0,67
	IV203	13,1 ± 0,73	10,1 ± 1,93	ns	7,6-10,3	***	9,1 ± 2,07
	IV303	7,1 ± 1,59	10,3 ± 1,41	*	8,0-13,8	ns	10,8 ± 1,22
ANFOL (cm)	HS101	5,5 ± 0,42	6,5 ± 1,41	ns	1,1-1,7	ns	6,6 ± 0,76
	ST102	7,5 ± na	6,8 ± 1,06	na	4,9-8,5	ns	6,3 ± 0,77
	IV203	10,6 ± 1,01	6,6 ± 0,71	*	5,7-7,3	***	6,5 ± 1,71
	IV303	5,5 ± 0,00	6,9 ± 0,53	ns	5,5-9,8	ns	7,4 ± 1,08
LONBRAC (mm)	HS101	4,6 ± 0,32	4,2 ± 0,04	ns	4,0-7,6	ns	5,5 ± 0,76
	ST102	5,2 ± na	5,8 ± 0,19	na	3,2-9,9	ns	5,1 ± 0,83
	IV203	4,6 ± 0,43	5,1 ± 0,17	ns	4,4-6,9	***	5,5 ± 0,97
	IV303	6,2 ± 0,49	6,6 ± 0,27	ns	3,9-9,0	***	5,9 ± 0,96
ANBRAC (mm)	HS101	3,3 ± 0,94	3,1 ± 0,13	ns	2,5-5,2	ns	3,7 ± 0,68
	ST102	5,0 ± na	3,9 ± 0,18	na	1,7-5,2	ns	3,5 ± 0,68
	IV203	3,8 ± 0,39	3,5 ± 0,26	ns	2,5-5,1	***	3,8 ± 0,84
	IV303	4,1 ± 0,67	4,2 ± 0,08	ns	2,7-7,2	***	4,2 ± 0,77
LONPIC (mm)	HS101	13,9 ± 6,01	11,7 ± 0,91	ns	9,0-22,5	ns	14,3 ± 2,63
	ST102	-	18,7 ± na	na	4,6-24,8	*	15,5 ± 3,61
	IV203	21,4 ± 4,86	16,7 ± 0,07	ns	11,4-37,1	***	20,2 ± 4,84
	IV303	22,9 ± na	17,5 ± 2,66	na	10,4-34,5	***	18,8 ± 4,49

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

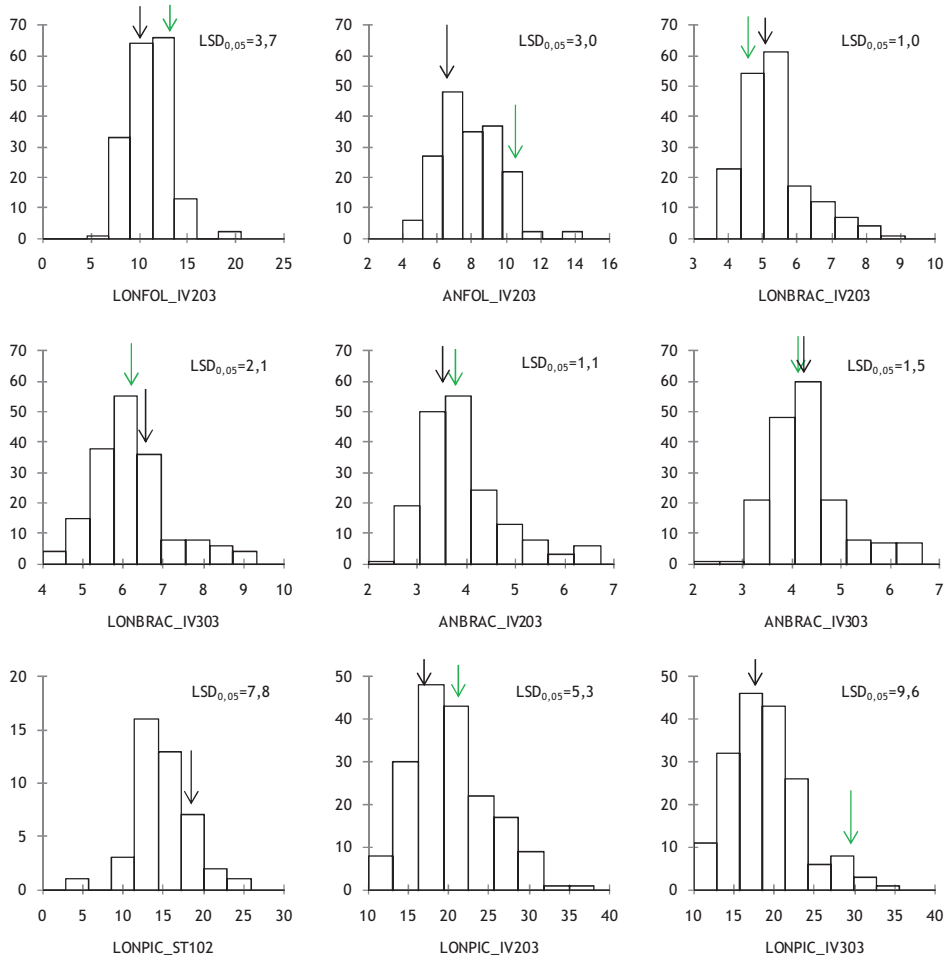

Figura 3.15. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de acervo genético de la población PHA-0419/Beluga. Las flechas verde y negra indican el valor de los parentales PHA-0419 y Beluga, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

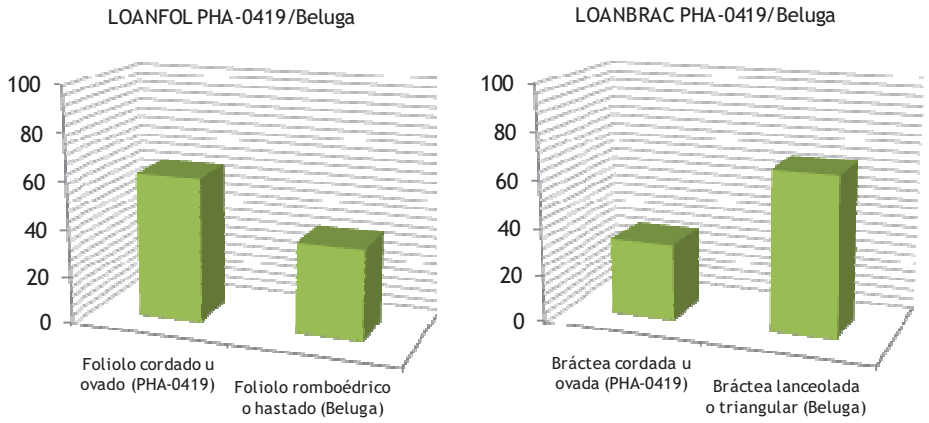

Figura 3.16. Frecuencias relativas (%) de la forma del foliolo central y de la bráctea en la población PHA-0419/Beluga.

3.1.3.2. Poblaciones intra-acervos

Las dos poblaciones exhibieron mayoritariamente caracteres típicos del acervo Mesoamericano.

3.1.3.2.1. Matterhorn/PHA-0399

Las líneas RIL mostraron diferencias significativas (Tabla 3.11) en la longitud y anchura del foliolo (IV103), longitud y anchura de la bráctea, y la longitud del pico de la vaina (HS101, IV103, HS201 e IV303).

Las distribuciones de la población en longitud y anchura del foliolo (IV103) y longitud del pico de la vaina (HS101, IV103, HS201 e IV303) mostraron curtosis positiva (Figura 3.17). Además, se observaron distribuciones con valores intermedios entre los parentales y expresiones fenotípicas transgresivas tanto positivas como negativas en los caracteres de longitud y anchura de la bráctea (HS101, IV103, HS201 e IV303).

El parental Matterhorn muestra un fenotipo Andino y el parental PHA-0399 muestra fenotipo Mesoamericano en la forma del foliolo y Andino en la forma de la bráctea,

poniendo de manifiesto su carácter recombinante. Respecto al foliolo (Figura 3.18), el 63 % de las líneas que componen esta población presentaron foliolos con la forma de PHA-0399. La segregación del carácter en la población e ajustó a la proporción 1:1 (X^2=7,63, α=0,01), con una distorsión hacia el parental recombinante.

Tabla 3.11. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres indicativos de acervo genético de los genotipos parentales (Matterhorn y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399.

Acervo genético	Ambientes	Parentales			RIL		
		Matterhorn	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ±SD
LONFOL(cm)	HS101	9,0 ± na	9,0 ± na	na	8,0-11,0	ns	9,2 ± 0,62
	IV103	8,2 ± 0,28	-	na	5,0-14,0	*	8,7 ± 1,17
	HS201	9,9 ± 0,51	9,0 ± 1,41	ns	8,3-11,1	ns	9,5 ± 0,50
	IV303	10,9 ± 0,18	12,0 ± 0,71	ns	8,1-12,4	ns	10,2 ± 1,02
ANFOL(cm)	HS101	6,0 ± na	6,0 ± na	na	5,8-8,5	ns	6,7 ± 0,58
	IV103	5,5 ± 0,07	-	na	3,1-9,5	*	5,7 ± 0,91
	HS201	6,2 ± 0,01	6,8 ± 0,35	ns	6,0-8,2	ns	7,0 ± 0,41
	IV303	7,8 ± 1,06	8,3 ± 1,06	ns	5,1-10,0	ns	7,8 ± 0,90
LONBRAC(mm)	HS101	6,3 ± na	5,1 ± na	na	3,5-8,4	***	5,9 ± 0,97
	IV103	8,6 ± 0,39	-	na	4,3-10,1	***	6,8 ± 1,30
	HS201	8,5 ± na	-	na	5,3-9,9	**	7,3 ± 1,12
	IV303	7,2 ± 1,03	6,1 ± 0,66	ns	4,6-10,0	***	6,6 ± 1,03
ANBRAC(mm)	HS101	4,5 ± na	4,1 ± na	na	2,1-7,0	***	4,0 ± 0,81
	IV103	5,2 ± 0,88	-	na	2,8-8,8	***	5,0 ± 1,33
	HS201	5,0 ± na	-	na	3,3-7,6	**	5,1 ± 1,14
	IV303	5,4 ± 0,39	4,3 ± 0,19	ns	3,0-8,0	***	4,7 ± 0,96
LONPIC(mm)	HS101	14,8 ± na	10,7 ± 2,05	na	5,6-20,0	*	11,2 ± 1,89
	IV103	10,2 ± 0,13	-	na	8,1-19,1	***	13,4 ± 1,94
	HS201	10,5 ± 1,07	11,7 ± 2,03	ns	8,5-19,6	***	11,5 ± 1,52
	IV303	9,5 ± na	16,9 ± 2,26	na	6,2-21,4	*	12,6 ± 2,38

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

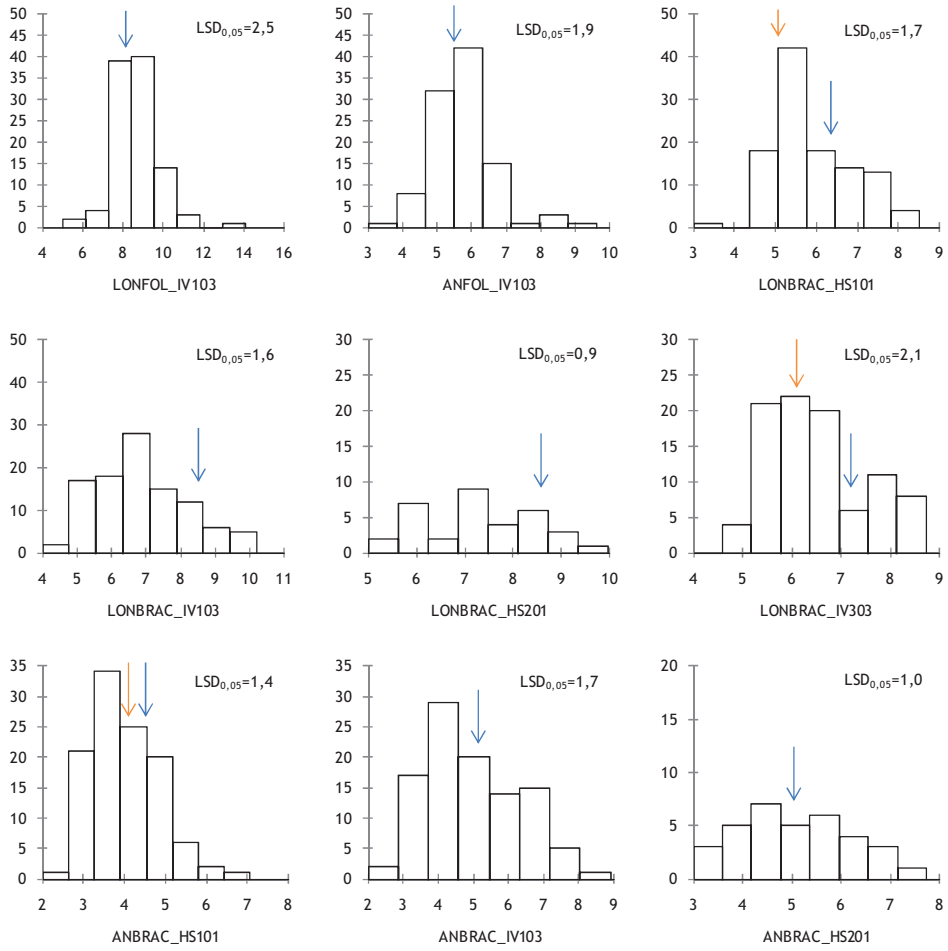

Figura 3.17. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de acervo genético de la población Matterhorn/PHA-0399. Las flechas azul y roja indican el valor de los parentales Matterhorn y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

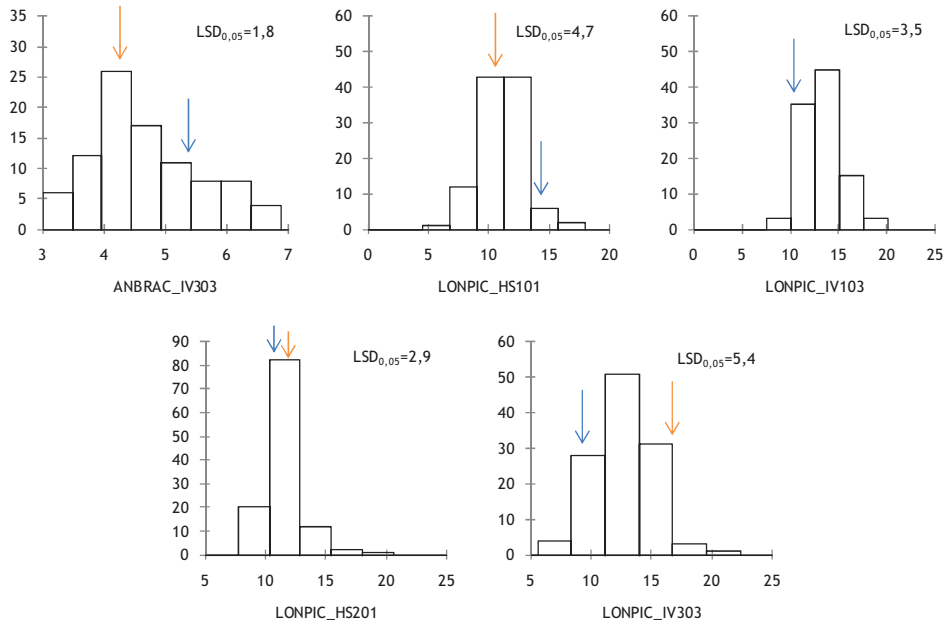

Figura 3.17. Continuación.

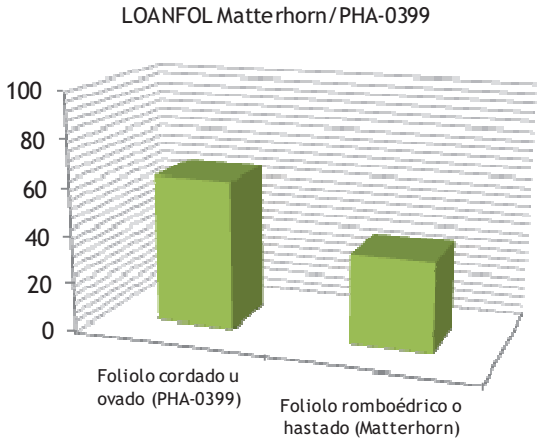

Figura 3.18. Frecuencias relativas (%) de la forma del foliolo central en la población Matterhorn/PHA-0399.

3.1.3.2.2. PHA-0419/Matterhorn

En el análisis de la varianza se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre las líneas RIL (Tabla 3.12) en los caracteres de longitud y anchura del foliolo (IV103), longitud de la bráctea (ST102 e IV103), anchura de la bráctea (IV103) y longitud del pico de la vaina (HS101, IV103 y HS201).

En cuanto a las distribuciones de la población (Figura 3.19) se observó la presencia de expresiones fenotípicas transgresivas negativas en las dimensiones del foliolo (IV103), y una distribución intermedia con tendencia hacia el parental PHA-0419 en la longitud y anchura de la bráctea (ST102 e IV103) y menos acentuada en la longitud del pico de la vaina (HS101, IV103 y HS201). Un 67 y 77 % de los individuos que componen la población RIL mostraron, respectivamente, foliolos romboédricos y brácteas lanceoladas (Figura 3.20). En la forma del foliolo, el ajuste a la proporción 1:1 evidenció una distorsión en la segregación (X^2= 18,45, α<0,001) hacia el parental Matterhorn, al igual que en la forma de la bráctea (X^2=47,65, α<0,001). Estos caracteres se ajustaron mejor a la proporción 3:1, evidenciando la posible existencia de dos loci recesivos que controlan los caracteres en la población (X^2=6,60, α=0,01; X^2=0,20, ns, foliolo y bráctea respectivamente).

Tabla 3.12. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres indicativos de acervo genético de los genotipos parentales (PHA-0419 y Matterhorn) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn.

Acervo genético	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
LONFOL(cm)	HS101	8,8 ± 0,35	9,3 ± 0,35	***	8,0-11,0	ns	9,0 ± 0,53
	ST102	9,0 ± na	9,0 ± na	na	5,8-10,8	ns	9,0 ± 0,65
	IV103	11,0 ±0,71	12,8 ± 1,06	ns	8,0-13,8	*	10,8 ± 1,05
	HS201	9,0 ± 0,00	9,0 ± 0,71	ns	7,6-10,3	ns	9,1 ± 0,39
ANFOL(cm)	HS101	6,5 ± 0,71	6,8 ± 0,35	ns	5,5-9,0	ns	6,6 ± 0,55
	ST102	6,0 ± na	6,0 ± na	na	4,9-8,5	ns	6,3 ± 0,59
	IV103	7,8 ± 0,35	8,0 ± 0,00	ns	5,5-9,8	*	7,4 ± 0,79
	HS201	6,1 ± 0,18	6,5 ± 0,71	ns	5,7-7,3	ns	6,5 ± 0,31
LONBRAC(mm)	HS101	5,0 ± 0,24	5,5 ± 0,69	ns	4,0-7,6	ns	5,5 ± 0,65

Acervo genético	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
	ST102	4,6 ± na	7,1 ± na	na	3,2-9,9	***	5,1 ± 0,95
	IV103	5,9 ± 0,10	6,1 ± 0,93	ns	3,9-9,0	***	5,9 ± 0,96
	HS201	5,2 ± 1,42	5,3 ± 1,15	ns	4,4-6,9	ns	5,5 ± 0,50
ANBRAC(mm)	HS101	3,9 ± 0,49	3,6 ± 0,41	ns	2,5-5,2	ns	3,7 ± 0,55
	ST102	3,4 ± na	2,5 ± na	na	1,7-5,2	ns	3,5 ± 0,68
	IV103	4,3 ± 0,42	4,8 ± 0,94	ns	2,7-7,2	***	4,2 ± 0,86
	HS201	3,5 ± 0,58	3,6 ± 0,41	ns	2,5-5,1	ns	3,8 ± 0,45
LONPIC(mm)	HS101	23,8 ± 6,87	7,5 ± 4,14	ns	7,8-25,6	**	15,2 ± 3,29
	ST102	17,2 ± na	-	na	10,1-23,8	ns	17,9 ± 2,81
	IV103	23,1 ± 0,57	12,8 ± 0,81	*	8,8-29,5	***	17,3 ± 4,57
	HS201	18,7 ± 1,59	12,5 ± 0,44	ns	6,7-23,2	***	15,1 ± 3,35

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

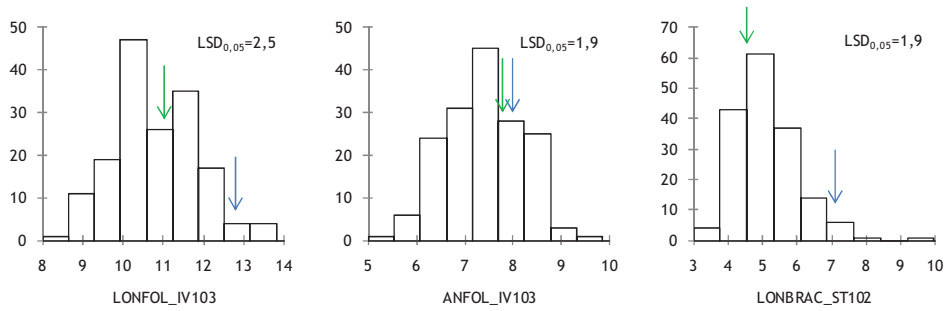

Figura 3.19. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de acervo genético de la población PHA-0419/Matterhorn. Las flechas verde y azul indican el valor de los parentales PHA-0419 y Matterhorn, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

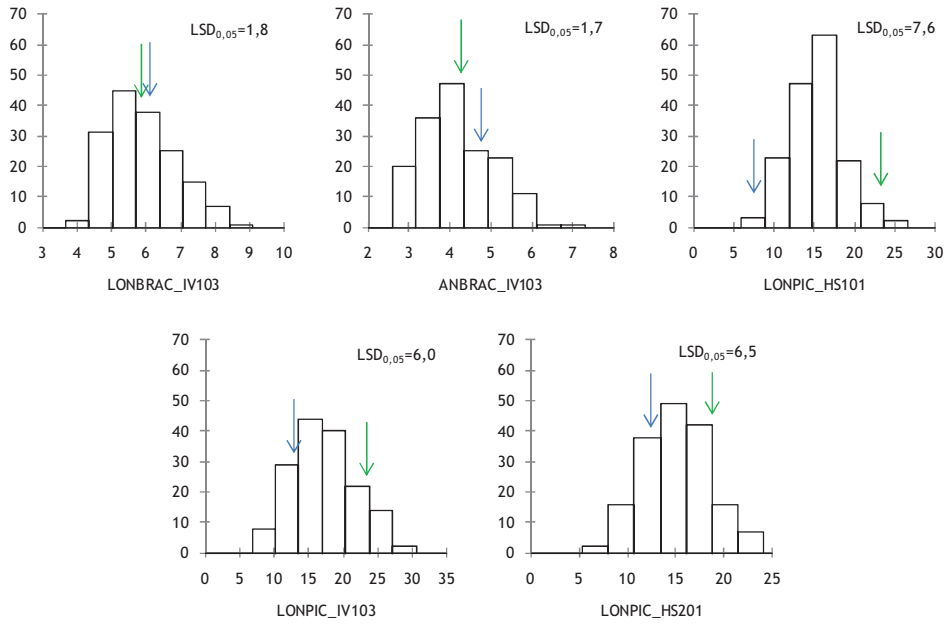

Figura 3.19. Continuación.

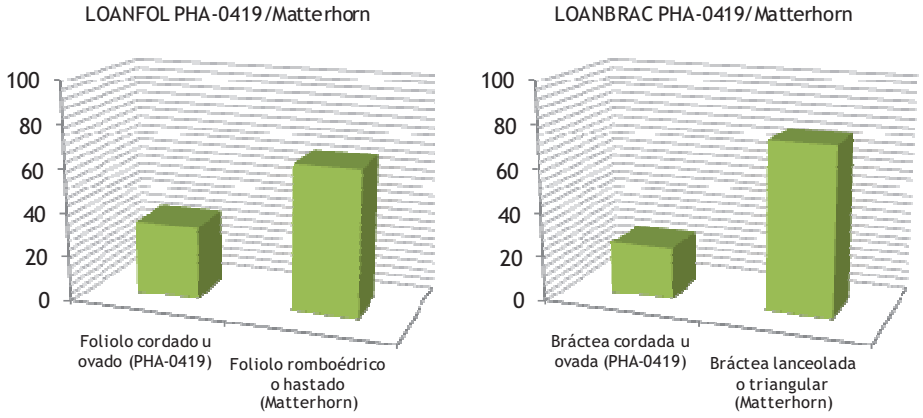

Figura 3.20. Frecuencias relativas (%) de la forma del foliolo central y de la bráctea en la población PHA-0419/Matterhorn.

3.1.4. Caracteres de tamaño de vaina y grano

Los caracteres indicativos del tamaño de la semilla y vaina son de gran importancia en la mejora de judía común ya que determinan la aceptación de una variedad por el consumidor, y son, además, componentes primarios del rendimiento. Para la evaluación del tamaño de vaina y grano de las poblaciones RIL se midieron diferentes caracteres cuantitativos como la longitud, anchura y grosor de la vaina, longitud, anchura y grosor de la semilla y masa de 100 semillas. El carácter cualitativo de la forma del grano se determinó mediante el cálculo de los coeficientes J (Longitud/Anchura) y H (Grosor/ Anchura), basados en los índices propuestos por Puerta-Romero (1961) y se analizó el polimorfismo presente en las poblaciones en función del fenotipo presentado por los parentales. Los genotipos Beluga, PHA-0399 y PHA-0419 presentan semillas de forma arriñonada, frente a Matterhorn que presenta semillas elípticas. En cuanto al grosor, las formas recombinantes y Matterhorn, son aplanadas, mientras que Beluga es llena.

El genotipo recombinante PHA-0399 presenta un tamaño de grano extra grande, (>40g/ 100 semillas), típico del acervo Andino (Singh *et al.*, 1991a), con una media de 83,8 g, por lo que para este carácter presenta un fenotipo Andino extremo. El parental recombinante PHA-0399 influyó positivamente en las poblaciones, que tienen granos más grandes que el otro parental. Esto no sucede con PHA-0419 para el tamaño, pero si ocurre para la forma del grano.

En las cuatro poblaciones se determinó la presencia de diferencias significativas entre las líneas RIL en todos los caracteres de tamaño y en prácticamente todos los ambientes evaluados. Las distribuciones de las poblaciones mostraron ajuste a la normalidad, poniendo de manifiesto la herencia cuantitativa de estos caracteres. En cuanto a los caracteres cualitativos, la forma de la semilla se analizó en las poblaciones intra-acervos, ya que para las inter-acervos no existe variación entre los parentales. El grado de llenado de la semilla se analizó solamente en las poblaciones inter-acervos por ser monomórfico para las poblaciones intra-acervos. Se realizó el

ajuste de las segregaciones de dichos caracteres a las proporciones 1:1 y 3:1, para determinar el tipo de herencia de la forma del grano, y se observó ajuste a la proporción 3:1 en todos los casos, lo que sugiere la existencia de dos loci controlando la forma del grano.

3.1.4.1. Poblaciones inter-acervos

En las dos poblaciones, los genotipos intermedios están aportando su carácter Andino extremo de tamaño a las líneas RILs, que muestran, por otro lado, mayoritariamente granos aplanados, igual que los genotipos PHA-0399 y PHA-0419.

3.1.4.1.1. Beluga/PHA-0399

En el análisis de la varianza se determinó la presencia de diferencias significativas entre parentales para anchura de la vaina (IV103 e IP304), longitud de la semilla (IV103 e IP204), anchura de la semilla (IV103, IP204 e IP304), grosor de la semilla (IP204) y masa de 100 semillas (IP304) (Tabla 3.13), y entre las líneas RIL para longitud de la vaina (HS201, IP204 e IP304), anchura de la vaina (IV103, IP204, Ip304), grosor de la vaina (todos los ambientes excepto HS101), y longitud, anchura y grosor de la semilla y masa de 100 semillas.

En las distribuciones de las poblaciones (Figura 3.21) se observó una tendencia hacia el parental Beluga en longitud de la vaina (HS201, IP204 e IP304), y hacia el parental recombinante en anchura de la vaina (IV103, IP204 e IP304). Se encontró una segregación transgresiva en grosor de la vaina hacia valores más altos en algunos ambientes (IV103 y HS201), mientras que en otros ambientes (IP204 e IP304) mostró valores intermedios, al igual que en masa de 100 semillas, longitud, anchura y grosor de la semilla. El fenotipo de PHA-0399 predomina en la población RIL, con un 87 % de las líneas mostrando semillas aplanadas (Figura 3.22). Al analizar el ajuste a la proporción 3:1, se observó que la distribución se adapta mejor a ella (X^2=4,36, α<0,05) que a la proporción 1:1 (X^2=32,27, α<0,001).

Tabla 3.13. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de tamaño de vaina y grano de los genotipos parentales (Beluga y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399.

Tamaño y forma	Ambientes	Parentales			RIL		
vaina y grano		Beluga	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
LONVAIN(cm)	HS101	11,1 ± 1,59	13,0 ± 0,07	ns	10,3-14,8	ns	12,4 ± 1,13
	IV103	12,6 ± 0,21	15,0 ± 1,41	ns	11,3-17,3	ns	13,9 ± 1,34
	HS201	12,4 ± na	11,1 ± na	na	7,2-14,7	**	11,6 ± 1,59
	IP204	11,0 ± 0,48	9,5 ± 1,80	ns	8,2-14,0	***	11,1 ± 1,35
	IP304	13,4 ± 0,60	10,4 ± 1,17	ns	8,7-13,5	*	11,3 ± 1,16
ANVAI(mm)	HS101	11,7 ± 1,15	13,4 ± 0,53	ns	10,0-14,0	ns	12,3 ± 0,96
	IV103	12,4 ± 0,00	15,2 ± 0,08	*	9,5-16,6	**	13,2 ± 1,66
	HS201	10,6 ± na	11,1 ± na	na	8,4-14,5	ns	11,6 ± 1,31
	IP204	9,2 ± 0,45	13,2 ± 1,04	ns	9,1-17,0	***	12,4 ± 1,52
	IP304	11,4 ± 0,25	15,3 ± 0,33	**	11,1-18,3	***	13,7 ± 1,41
GRVAI(mm)	HS101	5,8 ± 1,06	5,4 ± 0,16	ns	4,2-6,9	ns	5,5 ± 0,52
	IV103	5,5 ± 0,56	5,0 ± 0,14	ns	4,4-9,4	*	5,6 ± 0,47
	HS201	7,2 ± na	5,5 ± na	na	3,6-7,5	*	6,0 ± 0,73
	IP204	6,9 ± 0,71	6,5 ± 0,29	ns	4,8-9,2	***	6,8 ± 0,91
	IP304	7,8 ± 0,59	5,9 ± 0,57	ns	4,9-8,7	**	6,7 ± 0,86
LOSE(mm)	HS101	-	18,7 ± 1,41	na	12,4-18,9	***	15,9 ± 1,60
	IV103	16,1 ± 0,88	19,4 ± 0,78	*	12,8-19,0	**	16,2 ± 1,56
	HS201	17,9 ± na	18,1 ± na	na	13,7-20,4	***	16,8 ± 1,63
	IP204	16,2 ± 0,60	20,1 ± 0,37	*	14,6-21,1	***	17,7 ± 1,51
	IP304	16,1 ± 0,03	20,2 ± 0,80	ns	15,0-20,6	***	17,7 ± 1,55
ANSE(mm)	HS101	-	10,2 ± 1,04	na	6,7-10,9	***	8,5 ± 0,85
	IV103	8,4 ± 0,37	10,8 ± 0,51	*	7,6-10,6	***	9,0 ± 0,77
	HS201	8,8 ± na	10,2 ± na	na	7,1-10,6	***	8,8 ± 0,66
	IP204	7,9 ± 0,20	11,3 ± 0,09	*	8,1-11,4	***	9,6 ± 0,72
	IP304	8,3 ± 0,67	11,5 ± 0,62	**	8,0-11,6	***	9,8 ± 0,83
GRSE(mm)	HS101	-	6,4 ± 0,03	na	4,7-7,2	*	5,9 ± 0,47
	IV103	6,2 ± 0,50	6,8 ± 0,33	ns	3,9-7,3	*	5,9 ± 0,71
	HS201	6,8 ± na	5,6 ± na	na	5,0-7,2	***	6,1 ± 0,47
	IP204	6,7 ± 0,05	7,2 ± 0,08	*	5,6-7,7	***	6,6 ± 0,41
	IP304	7,0 ± 0,93	7,2 ± 0,36	ns	5,6-7,9	***	6,6 ± 0,46
MASA100(g)	HS101	-	58,5 ± 24,75	na	33,5-90,0	**	53,3 ± 11,74
	IV103	62,0 ± 12,73	85,0 ± 1,41	ns	33,0-86,0	**	57,7 ± 14,58
	HS201	73,0 ± na	73,0 ± na	na	38,5-91,5	***	60,1 ± 10,40
	IP204	65,0 ± 0,00	94,5 ± 3,54	ns	47,5-92,0	***	71,7 ± 10,33
	IP304	69,0 ± 14,14	108,0 ± 15,56	*	46,5-109,0	***	79,2 ± 13,05

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD) ; na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

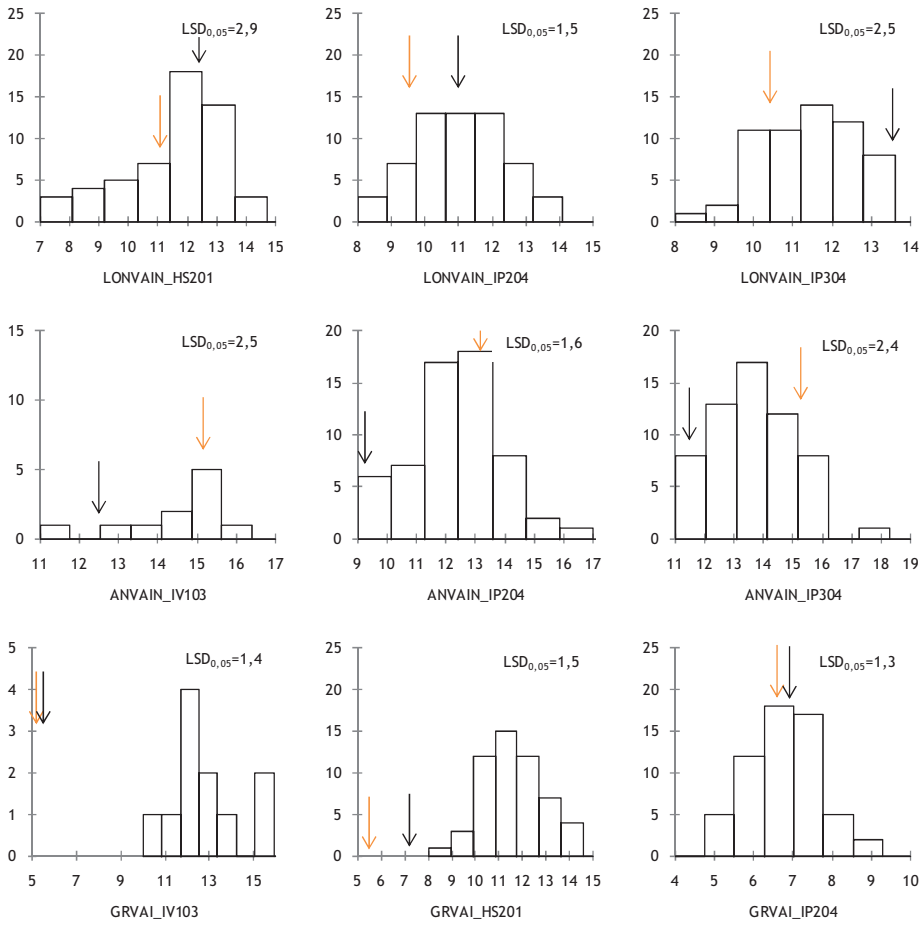

Figura 3.21. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de tamaño de vaina y grano de la población Beluga/PHA-0399. Las flechas negra y roja indican el valor de los parentales Beluga y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

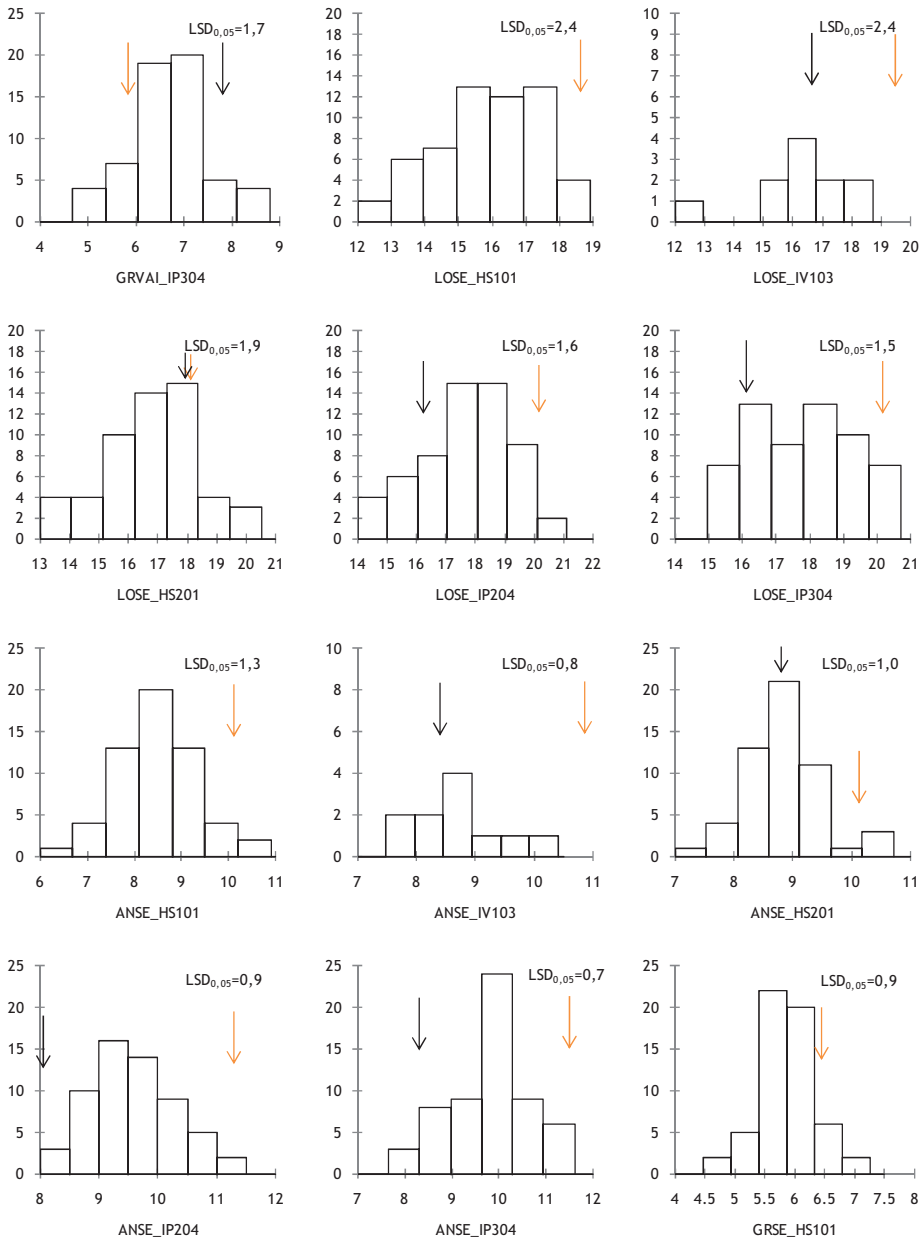

Figura 3.21. Continuación.

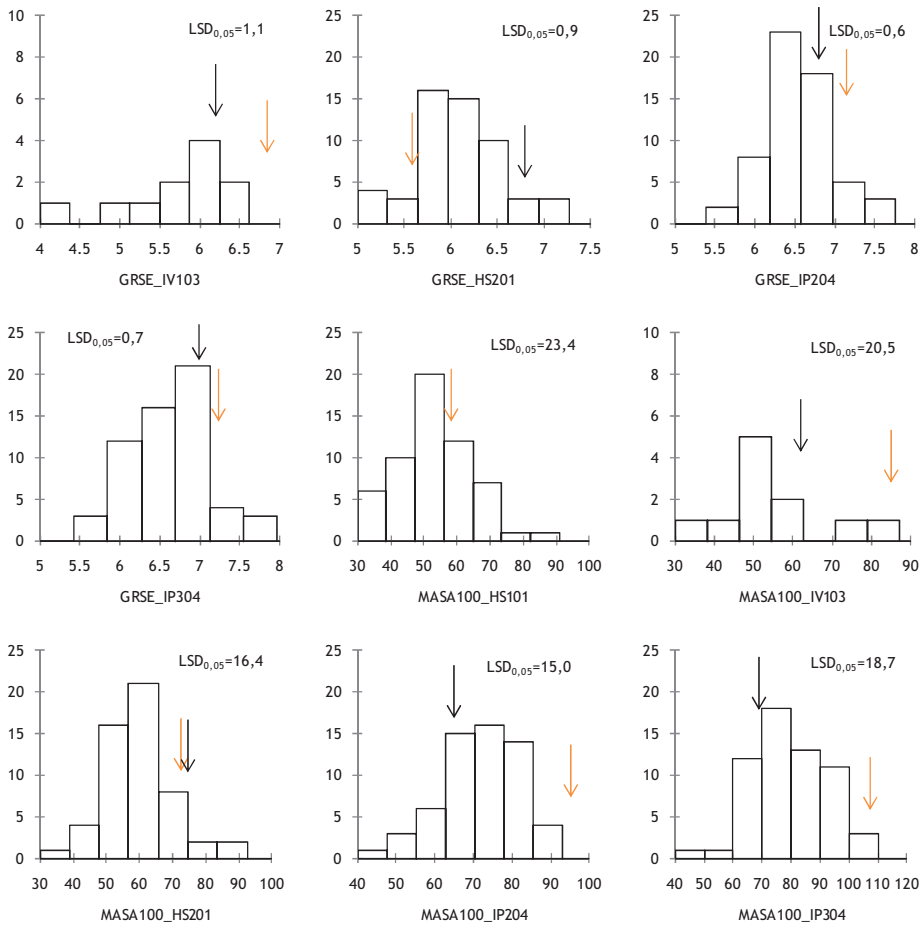

Figura 3.21. Continuación.

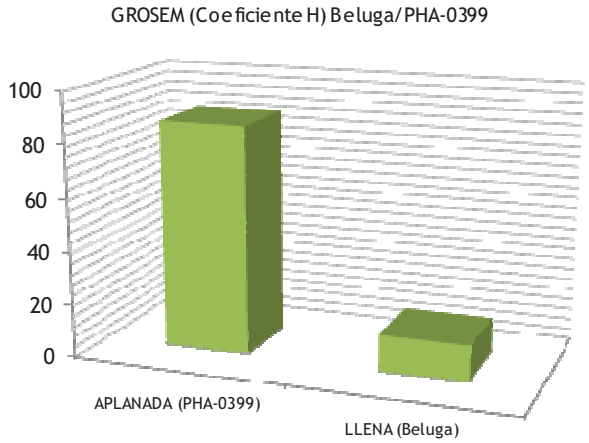

Figura 3.22. Frecuencias relativas (%) de la forma de las semillas en la población Beluga/PHA-0399.

3.1.4.1.2. PHA-0419/Beluga

En el análisis de la varianza se determinó la presencia de diferencias significativas entre los parentales en grosor de la vaina (IV203) (Tabla 3.14), y entre las líneas RIL en longitud y anchura de la vaina (todos los ambientes excepto en HS101), grosor de la vaina (IV203 e IV303), dimensiones del grano y masa de 100 semillas (IV203 e IV303).

Todos los caracteres se distribuyeron en la población con ajuste a una distribución normal (Figura 3.23), con la presencia de curtosis positiva en longitud (IV203 e IV303), anchura (IV303) y grosor de la vaina (IV303). Los histogramas de la población respecto a las dimensiones del grano y la masa de 100 granos muestran distribuciones intermedias entre los parentales. En cuanto a la forma del grano (Figura 3.24), la distribución se ajustó mejor a la proporción 3:1 (X^2=35,98, α<0,001) que a la 1:1 (X^2=141,23, α<0,001), aunque en ambos casos con elevada distorsión de las proporciones esperadas, ya que un 95 % de los individuos mostraron semillas aplanadas, igual que el parental PHA-0419.

Tabla 3.14. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de tamaño de vaina y grano de los genotipos parentales (PHA-0419 y Beluga) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga.

Tamaño y forma	Ambientes	Parentales			RIL		
vaina y grano		PHA-0419	Beluga	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
LONVAIN (cm)	HS101	10,4 ± 0,88	12,1 ± 0,53	ns	6,6-14,4	ns	11,0 ± 1,18
	ST102	-	10,0 ± na	na	5,5-13,5	*	10,0 ± 1,69
	IV203	14,0 ± 0,78	11,7 ± 0,75	ns	7,9-16,6	***	11,5 ± 1,50
	IV303	11,8 ± na	11,4 ± 1,59	na	7,6-18,9	***	11,4 ± 1,70
ANVAI (mm)	HS101	10,8 ± 0,74	10,6 ± 1,03	ns	9,0-14,9	ns	11,4 ± 0,97
	ST102	-	9,7 ± na	na	7,6-15,6	***	10,6 ± 1,42
	IV203	13,2 ± 1,19	10,0 ± 0,54	ns	8,8-17,5	***	12,7 ± 1,50
	IV303	14,5 ± na	13,5 ± 0,33	na	10,0-18,3	***	13,7 ± 1,58
GRVAI (mm)	HS101	4,5 ± 0,01	4,9 ± 0,79	ns	3,5-7,9	ns	5,3 ± 0,71
	ST102	-	4,8 ± na	na	1,9-9,4	ns	4,8 ± 1,36
	IV203	5,6 ± 0,22	7,4 ± 0,31	*	3,9-8,2	***	6,1 ± 0,88
	IV303	5,4 ± na	6,6 ± 0,47	na	4,7-10,4	***	6,6 ± 0,95
LOSE (mm)	HS101	17,3 ± 4,09	15,1 ± 2,70	ns	11,2-19,0	ns	15,7 ± 1,45
	ST102	-	14,1 ± na	na	11,4-19,3	ns	15,0 ± 1,88
	IV203	19,9 ± 0,06	16,9 ± 0,82	ns	13,2-21,3	***	17,4 ± 1,67
	IV303	18,8 ± na	16,0 ± na	na	12,7-20,7	***	16,9 ± 1,70
ANSE (mm)	HS101	9,2 ± 1,97	7,7 ± 1,54	ns	6,8-10,6	ns	8,4 ± 0,69
	ST102	-	8,0 ± na	na	5,9-9,6	ns	7,9 ± 0,84
	IV203	11,2 ± 0,21	8,6 ± 0,98	ns	7,8-11,8	***	9,5 ± 0,79
	IV303	10,8 ± na	8,7 ± na	na	7,5-11,7	***	9,4 ± 0,80
GRSE (mm)	HS101	5,3 ± 0,06	5,3 ± 1,17	ns	3,9-6,8	ns	5,6 ± 0,49
	ST102	-	6,3 ± na	na	3,8-7,0	ns	5,3 ± 0,72
	IV203	5,9 ± 0,23	6,8 ± 0,73	ns	4,8-7,9	***	6,2 ± 0,63
	IV303	5,4 ± na	7,1 ± na	na	3,9-7,7	***	6,0 ± 0,65
MASA100 (g)	HS101	51,1 ± 21,85	39,2 ± 26,52	ns	23,5-123,1	ns	46,2 ± 12,75
	ST102	-	32,0 ± na	na	19,0-73,6	ns	40,8 ± 12,44
	IV203	91,5 ± 6,36	63,5 ± 12,02	ns	33,0-102,0	***	68,7 ± 13,04
	IV303	79,5 ± na	56,2 ± na	na	26,3-93,0	***	60,9 ± 12,50

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

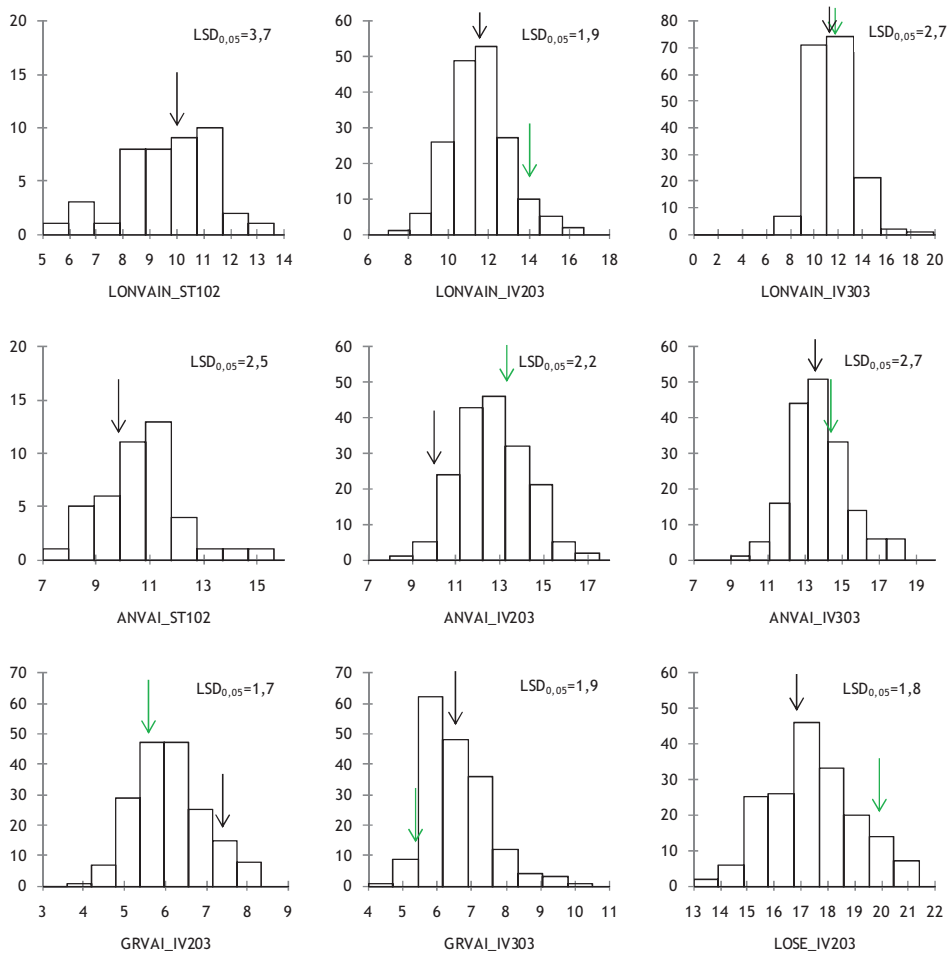

Figura 3.23. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de tamaño de vaina y grano de la población PHA-0419/Beluga. Las flechas verde y negra indican el valor de los parentales PHA-0419 y Beluga, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

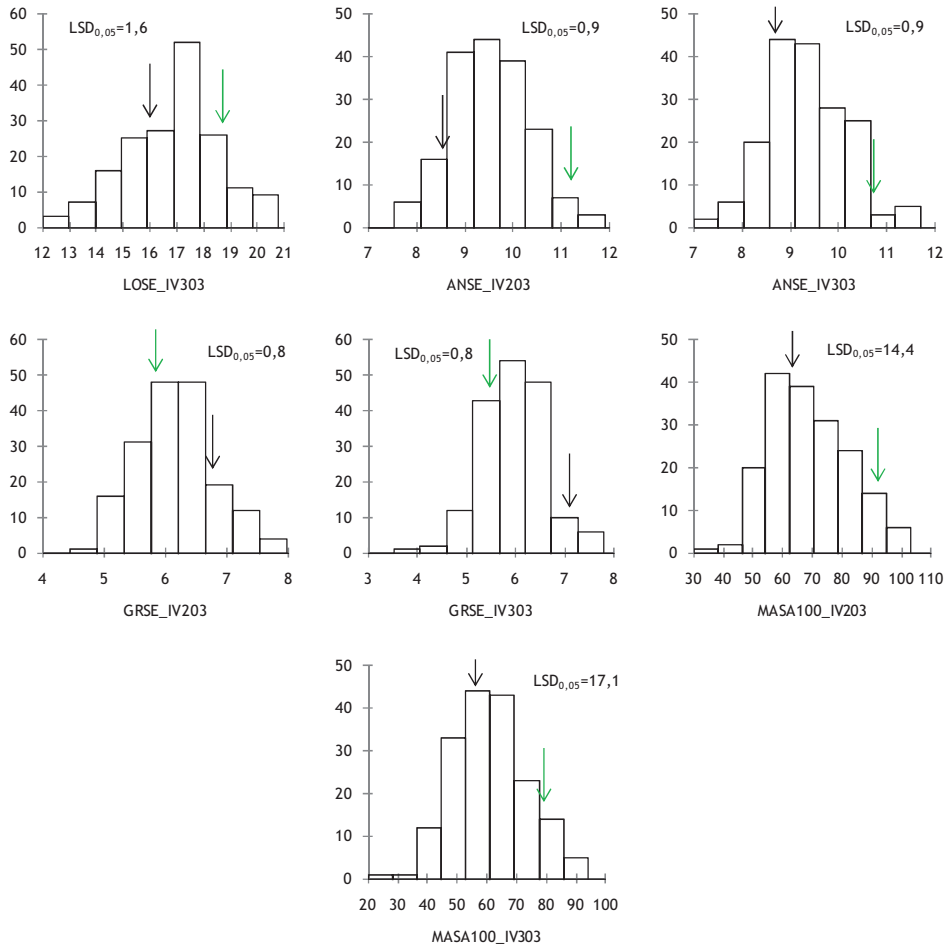

Figura 3.23. Continuación.

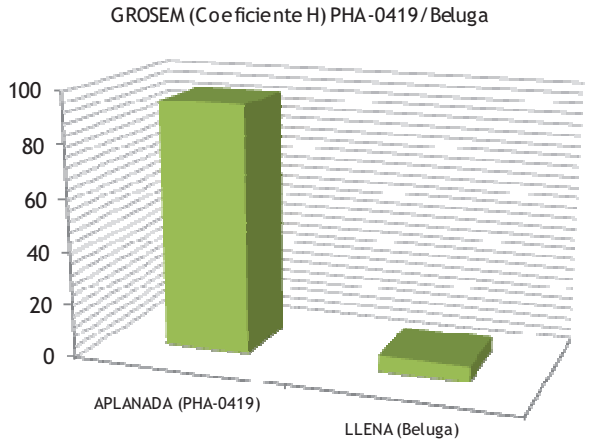

Figura 3.24. Frecuencias relativas (%) de la forma de las semillas en la población PHA-0419/Beluga.

3.1.4.2. Poblaciones intra-acervos

En las poblaciones intra-acervos se observó como el genotipo PHA-0399 mejora el tamaño del grano del genotipo Mesoamericano Matterhorn, aportando su carácter Andino extremo, algo que no sucede con el genotipo PHA-0419. En cuanto a la forma, en la población Matterhorn/PHA-0399 la descendencia presenta granos con la misma forma que Matterhorn, y en la población PHA-0419/Matterhorn la mayor parte de los individuos tienen la misma forma que PHA-0419.

3.1.4.2.1. Matterhorn/PHA-0399

En el análisis de la varianza se determinó la presencia de diferencias significativas (Tabla 3.15) entre las líneas RIL en longitud (IV103, Hs201 e IV303), anchura (IV103 y HS201), y grosor de la vaina (Hs201 e IV303), y longitud, anchura y grosor de la semilla y masa de 100 semillas.

Tabla 3.15. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de tamaño de vaina y grano de los genotipos parentales (Matterhorn y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399.

Tamaño y forma	Ambientes	Parentales			RIL		
vaina y grano		Matterhorn	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
LONVAIN(cm)	HS101	10,5 ± na	9,0 ± 0,71	na	8,8-14,0	ns	10,5 ± 0,72
	IV103	12,8 ± 0,35	-	na	10,3-17,8	**	13,4 ± 1,36
	HS201	11,7 ± 0,28	14,5 ± 2,23	ns	7,9-15,2	***	11,5 ± 1,19
	IV303	9,5 ± na	13,8 ± 1,06	na	6,8-15,0	**	10,7 ± 1,27
ANVAI(mm)	HS101	9,8 ± na	11,7 ± 1,81	na	9,1-15,6	ns	11,7 ± 0,98
	IV103	12,7 ± 1,32	-	na	11,3-19,4	*	14,5 ± 1,48
	HS201	10,9 ± 0,18	11,2 ± 0,23	ns	8,8-13,7	***	11,2 ± 0,90
	IV303	14,0 ± na	16,4 ± 1,71	na	10,1-18,0	ns	13,8 ± 1,19
GRVAI(mm)	HS101	6,5 ± na	5,2 ± 2,18	na	4,5-7,9	ns	5,9 ± 0,56
	IV103	5,1 ± 0,07	-	na	3,6-7,4	ns	5,6 ± 0,64
	HS201	5,4 ± 0,58	5,2 ± 0,99	ns	4,0-7,3	***	5,5 ± 0,56
	IV303	5,5 ± na	5,6 ± 0,16	na	4,6-8,6	*	6,0 ± 0,67
LOSE(mm)	HS101	11,6 ± na	16,9 ± na	na	12,2-18,5	***	14,4 ± 1,29
	IV103	13,6 ± 0,35	-	na	12,9-18,9	***	15,8 ± 1,29
	HS201	12,6 ± 0,21	18,1 ± 2,09	ns	11,9-19,4	***	15,0 ± 1,25
	IV303	11,5 ± 0,47	18,2 ± 0,59	ns	11,2-19,9	***	15,1 ± 1,48
ANSE(mm)	HS101	8,0 ± na	9,9 ± na	na	7,4-10,6	***	8,9 ± 0,67
	IV103	9,2 ± 0,81	-	na	8,3-11,6	***	9,8 ± 0,64
	HS201	8,3 ± 0,14	9,6 ± 0,75	ns	7,9-10,7	***	9,1 ± 0,59
	IV303	8,1 ± 0,38	10,7 ± 0,68	ns	7,8-11,5	***	9,6 ± 0,72
GRSE(mm)	HS101	4,8 ± na	4,9 ± na	na	4,7-7,4	***	5,8 ± 0,55
	IV103	6,5 ± 0,00	-	na	4,6-8,4	***	6,5 ± 0,68
	HS201	5,8 ± 0,33	5,8 ± 0,82	ns	4,2-7,3	***	5,9 ± 0,58
	IV303	4,5 ± 0,64	6,0 ± 0,22	ns	3,9-8,1	***	6,2 ± 0,74
MASA100(g)	HS101	30,0 ± na	57,0 ± na	na	22,0-68,0	*	47,0 ± 8,65
	IV103	44,4 ± 6,15	-	na	45,5-151,2	***	68,1 ± 17,42
	HS201	39,5 ± 3,54	60,0 ± 11,31	ns	24,0-80,5	***	52,4 ± 8,14
	IV303	27,3 ± 5,09	80,8 ± 8,91	ns	28,3-90,8	***	58,2 ± 12,33

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

Las distribuciones se ajustaron a la normalidad (Figura 3.25) con valores intermedios en longitud de vaina (IV103 e IV303), longitud y anchura de semilla y masa de 100 semillas. Se observó la presencia de fenotipos similares a Matterhorn para longitud de

(HS201), y una segregación transgresiva hacia vainas (HS201 e IV303) y semillas (HS101, HS201 e IV303) más gruesas. Además, un 69 % de la población mostró forma elíptica (Figura 3.26). Cuando se analizó el ajuste de la segregación a la proporción 1:1 (X^2=17,93, α<0,001), se observó una elevada distorsión, sin embargo, la distribución se ajustó perfectamente a la proporción 3:1 (X^2=1,91, ns).

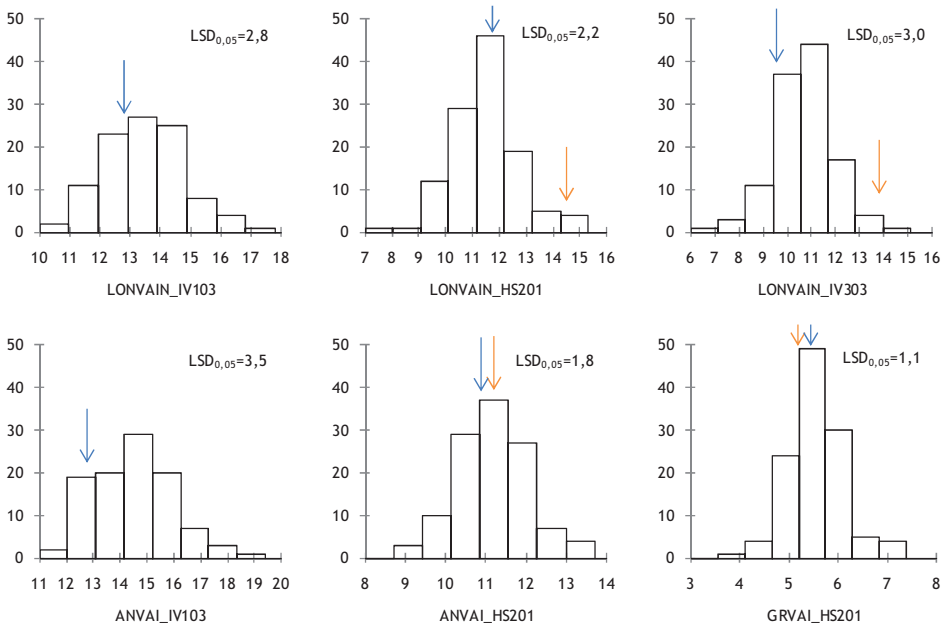

Figura 3.25. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de tamaño de vaina y grano de la población Matterhorn/PHA-0399. Las flechas azul y roja indican el valor de los parentales Matterhorn y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

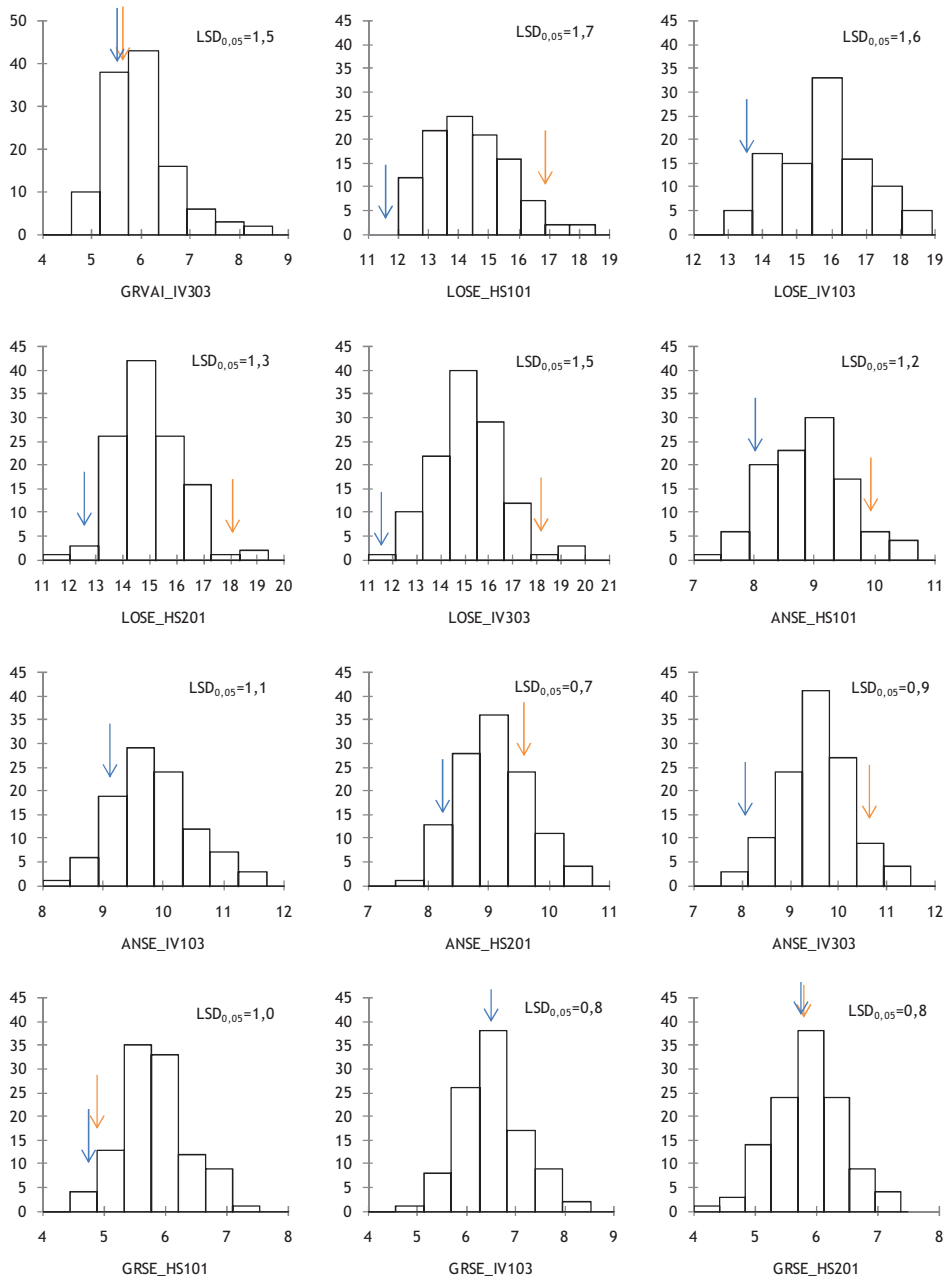

Figura 3.25. Continuación.

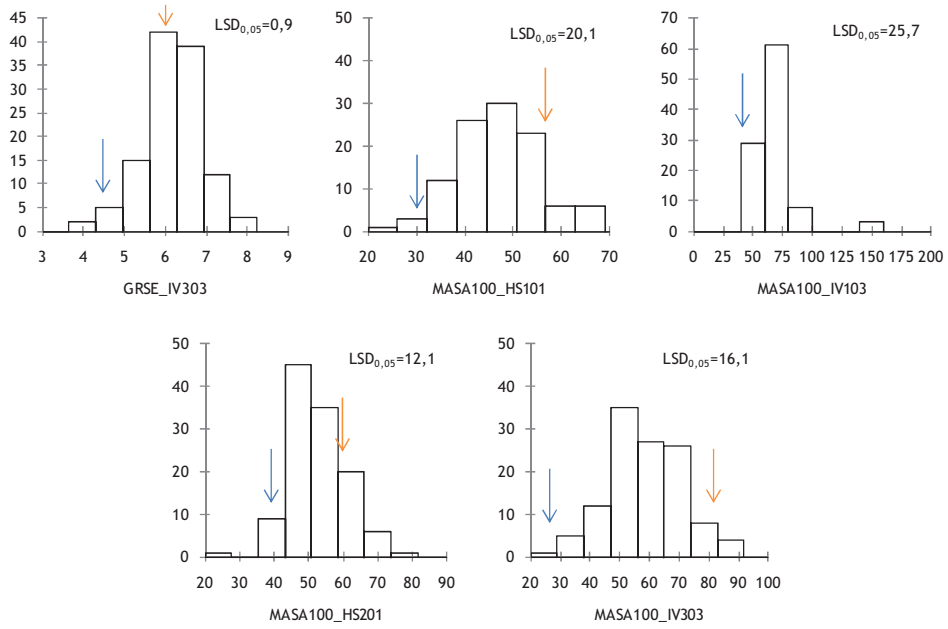

Figura 3.25. Continuación.

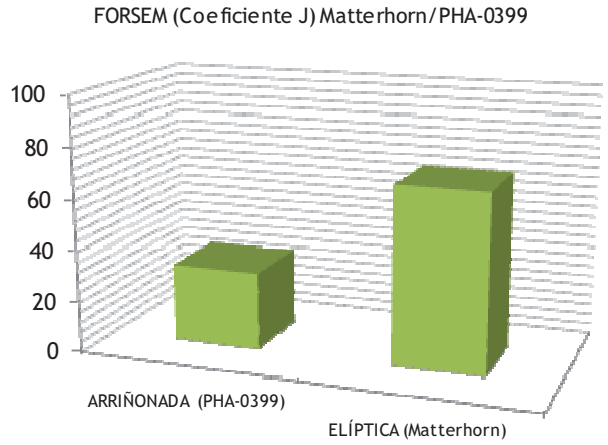

Figura 3.26. Frecuencias relativas (%) de la forma de las semillas en la población Matterhorn/PHA-0399.

3.1.4.2.2. PHA-0419/Matterhorn

En el análisis de la varianza se determinó la presencia de diferencias significativas (Tabla 3.16) entre los parentales en longitud de la vaina (Hs201), anchura de la vaina (HS101), longitud de la semilla (HS101 y HS201), anchura de la semilla (IV103 y HS201) y masa de 100 semillas (IV103 y HS201), y entre las líneas RIL en longitud de la vaina (HS101, IV103 y HS201), anchura de la vaina (todos los ambientes excepto ST102), grosor de la vaina (IV103 y HS201), dimensiones de la semilla (longitud, anchura y grosor) y masa de 100 semillas.

Todas las distribuciones de la población se ajustaron a la normalidad (Figura 3.27), con valores intermedios entre los parentales en longitud de la vaina (HS101, IV103 y HS201), grosor de la vaina (IV103 y HS201), y longitud y anchura de la semilla. En todos los ambientes se observaron expresiones fenotípicas transgresivas tanto positivas como negativas en grosor de la semilla. La distribución de la masa de 100 semillas relevó la existencia de asimetría positiva hacia valores más bajos, próximos al parental Mesoamericano Matterhorn, en todos los ambientes. Respecto a la forma de la semilla (Figura 3.28), un 66 % de la población mostró forma arriñonada como PHA-0419. La distribución este carácter en la población, no se ajustó a la proporción 1:1 (X^2=17,15, α<0,001), pero se ajustó mejor a la proporción 3:1 (X^2=7,54, α<0,05).

Tabla 3.16. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres de tamaño de vaina y grano de los genotipos parentales (PHA-0419 y Matterhorn) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn.

Tamaño y forma	Ambientes	Parentales			RIL		
vaina y grano		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
LONVAIN (cm)	HS101	12,1 ± 2,09	9,4 ± 0,53	ns	8,0-13,6	***	10,9 ± 1,10
	ST102	11,5 ± na	-	na	9,0-14,3	ns	11,7 ± 1,06
	IV103	11,9 ± 0,18	9,9 ± 0,88	ns	7,6-14,4	***	10,7 ± 1,08
	HS201	13,9 ± 0,24	9,9 ± 0,07	*	7,0-15,6	***	11,9 ± 1,47
ANVAI (mm)	HS101	13,7 ± 1,90	11,0 ± 1,63	*	8,5-14,1	*	11,5 ± 1,11
	ST102	12,5 ± na	-	na	9,8-13,9	ns	11,8 ± 0,85
	IV103	14,0 ± 0,91	12,8 ± 0,39	ns	10,1-17,3	***	13,2 ± 1,18
	HS201	12,4 ± 0,19	11,3 ± 1,48	ns	9,3-14,7	***	11,7 ± 1,07

Tamaño y forma vaina y grano	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
GRVAI (mm)	HS101	6,3 ± 1,57	4,8 ± 0,94	ns	3,8-7,7	ns	5,5 ± 0,61
	ST102	6,3 ± na	-	na	3,3-8,2	ns	5,7 ± 0,78
	IV103	5,2 ± 0,36	5,6 ± 0,09	ns	4,3-6,6	***	5,3 ± 0,42
	HS201	5,2 ± 0,16	5,1 ± 0,26	ns	4,2-9,5	**	5,6 ± 0,82
LOSE (mm)	HS101	19,3 ± 0,87	12,2 ± 0,54	*	11,0-19,2	***	15,1 ± 1,89
	ST102	16,1 ± na	-	na	11,8-19,6	***	15,4 ± 2,04
	IV103	19,5 ± 1,21	11,8 ± 0,34	ns	11,8-20,1	***	15,9 ± 1,99
	HS201	19,9 ± 0,37	13,3 ± 0,19	*	12,4-20,1	***	16,3 ± 1,91
ANSE (mm)	HS101	10,8 ± 0,78	8,4 ± 0,49	ns	7,0-11,2	***	8,9 ± 0,79
	ST102	8,9 ± na	-	na	6,9-10,3	***	8,9 ± 0,75
	IV103	10,6 ± 0,23	8,4 ± 0,20	**	7,6-10,8	***	9,4 ± 0,69
	HS201	10,6 ± 0,37	8,7 ± 0,29	*	7,3-11,0	***	9,3 ± 0,75
GRSE (mm)	HS101	6,0 ± 0,07	5,6 ± 0,18	ns	4,3-6,5	***	5,5 ± 0,43
	ST102	4,7 ± na	-	na	3,6-6,3	***	5,2 ± 0,41
	IV103	5,4 ± 0,36	5,2 ± 0,00	ns	4,0-6,7	***	5,4 ± 0,43
	HS201	5,2 ± 0,08	5,9 ± 0,02	ns	4,0-7,0	***	5,5 ± 0,48
MASA100 (g)	HS101	74,5 ± 9,19	36,5 ± 3,54	ns	20,5-91,5	***	48,6 ± 12,74
	ST102	35,0 ± na	-	na	21,0-77,0	***	45,8 ± 12,17
	IV103	91,2 ± 1,70	36,8 ± 2,33	**	28,0-92,8	***	60,2 ± 12,63
	HS201	80,5 ± 5,02	43,4 ± 2,97	*	32,8-83,8	***	55,0 ± 11,89

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos
*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

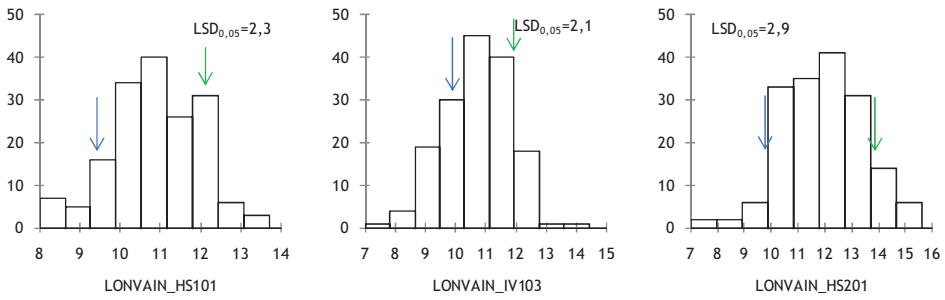

Figura 3.27. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de tamaño de vaina y grano de la población PHA-0419/Matterhorn. Las flechas verde y azul indican el valor de los parentales PHA-0419 y Matterhorn, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

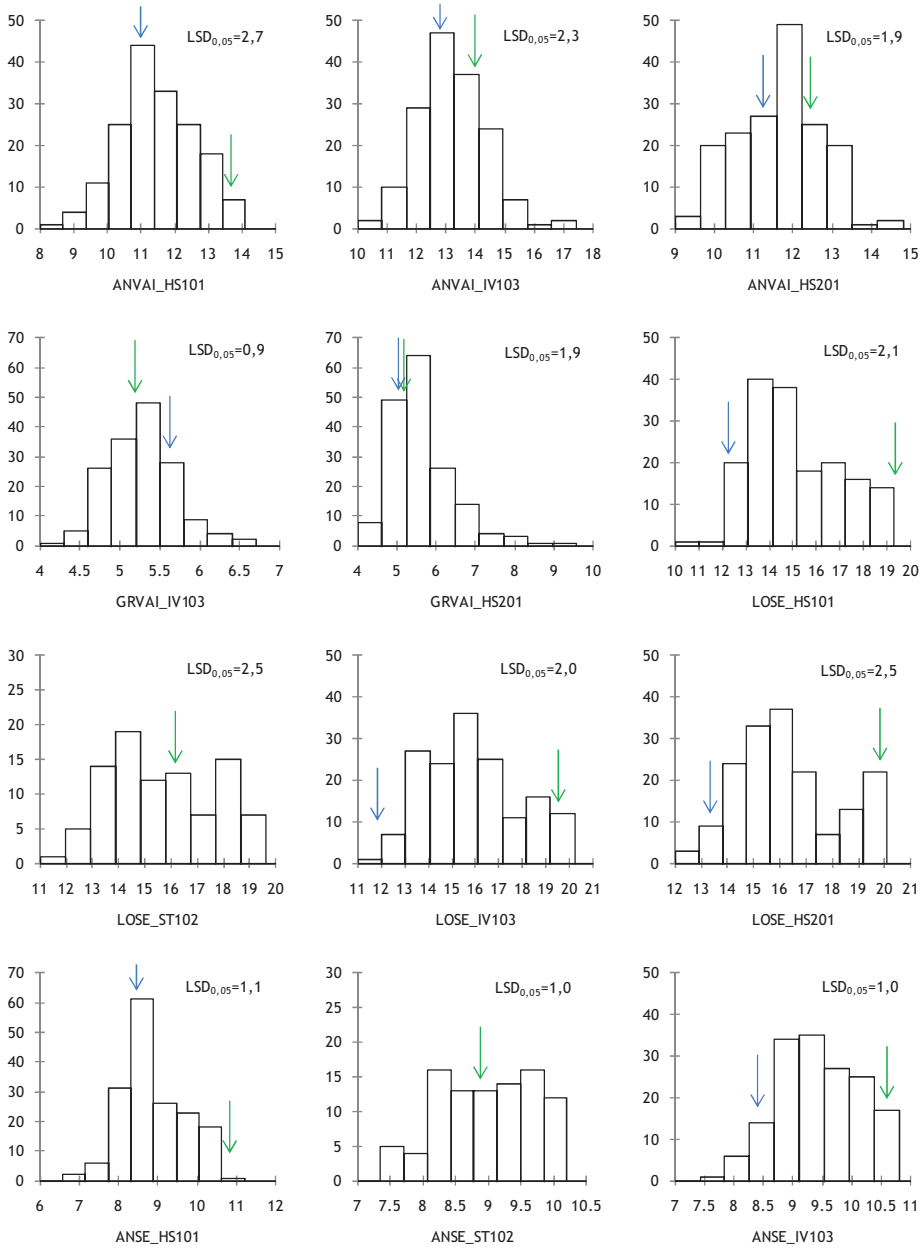

Figura 3.27. Continuación.

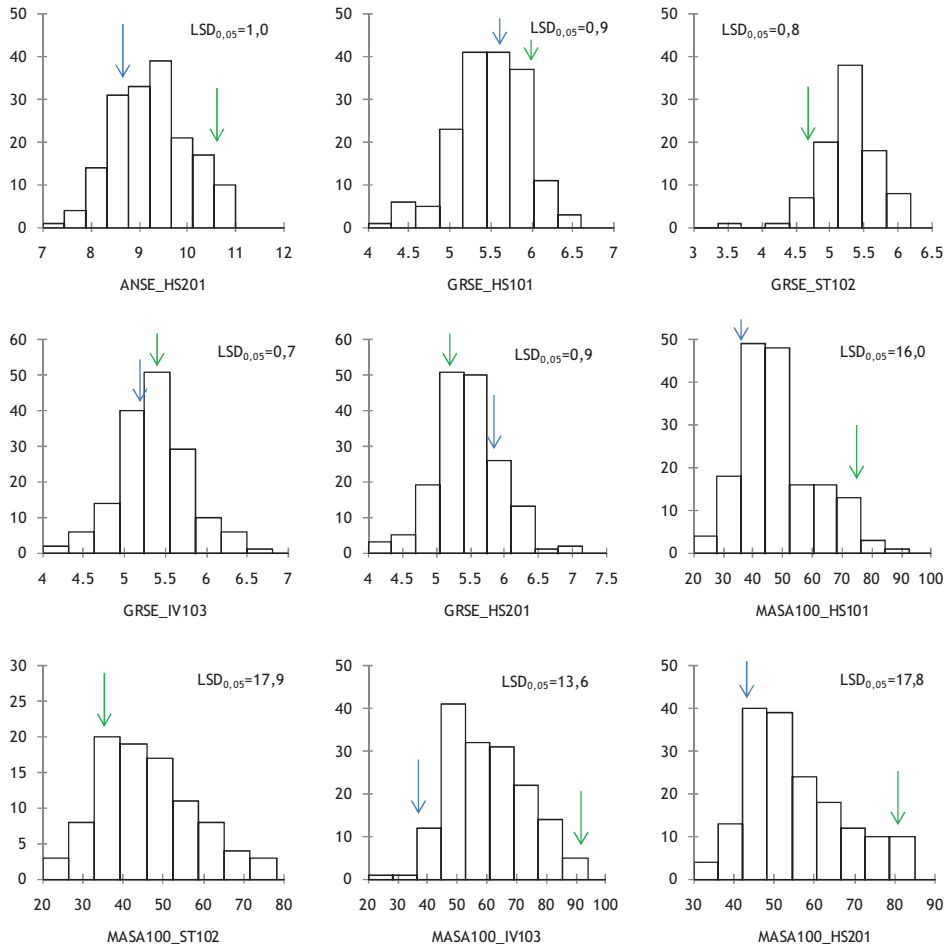

Figura 3.27. Continuación.

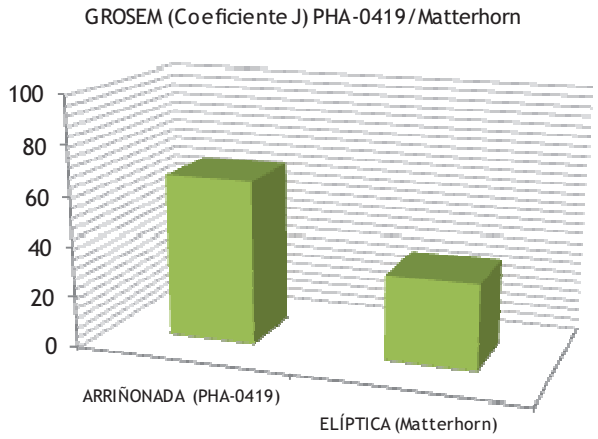

Figura 3.28. Frecuencias relativas (%) de la forma de las semillas en la población PHA-0419/Matterhorn.

3.1.5. Caracteres de rendimiento del grano

El rendimiento es un carácter en el que intervienen múltiples factores y está altamente influido por el ambiente. Se han medido diferentes caracteres que afectan al rendimiento, como el número de vainas por planta y de granos por vaina. Generalmente, los genotipos pertenecientes al acervo Mesoamericano son más productivos que los pertenecientes al acervo Andino, que tienen semilla de tamaño más grande (Johnson y Gepts, 1999). Combinar dichas características ha sido uno de los fines perseguidos en la mayoría de los programas de mejora de judía común.

En las cuatro poblaciones, casi todos los caracteres mostraron variación continua y ajuste a la normalidad, excepto el número de vainas por planta en las poblaciones PHA-0419/Beluga y PHA-0419/Matterhorn, que necesitó transformación logarítmica para ajustarse a una distribución normal. El hecho de que las distribuciones para este carácter no sean normales puede estar relacionado con la vinculación del número de vainas por planta con el tipo de hábito de crecimiento, que es un carácter con una distribución cualitativa. En el análisis de la varianza se determinó la presencia de

diferencias significativas entre las líneas RIL en todos los componentes del rendimiento y en prácticamente todos los ambientes evaluados.

3.1.5.1. Poblaciones inter-acervos

Los genotipos recombinantes PHA-0399 y PHA-0419 mejoraron el rendimiento del genotipo Andino Beluga, ya que se observa que una parte de las poblaciones muestran rendimientos superiores a Beluga, y en ocasiones superiores también al genotipo recombinante.

3.1.5.1.1. Beluga/PHA-0399

En el análisis de la varianza (Tabla 3.17) se determinó la presencia de diferencias significativas entre los parentales en el número de granos por vaina (IP204) y en rendimiento (IV103 e IP304), y entre las líneas RIL en número de vainas por planta (HS201, IP304 e IP204), granos por vaina (todos los ambientes) y en rendimiento (todos los ambientes excepto HS101 y HS301).

Todas las distribuciones se ajustaron a la normalidad (Figura 3.29), con asimetría positiva en número de vainas por planta (HS201, IP304 e IP204), con una tendencia a producir menos vainas por planta que el parental PHA-0399, y en rendimiento de grano (IV103), donde destacó una línea RIL que mostró un rendimiento de 12000 $kg \cdot ha^{-1}$, próximo al parental PHA-0399, y con valores intermedios en número de granos por vaina (HS101, IP204 e IP304). Se detectaron expresiones fenotípicas transgresivas en número de granos por vaina (HS201) y rendimiento de grano (HS201 e IP204 IP304).

Tabla 3.17. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los componentes del rendimiento del grano de los genotipos parentales (Beluga y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399.

Rendim	Amb	Parentales			RIL		
		Beluga	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NUMVAI	HS101	-	29,3 ± 38,54	na	2,0-40,5	ns	10,4 ± 8,25

Rendim	Amb	Parentales			RIL		
		Beluga	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
	IV103	-	131,5 ± 41,72	na	6,0-163,0	-	58,5 ± 57,17
	HS201	26,3 ± na	76,5 ± na	na	1,3-178,0	*	50,7 ± 33,69
	IP204	16,0 ± 6,13	36,3 ± 20,15	ns	9,5-113,3	***	39,1 ± 22,76
	IP304	30,0 ± 0,00	73,5 ± 10,61	ns	10,0-84,0	*	40,3 ± 18,47
GRAVAI	HS101	-	1,5 ± 0,00	na	1,5-5,0	**	3,0 ± 0,90
	IV103	-	3,3 ± 0,35	na	3,0-5,5	-	4,4 ± 0,95
	HS201	3,5 ± na	3,3 ± na	na	1,5-5,8	***	3,9 ± 1,10
	IP204	4,3 ± 0,12	2,5 ± 0,29	*	2,1-5,5	***	3,4 ± 0,82
	IP304	4,5 ± 0,00	3,0 ± 0,71	ns	1,3-5,5	***	3,4 ± 0,88
RENDIM	HS101	-	3109,0 ± na	na	92,1-3969,9	ns	1073,4 ± 1037,54
	IV103	876,4 ± 636,50	14716,8 ± 1589,88	*	64,8-13274,8	***	3764,3 ± 2691,90
	HS201	2023,4 ± na	4483,9 ± na	na	1460,5-13065,1	**	5398,7 ± 3033,9
	IP204	1132,8 ± 535,36	1609,4 ± 992,13	ns	835,8-3155,2	***	1794,8 ± 700,27
	HS301	2063,3 ± 1275,21	1712,9 ± 28,17	ns	143,9-2729,7	ns	1025,6 ± 575,68
	IP304	1235,2 ± 128,84	1528,9 ± 131,22	**	393,9-2374,8	**	1269,1 ± 548,28

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); Amb Ambientes; na No aplicable; - Datos perdidos
*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas
No se tomaron datos de NUMVAI ni GRAVAI en el ambiente HS301

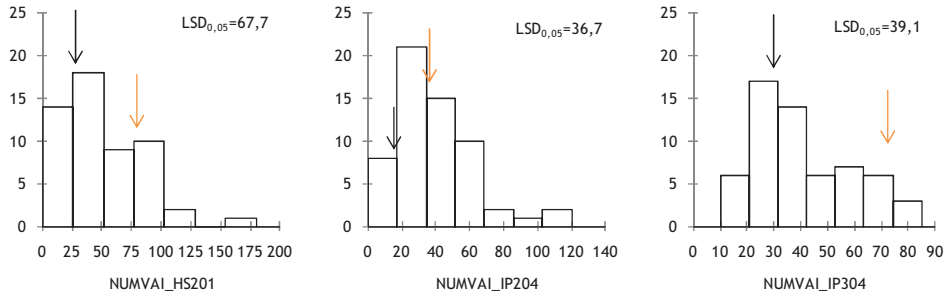

Figura 3.29. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos del rendimiento del grano de la población Beluga/PHA-0399. Las flechas negra y roja indican el valor de los parentales Beluga y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

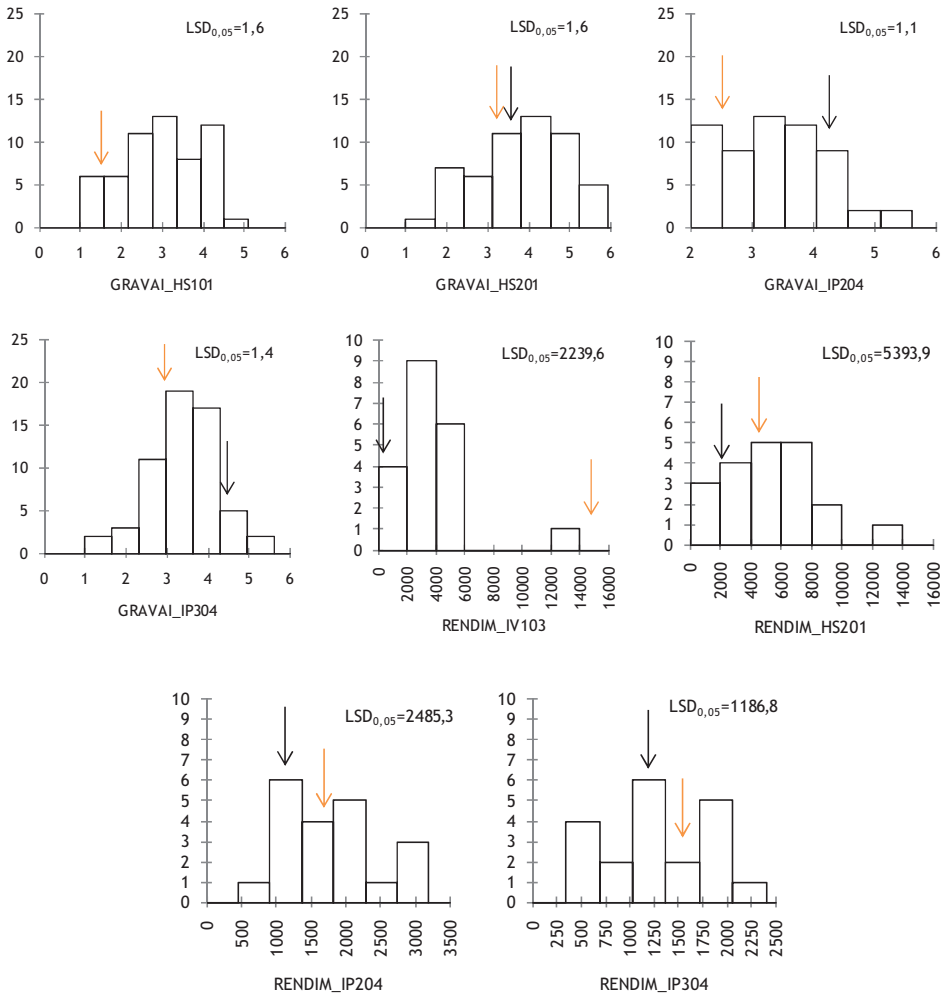

Figura 3.29. Continuación.

3.1.5.1.2. PHA-0419/Beluga

En el análisis de la varianza se determinó la presencia de diferencias significativas entre las líneas RIL (Tabla 3.18) en número de vainas por planta (ST102, IV203 e IV303), número de granos por vaina (IV203 e IV303), y rendimiento (IV203 e IV303).

La distribución de la población (Figura 3.30) mostró una asimetría positiva para el número de vainas por planta (ST102 e IV203), granos por vaina (IV203) y rendimiento de grano (IV203 e IV303), y algunas líneas con rendimientos superiores (IV303), y con valores intermedios en número de vainas por planta (IV303) y granos por vaina (IV303).

Tabla 3.18. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los componentes del rendimiento del grano de los genotipos parentales (PHA-0419 y Beluga) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga.

Rendim	Amb	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Beluga	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NUMVAI	HS101	22,0 ± 11,31	10,0 ± 4,24	ns	1,0-75,0	ns	15,2 ± 12,04
	ST102	-	3,0 ± na	na	1,0-32,0	*	3,3 ± 4,35
	IV203	36,3 ± 1,41	14,3 ± 8,49	ns	3,3-83,7	***	26,4 ± 16,14
	IV303	37,0 ± na	11,5 ± na	na	2,0-122,0	***	28,2 ± 20,05
GRAVAI	HS101	3,3 ± 0,35	4,3 ± 1,06	ns	1,3-4,5	ns	2,9 ± 0,67
	ST102	-	3,5 ± na	na	1,0-3,5	ns	2,0 ± 0,75
	IV203	4,3 ± 0,35	4,0 ± 0,24	ns	1,9-5,3	***	3,5 ± 0,70
	IV303	3,0 ± na	4,0 ± na	na	1,0-5,3	***	3,4 ± 0,78
RENDIM	HS101	952,1 ± 733,11	607,3 ± 241,44	ns	21,53-2596,4	ns	582,6 ± 525,65
	IV203	3515,2 ± 231,86	1048,0 ± 623,94	ns	225,6-7183,9	***	1897,4 ± 1229,80
	IV303	3130,6 ± na	661,7 ± na	na	101,9-7762,9	***	2030,3 ± 1617,05
	HS301	944,6 ± na	882,5 ± 455,20	na	57,4-3753,9	ns	993,6 ± 659,05

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); Amb Ambientes; na No aplicable; - Datos perdidos
*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas
No se pudo evaluar RENDIM en el ambiente ST102
No se tomaron datos de NUMVAI ni GRAVAI en el ambiente HS301

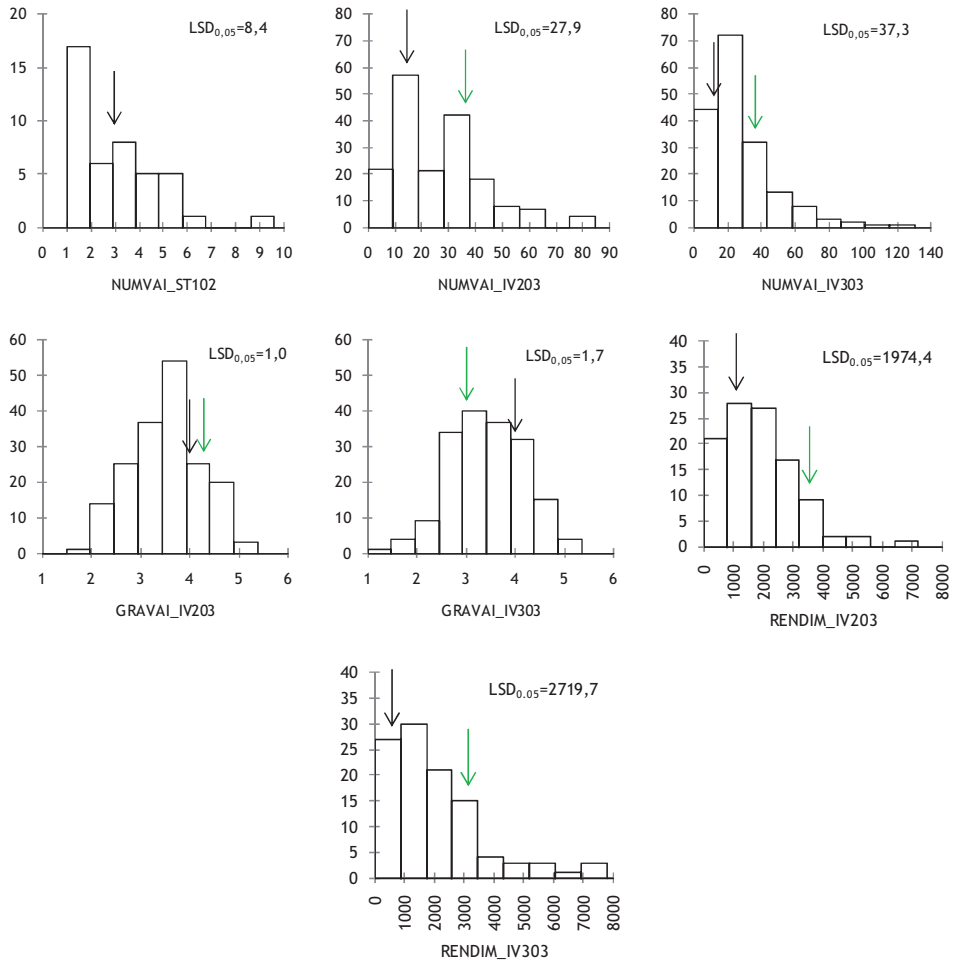

Figura 3.30. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de rendimiento de grano de la población PHA-0419/Beluga. Las flechas verde y negra indican el valor de los parentales PHA-0419 y Beluga, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

3.1.5.2. Poblaciones intra-acervos

Los genotipos PHA-0399 y PHA-0419 están ejerciendo su influencia sobre el parental Mesoamericano Matterhorn, mejorando el rendimiento, así las distribuciones del

rendimiento muestran cierta asimetría positiva y rendimientos intermedios entre los parentales.

3.1.5.2.1. Matterhorn/PHA-0399

En el análisis de la varianza se determinó la presencia de diferencias significativas entre las líneas RIL (Tabla 3.19) en número de vainas por planta (IV103 y HS201), número de granos por vaina (todos los ambientes) y rendimiento (todos los ambientes excepto HS101).

Tabla 3.19. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los componentes del rendimiento del grano de los genotipos parentales (Matterhorn y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399.

Rendim	Amb	Parentales			RIL		
		Matterhorn	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NUMVAI	HS101	15,0 ± na	9,0 ± na	na	3,0-91,5	ns	20,8 ± 15,66
	IV103	37,3 ± 26,52	-	na	20,0-185,0	***	71,9 ± 32,49
	HS201	64,8 ± 28,52	41,0 ± 4,24	ns	16,0-198,8	*	64,1 ± 26,75
	IV303	6,0 ± 2,83	45,5 ± 45,96	ns	1,0-91,0	ns	28,5 ± 17,53
GRAVAI	HS101	4,5 ± na	3,5 ± na	na	1,0-5,5	*	3,4 ± 0,78
	IV103	5,3 ± 0,35	-	na	1,5-6,5	***	4,9 ± 0,91
	HS201	5,6 ± 0,53	4,6 ± 1,24	ns	2,0-6,1	***	4,4 ± 0,81
	IV303	3,8 ± 0,35	3,5 ± 1,41	ns	1,3-5,5	***	3,5 ± 0,80
RENDIM	HS101	354,9 ± na	566,2 ± na	na	69,0-6505,4	ns	1112,0 ± 1140,03
	IV103	4739,5 ± 2940,24	-	na	2063,8-17496,1	**	8320,5 ± 3329,07
	HS201	3642,1 ± 1514,40	2661,2 ± 563,60	ns	323,1-10906,4	**	4493,7 ± 2179,74
	IV303	211,0 ± 36,58	4475,6 ± 4320,47	ns	502,9-5682,2	*	1820,4 ± 1132,08
	HS301	1068,8 ± 915,41	-	na	263,5-4487,1	**	1288,6 ± 883,39

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); Amb Ambientes; na No aplicable; - Datos perdidos
*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas
No se tomaron datos de NUMVAI ni GRAVAI en el ambiente HS301

La población se ajustó a una distribución normal en todos los caracteres (Figura 3.31), con valores intermedios a los parentales en número de vainas por planta (IV103 y HS201), y con individuos que superaron las medias de los progenitores en número de granos por vaina, donde se observó una tendencia hacia el parental recombinante.

Además, se encontró asimetría positiva en rendimiento (IV103, IV303 y HS301), con la presencia de líneas con rendimientos superiores (HS201).

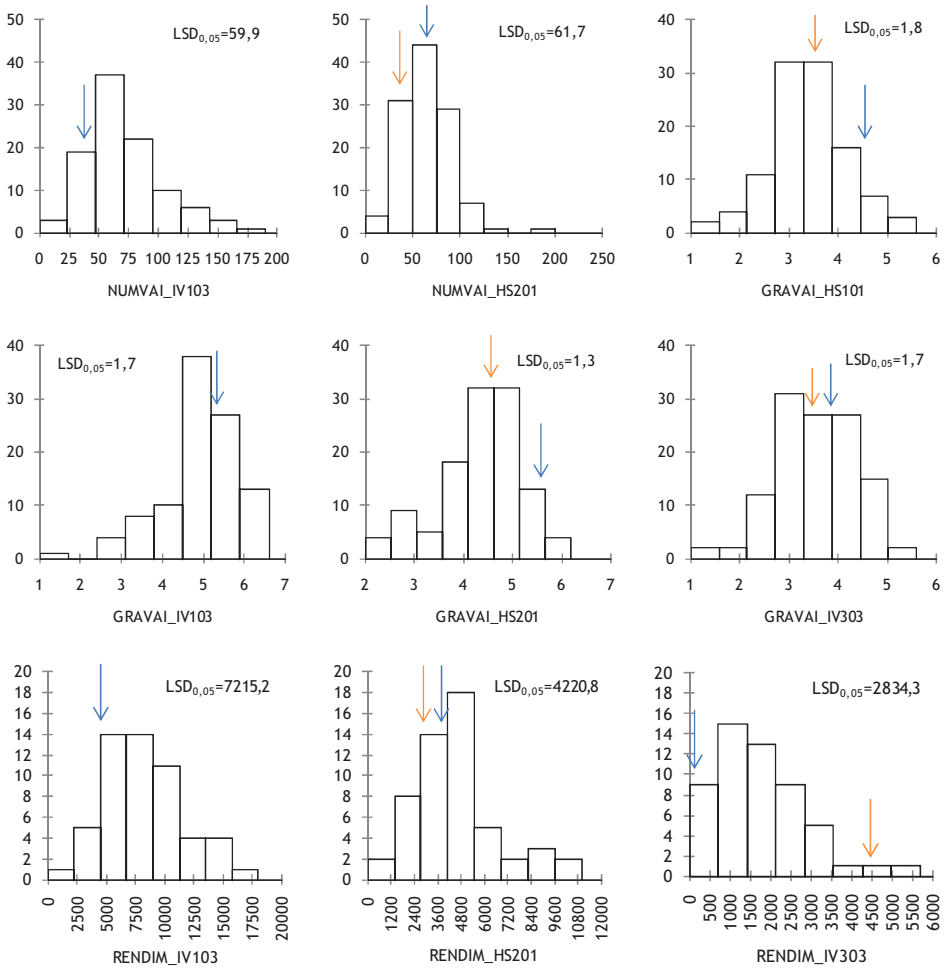

Figura 3.31. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de rendimiento de grano de la población Matterhorn/PHA-0399. Las flechas azul y roja indican el valor de los parentales Matterhorn y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

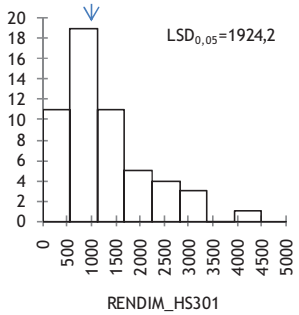

Figura 3.31. Continuación.

3.1.5.2.2. PHA-0419/Matterhorn

En el análisis de la varianza (Tabla 3.20) se observaron diferencias significativas entre los parentales en número de granos por vaina (HS101), y entre las líneas RIL en número de vainas por planta (todos los ambientes excepto HS101), número de granos por vaina y en rendimiento (IV103 y HS201).

Las distribuciones de las poblaciones (Figura 3.32) mostraron asimetría positiva en número de vainas por planta (ST102, HS201 e IV103), granos por vaina (ST102) y en rendimiento (IV103), curtosis positiva en número de granos por vaina (HS101 y HS201), y distribuciones intermedias en número de granos por vaina (IV103) y en rendimiento (HS201).

Tabla 3.20. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los componentes del rendimiento del grano de los genotipos parentales (PHA-0419 y Matterhorn) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn.

Rendim	Amb	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
NUMVAI	HS101	34,0 ± 38,18	51,5 ± 51,62	ns	4,0-101,0	ns	24,0 ± 15,29
	ST102	5,0 ± na	-	na	1,0-24,0	**	6,1 ± 4,02
	IV103	12,0 ± 14,14	18,0 ± 4,24	ns	1,0-74,0	***	17,7 ± 8,12
	HS201	68,5 ± 0,71	34,8 ± 8,72	ns	2,0-218,0	***	59,4 ± 33,16
GRAVAI	HS101	2,8 ± 1,06	3,8 ± 1,06	***	2,0-6,0	***	3,6 ± 0,65
	ST102	4,0 ± na	-	na	1,0-5,0	*	3,1 ± 0,74

Rendim	Amb	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
	IV103	3,3 ± 1,06	5,0 ± 0,71	ns	1,5-5,5	**	3,9 ± 0,61
	HS201	4,1 ± 0,12	4,6 ± 0,12	ns	1,7-6,5	***	4,4 ± 0,73
RENDIM	HS101	966,5 ± 649,46	1767,0 ± 1390,17	ns	76,2-6227,1	ns	1018,3 ± 1011,47
	ST102	708,1 ± na	-	na	51,9-599,9	ns	231,1 ± 142,00
	IV103	368,2 ± 311,13	300,3 ± 102,99	ns	94,7-1203,9	*	508,3 ± 258,65
	HS201	7120,5 ± 882,11	1721,8 ± 791,39	ns	25,7-9832,1	***	4027,2 ± 2292,94
	HS301	2136,7 ± 1772,12	137,7 ± na	na	133,1-5357,2	ns	1466,7 ± 1080,71

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); Amb. Ambientes; na No aplicable; - Datos perdidos
*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas
No se tomaron datos de NUMVAI ni GRAVAI en el ambiente HS301

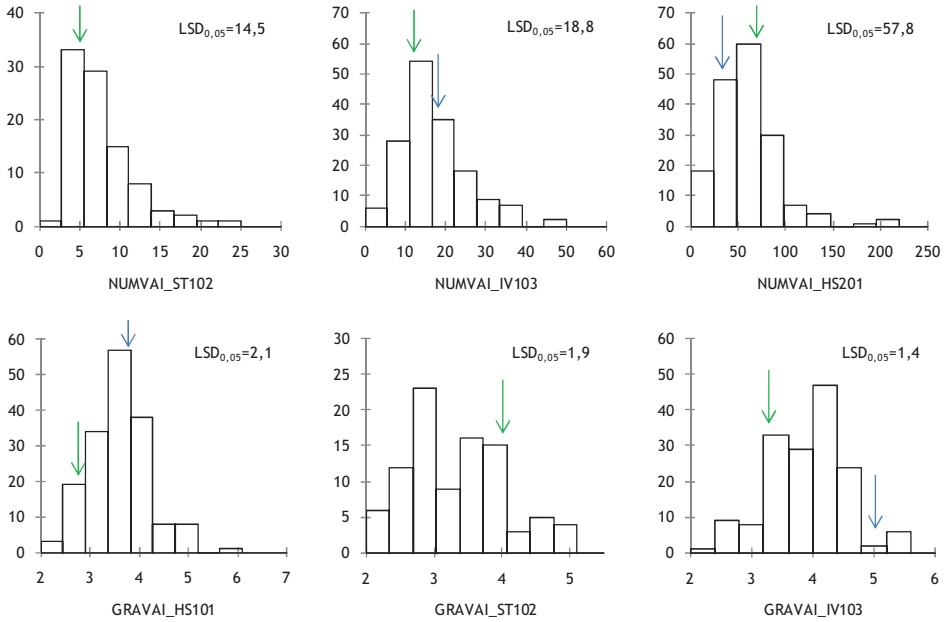

Figura 3.32. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de rendimiento de grano de la población PHA-0419/Matterhorn. Las flechas verde y azul indican el valor de los parentales PHA-0419 y Matterhorn, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

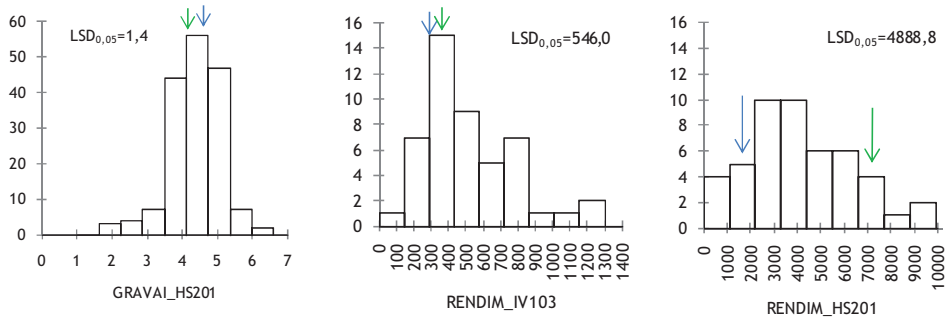

Figura 3.32. Continuación.

3.1.6. Caracteres de calidad física del grano

La calidad de la judía grano incluye un conjunto de cualidades que demandan los consumidores, y que dependen de un gran número de características objetivas, y también subjetivas. Se midieron los caracteres cuantitativos de absorción de agua tras el remojo del grano y dureza del grano tras la cocción, y los cualitativos de grado de cocción e integridad del grano (rotura de la piel y cotiledón).

Las distribuciones de las cuatro poblaciones mostraron ajuste a la normalidad y variación continua para los caracteres de absorción de agua y dureza tras la cocción. En el análisis de la varianza se determinó la presencia de diferencias significativas entre las líneas RIL de las cuatro poblaciones para los caracteres de calidad, al menos en algún ambiente. Los genotipos de Beluga y Matterhorn absorben más agua tras el remojo que los genotipos PHA-0399 y PHA-0419, por lo que sería interesante que las poblaciones RIL mostrasen valores de absorción próximos a Beluga y/o Matterhorn. En el análisis de de las poblaciones se observó una distribución intermedia entre los parentales.

En cuanto a los caracteres cualitativos, el grado de cocción resultó un carácter monomórfico en todas las poblaciones, ya que los cuatro parentales resultaron bien cocidos, por lo que este carácter no se analizó en las RILs. Lo mismo sucedió con el carácter de cotiledones separados tras la cocción, los cuatro parentales mostraron

valores similares de baja separación. Sin embargo, la rotura de la cubierta tras la cocción fue elevada en Matterhorn, Beluga y PHA-0419, y fue baja en PHA-0399, por lo que este carácter se analizó en las poblaciones Beluga/PHA-0399 y Matterhorn/PHA-0399. Este carácter se ajustó a la proporción 3:1 en la población Beluga/PHA-0399, mientras que se ajustó a la proporción 1:1 en Matterhorn/PHA-0399, por lo que el tipo de herencia que lo regula no queda claro.

3.1.6.1. Poblaciones inter-acervos

En las poblaciones inter-acervos, los genotipos PHA-0399 y PHA-0419 no mejoran al acervo genético Andino para la absorción de agua y la integridad después de la cocción, ya que las líneas presentan peores resultados, aunque en la población Beluga/PHA-0399 se encontraron valores algo mejores.

3.1.6.1. Beluga/PHA-0399

En el análisis de la varianza (Tabla 3.21) se detectaron diferencias significativas entre parentales en absorción de agua (HS301), y entre RILs en absorción de agua (IV103) y dureza del grano (HS101).

Las distribuciones de la población (Figura 3.33) mostraron valores intermedios en absorción de agua (IV103), con tendencia hacia Beluga, y en dureza del grano tras la cocción (HS101). Respecto a la integridad del grano (Figura 3.34), la población mostró valores de rotura de la piel tras la cocción con ligera tendencia hacia el parental Beluga (baja integridad). Se comprobó el ajuste a las posibles proporciones esperadas, y se observó un perfecto ajuste a la proporción 3:1 (X^2=3,20, ns), mientras que se observó distorsión en el ajuste a la proporción 1:1 (X^2=5,40, $\alpha \leq 0,05$).

3.1.6.3. PHA-0419/Beluga

En el análisis de la varianza (Tabla 3.22) se determinó la presencia de diferencias significativas entre las RILs en absorción de agua y dureza del grano tras la cocción (HS101).

Las distribuciones de la población (Figura 3.35) presentaron valores intermedios en absorción de agua y expresiones fenotípicas transgresivas en dureza del grano, con gran parte de la población con valores por debajo de la media de los parentales.

Tabla 3.21. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres cuantitativos de calidad física del grano de los genotipos parentales (Beluga y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Beluga/PHA-0399.

Calidad física	Ambientes	Parentales			RIL		
		Beluga	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
ABSORC (%)	HS101	-	87,3 ± na	na	4,7-158,2	ns	85,2 ± 35,35
	IV103	154,7 ± 25,40	40,0 ± 5,73	ns	5,2-180,5	**	105,3 ± 41,35
	HS301	129,2 ± 6,51	40,0 ± 5,73	**	88,2-161,3	ns	126,6 ± 14,50
MEDUR (Shore)	HS101	-	31,6 ± na	na	16,8-71,9	***	41,4 ± 13,05
	IV103	75,3 ± 4,24	66,2 ± 13,08	ns	7,3-82,9	ns	57,4 ± 17,08
	HS301	58,2 ± 15,20	60,6 ± 14,71	ns	44,4-78,3	ns	59,7 ± 8,20

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

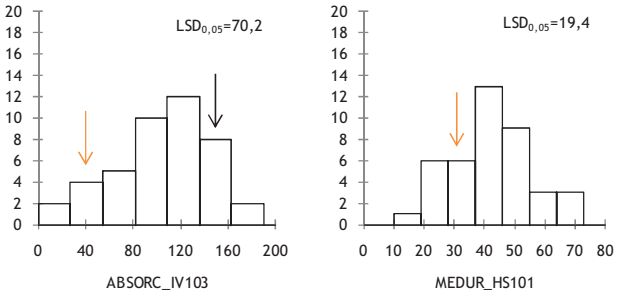

Figura 3.33. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres indicativos de calidad física del grano de la población Beluga/PHA-0399. Las flechas negra y roja indican el valor de los parentales Beluga y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

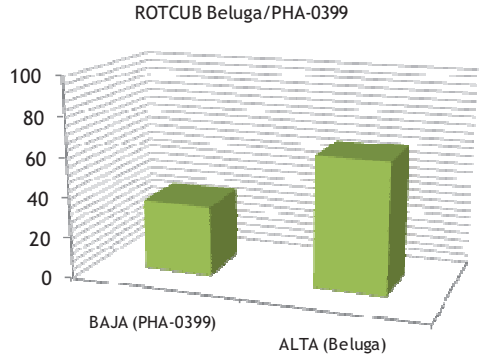

Figura 3.34. Frecuencias relativas (%) de la integridad del grano tras la cocción en la población Beluga/PHA-0399.

Tabla 3.22. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres cuantitativos de calidad física del grano de los genotipos parentales (PHA-0419 y Beluga) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Beluga.

Calidad física	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Beluga	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
ABSORC (%)	HS101	76,1 ± 75,19	196,0 ± 55,28	ns	51,4-236,6	**	139,8 ± 33,53
	ST102	-	215,2 ± na	na	42,5-288,8	ns	164,4 ± 46,86
	HS301	147,9 ± na	137,4 ± 10,20	na	78,3-217,7	ns	144 ± 21,62
MEDUR (Shore)	HS101	22,1 ± 19,02	28,7 ± 0,78	ns	0,0-53,2	*	21,4 ± 12,27
	ST102	-	36,0 ± na	na	0,0-57,6	ns	20,5 ± 11,98
	HS301	46,4 ± na	48,6 ± 8,63	na	18,4-62,6	ns	39,8 ± 9,85

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

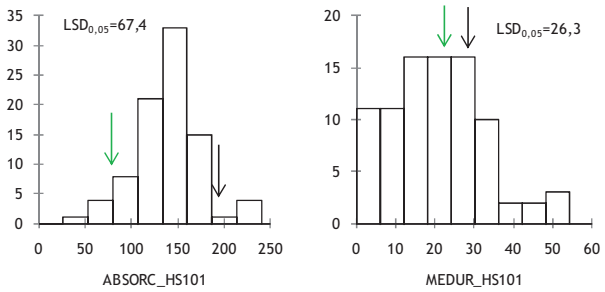

Figura 3.35. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de calidad física del grano de la población PHA-0419/Beluga. Las flechas verde y negra indican el valor de los parentales PHA-0419 y Beluga, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de *p*=0,05).

3.1.6.2. Poblaciones intra-acervos

En estas poblaciones, el genotipo PHA-0399 mejora la dureza de Matterhorn.

3.1.6.2.1. Matterhorn/PHA-0399

En el análisis de la varianza (Tabla 3.23) se determinó la presencia de diferencias significativas entre las líneas RIL en la absorción de agua (HS101 e IV103) y en la dureza del grano tras la cocción (HS101).

La población se ajusta a una distribución normal (Figura 3.36) con curtosis positiva en absorción de agua (HS101), y una tendencia hacia valores próximos a PHA-0399 en la dureza del grano. En cuanto a la integridad del grano (Figura 3.37), mediante la prueba Chi-cuadrado se verificó el perfecto ajuste a la proporción 1:1 (X^2=1,92, ns), contrario a lo que sucedió en Beluga/PHA-0399.

3.1.6.2.2. PHA-0419/Matterhorn

En el análisis de la varianza (Tabla 3.24) se determinó la presencia de diferencias significativas entre las líneas RIL en absorción de agua y dureza del grano (HS101 e IV103).

La población presento una distribución intermedia (Figura 3.38) con curtosis positiva en absorción de agua (HS101), y con ciertas expresiones fenotípicas transgresivas en absorción de agua (IV103) y dureza del grano (HS101 e IV103).

Tabla 3.23. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres cuantitativos de calidad física del grano de los genotipos parentales (Matterhorn y PHA-0399) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población Matterhorn/PHA-0399.

Calidad física	Ambientes	Parentales			RIL		
		Matterhorn	PHA-0399	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
ABSORC (%)	HS101	165,7 ± na	135,8 ± na	na	61,0-204,7	**	139,1 ± 26,24
	IV103	130,7 ± 7,15	-	na	18,9-163,7	***	94,7 ± 40,05
	HS301	142,7 ± 15,48	-	na	72,7-217,3	ns	142,5 ± 22,21
MEDUR (Shore)	HS101	65,2 ± na	50,8 ± na	na	26,1-77,0	**	50,5 ± 10,24
	IV103	58,0 ± 15,63	-	na	17,0-77,5	ns	57,1 ± 13,02
	HS301	38,2 ± 6,15	-	na	20,6-62,6	ns	39,1 ± 7,74

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

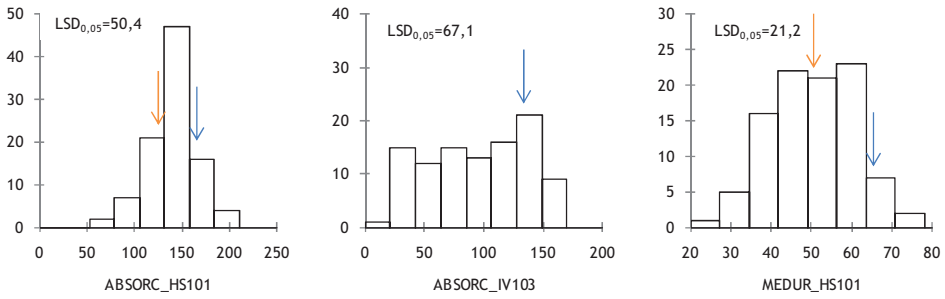

Figura 3.36. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de calidad física del grano de la población Matterhorn/PHA-0399. Las flechas azul y roja indican el valor de los parentales Matterhorn y PHA-0399, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD con un valor de p=0,05).

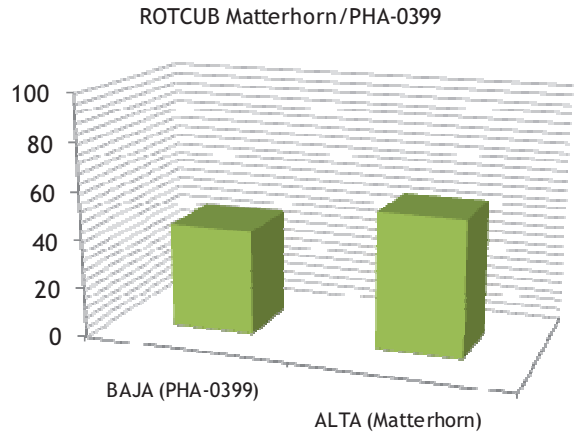

Figura 3.37. Frecuencias relativas (%) de la integridad del grano tras la cocción en la población Matterhorn/PHA-0399.

Tabla 3.24. Análisis de la varianza, medias y desviaciones típicas de los caracteres cuantitativos de calidad física del grano de los genotipos parentales (PHA-0419 y Matterhorn) e intervalos de variación (rangos), medias y desviaciones típicas de las líneas RIL de la población PHA-0419/Matterhorn.

Calidad física	Ambientes	Parentales			RIL		
		PHA-0419	Matterhorn	P_{par}	Rango	P_{RIL}	Media ± SD
ABSORC (%)	HS101	68,0 ± 23,04	143,0 ± 3,85	ns	52,2-224,8	***	128,3 ± 29,98
	IV103	98,0 ± 78,97	109,7 ± 4,85	ns	17,3-175,2	***	93,8 ± 31,90
	ST102	154,7 ± 55,26	-	-	49,5-244,5	ns	140,7 ± 38,76
	HS301	130,5 ± 4,32	270,0 ± na	na	62,2-224,1	ns	141,3 ± 22,17
MEDUR (Shore)	HS101	26,0 ± 15,27	10,8 ± 9,12	ns	0,0-58,3	***	20,6 ± 9,93
	IV103	22,1 ± 31,25	27,1 ± 6,86	ns	0,0-61,7	***	30,4 ± 13,82
	ST102	31,2 ± na	-	-	3,3-56,0	ns	31,2 ± 11,57
	HS301	17,2 ± 2,62	49,6 ± na	na	5,1-58,3	ns	30,6 ± 9,10

Media de dos repeticiones ± desviación típica (SD); na No aplicable; - Datos perdidos

*, **, *** Diferencias significativas entre los dos parentales (P_{par}) o entre líneas (P_{RIL}) con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente; ns No existen diferencias significativas

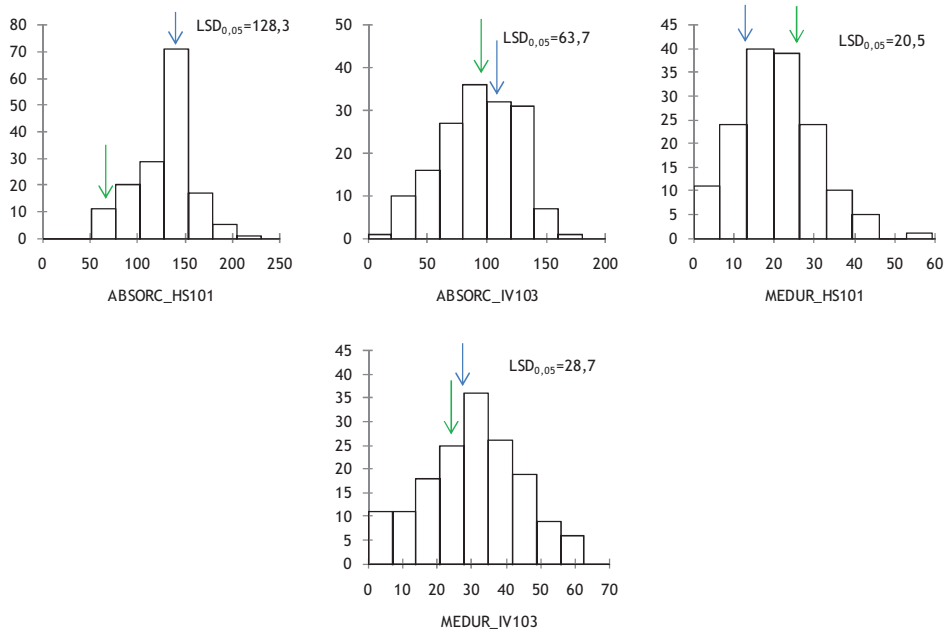

Figura 3.38. Histogramas de distribución de frecuencias (%) de los caracteres de calidad física del grano de la población PHA-0419/Matterhorn. Las flechas verde y azul indican el valor de los parentales PHA-0419 y Matterhorn, respectivamente. Se indica además en cada gráfico el valor de la diferencia mínima significativa (LSD, con un valor de p=0,05).

3.2. Efecto del ambiente e interacción genotipo y ambiente

El análisis de varianza de los caracteres estudiados aporta información sobre la variación existente en los genotipos analizados, pero la variación puede ser debida tanto a efectos genéticos como ambientales. La gran mayoría de los caracteres morfoagronómicos suelen estar controlados por muchos genes o QTLs, y a su vez influenciados por el ambiente, tendiendo a evidenciar distintos grados de interacción entre genotipo y ambiente. La interacción genotipo y ambiente ocurre cuando uno o más genotipos se comportan de manera diferente en distintos ambientes (Falconer, 1981). Las plantas autógamas, como es el caso de la judía, tienden a mostrar un grado elevado de interacción genotipo y ambiente, que les permite una mejor adaptación a

variaciones ambientales y a mantener las variaciones genéticas de las poblaciones (Jain y Marshall, 1967).

A continuación se presentan los resultados de los ANOVAs combinados en las cuatro poblaciones RIL, analizándose los efectos de los ambientes, genotipos e interacciones genotipo por ambiente.

3.2.1. Caracteres de precocidad

En todos los caracteres se obtuvieron coeficientes de determinación elevados, entre 0,65 y 0,92, lo que indica que el modelo aplicado en el ANOVA explica gran parte de la variación existente (Tabla 3.25).

3.2.1.1. Poblaciones inter-acervos

En la población Beluga/PHA-0399 se observaron diferencias significativas entre genotipos y ambientes, y una interacción genotipo y ambiente significativa en todos los caracteres excepto en días a inicio de vaina inmadura y madura, y duración de la floración y madurez fisiológica. En PHA-0419/Beluga se observaron diferencias significativas entre ambientes, en todos los caracteres, y entre genotipos, excepto en la duración de la floración y madurez fisiológica, con una interacción significativa entre genotipo y ambiente en todos los caracteres excepto en días a final de floración y duración de la floración.

3.2.1.2. Poblaciones intra-acervos

En la población Matterhorn/PHA-0399, las diferencias entre ambientes fueron significativas en todos los caracteres excepto en días a primera flor, y entre genotipos en días a nascencia y primera flor, con una interacción genotipo y ambiente significativa en todos los caracteres excepto en duración de la floración y madurez fisiológica. En PHA-0419/Matterhorn, las diferencias entre ambientes y genotipos fueron significativas en todos los caracteres, excepto en días a inicio de vaina inmadura y final de floración, respectivamente, con una interacción significativa entre

genotipo y ambiente en días a nascencia, primera flor, primera vaina seca y período de madurez fisiológica.

Tabla 3.25. Análisis de varianza combinado de los caracteres de precocidad evaluados en las cuatro poblaciones RIL.

Precocidad	Fuentes de variación									
	GL	Amb	GL	Rep(Amb)	GL	Genotipo	GL	Genotipo*Amb	CV (%)	R^2
Beluga/PHA-0399										
NASCEN	5	***	6	ns	63	*	295	***	16,33	0,78
PRIMFLO	5	***	6	*	63	***	292	***	12,21	0,85
FINFLO	4	***	5	ns	63	***	227	***	11,57	0,82
DURFLO	4	***	5	ns	63	ns	227	***	23,35	0,80
INVAIN	5	ns	6	***	63	***	290	***	9,35	0,80
IVAIMAD	5	ns	6	***	63	***	287	***	10,14	0,77
PRIMSEC	5	***	6	**	63	***	253	***	8,78	0,89
DURVAI	5	***	6	ns	63	ns	253	*	23,13	0,86
PHA-0419/Beluga										
NASCEN	4	***	5	***	182	***	705	***	16,14	0,80
PRIMFLO	4	*	5	***	182	***	695	*	12,68	0,70
FINFLO	3	**	4	***	182	***	431	ns	14,31	0,75
DURFLO	3	***	4	***	182	ns	430	ns	35,94	0,78
INVAIN	4	*	5	***	182	***	484	**	9,04	0,74
IVAIMAD	4	**	5	ns	182	***	456	*	8,75	0,70
PRIMSEC	4	***	5	**	182	***	615	**	8,02	0,76
DURVAI	4	**	5	***	182	ns	447	*	24,92	0,83
Matterhorn/PHA-0399										
NASCEN	4	*	5	***	121	*	452	***	15,73	0,75
PRIMFLO	4	ns	5	***	121	*	447	*	17,35	0,66
FINFLO	3	**	4	***	121	ns	327	**	11,11	0,81
DURFLO	3	**	4	***	121	ns	327	ns	21,18	0,83
INVAIN	4	*	5	***	121	ns	435	***	10,99	0,76
IVAIMAD	4	*	5	***	121	ns	320	***	10,22	0,81
PRIMSEC	4	**	5	***	121	ns	417	*	8,72	0,88
DURVAI	4	***	5	***	121	ns	416	ns	21,32	0,92
PHA-0419/Matterhorn										
NASCEN	4	***	5	**	173	*	679	***	12,15	0,91
PRIMFLO	4	**	5	***	173	***	669	***	12,93	0,72
FINFLO	3	**	4	***	173	ns	486	ns	8,51	0,91
DURFLO	3	**	4	***	173	*	486	ns	15,35	0,91
INVAIN	4	ns	5	***	173	**	648	ns	7,33	0,68
IVAIMAD	3	***	4	*	173	**	477	ns	7,56	0,84
PRIMSEC	4	***	5	*	173	***	639	**	5,99	0,90

Precocidad	Fuentes de variación									
	GL	Amb	GL	Rep(Amb)	GL	Genotipo	GL	Genotipo*Amb	CV (%)	R^2
DURVAI	4	***	5	***	173	**	625	*	18,72	0,91

GL Grados de libertad; Amb ambiente; Rep repetición
CV coeficiente de variación; R^2 coeficiente de determinación
*, **, *** Diferencias significativas con *p*=0,05, *p*=0,01 y *p*=0,001 respectivamente
ns No existen diferencias significativas

3.2.2. Caracteres de arquitectura de la planta

Los coeficientes de determinación mostraron valores elevados en todos los caracteres, por encima de 0,80, lo que indica que el modelo propuesto explica gran parte de la varianza existente (Tabla 3.26).

3.2.2.1. Poblaciones inter-acervos

En las poblaciones inter-acervos, se observaron diferencias significativas entre ambientes en todos los caracteres de arquitectura evaluados, excepto en número de ramificaciones de la planta, y altura de la planta en la población PHA-0419/Beluga. Las diferencias entre genotipos fueron significativas en todos los casos, excepto en longitud de internudo, y número de ramificaciones en la población PHA-0419/Beluga. La interacción entre genotipo y ambiente fue significativa en todos los casos excepto en el número de nudos en la población PHA-0419/Beluga.

3.2.2.2. Poblaciones intra-acervos

En las poblaciones intra-acervos, las diferencias significativas entre ambientes y genotipos se observaron para longitud de internudo y, en la población Matterhorn/PHA-0399 para altura de la planta y número de nudos. La interacción genotipo y ambiente resultó significativa en número de nudos y longitud de internudo en la población PHA-0419/Matterhorn, y en longitud de internudo y altura de la planta en Matterhorn/PHA-0399.

Tabla 3.26. Análisis de varianza combinado de los caracteres de arquitectura de la planta evaluados en las cuatro poblaciones RIL.

Arquitectura	Fuentes de variación									
	GL	Amb	GL	Rep(Amb)	GL	Genotipo	GL	Genotipo*Amb	CV (%)	R^2
Beluga/PHA-0399										
NUMNUD	4	***	5	*	63	***	227	*	22,03	0,81
INTERNUD	4	***	5	ns	63	***	226	***	29,12	0,89
ALTPLAN	2	*	3	ns	63	***	118	***	20,25	0,93
RAMIFPLAN	2	ns	3	***	63	***	118	***	14,66	0,82
PHA-0419/Beluga										
NUMNUD	3	***	4	ns	182	**	517	ns	20,66	0,68
INTERNUD	3	**	4	***	182	ns	517	***	34,38	0,86
ALTPLAN	1	ns	2	***	182	***	175	***	38,38	0,84
RAMIFPLAN	1	ns	2	***	182	ns	175	*	30,83	0,71
Matterhorn/PHA-0399										
NUMNUD	3	ns	4	***	121	ns	329	*	21,12	0,68
INTERNUD	3	***	4	ns	121	**	334	*	39,17	0,75
ALTPLAN	1	*	2	ns	120	***	100	ns	22,86	0,69
RAMIFPLAN	1	ns	2	ns	121	ns	115	ns	22,92	0,55
PHA-0419/Matterhorn										
NUMNUD	3	ns	4	***	173	***	491	ns	21,65	0,62
INTERNUD	3	**	4	***	173	*	493	***	37,86	0,88
ALTPLAN	-	-	1	**	168	-	-	-	40,35	0,56
RAMIFPLAN	-	-	1	ns	173	-	-	-	21,27	0,57

GL Grados de libertad; Amb ambiente; Rep repetición; CV coeficiente de variación
R^2 coeficiente de determinación
*, **, *** Diferencias significativas con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente
ns No existen diferencias significativas; - No disponible

3.2.3. Caracteres indicativos de acervo genético

Se obtuvieron coeficientes de determinación elevados, entre 0,64 y 0,87; que indican que la variabilidad está bien explicada por el modelo propuesto (Tabla 3.27).

3.2.3.1. Poblaciones inter-acervos

En las poblaciones inter-acervos existen diferencias significativas entre ambientes y genotipos, excepto en longitud y anchura del foliolo en la población PHA-

0419/Beluga, e interacción genotipo y ambiente significativa en todos los caracteres evaluados.

3.2.3.2. Poblaciones intra-acervos

En ambas poblaciones, las diferencias entre ambientes fueron significativas en todos los caracteres estudiados, excepto en la anchura del foliolo y longitud de la bráctea en la población PHA-0419/Matterhorn. Las diferencias entre genotipos fueron significativas en casi todos los caracteres excepto en la anchura del foliolo. La interacción genotipo y ambiente fue significativa en longitud del pico de la vaina, y anchura del foliolo en la población PHA-0419/Matterhorn.

Tabla 3.27. Análisis de varianza combinado de los caracteres de acervo genético evaluados en las cuatro poblaciones RIL.

Acervo	Fuentes de variación									
	GL	Amb	GL	Rep(Amb)	GL	Genotipo	GL	Genotipo*Amb	CV (%)	R^2
Beluga/PHA-0399										
LONFOL	4	***	5	ns	63	**	226	*	11,24	0,86
ANFOL	4	***	5	*	63	***	226	*	13,41	0,87
LONBRAC	4	**	5	**	63	***	227	***	13,62	0,85
ANBRAC	4	***	5	ns	63	***	227	***	17,80	0,83
LONPIC	4	*	5	**	63	***	227	***	12,58	0,83
PHA-0419/Beluga										
LONFOL	3	ns	4	***	182	ns	519	***	15,08	0,74
ANFOL	3	ns	4	***	182	ns	519	***	18,17	0,70
LONBRAC	3	**	4	***	182	***	517	***	15,38	0,77
ANBRAC	3	**	4	***	182	***	517	***	19,94	0,73
LONPIC	3	***	4	ns	182	***	439	***	19,84	0,81
Matterhorn/PHA-0399										
LONFOL	3	*	4	***	121	*	335	ns	11,29	0,66
ANFOL	3	*	4	***	121	ns	335	ns	13,58	0,73
LONBRAC	3	*	4	**	121	***	248	ns	13,24	0,82
ANBRAC	3	***	4	ns	121	***	248	ns	16,48	0,83
LONPIC	3	**	4	*	121	***	334	*	16,10	0,74
PHA-0419/Matterhorn										
LONFOL	3	**	4	***	173	**	495	ns	9,11	0,76
ANFOL	3	ns	4	***	173	ns	495	*	10,75	0,69
LONBRAC	3	ns	4	***	173	***	491	ns	16,09	0,65
ANBRAC	3	*	4	**	173	***	491	ns	20,09	0,64

Acervo	Fuentes de variación									
	GL	Amb	GL	Rep(Amb)	GL	Genotipo	GL	Genotipo*Amb	CV (%)	R^2
LONPIC	3	**	4	ns	173	***	427	***	19,92	0,77

GL Grados de libertad; Amb ambiente; Rep repetición

CV coeficiente de variación; R^2 coeficiente de determinación; ns No existen diferencias significativas

*, **, *** Diferencias significativas con *p*=0,05, *p*=0,01 y *p*=0,001 respectivamente

3.2.4. Caracteres de tamaño de vaina y grano

En las dimensiones del grano y de la vaina se obtuvieron coeficientes de variación bajos (de 4,53 a 16,10), quizás porque el tamaño de muestra no es representativo y solo se observa una parte de la variación real o quizás debido a la elevada heredabilidad. En ambas poblaciones se observaron diferencias significativas entre ambientes y genotipos e interacción significativa genotipo y ambiente en los caracteres de tamaño (Tabla 3.28).

3.2.4.1. Poblaciones inter-acervos

Se observaron diferencias significativas entre ambientes en las dimensiones de la vaina excepto en la longitud de la vaina en la población PHA-0419/Beluga. Las diferencias entre genotipos fueron significativas en la longitud y anchura de la vaina en la población Beluga/PHA-0399, y en todos los caracteres en la población PHA-0419/Beluga. La interacción entre genotipo y ambiente resultó significativa en todos los casos.

3.2.4.2. Poblaciones intra-acervos

Se observaron diferencias significativas entre ambientes en longitud y anchura de vaina en ambas poblaciones, y entre genotipos en todos los caracteres de tamaño de la vaina excepto en el grosor en la población PHA-0419/Matterhorn. La interacción genotipo y ambiente solo fue significativa en la longitud y grosor de vaina en ambas poblaciones.

Tabla 3.28. Análisis de varianza combinado de los caracteres de tamaño de vaina y grano evaluados en las cuatro poblaciones RIL.

Tamaño	Fuentes de variación									
	GL	Amb	GL	Rep(Amb)	GL	Genotipo	GL	Genotipo*Amb	CV (%)	R^2
Beluga/PHA-0399										
LONVAIN	4	***	5	ns	63	***	227	**	10,16	0,80
ANVAI	4	**	5	*	63	***	227	**	8,67	0,82
GRVAI	4	***	5	ns	63	ns	227	***	11,42	0,80
LOSE	4	***	5	ns	63	***	224	***	4,95	0,92
ANSE	4	***	5	*	63	***	224	***	4,53	0,92
GRSE	4	**	5	***	63	***	224	***	5,69	0,87
MASA100	4	**	5	***	63	***	224	***	12,77	0,89
PHA-0419/Beluga										
LONVAIN	3	ns	4	***	182	***	439	***	11,24	0,78
ANVAI	3	**	4	***	182	***	439	**	9,81	0,82
GRVAI	3	***	4	ns	182	**	439	***	15,39	0,77
LOSE	3	**	4	*	182	***	391	**	6,61	0,86
ANSE	3	**	4	***	182	***	391	*	6,33	0,86
GRSE	3	*	4	***	182	***	391	***	7,83	0,82
MASA100	3	**	4	***	182	***	390	***	16,10	0,86
Matterhorn/PHA-0399										
LONVAIN	3	***	4	ns	121	***	334	*	9,92	0,81
ANVAI	3	**	4	***	121	***	334	ns	10,07	0,82
GRVAI	3	ns	4	***	121	*	334	*	11,61	0,67
LOSE	3	*	4	***	121	***	331	*	4,77	0,90
ANSE	3	**	4	***	121	***	331	*	4,69	0,88
GRSE	3	**	4	**	121	***	331	***	6,77	0,87
MASA100	3	**	4	***	121	***	331	***	14,29	0,87
PHA-0419/Matterhorn										
LONVAIN	3	*	4	***	173	***	427	***	10,26	0,75
ANVAI	3	*	4	***	173	***	427	ns	9,35	0,76
GRVAI	3	ns	4	***	173	ns	427	***	13,39	0,67
LOSE	3	*	4	***	173	***	381	ns	6,52	0,90
ANSE	3	*	4	***	173	***	381	*	5,17	0,87
GRSE	3	*	4	ns	173	***	381	***	7,37	0,77
MASA100	3	*	4	***	173	***	381	***	13,34	0,90

GL Grados de libertad; Amb ambiente; Rep repetición; CV coeficiente de variación

R^2 coeficiente de determinación; ns No existen diferencias significativas

*, **, *** Diferencias significativas con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente

3.2.5. Caracteres de rendimiento del grano

Los coeficientes de variación fueron elevados respecto al número de vainas y rendimiento, lo que puede deberse a que los caracteres están controlados por muchos genes y cuanto mayor sea el número de genes que actúen sobre una característica mayor será la variabilidad (Vallejo y Salazar, 2002). En las cuatro poblaciones se detectaron diferencias significativas entre genotipos e interacción significativa genotipo y ambiente en los tres caracteres asociados al rendimiento evaluados (Tabla 3.29).

3.2.5.1. Poblaciones inter-acervos

Las diferencias entre ambientes fueron significativos para todos los caracteres evaluados en la población Beluga/PHA-0399, mientras que en la población PHA-0419/Beluga solo se observaron diferencias significativas entre ambientes en el número de granos por vaina.

3.2.5.2. Poblaciones intra-acervos

Se observaron diferencias significativas entre ambientes en todos los caracteres de rendimiento evaluados excepto en el número de granos por vaina en la población PHA-0419/Matterhorn.

Tabla 3.29. Análisis de varianza combinado de los caracteres de rendimiento del grano evaluados en las cuatro poblaciones RIL.

Rendimiento	Fuentes de variación									
	GL	Amb	GL	Rep(Amb)	GL	Genotipo	GL	Genotipo*Amb	CV (%)	R^2
Beluga/PHA-0399										
NUMVAI	4	**	5	ns	63	***	186	***	56,09	0,80
GRAVAI	4	**	5	ns	63	***	186	**	18,54	0,84
RENDIM	5	***	6	ns	63	***	252	***	60,88	0,87
PHA-0419/Beluga										
NUMVAI	3	ns	4	***	182	***	421	*	70,55	0,76
GRAVAI	3	**	4	***	182	***	421	*	22,27	0,77
RENDIM	3	ns	4	***	182	***	464	***	72,40	0,79

Rendimiento	Fuentes de variación									
	GL	Amb	GL	Rep(Amb)	GL	Genotipo	GL	Genotipo*Amb	CV (%)	R^2
Matterhorn/PHA-0399										
NUMVAI	3	**	4	**	121	***	329	*	55,61	0,78
GRAVAI	3	***	4	ns	121	***	329	*	18,26	0,81
RENDIM	4	***	5	**	121	**	400	***	51,03	0,90
PHA-0419/Matterhorn										
NUMVAI	3	**	4	***	173	*	408	***	63,57	0,84
GRAVAI	3	ns	4	***	173	***	408	*	18,47	0,77
RENDIM	4	***	5	***	173	**	495	***	78,96	0,86

GL Grados de libertad; Amb ambiente; Rep repetición
CV coeficiente de variación; R^2 coeficiente de determinación
*, **, *** Diferencias significativas con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente
ns No existen diferencias significativas

3.2.6. Caracteres de calidad física del grano

Los coeficientes de determinación elevados (entre 0,74 y 0,90) revelaron que la variabilidad de los caracteres observada es explicada por el modelo propuesto de análisis (Tabla 3.30).

3.2.6.1. Poblaciones inter-acervos

En la población PHA-0419/Beluga se observó diferencias significativas entre ambientes en todos los caracteres, y en la población Beluga/PHA-0399 para la integridad del grano. Las diferencias entre genotipos fueron significativas en absorción de agua y la interacción genotipo y ambiente fue significativa en absorción de agua y dureza tras la cocción en la población Beluga/PHA-0399.

3.2.6.2. Poblaciones intra-acervos

Las diferencias entre genotipos fueron significativas en todos los caracteres, mientras que las diferencias entre ambientes y la interacción genotipo y ambiente fueron significativas en la absorción de agua en la población Matterhorn/PHA-0399, y en la absorción de agua y la dureza del grano en la población PHA-0419/Matterhorn.

Tabla 3.30. Análisis de varianza combinado de los caracteres de calidad física del grano evaluados en las cuatro poblaciones RIL.

Calidad	Fuentes de variación									
	GL	Amb	GL	Rep(Amb)	GL	Genotipo	GL	Genotipo*Amb	CV (%)	R^2
Beluga/PHA-0399										
ABSORC	2	ns	3	***	63	*	85	***	18,40	0,90
MEDUR	2	ns	3	***	63	ns	85	***	19,36	0,87
PHA-0419/Beluga										
ABSORC	2	*	3	ns	182	***	146	ns	19,39	0,78
MEDUR	2	*	3	***	182	ns	162	ns	35,89	0,85
Matterhorn/PHA-0399										
ABSORC	2	*	3	***	121	**	193	***	20,24	0,83
MEDUR	2	ns	3	***	121	***	193	ns	22,30	0,79
PHA-0419/Matterhorn										
ABSORC	3	**	4	***	173	***	415	***	23,74	0,80
MEDUR	3	*	4	**	173	**	408	**	40,92	0,74

GL Grados de libertad; Amb ambiente; Rep repetición
CV coeficiente de variación; R^2 coeficiente de determinación
*, **, *** Diferencias significativas con p=0,05, p=0,01 y p=0,001 respectivamente
ns No existen diferencias significativas

3.3. Correlaciones entre caracteres

Las Tablas 3.31, 3.32, 3.33 y 3.34 muestran las correlaciones entre los caracteres estudiados en las poblaciones RIL Beluga/PHA-0399, Matterhorn/PHA-0399, PHA-0419/Beluga y PHA-0419/Matterhorn, respectivamente. El valor de la correlación entre dos caracteres indica en qué grado y dirección co-varían. La correlación puede deberse a un efecto pleiotrópico (un gen es responsable de efectos fenotípicos sobre caracteres diferentes) o a un ligamiento genético entre genes que afectan a diferentes características.

El mayor número de correlaciones significativas entre caracteres se observó en las poblaciones inter-acervos que intra-acervos. En general, en todas las poblaciones se observó que existen correlaciones significativas y positivas entre los caracteres de precocidad, excepto con días a nascencia, entre las dimensiones de foliolo y bráctea, entre las dimensiones de la vaina y semilla, y entre los caracteres indicativos de

rendimiento. Otros autores encontraron correlaciones entre pares de caracteres pertenecientes al mismo grupo, como Pérez-Vega *et al.* (2010), que encontraron correlaciones entre los caracteres de precocidad, entre caracteres de tamaño de semilla y entre caracteres de calidad, o Checa y Blair (2008) que encontraron correlaciones entre caracteres indicativos de la arquitectura de la planta.

3.3.1. Poblaciones inter-acervos

Se observó una correlación significativa y positiva entre los caracteres de arquitectura de la planta y precocidad, y entre los caracteres indicativos de acervo genético. El número de vainas por planta presentó una correlación significativa y positiva con altura de la planta (r=0,6 - 0,7), y masa de 100 semillas con las dimensiones de vaina y semilla (r=0,5 – 0,8).

3.3.1.1. Beluga/PHA-0399

El carácter de número de ramificaciones de la planta mostró una correlación significativa negativa tanto con los caracteres de precocidad como con los caracteres de arquitectura de la planta (r=-0,4 a -0,8). Con respecto a las dimensiones de vaina y grano, se observó una correlación positiva significativa de la anchura de la vaina con el período de madurez fisiológica (r=0,5), y con las dimensiones del foliolo (r=0,5). Los caracteres de rendimiento del grano mostraron correlaciones significativas positivas con caracteres de precocidad como días a final de floración (r=0,5) y duración de la floración (r=0,5), y con dimensiones de la vaina (r=0,7), aunque los valores de correlación fueron negativos con las dimensiones de la semilla (r=-0,5)

Tabla 3.31. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre 29 caracteres cuantitativos evaluados en la población Beluga/PHA-0399.

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
NASCEN(1)															
PRIMFLO(2)	ns														
FINFLO(3)	ns	0,9**													
DURFLO(4)	ns	0,3*	0,7**												
INVAIN(5)	ns	0,9**	0,9**	0,3*											
IVAIMAD(6)	ns	0,9**	0,8**	0,3*	0,9**										

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
PRIMSEC(7)	0,3*	0,9**	0,8**	0,4**	0,9**	0,9**									
DURVAI(8)	0,3*	0,6**	0,6**	0,3**	0,6**	0,6**	0,9**								
NUMNUD(9)	0,3*	0,8**	0,7**	ns	0,8**	0,8**	0,8**	0,6**							
INTERNUD(10)	ns	0,8**	0,8**	0,4**	0,7**	0,6**	0,8**	0,7**	0,7**						
ALTPLAN(11)	0,3*	0,8**	0,8**	0,5**	0,7**	0,6**	0,8**	0,7**	0,7**	0,8**					
RAMIFPLAN(12)	ns	-0,8**	-0,8**	-0,4**	-0,7**	-0,7**	-0,7**	-0,6**	-0,7**	-0,8**	-0,8**				
LONFOL(13)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,3*	0,4**	ns	0,3*	ns	ns			
ANFOL(14)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,3*	ns	ns	ns	ns	0,9**		
LONBRAC(15)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
ANBRAC(16)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,3*	0,3*	ns	ns	0,9**
LONPIC(17)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,4**	ns	ns	ns	ns
LONVAIN(18)	ns	ns	0,3*	0,3*	ns	ns	ns	ns	ns	0,4**	0,4**	-0,5**	ns	ns	ns
ANVAIN(19)	ns	0,4**	0,4**	0,3*	0,3*	0,3*	0,4**	0,5**	0,5**	0,5**	0,4**	-0,4**	0,5**	0,5**	ns
GRVAI(20)	0,3*	0,3*	ns	ns	ns	ns	0,3*	0,3*	0,3*	0,4**	0,3*	ns	0,3*	0,3*	ns
LOSE(21)	0,5**	ns	ns	ns	ns	ns	0,3*	0,3*	0,3*	ns	ns	ns	0,5**	0,6**	ns
ANSE(22)	0,3*	ns	0,3*	ns	ns	ns	0,4**	0,4**	0,5**	0,3*	0,3*	-0,3*	0,5**	0,5**	ns
GRSE(23)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,4**	0,4**	ns
MASA100(24)	0,3*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,4**	0,3**	ns	ns	0,6**	0,7**	ns
NUMVAI(25)	ns	0,4**	0,5**	0,5**	0,3*	ns	0,3**	0,3*	ns	0,4**	0,7**	0,4**	ns	ns	ns
GRAVAI(26)	ns	0,3*	0,3*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,4**	0,5**	0,4**	ns	ns	ns
REND(27)	ns	0,5**	0,5**	0,3**	0,4**	0,3**	0,4**	ns	0,3*	0,3**	0,5**	0,4**	ns	ns	ns
ABSORC(28)	-0,4*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
MEDUR(29)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
LONPIC(17)	ns													
LONVAIN(18)	ns	ns												
ANVAIN(19)	ns	ns	ns											
GRVAI(20)	ns	ns	ns	ns										
LOSE(21)	ns	0,3*	-0,3*	0,6**	0,4**									
ANSE(22)	ns	ns	ns	0,8**	ns	0,6**								
GRSE(23)	ns	ns	ns	0,3**	ns	0,4*	0,3*							
MASA100(24)	ns	ns	ns	0,6**	0,3**	0,8**	0,7**	0,7**						
NUMVAI(25)	ns	-0,4**	0,4**	ns	ns	-0,3*	ns	0,3*	ns					
GRAVAI(26)	-0,3*	-0,3*	0,7**	ns	ns	-0,5**	-0,3**	ns	-0,3*	0,5**				
REND(27)	ns	-0,3**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,7**	0,4**			
ABSORC(28)	ns	-0,3*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
MEDUR(29)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,3*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	

ns, no significativo (p>0,05); *, p≤0,05; **, p≤0,01

3.3.1.2. PHA-0419/Beluga

Los componentes del rendimiento como número de vainas por planta y rendimiento del grano se correlacionaron significativa y positivamente con la altura de la planta (r=0,6).

Tabla 3.32. Coeficientes de correlación de Pearson (*r*) entre 29 caracteres cuantitativos evaluados en la población PHA-0419/Beluga.

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
NASCEN(1)															
PRIMFLO(2)	ns														
FINFLO(3)	ns	0,6**													
DURFLO(4)	ns	ns	0,7**												
INVAIN(5)	ns	0,7**	0,7**	0,3**											
IVAIMAD(6)	ns	0,6**	0,7**	0,3**	0,7**										
PRIMSEC(7)	ns	0,6**	0,6**	0,2**	0,6**	0,8**									
DURVAI(8)	ns	ns	-0,2*	ns	-0,4**	ns	0,4**								
NUMNUD(9)	ns	0,3**	0,3**	ns	0,3**	0,3**	0,4**	ns							
INTERNUD(10)	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	0,3**	0,3**	0,2**						
ALTPLAN(11)	0,4**	0,5**	0,4**	0,3**	0,4**	0,3**	0,4**	ns	0,3**	0,4**					
RAMIFPLAN(12)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,3**	-0,3**				
LONFOL(13)	0,3**	0,2**	0,2*	ns	0,2*	0,2**	0,4**	0,3**	0,3**	0,4**	0,4**	ns			
ANFOL(14)	ns	0,2*	0,2*	ns	0,2*	0,2**	0,3**	0,2**	0,2**	0,3**	0,3**	ns	0,8**		
LONBRAC(15)	ns	ns	0,3**	0,3**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	-0,2**	0,3**	0,3**	
ANBRAC(16)	ns	ns	0,2**	0,2**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,3**	0,4**	0,9**
LONPIC(17)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2**	ns	ns	ns	ns	ns
LONVAIN(18)	ns	0,2*	0,3**	0,3**	ns	0,3**	0,3**	0,2**	ns	0,3**	0,4**	-0,3**	0,3**	0,2*	ns
ANVAIN(19)	ns	ns	0,2*	0,2*	ns	0,2**	0,3**	0,4**	0,2*	0,2**	0,2*	-0,2*	0,2*	ns	ns
GRVAI(20)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	0,2**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
LOSE(21)	0,2*	ns	ns	ns	ns	0,2**	0,3**	0,4**	0,3**	0,4**	0,3**	-0,4**	0,3**	0,3**	ns
ANSE(22)	ns	ns	0,2*	0,2*	ns	0,3**	0,3**	0,4**	0,2*	0,3**	0,3**	-0,3**	0,2**	ns	ns
GRSE(23)	ns	-0,2**	ns	ns	-0,2*	ns	ns	0,3**	ns	ns	ns	-0,2*	ns	ns	ns
MASA100(24)	0,2*	ns	ns	ns	ns	0,2**	0,4**	0,5**	0,3**	0,4**	0,3**	-0,4**	0,3**	0,2**	ns
NUMVAI(25)	0,4**	0,4**	0,3**	ns	0,3**	0,2**	0,3**	ns	0,3**	0,4**	0,6**	ns	0,3**	0,3**	ns
GRAVAI(26)	ns	0,3**	0,3**	ns	0,2*	0,2*	ns	ns	ns	0,2*	0,2*	ns	ns	0,2*	0,3**
REND(27)	0,3**	0,3**	0,3**	0,2*	0,2**	0,2*	0,3**	ns	0,2*	0,4**	0,6**	-0,2*	0,3**	0,3**	0,2**
ABSORC(28)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
MEDUR(29)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
LONPIC(17)	ns													
LONVAIN(18)	ns	0,3**												
ANVAIN(19)	ns	ns	0,4**											
GRVAI(20)	ns	ns	ns	0,3**										
LOSE(21)	ns	0,4**	0,5**	0,4**	ns									
ANSE(22)	ns	ns	0,5**	0,7**	ns	0,7**								
GRSE(23)	-0,2*	ns	ns	0,4**	0,3**	0,3**	0,3**							
MASA100(24)	ns	0,2**	0,5**	0,6**	ns	0,8**	0,8**	0,5**						
NUMVAI(25)	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	ns	ns	ns					
GRAVAI(26)	0,3**	ns	0,2**	ns	ns	-0,2**	ns	-0,3**	-0,2*	0,2**				
REND(27)	0,2*	ns	0,4**	ns	ns	0,3**	0,3**	ns	0,4**	0,7**	0,2**			
ABSORC(28)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		
MEDUR(29)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,2**	

ns, no significativo (p>0,05); *, p≤0,05; **, p≤0,01

3.3.2. Poblaciones intra-acervos

No se encontraron correlaciones significativas entre los caracteres de precocidad y arquitectura de planta. Además de las correlaciones comunes a todas las poblaciones, como las existentes entre los caracteres de precocidad, entre las dimensiones de foliolo y bráctea, entre las dimensiones de la vaina y semilla, y entre los caracteres indicativos de rendimiento, se observó una correlación significativa y positiva entre las dimensiones de la semilla y el pico de la vaina (r=0,5 - 0,7).

3.3.2.1. Matterhorn/PHA-0399

Las dimensiones de vaina y grano mostraron correlaciones significativas y positivas con componentes del rendimiento como el número de granos por vaina (r=0,6) y negativas con la masa de 100 semillas (r=-0,5).

Tabla 3.33. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre 29 caracteres cuantitativos evaluados en la población Matterhorn/PHA-0399.

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
NASCEN(1)															
PRIMFLO(2)	ns														
FINFLO(3)	-0,3**	0,6**													
DURFLO(4)	-0,2*	-0,2*	0,6**												
INVAIN(5)	ns	0,8**	0,5**	ns											
IVAIMAD(6)	ns	0,7**	0,7**	ns	0,8**										
PRIMSEC(7)	ns	0,7**	0,6**	ns	0,7**	0,8**									
DURVAI(8)	ns	0,3**	0,4**	ns	ns	0,4**	0,8**								
NUMNUD(9)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns							
INTERNUD(10)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*						
ALTPLAN(11)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,4**					
RAMIFPLAN(12)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	ns				
LONFOL(13)	ns	0,2*	ns	ns	0,2*	ns	0,3**	ns	ns	ns	ns	ns			
ANFOL(14)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,3**	ns	ns	0,7**		
LONBRAC(15)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	
ANBRAC(16)	ns	ns	0,2*	ns	ns	0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,9**
LONPIC(17)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
LONVAIN(18)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*
ANVAIN(19)	-0,2*	ns	ns	0,3**	ns	ns	ns	0,2*	ns	0,3**	0,3**	ns	ns	ns	ns
GRVAI(20)	ns	-0,2*	ns	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
LOSE(21)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	ns	ns	ns	ns	ns
ANSE(22)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,3**	0,3**	ns	ns	0,3*	ns
GRSE(23)	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	0,3**	ns	ns	0,2*	-0,2*
MASA100(24)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,3**	0,3**	ns	ns	ns	ns
NUMVAI(25)	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	ns	ns	ns	0,3**	0,3**	ns	ns	ns	ns
GRAVAI(26)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
REND(27)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,3**	ns	ns	ns	ns	ns
ABSORC(28)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	ns	ns	ns	ns
MEDUR(29)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns

	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
LONPIC(17)	ns													
LONVAIN(18)	ns	0,2*												
ANVAIN(19)	ns	ns	ns											
GRVAI(20)	ns	ns	ns	0,3**										
LOSE(21)	ns	0,5**	0,2*	0,3**	ns									
ANSE(22)	ns	0,3**	ns	0,6**	0,3**	0,8**								
GRSE(23)	ns	ns	-0,4**	0,4**	0,4**	ns	0,4**							
MASA100(24)	ns	0,3**	ns	0,5**	0,2*	0,7**	0,8**	0,5**						
NUMVAI(25)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	0,3**					
GRAVAI(26)	ns	ns	0,6**	-0,3**	ns	-0,3**	-0,4**	-0,4**	-0,5**	ns				
REND(27)	ns	ns	0,2**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,6**	ns			
ABSORC(28)	ns	ns	-0,3**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,2*	-0,3**		
MEDUR(29)	ns	ns	ns	ns	0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,3**	

ns, no significativo (p>0,05); *, p≤0,05; **, p≤0,01

3.3.2.2. PHA-0419/Matterhorn

La mayoría de las correlaciones significativas observadas fueron negativas. La longitud de la vaina y semilla, y la masa de 100 granos, se correlacionaron significativa y positivamente con la longitud del pico de la vaina (r=0,5 - 0,7).

Tabla 3.34. Coeficientes de correlación de Pearson (r) entre 29 caracteres cuantitativos evaluados en la población PHA-0419/Matterhorn.

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
NASCEN(1)															
PRIMFLO(2)	ns														
FINFLO(3)	ns	0,5**													
DURFLO(4)	ns	-0,3**	0,6**												
INVAIN(5)	ns	0,7**	0,5**	ns											
IVAIMAD(6)	ns	0,6**	0,7**	0,2*	0,7**										
PRIMSEC(7)	0,2*	0,6**	0,7**	0,2**	0,6**	0,7**									
DURVAI(8)	0,2*	ns	0,4**	0,3**	ns	0,3**	0,7**								
NUMNUD(9)	ns	0,4**	0,2**	ns	0,2**	0,2**	0,3**	0,2*							
INTERNUD(10)	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	0,2**	0,3**						
ALTPLAN(11)	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2**					
RAMIFPLAN(12)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns				
LONFOL(13)	-0,2**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*			
ANFOL(14)	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,7**		
LONBRAC(15)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,2*	-0,2*	ns	ns	ns	ns	
ANBRAC(16)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,9**
LONPIC(17)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,3**	0,4**	0,2*	ns	-0,2*	ns	-0,2**
LONVAIN(18)	0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	0,3**	0,4**	ns	ns	ns	ns	ns
ANVAIN(19)	ns	-0,2*	ns	0,2**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	0,2*	ns
GRVAI(20)	ns	ns	ns	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
LOSE(21)	0,3**	ns	ns	0,2**	ns	ns	0,2*	0,2**	0,4**	0,5**	0,3**	ns	-0,2*	ns	-0,3**
ANSE(22)	ns	-0,2**	ns	0,3**	ns	ns	ns	ns	0,3**	0,4**	0,2**	ns	ns	ns	-0,3**
GRSE(23)	ns	-0,4**	ns	0,3**	-0,2*	ns	-0,2*	ns	-0,2**	ns	ns	ns	ns	ns	ns
MASA100(24)	0,2*	-0,2**	ns	0,3**	ns	ns	ns	0,2*	0,3**	0,5**	0,3**	ns	ns	ns	-0,3**
NUMVAI(25)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	ns	ns	ns	ns	ns
GRAVAI(26)	ns	ns	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,2*	ns	0,2*
REND(27)	ns	ns	-0,2*	ns	ns	ns	-0,2*	-0,2**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
ABSORC(28)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-0,2*	-0,3**	-0,2*	ns	0,2*	ns	ns
MEDUR(29)	ns	0,3**	0,2**	ns	0,2*	ns	0,2*	ns	0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	ns

	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
LONPIC(17)	ns													
LONVAIN(18)	ns	0,5**												
ANVAIN(19)	ns	ns	ns											
GRVAI(20)	ns	ns	ns	0,3**										
LOSE(21)	ns	0,7**	0,6**	0,3**	ns									
ANSE(22)	ns	0,5**	0,4**	0,6**	0,2*	0,8**								
GRSE(23)	ns	ns	-0,2**	0,5**	0,3**	ns	0,3**							
MASA100(24)	ns	0,7**	0,4**	0,4**	ns	0,9**	0,9**	0,3**						
NUMVAI(25)	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns					
GRAVAI(26)	0,2*	-0,2**	0,2**	-0,2*	ns	-0,4**	-0,4**	-0,2*	-0,4**	0,3**				
REND(27)	ns	0,2**	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	0,7**	ns			
ABSORC(28)	ns	-0,3**	-0,3**	ns	ns	-0,3**	ns	ns	-0,3**	ns	ns	-0,2**		
MEDUR(29)	ns	ns	0,2*	ns	0,2*	ns	ns	-0,2*	ns	ns	ns	ns	ns	

ns, no significativo (p>0,05); *, p≤0,05; **, p≤0,01

3.4. Genotipado de los microsatélites

Inicialmente se analizaron 306 marcadores microsatélites (Tabla 2.3; Material y Métodos) con el fin de detectar polimorfismos entre los parentales de las cuatro poblaciones: Beluga, Matterhorn, PHA-0399 y PHA-0419. Los SSRs que resultaron polimórficos entre los dos parentales de cada población se genotiparon en toda la población RIL correspondiente.

Del total de los microsatélites estudiados, 187 resultaron monomórficos y 119 polimórficos en todos o alguno de los parentales. De los 187 marcadores monomórficos, 127 son derivados de c-DNA y 60 genómicos, mientras que de los 119 marcadores polimórficos, 56 son basados en c-DNA y 63 son genómicos. Estos resultados coinciden con lo obtenido por Blair *et al.* (2003) que observó que el porcentaje de polimorfismo es mayor en los marcadores genómicos, debido a que provienen de regiones no codificantes del genoma (como intrones o espacios intergénicos, regiones teloméricas y centroméricas), mientras que los génicos

provienen de regiones codificantes, que en muchas especies son secuencias altamente conservadas. Este hecho se ha observado también en otros cultivos, como el arroz (Cho *et al*., 2000) o el sorgo (Schloss *et al.,* 2002).

Por otro lado, los genotipos PHA-0399 y PHA-0419 muestran fenotipos recombinantes, pero a nivel molecular se comportan como Mesoamericanos, lo que explica que el mayor porcentaje de polimorfismo se haya obtenido en las poblaciones inter-acervos como Beluga/PHA-0399 (33,66 %) y PHA-0419/Beluga (31,70 %), y el menor en las poblaciones intra-acervos como Matterhorn/PHA-0399 (16,67 %) y PHA-0419/Matterhorn (12,75 %).

Por otro lado, algunos loci revelaron la presencia de individuos con alelos de ambos parentales, mayoritariamente en poblaciones inter-acervos, lo que podría indicar una ventaja adaptiva de este genotipo, o mejor dicho, de la región del genoma marcada por estos loci.

Respecto a las regiones del genoma que resultaron conservadas en las cuatro poblaciones RIL, solo un 22 % (26 SSRs) coincidieron en las cuatro poblaciones: BM098, BM142, BM152, BM154, BM160, BM170, BM188, BM229, BMc123, BMc166, BMc248, BMc284, BMc294, BMc367, BMd017, BMd020, BMd028, BMd040, BMd054, BMd055, GATS91, IAC010, IAC001, IAC102, PvBR10 y PvM115.

3.4.1. Poblaciones inter-acervos

3.4.1.1. Beluga/PHA-0399

Del total de los 306 marcadores estudiados, 103 resultaron polimórficos entre los parentales Beluga y PHA-0399, de los cuales 46 son derivados de c-DNA y 57 son genómicos.

Algunos marcadores, que resultaron polimórficos entre los parentales, mostraron patrones prácticamente monomórficos cuando se realizó el genotipado de la población RIL. Así destacan, el marcador BM211 con 98 % de individuos con el alelo

donado por PHA-0399, y el marcador BMc307 con 97 % de individuos con el alelo de PHA-0399. Por otro lado, los marcadores BM188, BMc238, BMc318 y PvM73 revelaron la existencia de individuos portadores de alelos de ambos parentales.

3.4.1.2. PHA-0419/Beluga

En esta población, 97 marcadores resultaron polimórficos entre los parentales, aunque los marcadores polimórficos IAC006 e IAC068 no amplificaron en la descendencia y se excluyeron del análisis, siendo 44 marcadores derivados de c-DNA y 51 genómicos.

Se encontraron marcadores polimórficos entre los parentales que resultaron prácticamente monomórficos entre la descendencia, como BMc284 con un 92 % de individuos portadores del alelo PHA-0419. Además, se observó la presencia de individuos con alelos de ambos parentales en los loci BMc307, BMc335, IAC006 e IAC010.

3.4.2. Poblaciones intra-acervos

3.4.2.1. Matterhorn/PHA-0399

Del total de los 306 marcadores genotipados en los parentales, solamente 51 resultaron polimórficos, y algunos mostraron un patrón casi monomórfico en el genotipado de la descendencia, como es el caso de BM151 con 94 % de individuos con el alelo donado por Matterhorn. Además, el genotipado para el marcador BMc335 evidenció 24 individuos con alelos de ambos parentales.

3.4.2.2. PHA-0419/Matterhorn

En esta población se detectó, el menor nivel de polimorfismo, ya que solo 39 de los 306 marcadores analizados resultaron polimórficos. Además, se observó la existencia de 23 individuos con alelos de ambos parentales para el marcador PV-GAAT001.

3.5. Análisis de ligamiento

La judía común tiene once grupos de ligamiento, que se corresponden con los 11 cromosomas de su genoma, y que cubren una distancia genética de aproximadamente 1200 cM (Freyre *et al*., 1998; Pedrosa-Harand *et al*., 2008).

Previo al análisis de ligamiento, se analizó el ajuste de los marcadores a la segregación Mendeliana esperada (1:1) mediante el test X^2 con un valor de p=0,05. Se asumió que valores de $p \geq 0{,}05$ indican un ajuste aceptable. En todas las poblaciones se observó una elevada distorsión de la segregación esperada de los marcadores (Tablas 3.31 – 3.34), lo que ha sido ampliamente descrito en judía común, en cruzamientos intra e inter-acervos y en cruzamientos entre genotipos silvestres y cultivados (Koinange *et al*., 1996; Freyre *et al*., 1998; Johnson y Gepts, 2002; Blair *et al*., 2003, 2006a, 2010; Ochoa *et al*., 2006; Grisi *et al*., 2007; Hougaard *et al*., 2008; Galeano *et al*., 2009; Hanai *et al*., 2010; García *et al*., 2011).

La distorsión de la segregación es un fenómeno común en el mapeo genético y su ocurrencia varía mucho en función del tipo de población y de los marcadores moleculares empleados (Song *et al*., 2006). Las poblaciones RIL suelen presentar una extrema distorsión en la segregación debido a que han estado expuestas a selección natural a lo largo de varias generaciones durante su desarrollo (Wang *et al*., 2003). La razón para esta distorsión puede estar asociada a regiones genómicas relacionadas con las ventajas adaptativas que fueron seleccionadas durante cada ciclo de generación en el desarrollo de la población de mapeo (Campos *et al.,* 2011). En otros cultivos se ha atribuido a selección esporofítica o genética, a la existencia de genes de incompatibilidad y a selección directa (Xu *et al*., 1997). En judía común se observó que estas regiones no presentan mezcla entre los genes que caracterizan los acervos Andino y Mesoamericano, apoyando la hipótesis de la existencia de una región genómica incompatible entre ambos (Campos *et al*., 2011).

Los marcadores distorsionados se distribuyen en los GLs de dos formas fundamentalmente: i) desviaciones de las proporciones mendelianas esperadas en

numerosos loci individuales hacia uno u otro parental y distribuidas por todos los GLs (Reinisch *et al*., 1994), y ii) marcadores con distorsión hacia el mismo parental y agrupados en pequeñas regiones cromosómicas denominadas SDR ("segregation distortion region", región de distorsión de la segregación) (Byrne *et al*., 1995; Harushima *et al*., 1996; Lu *et al*., 2002; Matsushita *et al*., 2003; Sibov *et al*., 2003). En este último caso, existe una prevalencia de distorsión de la segregación en algunos grupos de ligamiento hacia uno de los parentales, posiblemente debido a que los factores genéticos responsables de ella, se ubican en regiones cromosómicas que se mantienen en la población (Lu *et al*., 2002) y que son responsables de la eliminación selectiva de alelos en respuesta a diferentes condiciones ambientales en las que se cultiva la planta (Xu *et al*., 1997). El agrupamiento de los marcadores con segregación distorsionada, posiblemente refleja la localización de genes que fueron favorecidos por la selección meiótica o selección involuntaria de la población (Hanai *et al.,* 2010).

Los patrones de distorsión en la segregación, probablemente reflejan la ubicación de genes de incompatibilidad o adaptación que influencian la selección en la población (Beebe *et al*., 1998). Estos patrones también han sido asociados a través de múltiples cruces con genes de esterilidad (Xu *et al*., 1997). La segregación distorsionada de los marcadores no los excluye de ser potencialmente informativos para la detección de recombinantes. Por esta razón, se incorporaron al análisis. Según Shizhong (2008), el uso de estos marcadores puede incrementar la saturación de mapeo y el poder estadístico para mapear QTLs.

Por otro lado, las distorsiones en la segregación afectan menos a las fracciones de recombinación entre marcadores codominantes que entre los marcadores dominantes (Lorieux *et al.,* 1995a,b). La distorsión de la segregación observada en los marcadores, no los excluye de ser informativos para detectar recombinación, por este motivo, no se han descartado en el análisis de ligamiento, ya que el uso de marcadores con distorsión podría aumentar la saturación del mapa y el poder de detección de QTLs (Shizhong, 2008).

3.5.1. Poblaciones inter-acervos

En la mayoría de los marcadores que no se ajustaron a la segregación esperada se observó una distorsión predominante hacia los genotipos PHA-0399 y PHA-0419, indicando que se ha favorecido a los genotipos portadores de estos alelos por aportar algún tipo de ventaja adaptiva.

Además del análisis de SSRs, se analizaron una serie de marcadores fenotípicos que mostraron variabilidad entre los genotipos parentales, como son el hábito de crecimiento (*fin*), la forma del foliolo (LOANFOL) y la forma de la semilla respecto al grosor (GROSEM). En la población Beluga/PHA-0399 se analizó también la integridad del grano tras la cocción (ROTCUB).

Se identificaron 14 y 15 GLs en la población Beluga/PHA-0399 y PHA-0419/Beluga, respectivamente. En ninguna de las poblaciones se identificó el GL 4, aunque en ambas se identificó un grupo desconocido (GLA?), con un marcador común, BMc161. En ambas poblaciones se identificó el GL 1 con una longitud similar, por la presencia en él del marcador BMd045 y el gen *fin*, al igual que en otros trabajos publicados (Koinange *et al*., 1996; Papa *et al*., 2005; Blair *et al*., 2003, 2006a; Cichy *et al*., 2009; Pérez-Vega *et al*., 2010; Chavarro y Blair, 2010).

3.5.1.2. Beluga/PHA-0399

El análisis de ligamiento se llevó a cabo con 103 marcadores SSR y cuatro marcadores fenotípicos, el hábito de crecimiento (*fin*), la forma de la hoja (LOANFOL), la forma de la semilla (GROSEM) y la integridad del grano (ROTCUB). De los 107 marcadores analizados, 57 presentaron una distorsión en la segregación esperada con un valor de $p \leq 0{,}01$, mientras que 50 de ellos mostraron un buen ajuste (Tabla 3.35).

Tabla 3.35. Segregación de los marcadores analizados en la población Beluga/PHA-0399.

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
1	*fin*	22	0	38	0	4,27	**
2	LOANFOL	5	0	55	0	41,67	*******
3	GROSEM	8	0	52	0	32,27	*******

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
4	ROTCUB	39	0	21	0	5,40	**
5	BM098	23	0	29	8	0,69	ns
6	BM141	51	1	7	1	33,38	*******
7	BM142	15	0	37	8	9,31	****
8	BM151	3	0	56	1	47,61	*******
9	BM152	21	2	37	0	4,41	**
10	BM153	2	0	56	2	50,28	*******
11	BM154	30	0	24	6	0,67	ns
12	BM157	14	1	31	14	6,42	**
13	BM160	14	5	38	3	11,08	*****
14	BM164	2	0	58	0	52,27	*******
15	BM170	53	0	6	1	37,44	*******
16	BM172	2	0	58	0	52,27	*******
17	BM175	29	4	27	0	0,07	ns
18	BM188	31	10	19	0	2,88	*
19	BM189	18	3	36	3	6,00	**
20	BM202	20	0	40	0	6,67	***
21	BM211	1	0	59	0	56,07	*******
22	BM212	24	0	30	6	0,67	ns
23	BM221	52	2	5	1	38,75	*******
24	BM224	8	0	52	0	32,27	*******
25	BM229	33	0	24	3	1,42	ns
26	BM231	9	0	51	0	29,40	*******
27	BM233	16	0	44	0	13,07	******
28	BM237	16	5	39	0	9,62	****
29	BM238	3	0	57	0	48,60	*******
30	BM240	26	0	34	0	1,07	ns
31	BM251	36	0	24	0	2,40	ns
32	BM265	18	2	35	5	5,45	**
33	BM272	28	0	31	1	0,15	ns
34	BMc123	18	0	42	0	9,60	****
35	BMc150	25	4	31	0	0,64	ns
36	BMc159	13	0	45	2	17,66	*******
37	BMc161	45	8	4	3	34,31	*******
38	BMc166	15	0	44	1	14,25	******
39	BMc168	19	1	38	2	6,33	**
40	BMc172	20	0	40	0	6,67	***
41	BMc182	52	0	8	0	32,27	*******
42	BMc184	24	7	29	0	0,47	ns
43	BMc188	22	0	38	0	4,27	**
44	BMc190	29	0	31	0	0,07	ns
45	BMc201	23	0	35	2	2,48	ns
46	BMc208	28	0	27	5	0,02	ns
47	BMc221	26	0	34	0	1,07	ns

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
48	BMc222	35	8	7	10	18,67	*******
49	BMc238	22	12	25	1	0,19	ns
50	BMc248	25	4	28	3	0,17	ns
51	BMc259	18	4	38	0	7,14	***
52	BMc284	18	1	30	11	3,00	*
53	BMc294	40	0	20	0	6,67	***
54	BMc307	1	1	58	0	55,07	*******
55	BMc316	38	1	18	3	7,14	***
56	BMc318	13	10	33	4	8,70	****
57	BMc353	6	0	51	3	35,53	*******
58	BMc354	30	0	30	0	0,00	ns
59	BMc367	11	0	49	0	24,07	*******
60	BMd002	59	0	1	0	56,07	*******
61	BMd011	29	0	30	1	0,02	ns
62	BMd016	49	0	5	6	35,85	*******
63	BMd017	3	0	56	1	47,61	*******
64	BMd020	26	2	30	2	0,29	ns
65	BMd025	20	3	35	2	4,09	**
66	BMd026	1	0	57	2	54,07	*******
67	BMd028	26	0	34	0	1,07	ns
68	BMd033	2	0	56	2	50,28	*******
69	BMd036	2	0	58	0	52,27	*******
70	BMd040	48	0	12	0	21,6	*******
71	BMd045	21	2	36	1	3,95	**
72	BMd054	40	0	20	0	6,67	***
73	BMd055	13	0	47	0	19,27	*******
74	GATS11B	21	4	27	8	0,75	ns
75	GATS91	24	2	33	1	1,42	ns
76	IAC001	22	0	38	0	4,27	**
77	IAC005	21	1	26	12	0,53	ns
78	IAC006	15	1	32	12	6,15	**
79	IAC010	14	2	31	13	6,42	**
80	IAC013	46	0	14	0	17,07	*******
81	IAC016	9	8	41	2	20,48	*******
82	IAC022	37	5	7	11	20,45	*******
83	IAC023	15	0	45	0	15,00	******
84	IAC024	33	0	26	1	0,83	ns
85	IAC033	22	0	38	0	4,27	**
86	IAC044	30	0	29	1	0,02	ns
87	IAC056	15	6	39	0	10,67	****
88	IAC062	31	1	28	0	0,15	ns
89	IAC066	8	1	51	0	31,34	*******
90	IAC068	18	4	31	7	3,45	*
91	IAC074	8	0	51	1	31,34	*******

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
92	IAC075	12	0	48	0	21,6	*******
93	IAC089	21	0	39	0	5,40	**
94	IAC102	7	0	52	1	34,32	*******
95	PvBR10	20	0	40	0	6,67	***
96	PvBR14	52	0	8	0	32,27	*******
97	PvBR25	29	0	31	0	0,07	ns
98	PvM62	27	0	32	1	0,42	ns
99	PvM73	21	10	28	1	1,00	ns
100	PvM81	7	0	52	1	34,32	*******
101	PvM82	20	0	34	6	3,63	*
102	PvM98	2	0	58	0	52,27	*******
103	PvM115	26	0	31	3	0,44	ns
104	PvM120	30	0	30	0	0,00	ns
105	PVM128	20	0	40	0	6,67	***
106	PV-AG003	10	0	49	1	25,78	*******
107	PV-AT005	11	0	48	1	23,20	*******

A= homocigoto para el alelo del parental Beluga; B= homocigoto para el alelo del parental PHA-0399
H= heterocigoto; - = dato perdido; X^2= valor del test X^2
ns, no significativo; *0,1; **0,05; ***0,01; ****0,005; *****0,001; ******0,0005; *******0,0001

De los 107 marcadores empleados para el análisis de ligamiento, 32 marcadores (29,91 %) se ubicaron en el mapa. El mapa de la población Beluga/PHA-0399 está formado por 14 GLs que cubren en total 203,7 cM, aproximadamente un 17% del total estimado (Figura 3.41). Esta distancia total es pequeña en comparación con otros mapas publicados (Blair *et al*., 2003; Checa y Blair, 2008; Campos *et al*., 2011), debido a una baja saturación de marcadores y al pequeño tamaño de la población (60 individuos). De los 14 GLs, 12 de ellos se identificaron con siete GLs del mapa consenso de judía común mediante comparación de la posición de los marcadores SSR con mapas previamente publicados (Blair *et al*., 2003; Checa y Blair, 2008; Campos *et al*., 2011).

Los GLs 4, 7, 8 y 11 no se identificaron en el presente mapa. El GL 2 apareció fragmentado en dos pequeños grupos (2a y 2b) y un tercer grupo (2c?) que se asumió que pertenece a este grupo ya que se observó el marcador IAC056 ligado al grupo 2 en trabajos recientes (Campos *et al*., 2011). El GL 3? se indica con un interrogante dado

que el marcador BM098 está en el GL 3 del mapa consenso pero el marcador PvM115 aparece normalmente en el GL 2. Se ha adoptado asignar este grupo al 3 por la existencia de mapas donde el marcador BM098 se encuentra en el grupo 3 (Blair *et al*., 2003, 2006a; Checa y Blair, 2008; Pérez-Vega *et al*., 2010). El GL 5 se identificó por el marcador IAC010. El GL 6 se muestra en dos subgrupos, 6a y 6b. El GL 6b, se identificó por el marcador BMc238, que se encontró ligado en este grupo en un trabajo reciente (Blair *et al*., 2010), y por las homologías encontradas con este grupo y el grupo 6 de la población RIL PHA-0419/Beluga analizada en este trabajo, que mostró el marcador IAC001 ligado al marcador PvBR14 (Figura 3.39), y éste a su vez, ligado al BM170, situado en el GL 6 en el mapa consenso. El GL 9 se muestra también en subgrupos: 9a, 9b? y 9c?. Se adoptó asumir que el grupo 9b? se corresponde con el GL 9 ya que durante el análisis se encontraron relaciones estrechas entre los marcadores que lo forman y marcadores ligados al grupo 9. El grupo 9c? se identificó mediante las homologías presentadas con la población PHA-0419/Beluga (Figura 3.39) y por la presencia del marcador IAC033 situado en este grupo por Campos *et al*. (2011). Se identificó también una parte del GL 10 del mapa consenso.

3.5.1.2. PHA-0419/Beluga

Se analizó el ajuste a la proporción mendeliana esperada de los 99 marcadores que resultaron polimórficos entre los parentales (95 SSRs y cuatro marcadores fenotípicos: gen *fin*, LOANFOL, LOANBRAC y GROSEM). De los 99 marcadores, 61 mostraron una severa distorsión en la segregación esperada y 38 mostraron un buen ajuste (Tabla 3.36).

Tabla 3.36. Segregación de los marcadores analizados en la población PHA-0419/Beluga.

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
1	*fin*	116	0	63	0	15,69	*******
2	LOANFOL	110	0	69	0	9,39	****
3	LOANBRAC	58	0	121	0	22,17	*******
4	GROSEM	169	0	10	0	141,23	*******
5	BM098	63	0	108	8	11,84	*****
6	BM141	99	1	45	34	20,25	*******

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
7	BM142	65	0	102	12	8,20	****
8	BM149	96	0	68	15	4,78	**
9	BM152	107	1	52	19	19,03	*******
10	BM153	118	0	38	23	41,03	*******
11	BM154	94	0	45	40	17,27	*******
12	BM157	136	4	20	19	86,26	*******
13	BM160	113	2	49	15	25,28	*******
14	BM164	117	8	49	5	27,86	*******
15	BM170	68	0	53	58	1,86	ns
16	BM172	113	4	62	0	14,86	******
17	BM175	126	2	47	4	36,08	*******
18	BM188	131	0	41	7	47,09	*******
19	BM189	111	9	50	9	23,11	*******
20	BM202	150	2	15	12	110,45	*******
21	BM211	115	3	44	17	31,70	*******
22	BM212	72	0	83	24	0,78	ns
23	BM221	95	10	74	0	2,61	ns
24	BM224	127	1	50	1	33,50	*******
25	BM229	49	0	117	13	27,86	*******
26	BM231	89	3	79	8	0,60	ns
27	BM234	76	8	94	1	1,91	ns
28	BM237	117	8	50	4	26,88	*******
29	BM238	124	2	46	7	35,79	*******
30	BM240	107	0	66	6	9,72	****
31	BM265	102	9	58	10	12,10	*****
32	BM272	89	0	88	2	0,01	ns
33	BMc122	70	14	80	15	0,67	ns
34	BMc123	95	0	82	2	0,95	ns
35	BMc150	80	1	91	7	0,71	ns
36	BMc159	145	6	26	2	82,81	*******
37	BMc161	106	5	59	9	13,39	******
38	BMc166	148	0	31	0	76,47	*******
39	BMc168	123	8	46	2	35,08	*******
40	BMc184	93	5	53	28	10,96	*****
41	BMc190	99	0	77	3	2,75	*
42	BMc201	121	0	57	1	23,01	*******
43	BMc208	117	1	60	1	18,36	*******
44	BMc221	92	3	81	3	0,70	ns
45	BMc238	106	8	64	1	10,38	****
46	BMc248	72	10	95	2	3,17	*
47	BMc259	82	8	83	6	0,01	ns
48	BMc284	165	1	6	7	147,84	*******
49	BMc294	53	4	120	2	25,95	*******
50	BMc307	91	24	63	1	5,09	**

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
51	BMc316	121	4	47	7	32,60	*******
52	BMc318	88	1	84	6	0,09	ns
53	BMc335	54	35	84	6	6,52	**
54	BMc353	117	6	52	4	25,00	*******
55	BMc367	102	2	74	1	4,45	**
56	BMd002	53	4	118	4	24,71	*******
57	BMd007	65	0	107	7	10,26	****
58	BMd011	35	0	129	15	53,88	*******
59	BMd017	77	5	91	6	1,17	ns
60	BMd020	72	1	99	7	4,26	**
61	BMd025	93	4	78	4	1,32	ns
62	BMd026	104	0	73	2	5,43	**
63	BMd028	83	0	87	9	0,09	ns
64	BMd033	81	5	89	4	0,38	ns
65	BMd036	97	0	76	6	2,55	ns
66	BMd040	75	0	98	6	3,06	*
67	BMd045	127	2	46	4	37,92	*******
68	BMd054	74	0	96	9	2,85	*
69	BMd055	112	0	67	0	11,31	*****
70	GATS91	56	2	87	34	6,72	***
71	GATS11B	153	0	22	4	98,06	*******
72	IAC001	67	3	83	26	1,71	ns
73	IAC006	56	31	23	69	13,78	******
74	IAC010	102	24	39	14	28,15	*******
75	IAC013	91	0	88	0	0,05	ns
76	IAC016	105	0	59	15	12,90	******
77	IAC023	101	0	78	0	2,96	*
78	IAC024	98	0	81	0	1,61	ns
79	IAC033	100	1	78	0	2,72	*
80	IAC044	75	2	92	10	1,73	ns
81	IAC056	101	5	42	31	24,34	*******
82	IAC062	97	7	67	8	5,49	**
83	IAC074	83	8	77	11	0,22	ns
84	IAC075	115	0	59	5	18,02	*******
85	IAC089	122	0	54	3	26,27	*******
86	IAC102	85	0	80	14	0,15	ns
87	PvBR10	123	2	49	5	31,84	*******
88	PvBR14	97	1	52	29	13,59	******
89	PvM62	105	0	52	22	17,89	*******
90	PvM73	92	6	49	32	13,11	******
91	PvM81	136	0	42	1	49,64	*******
92	PvM82	105	1	54	19	16,36	*******
93	PvM98	126	9	44	0	39,55	*******
94	PvM115	93	16	68	2	3,88	**

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
95	PvM120	124	10	39	6	44,33	*******
96	PVM128	52	0	124	3	29,45	*******
97	PV-AG003	111	0	64	4	12,62	******
98	PV-GAAT001	135	0	30	14	66,82	*******
99	PV-AT005	77	0	88	14	0,73	ns

A= homocigoto para el alelo del parental PHA-0419; B= homocigoto para el alelo del parental Beluga
H= heterocigoto; - = dato perdido; X^2= valor del test Chi-cuadrado
ns, no significativo; *0,1; **0,05; ***0,01; ****0,005; *****0,001; ******0,0005; *******0,0001

En el análisis de ligamiento se ubicaron 42 marcadores (42,42 %) en el mapa de la población, que está constituido por 15 GLs que cubren un total de 304,6 cM, aproximadamente un 25 % de la distancia total estimada del mapa consenso de judía común (Figura 3.42). De los 15 GLs, 13 de ellos se identificaron con 10 de los 11 GLs del mapa consenso de judía común mediante comparación con mapas previamente publicados (Blair *et al.*, 2003; Checa y Blair, 2008; Campos *et al.*, 2011). Se identificaron dos pequeñas porciones del GL 1, que se denominaron 1a y 1b. El GL 2 se muestra fragmentado en dos subgrupos que se denominaron 2a y 2b. Aunque en diversas publicaciones el marcador BM189 aparece ligado al grupo 8, en esta población apareció ligado al marcador BMd036, y se asumió que juntos forman una pequeña porción del GL 3, de acuerdo con Checa y Blair (2008). Se identificaron los GLs 5 y 7 con dos marcadores en cada uno de ellos, lo que coincide con Blair *et al.* (2003) y Checa y Blair (2008). El GL 6 se identificó mediante el marcador BMc238 y mediante las homologías observadas entre éste y el grupo 6 de las restantes poblaciones (Figura 3.39), y se ubicó un marcador, IAC001, que no se había identificado en mapas de ligamiento de judía común anteriores. En el GL 8 se localizaron los marcadores BMc353 y BMc316. El GL 9 se muestra fragmentado en dos subgrupos, 9a y 9b, y en ellos también se ubicaron los marcadores BMc184, en el grupo 9a, y BMc221, en el grupo 9b. Se identificó una pequeña porción del GL 10, con la integración del BMc159. El GL 11 también muestra la localización de un marcador, BMc307, que no se había ubicado en ningún mapa de ligamiento de judía común hasta el momento.

3.5.2. Poblaciones intra-acervo

En la mayoría de los marcadores que mostraron distorsión de la segregación se observó una tendencia hacia los alelos Mesoamericanos procedentes del parental Matterhorn, más acusada en la población Matterhorn/PHA-0399, que resultó ser en la que se ha encontrado una mayor distorsión en la segregación. En el análisis de ligamiento se incluyó el genotipado del hábito de crecimiento (gen *tor*). Se analizó la forma del foliolo (LOANFOL) y la forma de la semilla (FORSEM). Además, en la población Matterhorn/PHA-0399 se realizó el genotipado de la integridad del grano (ROTCUB) y en PHA-0419/Matterhorn, la forma de la bráctea (LOANBRAC).

Se identificaron ocho y cinco GLs en las poblaciones Matterhorn/PHA-0399 y PHA-0419/Matterhorn, respectivamente. Se identificó el GL 2 en ambas poblaciones, con una buena cobertura de marcadores. El GL 4 se identificó en la población Matterhorn/PHA-0399 debido a las homologías que presentó con la población PHA-0419/Matterhorn, la cual presenta dos marcadores de la serie BMc (Blair *et al*., 2009b) ligados al marcador X57002 (PV-GAAT001) localizado en el GL 4 en el mapa consenso. Se identificaron también pequeños fragmentos correspondientes a los GLs 5 y 6 en ambas poblaciones, y en este último se localizó el gen *tor*, que no se encontró ubicado en estudios anteriores.

3.5.2.1. Matterhorn/PHA-0399

Se llevó a cabo el análisis del ajuste de la segregación de los 55 marcadores que resultaron polimórficos en esta población (51 SSR y cuatro marcadores fenotípicos). Del total de SSRs polimórficos, 32 de ellos mostraron una severa distorsión de la segregación ($p \leq 0{,}01$), mientras que los 23 restantes mostraron un buen ajuste (Tabla 3.37).

Tabla 3.37. Segregación de los marcadores analizados en la población Matterhorn/PHA-0399.

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
1	*tor*	60	0	58	0	0,03	ns

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
2	LOANFOL	44	0	74	0	7,63	***
3	FORSEM	82	0	36	0	17,93	*******
4	ROTCUB	66	0	51	1	1,92	ns
5	BM098	84	0	30	4	25,58	*******
6	BM141	63	1	53	1	0,86	ns
7	BM142	64	0	48	6	2,29	ns
8	BM149	56	0	58	4	0,04	ns
9	BM151	111	0	6	1	94,23	*******
10	BM152	44	5	68	1	5,14	**
11	BM153	39	0	74	5	10,84	*****
12	BM154	58	3	48	9	0,94	ns
13	BM160	73	0	40	5	9,64	****
14	BM170	71	4	34	9	13,04	******
15	BM188	45	0	69	4	5,05	**
16	BM229	96	0	17	5	55,23	*******
17	BM233	45	0	73	0	6,64	***
18	BM234	39	8	70	1	8,82	****
19	BMc122	49	10	57	2	0,60	ns
20	BMc123	42	1	73	2	8,36	****
21	BMc166	9	0	108	1	83,77	*******
22	BMc172	28	0	89	1	31,80	*******
23	BMc182	99	0	18	1	56,08	*******
24	BMc222	50	10	58	0	0,59	ns
25	BMc240	55	10	47	6	0,63	ns
26	BMc248	56	6	54	2	0,04	ns
27	BMc284	107	2	9	0	82,79	*******
28	BMc294	59	3	54	2	0,22	ns
29	BMc316	68	7	41	2	6,69	***
30	BMc318	47	5	64	2	2,60	ns
31	BMc335	29	24	65	0	13,79	******
32	BMc367	43	1	72	2	7,31	***
33	BMd016	96	4	14	4	61,13	*******
34	BMd017	36	4	72	6	12,00	*****
35	BMd020	57	2	55	4	0,04	ns
36	BMd028	69	0	46	3	4,60	**
37	BMd040	64	0	53	1	1,03	ns
38	BMd054	92	0	23	3	41,40	*******
39	BMd055	110	0	8	0	88,17	*******
40	GATS11B	90	9	19	0	46,25	*******
41	GATS91	57	2	52	7	0,23	ns
42	IAC001	53	1	56	8	0,08	ns
43	IAC005	58	5	46	9	1,38	ns
44	IAC010	48	14	47	9	0,01	ns
45	IAC022	75	0	43	0	8,68	****

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
46	IAC066	40	0	75	3	10,65	****
47	IAC089	94	0	24	0	41,53	*******
48	IAC102	41	1	71	5	8,04	****
49	PvBR10	81	0	36	1	17,31	*******
50	PvBR14	93	0	24	1	40,69	*******
51	PvBR25	54	0	64	0	0,85	ns
52	PvM79	99	0	19	0	54,24	*******
53	PvM82	60	0	46	12	1,85	ns
54	PvM115	42	1	72	3	7,89	****
55	PV-GAAT001	8	3	104	3	82,29	*******

A= homocigoto para el alelo del parental Matterhorn; B= homocigoto para el alelo del parental PHA-0399
H= heterocigoto; - = dato perdido; X^2= valor del test Chi-cuadrado
ns, no significativo; *0,1; **0,05; ***0,01; ****0,005; *****0,001; ******0,0005; *******0,0001

De los 55 marcadores empleados para el análisis de ligamiento, 22 marcadores se ubicaron en el mapa (40,00 %), que cubren un total 184,5 cM, aproximadamente un 15 % de la distancia total estimada del mapa consenso de judía común (Figura 3.43). De los ocho GLs identificados, siete de ellos se identificaron con seis GLs del mapa consenso de judía común mediante comparación con mapas previamente publicados (Blair *et al*., 2003; Checa y Blair, 2008; Campos *et al*., 2011). En este mapa no se identificaron los GLs 1, 3, 7, 9 ni 11, aunque se obtuvo un grupo no identificado (GLA?) que quizás sea parte de alguno de ellos. El GL 2 está formado por siete marcadores, cinco de ellos en el mapa consenso (Blair *et al*., 2003), a los que hay que añadir dos marcadores de la serie BMc (Blair *et al*., 2009b), BMc123 que ya fue identificado por Blair *et al*. (2011) en este grupo, y el marcador BMc367 situado por primera vez. Los marcadores BMc248 y BMc294 se situaron en un mapa de ligamiento por primera vez, ambos en el GL 4. El GL 6 está formado por dos subgrupos, 6a y 6b. El GL 6b, que cuenta con dos marcadores fenotípicos (LOANFOL y *tor*) se identificó por las homologías encontradas con las restantes poblaciones. Se asumió que el grupo 8 corresponde al GL 8 gracias a las homologías encontradas con este grupo y el grupo 8 de la población PHA-0419/Beluga (Figura 3.39) y por encontrarlo ligado a este grupo en el trabajo de Frei *et al*. (2005). El marcador BMc316 se localizó por primera vez en un mapa de ligamiento. Además, se identificó

una porción del GL 10 al que se le ha añadido un "?" ya que además de presentar el marcador GATS11B, lo que coincide con la mayoría de mapas publicados, éste mostró ligamiento con el marcador BM151, que en otros mapas se ha localizado en el GL 8 (Blair *et al*., 2003, 2006a, 2011).

3.5.2.2. PHA-0419/Matterhorn

El análisis de ligamiento se llevó a cabo con los 43 marcadores que mostraron polimorfismo entre los parentales (39 SSR y cuatro marcadores fenotípicos). En el estudio del ajuste de la segregación de los marcadores a las proporciones mendelianas esperadas se observó que 35 marcadores mostraron elevada distorsión, mientras que 8 mostraron un buen ajuste a lo esperado (Tabla 3.38). La segregación del gen *tor* y FORSEM mostraron distorsión hacia el parental recombinante, mientras que en la forma del foliolo y de la bráctea, la distorsión fue hacia Matterhorn.

Tabla 3.38. Segregación de los marcadores analizados en la población PHA-0419/Matterhorn.

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
1	*tor*	102	0	68	0	6,80	***
2	LOANFOL	57	0	113	0	18,45	*******
3	LOANBRAC	40	0	130	0	47,65	*******
4	FORSEM	112	0	58	0	17,15	*******
5	BM098	73	0	97	0	3,39	*
6	BM142	81	0	71	18	0,66	ns
7	BM149	25	0	138	7	78,34	*******
8	BM151	105	0	42	23	27,00	*******
9	BM152	7	1	134	28	114,39	*******
10	BM154	52	6	100	12	15,16	*******
11	BM160	50	0	102	18	17,79	*******
12	BM170	89	3	56	22	7,51	***
13	BM188	106	0	61	3	12,13	******
14	BM211	50	0	114	6	24,98	*******
15	BM229	59	0	101	10	11,02	*****
16	BM231	53	0	117	0	24,09	*******
17	BM251	82	0	74	14	0,41	ns
18	BMc123	85	0	46	39	11,61	*****
19	BMc166	134	0	31	5	64,30	*******
20	BMc188	61	0	96	13	7,80	***
21	BMc240	87	4	54	25	7,72	***

N	Locus	A	H	B	-	X^2	Significación
22	BMc248	88	6	65	11	3,46	*
23	BMc284	95	8	60	7	7,90	****
24	BMc294	98	6	60	6	9,14	****
25	BMc354	33	0	131	6	58,56	*******
26	BMc367	103	4	60	3	11,34	*****
27	BMd007	20	0	141	9	90,94	*******
28	BMd016	68	8	72	22	0,11	ns
29	BMd017	100	5	60	5	10,00	****
30	BMd020	103	2	47	18	20,91	*******
31	BMd026	26	2	140	2	78,29	*******
32	BMd028	90	0	77	3	1,01	ns
33	BMd040	62	0	105	3	11,07	*****
34	BMd054	101	0	59	10	11,02	*****
35	BMd055	38	0	132	0	51,98	*******
36	GATS91	53	5	95	17	11,92	*****
37	IAC010	142	4	8	16	119,71	*******
38	IAC001	92	4	52	22	11,11	*****
39	IAC102	78	2	71	19	0,33	ns
40	PvBR10	78	3	61	28	2,08	ns
41	PvM79	48	0	116	6	28,20	*******
42	PvM115	94	1	58	17	8,53	****
43	PV-GAAT001	90	23	54	3	9,00	****

A= homocigoto para el alelo del parental PHA-0419; B= homocigoto para el alelo del parental Matterhorn
H= heterocigoto; - = dato perdido; X^2= valor del test X^2
ns, no significativo; *0,1; **0,05; ***0,01; ****0,005; *****0,001; ******0,0005; *******0,0001

De los 43 marcadores empleados en el análisis de ligamiento, 18 marcadores (41,86 %) se ubicaron en el mapa y cubren un total de 182,1 cM, aproximadamente un 15 % de la distancia total estimada del mapa consenso de judía común (Figura 3.45). Los cinco GLs se identificaron con cinco de los 11 GLs del mapa consenso de judía común. El GL 2 consta de siete marcadores, tres de ellos ligados a este grupo en el mapa consenso (Blair *et al*., 2003), a los que hay que añadir dos marcadores de la serie BMc (Blair *et al*., 2009b), un marcador de la serie PvBR (Buso *et al*., 2006), PvBR10, que se sitúa por primera vez en un mapa de ligamiento, y un marcador fenotípico de la forma de la semilla (FORSEM). El GL 9? se identificó por el marcador BM141, aunque el ligamiento no fue suficiente para la representación del mapa.

3.5.3. Mapa de ligamiento integrado

Un mapa de ligamiento genético bien saturado es fundamental para la mejora genética de plantas y para el conocimiento genético y la interpretación de los procesos evolutivos y adaptivos, ya que permite tanto la identificación de QTLs como la comprensión de la diversidad genética y la estructura del genoma de una determinada especie.

El mapa consenso desarrollado en judía común (Freyre *et al.*, 1998) integró la información de marcadores asignados en una población común (BAT93/JaloEEP558), en la cual los datos de la segregación de 563 marcadores se combinaron en un mapa único de referencia que cubre una distancia genética total de 1200 cM. Desde entonces, se desarrollaron multitud de mapas de ligamiento de judía común, sin embargo, la información tiende a ser baja dada la limitada transferibilidad de los marcadores moleculares empleados y el bajo número de marcadores localizados. Esta es una limitación para la realización de estudios comparativos del genoma y para el intercambio de información a través de mapas diferentes. Por lo tanto, el establecimiento de mapas de referencia podría constituir una herramienta importante para integrar la información obtenida a través de diversos estudios genéticos. El desarrollo de un mapa genético de referencia para judía común basado en marcadores más informativos, con una cobertura amplia del genoma y con transferencia a otras poblaciones, ayudaría a establecer correlaciones entre los mapas basados en estudios independientes. Dicha información podría fácilmente ser utilizada para guiar los análisis de QTLs basados en el uso de marcadores localizados en regiones de interés en el mapa genético. Dado que en este estudio se han empleado los mismos marcadores SSR para construir el mapa de ligamiento de cada población, y dichas poblaciones comparten los genotipos parentales en diferentes combinaciones, se procedió al desarrollo de un mapa de ligamiento integrado con todas ellas (Figura 3.40).

Se analizaron las homologías presentes entre los GLs (Figura 3.39) y se observó que en el GL 2, los marcadores BMd017 y GATS91 se identificaron en las cuatro poblaciones. El GL 1 se identificó en las poblaciones inter-acervos, con el gen *fin* y el marcador BMd045. Las homologías del GL 4 se representaron entre las poblaciones intra-acervos, ya que este grupo no se identificó en las poblaciones inter-acervos. Respecto al GL 5, se presenta fragmentado en dos subgrupos: el grupo 5a que muestra homologías con las poblaciones inter-acervos y el grupo 5b que muestra homologías con las poblaciones intra-acervos. En el GL 6 se observan homologías entre las cuatro poblaciones y el gen *tor* se identificó en las poblaciones intra-acervos. En el GL 8 las homologías se encontraron entre las poblaciones Matterhorn/PHA-0399 y PHA-0419/Beluga. El GL 9 se muestra en tres subgrupos: los subgrupos 9a y 9b que muestran homologías con las poblaciones inter-acervos, mientras que el subgrupo 9c muestra homologías entre Beluga/PHA-0399 y PHA-0419/Matterhorn. En el GL 10 se muestran homologías existentes entre las poblaciones a excepción de PHA-0419/Matterhorn donde este grupo no se identificó. Además, se muestra la homología existente en un GL no identificado que se detectó en las poblaciones inter-acervos.

El mapa integrado (Figura 3.40), tras el análisis de homologías entre las poblaciones, se construyó con un total de 49 SSR, con una media de cinco marcadores por GL. Se obtuvieron nueve GLs y ocho de ellos se identificaron con los grupos 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9 y 10 del mapa consenso de judía común. Un pequeño grupo (GL?) formado por dos marcadores de la serie BMc no pudo identificarse. La distancia total del mapa integrado fue de 329,2 cM, un 27,4 % de la longitud total estimada del mapa consenso y la longitud media por GL fue de 36,6 cM. El número de marcadores por grupo varió desde 2 (GL 1, GL?) hasta 12 (GL 9). Los GLs 5 y 9 se muestran en subgrupos, quizás una mayor saturación con marcadores permitiría la unión de estos subgrupos.

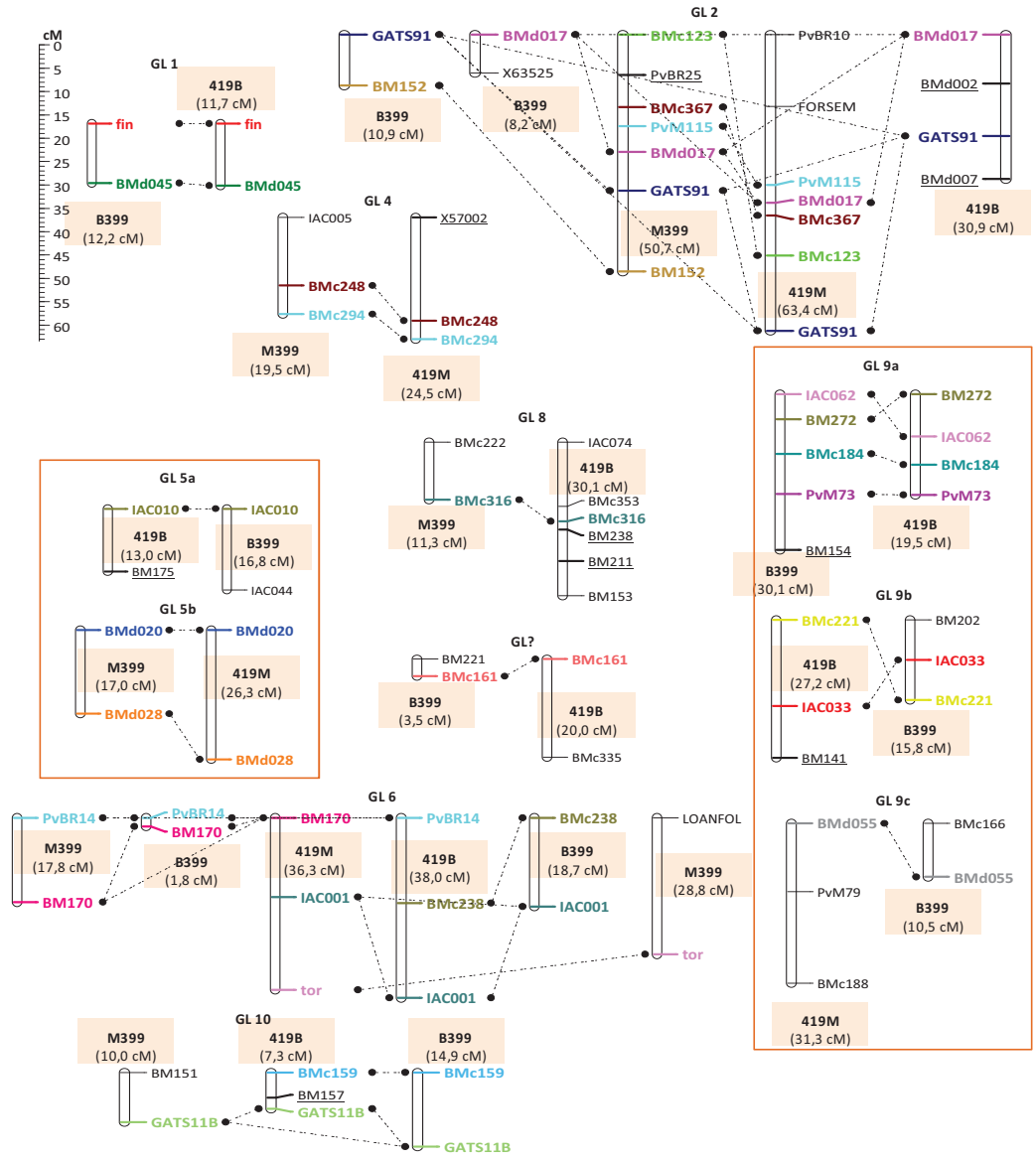

Figura 3.39. Mapa de ligamiento mostrando las homologías existentes entre las cuatro poblaciones. Los SSRs entre los que existen homologías se muestran en diferentes colores, unidos por una línea de puntos. En cada GL se indica en un recuadro la población RIL a la que pertenece cada grupo y la longitud en cM.

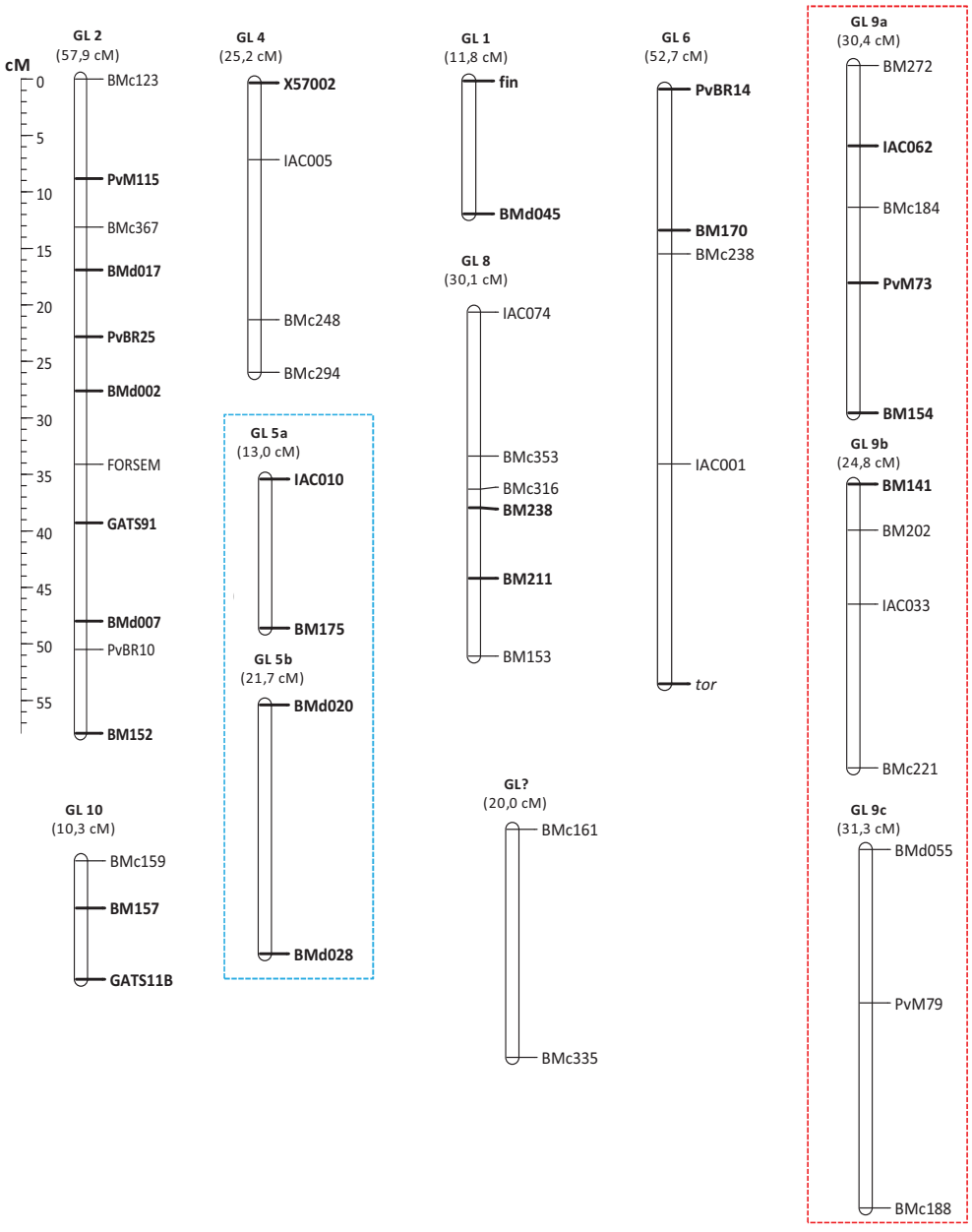

Figura 3.40. Mapa de ligamiento integrado de las cuatro poblaciones RIL. Los GLs 2 y 6 proceden de la integración de las cuatro poblaciones.

3.6. Identificación de QTLs

Se detectaron QTLs significativos para alguno de los caracteres morfoagronómicos y de calidad estudiados, aunque algunos de los QTLs no se detectaron en todos los ambientes (Tablas 3.39-3.42). Los QTLs que se detectaron en la misma región genómica en dos o más ambientes se consideraron el mismo QTL y se nombraron de la misma manera. La inconsistencia entre ambientes se ha observado en otros estudios realizados en judía (Tar'an *et al.*, 2002; Beattie *et al.*, 2003; Blair *et al.*, 2006a; Checa y Blair, 2008; Pérez-Vega *et al.*, 2010). De acuerdo a estos estudios y a los resultados obtenidos en este trabajo, se observa que aquellos QTLs con mayor efecto aditivo y con la correspondiente mayor proporción de varianza fenotípica explicada, son más consistentes entre ambientes, mientras que aquellos QTLs detectados en un solo ambiente muestran valores de LOD y de R^2 más bajos. Un ejemplo es el QTL *pf1.1* mapeado en el GL 1 de la población Beluga/PHA-0399, detectado en cinco ambientes, que presentó valores de LOD comprendidos entre 4,59 y 14,38 y explicó una proporción de varianza que varió desde 35,10 hasta 66,80 %. El QTL *gse2.1* mapeado en el GL 2 de la población Matterhorn/PHA-0399 se detectó en tres ambientes, con valores de LOD comprendidos entre 3,91 y 6,19 y explicó entre un 16,20 y un 23,40 % de la varianza fenotípica observada.

El QTL *lse2.1* mapeado en el GL 2 de la población PHA-0419/Matterhorn se detectó en cuatro ambientes, con valores de LOD que variaron desde 8,25 hasta 10,54 y explicó entre un 20,80 y un 25,00 % de la varianza fenotípica observada. La consistencia de QTLs asociados a caracteres de tamaño del grano en varios ambientes puede estar evidenciando la elevada heredabilidad de estos caracteres.

En muchas ocasiones, los QTLs presentan localizaciones solapadas en el mismo GL, formando clústeres de QTLs, como se observó en algún caso en este estudio. La existencia de clústeres de QTLs que controlan diferentes caracteres está muy relacionada con las correlaciones positivas encontradas entre pares de caracteres (Tablas 3.31-3.34), y se ha encontrado en otros estudios (Tsai *et al.*, 1998; Tar'an *et*

al., 2002; Beattie *et al*., 2003; Blair *et al*., 2006a: Pérez-Vega *et al*., 2010; Chavarro y Blair, 2010). La existencia de estos clústeres de QTLs puede explicarse debido a la presencia de genes estrechamente ligados o debido a efectos pleiotrópicos de genes individuales (Aastveit y Aastveit, 1993), lo que podría explicar los casos de clústeres de QTLs de caracteres diferentes. En otras ocasiones, se han detectado QTLs con la misma localización pero con dirección alélica opuesta, como el caso del QTL *nr1.1* en la población Beluga/PHA-0399, que controla en número de ramificaciones y que debido a la contribución genética del parental Beluga se correlaciona negativamente con los otros QTLs de arquitectura de la planta (*lin1.1*, *nn1.1* y *alp1.1*) afectados por la acción alélica de PHA-0399.

3.6.1. Poblaciones inter-acervos

En las poblaciones inter-acervos se identificaron QTLs correspondientes a caracteres de precocidad, arquitectura de la planta, acervo genético, tamaño de vaina y grano, y rendimiento.

En ambas poblaciones se detectó un clúster de QTLs en el GL 1, próximo al marcador fenotípico *fin*, que controla el hábito de crecimiento (Koinange *et al*., 1996; Park *et al*., 1999). El gen *fin* se ubicó próximo al marcador BMd045, en la misma región donde otros autores han encontrado QTLs relacionados con el hábito de crecimiento y diversos caracteres relacionados con la precocidad (Pérez-Vega *et al*., 2010; Chavarro y Blair, 2010). El QTL *alp1.1* (altura de la planta), detectado en el GL 1 en ambas poblaciones y en varios ambientes, explicó una proporción de la varianza fenotípica observada de 39,75 % en PHA-0419/Beluga y de 76,87 % en Beluga/PHA-0399. De acuerdo con todos los QTLs encontrados en esta región, parece que el gen *fin* explica la variación existente en caracteres de precocidad, hábito de crecimiento y arquitectura de la planta, a pesar de que la altura de la planta parece estar controlada por otros genes (Tar'an *et al*., 2002; Checa y Blair, 2008).

3.6.1.1. Beluga/PHA-0399

Se identificaron 37 QTLs significativos en la población Beluga/PHA-0399 (Tabla 3.39). Los QTLs se identificaron en los GLs 1, 2a, 2c, 5, 10 y también en dos grupos desconocido denominados GLA? Y GLB?, como puede observarse en la Figura 3.41. El GL con el mayor número de QTLs fue el GL 1, en el que se identificaron 23 QTLs, mientras que en el grupo 2a solo se detectó un QTL significativo. No se detectaron QTLs en los GLs 2b, 3?, 6a, 6b, 9a, 9b ni 9c.

3.6.1.1.1. Precocidad

Se mapearon un total de 13 QTLs asociados a caracteres de precocidad, 11 de ellos localizados en el GL 1 y los dos restantes en el GL 5 (Tabla 3.39), lo que coincide con otros autores que identificaron QTLs asociados a la precocidad en el GL 1 (Papa *et al*., 2005; Blair *et al*., 2006a; Pérez-Vega *et al*., 2010; Chavarro y Blair, 2010; Wright y Kelly, 2011) y 5 (Blair *et al*., 2006a; Wright y Kelly, 2011).

El pico (LOD máximo) de la mayoría de QTLs de precocidad se localiza cerca del gen *fin*, extendiéndose por todo el intervalo comprendido entre dicho gen y BMd045. Los QTLs de días a nascencia (*nc1.1*), duración de la floración (*df1.1*), días a inicio de vaina madura (*ivm1.1*) y duración del período de madurez fisiológica (*dv1.1*) asociados al gen *fin* se identificaron en un solo ambiente. El QTL *pf1.1* (días a primera flor) se detectó en cinco ambientes y explicó de media un 52,32 % de la variación fenotípica observada. El QTL *ff1.1* se detectó en dos ambientes y explicó de media un 65,15 % de la variación fenotípica observada. El QTL *ivi1.1* (días a inicio de vaina inmadura) se detectó en tres ambientes y explicó un 31,50 % de la varianza. El QTL *pvs1.1* (días a primera vaina seca) se detectó en cuatro ambientes y explicó un 39,13 % de la variación fenotípica observada. Además, se localizaron tres QTLs que mostraron el LOD máximo próximo a BMd045, relacionados con días a primera flor (*pf1.2*) y final de floración (*ff1.2*), ambos detectados en el ambiente HS201, y días a inicio de vaina inmadura (*ivi1.2*) detectado en el ambiente HS101. Se mapearon dos QTLs en el GL 5, con el pico próximo al marcador IAC044, asociados a los días a inicio de vaina

inmadura (*ivm5.1*) y primera vaina seca (*pvs5.1*) en el ambiente IV103, que explicaron un 21,70 % y un 30,00 %, respectivamente, de la varianza fenotípica observada. En todos los QTLs descritos anteriormente, el aumento en la duración del ciclo de crecimiento se debe a la contribución alélica del parental PHA-0399.

3.6.1.1.2. Arquitectura de la planta

Se detectaron un total de cinco QTLs asociados a la arquitectura de la planta, cuatro de ellos asociados al gen *fin* en el GL 1 y uno en el GL 5 relativo al número de nudos a primera flor (*nn5.1*), que se detectó en un solo ambiente y explicó un 24,30 % de la varianza. El QTL *nn1.1* se detectó también en un solo ambiente y explicó un 40,10 % de la varianza fenotípica observada, y su intervalo coincide con los observados para los caracteres de precocidad en el GL 1. Respecto a la longitud del internudo, se detectó un QTL (*lin1.1*) en dos ambientes, explicando de media un 78,45 % de la varianza existente. El QTL *alp1.1* de altura de planta se identificó en tres ambientes y mostró valores de LOD elevados (15,26, 20,88 y 19,04), con una varianza fenotípica de 78,87 %. Estos QTLs de número de nudos, longitud de internudo y altura de la planta aportan una mayor arquitectura de planta debido a la aportación alélica del parental PHA-0399. El QTL *nr1.1* de número de ramificaciones, que se detectó en dos ambientes y explicó un 67,00 % de la variación fenotípica observada, proporciona un mayor valor debido a la aportación del alelo de Beluga.

Blair *et al*. (2006a) mapearon un QTL de altura de la planta en el GL 1 en el mapa de ligamiento de la población Cerinza/G24404 derivada de un cruzamiento entre un genotipo Andino de hábito de crecimiento determinado tipo I y un genotipo silvestre de hábito de crecimiento indeterminado tipo IV. Todos estos resultados ponen de manifiesto la existencia de un único locus (gen *fin*), localizado en el GL 1, que regula el hábito de crecimiento y que está estrechamente relacionado con los caracteres fenológicos y de arquitectura de la planta.

3.6.1.1.3. Acervo genético

Se detectaron cuatro QTLs asociados a caracteres indicativos del acervo genético, dos en el GL 1, uno en el GL 2c? y uno en el GL 10. El QTL *lf1.1* de longitud del foliolo se detectó en un solo ambiente, cerca del gen *fin* y explicó un 32,20 % de la variación fenotípica observada, que es debida al alelo del parental PHA-0399. También en el GL 1 se detectó un QTL *lpv1.1* de longitud del pico de la vaina, cuyo efecto es debido a la aportación del parental Beluga y que explicó un 20,80 % de la varianza. En el GL 2c? se detectó el QTL *lb2c?.1* (longitud de la bráctea floral), con el marcador BMc259 como el más cercano al LOD máximo de este intervalo, y que explicó un 28,10 % de la variación observada debida a la aportación del alelo de Beluga. En el GL 10 se identificó un QTL *ab10.1* (anchura de la bráctea), debido también a la aportación del parental Beluga, y que explicó un 24,50 % de la variación.

3.6.1.1.4. Tamaño de vaina y grano

Se encontraron un total de 12 QTLs relacionados con el tamaño, de los cuales seis están asociados a las dimensiones de la vaina y otros seis al tamaño del grano. De los QTLs asociados al tamaño de la vaina, dos QTLs se detectaron en el GL 1, longitud (*lvin1.1*) y grosor (*gvin1.1*) de la vaina inmadura, y explican un 18,40 % y 17,90 % de la variación fenotípica observada, respectivamente, y se encontraron en un solo ambiente, asociados además al efecto del alelo del parental PHA-0399. El LOD máximo del QTL *avin10.1* detectado en el GL 10 se localizó cerca de BMc159 y explicó un 22,40 % de la varianza. El QTL *avinB?.1* se localizó en el GLB?, próximo al marcador fenotípico GROSEM y explicó un 19,90 % de la varianza observada, debida al efecto del parental PHA-0399. En el GL 2 se localizaron dos QTLs de grosor de vaina inmadura, responsables de un aumento del grosor de la vaina debido a la aportación del alelo de Beluga, *gvin21.1* se localizó en el GL 2a, asociado al SSR GATS91 y se detectó en dos ambientes, explicando de media un 19,40 % de la varianza, y *gvin2c?.1* en el GL 2c?, encontrándose en un ambiente asociado a BMc259, y explicó un 19,80 % de la varianza.

En cuanto a los QTLs de tamaño de grano, se observó la presencia de dos QTLs de longitud de semilla (*lseA?.1* y *lseA?.2*) en el GLA? en tres ambientes y que explican entre un 22,00 y un 29,00 % de la variación fenotípica observada. El QTL *ase1.1* de anchura de la semilla se detectó en el GL 1, explicando un 25,30 % de la variación fenotípica, y sus efectos se deben a la aportación del parental PHA-0399. En el GL 10 se detectaron dos QTLs (*ase10.1* y *ase10.2*) de anchura de semilla que explicaron un 23,60 y un 23,10 % de la varianza, respectivamente, y sus efectos en el incremento de la anchura de la semilla se deben también a la aportación del parental PHA-0399. El QTL *gseB?.1*, en el GLB?, explicó un 30,80 % de la varianza, asociada a la aportación del parental Beluga. Estos resultados coinciden con Blair *et al.* (2006a), que detectó QTLs de masa de semilla en los GLs 2 y 10, y Pérez-Vega *et al.* (2010), que observaron cinco QTLs de longitud de la semilla en los GLs 2, 3, 6, 8 y 10, lo que indica que los GLA? Y GLB? pueden ser un subgrupo de alguno de dichos grupos.

3.6.1.1.5. Rendimiento del grano

Se detectaron tres QTLs asociados al rendimiento y sus componentes, localizados en el GL 1 y con LOD máximo cercano al gen *fin*. El QTL *nvp1.1* de número de vainas por planta se localizó en tres ambientes y los efectos se deben aPHA-0399, y explica un 26,93 % de la variación fenotípica observada. El QTL *grv1.1* de número de granos por vaina se detectó en dos ambientes y explicó un 28,10 % de la variación fenotípica observad. El QTL *rnd1.1* de rendimiento se detectó en un solo ambiente y explicó un 30,00 % de la variación fenotípica observada, y los efectos se asocian a PHA-0399.

Estos QTLs de rendimiento se encuentran muy relacionados con los QTLs detectados de precocidad y arquitectura de la planta. Además, otros estudios detectaron QTLs significativos de rendimiento y número de granos por vaina en el GL 1 de la población de mapeo AND696/G19833 (Cichy *et al.*, 2009), y junto a QTLs de precocidad y de altura de la planta (Chavarro y Blair, 2010).

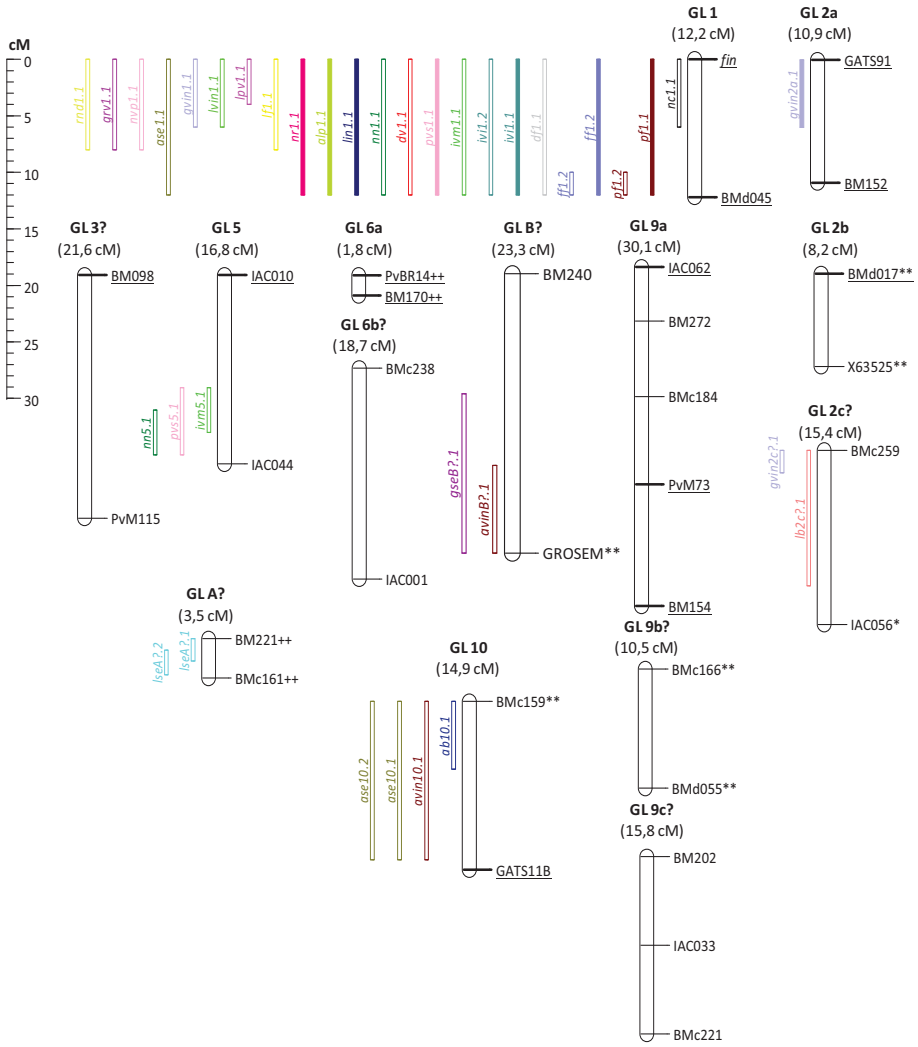

Figura 3.41. Mapa de ligamiento de la población Beluga/PHA-0399 que muestra la localización de los QTLs significativos detectados mediante CIM. Los QTLs se representan como barras verticales a la izquierda de los GLs y la nomenclatura puede consultarse en la Tabla 3.35. Las barras más compactas indican que el QTL se ha detectado en más de un ambiente. Los marcadores subrayados son los que se utilizaron para determinar el GL mediante comparación con otros mapas publicados. Las distorsiones en la segregación se muestran a la derecha de los loci marcadores hacia PHA-0399 (*, **) o hacia Beluga (+, ++) con valores de probabilidad de $p<0,01$ y $p<0,001$.

Tabla 3.39. QTLs de caracteres agronómicos y calidad del grano detectados mediante CIM en la población RIL Beluga/PHA-0399. GL, grupo de ligamiento; R^2, proporción de varianza explicada por el QTL; Ad, aditividad.

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
Precocidad								
Nascencia								
nc1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	2,88	19,80	-1,59	PHA-0399
Primera flor								
pf1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	HS101	9,42	52,70	-4,33	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IV103	4,59	35,10	-4,88	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	10,56	55,50	-5,99	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	HS301	14,38	66,80	-3,17	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	9,42	51,50	-6,91	PHA-0399
pf1.2	1	BMd045	*fin*-BMd045	HS201	2,67	20,40	-5,44	PHA-0399
Fin floración								
ff1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	7,45	43,60	-8,61	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	26,27	86,70	-13,17	PHA-0399
ff1.2	1	BMd045	*fin*-BMd045	HS201	2,78	21,80	-6,58	PHA-0399
Duración floración								
df1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	14,01	65,90	-6,54	PHA-0399
Inicio vaina inmadura								
ivi1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IV103	2,97	24,30	-3,84	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	3,15	21,50	-2,75	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	8,69	48,70	-8,92	PHA-0399
ivi1.2	1	BMd045	*fin*-BMd045	HS101	7,40	44,40	-3,69	PHA-0399
Inicio vaina madura								
ivm1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	6,74	40,40	-11,51	PHA-0399
ivm5.1	5	IAC044	IAC010-IAC044	IV103	2,61	21,70	-4,54	PHA-0399
Primera vaina seca								
pvs1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	HS101	7,40	44,40	-5,35	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IV103	3,35	27,00	-3,69	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	3,94	26,10	-4,15	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	11,60	59,00	-17,89	PHA-0399
pvs5.1	5	IAC044	IAC010-IAC044	IV103	3,79	30,00	-4,07	PHA-0399
Duración vaina								
dv1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	9,06	50,10	-9,29	PHA-0399
Arquitectura de la planta								
Número nudos								
nn1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	6,57	40,10	-1,16	PHA-0399
nn5.1	5	IAC044	IAC010-IAC044	IP304	3,56	24,30	-0,77	PHA-0399
Longitud internudo								
lin1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	20,76	80,20	-6,84	PHA-0399

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	18,65	76,70	-6,63	PHA-0399
Altura planta								
alp1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	HS201	15,26	72,80	-86,13	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	20,88	80,40	-107,87	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	19,04	77,40	-99,58	PHA-0399
Número ramificaciones								
nr1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	11,87	60,40	0,50	Beluga
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	17,06	73,60	0,83	Beluga
Acervo genético								
Longitud foliolo								
lf1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	4,98	32,20	-0,87	PHA-0399
Longitud bráctea								
lb2c?.1	2c?	BMc259	BMc259-IAC056	HS201	3,87	28,10	0,77	Beluga
Anchura bráctea								
ab10.1	10	BMc159	BMc159-GATS11B	IP304	3,60	24,50	0,58	Beluga
Longitud pico vaina								
lpv1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	2,99	20,80	1,01	Beluga
Tamaño de vaina y grano								
Longitud vaina inmadura								
lvin1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	2,61	18,40	-0,71	PHA-0399
Anchura vaina inmadura								
avin10.1	10	BMc159	BMc159-GATS11B	IP204	3,25	22,40	-1,03	PHA-0399
avinB?.1	B?	GROSEM	BM240-GROSEM	IP204	2,84	19,90	-1,14	PHA-0399
Grosor vaina inmadura								
gvin1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	2,52	17,90	-0,47	PHA-0399
gvin2a.1	2a	GATS91	GATS91-BM152	HS201	2,58	19,80	0,30	Beluga
	2a	GATS91	GATS91-BM152	IP304	2,70	19,00	0,45	Beluga
gvin2c?.1	2c?	BMc259	BMc259-IAC056	HS201	2,58	19,80	0,35	Beluga
Longitud semilla								
lseA?.1	A?	BM221	BM221-BMc161	HS101	3,11	22,20	1,21	Beluga
	A?	BM221	BM221-BMc161	IP204	4,18	27,50	1,34	Beluga
lseA?.2	A?	BMc161	BM221-BMc161	IV103	3,17	26,20	0,98	Beluga
	A?	BMc161	BM221-BMc161	HS201	4,70	33,00	1,46	Beluga
	A?	BMc161	BM221-BMc161	IP304	4,38	29,00	1,27	Beluga
Anchura semilla								
ase1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	3,74	25,30	-0,48	PHA-0399
ase10.1	10	GATS11B	BMc159-GATS11B	HS101	3,33	23,60	-0,58	PHA-0399
ase10.2	10	BMc159	BMc159-GATS11B	IP204	3,36	23,10	-0,49	PHA-0399
Grosor semilla								
gseB?.1	B?	GROSEM	BM240-GROSEM	IP304	4,72	30,80	0,40	Beluga
Rendimiento								
Número vainas/planta								

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
nvp1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	HS201	3,35	24,80	-19,08	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP204	4,31	28,60	-12,47	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	4,10	27,40	-11,04	PHA-0399
Granos por vaina								
grv1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	HS201	4,85	33,90	-0,59	PHA-0399
	1	*fin*	*fin*-BMd045	IP304	3,23	22,30	-0,43	PHA-0399
Rendimiento								
rnd1.1	1	*fin*	*fin*-BMd045	HS201	4,26	30,00	-1605,95	PHA-0399

3.6.1.2. PHA-0419/Beluga

Se detectaron 53 QTLs significativos en la población PHA-0419/Beluga (Tabla 3.40), que se identificaron en los GLs 1b, 2a, 3, 5, 6, 8, 9a, 9b, 10 y GLA? (Figura 3.42). El GL 1b presentó el mayor número de QTLs, con 19 QTLs que forman un clúster relacionado con caracteres de precocidad, arquitectura, tamaño de vaina y grano, y rendimiento.

3.6.1.2.1. Precocidad

Se detectaron 15 QTLs significativos asociados a caracteres de precocidad en la población PHA-0419/Beluga. El QTL *nc3.1* de días a nascencia se localizó en el GL 3, próximo a BMd036 y explicó un 7,80 % de la variación fenotípica observada, y su contribución procede del parental PHA-0419. En el GL 1b se detectaron nueve QTLs, asociados todos ellos a la aportación del parental PHA-0419 y ligados al gen *fin*, el QTL *pf1b.1* se detectó en tres ambientes y explicó hasta un 18,30 % de la varianza observada, *ff1b.1* explicó un 28,00 %, *df1b.1* explicó un 10,70 %, *ivi1b.1* se detectó en dos ambientes y explicó hasta un 25,30 %, *ivm1b.1* explicó un 16,60 % y *pvs1b.1* explicó un 24,00 % de la varianza fenotípica observada. En el GL 2a se detectaron cinco QTLs significativos: *pf2a.1*, *ivi2a.1* e *ivm2a.1* cercanos a BMd007 y que explicaron menos de un 10 % de la variación fenotípica observada, y *ff2a.1* y *pvs2a.1* cercanos a BMd002 que explicaron un 10,90 y un 6,70 % de la varianza,

respectivamente, y asociados a la contribución alélica de Beluga. En el GLA? se detectaron tres QTLs: *iviA?.1*, *ivmA?.1* y *pvsA?.1*, próximos a BMc335 y que explicaron un bajo porcentaje de la varianza, debida a la contribución del alelo de PHA-0399.

Otros autores identificaron QTLs asociados a la precocidad en el GL 1 (Papa *et al*., 2005; Blair *et al*., 2006a; Pérez-Vega *et al*., 2010; Chavarro y Blair, 2010; Wright y Kelly, 2011) y en el GL 2, como Blair *et al*. (2006a) con un QTL de días a primera flor, Pérez-Vega *et al*. (2010) con QTL de días a floración, un QTL de días a final de floración, dos QTLs de días a inicio de vaina inmadura y dos QTLs de días a inicio de vaina seca, y Chavarro y Blair (2010) con tres QTLs de días a floración y un QTL de días a vaina seca.

3.6.1.2.2. Arquitectura de la planta

Se identificaron tres QTLs asociados a caracteres de arquitectura en el GL1b: *nn1b.1*, *lin1b.1* y *alp1b.1*, que explicaron un 12,20 %, un 12,90 % y hasta un 41,00 % de la varianza fenotípica observada, respectivamente, debida a la contribución del parental PHA-0419. Se detectó un QTL (*alpA?.1*) de altura de la planta que se localizó en el GLA?, próximo a BMc335 y explicó un 6,30 % de la variación fenotípica observada, cuya contribución viene determinada por el alelo de PHA-0419.

Estos resultados coinciden con los obtenidos por Blair *et al*. (2006a) y los obtenidos en la población Beluga/PHA-0399, verificando la existencia de un único locus que regula el hábito de crecimiento y que está estrechamente relacionado con los caracteres fenológicos y de arquitectura de la planta.

3.6.1.2.3. Acervo genético

En cuanto a los caracteres indicativos de acervo genético evaluados, se detectaron 10 QTLs, cuatro en el GL 1b, cuatro en el GL 9a, uno en el GL 8 y uno en el GLA?. Los QTLs *lf1b.1* (longitud del foliolo) y *af1b.1* (anchura del foliolo) se localizaron en el GL

1b y explicaron un 11,00 % y un 10,60 % de la varianza observada. También el GL 1b se detectaron dos QTLs relacionados con las dimensiones de la bráctea: *lb1b.1* y *ab1b.1*, que explicaron un 8,20 % y un 6,50 % de la variación fenotípica observada, respectivamente. El QTL *lb9a.1* (longitud de la bráctea) se detectó en dos ambientes, próximo a BMc184 en el GL 9a y explicó un 7,5 % de la varianza observada, y el QTL *ab9a.1* (anchura de la bráctea) que explicó un 8,10 % de la varianza observada. El QTL *lbA?.1* explicó un 7,40 % de varianza. El QTL *ab8.1* localizado en el GL 8, cercano a BMc353, explicó un 6,40 % de la variación observada. El efecto de todos estos QTLs se debe a la aportación del parental PHA-0419. Los QTLs *lpv9.1* y *lpv9.2* de longitud del pico de la vaina se localizaron en el GL 9a, y explicaron un 11,50 y 8,00 %, respectivamente, de la varianza fenotípica observada, y el efecto se debe a la contribución del alelo de Beluga.

3.6.1.2.4. Tamaño de vaina y grano

En cuanto al tamaño de la vaina, se detectaron cinco QTLs, uno el GL 1b, dos de ellos en el GL 2a, uno en el GL 9a y otro en el GL 10. El QTL *lvin1b.1* (longitud vaina inmadura) se localizó en el GL1b ligado al gen *fin*, se detectó en dos ambientes y explicó hasta un 21,40 % de la varianza, debida a la aportación del parental PHA-0419. Los QTLs *avin2a.1* y *avin2a.2* de anchura de la vaina explicaron un 10,50 y 9,60 %, respectivamente, de la variación fenotípica observada, y su aportación procede del parental PHA-0419. En el GL 9a se detectó un QTL *gvin9a.1* de grosor de la vaina inmadura, próximo a BM272, que explicó un 6,60 % de la variación debido a la contribución del parental Beluga. El QTL *gvin10.1* de grosor de la vaina se encontró cerca del locus BM157 y explicó un 7,80 % de la variación observada debido a la aportación del alelo del parental Beluga.

Con respecto al tamaño del grano, se detectaron un total de 12 QTLs, dos en el GL 1b, siete en el GL 2a, uno en el GL 5, uno en el GL 6 y otro en el GL 9a. El QTL *lse1b.1* se localizó en el GL 1b y explicó un 6,80 % de la varianza debida a la contribución del parental PHA-0419. El QTL *lse2a.1* se localizó próximo a GATS91 y explicó un 8,00 %

de la variación fenotípica observada debida a la contribución del parental PHA-0419. En el GL 9a se encontró un QTL (*lse9a.1)* en dos ambientes que explicó un 8,3 % de la variación observada debido a la aportación del parental Beluga. Se localizaron tres QTLs relacionados con la anchura del grano, el QTL *ase2a.1* en dos ambientes, asociado a GATS91, y que explicó un 12,05 % de la variación observada, el QTL *ase5.1* ligado a BM175 y explicó un 6,50 % de la varianza, y el *ase6.1* que se localizó próximo al marcador BMc238 y explicó un 7,70 % de la variación observada. El efecto de todos los QTLs asociados con la anchura de la semilla se debe a la contribución del parental PHA-0419. En el GL 2a se detectaron tres QTLs de grosor del grano, *gse2a.1*, *gse2a.2* y *gse2a.3*, próximos a BMd017, BMd002 y GATS91, respectivamente, y que explicaron un 7,60, un 14,80 y un 8,00 % de la variación fenotípica observada debida a la contribución de los alelos de PHA-0419. Además, en el GL 2a se localizaron dos QTLs de masa de 100 semillas, *mcs2a.1* que se sitúa próximo a GATS91 y explicó un 17,20 % de la variación, y *mcs2a.2* próximo a BMd007 y explica un 12,90 % de la variación observada, y cuyos efectos se deben a la contribución del parental PHA-0419. Se encontró también un QTL *mcs1b.1* en el GL 1b que explicó un 7,60 % de la varianza. Pérez-Vega *et al*. (2010) encontraron también un QTL de longitud de la semilla en el GL 2 y otro de anchura de la semilla en el GL 6, y Blair *et al*. (2006a) detectaron dos QTLs de masa de 100 granos en el GL 2.

3.6.1.2.5. Rendimiento del grano

Respecto al rendimiento y sus componentes se identificaron siete QTLs. El QTL de número de vainas por planta *nvp1b.1*, localizado en GL 1b ligado al gen *fin*, se detectó en dos ambientes y explicó hasta un 20,80 % de la variación fenotípica observada para este carácter, debida a la aportación del alelo de PHA-0419. En el GL 9b se detectó otro QTL de número de vainas por planta *(nvp9b.1)*, asociado a BM141 y que explicó un 8,20 % de la variación fenotípica observada debida a la contribución del parental PHA-0419. El QTL *grv1b.1* explicó un 23,00 % de la varianza, debida a la contribución de PHA-0419. El QTL *grv2a.1* de número de granos por vaina se encontró en dos ambientes, próximo a BMd002 y explicó un 9,00 % de la variación

fenotípica observada debida a la contribución del parental Beluga. Blair *et al.* (2006a) observaron también un QTL de número de vainas por planta en el GL 9. Se detectó el QTL *rnd1b.1* en dos ambientes, explicando hasta un 25,00 % de la varianza, debida a la aportación del alelo de PHA-0419. El QTL *rnd3.1* de rendimiento se encontró en el GL 3, próximo a BM189 y explicó un 8,70 % de la variación fenotípica observada, y el QTL *rnd9b.1* se detectó en el GL 9b, próximo a BM141 y explicó un 6,70 % de la varianza, asociados a la contribución del parental PHA-0419.

Otros estudios detectaron QTLs asociados al rendimiento y número de granos por vaina en el GL 1 (Cichy *et al.*, 2009), junto a QTLs de precocidad y de altura de la planta (Chavarro y Blair, 2010), como ocurre en este caso y en la población Beluga/PHA-0399. También Blair *et al.* (2006a) observaron dos QTLs de rendimiento en el GL 3 y otros dos QTLs en el GL 9, uno de ellos marcado por el locus BM141, lo que coincide con los resultados encontrados.

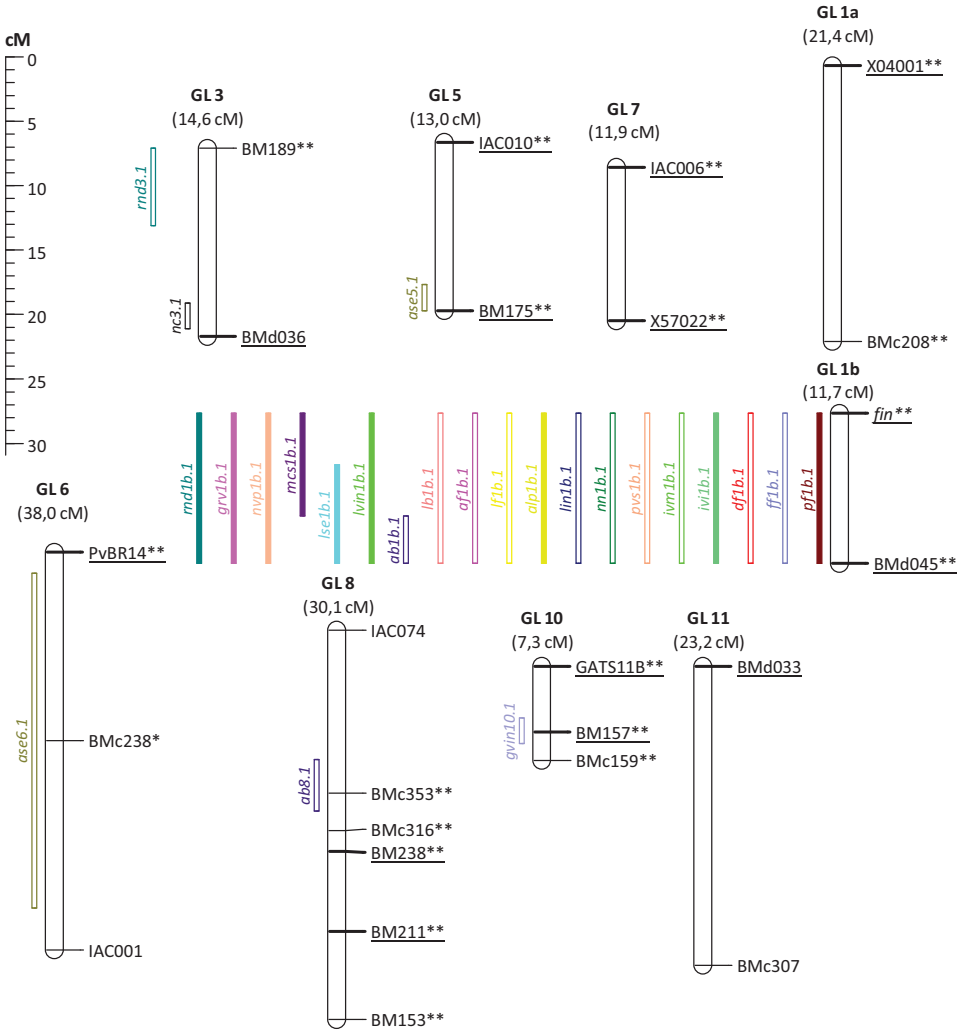

Figura 3.42. Mapa de ligamiento de la población PHA-0419/Beluga que muestra la localización de los QTLs significativos detectados mediante CIM. Los QTLs se representan como barras verticales a la izquierda de los GLs y la nomenclatura puede consultarse en la Tabla 3.40. Las barras más compactas indican que el QTL se ha detectado en más de un ambiente. Los marcadores subrayados son los que se utilizaron para determinar el GL mediante comparación con otros mapas publicados. Las distorsiones en la segregación se muestran a la derecha de los loci marcadores hacia PHA-0419 (*, **) o hacia Beluga (+, ++) con valores de probabilidad de $p < 0.01$ y $p < 0.001$.

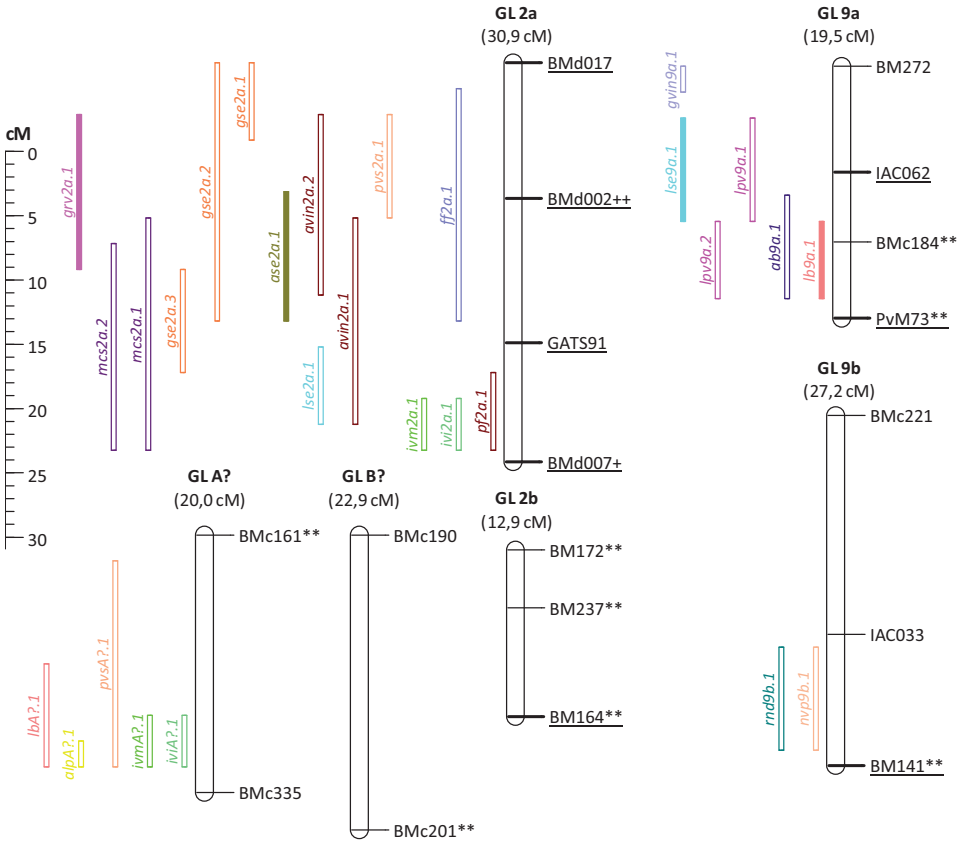

Figura 3.42. Continuación.

Tabla 3.40. QTLs de caracteres agronómicos y calidad del grano detectados mediante CIM en la población RIL PHA-0419/Beluga. GL, grupo de ligamiento; R^2, proporción de varianza explicada por el QTL; Ad, aditividad.

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
Precocidad								
Nascencia								
nc3.1	3	BMd036	BM189-BMd036	IV303	3,16	7,80	0,94	PHA-0419

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
Primera flor								
pf1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	ST102	4,28	11,70	1,94	PHA-0419
	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	7,84	18,30	2,00	PHA-0419
	1b	*fin*	*fin*-BMd045	HS301	6,20	15,00	2,61	PHA-0419
pf2a.1	2a	BMd007	GATS91-BMd007	IV203	3,84	9,40	-1,75	Beluga
Fin floración								
ff1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	12,79	28,00	3,00	PHA-0419
ff2a.1	2a	BMd002	BMd017-GATS91	IV203	4,50	10,90	-2,43	Beluga
Duración floración								
df1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	4,40	10,70	1,12	PHA-0419
Inicio vaina inmadura								
ivi1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	11,3	25,30	2,76	PHA-0419
	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV303	3,75	9,30	2,87	PHA-0419
ivi2a.1	2a	BMd007	GATS91-BMd007	IV203	3,10	7,70	-1,86	Beluga
iviA?.1	A?	BMc335	BMc161-BMc335	IV203	2,63	6,50	1,68	PHA-0419
Inicio vaina madura								
ivm1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	7,06	16,6	1,61	PHA-0419
ivm2a.1	2a	BMd007	GATS91-BMd007	IV203	3,39	8,30	-1,42	Beluga
ivmA?.1	A?	BMc335	BMc161-BMc335	IV203	2,68	6,70	1,23	PHA-0419
Primera vaina seca								
pvs1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	10,64	24,00	2,76	PHA-0419
pvs2a.1	2a	BMd002	BMd017-GATS91	IV203	2,70	6,70	-1,74	Beluga
pvsA?.1	A?	BMc335	BMc161-BMc335	IV203	5,03	12,10	2,46	PHA-0419
Arquitectura de la planta								
Número nudos								
nn1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	5,07	12,20	0,41	PHA-0419
Longitud internudos								
lin1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	5,37	12,90	1,79	PHA-0419
Altura planta								
alp1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	20,51	41,00	61,17	PHA-0419
	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV303	18,50	38,50	65,28	PHA-0419
alpA?.1	A?	BMc335	BMc161-BMc335	IV303	2,46	6,30	25,03	PHA-0419
Acervo genético								
Longitud foliolo								
lf1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	4,52	11,00	0,86	PHA-0419
Anchura foliolo								
af1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	4,34	10,60	0,70	PHA-0419
Longitud bráctea								
lb1b.1	1b	BMd045	*fin*-BMd045	IV203	3,33	8,20	0,35	PHA-0419
lb9a.1	9a	BMc184	IAC062-PvM73	IV203	2,67	6,60	0,29	PHA-0419
	9a	BMc184	IAC062-PvM73	IV303	3,39	8,40	0,33	PHA-0419
lbA?.1	A?	BMc335	BMc161-BMc335	IV203	2,98	7,40	0,32	PHA-0419

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
Anchura bráctea								
ab1b.1	1b	BMd045	*fin*-BMd045	IV203	2,62	6,50	0,27	PHA-0419
ab8.1	8	BMc353	IAC074-BMc316	IV203	2,56	6,40	0,23	PHA-0419
ab9a.1	9a	BMc184	IAC062-PvM73	IV203	3,27	8,10	0,28	PHA-0419
Longitud pico vaina								
lpv9a.1	9a	IAC062	BM272-BMc184	IV203	4,75	11,50	-1,84	Beluga
lpv9a.2	9a	BMc184	IAC062-PvM73	IV303	3,19	8,00	-1,52	Beluga
Tamaño de vaina y grano								
Longitud vaina inmadura								
lvin1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	9,37	21,40	0,71	PHA-0419
	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV303	2,61	6,60	0,51	PHA-0419
Anchura vaina inmadura								
avin2a.1	2a	BMd002	BMd017-GATS91	IV303	4,26	10,50	0,61	PHA-0419
avin2a.2	2a	GATS91	BMd002-BMd007	IV203	3,90	9,60	0,60	PHA-0419
Grosor vaina inmadura								
gvin9a.1	9a	BM272	BM272-IAC062	IV303	2,61	6,60	-0,24	Beluga
gvin10.1	10	BM157	GATS11B-BMc159	IV203	3,16	7,80	-0,36	Beluga
Longitud semilla								
lse1b.1	1b	BMd045	*fin*-BMd045	IV303	2,71	6,80	0,56	PHA-0419
lse2a.1	2a	GATS91	BMd002-BMd007	IV203	3,23	8,00	0,59	PHA-0419
lse9a.1	9a	IAC062	BM272-BMc184	IV203	2,98	7,40	-0,46	Beluga
	9a	IAC062	BM272-BMc184	IV303	3,69	9,20	-0,53	Beluga
Anchura semilla								
ase2a.1	2a	GATS91	BMd002-BMd007	IV203	6,35	15,10	0,40	PHA-0419
	2a	GATS91	BMd002-BMd007	IV303	3,62	9,00	0,32	PHA-0419
ase5.1	5	BM175	IAC010-BM175	IV303	2,59	6,50	0,25	PHA-0419
ase6.1	6	BMc238	PvBR14-IAC001	IV203	3,13	7,70	0,31	PHA-0419
Grosor semilla								
gse2a.1	2a	BMd017	BMd017-BMd002	IV203	3,10	7,60	0,17	PHA-0419
gse2a.2	2a	BMd002	BMd017-GATS91	IV303	6,13	14,80	0,32	PHA-0419
gse2a.3	2a	GATS91	BMd002-BMd007	IV203	3,26	8,00	0,23	PHA-0419
Masa 100 semillas								
mcs1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV303	3,02	7,60	4,01	PHA-0419
mcs2a.1	2a	GATS91	BMd002-BMd007	IV203	7,31	17,20	6,84	PHA-0419
mcs2a.2	2a	BMd007	GATS91-BMd007	IV303	5,29	12,90	5,79	PHA-0419
Rendimiento								
Número vainas/planta								
nvp1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	9,06	20,80	8,34	PHA-0419
	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV303	5,84	14,20	7,78	PHA-0419
nvp9b.1	9b	BM141	IAC033-BM141	IV203	3,34	8,20	5,73	PHA-0419
Granos por vaina								
grv1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	10,18	23,00	0,39	PHA-0419

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
grv2a.1	2a	BMd002	BMd017-GATS91	IV203	4,37	10,60	-0,26	Beluga
	2a	BMd002	BMd017-GATS91	IV303	2,93	7,40	-0,25	Beluga
Rendimiento								
rnd1b.1	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV203	11,21	25,00	740,93	PHA-0419
	1b	*fin*	*fin*-BMd045	IV303	7,38	17,60	754,92	PHA-0419
rnd3.1	3	BM189	BM189-BMd036	IV303	3,48	8,70	509,36	PHA-0419
rnd9b.1	9b	BM141	IAC033-BM141	IV203	2,69	6,70	408,42	PHA-0419

3.6.2. Poblaciones intra-acervos

En las poblaciones intra-acervos se identificaron QTLs correspondientes a caracteres de arquitectura de la planta, acervo genético, tamaño de vaina y grano y rendimiento. Además, en la población PHA-0419/Matterhorn se detectaron también QTLs de precocidad y calidad física del grano. El número de QTLs varió de una población a otra, siendo mayor en la población PHA-0419/Matterhorn. En ambas poblaciones se observó un clúster de QTLs relacionados con la arquitectura de la planta y el tamaño de vaina y grano en el GL 6, ligados al gen *tor*, como el QTL *ase6.1* (anchura de la semilla), que explicó una proporción de la varianza observada de 14,30 % en Matterhorn/PHA-0399 y de 9,13 % en PHA-0419/Matterhorn, debida al alelo de la forma intermedia. Además, en la población PHA-0419/Matterhorn, éste clúster incluyó caracteres de precocidad y calidad física del grano. En la población Matterhorn/PHA-0399 se encontró un clúster de QTLs localizado en el GL 2, entre PvM115 y GATS91, relacionado con caracteres de tamaño de vaina y grano, mientras que en la población PHA-0419/Matterhorn, este clúster incluyó además QTLs relativos a caracteres de arquitectura, de acervo genético y de calidad física de la semilla.

En ambas poblaciones se encontraron también QTLs de anchura de la vaina y semilla en el GL 4, procedentes de la contribución alélica del genotipo recombinante. En la población Matterhorn/PHA-0399 se observó un QTL *alp4?.1*de altura de la planta en

un GL que se identificó como 4?, y en la población PHA-0419/Matterhorn se detectó un QTL *nn4.1* de número de nudos en el GL 4. Checa y Blair (2008) mapearon un clúster de QTLs en el GL 4 de la población RIL G2333/G19839, de caracteres relacionados con la arquitectura de la planta como la longitud de internudo, altura de la planta o la capacidad para trepar.

3.6.2.1. Matterhorn/PHA-0399

Se identificaron 24 QTLs significativos en la población Matterhorn/PHA-0399 cuya descripción puede consultarse en la Tabla 3.41, correspondientes a caracteres de arquitectura de la planta, acervo genético, tamaño de vaina y grano, y rendimiento. Los QTLs se detectaron en los GLs 2, 4, 6b y GLA? (Figura 3.43), y el GL 2 tuvo el mayor número de QTLs, con siete QTLs.

3.6.2.1.1. Arquitectura de la planta

Se detectó un QTL *alp4?.1* de altura de la planta en el GL 4?, con LOD máximo en BMc248 y que explicó un 9,20 % de la variación fenotípica observada, y cuya contribución procede de PHA-0399. Checa y Blair (2008) mapearon dos QTLs de altura de la planta en el GL 4 en la población RIL G2333/G19839, derivada de un cruce entre un genotipo Mesoamericano de hábito de crecimiento tipo IV (G2333) y un genotipo Andino de hábito de crecimiento tipo II (G19839). En el GL 6b se detectaron dos QTLs ligados al gen *tor* y asociados a la contribución del parental PHA-0399, *lin6b.1,* que explicó un 11,30 % de la varianza, y *alp6b.1*, detectado en dos ambientes, y que explicó hasta un 52,00 % de la variación fenotípica observada para este carácter. Wright y Kelly (2011) mapearon QTLs asociado a altura y porte de la planta en el GL 6, en la población RIL derivada de un cruzamiento entre un genotipo con hábito indeterminado erecto (Jaguar) y otro con hábito indeterminado postrado (115M).

3.5.2.1.2. Acervo genético

Se detectaron cuatro QTLs de caracteres indicativos de acervo genético en los GLs 2, 6a y GLA?. El QTL *lbA?.1* se detectó en tres ambientes, cerca de BMc122 y explicó un 17,40 % de la varianza debida a la contribución del alelo de PHA-0399. El QTL *abA?.1* se detectó en dos ambientes, cerca también de BMc122, y explicó un 14,50 % de la variación observada. Se detectaron dos QTLs para la longitud del pico de la vaina, *lpv2.1* que se localizó próximo a BM152 en el GL 2 y explicó un 9,10 % de la variabilidad fenotípica observada debida a la contribución de PHA-0399, y *lpv6a.1* que se encontró próximo a PvBR14 en el GL 6a y explicó un 8,80 % de la varianza debida a la aportación del alelo de Matterhorn.

3.6.2.1.3. Tamaño de vaina y grano

Respecto al tamaño de la vaina, se detectaron seis QTLs, tres en el GL 2, uno en el GL 4?, uno el GL 6b y uno en el GLA?. El QTL *lvinA?.1* de longitud de la vaina inmadura se localizó próximo a BMc240, en un solo ambiente y explicó un 9,70 % de la variación observada debida a la contribución del alelo de PHA-0399. Respecto a la anchura de la vaina inmadura se detectaron dos QTLs en el GL 2, uno en el GL 4? y uno el GL 6b. El QTL *avin2.1* se localizó próximo a PvM115 y explicó un 8,40 % de la varianza, mientras que el QTL *avin2.2* se localizó próximo a GATS91 y explicó un 9,40 % de la varianza, siendo la contribución en ambos casos del parental Matterhorn. Un tercer QTL *avin4?.1* de la anchura de la vaina se observó en el GL 4? próximo a IAC005 y explicó un 9,40 % de la variación debida a la contribución del alelo de PHA-0399. El QTL *avi6b.1* se localizó próximo al gen tor y explicó un 13,40 % de la variación observada, debida a la contribución del alelo de PHA-0399. El QTL *gvin2.1 de* grosor de la vaina en el GL 2, próximo a BMd017, explicó un 21,50 % de la variación observada debida a la contribución del parental Matterhorn.

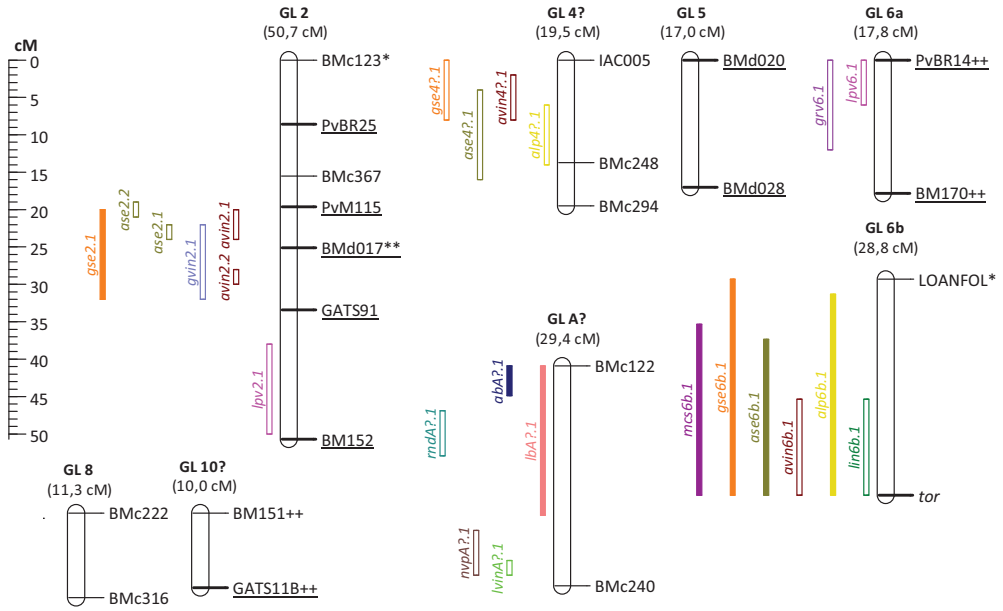

Figura 3.43. Mapa de ligamiento de la población Matterhorn/PHA-0399 que muestra la localización de los QTLs significativos detectados mediante CIM. Los QTLs se representan como barras verticales a la izquierda de los GLs y la nomenclatura puede consultarse en la Tabla 3.41. Las barras más compactas indican que el QTL se ha detectado en más de un ambiente. Los marcadores subrayados son los que se utilizaron para determinar el GL mediante comparación con otros mapas publicados. Las distorsiones en la segregación se muestran a la derecha de los loci marcadores hacia PHA-0399 (*, **) o hacia Matterhorn (+, ++) con valores de probabilidad de $p < 0.01$ y $p < 0.001$.

En relación con el tamaño del grano se detectaron cinco QTLs, los QTLs de anchura de la semilla, *ase2.1* que se mapeó próximo a PvM115 y explicó un 9,50 % de la variabilidad, y *ase2.2* que se localizó próximo a BMd017 y explicó un 8,90 % de la varianza, están asociados a la contribución de Matterhorn. En el GL 4? también se detectó un QTL *ase4?.1* de anchura de la semilla, próximo a BMc248 y que explicó un 13,90 % de la varianza, debida a la contribución del alelo de PHA-0399. El QTL *ase6b.1*, se detectó en dos ambientes, próximo al gen *tor* en el GL 6b y explicó hasta un 15,20 % de la varianza, debida a la contribución del alelo de PHA-0399. Además, se localizaron tres QTLs de grosor del grano, *gse2.1* que se localizó en el GL 2 y en tres

ambientes (Figura 3.44), próximo al marcador BMd017 y explicó hasta un 23,40 % de la variación observada debida a la contribución del alelo de Matterhorn, *gse4?.1* que se encontró en el GL 4? en un solo ambiente, y que explicó un 9,90 % de la varianza debida al parental PHA-0399 y *gse6b.1* (GL 6b) se detectó en tres ambientes y explicó hasta un 17,40 % de la variación fenotípica observada, debida al alelo de PHA-0399. Además, se detectó otro QTL, ligado al gen *tor,* en dos ambientes, *mcs6b.1*, que explicó hasta un 16,60 % de la variación observada y debido a la contribución de PHA-0399. Pérez-Vega *et al.* (2010) mapearon QTLs de dimensiones del grano en los GLs 2, 3, 6, 7, 8 y 10, pero no en el GL 4.

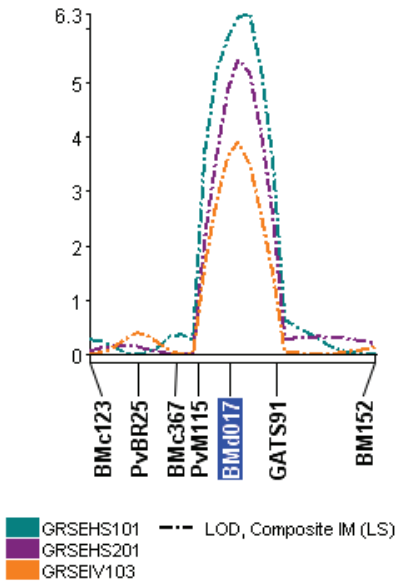

Figura 3.44. Estabilidad del QTL *gse2.1* de grosor de semilla, detectado en el GL 2 del mapa de ligamiento de la población Matterhorn/PHA-0399, en tres ambientes diferentes, con el marcador BMd017 que identifica el pico y los marcadores PvM115 y GATS91 que definen el intervalo de confianza del QTL.

3.6.2.1.4. Rendimiento del grano

Se detectaron tres QTLs asociados al rendimiento del grano y sus componentes, dos de ellos en el GLA? y uno en el GL 6a. El QTL *nvpA?.1* de número de vainas por planta se localizó próximo a BMc240 y explicó un 8,30 % de la variación fenotípica observada, determinada por la contribución del alelo del parental Matterhorn.

El QTL *grva6.1* de número de granos por vaina en el GL 6a, próximo a PvBR14, explicó un 10,50 % de la variabilidad observada, por la contribución del alelo de Matterhorn. El QTL *rndA?.1* se localizó en un solo ambiente, próximo a BMc122 y explicó un 8,20 % de la variación observada, debida al parental Matterhorn.

Los QTLs de rendimiento detectados en esta población no fueron estables entre ambientes y presentaron un LOD bajo. Blair *et al.* (2006a) mapearon QTLs de rendimiento en los GLs 2, 3, 4, 7, 9 y 11, y Cichy *et al.* (2009) en los GLs 1, 5, 6 y 7.

Tabla 3.41. QTLs de caracteres agronómicos y calidad del grano detectados mediante CIM en la población RIL Matterhorn/PHA-0399. GL, grupo de ligamiento; R^2, proporción de varianza explicada por el QTL; Ad, aditividad.

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
Arquitectura de la planta								
Longitud internudos								
lin6b.1	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	IV103	2.69	11.30	-1.04	PHA-0399
Altura planta								
alp4?.1	4?	BMc248	IAC005-BMc294	HS201	2.46	9.20	-17.68	PHA-0399
alp6b.1	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	HS201	7.73	26.20	-36.08	PHA-0399
	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	IV303	15.48	52.00	-32.73	PHA-0399
Acervo genético								
Longitud bráctea								
lbA?.1	A?	BMc122	BMc122-BMc240	HS101	6.03	22.30	-0.57	PHA-0399
	A?	BMc122	BMc122-BMc240	IV103	5.68	22.40	-0.98	PHA-0399
	A?	BMc122	BMc122-BMc240	IV303	1.99	7.50	-0.45	PHA-0399
Anchura bráctea								
abA?.1	A?	BMc122	BMc122-BMc240	HS101	2.64	10.50	-0.28	PHA-0399
	A?	BMc122	BMc122-BMc240	IV103	4.58	18.50	-0.70	PHA-0399
Longitud pico vaina								

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
lpv2.1	2	BM152	GATS91-BM152	IV303	2.46	9.10	-0.96	PHA-0399
lpv6a.1	6a	PvBR14	PvBR14-BM170	IV303	2.35	8.80	0.96	Matterhorn
Tamaño de vaina y grano								
Longitud vaina inmadura								
lvinA?.1	A?	BMc240	BMc122-BMc240	IV103	2.28	9.70	-0.50	PHA-0399
Anchura vaina inmadura								
avin2.1	2	PvM115	BMc367-BMd017	HS201	2.26	8.40	0.31	Matterhorn
avin2.2	2	GATS91	BMd017-BM152	IV103	2.21	9.40	0.58	Matterhorn
avin4?.1	4?	IAC005	IAC005-BMc248	IV103	2.21	9.40	-0.58	PHA-0399
avin6b.1	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	IV103	3.22	13.40	-0.58	PHA-0399
Grosor vaina inmadura								
gvin2.1	2	BMd017	PvM115-GATS91	HS201	6.22	21.50	0.33	Matterhorn
Anchura semilla								
ase2.1	2	PvM115	BMc367-BMd017	IV103	2.20	9.50	0.20	Matterhorn
ase2.2	2	BMd017	PvM115-GATS91	HS201	2.40	8.90	0.20	Matterhorn
ase4?.1	4?	BMc248	IAC005-BMc294	IV103	3.31	13.90	-0.26	PHA-0399
ase6b.1	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	HS201	4.24	15.20	-0.24	PHA-0399
	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	IV303	3.68	13.40	-0.38	PHA-0399
Grosor semilla								
gse2.1	2	BMd017	PvM115-GATS91	HS101	6.19	23.40	0.30	Matterhorn
	2	BMd017	PvM115-GATS91	IV103	3.91	16.20	0.32	Matterhorn
	2	BMd017	PvM115-GATS91	HS201	5.46	19.20	0.30	Matterhorn
gse4?.1	4?	IAC005	IAC005-BMc248	IV103	2.30	9.90	-0.24	PHA-0399
gse6b.1	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	IV103	4.23	17.40	-0.45	PHA-0399
	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	HS201	2.22	8.30	-0.26	PHA-0399
	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	IV303	4.75	16.90	-0.47	PHA-0399
Masa 100 semillas								
mcs6b.1	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	HS201	3.02	11.10	-3.62	PHA-0399
	6b	*tor*	LOANFOL-*tor*	IV303	4.66	16.60	-7.35	PHA-0399
Rendimiento								
Número vainas/planta								
nvpA?.1	A?	BMc240	BMc122-BMc240	HS201	2.21	8.30	10.68	Matterhorn
Granos por vaina								
grv6a.1	6a	PvBR14	PvBR14-BM170	IV103	2.42	10.50	0.48	Matterhorn
Rendimiento								
rndA?.1	A?	BMc122	BMc122-BMc240	IV303	2.19	8.20	645.61	Matterhorn

3.6.2.2. PHA-0419/Matterhorn

Se localizaron 53 QTLs significativos en la población PHA-0419/Matterhorn (Tabla 3.42) correspondientes a caracteres de precocidad, arquitectura de la planta, acervo genético, tamaño de vaina y grano, rendimiento y calidad física del grano, en los GLs 2, 4, 5, 6 y 9? (Figura 3.45). El GL 2 presentó el mayor número de QTLs, con 25 QTLs, mientras que el GL 5 tuvo el menor número de QTLs, con tan solo dos.

3.6.2.2.1. Precocidad

Se detectaron seis QTLs asociados a caracteres de precocidad. El QTL *nc2.1* de nascencia en el GL 2, cercano a PvBR10, y que explicó un 5,40 % de la variación observada, con un aumento de los días a nascencia debido a la contribución del parental PHA-0419. El QTL *dv2.1* de madurez fisiológica en el GL 2, próximo a GATS91 y que explicó un 8,30 % de la variación fenotípica observada. En el GL 6 se encontraron dos QTLs cercanos a IAC001, *pf6.1* que explicó un 8,50 % de la variación debido a la aportación del parental PHA-0419, y *df6.1* que explicó un 6,00 % de la variación observada por la contribución del parental Mesoamericano Matterhorn, y un QTL próximo al gen *tor, nc6.1* que explicó un 8,90 % de la variación, debida a la aportación del alelo de PHA-0419. Además, el QTL *pf9?.1* de días a primera flor en el GL 9?, próximo a PvM79, que explicó un 5,10 % de la variación observada debido al parental Matterhorn. Blair *et al.* (2006a) identificaron QTLs de días a primera flor en los GLs 6 y 9.

3.6.2.2.2. Arquitectura de la planta

Se encontraron siete QTLs indicativos de la arquitectura de la planta, cuyos efectos se deben a la contribución alélica del parental PHA-0419. En el GL 2 se identificaron, dos QTL de número de nudos a primera flor, *nn2.1* y *nn2.2* próximos a BMd017 BMc367, y que explican un 9,00 % y 6,10 % de la varianza, respectivamente; y un QTLs de longitud de internudo, *lin2.1,* cercano a BMc367, explicando un 9,00 % de la variación. En los GL 4 y GL5 se encontraron dos QTLs de número de nudos, *nn4.1* y

lin5.1 ligados a PV-GAAT001 (X57002) y BMd028, y que explican un 7,50 % y 9,50 % de la variación observada. En el GL 6 se encontraron los QTLs *nn6.1* y *lin6.1*, ligados al gen *tor*, que explicaron un 7,80 % y un 9,20 % de la variación observada, respectivamente. Checa y Blair (2008) detectaron cuatro QTLs de longitud de internudo en la población RIL G2333/G19839, tres en el GL 4 y uno en el GL 3. Blair *et al*. (2006a) detectaron dos QTLs relacionados con la arquitectura de la planta en el GL 6.

3.6.2.2.3. Acervo genético

Se detectaron ocho QTLs en esta población, cuatro de ellos en el GL 2, tres en el GL 4 y uno en el GL 6. El QTL *lf2.1* de longitud del foliolo en el GL 2, ligado a BMd017, y el QTL *lb4.1* de longitud de la bráctea floral en el GL 4, que explicaron un 6 % de la variación observada debido a la aportación de Matterhorn. El QTL *lb6.1*, localizado en el GL 6 próximo al gen *tor*, se detectó en dos ambientes y explicó hasta un 11,10 % de la varianza debida también a la aportación de Matterhorn. En el GL 2 se encontraron tres QTLs de longitud del pico: *lpv2.1* ligado a PvBR10, explicó un 5,90 % de la variación, *lpv2.2* ligado a PvM115 y detectado en dos ambientes, explicó hasta un 7,60 % de la variación, y *lpv2.3* asociado a BMc367, explicó un 15,70 % de la variación. En el GL 4 se localizaron dos QTLs de longitud del pico: *lpv4.1* ligado a PV-GAAT001 (X57002), explicó un 9,20 % de la variación, y *lpv4.2*, ligado a BMc248, en dos ambientes, explicó hasta un 9,70 % de la variación. Los cinco QTLs de longitud del pico de la vaina deben sus efectos a la contribución del parental PHA-0419.

3.6.2.2.4. Tamaño de vaina y grano

Se detectaron 25 QTLs asociados al tamaño de la vaina y del grano. En el GL 2 se encontraron tres QTLs de longitud de la vaina, *lvin2.1, lvin2.2* y *lvin2.3* ligados a PvBR10, PvM115 y BMc367, y que explican un 11,40 %, 19,00 % y 6,40 %, respectivamente, de la variación observada debido a la contribución de los alelos del parental PHA-0419. Se detectaron dos QTLs de anchura de vaina inmadura en el GL 2, *avin2.1,* detectado en tres ambientes, y que explicó hasta un 19,80 % de la varianza

debida a la aportación de Matterhorn, y *avin2.2*, que explicó un 8,40 % de la varianza, debida a la aportación del alelo de PHA-0419. Se detectaron otros dos QTLs de anchura de vaina en el GL 4, *avin4.1* y *avin4.2*, asociados a PV-GAAT001 (X57002) y BMc294, y explican un 9,30 % y 8,20 % de la varianza, respectivamente, debida al alelo de PHA-0419.

Los cuatro QTLs de longitud del grano, *lse2.1 (*cuatro ambientes) y *lse2.2* (tres ambientes) en el GL2, asociados a PvBR10 y BMc367, explican hasta un 32,80 % y 12,10 %, respectivamente, de la variación observada debida al parental PHA-0419. El QTL *lse4.1,* detectado en tres ambientes, se localizó en el GL 4, ligado a BMc248, y explicó hasta un 8,10 % de la variación debida a la aportación de PHA-0419. El QTL *lse6.1* localizado próximo al gen *tor* en el GL 6 y detectado en tres ambientes, explicó hasta un 15,40 % de la variación debida a la aportación del alelo de PHA-0419. Por último, el QTL *lse9?.1* en el GL 9?, explica un 12,00 % de la variación debido al parental Matterhorn. Pérez-Vega *et al.* (2010) detectaron un QTL en el GL 2.

Los QTLs de anchura de la semilla, *ase2.1* (tres ambientes), en el GL 2, ligado a PvBR10, *ase4.1*, en el GL 4, ligado a BMc294, y *ase6.1* (tres ambientes), en el GL 6, explican hasta un 13,60 %, 6,80 % y 9,60 % de la variación debido a la aportación del parental PHA-0419, respectivamente; mientras *ase2.2* (dos ambientes), en el GL 2 ligado a GATS91, y *ase9?.1* en el GL 9? ligado a BMd055, explican un 8,10 % y 11,40 % de la variación observada por la contribución del parental Matterhorn. Los tres QTLs del GL 2 asociados a grosor de la semilla, *gse2.1* (dos ambientes) ligado a BMc367, *gse2.2* ligado a BMd017, y *gse2.3* ligado a BMc123, explican hasta un 20,80 %, un 11,50 % y un 8,20 % de la variación por la contribución del parental Matterhorn. El QTL *gse4.1,* ligado a PV-GAAT001 (X57002) en el GL 4, explica un 6,80 % de la varianza debido a la contribución de PHA-0419.

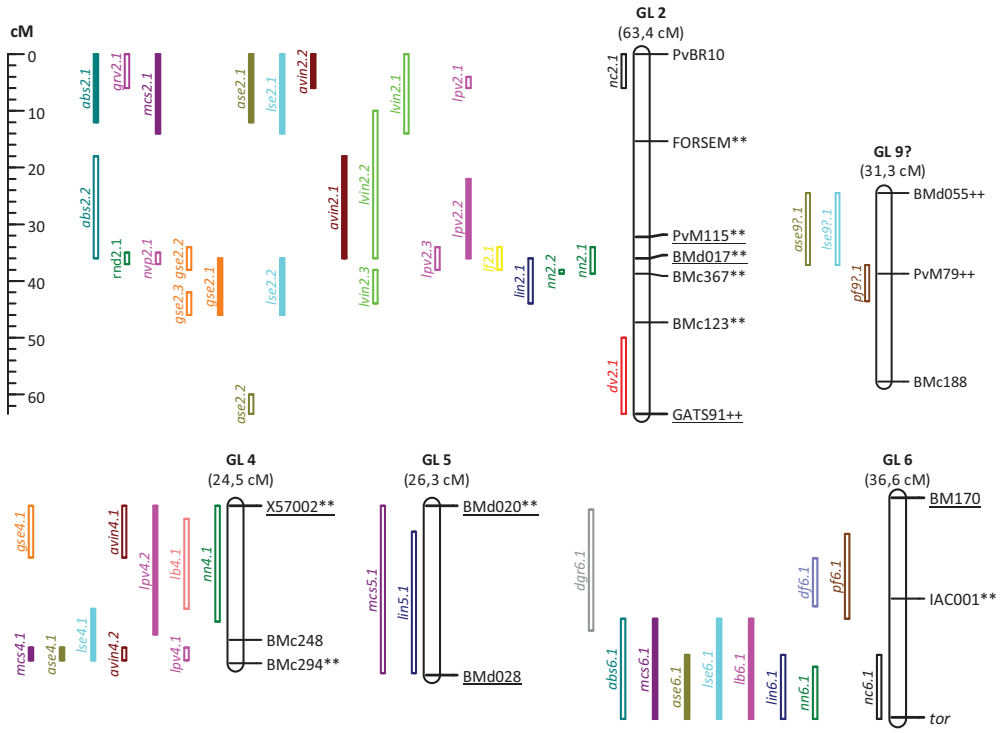

Figura 3.45. Mapa de ligamiento de la población PHA-0419/Matterhorn que muestra la localización de los QTLs significativos detectados mediante CIM. Los QTLs se representan como barras verticales a la izquierda de los GLs y la nomenclatura puede consultarse en la Tabla 3.42. Las barras más compactas indican que el QTL se ha detectado en más de un ambiente. Los marcadores subrayados son los que se utilizaron para determinar el GL mediante comparación con otros mapas publicados. Las distorsiones en la segregación se muestran a la derecha de los loci marcadores hacia PHA-0419 (*, **) o hacia Matterhorn (+, ++) con valores de probabilidad de $p<0,01$ y $p<0,001$.

Se encontraron cuatro QTLs de masa de 100 semillas, todos ellos debidos a la aportación del parental PHA-0419: *mcs2.1* (cuatro ambientes) ligado a PvBR10 en el GL 2, que explicó hasta un 22,60 % de la variación, *mcs4.1* (dos ambientes) ligado al locus BMc294 en el GL 4 y que explicó hasta un 7,90 % de la variación, *mcs5.1* ligado a BMd020 en el GL 5, que explicó un 10,40 % de la variación y *mcs6.1* (dos ambientes), ligado al gen *tor* en el GL 6, que explicó hasta un 13,20 % de la variación. Blair *et al.* (2006a) encontraron QTLs asociados a este carácter en los GLs 2 y 6.

3.6.2.2.5. Rendimiento del grano

Se encontraron tres QTLs asociados al rendimiento del grano, todos ellos en el GL 2. Los QTLs *nvp2.1* y *rnd2.1*, se localizaron próximos a BMd017, y explicaron un 5,90 % y un 5,30 %, respectivamente, de la varianza fenotípica observada, debida a la contribución del alelo de PHA-0419 en ambos casos. El QTL *grv2.1*, ligado a PvBR10, explicó un 7,40 % de la variación observada por la contribución del parental Matterhorn. Blair *et al.* (2006a) encontraron un QTL de rendimiento de grano en el GL 2.

Tabla 3.42. QTLs de caracteres agronómicos y calidad del grano detectados mediante CIM en la población RIL PHA-0419/Matterhorn. GL, grupo de ligamiento; R^2, proporción de varianza explicada por el QTL; Ad, aditividad.

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
Precocidad								
Nascencia								
nc2.1	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS201	2,04	5,40	0,46	PHA-0419
nc6.1	6	*tor*	IAC001-*tor*	HS201	3,45	8,90	0,57	PHA-0419
Primera flor								
pf9?.1	9?	PvM79	BMd055-BMc188	IV103	1,86	5,10	-0,84	Matterhorn
pf6.1	6	IAC001	BM170-*tor*	HS101	3,17	8,20	1,84	PHA-0419
Duración floración								
df6.1	6	IAC001	BM170-*tor*	HS101	2,38	6,20	-2,00	Matterhorn
Duración vaina								
dv2.1	2	GATS91	BMc123-GATS91	HS301	2,75	8,30	2,03	PHA-0419
Arquitectura de la planta								
Número nudos								
nn2.1	2	BMd017	PvM115-BMc367	IV103	3,36	9,00	0,28	PHA-0419
nn2.2	2	BMc367	BMd017-BMc123	HS201	2,13	5,70	0,18	PHA-0419
nn4.1	4	PV-GAAT001	PV-GAAT001-BMc248	IV103	2,78	7,50	0,37	PHA-0419
nn6.1	6	*tor*	IAC001-*tor*	IV103	2,89	7,80	0,26	PHA-0419
Longitud internudo								
lin2.1	2	BMc367	BMd017-BMc123	IV103	3,35	9,00	1,34	PHA-0419
lin5.1	5	BMd028	BMd020-BMd028	IV103	3,55	9,50	1,97	PHA-0419
lin6.1	6	*tor*	IAC001-*tor*	IV103	3,44	9,20	1,28	PHA-0419
Acervo genético								
Longitud foliolo								
lf2.1	2	BMd017	PvM115-BMc367	IV103	2,26	6,10	-0,27	Matterhorn

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
Longitud bráctea								
lb4.1	4	PV-GAAT001	PV-GAAT001-BMc248	IV103	2,34	6,30	-0,38	Matterhorn
lb6.1	6	*tor*	IAC001-*tor*	ST102	4,26	11,10	-0,37	Matterhorn
	6	*tor*	IAC001-*tor*	IV103	3,74	10,10	-0,32	Matterhorn
Longitud pico vaina								
lpv2.1	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	IV103	2,17	5,90	1,32	PHA-0419
lpv2.2	2	PvM115	FORSEM-BMd017	HS101	2,20	5,80	1,16	PHA-0419
	2	PvM115	FORSEM-BMd017	HS201	2,90	7,60	1,22	PHA-0419
lpv2.3	2	BMc367	BMd017-BMc123	IV103	6,03	15,70	1,76	PHA-0419
lpv4.1	4	PV-GAAT001	PV-GAAT001-BMc248	HS201	3,56	9,20	1,53	PHA-0419
lpv4.2	4	BMc248	PV-GAAT001-BMc294	HS101	3,71	9,70	1,17	PHA-0419
	4	BMc248	PV-GAAT001-BMc294	IV103	2,77	7,50	1,30	PHA-0419
Tamaño de vaina y grano								
Longitud vaina inmadura								
lvin2.1	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS201	4,48	11,40	0,69	PHA-0419
lvin2.2	2	PvM115	FORSEM-BMd017	IV103	7,45	19,00	0,69	PHA-0419
lvin2.3	2	BMc367	BMd017-BMc123	HS101	2,44	6,40	0,34	PHA-0419
Anchura vaina inmadura								
avin2.1	2	PvM115	FORSEM-BMd017	HS101	2,41	6,40	-0,31	Matterhorn
	2	PvM115	FORSEM-BMd017	IV103	5,46	14,30	-0,49	Matterhorn
	2	PvM115	FORSEM-BMd017	HS201	8,17	19,80	-0,49	Matterhorn
avin2.2	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS201	3,23	8,40	0,29	PHA-0419
avin4.1	4	PV-GAAT001	PV-GAAT001-BMc248	HS201	3,59	9,30	0,33	PHA-0419
avin4.2	4	BMc294	BMc248-BMc294	HS201	3,17	8,20	0,31	PHA-0419
Longitud semilla								
lse2.1	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS101	9,53	22,90	1,16	PHA-0419
	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	IV103	7,85	19,90	1,01	PHA-0419
	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	ST102	11,04	32,80	1,50	PHA-0419
	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS201	10,02	23,80	1,15	PHA-0419
lse2.2	2	BMc367	BMd017-BMc123	IV103	3,16	8,50	0,53	PHA-0419
	2	BMc367	BMd017-BMc123	ST102	3,57	12,10	0,67	PHA-0419
	2	BMc367	BMd017-BMc123	HS201	3,74	9,60	0,56	PHA-0419
lse4.1	4	BMc248	PV-GAAT001-BMc294	HS101	2,70	7,10	0,52	PHA-0419
	4	BMc248	PV-GAAT001-BMc294	IV103	2,11	5,80	0,50	PHA-0419
	4	BMc248	PV-GAAT001-BMc294	HS201	3,12	8,10	0,53	PHA-0419
lse6.1	6	*tor*	IAC001-*tor*	HS101	3,64	9,40	0,54	PHA-0419
	6	*tor*	IAC001-*tor*	ST102	4,65	15,40	0,79	PHA-0419
	6	*tor*	IAC001-*tor*	HS201	4,41	11,30	0,59	PHA-0419
lse9?.1	9?	BMd055	BMd055-PvM79	HS201	3,39	12,00	-0,85	Matterhorn
Anchura semilla								
ase2.1	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS101	4,54	11,60	0,28	PHA-0419
	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	ST102	4,05	13,60	0,33	PHA-0419

Carácter y QTL	GL	Marcador más cercano	Marcadores flanqueantes	Ambiente	LOD	R^2 CIM	Ad.	Origen
	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS201	3,23	8,40	0,23	PHA-0419
ase2.2	2	GATS91	BMc123-GATS91	HS101	3,09	8,10	-0,26	Matterhorn
ase4.1	4	BMc294	BMc248-BMc294	IV103	2,50	6,80	0,20	PHA-0419
	4	BMc294	BMc248-BMc294	HS201	2,27	6,00	0,19	PHA-0419
ase6.1	6	*tor*	IAC001-*tor*	HS101	3,58	9,30	0,23	PHA-0419
	6	*tor*	IAC001-*tor*	ST102	2,81	9,60	0,23	PHA-0419
	6	*tor*	IAC001-*tor*	HS201	3,29	8,50	0,22	PHA-0419
ase9?.1	9?	BMd055	BMd055-PvM79	ST102	3,37	11,40	-0,36	Matterhorn
Grosor semilla								
gse2.1	2	BMc367	BMd017-BMc123	HS101	8,57	20,80	-0,22	Matterhorn
	2	BMc367	BMd017-BMc123	HS201	2,80	7,30	-0,15	Matterhorn
gse2.2	2	BMd017	PvM115-BMc367	IV103	4,34	11,50	-0,16	Matterhorn
gse2.3	2	BMc123	BMc367-GATS91	ST102	2,39	8,20	-0,18	Matterhorn
gse4.1	4	PV-GAAT001	PV-GAAT001-BMc248	HS101	2,59	6,80	0,13	PHA-0419
Masa 100 semillas								
mcs2.1	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS101	7,09	17,70	6,89	PHA-0419
	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	IV103	3,82	9,80	4,80	PHA-0419
	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	ST102	3,73	10,20	4,24	PHA-0419
	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS201	5,17	22,60	7,15	PHA-0419
mcs4.1	4	BMc294	BMc248-BMc294	IV103	2,40	6,70	3,36	PHA-0419
	4	BMc294	BMc248-BMc294	HS201	3,05	7,90	3,45	PHA-0419
mcs5.1	5	BMd020	BMd020-BMd028	HS101	4,01	10,40	6,41	PHA-0419
mcs6.1	6	*tor*	IAC001-*tor*	HS101	4,30	11,10	3,93	PHA-0419
	6	*tor*	IAC001-*tor*	HS201	5,22	13,20	4,85	PHA-0419
Rendimiento								
Número vainas/planta								
nvp2.1	2	BMd017	PvM115-BMc367	HS201	2,23	5,9	8,49	PHA-0419
Granos por vaina								
grv2.1	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	IV103	2,71	7,40	-0,19	Matterhorn
Rendimiento								
rnd2.1	2	BMd017	PvM115-BMc367	HS201	2,00	5,30	616,69	PHA-0419
Calidad física del grano								
Absorción agua								
abs2.1	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	HS101	2,53	7,30	-10,91	Matterhorn
	2	PvBR10	PvBR10-FORSEM	IV103	2,69	7,40	-11,50	Matterhorn
abs2.2	2	PvM115	FORSEM-BMd017	HS101	4,92	13,70	-15,03	Matterhorn
abs6.1	6	*tor*	IAC001-*tor*	HS101	3,67	10,40	-11,85	Matterhorn
Dureza grano cocido								
dgr6.1	6	IAC001	BM170-*tor*	HS101	4,03	11,40	-4,72	Matterhorn

3.6.2.2.6. Calidad física del grano

Esta población es la única en la que se han detectado QTLs de calidad física del grano, aunque explican una baja proporción de la variación. Se detectaron cuatro QTLs en los GLs 2 y 6, todos debidos a la contribución del alelo de Matterhorn. Los QTLs de absorción de agua del grano *abs2.1*, detectado en dos ambientes, y *abs2.2,* ligados a PvBR10 y PvM115, explican un 7,35% y un 13,70 % de la variación, respectivamente. Los QTLs *abs6.1* y *dgr6.1*, localizados en el GL 6, explicaron un 10,40 % y un 11,40 % de la variación fenotípica observada, respectivamente. Matterhorn es una línea que ha sido seleccionada para calidad de grano (Kelly *et al*., 1999). Pérez-Vega *et al*. (2010) detectaron dos QTLs de absorción de agua en los GLs 3 y 4.

4. DISCUSIÓN GLOBAL Y CONCLUSIONES

4.1. Discusión global

En este trabajo se identificaron QTLs que afectan a caracteres agronómicos y de calidad de importancia económica en judía común mediante el estudio de cuatro poblaciones de mapeo RIL derivadas de cruzamientos inter-e intra-acervos genéticos. Para ello se ha realizado un análisis cuantitativo y de QTLs de los caracteres de interés en las diferentes poblaciones, estudiándose la distribución y efectos del genotipo y ambiente en los caracteres, así como el desarrollo de mapas de ligamiento y la posterior identificación de QTLs. Además, se llevó a cabo un análisis genético de los caracteres cualitativos. El objetivo final era determinar la contribución genética de los recombinantes naturales, genotipos PHA-0399 y PHA-0419, a la mejora de germoplasma de los acervos genéticos Andino y Mesoamericano, genotipos Beluga y Matterhorn respectivamente, con respecto a los caracteres estudiados, con la finalidad de emplear estas formas recombinantes como padres puente en cruzamientos inter-raciales, para salvar así las barreras existentes en la hibridación.

En el análisis fenotípico de las poblaciones se observaron patrones de distribución normales en la mayoría de caracteres cuantitativos de precocidad, arquitectura, acervo genético, tamaño de vaina y grano, rendimiento y calidad del grano, lo que indica la herencia cuantitativa y la variación continua en esos caracteres analizados. En la población inter-acervos Beluga/PHA-0399, algunos caracteres fenológicos, altura de la planta y longitud de internudos, no se ajustaron a la distribución normal en algunos ambientes, y mostraron cierto bimodalismo. Blair *et al.* (2006a) observaron patrones de bimodalismo similares en el estudio de una población derivada del retrocruzamiento entre un genotipo Andino con hábito de crecimiento tipo I (ICA Cerinza, padre recurrente) y un genotipo silvestre con hábito tipo IV (G24404), y concluyeron que el bimodalismo y la falta de ajuste a la normalidad observada en las distribuciones, se debe a la relación de los caracteres de precocidad y arquitectura con el hábito de crecimiento, determinado por la expresión del gen *fin* (Lamprecht, 1947), u otro carácter de herencia monogénica. Este bimodalismo no se observó en la población PHA-0419/Beluga, donde los caracteres de precocidad y arquitectura de la planta mostraron patrones normales de distribución. Cuando se

analizó el ajuste de la segregación del hábito de crecimiento a la proporción 1:1 esperada en las poblaciones inter-acervos (Hábito I/ Hábito IV), se observó ajuste en la población Beluga/PHA-0399 pero distorsión en la población PHA-0419/Beluga, que se ajustó a una proporción 3:1, lo que podría indicar que si el gen *fin* está actuando, debe estar influenciado por genes menores o modificadores, que alteran las proporciones esperadas, o que quizás existan dos loci recesivos que controlan este carácter, como lo observado en estudios recientes (Campos *et al*., 2011) llevados cabo en una población RIL derivada de un cruzamiento entre un genotipo Mesoamericano de hábito indeterminado tipo III (IAC-UNA) y un genotipo Andino de hábito determinado tipo I (CAL143), donde se observó también distorsión en la proporción 1:1 en la segregación del hábito de crecimiento, la cual se ajustó a una proporción 3:1, sugiriendo la existencia de dos loci recesivos que controlan el fenotipo del hábito indeterminado, que se mapearon en los GLs 1 y 9 del mapa de ligamiento de dicha población, con valores de LOD próximos.

En las poblaciones intra-acervos, derivadas de cruzamientos entre genotipos de hábito de crecimiento indeterminado, se estudió la posible dominancia del fenotipo trepador (tipo IV) sobre el erecto (tipo II), debida a la expresión del gen *tor* (Lamprecht, 1947), con herencia presumiblemente monogénica. Al analizar las frecuencias del hábito en las poblaciones, se observó el ajuste a la proporción 1:1 en Matterhorn/PHA-0399, y ligera distorsión en PHA-0419/Matterhorn, por lo que al igual que con el gen *fin*, se deduce que si bien el fenotipo trepador es dominante frente al porte erecto y regulado por un gen mayor, debe haber genes menores o modificadores que están interviniendo. Checa y Blair (2008) realizaron estudios de la arquitectura de la planta en una población RIL derivada de un cruce entre un genotipo Mesoamericano de tipo IV (G2333) y un genotipo Andino de hábito de tipo II (G19839), y observaron que la altura de la planta y la capacidad para trepar (medida según una escala de 1-9 que ellos desarrollaron), a pesar de ajustarse a la normalidad, evidenciaban cierto bimodalismo, pero no clases discretas bien definidas, por lo que concluyeron la existencia de un gen mayor sumado a la acción de modificadores.

Los resultados del análisis del hábito de crecimiento obtenidos en las poblaciones inter-acervos presentan analogías con lo obtenido en las poblaciones intra-acervos, ya que se observó que los cruces en que el genotipo recombinante actúa como progenitor masculino (Beluga/PHA-0399 y Matterhorn/PHA-0399), las proporciones se ajustan mejor a lo esperado y se consigue superar la barrera genética, sin embargo, cuando el otro genotipo recombinante actúa de parental materno (PHA-0419/Beluga y PHA-0419/Matterhorn), las proporciones se ven distorsionadas hacia PHA-0419, existiendo una predominancia de los alelos de ese genotipo recombinante, lo que debería tenerse en cuenta al emplear estas formas en mejora. Por otro lado, citar que el cruzamiento con el genotipo PHA-0399 actuando de parental materno no fue viable.

Los caracteres cualitativos de forma (foliolo, bráctea, semilla), y la integridad del grano tras la cocción, analizados como marcadores fenotípicos, mostraron diferentes patrones en las cuatro poblaciones. Al analizar el ajuste a las proporciones esperadas, en caso de que su expresión estuviese regulada por un solo gen, se observó distorsión hacia las formas intermedias en las poblaciones inter-acervos en los caracteres de forma del foliolo y de la semilla. Según Campos *et al*. (2011), en una población RIL, cuando el ajuste a las proporciones 1:1 está muy distorsionado, podría estar evidenciando la existencia de dos loci recesivos regulando el carácter, el ajuste a la proporción 3:1 verificaría esta hipótesis. En las poblaciones intra-acervos, la forma del foliolo mostró distorsión hacia la forma intermedia en Matterhorn/PHA-0399, y se ajusta más a una proporción 1:1 que a la 3:1, y en PHA-0419/Matterhorn, las proporciones se ajustaron a 3:1. Dados los diferentes patrones encontrados en la distribución de la forma del foliolo, no se puede concluir el tipo de herencia que rige este carácter. Los caracteres de forma de la semilla y de la bráctea parecen estar regulados por dos loci, dado que se observó mejor ajuste a la proporción 3:1 que a la 1:1 en todas las poblaciones. La integridad del grano tras la cocción, que solo fue polimórfica en los cruces con PHA-0399, mostró ajuste a 1:1 en la población Matterhorn/PHA-0399 y ligera distorsión hacia Beluga en Beluga/PHA-0399, por lo que cabría pensar que la herencia de este carácter podría ser monogénica.

Las formas intermedias, PHA-0399 y PHA-0419, impusieron su fenotipo en los caracteres de precocidad en las poblaciones RIL, alargando los ciclos de crecimiento de todas las poblaciones, por lo que no mejoraron estos caracteres. Además, PHA-0399 contribuye genéticamente a la mejora de caracteres de tamaño de vaina y grano y también de rendimiento en el genotipo Andino Beluga, pero no tanto en el genotipo Mesoamericano Matterhorn, por lo que podríamos decir que se están superando las incompatibilidades del cruzamiento entre acervos genéticos diferentes. Algo parecido ocurre con el genotipo PHA-0419, que mejora más a Beluga en tamaño y rendimiento que a Matterhorn.

El mayor nivel de polimorfismo, como era de esperar, se dio en poblaciones derivadas de cruzamientos entre acervos genéticos diferentes, y en el siguiente orden: Beluga/PHA-0399 (33,60 %), PHA-0419/Beluga (31,70 %), Matterhorn/PHA-0399 (16,67 %) y por último PHA-0419/Matterhorn (12,75 %). El nivel de polimorfismo detectado es bajo, aunque el número de marcadores microsatélite polimórficos estudiados por población es variable. La baja tasa de polimorfismo es común en cruzamientos entre genotipos cultivados, y esto se ha observado en otros estudios, como el llevado a cabo por Campos *et al.* (2011), que obtuvieron también una baja tasa de polimorfismo en el análisis de la población RIL inter-acervos ICA-UNA/CAL 143 (28,5 %), sin embargo la tasa fue mayor (45,7 %) en estudios de Blair *et al.* (2006a), en una población derivada de un cruce entre un genotipo cultivado y uno silvestre. El hecho de que el polimorfismo en poblaciones intra-acervos sea menor, está indicando que existe una cercanía genética muy estrecha que hace que no se presente mucha variación en el genoma y que por el contrario se encuentren muchas regiones conservadas. Blair *et al.* (2010) realizaron un estudio con una población derivada de un cruce intra-acervo de dos genotipos Mesoamericanos, obteniendo un porcentaje de polimorfismo todavía más bajo (11,9%) de lo observado en este estudio.
En resumen, los porcentajes de polimorfismo hallados en este trabajo se corresponden con lo planteado por Blair *et al.* (2006b), que proponen que las combinaciones de parentales inter-acervo tienen una tasa de polimorfismo mayor que las combinaciones intra-acervo, ya que el polimorfismo está representando la variabilidad existente entre los parentales, y es en los cruces inter-acervos donde hay

una base genética más amplia, dado que comparten menos alelos (Blair *et al.,* 2003). Sin embargo, la tasa de polimorfismo no parece muy alta incluso en los cruces inter-acervos, lo que puede ser explicado por el carácter intermedio de los genotipos PHA-0399 y PHA-0419.

En las poblaciones PHA-0419/Beluga y PHA-0419/Matterhorn, se identificó el mayor número de QTLs (un total de 53 en cada una), quizás debido a que el número de QTLs en una población es directamente proporcional al tamaño de ésta (Chavarro y Blair, 2010), y éstas poblaciones cuentan con 179 y 170 individuos, respectivamente.

La detección de QTLs no fue en todos los ambientes por igual, lo que indica la existencia de interacciones entre genotipo y ambiente para muchos de los caracteres evaluados. Algunos QTLs se detectaron en varios ambientes y en más de una población, lo que indicaría la consistencia de estos y su potencial uso en MAS. En todas las poblaciones se mapearon QTLs asociados a caracteres de tamaño de vaina y grano en el GL 2, lo que coincide con los resultados obtenidos por otros autores (Park *et al*., 2001; Papa *et al*., 2005; Cichy *et al*., 2009; Pérez-Vega *et al*., 2010; Blair *et al*., 2006a, 2011). En las poblaciones inter-acervos, además, se mapearon QTLs relativos al tamaño en el GL 10, y en el GL 1 para la mayoría de caracteres, excepto la calidad física del grano. En las poblaciones intra-acervos, se encontraron QTLs asociados a caracteres de tamaño de vaina y grano en el GL 4, y en el GL 6, ligados a caracteres de arquitectura, acervo genético y tamaño. Además, en las poblaciones derivadas del cruce con PHA-0419, se encontraron QTLs asociados a tamaño en los GLs 5 y 9, y asociados a rendimiento en el GL 2.

Mapear en varias poblaciones ha resultado útil para ubicar marcadores que son monomórficos en una u otra población (Blair *et al.,* 2003) y permitir la integración de todos los mapas en uno. El uso exclusivo de microsatélites y la disponibilidad de un mapa de referencia puede ayudar en el desarrollo de otros mapas genéticos de judía común, a través de la trasferencia de información del orden y ligamiento de los marcadores, permitiendo la realización de análisis comparativos e integración de mapas (Grisi *et al*., 2007; Blair *et al*., 2008).

El mapa integrado (Figura 3.40) se construyó con 49 marcadores SSR y presenta una longitud de 329,2 cM, que se corresponde a un 27,4 % de la longitud total del mapa consenso de judía común (Freyre et al., 1998). El bajo número de SSRs del mapa integrado estaría indicando que existe una base genética estrecha entre las cuatro poblaciones. En este mapa se identificaron los GLs 1, 2, 4, 5, 6, 8, 9, 10 y un GL no identificado, con los GL 5 y 9 divididos en subgrupos, y una mayor saturación de marcadores podría permitir la unión de los mismos. La distribución de polimorfismos no fue uniforme a lo largo del genoma, así el mayor número de polimorfismos se detectó en los GL 2, 8 y 9; mientras que en los GL 1, 4, 5, 6 y 10 apenas se encontraron regiones polimórficas. La disposición de los marcadores en los GLs concuerda, en general, con lo obtenido en trabajos previamente publicados (Blair *et al*., 2003, 2006a, 2011; Ochoa *et al*., 2006; Checa y Blair, 2008; Cichy *et al*., 2009; Pérez-Vega *et al*., 2010; Chavarro y Blair, 2010; Campos *et al*., 2011).

En el mapa integrado se localizaron los microsatélites BMc367 y PvBR10 en el GL 2, IAC005, BMc248 y BMc294 en el GL 4, IAC001 en el GL 6, IAC074, BMc353, BMc316 en el GL 8, BMc184, IAC033, BMc221 y BMc188 en el GL 9 y BMc159 en el GL 10, que no se identificaron en otros estudios. También se situó el locus *tor* en el GL 6, que no se encontró localizado en publicaciones anteriores, ligado al marcador BM170, situado en el GL 6 por múltiples autores (Blair *et al*., 2003, 2006a, 2011; Ochoa *et al*., 2006; Checa y Blair, 2008; Cichy *et al*., 2009; Pérez-Vega *et al*., 2010; Chavarro y Blair, 2010). Este hecho, podría aclarar aspectos de la herencia del hábito de crecimiento en cruzamientos entre genotipos con hábito indeterminado erecto y trepador, y aportar nuevas perspectivas al estudio de la genética de judía común.

De acuerdo con Blair *et al*. (2003), para saturar un mapa genético es mejor emplear SSRs genómicos, ya que presentan tasas más altas de polimorfismo que los derivados de c-DNA. Aunque los SSR génicos y genómicos tienden a ser complementarios para el mapeo genético (Varshney *et al*., 2005), una estrategia para saturar los mapas de las poblaciones intra-acervos sería realizar el genotipado de las líneas RIL con nuevos marcadores genómicos, ya que de los 306 SSRs empleados en este trabajo, 183 son génicos, lo que explicaría la baja tasa de polimorfismo observada. También sería

interesante la utilización de marcadores SNPs (Herrera, 2011), dada la elevada frecuencia en que se han encontrado en el genoma de judía común (Ramírez *et al.*, 2005; Gaitán-Solís *et al.*, 2008; Hyten *et al.*, 2010), lo que permitiría saturar los mapas de poblaciones intra-acervos.

En estudios realizados en el CIAT (Quintero *et al.*, 2010), se observó que estos marcadores SNPs saturaron regiones de los GLs no cubiertas por SSRs en el mapa de la población DOR364/G19833, la misma empleada por Blair *et al.* (2003). Algunos de ellos podrán transferirse entre especies de leguminosas, lo cual favorecerá el avance de estudios de genómica comparativa de esta familia de plantas. Es necesario seguir saturando el mapa genético con SNPs, no sólo enfocado a estudios de diversidad, sino también de asociación con características de importancia económica.

El uso del material genético analizado en esta tesis puede tener valor estratégico global para la mejora de la especie. Un programa de mejora para transferencia de genes entre acervos de judía común, puede basarse en la estrategia del uso de germoplasma puente para salvar las barreras genéticas que pueda haber en los procesos de hibridación inter-acervo.

4.2. Conclusiones

1) Los caracteres cuantitativos de precocidad, arquitectura, acervo genético, tamaño de vaina y grano, rendimiento y calidad del grano se ajustaron a una distribución normal, indicando variación continua. Los caracteres de forma de semilla y bráctea parecen estar regulados por dos loci recesivos, mientras que la integridad del grano, forma del foliolo y el hábito de crecimiento presentaron un patrón de herencia monogénica aunque este no fue consistente en todas las poblaciones estudiadas.

2) Las poblaciones de mapeo inter-acervo mostraron una tasa de polimorfismo mayor que las intra-acervo, ya que los genotipos intermedios PHA-0399 y PHA-0419 se comportan molecularmente como Mesoamericanos.

3) Los GLs 2 y 6 del mapa integrado derivan de la unión de las cuatro poblaciones de mapeo, presentando los GL 2, 8 y 9 la mayor proporción de polimorfismo.

4) El locus *tor* se localizó en el GL 6, el cual no se había localizado en trabajos publicados hasta el momento, mientras que el locus *fin* se situó en el GL 1, coincidiendo con trabajos anteriores.

5) En el GL 2 se mapearon QTLs asociados a caracteres de tamaño de vaina y grano en todas las poblaciones de mapeo. En las poblaciones inter-acervos, además, se mapearon QTLs relativos al tamaño en el GL 10, y en el GL 1 para la mayoría de caracteres, excepto la calidad física del grano. En las poblaciones intra-acervos, se encontraron QTLs asociados a caracteres de tamaño de vaina y grano en el GL 4, y en el GL 6 ligados a caracteres de arquitectura, acervo genético y tamaño. En las poblaciones derivadas de PHA-0419 se encontraron QTLs asociados a tamaño en los GLs 5 y 9, y asociados a rendimiento en el GL 2.

6) El genotipo PHA-0399 contribuye genéticamente a la mejora de caracteres de tamaño de vaina y grano y también de rendimiento en el genotipo Andino Beluga, no tanto en el genotipo Mesoamericano Matterhorn, por lo que podríamos decir que se están superando las incompatibilidades del cruzamiento entre acervos genéticos diferentes.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

-Aastveit AH, Aastveit K (1993) Effects of genotype-environment interactions on genetic correlations. Theor Appl Genet 86: 1007-1013

-Adam-Blondon AF, Sevignac M, Bannerot H, Dron M (1994b) SCAR, RAPD, and RFLP markers linked to the dominant gene (*Are*) conferring resistance to anthracnose. Theor Appl Genet 88:865-870

-Adam-Blondon AF, Sévignac M, Dron M, Bannerot H (1994a) A genetic map of common bean to localize specific resistance gene against anthracnose. Genome 37:915-924

-Afanador L, Haley SD, Kelly JD (1993) Adoption of a mini-prep DNA extraction method for RAPD marker analysis in common bean. Ann Rep Bean Improv Coop 35:11

- Alzate-Marin AL, Baía GS, de Paula Júnior TJ, de Carvalho GA, de Barros EG, and Moreira MA (1997) Inheritance of anthracnose resistance in common bean differential cultivar AB 136. Plant Dis 81:996-998

-Alzate-Marin AL, Costa MR, Arruda KM, Barros EG, Moreira MA (2003) Characterization of the anthracnose resistance gene present in Ouro Negro (Honduras 35) common bean cultivar. Euphytica 133:165-169

-Alzate-Marin AL, Menarim H, Baía GS, Paula Jr TJ, Souza KA, Costa MR, Barros EG, Moreira MA (2001) Inheritance of anthracnose resistance in the common bean differential cultivar G 2333 and identification of a new molecular marker linked to the *Co-4*^{2} gene. J Phytopathol 149:259-264

-Alzate-Marin AL, Souza KA, de Morais MG, de Oliveira EJ, Moreira MA, barros EG (2007) Genetic characterization of anthracnose resistance genes *Co-4*^{3} and *Co-9* in common bean cultivar Tlalnepantla 64 (PI 207262). Euphytica 154:1-8

-Ariyarathne HM, Coyne DP, Jung G, Skroch PW, Vidaver AK, Steadman JR, Miklas PN, Bassett MJ (1999) Molecular mapping of disease resistance genes for halo blight, common bacterial blight, and bean common mosaic virus in a segregating population of common bean. J Am Soc Hort Sci 124:654-662

-Arndt GC, Gepts P (1989) Segregation and linkage for morphological and biochemical markers in a wide cross in common bean (*Phaseolus vulgaris)*. Annu Rep Bean Improv Coop 32:68-69

-Augustin E, Coyne DP, Schuster ML (1972) Inheritance of resistance in *Phaseolus vulgaris* to *Uromyces phaseoli typica* Brazilian rust race B11 and of plant habit J Am Soc Hortic Sci 96:526-529

-Awale HE, Kelly JD (2001) Development of SCAR marker linked to *Co-42* gene in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 44:119-120

-Balardin RS, Kelly JD (1998) Interaction among races of *Colletotrichum lindemuthianum* and diversity in *Phaseolus vulgaris*. J Am Soc Hortic Sci 123:1038-1047

-Ballantyne BJ (1978) The genetic basis of resistance to rust caused by *Uromyces appendiculatus* in beans (*Phaseolus vulgaris)*. PhD diss Univ of Sydney, Australia

-Bannerot H (1965) Résultats de l'infection d'une collection de haricots par six races physiologiques d'anthracnose. Ann Amélior Plant 15:201-222

-Bassett MJ (1988) Linkage mapping of marker genes in common bean. In: Gepts P (ed) Genetic Resources of *Phaseolus* bean. Kluwer, Dordrecht, pp 329-353

-Bassett MJ (1991) A revised linkage map of common bean. HortScience 26:834-836

-Bassett MJ (2004) List of genes-*Phaseolus vulgaris* L. Annu Rep Bean Improv Coop 47:1-24

-Bassett MJ, Myers JR (1999) Report of BIC genetic committee. Annu Rep Bean Improv Coop 42:vi

-Basten CJ, Weir BS, Zeng ZB (1994) QTL Cartographer. Dept of Statistics, North Carolina State Univ, Raleigh, US

-Basten CJ, Weir BS, Zeng ZB (2001) QTL Cartographer, Version 1.15. Dept of Statistics, North Carolina State Univ, Raleigh, US

-Bearzoti E (2000) Mapeamento de QTL. En: Pinheiro JB, Carneiro IF (Eds) Análise de QTL no melhoramento de plantas. Goiânia: FUNAPE p.63-22

-Beattie A, Larsen J, Michaels T, Pauls K (2003) Mapping quantitative trait loci for a common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) ideotype. Genome 46: 411-422

-Beaver JS, Kelly JD (1994) Comparison of two selection methods for the improvement of dry bean populations derived from crosses between gene pools. Crop Sci 34:34-37

-Beckmann JS, Soller M (1986) Restriction Fragment Length Polymorphisms in Genetic Improvement of Agricultural Species. Euphytica 35:111-124

-Beebe S, Pedraza F, Rojas M, Gutiérrez J, Tohme J (1998) A genetic map of common bean combining RFLP, RAPD, SCAR, and AFLP markers. Annu Rep Bean Improv Coop 41:95-96

-Beebe S, Rengifo J, Gaitan E, Duque MC, Tohme J (2001) Diversity and origin of Andean landraces of common bean. Crop Sci 41: 854-862

-Beebe S, Skroch PW, Tohme J, Duque MC, Pedraza F, Nienhuis J (2000) Structure of genetic diversity among common bean landraces of Middle American origin based on correspondence analysis of RAPD. Crop Sci 40:264-273

-Beebe SE, Rojas-Pierce M, Yan X, Blair MW, Pedraza F (2006) Quantitative trait loci for root architecture traits correlated with phosphorus acquisition in common bean. Crop Sci 46:413-423

-Benchimol LL, Campos T, Carbonell SAM, Colombo CA, Chioratto AF, Formighieri EF, Gouvea LRL, Souza AP (2007) Structure of genetic diversity among common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties of Mesoamerican and Andean origins using new developed microsatellite markers. Genet Resour Crop Evol 54:1747-1762

-Bennink MR (2010) Health benefits associated with consumption of dry beans. Annu Rep Bean Improv Coop 53:2-3

-Blair MW, Astudillo C, Grusak M, Graham R, Beebe S (2009a) Inheritance of seed iron and zinc content in common bean (*Phaseolus vulgaris L.*). Mol Breed 23:197-207

-Blair MW, Astudillo C, Rengifo J, Beebe S, Graham R (2011) QTL analyses for seed iron and zinc concentrations in an intra-genepool population of Andean common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) Theor Appl Genet 122:511-521

-Blair MW, Buendía HF, Giraldo MC, Métais I, Peltier D (2008) Characterization of AT-rich microsatellites in common bean (*Phaseolus vulgaris L.*). Theor Appl Genet 118:91-103

-Blair MW, Díaz JM, Hidalgo R, Díaz LM, Duque MC (2007) Microsatellite characterization of Andean races of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Theor Appl Genet 116: 29-43

-Blair MW, Giraldo MC, Buendia HF, Tovar E, Duque MC, Beebe S (2006b) Microsatellite marker diversity in common bean (*Phaseolus vulgaris L.*) Theor Appl Genet 113:100-109

-Blair MW, Iriarte G, Beebe S (2006a) QTL analysis of yield traits in an advanced backcross population derived from a cultivated Andean wild common bean (*Phaseolus vulgaris L.*) cross. Theor Appl Genet 112:1149-1163

-Blair MW, Medina JI, Astudillo C, Rengifo J, Beebe SE, Machado G, Graham R (2010) QTL for seed iron and zinc concentration and content in a Mesoamerican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) population. Theor Appl Genet 121:1059-1070

-Blair MW, Muñoz C, Garza R, Cardona C (2006c) Molecular mapping of genes for resistance to the bean pod weevil (*Apion godmani* Wagner) in common bean. Theor Appl Genet 112:913-923

-Blair MW, Muñoz M, Pedraza F, Giraldo MC, Buendía HF, Hurtado N (2009c) Development of microsatellite markers for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) based on screening of non-enriched small insert genomic libraries. Genome 52:772-782

-Blair MW, Muñoz-Torres M, Giraldo MC, Pedraza F (2009b) Development and diversity assessment of Andean-derived, gene-based microsatellites for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). BMC Plant Biol 9:100

-Blair MW, Pedraza F, Buendia HF, Gaitán-Solís E, Beebe SE, Gepts P, Tohme J (2003) Development of a genome-wide anchored microsatellite map for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Theor Appl Genet 107:1362-1374

-Bostein D, White RL, Skolnick M, Davis RW (1980) Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. Am J Hum Genet 32(3): 314-331

-Boutin SR, Young ND, Olson TC, Yu ZH, Shoemaker RC, Vallejos CE (1995) Genome conservation among three legume genera detected with DNA markers. Genetics 38:928-937

-Brick MA, Burgener P (2004) Colorado Beans News. Origin and World Production (www.csuag.com/cbn) vol 20(1)

-Brick MA, Ogg JB, Schwartz HF, Byrne PF, Kelly JD (2004) Resistance to multiple races of fusarium wilt in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 47:131-132

-Broughton WJ, Hernández G, Blair M, Beebe S, Gepts P, Vanderleyden J (2003) Beans (*Phaseolus* spp.) - model food legumes. Plant Soil 252:55-128

-Brücher B, Brücher H (1976) The south American wild bean (*Phaseolus aborigineus* Burk.) as ancestor of the common bean. Econ Bot 30:257-272

-Buso GSC, Amarala ZPS, Brondani RPV, Ferreira ME (2006) Microsatellite markers for the common bean *Phaseolus vulgaris*. Mol Ecol Notes 6**:**252-254

-Byrne M, Murrell JC, Allen B, Moran GF. 1995. An integrated genetic linkage map for eucalypts using RFLP, RAPD and isozyme markers. Theor Appl Genet 91:869 - 87

-Caixeta ET, Borém A, Kelly JD (2005) Development of microsatellite markers based on BAC common bean clones. Crop Breed Appl Biot 5:125-133

-Caldas G, Blair MW (2009) Inheritance of seed condensed tannins and their relationship with seed-coat color and pattern genes in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Theor Appl Genet 119:131-142

-Campos T, Oblessuc PR, Sforça DA, Cardoso JMK, Baroni RM, de Sousa ACB, Carbonell SAM, Chioratto AF, Garcia AAF, Benchimol L, de Souza AP (2011) Inheritance of growth habit detected by genetic linkage analysis using

microsatellites in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Mol Breeding 27:549-560

-Cardona C, Kornegay J, Posso CE, Morales F, Ramírez 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

- Cardoso JMK, Oblessuc PR, de Campos T, Sforc¸a DA, Carbonell SAM, Chioratto AF, Formighieri EF, de Souza AP, Benchimol LL (2008) New microsatellite markers developed from an enriched microsatellite common bean library. Pesqui Agropecu Bras 43:929-936

-Carvalho GA, Paula Jr TJ, Alzate-Marin AL, Nietsche S, Barros EG, Moreira MA (1998) Herança da resistência da linhagem AND-277 de feijoeiro-comum à raça 63-23 de *Phaeoisariopsis griseola* e identificaçâo de marcador RAPD ligado ao gene de resistência. Fitopatol Bras 23:482-485

- Chacón MIS, Pickersgill B, Debouck DG (2005) Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. Theor Appl Genet 110:432-444

-Chase CD, Ortega VM, Vallejos CE (1991) DNA restriction fragment length polymorphisms correlate with isozyme diversity in *Phaseolus vulgaris* L. Theor Appl Genet 81:806-811

-Chavarro MC, Blair MW (2010) QTL Analysis and Effect of the *fin* Locus on Tropical Adaptation in an Inter-Gene Pool Common Bean Population. Tropical Plant Biol 3:204-218

-Checa OE, Blair MW (2008) Mapping QTL climbing ability and component traits in common bean (*Phaseolus vulgaris L.*). Mol Breed 22:201-215

-Cheng SS, Bassett MJ (1981) Chromosome morphology in common bean (*Phaseolus vulgaris)* at the diplotene stage of meiosis. Cytology (Tokyo) 46:675-684

-Ching A, Caldwell KS, Jung M, Dolan M, Smith OS, Tingey S, Morgante M, Rafalski AJ (2002) SNP frequency, haplotype structure and linkage disequilibrium in elite maize inbred lines. BMC Genetics 3(19):3-19

-Cho YG, Ishii T, Temnykh S, Chen X, Lipovich L, McCouch SR, Park J, Ayres N, Cartinhour S (2000) Diversity of microsatellites derived from genomic libraries and GeneBank sequences in rice (*Oryza sativa* L.) Theor Appl Genet 100:713-722

-Chowdbury MA, Yu K, Park SJ (2002) Molecular mapping of root rot resistance in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 45:96-97

-Christ BJ y Groth JV (1982) Inheritance of resistance in three cultivars of beans to the bean rust pathogen and the interaction of virulence and resistance genes [*Uromyces phaseoli*] Phytopathol 72:771-773

-Churchill GA, Doerge RW (1994) Empirical threshold values for quantitative trait mapping. Genetics 138:963-971

-CIAT (1983) Etapas de desarrollo de la planta de frijol común. Guía de estudio. CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). Cali, Colombia

-CIAT (1984) Morfología de la planta de fríjol común (*Phaseolus vulgaris* L.). Guía de estudio. CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). Cali, Colombia

-Cichy KA, Caldas GV, Snapp SS, Blair MW (2009) QTL analysis of seed iron, zinc and phosphorus levels in an Andean bean population. Crop Sci 49:1742-1750

-Collard BCY, Jahufer MZZ, Brouwer JB, Pang ECK (2005) An introduction to markers, quantitative trait loci (QTL) mapping and marker-assisted selection for crop improvement: The basic concepts. Euphytica 142:169-196

-Córdoba JM, Chavarro C, Schlueter JA, Jackson SA, Blair MW (2010) Integration of physical and genetic maps of common bean through BAC-derived microsatellite markers.BMC Genomics 11:436

-Corrêa RX, Costa MR, Good-God PI, Ragagnin VA, Faleiro FG, Moreira MA, de Barros EG (2000) Sequence characterized amplified regions linked to rust resistance genes in the common bean. Crop Sci 40:804-807

-Coyne DP, Schuster ML, Hill K (1973) Genetic control of reaction to common blight bacterium in bean (*Phaseolus vulgaris)* as influenced by plant age and bacterial multiplication. J Am Soc Hort Sci 98:94-99

-Cregan PB, Jarvik T, Bush AL, Shoemaker RC, Lark KG, Kahler AL, Kaya N, Vantoai TT, Lohnes DG, Chung J, Specht JE (1999) An integrated genetic linkage map of the soybean genome. Crop Sci 39:1464-1490

-Cubero JL (2003) Introducción a la mejora genética vegetal. 2ª edición. Ediciones Mundi Prensa. Madrid

- De la Cuadra C, Ron AM De, Schachl (Eds) (2001) Handbook on evaluation of Phaseolus germplasm. Phaselieu: 87 pg

-De Ron AM, Linder R, Malvar RA, Ordás A, Baladrón JJ, Gil J (1991) Germplasm collecting and characterization in the North of the Iberian Peninsula. Plant Gen Res News 87:17-19

-Deakin MH, Dukes PD (1975) Breeding snap beans for resistance to diseases caused by *Rhizoctonia solani* Kuehn. HortScience 10:269-271

-Debouck DG (1991) Systematics and morphology. En Schoonhoven A van, Voysest O (Eds). Common beans: Research for crop improvement CAB Int. Wallingford, Reino Unido y CIAT, Cali, Colombia. pp 55-117

-Debouck DG (1999) Diversity in *Phaseolus* species in relation to the common bean. In: Singh SP (ed) Common Bean Improvement in the Twenty-First Century. Kluwer, Dordrecht, pp 25-52

-Debouck DG, Smartt J (1995) Beans-Phaseolus sp (Leguminosae-Papilionoideae) En: Smartt J y Simmonds NW (Eds) 287-294

-Debouck DG, Toro O, Paredes OM, Johnson WC, Gepts P (1993) Genetic diversity and ecological distribution of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) in northwestern South America. Econ Bot 47:408-423

-Dickson M, Petzoldt R (1986) p gene in beans (*Phaseolus vulgaris* L.): a gene for horizontal mediocrity. In: 22nd Int Hort Congress, Davis, CA. HortScience 21:338-339

-Ding Y, Johnson M, Chen W, Wong D, Chen Y-J, Benson S, Lam J, Kim Y-M, Shizuya H (2001) Five-color-based high-information-content fingerprinting of bacterial artificial chromosome clones using type IIS restriction endonucleases. Genomics 74:142-154

-Ding Y, Johnson M, Colayco R, Chen Y, Melnyk J, Schmitt H, Shizuya H (1999) Contig assembly of bacterial artificial chromosome clones through multiplexed fluorescent-labeled fingerprinting. Genomics 56:237-246.

-Doerge RW (2002) Mapping and analysis of quantitative trait loci in experimental populations. Nat Rev Genet 3:43-52

-Douabin-Gicquel V, Soriano N, Ferran H, Wojcik F, Palierne E, Tamin S, Jovelin T, Mckei AT, Le Gall, JY, Davis V, Mosser J (2001) Identification of 96 single nucleotide polymorphisms in eight genes involved in iron metabolism: efficiency of bioinformatic extraction compared with a systematic sequencing approach. En: Soleimani VD, Baum BR, Johnson DA (2003) Efficient Validation os Single Nucleotide Polymorphisms in Plants by Allele-Specific-PCR, With an Example from Barley. Plant Mol Biol 21:281-288

-Drijfhout E (1991) Bean common mosaic. In: Compendium of bean diseases. Hall R. (Ed) APS Press Am Phytopathol Soc Minnesota: 37-3

-Drijfhout E, Silbernagel MJ, Burke DW (1978) Differentiation of strains of bean common mosaic virus. Neth J Plant Path 84:13 26

-Dwivedi SL, Crouch JH, Mackill DJ, Xu Y, Blair MW, Ragot M, Upadhyaya HD, Ortiz R (2007) The molecularization of public sector crop breeding: Progress, problems, and prospects. Adv Agron 95:163-318

-Evans AM (1980) Germplasm collections of Phaseolus beans. Annu Rep Bean Improv Coop 23:7-9

-Falconer DS (1981) Introduction to quantitative genetics, 2nd. Edition. 340pp. London, New York: Longmans

-Faleiro FG, Ragagnin VA, Schuster I, Corrêa RX, Good-God PI, Brommonshenkel SH, Moreira MA, Barros EG (2003) Mapeamento de genes de resistência do feijoeiro à ferrugem, antracnose e mancha-angular usando marcadores RAPD. Fitopatol Brás 28:059-066

-Fall AL, Byrne PF, Jung G, Coyne DP, Brick MA, Schwartz HF (2001) Detection and mapping of a major locus for Fusarium wilt resistance in common bean. Crop Sci 41:1494-1498

-FAO (2009) Food and Agriculture Organization of the United Nations. Food Balance Sheet. http://faostat.fao.org

-Ferreira CF, Borém A, Carvalho GA, Nietsche S, Paula Jr TJ, Barros EG, Moreira MA (2000) Inheritance of angular leaf spot resistance in common bean and identification of a RAPD marker linked to a resistance gene. Crop Sci 40:130-133

-Finke ML, Coyne DP, Steadman JR (1986) The inheritance and association of resistance to rust, common bacterial blight, plant habit and foliar abnormalities in *Phaseolus vulgaris* L. Euphytica 35:969-982

-Fouilloux G (1976) L'anthracnose du haricot (Colletotrichum lindemuthianum (Sacc et magn): mouvelles sources de resistance et nouvelles races physiologiques. Versalles, Centre Nat de Research Agm, Stat de Genét d'Amélioration 21 p

-Fouilloux G (1979) New races of bean anthracnose and consequences on a breeding program. In: Maraite H, Meyer JA (eds) Diseases of tropical foodcrops. Universite Catholique Louvain la Neuve, Belgique, pp 221-235

-Fourie D, Miklas PN, Ariyarathne HM (2004) Genes conditioning halo blight resistance to races 1, 7, and 9 occur in a tight cluster. Annu Rep Bean Improv Coop 47:103-104

-Frei A, Blair MW, Cardona C, Beebe SE, Gu H, Dorn S (2005) QTL mapping of resistance to *Thrips palmi* Karny in common bean. Crop Sci 45:379-387

-Freyre R, Ríos R, Guzmán L, Debouck DG, Gepts P (1996) Ecogeographic distribution of Phaseolus spp (Fabaceae) in Bolivia. Econ Bot 50:195-215

-Freyre R, Skroch P, Geffroy V, Adam-Blondon AF, Shirmohamadali A, Johnson W, Llaca V, Nodari R, Pereira P, Tsai SM, Tohme J, Dron M, Nienhuis J, Vallejos C, Gepts P (1998) Towards an integrated linkage map of common bean. 4 Development of a core map and alignment of RFLP maps. Theor Appl Genet 97:847-856

-Freytag GF, Debouck DG (2002) Taxonomy, distribution, and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionoideae) in North America, Mexico and Central America. Botanical Research Institute, Fort Worth, TX, USA

-Gaitán-Solís E, Duque MC, Edwards KJ, Thome J (2002) Microsatellite repeats in common bean (*Phaseolus vulgaris*): isolation, characterization, and cross-species amplification in *Phaseolus* spp. Crop Sci 42:2128-2136

-Gaitán-Solís E, Choi IY, Quigley C, Cregan P, Tohme J (2008) Single nucleotide polymorphisms in common bean: their discovery and genotyping using a multiplex detection system. Plant Genome 1(2):125-134

-Galasso I, Lioi L, Lanave C, Campion B, Bollini R, Sparvoli F (2005) Identification and sequencing of a BAC clone belonging to the *Phaseolus vulgaris* L. insecticidal Arc4 lectin locus. Ann Rep Bean Improv Coop 48:40

-Galeano CH, Fernández AC, Gómez M, Blair MW (2009) Single strand conformation polymorphism based SNP and Indel markers for genetic mapping and synteny analysis of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) BMC Genomics 10:629

-Galván MZ, Menéndez-Sevillano MC, De Ron AM, Santalla M, Balatti PA (2006) Genetic diversity among wild common bean from Northwestern Argentina based on morpho-agronomic and RAPD data. Gen Res Crop Evol 53(5):891-900

-García RAV, Rangel PM, Brondani C, Martins WS, Melo LC, Carneiro MS, Borba TCO, Brondani RPV (2011) The characterization of a new set of EST-derived simple sequence repeat (SSR) markers as a resource for the genetic analysis of *Phaseolus vulgaris*. BMC Genetics 12(41)

-García-Mas (2000) En: Nuez F, Carrillo JM (Eds) (2000). Los marcadores genéticos en la mejora vegetal. UPV, Valencia

-Geffroy V, Creusot F, Falquet J, Sevignac M, Adam-Blondon AF, Bannerot H, Gepts P, Dron M (1998) A family of LRR sequences at the *Co-2* locus for anthracnose resistance in *Phaseolus vulgaris* and its potential use in marker-assisted selection. Theor Appl Genet 96:494-502

-Geffroy V, Sévignac M, Billant P, Dron M, Langin T (2008) Resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in *Phaseolus vulgaris*: a case study for mapping two independent genes. Theor Appl Genet 116:407-415

-Geffroy V, Sévignac M, De Oliveira J, Fouilloux G, Skroch P, Thoquet P Gepts P, Langin T, Dron M (2000) Inheritance of partial resistance against *Colletotrichum lindemuthianum* in *Phaseolus vulgaris* and co-localization of QTL with genes involved in specific resistance. Mol Plant Micr Interact 13:287-296

-Geffroy V, Sicard D, De Oliveira JC, Sévignac M, Cohen M, Gepts P, Neema C, Langin T, Dron M (1999) Identification of an ancestral resistance gene cluster involved in the coevolution process between *Phaseolus vulgaris* and its fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*. Mol Plant Micr Inter 12: 774-784

-Gepts P (1988a) Phaseolin as an evolutionary marker. In: Gepts P (ed) Genetic Resources of *Phaseolus* Beans. Kluwer, Dordrecht, pp 215-241

-Gepts P (1988b) Provisional linkage map of common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 31:20-25

-Gepts P (1988c) Report of the genetics committee. Annu Rep Bean Improv Coop 31:15

-Gepts P (1998) Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. HortScience 33:1124-1130

-Gepts P (1999) Development of an integrated linkage map. In: Singh SP (ed) Common Bean Improvement in the Twenty-First Century. Kluwer, Dordrecht, pp 52-92

-Gepts P, Bliss FA (1985) F1 hybrid weakness in the common bean: differential geographic origin suggests two gene pools in cultivated bean germplasm. J Hered 76:447-450

-Gepts P, Bliss FA (1988) Dissemination pathways of common bean (*Phaseolus vulgaris,* Fabaceae) deduced from phaseolin electrophoretic variability. II. Europe and Africa. Econ Bot 42:86-104

-Gepts P, Debouck D (1991) Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris L.*). In: Schoonhoven A van, Voysest O (eds) Common Beans: Research for Crop Improvement. CAB, Wallingford, UK and CIAT, Cali, Colombia, pp 7-53

-Gepts P, Francisco JL, de Barros AE, Blair MW, Brondani R, Broughton W, Galasso I, Hernández G, Kami J, Lariguet P, McClean P, Melotto M, Miklas P, Pauls P, Pedrosa-Harand A, Porch T, Sánchez F, Sparvoli F, Yu K (2008) BAC library genomics of Phaseolus beans, a major source of dietary protein and micronutrients in the tropics. In: Moore PH, Ming R (eds) Genomics of tropical crop plants. Springer, New York, pp 113-143

-Gepts P, Nodari R, Tsai SM, Koinange EMK, Llaca V, Gilbertson R, Guzman P (1993) Linkage mapping in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 36:24-38

-Gepts P, Osborn TC, Rashka K, Bliss FA (1986) Phaseolin protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris)*: evidence for multiple centers of domestication. Econ Bot 40:451-468

-Gimelfarb A, Lande R (1995) Marker-assisted selection and marker-QTL associations in hybrid populations Theor Appl Genet 91:522-528

-Gómez KA, Gómez AA (1976) Statistical procedures for agricultural research with emphasis on rice. IRRI, LosBaños, The Philippines.pp. 294

-Gomez OJ, Blair MW, Frankow-Lindberg BE, Gullberg U (2004) Molecular and phenotypic diversity of common bean landraces from Nicaragua. Crop Sci 44:1412-1418

-Gonçalves-Vidigal MC (1994) Herança da resistencia as raças alfa, delta e capa de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) PhD diss. Universidade Federal de Vicosa, Vicosa, Brazil

-Gonçalves-Vidigal MC, Kelly JD (2006) Inheritance of anthracnose resistance in the common bean cultivar Widusa. Euphytica 151:411-41

-Gonçalves-Vidigal MC, Lacanallo GF, Vidigal Filho PS (2008) A new Andean gene conferring resistance to anthracnose in common bean (*Phaseolus vulgaris L.*) cultivar Jalo Vermelho. Plant Breed 127:592-596

-Gonçalves-Vidigal MC, Silva CR, Vidigal Filho PS, Gonela A, Kvitschal MV (2007) Allelic relationships of anthracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) resistance in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivar Michelite

and the proposal of a new anthracnose resistance gene, *Co-11*. Genet Mol Biol 30:589-593

-Gonçalves-Vidigal MC, Vidigal Filho PS, Medeiros AF, Pastor-Corrales MA (2009) Common Bean Landrace Jalo Listras Pretas Is the Source of a New Andean Anthracnose Resistance Gene. Crop Sci 49: 133-138

-González A, Wong A, Delgado-Salinas A, Papa R, Gepts P (2005) Assessment of inter simple sequence repeat markers to differentiate sympatric wild and domesticated populations of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Crop Sci 45:606-615

-González AM, Rodiño AP, Santalla M, De Ron AM (2009) Genetics of intra-gene pool and inter-gene pool hybridization for seed traits in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm from Europe. Field Crop Res 112:66-76

-Grattapaglia D (2000) Molecular breeding of *Eucalyptus*: state of the art, applications and technical challenges. In: Molecular Markers and Genome Mapping in Woody Plants (Jain SM and Minocha SC, Eds.). Kluwer Academic Publishers Group, Netherlands, 451-474

-Grisi MCM, Blair MW, Gepts P, Brondani C, Pereira PAA, Brondani RPV (2007) Genetic mapping of a new set of microsatellite markers in a reference common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) population BAT93/Jalo EEP558. Genet Mol Res 6(3):691-706

-Gu W, Weeden N, Yu J, Wallace D (1995) Large-scale, cost effective screening of PCR products in marker-assisted selection applications. Theor Appl Genet 91: 465-470

-Guerra-Sanz JM (2004) New SSR markers of *Phaseolus vulgaris* from sequence databases. Plant Breed 123:87-89

-Guo JC, Hu XW, Yanagihara S, Yoshinobu E (2000) Isolation and characterization of microsatellites in snap bean. Acta Bot Sin 42:1179-1183

-Guzmán P, Gilbertson RL, Nodari R, Johnson WC, Temple SR (1995) Characterization of variability in the fungus *Phaeoisariopsis griseola* suggests coevolution with the common bean (*Phaseolus vulgaris)*. Phytopathol 85:600-607

-Guzmán-Maldonado SH, Martínez O, Acosta JA, Guevara- Lara F, Parades-López O (2003) Putative quantitative trait loci for physical and chemical components of common bean. Crop Sci 43:1029-1035

-Haldane JBS (1919) The combination of linkage values and the calculation of distances between the loci of linked factors. J Genet 8:299-309

-Haley SD, Afanador L, Kelly JD (1994a) Identification and application of a random amplified polymorphic DNA marker for the *I* gene (potyvirus resistance) in common bean. Phytopathol 84:157-160

-Haley SD, Afanador LK, Miklas PN, Stavely JR, Kelly JD (1994b) Heterogeneous inbred populations are useful as sources of near-isogenic lines for RAPD marker localization. Theor Appl Genet 88:337-342

-Haley SD, Miklas PN, Afanador L, Kelly JD (1994c) Random amplified polymorphic DNA (RAPD) marker variability between and within gene pools of common bean. J Am Soc Hortic Sci 119:122-125

-Haley SD, Miklas PN, Stavely JR, Byrum J, Kelly JD (1993) Identification of RAPD markers linked to a major rust resistance gene block in common bean. Theor Appl Genet 86:505-512

-Hamada H, Petrino MC, Takugana T (1982) A novel repeated element with Z-DNA forming potential is widely found in diverse eucaryotic genomes. Proc Natl Acad Sci USA 79:6465-6469

-Hanai LR, Campos T, Camargo LEA, Benchimol LL, de Souza AP, Melotto M, Carbonell SAM, Chioratto AF, Consoli L, Formighieri EF, Siqueira M, Tsai SM, Vieira MLC (2007) Development, characterization, and comparative analysis of polymorphism at common bean SSR loci isolated from genic and genomic sources. Genome 50:266-277

-Hanai LR, Santini L, Camargo LEA, Fungaro MHP, Gepts P, Tsai SM, Vieira MLC (2010) Extension of the core map of common bean with EST-SSR, RGA, AFLP, and putative functional markers. Mol Breeding 25:25-45

-Hangen L, Bennink MR (2003) Consumption of black beans and navy beans (*Phaseolus vulgaris*) reduced azoxymethane-induced colon cancer in rats. Nutr Cancer 44:60-65

-Hartl D, Jones E (2001) Genetics: Analysis of Genes and Genomes, Jones and Bartlett Publishers, Sudbury, MA

-Harushima Y, Kurata N, Yano M, Nagamura Y, Sasaki T, Minobe Y, Nakagahra M (1996) Detection of segregation distortions in indica-*japonica* rice cross using a high-resolution molecular map. Theor Appl Genet 92: 145-150

-Herrera NF (2011) Saturación del mapa genético de una población intra-acervo de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) empleando marcadores moleculares tipo SSR y SSCP. Trabajo de grado. Universidad del Quindío-CIAT (Colombia)

-Holland JB (2004) Implementation of molecular markers for quantitative traits in breeding programs - challenges and opportunities. In: T. Fischer et al. (ed.) New directions for a diverse planet: Proceedings for the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia

-Hosfield GL, Uebersax MA, Occena LG (2000) Technological and genetic improvements in dry bean quality and utilization. In: Singh SP (ed) Bean Reseach, Production and Utilization. Proc Idaho Bean Workshop, University of Idaho, Moscow, ID, pp 135-152

-Hougaard BK, Madsen LH, Sandal N (2008) Legume anchor markers link syntenic regions between *Phaseolus vulgaris, Lotus japonicus*, *Medicago truncatula* and *Arachis*. Genetics 179:2299-231

-Hughes JS, Ganthavorn C, Wilson-Sanders S (1997) Dry beans inhibit azoxymethane-induced colon carcinogenesis in F344 rats. J Nutr 127:2328-2333

-Hyten DL, Song Q, Fickus EW, Quigley CV, Lim J-S, Choi I-Y, Hwang E-Y, Pastor-Corrales M, Cregan PB (2010) High-throughput SNP discovery and assay development in common bean. BMC Genomics 11:475

-Jain SK, Marshall DR (1967) Population studies in predominantly self-pollinated species. X. Variation in natural populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. Am Naturalist 101:19-33

-Jansen R (1993) Interval mapping of multiple quantitative trait loci. Genetics 135: 205-211

-Jansen R, Stam P (1994) High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. Genetics 136:1447-1455

-Jansen RC (1995) Genetic Mapping of Quantitative Trait Loci in Plants—a Novel Statistical Approach. PhD thesis, CIP-data Koninklijke Biblotheek, Den Haag, The Netherlands

-Jena KK, Mackill DJ (2008) Molecular markers and their use in marker-assisted selection in rice. Crop Sci 48: 1266-127

-Jiang C, Zeng Z-B (1995) Multiple trait analysis of genetic mapping for quantitative trait loci. Genetics 140:1111-1127

-Joehanes R, Nelson JC (2008) QGene 4.0, an extensible Java QTL-analysis platform. Bioinformatics 24:2788-2789

-Johnson E, Miklas PN, Stavely JR, Martínez-Cruzado JC (1995) Coupling- and repulsion-phase RAPDs for marker- assisted selection of PI 181996 rust resistance in common bean. Theor Appl Genet 90:659-664

-Johnson WC, Gepts P (1999) Segregation for performance in recombinant inbred populations resulting from intergene pool crosses of common bean (*Phaseolus vulgaris* L). Euphytica 106:45-56

-Johnson WC, Gepts P (2002) The role of epistasis in controlling seed yield and other agronomic traits in an Andean × Mesoamerican cross of common bean (*Phaseolus vulgaris L.*). Euphytica 125:69-79

-Johnson WC, Guzmán P, Mandala D, Mkandawire ABC, Temple S, Gilbertson RL, Gepts P (1997) Molecular tagging of the *bc-3* gene for introgression into Andean common bean. Crop Sci 37:248-254

-Johnson WC, Menéndez C, Nodari R, Koinange EMK, Magnusson S, Singh SP, Gepts P (1996) Association of a seed weight factor with the phaseolin seed storage protein locus across genotypes, environments, and genomes in *Phaseolus-Vigna* spp.: Sax (1923) revisited. J Agric Genom vol.2, paper 5 (previously J Quant Trait Loci)

-Jones N, Ougham H, Thomas H (1997) Markers and mapping: We are all geneticists now. New Phytol 137: 165-177

-Jung G, Ariyarathne HM, Coyne DP, Nienhuis J (2003) Mapping QTL for bacterial brown spot resistance under natural infection in field and seedling stem inoculation in growth chamber in common bean. Crop Sci 43:350-357

-Jung G, Coyne DP, Bokosi JM, Steadman JR, Nienhuis J (1998) Mapping genes for specific and adult plant resistance to rust and abaxial leaf pubescence and their genetic relationship using random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers in common bean. J Am Soc Hort Sci 123:859-863

-Jung G, Coyne DP, Skroch P, Nienhuis J, Arnaud-Santana E, Bokosi J, Ariyarathne H, Steadman J, Beaver J, Kaeppler S (1996) Molecular markers associated with plant architecture and resistance to common blight, web blight, and rust in common beans. J Am Soc Hort Sci 121:794- 803

-Jung G, Skroch P, Coyne DP, Nienhuis J, Ariyarathne H, Kaeppler S, Bassett M (1997) Molecular-marker-based genetic analysis of tepary-bean-derived common bacterial blight resistance in different developmental stages of common bean. J Am Soc Hort Sci 122:329-337

-Kahl G, Mast A, Tooke N, Shen R, Van Den Boom D (2005) Single nucleotide Polymorphisms: Detection Techniques and Their Potential for Genotyping and Genome mapping. En: The Handbook of Plant Genome mapping. Genetic and Physical mapping. Meksem K, Kahl G, Wiley VCH. Capítulo 4

-Kalavacharla V, Stavely JR, Myers JR, McClean PE (2000) *Crg*, a gene required for *Ur-3*-mediated rust resistance in common bean, maps to a resistance gene analog cluster. Mol Plant Micr Interact 13:1237-1242

-Kami J, Gepts P (2000) Development of a BAC library in common bean genotype BAT93. Annu Rep Bean Improv Coop 43:208-209

-Kami J, Poncet V, Geffroy V, Gepts P (2006) Development of four phylogenetically-arrayed BAC libraries and sequence of the APA locus in *Phaseolus vulgaris*. Theor Appl Genet 112:987-998

-Kami J, Velasquez VB, Debouck DG, Gepts P (1995) Identification of presumed ancestral DNA sequences of phaseolin in *Phaseolus vulgaris*. Proc Natl Acad Sci USA 92:1101-1104

-Kao CH, Zeng Z-B, Teasdale RD (1999) Multiple interval mapping for quantitative trait loci. Genetics 152, 1203-1216

-Kaplan L (1956) The cultivated beans of the prehistoric Southwest. Ann Missouri Bot Gard 43:189-227

-Kearsey M, Pooni H (1996) The genetical analysis of quantitative traits. Chapman & Hall, London

-Kelly JD, Adams MW (1987) Phenotypic recurrent selection in ideotype breeding of pinto beans. Euphytica 36:69-80

-Kelly JD, Adams MW, Saettler AW, Hosfield GS, Varner GV, Beaver JS, Uebersax MA, Taylor J (1989) Registration of 'Mayflower' navy bean. Crop Sci 29:1571-1572

-Kelly JD, Gepts P, Miklas PN, Coyne DP (2003) Tagging and mapping of genes and QTL and molecular marker-assisted selection for traits of economic importance in bean and cowpea. Field Crop Res 82:135-154

-Kelly JD, Hosfield GL, Varner GV, Uebersax MA, Brothers ME, Taylor J (1994) Registration of 'Huron' Navy Bean. Crop Sci 34:1408

-Kelly JD, Hosfield GL, Varner GV, Uebersax MA, Taylor J (1999a) Registration of 'Matterhorn' Great Northern Bean. Crop Sci 39:589-590

-Kelly JD, Hosfield GL, Varner GV, Uebersax MA, Taylor J (1999b) Registration of 'Beluga' Alubia Bean. Crop Sci 39:294

-Kelly JD, Miklas PN (1998) The role of RAPD markers in breeding for disease resistance in common bean. Mol Breed 4:1-11

-Kelly JD, Miklas PN (1999) Marker-assisted selection. In: Singh SP (ed) Common Bean Improvement in the Twenty-First Century. Kluwer Academic, The Netherlands, pp 93-123

-Kelly JD, Vallejo VA (2004a) A comprehensive review of the major genes conditioning resistance to anthracnose in common bean. HortScience 39:1196-1207

-Kelly JD, Vallejo VA (2004b) QTL analysis of multigenic disease resistance in plant breeding. In: Tuzun S, Bent E (eds) Multigenic and Induced Systemic Resistance in Plants (in press)

-Kelly JD, Young RA (1996) Proposed symbols for anthracnose resistance genes. Annu Rep Bean Improv Coop 39:20-24

-Khairallah MM, Adams MW, Sears BB (1990) Mitochondrial DNA polymorphisms of Malawian bean lines: further evidence for two major gene pools. Theor Appl Genet 80:753-761

-Khairallah MM, Sears BB, Adams MW (1992) Mitochondrial restriction fragment polymorphisms in wild *Phaseolus vulgaris* — Insights in the domestication of common bean. Theor Appl Genet 84: 915-922

-Koenig R, Gepts P (1989) Allozyme diversity in wild *Phaseolus vulgaris:* further evidence for two major centers of genetic diversity. Theor Appl Genet 78:809-817

-Koenig R, Singh SP, Gepts P (1990) Novel phaseolin types in wild and cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris,* Fabaceae). Econ Bot 44:50-60

-Koinange EMK, Gepts P (1992) Hybrid weakness in wild *Phaseolus vulgaris* L. J Hered 83:135-139

-Koinange EMK, Singh SP, Gepts P (1996) Genetic control of the domestication syndrome in common-bean. Crop Sci 36:1037-1045

-Kolkman JM, Kelly JD (2003) QTL conferring resistance and avoidance to white mold in common bean. Crop Sci 43:539-548

-Kosambi DD (1944) The estimation of map distance from recombination values. Ann Eugenics 12: 172-175

-Kwak M, Gepts P (2009) Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris L.*, Fabaceae). Theor Appl Genet 118:979-992

-Kyle MM, Dickson MH (1988) Linkage of hypersensitivity to five viruses with the *B* locus in *Phaseolus vulgaris* L. J Hered 79:308-311

-Lamprecht H (1935) Zur Genetik von *Phaseolus vulgaris*. X. U ber Infloreszenztypen und ihre Vererbung. Hereditas 20:71-93

-Lamprecht H (1947) The inheritance of the slender-type of *Phaseolus vulgaris* L and some other results. Agri Hort Genet 5:72-8

-Lamprecht H (1961) Weitere Kopplungsstudien an *Phaseolus vulgaris mit* einer Übersicht über die Koppelungsgruppen. Agric Hort Genet 19:333-343

-Lande R, Thompson R (1990) Efficiency of marker-assisted selection in the improvement of quantitative traits. Genetics 124:743-756

-Lander ES, Botstein D (1989) Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. Genetics 121:185-199

-Lander ES, Green P, Abrahamson J, Barlow A, Daly M, Lincoln SE, Newburg L (1987) MAPMAKER: an interactive computer package for constructing primary genetic linkage maps of experimental and natural populations. Genomics 1:174-181

-Lanza MA, Guimaraes CT, Shuster I (2000) Aplicação de marcadores moleculares no melhoramento genético. Informe Agropecuário, Belo Horizonte 21(204):97-108

-Larsen RC, Kurowski CJ, Miklas PN (2010) Two independent quantitative trait loci are responsible for novel resistance to Beet curly top virus in common bean landrace G122. Phytopathol 100:972-978

-Larsen RC, Miklas PN (2004) Generation and molecular mapping of a SCAR marker linked with the *Bct* gene for resistance to Beet curly top virus in common bean. Phytopathol 94:320-325

-Liao H, Yan X, Rubio G, Beebe SE, Blair MW, Lynch JP (2004) Genetic mapping of basal root gravitropism and phosphorus acquisition efficiency in common bean. Funct Plant Biol 31(10):959-970

-Liebenberg MM, Pretorius ZA (2004) Inheritance of resistance to *Uromyces appendiculatus* in the South African dry bean cultivar Kranskop. SA J Plant & Soil 21:245-250

-Lincoln SE, Daly MJ, Lander ES (1993) Constructing genetic linkage maps with MAPMAKER/EXP. Whitehead Institute for Biomedical Research, Cambridge, MA

-Liu B (1998) Statistical Genomics: Linkage, Mapping and QTL Analysis CRC Press, Boca Raton, 562 p

-Liu BH (1997) Statistical Genomics: Linkage, Mapping and QTL Analysis. CRC Press, Florida, pp 375

-Liu SY, Yu K, Huffner M, Park SJ, Banik M, Pauls KP, Crosby W (2010) Construction of a BAC library and a physical map of a major QTL for CBB resistance of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Genetica 138:709-716

-López CE, Acosta IF, Jara C, Pedraza F, Gaitán-Solís E, Gallego G, Beebe S, Tohme J (2003) Identifying resistance gene analogs associated with resistances to different pathogens in common bean. Phytopathol 93:88-95

-Lorieux M, Goffinet B, Perrier X, de León DG, Lanaud C (1995a) Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion. 1. Backcross populations. Theor Appl Genet 90:73-80

-Lorieux M, Perrier X, Goffinet B, Lanaud C, de León DG (1995b) Maximum-likelihood models for mapping genetic markers showing segregation distortion. 2. F2 populations. Theor Appl Genet 90:81-89

-Lu H, Romero-Severson J, Bernardo R (2002) Chromosomal regions associated with segregation distortion in maize. Theor Appl Genet 105:622-628

-Luo M-C, Thomas C, You F, Hsiao J, Shu O, Buell C, Malandro M, McGuire P, Anderson O, Dvorak J (2003) High-throughput fingerprinting of bacterial artificial chromosomes using the SNaPshot labeling kit and sizing of restriction fragments by capillary electrophoresis. Genomics 82:378-389

-Mahuku G, Montoya C, Henríquez MA, Jara C, Teran H, Beebe S (2004) Inheritance and characterization of angular leaf spot resistance gene present in common bean accession G 10474 and identification of an AFLP marker linked to the resistance gene. Crop Sci 44:1817-1824

-Manly KF, Cudmore RH, Meer JM (2001) Map Manager QTX, cross platform software for genetic mapping. Mamm Genome 12: 930-932

-MARM (2010) Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Registro Oficial de Productos Fitosanitarios.

-Martin A (2000) En: Nuez F, Carrillo JM (Eds) (2000). Los marcadores genéticos en la mejora vegetal. UPV, Valencia

-Masi P, Spagnoletti Zeuli PL, Donini P (2003) Development and analysis of multiplex microsatellite markers sets in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Mol Breed 11:303-313

-Mastenbroek C (1960) A breeding programme for resistance to anthracnose in dry shell haricot beans, based on a new gene. Euphytica 9:177-184

-Matsushita S, Iseki T, Fukuta Y, Araki E, Kobayashi S, Osaki M, Yamagishi M (2003) Characterization of segregation distortion on chromosome 3 induced in wide hybridization between indica and japonica type rice varieties. Euphytica 134: 27-32

-McClean PE, Lavin M, Gepts P, Jackson SA (2008) *Phaseolus vulgaris:* a diploid model for soybean. In: Stacey G (ed) Genetics and genomics of soybean. Springer, New York, pp 55-76

-McClean PE, Lee RK, Otto C, Gepts P, Bassett MJ (2002) Molecular and phenotypic mapping of genes controlling seed coat pattern and color in common bean (*Phaseolus vulgaris L.*). J Hered 93:148-152

-McClean PE, Mamidi S, McConnell M, Chikara S, Lee R (2010) Synteny mapping between common bean and soybean reveals extensive blocks of shared loci. BMC Genomics 11:184

-McConell M, Mamidi S, Lee R, Chikara S, Rossi M, Papa R, McClean P (2010) Syntenic relationships among legumes revealed using a gene-based genetic linkage map of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Theor Appl Genet 121:1103-1116

-McCouch SR, RW Doerge (1995) QTL mapping in rice. Trends Genet 11: 482-487

-McElroy JB (1985) Breeding for dry beans, *P. vulgaris* L., for common bacterial blight resistance derived from *Phaseolus acutifolius* A. Gray. PhD dissertation, Cornell University, Ithaca, NY

-McIntosh MS (1983) Analysis of combined experiments. Agron J 75:153-155

-McMillan I, Robertson A (1974) The power of methods for the detection of major genes affecting quantitative characters. Heredity 32:349-356

-McRostie GP (1919) Inheritance of anthracnose resistance as indicated by a cross between a resistant and a susceptible bean. Phytopathol 9:141-148.

-Mejía-Jiménez A, Muñoz C, Jacobsen HJ, Roca WM, Singh SP (1994) Interspecific hybridization between common and tepary beans: increased hybrid embryo growth, fertility, and efficiency of hybridization through recurrent and congruity backcrossing. Theor Appl Genet 88:324-331

-Melo LC, Santos JB, Ferreira DF (2000) Mapeamento de QTLs para reaçâo ao oídio e mancha-angular do feijoeiro comun em diferentes locais. Pesq Agropec Bras 37:1115-1126

-Melotto M, Afanador L, Kelly JD (1996) Development of a SCAR marker linked to the *I* gene in common bean. Genome 39:1216-1219

-Melotto M, Fransisco C, Camargo LEA (2003) Towards cloning the *Co-42* locus using a bean BAC library. Ann Rep Bean Improv Coop 46:51-52

-Melotto M, Kelly JD (1998) SCAR markers linked to major disease resistance genes in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 41:64-65

-Melotto M, Kelly JD (2000) An allelic series at the *Co-1* locus conditioning resistance to anthracnose in common bean of Andean origin. Euphytica 116:143-149

-Mendez-Vigo B, Rodriguez-Suarez C, Paneda A, Ferreira JJ, Giraldez R (2005) Molecular markers and allelic relationships of anthracnose resistance gene cluster B4 in common bean. Euphytica 141:237-245

-Metais I, Hamon B, Jalouzot R, Peltier D (2002) Structure and level of genetic diversity in various bean types evidenced with microsatellite markers isolated from a genomic enriched library. Theor Appl Genet 104:1346-1352

-Michelmore R, Paran I, Kesseli R (1991) Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: A rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations. Proc Natl Acad Sci USA 88: 9828-9832

-Michelmore RW, Meyers BC (1998) Clusters of resistance genes in plants evolve by divergent selection and a birth and death process. Genome Res 8:1113-1130

-Mienie CMS, Liebenberg MM, Pretorius ZA, Miklas PN (2005) SCAR markers linked to the *Phaseolus vulgaris* rust resistance gene *Ur-13*. Theor Appl Genet 111:972-979

-Mienie CMS, Naidoo R, Liebenberg MM (2004) Conversion of the RAPD marker for *Ur-4* to a co-dominant SCAR marker SA141079/800. Annu Rep Bean Improv Coop 47:261-262

-Miklas PN, Coyne DP, Grafton KF, Mutlu N, Reiser J, Lindgren DT, Singh SP (2003a) A major QTL for common bacterial light resistance derives from the common bean great northern landrace cultivar Montana No. 5. Euphytica 131:137-146

-Miklas PN, Delorme R, Riley R (2003b) Identification of QTL conditioning resistance to white mold in snap bean. J Am Soc Hort Sci 128:564-570

-Miklas PN, Delorme R, Stone V, Daly MJ, Stavely JR, Steadman JR, Bassett MJ, Beaver JS (2000a) Bacterial, fungal, and viral disease resistance loci mapped in a recombinant inbred common bean population ('Dorado/Xan176'). J Am Soc Hort Sci 125:476-481

-Miklas PN, Fourie D, Wagner J, Larsen RC, Mienie CMS (2009) Tagging and mapping *Pse-1* gene for resistance to halo blight in common bean host differential cultivar UI-3. Crop Sci 49:41-4

-Miklas PN, Grafton KF, Bosak KM (2005) Molecular breeding for resistance to white mold in common bean. In: 3rd USDA-ARS, Sclerotinia Initiative Workshop, 19-20 January 2005, Minneapolis, MN

-Miklas PN, Johnson E, Stone V, Beaver JS, Montoya C, Zapata M (1996) Selective mapping of QTL conditioning disease resistance in common bean. Crop Sci 36:1344-1351

-Miklas PN, Johnson WC, Delorme R, Gepts P (2001) QTL conditioning physiological resistance and avoidance to white mold in dry bean. Crop Sci 41:309-315

-Miklas PN, Kelly JD, Beebe SE, Blair MW (2006) Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: from classical to MAS breeding. Euphytica 147:105-131

-Miklas PN, Larsen RC, Riley R, Kelly JD (2000b) Potential marker-assisted selection for *bc-1²* resistance to bean common mosaic potyvirus in common bean. Euphytica 116:211-219

-Miklas PN, Pastor-Corrales MA, Jung G, Coyne DP, Kelly JD, McClean PE, Gepts P (2002) Comprehensive Linkage map of bean rust resistance genes. Annu Rep Bean Improv Coop 45:125-129

-Miklas PN, Singh SP (2007) Common Bean. Genome Mapping and Molecular Breeding in Plants. 3:1-31. In: Pulses, Sugar and Tuber Crops, Springer Berlin Heidelberg, Kole, Chittaranjan (Ed)

-Miklas PN, Smith JR, Riley R, Grafton KF, Singh SP, Jung G, Coyne DP (2000c) Marker-assisted breeding for pyramided resistance to common bacterial blight in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 43:39-40

-Miklas PN, Stavely JR, Kelly JD (1993) Identification and potential use of a molecular marker for rust resistance in common bean. Theor Appl Genet 85:745-749

-Minitab Inc. Pennsylvania, USA http://www.minitab.com

-Mkandawire ABC, Mabagala RB, Guzman P, Gepts P, Gilbertson RL (2004) Genetic diversity and pathogenic variation of common blight bacteria (*Xanthomonas campestris* pv. *Phaseolin)* and *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* var. *fuscans*) suggests coevolution with the common bean. Phytopathol 94:593-603

-Mohan M, Nair S, Bhagwat A, Krishna TG, Yano M, Bhatia CR, Sasaki T (1997) Genome mapping, molecular markers and marker-assisted selection in crop plants. Mol Breed 3: 87-103

-Mok DWS, Mok MC (1977) Monosomics in common bean, *Phaseolus vulgaris*. Theor Appl Genet 49:145-149

-Moscone EA, Klein F, Lambrou M, Fuchs J, Schweizer D (1999) Quantitative karyotyping and dual-color FISH mapping of 5S and 18S-25S rDNA probes in the cultivated *Phaseolus* species (Leguminosae). Genome 42:1224-1233

-Murray J, Larsen J, Michaels TE, Schaafsma A, Vallejos CE, Pauls KP (2002) Identification of putative genes in bean (*Phaseolus vulgaris*) genomic (Bng) RFLP clones and their conversion to STSs. Genome 45:1013-1024

-Murray JD, Michaels TE, Cardona C, Schaafsma AW, Pauls KP (2004) Quantitative trait loci for leafhopper (*Empoasca fabae* and *Empoasca*

kraemeri) resistance and seed weight in the common bean. Plant Breed 123:474-479

-Myers JR, Davis J, Yorgey B, Kean D (2004) Mapping quantitative trait loci for green bean traits of horticultural importance. Annu Rep Bean Improv Coop 47:75-76

-Myers JR, Weeden NF (1988) A proposed revision of guidelines for genetic analysis in *Phaseolus vulgaris* L. Annu Rep Bean Improv Coop 31:16-19

-Nagata RT, Bassett MJ (1984) Linkage relationships of nine induced mutants in common bean. J Am Soc Hort Sci 109:517-519

-Navarro F, Sass M, Nienhuis J (2003) Identification and mapping bean root rot resistance in a population of Mesoamerican x Andean origin. Annu Rep Bean Improv Coop 46:213-214

-Negri V, Tosti N (2002) Genetic diversity within a common bean landrace of potential economic value: its relevance for on-farm conservation and product certification. J Genet Breed 56:113-118

-Nelson JC (1997) QGENE: software for marker-based genomic analysis and breeding. Mol Breed 3:229-235

-Nelson W, Bharti A, Butler E, Wei F, Fuks G, Kim H, Wing R, Messing J, Soderlund C (2005) Whole-Genome Validation of High-Information-Content Fingerprinting. Plant Physiol 139(1):27-38

-Nemchinova YP, Stavely JR (1998) Development of SCAR primers for the *Ur-3* rust resistance gene in common bean. Phytopathol 88:S67

-Nietsche S, Borém A, Carvalho GA, Rocha RC, Paula Jr TJ, De Barros EG, Moreira MA (2000) RAPD and SCAR markers linked to a gene conferring resistance to angular leaf spot in common bean. J Phytopathol 148:117-121

-Nodari RO, Tsai SM, Gilbertson RL, Gepts P (1993a) Towards an integrated linkage map of common bean. II. Development of an RFLP-based linkage map. Theor Appl Genet 85:513-520

-Nodari RO, Tsai SM, Guzmán P, Gilbertson RL, Gepts P (1993b) Towards an integrated linkage map of common bean. 3. Mapping genetic factors controlling host-bacterium interactions. Genetics 134:341-350

-Ochoa IE, Blair MW, Lynch JP (2006) QTL analysis of adventitious root formation in common bean under contrasting phosphorus availability. Crop Sci 46:1609-1621

-Onayemi O, Osibogum OA, Obembe O (1986) Effect of different storage and cooking methods on some biochemical, nutritional and sensory characteristics of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.). Food Sci 51:153

-Ortwin-Sauer C (1966) The early Spanish man. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, pp 51-298

-Osborn TC, Blake T, Gepts P, Bliss FA (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

-Pachico D (1989) Trends in world common bean production. In: Schwartz HF & Pastor-Corrales MA (Eds.), Bean Production Problems in the Tropics. CIAT, Cali, Colombia, pp. 1-8

-Papa R, Acosta J, Delgado-Salinas A, Gepts P (2005) A genome wide analysis of differentiation between wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* from Mesoamerica. Theor Appl Genet 111:1147-1158

-Papa R, Gepts P (2003) Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris L.*) from Mesoamerica. Theor Appl Genet 106:239-250

-Papanikolaou Y, Fulgoni VL (2008) Bean consumption is associated with greater nutrient intake, reduced systolic blood pressure, lower body weight, and a smaller waist circumference in adults: results from the National Health and Nutrition Examination Survey 1999-2002 J Am Coll Nutr 27(5):569-576

-Paran I, Michelmore R (1993) Development of reliable PCR based markers linked to downy mildew resistance genes in lettuce. Theor Appl Genet 85:985-993

-Park SJ, Tu JC (1986) Association between BCMV resistant *I* gene and eye color of cv. Steubean. Annu Rep Bean Improv Coop 29:4-5

-Park SO, Coyne DP, Mutlu N, Jung G, Steadman JR (1999) Confirmation of molecular markers and flower color associated with QTL for resistance to common bacterial blight in common beans. J Am Soc Hort Sci 124:519-52

-Park SO, Coyne DP, Steadman JR (2004a) Development of a SCAR marker linked to the *Ur-7* gene in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 47:269-270

-Park SO, Coyne DP, Steadman JR, Crosby KM, Brick MA (2004b) RAPD and SCAR markers linked to the *Ur-6* Andean gene controlling specific rust resistance in common bean. Crop Sci 44:1799-1807

-Park SO, Coyne DP, Steadman JR, Skroch PW (2001) Mapping of QTL for resistance to white mold diseases in common bean. Crop Sci 41:1253-1262

-Park SO, Coyne DP, Steadman JR, Skroch PW (2003) Mapping of the *Ur-7* gene for specific resistance to rust in common bean. Crop Sci 43:1470-1476

-Park SO, Steadman JR, Coyne DP, Crosby KM (2008) Development of a coupling phase SCAR marker linked to the Ur-7 rust resistance gene and its occurrence in diverse common bean lines. Crop Sci 48:357-363

-Pastor-Corrales MA, Erazo OA, Estrada EI, Singh SP (1994) Inheritance of anthracnose resistance in common bean accession G 2333. Plant Dis 78:959-962

-Paterson AH (1996a) Making genetic maps. In: Paterson AH (Ed.) Genome Mapping in Plants, pp. 23-39. RG Landes Company, San Diego, California; Academic Press, Austin, Texas

-Paterson AH (1996b) Mapping genes responsible for differences in phenotype, In: Paterson AH (Ed.) Genome Mapping in Plants, pp. 41-54. RG Landes Company, San Diego, California; Academic Press; Austin, Texas

-Payró de la Cruz E, Gepts P, Colunga-Garcia Marín P, Zizumbo-Villareal D (2005) Spatial distribution of genetic diversity in wild populations of *Phaseolus vulgaris L.* from Guanajuato and Michoacán, México. Genet Resour Crop Evol 52:589-599

-Pedraza F, Gallego G, Beebe S, Tohme J (1997) Marcadores SCAR y RAPD para la resistencia a la bacteriosis común (CBB). In: Singh SP, Voysest O (eds) Taller de mejoramiento de frijol para el siglo XXI: Bases para una estrategia para América Latina. CIAT, Cali, Colombia, USA, pp 130-134

-Pedrosa A, Vallejos CE, Bachmair A (2003) Integration of common bean (*Phaseolus vulgaris L.*) linkage and chromosomal maps. Theor Appl Genet 106:205-212

-Pedrosa-Harand A, Porch TG, Gepts P (2008) Standard nomenclature for common bean chromosomes and linkage groups. Annu Rep Bean Improv Coop 51:106-107

-Pérez-Vega E, Pañeda A, Rodríguez-Suárez C, Campa A, Giraldez R, Ferreira JJ (2010) Mapping of QTLs for morpho-agronomic and seed quality traits in a RIL population of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Theor Appl Genet 120:1367-138

-Perry G, Reinprecht Y, Pauls KP (2006) Identification of common bacterial blight resistance genes in *Phaseolus vulgaris*. Abstract P16051, Plant Biology 2006, Joint Annual Meeting of the American Society of Plant Biologists and the Canadian Society of Plant Physiologists, Boston

-Porch TG (2001) Genetics and applications of heat tolerance in common bean. PhD diss, Cornell University, Ithaca, NY

-Posa-Macalincag MCT, Hosfield GL, Grafton KF, Uebersax MA, Kelly JD (2002) Quantitative trait loci (QTL) analysis of canning quality traits in kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). J Am Soc Hort Sci 127:608-615

-Puerta-Romero J (1961) Variedades de judía cultivadas en España. Monografías INIA 11. Madrid, Spain

-Queiroz VT, Sousa CS, Costa MR, Sanglad DA, Arruda KMA, Souza TLPO, Ragagnin VA, Barros EG, Moreira MA (2004a) Development of SCAR markers linked to common bean anthracnose resistance genes *Co-4* and *Co-6*. Annu Rep Bean Improv Coop 47:249-250

-Queiroz VT, Sousa CS, Costa MR, Sanglad DA, Arruda KMA, Souza TLPO, Ragagnin VA, Barros EG, Moreira MA (2004b) Development of SCAR markers linked to common bean angular leaf spot resistance genes. Annu Rep Bean Improv Coop 47:237-238

-Queiroz VT, Sousa CS, Souza TLPO, Costa MR, Sanglad DA, Ragagnin VA, Barros EG, Moreira MA (2004c) SCAR marker linked to the common bean rust resistance gene *Ur-11*. Annu Rep Bean Improv Coop 47:271-272

-Quintero C, González-Torres RI, Gaitán-Solís E, Hidalgo R, Toro O, Debouck DG, Tohme J (2010) Experimental validation, genetic map saturation and gene flow pilot study in a *P. vulgaris* wild-weedy-crop complex with single nucleotide polymorphisms (SNPs). Póster CIAT

-R Development Core Team (2005) R: A language and environment for statistical computing, reference index version 2.2.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org

-Ragagnin VA, Alzate-Marin AL, Souza TLPO, Sanglard DA, Moreira MA (2005) Use of molecular markers to pyramiding multiple genes for resistance to rust, anthracnose and angular leaf spot in the common bean. Ann Rep Bean Improv Coop 48:94-95

-Ramírez M, Graham MA, Blanco-López L, Silvente S, Medrano-Soto A (2005) Sequencing and analysis of common bean ESTs. Building a foundation for functional genomics. Plant Physiol 137:1211-1227

-Reinisch A, Dong J, Brubaker C, Stelly D, Wendel J (1994) A detailed RFLP map of cotton, *Gossypium hirsutum* X *Gossypium barbake*: chromosome organization and evolution in a disomic polyploidy genome. Genetics 138 829-847

-Risch, N (1992) Genetic linkage: Interpreting LOD scores. Science 255:803-804

-Rodiño AP (2001) Caracterización morfoagronómica y bioquímica de germoplasma de judía común (*Phaseolus vulgaris* L.) de España. Tesis de Doctorado, Universidad de Santiago de Compostela, Spain

-Rodiño AP, Santalla M, De Ron AM, Singh SP (2003) A core collection of common bean from the Iberian Peninsula. Euphytica 131:165-175

-Rodiño AP, Santalla M, González AM, De Ron AM, Singh SP (2006) Novel Genetic Variation in Common Bean from the Iberian Peninsula. Crop Sci 46:2540-2546

-Rodríguez-Suárez C, Ferreira JJ, Campa A, Pañeda A, Giráldez R (2008) Molecular mapping and intra-cluster recombination between anthracnose race-specific resistance genes in the common bean differential cultivars Mexico 222 and Widusa. Theor Appl Genet 116:807-814

-Rodríguez-Suárez C, Méndez-Vigo B, Pañeda A, Ferreira JJ, Giraldez R (2007) A genetic linkage map of *Phaseolus vulgaris* L. and localization of genes for specific resistance to six races of anthracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*). Theor Appl Genet 114:713-722

-Rodríguez-Suárez C, Pañeda A, Ferreira JJ, Giráldez R (2004) Allelic relationships of anthracnose resistance gene cluster B4 in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 47:145-146

-Román-Avilés B, Kelly JD (2005) Identification of QTL conditioning resistance to Fusarium root rot in *Phaseolus vulgaris* L. Crop Sci 45: in press

-Rosales-Serna R, Hernandez-Delgado S, Gonzalez-Paz M, Acosta-Gallegos JA, Mayek-Perez N (2005) Genetic relationships and diversity revealed by AFLP markers in Mexican common bean breed cultivars. Crop Sci 45:1951-1957

-Rossi M, Bitocchi E, Bellucci E, Nanni L, Rau D, Attene G, Papa R (2009) Linkage disequilibrium and population structure in wild and domesticated populations of *Phaseolus vulgaris* L. Evol Appl 2:504-522

-Rudorf W (1958) Genetics of *Phaseolus aborigineus* Burkart. Proc. X Intern Cong Genet 2:243

-Santalla M, De Ron AM, De La Fuente M (2010) Integration of genome and phenotypic scanning gives evidence of genetic structure in Mesoamerican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) landraces from the southwest of Europe. Theor App Genet 120:1635-165

-Santalla M, De Ron AM, Voysest O (2001) European bean market classes. p. 79-94. In Amurrio M, Santalla M, De Ron AM (ed.) Catalogue of bean genetic resources. PHASELIEU FAIR 3463-MBG-CSIC. Fundación Pedro Barrié de la Maza, Pontevedra, Spain

-Santalla M, Monteagudo AB, González AM, Lema M, De la Fuente M, De Ron AM (2004) Agronomic potential value of great northern recombinant lines and

breeding implications in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 4:141-148

-Santalla M, Rodiño AP, De Ron AM (2002) Allozyme evidence supporting Southwestern Europe as a secondary center of genetic diversity for the common bean. Theor Appl Genet 104:934-944

-SAS Institute Inc (2002-2003) Statistical Analysis System v 9.1, Cary, NC, USA

-Sax K (1923) The association of size differences with seed coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*. Genetics 8:552-560

-Sayed H, Kayyal H, Ramsey L, Ceccarelli S, Baum M (2002) Segregation distortion in doubled haploid lines of barley (*Hordeum vulgare* L.) detected by simple sequence repeat (SSR) markers. Euphytica 225:265-272

-Scanlon MG, Malcolmson LJ, Arntfield SD, Watts B, Ryland D, Prokopowich DJ (1998) Micronization pretreatments for reducing the cooking time of lentils. J Sci Food Agric 76:23:30

-Schloss SJ, Mitchell SE, White GM, Kukatla R, Bowers RE, Paterson AH, Kresovich S (2002) Characterization of RFLP probe sequences for gene discovery and SSR development in sorghum [Sorghum bicolor (L.) Moench] Theor Appl Genet 105:912-920

-Schlueter JA, Goicoechea JL, Collura K, Gill N, Lin JY, Yu Y, Kudrna D, Zuccolo A, Vallejos E, Muñoz-Torres M (2008) BAC-end sequence analysis and a draft physical map of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genome. Trop Plant Biol 1:40-48.

-Schmutz J, Cannon SB, Schlueter J, Ma J, Mitros T, Nelson W, Hyten DL, Song Q, Thelen JJ, Cheng J (2010) Genome sequence of the palaeopolyploid soybean. Nature 463:178-183

-Schneider K, Brothers M, Kelly JD (1997a) Marker-assisted selection to improve drought resistance in common bean. Crop Sci 37:51-60

-Schneider KA, Grafton KF, Kelly JD (2001) Genetic and QTL analysis of resistance to Fusarium Root rot in bean. Crop Sci 41:535-542

-Schneider KA, Rosales-Serna R, Ibarra-Perez F, Cazares-Enriquez B, Acosta-Gallegos JA, Ramírez-Vallejo P, Wassimi N, Kelly JD (1997b) Improving common bean performance under drought stress. Crop Sci 37:43-50

-Schoonhovern A, Vosyest O (1989) Common beans in Latin America and their constraints. In: CIAT. Bean Production Problems in the Tropics. Cali, Colombia. pp.33-58

-Schoonhovern A, Vosyest O (eds.) (1991) Common Beans: Research for Crop Improvement. CAB Int., Wallingford, UK

-Schwartz HF, Pastor Corrales MA (1989) (Eds.) Bean Production Problems in the Tropics. CIAT, Colombia, 654 pp

-Schwartz HF, Pastor Corrales MA, Singh SP (1982) New sources of resistance to anthracnose and angular leaf spot of beans (*Phaseolus vulgaris L.*). Euphytica 31:741-754

-Septiningsih EM, Prasetiyono J, Lubis E, Tai TH, Tjubaryat T, Moeljopawiro S, McCouch SR (2003) Identification of quantitative trait loci for yield and yield components in an advanced backcross population derived from the *Oryza sativa* variety IR64 and the wild relative *O. rufipogon*. Theor Appl Genet 107:1419-1432

-Shizhong X, Zhiqiu H (2009) Mapping Quantitative Trait Loci Using Distorted Markers. Int J Plant Genomics, vol 2009, Article ID 410825, 11 p

-Sibov ST, De Souza CL, Garcia AA, Garcia AF, Silva AR, Mangolin CA, Benchimol LL, De Souza AP (2003) Molecular mapping in tropical maize (Zea mays L.) using microsatellite markers. 1. Map construction and localization of loci showing distorted segregation. Hereditas 139:96-106

-Silbernagel MJ, Mills LJ (1991) CIAT A55 is an excellent source of multiple resistances for US breeders. Annu Rpt Bean Improv Coop 34:52-53

-Singh SP (1989) Patterns of variation in cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). Econ Bot 43:39-57

-Singh SP (1992) Common bean improvement in the tropics. Plant Breed Rev 10:199-269

-Singh SP (1994) Gamete selection for simultaneous improvement of multiple traits in common bean. Crop Sci 34:352-355

-Singh SP (2001a) Broadening the genetic base of common bean cultivars: a review. Crop Sci 41:1659-1675

-Singh SP (2001b) The common bean and its genetic improvement. In: Kang MS (ed) Crop Improvement: Challenges in the 21st Century. Food Products Press, New York, pp 161-192

-Singh SP (ed) (1999) Common Bean Improvement in the Twenty-First Century. Kluwer, Dordrecht

-Singh SP (ed) (2000) Bean research, production, and utilization. In: Proc Idaho Bean Workshop, University of Idaho, Moscow, ID

-Singh SP, Cajiao C, Gutiérrez JA, García J, Pastor-Corrales MA, Morales FJ (1989) Selection for seed yield in intergene pool crosses of common bean. Crop Sci 29:1126-1131

-Singh SP, Cardona C, Morales FJ, Pastor-Corrales MA, Voysest O (1998) Gamete selection for upright carioca bean with resistance to five diseases and a leafhopper. Crop Sci 38:666-672

-Singh SP, Gepts P, Debouck DG (1991a) Races of common bean (*Phaseolus vulgaris,* Fabaceae). Econ Bot 45:379-396

-Singh SP, Gutiérrez JA (1984) Geographical distribution of *DL1* and *DL2* genes causing hybrid dwarfism in *Phaseolus vulgaris* L., their association with seed size, and their significance to breeding. Euphytica 33:337-345

-Singh SP, Gutiérrez JA, Molina A, Urrea C, Gepts P (1991b) Genetic diversity in cultivated common bean. II. Marker based analysis of morphological and agronomic traits. Crop Sci 31:23-29

-Singh SP, Morales FJ, Miklas PN, Terán H (2000) Selection for bean golden mosaic resistance in intra- and inter-racial bean populations. Crop Sci 40:1565-1572

-Singh SP, Muñoz CG (1999) Resistance to common bacterial blight among *Phaseolus* species and common bean improvement. Crop Sci 39:80-89

-Skroch P, Jung G, Nienhuis J, Coyne D (1996) Integration of RAPD marker linkage maps and comparative mapping of QTL for disease resistance in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 39:48-49

-Song X-L, Sun X-Z, Zhang T-Z (2006) Segregation distortion and its effect on genetic mapping in plants. Chin J Agr Biotechnol 3:163-169

-Soule M, Porter L, Medina J, Santana GP, MW Blair, Miklas PN (2011) Comparative QTL map for white mold resistance in common bean, and characterization of partial resistance in dry bean lines VA19 and I9365-31. Crop Sci 51:123-139

-Sousa LL, Gonçalves-Vidigal MC, Vidigal Filho PS, Cruz AS, TR Costa (2009) Allelic relationships of anthracnose resistance in MSU 7-1 Line. Annu Rep Bean Improv Coop 52:48-49

-Stam P (1993) Construction of integrated genetic linkage maps by means of a new computer package: Joinmap. Plant J 3:739-744

-Staub JE, Serquen FC, Gupta M (1996) Genetic markers, map construction, and their application in plant breeding. HortScience 31(5):729-74

-Stavely JR (1984) Pathogenic specialization in *Uromyces phaseolin* in the United States and rust resistance in beans. Plant Dis 68:95-99

-Stavely JR (1990) Genetics of rust resistance in *Phaseolus vulgaris* plant introduction PI181996. Phytopathol 80, 1056 (Abstract)

-Stavely JR, Grafton KF, Kelly JD (1998) Release of BelDakMi-RMR-14 erect, short vine, rust, and mosaic resistant pinto bean germplasm line. USDA-ARS Germplasm Release Notice, Beltsville, MD, p 3

-Steel RGD, Torrie JH (1986) Principles and Procedures of Statistics: A Biometrical Approach. (211d Ed). McGraw-HiII Book Co., New York

-Strausbaugh CA, Myers JR, Forster RL, McClean PE (1999) *Bc-1* and *Bc-u* two loci controlling bean common mosaic virus resistance in common bean are linked. J Am Soc Hort Sci 124:644-648

-Tanksley S (1983) Molecular markers in plant breeding. Plant Mol Biol Rep 1:3-8

-Tanksley SD (1993) Mapping polygenes. Annu Rev Genet 27: 205-233

-Tanksley SD, Rick CM (1980) Isozymic gene linkage map of the tomato: applications in genetics and breeding. Theor Appl Genet 57:161-170

-Tar'an B, Michaels TE, Pauls KP (2001) Mapping genetic factors affecting the reaction to *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* in *Phaseolus vulgaris* L. under field conditions. Genome 44:1046-1056

-Tar'an B, Michaels TE, Pauls KP (2002) Genetic mapping of agronomic traits in common bean. Crop Sci 42:544-556

-Tautz D (1989) Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. Nucleic Acids Res 17:6463-6471

-Taylor JD, Teverson DM, Allen DJ, Pastor-Corrales MA (1996a) Identification & origin of races of *Pseudomonas syringae* pv. *phaseicola* from Africa & other bean growing areas. Pl Pathol 45: 469-478

-Taylor JD, Teverson DM, Davis JHC (1996b) Sources of resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *phaseicola* races in *Phaseolus vulgaris* . Pl Pathol 45: 479-485

-Teixeira FF, Santos JB, Ramalho MAP, Barbosa AF, Guimaraes CT, Oliveira AC (2005) QTL mapping for angular leaf spot in common bean using microsatellite markers. Crop Breed Appl Biotechnol 5:272-278

-Temnykh S, Park WD, Ayres N, Cartinhour S, Hauck N, Lipovich L, Cho YG, Ishii T, McCouch SR (2000) Mapping and genome organization of microsatellite sequences in rice (*Oryza sativa* L.). Theor Appl Genet 100:697

-Temple SR, Morales FJ (1986) Linkage of dominant hypersensitive resistance to bean common mosaic virus to seed color in *Phaseolus vulgaris* L. Euphytica 35:331-333

-Teverson DM (1991) Genetics of pathogenicity and resistance in the halo-blight disease of beans in Africa. PhD dissertation, University of Birmingham, UK

-Thoday JM (1961) Location of polygenes. Nature 191: 368-370

-Thompson MD, Brick MA, McGinley JN, Thompson HJ (2009) Chemical composition and mammary cancer inhibitory activity of dry bean. Crop Sci 49:179-186

-Tinker NA, Mather DE (1995) MQTL: software for simplified composite interval mapping of QTL in multiple environments. JQTL. http://probe.nalusda.gov:8000/otherdocs/jqtl/

-Toro O, Tohme J, Debouck DG (1990) Wild bean (*Phaseolus vulgaris L*): Description and distribution. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia

-Tsai SM, Nodari RO, Moon DH, Camargo LEA, Vencovsky R, Gepts P (1998) QTL mapping for nodule number and common bacterial blight in *Phaseolus vulgaris* L. Plant Soil 204:135-145

-UNE 87028-1: 1997 Análisis sensorial. Metodología. Directrices para la preparación de muestras de legumbres para evaluar su textura. AENOR

-Urrea CA, Miklas PN, Beaver JS, Riley RH (1996) A codominant randomly amplified polymorphic DNA (RAPD) marker useful for indirect selection of BGMV resistance in common bean. J Am Soc Hort Sci 121:1035-1039

-Urrea CA, Singh SP (1991) Variation for leaflet shape in wild and cultivated landraces of common bean. Ann Rep Bean Improv Coop 34:133

-Urrea CA, Singh SP (1994) Comparison of mass, F2-derived family, and single-seed - descent selection methods in an interracial population of common bean. Can J Plant Sci 74:461-464

-Urrea CA, Singh SP (1995) Comparison of recurrent and congruity backcrossing for interracial hybridization in common bean. Euphytica 81:21-26

-Utz HF, Melchinger AE (1996) PLABQTL: A program for composite interval mapping of QTL. J Agric Genomics 2

-Valladares-Sanchez NE, Coyne DP, Schuster ML (1979) Differential reaction of leaves and pods of *Phaseolus* germplasm to strains of *Xanthomonas phaseoli* and transgressive segregation for tolerance from crosses of susceptible germplasm. J Am Soc Hort Sci 104:648-654

-Vallejo FAC, Salazar EIE (2002) Mejoramiento genético de plantas. Palmira

-Vallejo V, Kelly JD (2009) New insights into the anthracnose resistance of common bean landrace G 2333. The Open Hort J 2:29-3

-Vallejos CE (1994) *Phaseolus vulgaris* - The common bean. In: Phillips RL, Vasil IK (eds) DNA-Based Markers in Plants. Kluwer, Dordrecht, pp 261-270

-Vallejos CE, Chase CD (1991a) Linkage between isozyme markers and a locus affecting seed size in *Phaseolus vulgaris* L. Theor Appl Genet 81:413-419

- Vallejos CE, Chase CD (1991b) Extended map for the phaseolin linkage group of *Phaseolus vulgaris* L. Theor Appl Genet 82:353-357

-Vallejos CE, Sakiyama NS, Chase CD (1992) A molecular marker-based linkage map of *Phaseolus vulgaris* L. Genetics 131:733-740

- Vallejos CE, Skroch PW, Nienhuis J (2001) *Phaseolus vulgaris* - The common bean integration of RFLP and RAPD based linkage maps. In: Phillips RL, Vasil IK (eds) DNA Based Markers in Plants, 2nd ed. Kluwer, Dordrecht, pp 301-317

-Van Ooijen JW, Voorrips RE (2006) JoinMap® version 4.0: software for the calculation of genetic linkage maps. Plant Res Int, Wageningen

-Vanhouten W, Mackenzie S (1999) Construction and characterization of a common bean bacterial artificial chromosome library. Plant Mol Biol 40:977-983

-Varshney RK, Graner A, Sorrells ME (2005) Genic microsatellite markers in plants: Features and applications. Trends in Biotechnology 23(1):48-55

-Velasquez-Valle R, Lienert KJ, Schwartz HF, Brick MA, Ogg BO (1997) Evaluation of a bean nursery to the Fusarium wilt isolate from Colorado. Annu Rep Bean Improv Coop 40:93-94

-Voorrips RE (2002) MapChart: software for the graphical presentation of linkage maps and QTLs. J Hered 93:77-78

-Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, van de Lee T, Hoernes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kuiper M, Zabeau M (1995) AFLP: A new technique for DNA fingerprinting. Nucleic Acids Res 23:4407-4414

-Voysest O, Dessert M (1991) Bean populations: Classes and commercial seed types. p. 119-162. In: Schoonhoven AV, Voysest O (ed.) Common beans: Research for crop improvement. CAB Int, Wallingford, UK and CIAT, Cali, Colombia

-Voysest, O (1983) Variedades de frijol en America Latina y su origen. CIAT, Cali, Colombia

-Wallace DH, Yourstone KS, Masaya PN, Zobel RW (1993) Photoperiod gene control over partitioning between reproductive and vegetative growth. Theor Appl Genet 86:6-16

-Walters KJ, Hosfield GL, Uebersaz MA, Kelly JD (1997) Navy bean canning quality: Correlations, heritability estimates, and randomly amplified polymorphic DNA markers associated with component traits. J Am Soc Hort Sci 122:238-343

-Wang N, Daun JK, Malcolmson, LJ (2003) Relationship between physicochemical and cooking properties, and effect of cooking on antinutrients, of yellow field peas (*Pisum sativum*). J Sci Food Agric 83:1228-1237

-Webster DM, Ainsworth PM (1988) Inheritance and stability of a small pustule reaction of snap beans to *Uromyces appendiculatus*. J Am Soc Hortic Sci 113:938-940

-Weeden NF (1984) Distinguishing among white seeded bean cultivars by means of allozyme genotypes. Euphytica 33:199-208

-Weeden NF, Liang CY (1985) Detection of a linkage between white flower color and EST-2 in common bean. Annu Rep Bean Improv Coop 28:87-88

-Whittaker JC, Haley CS, Thompson R (1997) Optimal weighting of information in marker assisted selection. Genet Research 69, 137-14

-Williams J, Kubelik A, Livak K, Rafalski J, Tingey S (1990) DNA Polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucleic Acids Res 18: 6531-6535

-Wright EM, Kelly JD (2011) Mapping QTL for seed yield and canning quality following processing of black bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Euphytica 179:471-484

-XLSTAT 2011 (Addinsoft, http://www.xlstat.com)

-Xu Y, Crouch JH (2008) Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. Crop Sci 48:391-40

-Xu Y, Zhu L, Xiao J, Huang N, McCouch SR (1997) Chromosomal regions associated with segregation distortion of molecular markers in F2, backcross, doubled haploid, and recombinant inbred populations in rice (*Oryza sativa* L.). Mol Gen Genet 253:535-545

-Yaish MWF, de la Vega MP (2003) Isolation of (GA)(n) microsatellite sequences and description of a predicted MADS-box sequence isolated from common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Genet Mol Biol 26:337-342

-Yan HH, Mudge J, Kim DJ, Shoemaker RC, Cook DR (2004) Comparative physical mapping reveals features of microsynteny between *Glycine max*, *Medicago truncatula*, and *Arabidopsis thaliana*. Genome 47:141-155

-Yan XL, Liao H, Beebe SE, Blair MW, Lynch JP (2004) QTL mapping of root hair and acid exudation traits and their relationship to phosphorus uptake in common bean. Plant Soil 265:17-29

-Yeung H, Ehlers JD, Waniska RD, Alviola JN, Rooney LW (2009) Rapid screening methods to evaluate cowpea cooking characteristics. Field Crop Res 112(2-3):245-252

-Young ND (1994) Constructing a plant genetic linkage map with DNA markers p:39-57, In: Ronald IKV & Phillips L (Eds), DNA-based markers in plants. Kluwer, Dordrecht/Boston/London

-Young ND (1996) QTL mapping and quantitative disease resistance in plants. Annu Rev Phytopathol 34:479-501

-Young ND, Roe BA, Town CD, Cannon SB, Sato S, Tabta S (2005) Sequencing the genespaces of *Medicago truncatula* and *Lotus japonicus*. Plant Physiol 137:1174-1181

-Young RA, Kelly JD (1996a) RAPD markers flanking the *Are* gene for anthracnose resistance in common bean. J Am Soc Hort Sci 121:37-41

-Young RA, Kelly JD (1996b) Characterization of the genetic resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean differential cultivars. Plant Dis 80:650-654

-Young RA, Melotto M, Nodari RO, Kelly JD (1998) Marker assisted dissection of the oligogenic anthracnose resistance in common bean cultivar, G 2333. Theor Appl Genet 96:87-94

-Yu K, Haffne M, Park SJ (2006) Construction and characterization of a common bean BAC library. Ann Rep Bean Improv Coop 49:61-63

-Yu K, Park S, Poysa V (2000a) Marker-assisted selection of common beans for resistance to common bacterial blight: efficiency and economics. Plant Breed 119:411-416

-Yu K, Park S, Poysa V, Gepts P (2000b) Integration of simple sequence repeat (SSR) markers into a molecular linkage map of common bean (*Phaseolus vulgaris L.*). J Hered 91:429-434

-Yu K, Park SJ, Zhang B, Haffner M, Poysa V (2004) An SSR marker in the nitrate reductase gene of common bean is tightly linked to a major gene conferring resistance to common bacterial blight. Euphytica 138:89-95

-Yu KF, Park SJ, Poysa V (1999) Abundance and variation of microsatellite DNA sequences in beans (*Phaseolus* and *Vigna*). Genome 42:27-34

-Yu ZH, Stall RE, Vallejos CE (1998) Detection of genes for resistance to common bacterial blight of beans. Crop Sci 38:1290-1296

-Zeng ZB (1993) Theoretical basis for separation of multiple linked gene effects in mapping quantitative trait loci. Proc Natl Acad Sci USA 90:10972-10976

-Zeng ZB (1994) Precision mapping of quantitative trait loci. Genetics 136:1457-1468

-Zhu YL, Song QJ, Hyten DL, Van Tassell CP, Matukumalli LK, et al. (2003) Single-nucleotide polymorphisms in soybean. Genetics 163:1123-1134

-Zizumbo-Villarreal D, Colunga-García Marín P, Payró de la Cruz E, Delgado-Valerio P, Gepts P (2005) Population structure and evolutionary dynamics of wild-weedy-domesticated complexes of common bean in a Mesoamerican region. Crop Sci 45:1073-1083

ANEXO I

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
1	BMd045	(AG)5	GGTTGGGAAGCCTCATACAG ATCTTCGACCCACCTTGCT	129	3
1	PV-AG003	(AG)8	TCACGTACGAGTTGAATCTCAGGAT GGTGTCGGAGAGGTTAAGGTTG	164	1
1	PVBR25	(CT)23	GAGCTTCTCCGTCCTGTGT CGAACTGAATCAGAAAGGAA	158	4
1	BMd010	(GA)8	GCTCACGTACGAGTTGAATCTCAG ATCTGAGAGCAGCGACATGGTAG	139	3
1	PvM120	(TC)6	CCCCATCCTCACTCACAAAC TCATTCTTCTGGTGCTGCTTT	211	8
2	BM142	(GA)15	TTCCGCTGATTGGATATTAGAG AGCCCGTTCCTTCGTTTAG	157	2
2	BM152	(GA)31	AAGAGGAGGTCGAAACCTTAAATCG CCGGGACTTGCCAGAAGAAC	127	2
2	BM164	(GA)21	CCACCACAAGGAGAAGCAAC ACCATTCAGGCCGATACTCC	182	2
2	BMd002	(CGG)8	AGCGACAGCAAGAGAACCTC CAACAAACGGTGATTGACCA	106	3
2	BMd007	(TGG)5	GGATATGGTGGTGATCAAGGA CATACCCAATGCCATGTTCTC	166	3
2	BMd017	(CGCCAC)6	GTTAGATCCCGCCCAATAGTC AGATAGGAAGGGCGTGGTTT	116	3
2	PvM115	(CT)25	AAATGTAAAGTGCTCCAT CTGAGAGAAAGAAAGAGACA	143	8
2	IAC024	(AC)7 (AT)6	TTGGGAAAATTATAGAGAACA AGCCACTGACCCTTACAT	165	5
2	PV-GAAT002	(GAAT)3	AAACACACAAAAAGTTGGACGCAC TTCGTGAGGTAGGAGTTTGGTGG	167	1
2	PV-CCT001	(CCT)7	GAGGGTGTTTCACTATTGTCACTGC CGCAGGCAGTTATCTTTAGGAGTG	149	1
2	BMd047	(AT)5	ACCTGGTCCCTCAAACCAAT CAATGGAGCACCAAAGATCA	150	3
2	PvM100	(AT)7	GCCAATAACATCACCTCAT GGGTAGTCAGTTTCTAAGCA	290	8
2	BM156	(CT)32	CTTGTTCCACCTCCCATCATAGC TGCTTGCATCTCAGCCAGAATC	267	2
2	PvM153	(AGA)5	ATGGGCGATCTGGACTATGT TTGAAGACCAAGCCAAGAGAA	183	8
2	GATS091	(GA)17	GAGTGCGGAAGCGAGTAGAG TCCGTGTTCCTCTGTCTGTG	229	2
3	BM098	(CA)8	CGATCACAAAGGACTGAGAGC CCCAAGCAAAGAGTCGATTT	247	2
3	BM172	(GA)23	CTGTAGCTCAAACAGGGCACT GCAATACCGCCATGAGAGAT	107	2

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
3	BMd036	(TA)8	CATAACATCGAAGCCTCACAGT ACGTGCGTACGAATACTCAGTC	164	3
3	PvM124	(TA)5	TCCCCTACTGATGTGTTC AAATGTCTGGTTTTGC	193	8
3	PvM132	(AG)5	GCCGAAGCAGATAAAAGG TGTTCTCGTCTCCAATGC	191	8
3	BMc179	(CGC)5	TGTCGGAGTTGTTGGTCTCA TGCCTAATGGACCTCTTGGA	93	6
4	BMd026	(GAT)6	CTTGCCTTGTGCTTCCTTCT TCCATTCCCAACCAAGTTTC	141	3
4	IAC066	(GA)10	AATCACATCTTTAACCCAACAG TTCCACTCCCTCCCTATCTT	282	5
4	BM068	(CA)6	TTCGTTCACAACCTCTTGCATT TGCTTGTTATCTTGCCCAGTG	170	2
4	BM161	(GA)8	TGCAAAGGGTTGAAAGTTGAGAG TTCCAATGCACCAGACATTCC	185	2
4	BM199	(GA)15	TGAGGAATGGATGTAGCTCAGG TGAGGAATGGATGTAGCTCAGG	304	2
4	BMd015	(AG)6	TTGCCATCGTTGCTTAATTG TTGGAGGAAGCCATGTATGC	166	3
4	PV-AT003	(AT)6	ACCTAGAGCCTAATCCTTCTGCGT GAATGTGAATATCAGAAAGCAAATGG	139	1
4	BMd016	(CATG)4	ATGACACCACTGGCCATACA GCACTGCGACATGAGAGAAA	136	3
4	PV-GAAT001	(GAAT)5	AAGGATGGGTTCCGTGCTTG CACGGTACACGAAACCATGCTATC	163	1
4	IAC025	(CA)6CAA(CA)2CAA(CA)3CG(CA)5	GAGACGTTTCATAATCAATA TTCATGCACAATAAATCACT	297	5
5	BM175	(GA)19	CAACAGTTAAAGGTCGTCAAATT CCACTCTTAGCATCAACTGGA	170	2
5	BMd020	(TA)5	GTTGCCACCGGTGATAATCT GTGAGGCAAGAAGCCTTCAA	123	3
5	BMd028	(GT)4	TGCATCAACTTTAGGGCTTG TCTTGTCTTATCAGCAGGTGGA	151	3
5	BMd053	(GTA)5	TGCTGACCAAGGAAATTCAG GGAGGAGGCTTAAGCACAAA	105	3
5	PvM62	(TC)5	GCACCACTTTCTCAGATTTGG CTGTCATGGCGATGGTGTTA	172	8
5	BM155	(CA)8	GTTCATGTTTGTTTGACAGTTCA CAGAAGTTAGTGTTGGTTTGATACA	114	2
5	PvM52	(CA)7	TCCTCTGCAAACAAAACCCTA TTCGCCAAATTCGACAATCT	204	8
5	IAC088	(CA)7 (AT)7	TTCTTGGGTGCTTCGCTACTTA GTTTGGGATCTCGGGACCTT	274	5

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
5	IAC010	(GA)12 (AG)6 (AG)6	AGGAACTAAAAGCCGAACTGG GCCTCCGCCGATCAACACTA	290	5
6	BM170	(CT)12	AGCCAGGTGCAAGACCTTAG AGATAGGGAGCTGGTGGTAGC	179	2
6	PVBR14	(AG)23	TGAGAAAGTTGATGGGATTG ACGCTGTTGAAGGCTCTAC	196	4
6	BMd012	(AGC)7	CATCAACAAGGACAGCCTCA GCAGCTGGCGGGTAAAACAG	167	3
7	BM160	(GA)15	CGTGCTTGGCGAATAGCTTTG CGCGGTTCTGATCGTGACTTC	211	2
7	BMd040	(AT)6	AACCTTCTTGCGCTGATCTC TAGTGGCCATTCCTCGATCT	197	3
7	PV-ATCC003	(ATCC)3	TCTCCATGCATGTTCCAACCAC GGAGTGGAACCCTTGCTCTCATC	176	1
7	IAC006	(TA)7	CCGGCTCCTGCTGACG ATGTTCTGCCTTTCGCTCCTT	187	5
8	BM151	(TC)14	CACAACAAGAAAGACCTCCT TTATGTATTAGACCACATTACTTCC	153	2
8	BM211	(CT)16	ATACCCACATGCACAAGTTTGG CCACCATGTGCTCATGAAGAT	186	2
8	BM229	(CA)5	TGCCCGTGCTTTAGGATTAC AAAAATCTGTTCACCCAGGA	138	7
8	BM238	(GA)14	GGTCCCTGATTGAAAAACTAAA GCAAAACTTTTAGCAATCTTACA	150	7
8	BMd025	(GAT)6	GCAGATCGCCTACTCACAAA CGTTGACGAGAAGCATCAAG	118	3
8	BMd044	(AG)5	GGCAGCTTACTAACCCGAAA TTCCTTCCCCTTTCTTCTCC	135	3
8	BM189	(CT)13	CTCCCACTCTCACCCTCACT GCGCCAAGTGAAACTAAGTAGA	114	2
8	BMc222	(CA)9	AAACTCCAACGCCGTTCTCT CTCCGAAAATGTAGGGATTCA	143	6
8	PvM118	(TC)8	GCGAACACATTCACACAACA AATCCCGACCAAGTCTCCTT	215	8
8	IAC022	(TA)8 (GA)9	TGCAAACCAAACCAAACA GGGAAATGCAGGCTTAGAA	143	5
9	BM141	(GA)29	TGAGGAGGAACAATGGTGGC CTCACAAACCACAACGCACC	218	2
9	PvM128	(GA)11	GTTTCTGCGGTGAGAGTG AGCCTTCGTCGTTCTTCT	130	8
9	IAC062	(AG)14	AACCCGTGAATCTTTGAGG ATTGATGGTGGATTTTGAA	211	5
9	BMd046	(TCT)4	GGCTGACAACAACTCTGCAC CTGGCATAGGTTGCTCCTTC	158	3

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
9	BMd052	(ATT)4	GCCGTTGAGCTGGAGAGCA AAGGCTTTGTTTTGATTAAGGTT	151	3
9	BM188	(CA)18	TCGCCTTGAAACTTCTTGTATC CCCTTCCAGTTAAATCAGTCG	177	2
9	BM154	(CT)17	TCTTGCGACCGAGCTTCTCC CTGAATCTGAGGAACGATGACCAG	218	2
9	PvM73	(AAG)6	CTTCACCGATCTGACAGCAG TTCTCCAGGAACCCCTTCTTT	194	8
9	PV-AT007	(AT)12	AGTTAAATTATACGAGGTTAGCCTAAATC CATTCCCTTCACACATTCACCG	192	1
9 -11	BM184	(AC)11	AGTGCTCTATCAAGATGTGTG ACATAATCAATGGGTCACTG	160	2
10	BM212	(CA)13	AGGAAGGGATCCAAAGTCACTC TGAACTTTCAGGTATTGATGAATGAAG	214	2
10	GATS11B	(CT)8	CCCACACATTGGTGCTAGTG AGCGCAATGCTACTCGAAAT	160	2
10 -1	BM157	(GA)16	ACTTAACAAGGAATAGCCACACA GTTAATTGTTTCCAATATCAACCTG	113	2
11	BMd033	(ATT)9	TACGCTGTGATGCATGGTTT CCTGAAAGTGCAGAGTGGTG	110	3
11	PvM98	(TC)5	CACCCTCCTTCACACTCTTTG GGGGTAGTCCTTTGGAACG	114	8
11	BMd022	(TC)6	GGTCACTTCCGGAGCATTC CGGGAAATGGAAGTCACAGT	121	3
11	BMd027	(CCA)6	GGACCCACCATCACCATAAC TGGTGGAGGTGGAGATTTGT	109	3
11	BMd041	(ATT)9	CAGTAAATATTGGCGTGGATGA TGAAAGTGCAGAGTGGTGGA	245	3
NL	BM149	(TGC)6	CGATGGATGGATGGTTGCAG GGGCCGACAAGTTACATCAAATTC	273	2
NL	BM153	(CA)10	CCGTTAGGGAGTTGTTGAGG TGACAAACCATGAATATGCTAAGA	226	2
NL	BM171	(GA)13	TGGCATTTCAGATTAACACTCC CTTCCTTGCTGTTTCCACTG	149	2
NL	BM202	(GA)9	ATGCGAAAGAGGAACAATCG CCTTTACCCACACGCCTTC	156	2
NL	BM213	(CT)5	AACCTCAAGCTTCACGCATTTG GAGAGATTGACGACGGTTT	154	2
NL	BM216	(GT)6	GTGGTACGCCAAACCTTCG ACCACCACACTTCCACCAAT	148	7
NL	BM217	(GT)5	GCGTATGGCACTCTGAAGGT GCCCGTGCTTGAGGATTAC	111	7
NL	BM219	(TG)2(TA)2(TG)6	GCGTATGGCACTCTGAAGGT GCCCGTGCTTGAGGATTAC	111	7

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	BM220	(GA)4(CA)3(CA)3	AGTGACGAACAAGGGACTGG TCAAGTCAGCCAGCAAGAAA	150	7
NL	BM221	(CT)21(CT)3	CCCCTCAGGTTTGGACTCTT GGAATGAGAGAGAAAGCATGG	149	7
NL	BM224	(GGT)3(GGA)3	GAGGACCAAACACCGGAAC CCTCCAGGACAGATGGTGAG	121	7
NL	BM226	(GGT)4(CGC)2	GGGTGTGAGCGTGTTCATC ACTTCTCGTCAATCCCAACG	156	7
NL	BM228	(AG)4(CA)4	GTTATGCCCAGAAGCAGAGG GCCCCCAAATGAGAAACCTA	120	7
NL	BM231	(CA)5(TA)2(CA)2	TGCCCGTGCTTTAGGATTAG TGTTCACCCACGGTATCTGA	135	7
NL	BM232	(AC)3(CA)4	TGCAGAAGATGGACCAAAGA GCAAAACATATCGTGCAAGTG	112	7
NL	BM233	(CA)5(CCA)2	AACCAGTTGCCTGTCCAACA AGGAAGGACGGCTTTATGCT	177	7
NL	BM234	(GCTT)5	CACCGAATCCGGAGAGAACTG AGTGTTTCCTTCCGGGCTTC	146	7
NL	BM237	(GA)26	CTGCAGCTCAAACAGGGC GCAATACCGCCATGAGAGAT	113	7
NL	BM239	(TC)12	CTGCTACTACTCCCACTACTTCA ATGGAGAGGGTAGCCGATGT	113	7
NL	BM240	(CCA)7	CAGCAGAAACAGCAGCAGAA ATGTAAGCCATTCCCTCTTC	138	7
NL	BM246	(CA)5(CA)2	AGAAACGCTTTGGTTGCTTG TGGCACTCTGAAGGTGGTAA	122	7
NL	BM249	(TC)4(TC)5	CACGAACTTCATTCATCACTTC TCTCGGCCATAGGAGTTACC	159	7
NL	BM251	(TAA)7(TTA)4	AACATTTCCAGCCGAATCAT TTCAGGAACGATCTCCTTTG	199	7
NL	BM252	(CT)7(CT)4	CTGGGCGTAGTCCAAGTTGT GGTACCTGCAAAAATATCAAGC	110	7
NL	BM256	(GTC)4	ACCACTGCGCACAAGACTCA GTGCGTTCACGTTCTCCAC	129	7
NL	BM257	(TG)5	GTATCTGAGCACCGCGTATG TGCCCGTGCTTTAAGGTTAC	123	7
NL	BM258	(AG)6(AG)5	GTCGCACGTACTGCAACGTA ATCCCGTGTCAACCCTGTTA	175	7
NL	BM265	(GCTT)6	CACCGAATCCGAGAGAACTG AAGGCATCCTCGTGTGGTT	175	7
NL	BM268	(GT)5	GCACTCTGATGGGTGGTAA GAAACTCTCTGGTTGCTTGC	120	7
NL	BM271	(GT)2(GT)5	TGGCACTCTGAAGGTGGTAA GAAACTCTTTGGTGGCTTGC	121	7

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	BM272	(GA)13	GGGAGCTTTAACAAAGGAGCA AGGGTGCAAATGTCAAAACG	128	7
NL	BM283	(GCTT)5	TTCCTCTACTACTGAACCCATCG ACAAGAGGAGAGCCAGAACTTTC	162	7
NL	BM286	(TG)9	TCAAGTCAGCCAGCAAGAAA TTGCGAACAAGTGACTGGAG	156	7
NL	BMc122	(CT)6	TCTCTCTTCACATAAACCCTAC CTCTGCCATTGTGGATTG	128	6
NL	BMc123	(CT)8	CCTTCCACCTTCTTCCCTTC TTACCATTCATTGGTTTATTAGCA	164	6
NL	BMc135	(CAT)4	AACCATTTTTACCGATTTACCA CCGAGTCCTAATGGGTTCC	120	6
NL	BMc138	(CCA)7	CCAAATCTGATTCATACGAACA GGGAGGGACATGGACTTTCT	120	6
NL	BMc143	(TGC)5	GGGTGGCTACACCATTTCAG TCACAGCTTTTCTTTCGTTCC	128	6
NL	BMc147	(TC)5	CTTCACCCGTGTTTCATTCTC ATTCGTTCCACCAGGCAGT	146	6
NL	BMc148	(GCA)5	GCCATGCAACCAGGATTCTA TACCAAATTGCAAGGGCATT	103	6
NL	BMc150	(CAG)5	TGAAGTGAAAGAGAAACGACGA TCCGCAACATGTTTGATCTC	107	6
NL	BMc151	(TGC)5	CCACCGACAACAAGGAAGAA CTGTCGCTTCTGCTACGTCA	111	6
NL	BMc152	(TCG)5	CAGACAGTACCACCCGACAA GCGCCAGGAACGAGTATAGA	101	6
NL	BMc154	(CTT)4	CACAACGCCTACCTCTGCTC AGGCCTCACAGACCCAGAC	91	6
NL	BMc155	(ACA)4	TCTTGGAGGCTTCAACAAGG TTGAGGTTGCTGTTGAGGTG	99	6
NL	BMc159	(CAG)8	GTACCAGCAACAACCGCATT CATTGGCGTCTCTTCTCAGC	95	6
NL	BMc161	(TC)9	CCGCTCTTAACCTGTCACCT ACCGTGTATTTGAGCGGTTG	129	6
NL	BMc162	(GT)6	TGGGATATCTCTCTGGATGAAA AGATTATCTGTTCGCTCAGAAG	107	6
NL	BMc163	(CTC)7	CCCTTCCAAGAACCTCAAGA CTCAAATCATCCCCAGTTGC	114	6
NL	BMc165	(CA)5(CT)5(GAG)4	GCCGCACACATACACTCTCA CGCTCTGCCATTGTGGAT	80	6
NL	BMc166	(TCC)4	GACTGTGTCATCTCCGACGA AACTGGCCTAGGGTTTGGAT	131	6
NL	BMc167	(TCC)4	CACGGAGAAGGACCTATTCG GGAAGAGGTGGAAGATGACG	121	6

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	BMc168	(CGA)7	CTCTCACCGACACAAACACC GACGTCGTTTTCGTCGTAGC	172	6
NL	BMc169	(AG)5	CTACTCCATGGGGCTTCTCA TTCAATTCCCATGGTCTGAA	104	6
NL	BMc170	(TTC)4	ACATTCTTGGGCAGCCTCTA AGTTGGCAAGGTTGGAGATG	103	6
NL	BMc172	(CA)4(CACAA)3	AGTTTCGGAGGGAACACACA TGGTGTTCTCTGGGTTTGGT	126	6
NL	BMc173	(TCG)4	AGAAGCTCCATGCCAAAGG GAAACCGACGGATCTAAGAGG	101	6
NL	BMc174	(AG)6	CACACGCACACGTTGTTCTA TGGCCCTTCTTTCTCTCAAC	117	6
NL	BMc175	(CCT)4	CACCATCCACCGTCTTCTG AGGCCTCACAGACCCAGAC	117	6
NL	BMc182	(GAA)4	CCATTCTCAGGGAGCAAGAG GGACACAGTTTGCCATTCGT	107	6
NL	BMc184	(ATC)7	GCAGTTCGATTAACGGAGAG GCCCATATGTGTGGAGTTGA	136	6
NL	BMc188	(AGC)6	CAGCGCGACACTAATTTGG GATTCGGTTCATCCTCTCCA	138	6
NL	BMc189	(CCG)4	TCGCTAGTCACGCTCAGAAG CCGTATCGGTAGTGATGTCG	93	6
NL	BMc190	(TC)6(TGTGT)3	GCGAGACCCGTTGTGTGT GGGAGCGAAACAGAGAGAGA	108	6
NL	BMc191	(CAC)4	CTGTCTCTTGCATAGCACGG GCTGTGTTGCTCGTGGTTT	105	6
NL	BMc193	(CCT)4	ACATCATCCCCATGGACACT CGGCCTCGTCGTAGTAGAAT	96	6
NL	BMc194	(AG)5	CCGCGTTTAGGTTGCTCTAA TCCCATGGTCTGAACAGAAA	120	6
NL	BMc195	(TG)6	GAAGAAATCGTCGTTGTTGTGA GTGGGAAGCATCCCTGATTT	103	6
NL	BMc196	(ACG)4	GTCGATAATGCCACCGAAAG TTAGCCTCTTCATCGGGAAC	89	6
NL	BMc197	(TC)8	CCATTCGCACCTTTGACTCT CCATATCACAGACACGCCTTT	128	6
NL	BMc201	(CA)7	AAGCAGTGGTTGGCCAATTT TTTCCAATCCAATGTGCAAC	108	6
NL	BMc204	(AC)7	CCCTTGTGATGATTCCATCTG TGATAAGTTGGTGTGTGAGACTAGA	101	6
NL	BMc208	(TC)6	CGACACAGCATTCGCTACAC ATGAATTCAGCGAGGAAAGG	103	6
NL	BMc211	(TCT)4	TCACTGGATTCAAGCTGGTTT GAAAGTGCACGTGGGAGAGT	108	6

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	BMc213	(CA)5	ATTACTCGGGCACCATGTTC ATGGTGGTTGACATGCTTTG	102	6
NL	BMc215	(GAC)6	TAAGACGTGAAGGACGAAGC GAACCCTCAGCACCACCTT	98	6
NL	BMc217	(CT)6	CACCGCAACAGAATATAAAACAAC AAGGATCGTGACGCCATAGA	117	6
NL	BMc219	(AG)5	TTCTCTTGGTCGGGTTTCCT AGCTTGAGTTCTGCAGCGTAG	94	6
NL	BMc221	(TG)8	CTGAGTTTTGAGCGTGTTTTT GAGGTCCACTTTTTCCACCA	99	6
NL	BMc228	(AC)5	CACCCTCTCATCTTTCAAACC CATCTCAACAGTCCATGCAA	114	6
NL	BMc229	(TTC)5	TTCCTCTCTCACTCTCATCAACA CCAAAACCAAAACCAAAAGC	98	6
NL	BMc232	(CAA)5	GACAGTAACAAAGCCAAACATCA GGGAGAACAACACCAGAAGC	82	6
NL	BMc235	(TGC)4	CACCAAGAAGTGTGCCAGAG CATTTTGACGAGGCGTGTTT	135	6
NL	BMc237	(CT)10	CATCATCTTTCATCTGCACCA TGATCTTGGCACTCAAGCAG	136	6
NL	BMc238	(CT)20(GAC)3	CCAAACCTCTCTCTCTCTCTC CGAACTCTTCGTCCTCCTGA	142	6
NL	BMc239	(GAC)5	CTTTCTATGGATGGCATCTCA TCGAACTCTTCGTCCTCCTG	96	6
NL	BMc240	(TC)12	CGCGTCCGTTTCATTCTATT AGAGAAGCGCCCATTGTTT	96	6
NL	BMc242	(CAA)4	TCATCAAAGGGCGTTGCTC CATCATTTCCGCTTGATGCT	91	6
NL	BMc243	(ATC)6	CCCACTCTCCCTTTCTCTCAC GGGAAGAAGGAGGGTCAAAA	87	6
NL	BMc244	(AT)5	CGACTCTTACTACTAATTCATTTTTG AAGCATTATGAAATCTCCAAGA	178	6
NL	BMc248	(TC)14	CAAGCAAAATCTCTCCTTTTC ACCCTAGTGGGTGAGTGTGG	90	6
NL	BMc249	(CGA)4(GAC)4	ACCACTCCCACGTCGAAATA CAAGAGCCAGGAAGCGGTT	86	6
NL	BMc250	(CA)5	TTGCATTCTCTTCCCACTCA CATGGAAGGCTTTCACCAAG	105	6
NL	BMc253	(CAG)5	GCGATCTCAGTCAACAGCAG TGCATAGCCATCCATTGGT	91	6
NL	BMc259	(ATA)10	TCACCTCTCATCATCTCATTCA CCTTTTAGTTATTATGAGGTGGTGGT	149	6
NL	BMc261	(TA)5	CACACGAGCAGCTATTTCATA GGATAACGGCAATAGGTTCTTG	141	6

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	BMc262	(TA)5	GCTACACACCAGCAGCTATTTC CAAGAGGTTCTTGCCTTAAGTT	136	6
NL	BMc263	(TTC)4	TGTTCGTGATCACAGTCTGTTCTT AGTTTGGAATGTAAAGTGTCCTCTG	80	6
NL	BMc264	(AAT)10	TCCATTCTCTCACCACCAAA GGGATTCGAAGTGATTCTCC	133	6
NL	BMc265	(GT)7	CACAGCTTACAACTTTACACACTCC ATTTGGCCGATAACATCTGA	109	6
NL	BMc267	(ACC)6(TTC)4(CAC)4	GGACCCACCATCACCATAA GTGGTGGATACAGCCGTGA	170	6
NL	BMc268	(CAC)5	TCCTCTTTCTTTGCCTCAGC GGTTATTGCTGCTGGTAGGG	129	6
NL	BMc269	(CTT)10	TGCCTTCATCATTGCCACTA AGAATTGAACGGAGTAATGGTC	91	6
NL	BMc270	(CGT)4(TCG)5	AGACGCCTAACCCTTCCAAT GCGAGTGGTCGTGTTTCAG	166	6
NL	BMc271	(GTA)5	TGATGGTTGTGTTTCTCAGTAGTTG TGCCAACAAATGGAAGTGAT	142	6
NL	BMc273	(CAG)4(CAA)4(GCA)6	TTCAAGACCACAGCAACTGG GGGATTCTGCTGTTGAATGAG	94	6
NL	BMc274	(CAG)5	GGTAATCACATGCTCAACAAATC TTGTCCAAGTCCCATCATCA	120	6
NL	BMc275	(CT)7	AACTCTCTCTCTCTTTCTCCA CCACAACACTCCAAATCCAA	141	6
NL	BMc278	(GAC)4	ACCACTCCCACGTCGAAATA TTGAGCAAGAGCCAGGAAG	91	6
NL	BMc281	(CA)5	ACGCGTGGGTAAAACATCAAA AGACCAGACGAACCGGAAAG	82	6
NL	BMc283	(TC)12	CAAAGTCCCACTCTTCTCTCTC TCAGCAAACCCTAATTGGAA	83	6
NL	BMc284	(CA)12(TA)15	CCCTATTTATCTGCAAATTCACGAG GGGAGTGTAGATCAAGAGATTAAG	189	6
NL	BMc287	(CCA)5	TGCCCTATGTTCACCCTCAT CCAGATGGTCCTGATCTCGT	116	6
NL	BMc291	(GAC)6	GACGCTCCCGTTGTATAAGA CCTTGAGCACCGTCTTCCT	98	6
NL	BMc293	(CAC)4	CACTGATCCATCAACCCAAA GGGTGGAGTTGGAAAGTGAG	92	6
NL	BMc294	(AT)7(AT)10(TG)6	GGTCGTGATGTCTCCATTT TACCTCCCATCATGCACTTAC	123	6
NL	BMc296	(TA)8	TGGTCGTGATGTCTCCATTT CCTCCCATCAGGAACTTTGA	123	6
NL	BMc300	(AAG)5	GCAAGTGATTCAGAAGTAAGAAG CGGTTAACGGTCGTCACAG	82	6

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	BMc306	(CCG)5	GAAATCCTCCTCCACCACCT GAACGGGTTTCTGCTTGATG	116	6
NL	BMc307	(CGA)6	CGCACGATTACTGAAAGTTAGA TCTGCCGAAACTAACACTCG	104	6
NL	BMc308	(CCT)4	GTGGGCTGATTCTCTCCTCA ACCAGTAGGTCTTCGCTTCG	104	6
NL	BMc309	(GAA)4	AAGGCCCAGAGGGAGAAA ACGACACACCAACGATCTGAAG	106	6
NL	BMc310	(CACAA)3	AGTTTCGGAGGGAACACACA TGGTGTTCTCTGGGTTTGGT	126	6
NL	BMc316	(CT)13	CCCTTCCTTCTTCCCTTCAC TTGCAGAGGAGTTGGAAACC	134	6
NL	BMc318	(TC)15	CAAAAATTCTCTCTCTCTCTCTC GGAGTCCATCAAACCCTAATATC	84	6
NL	BMc319	(CA)5(GCT)6	CCCAGCCGGAAATAGAAACT TCTGCACTGATTTGGTTGGT	120	6
NL	BMc320	(CA)5(GCT)6	CCGCTCGAGAACACTTCTGT TTCACCTCCTCACTTTGAACC	80	6
NL	BMc323	(TGC)4	AATGACAAGGAGGGCAACAA ATCCCAGCAACAGAGCAAAC	80	6
NL	BMc331	(CGG)5	TTCAAGGAGGACGTTTGGTC CCCAGCCTTCTCCCAAA	87	6
NL	BMc333	(GTC)6	CCGCTCGAGAACACTTCTGT TTCACCTCCTCACTGTGAACC	80	6
NL	BMc334	(TCC)4	CCTCTCGCTCATCTCGTT AGCTGCGGGAGGGAGA	84	6
NL	BMc335	(CAA)5(TC)11	CCAACAACAACAACAACATCC CACATCAACAGCGCATACCT	104	6
NL	BMc337	(CCG)4	AATTGGGCTTCCACCACAT CTATAATGGGCCAGGGCTTT	115	6
NL	BMc338	(CT)11	TGGTGGAACAAACTCCTGTT GACAGAACAACAGATAGACTGAAAT	108	6
NL	BMc341	(GGC)4(GTG)4	TTATGGAGGTGGTGGTGGAT CTCAGGAAGACCACCGTAGC	82	6
NL	BMc342	(AG)10	CACACTCTAAAAAAGTAAGAGAGAG CACCTGATGGCATGATTGAG	114	6
NL	BMc346	(ACC4)(CCA)8	CCTCTCTTTCTTTTCTGCTCTGA GGGTGGTGATGGAGATGG	164	6
NL	BMc348	(GAG)4	GCATCACCACCCATTACTCTT GTATGCTAGGCCTCCTGTGC	150	6
NL	BMc349	(GTC)5	TTGTGCTCCTCTGACAGTGC GCCAGTAGCTTCGGTTCTCC	83	6
NL	BMc353	(CT)5	ACCTCTCACTTCTTCTAATCCTC ATGATTAACAGAAAGGGATTCA	94	6

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	BMc354	(ACA)4	TCCCACCAATCTATCCAAGC GCCTTCAGATCGGAGGATGT	129	6
NL	BMc356	(CAA)5	TGCAGGGTTCACAGTCAGAG AGAGAAAGCACTGCCCTACG	87	6
NL	BMc357	(CAA)4	CCACCATCAGCAACAACATC AACTGGTTCCTTCTCAACCA	99	6
NL	BMc359	(CAA)5	CAATGAGAACACTGGGACCTG GACATGTGGAGGAATTGCTGT	118	6
NL	BMc362	(CAG)7	TGCAACAGCAGCAGCAAC TTGTGGCAGCTGAGAAAGTT	116	6
NL	BMc364	(GAC)4	ACCACTCCCACGTCGAAA GTTGAGCAAGAGCCAGGAAG	92	6
NL	BMc367	(GA)21	GCTGGTGTTGTTCACCAAACT CCTGTGAGCTATATCCTCGAAA	150	6
NL	BMc368	(TC)8	TCCTCTCTCTCTCATTTCCAATC AGTGCGTTTTGGTGAGAAGG	103	6
NL	BMd003	(AT)8	TGTTTCTTCCTTATGGTTAGGTTG GTATCCTCCGATCAAATTCACCT	223	3
NL	BMd004	(ACC)4	CTCCACTACCCCAAACAGTACC TTTGAGGAAATGGTTGTTTGGT	146	3
NL	BMd005	(CAA)5	CGTGGACTTGAATGGTTTCAG TCCTTACCCTGTTCTGCTTCTC	122	3
NL	BMd006	(TCC)5	CATCGAATGCCCAAGAGAATA CTCACTGTCTTCCATCCAAGC	122	3
NL	BMd008	(CT)7	TTCATCCTCTCTCCCGAACTT CTTTTGTGGCTGAGACATGGT	176	3
NL	BMd011	(GA)8	GCTCAACATTCCAGAGGCTAA TCAAACCTACATAAATAAAACAAAACA	161	3
NL	BMd013	(GA)5	TCATGCCTGAGAAAGGGTCT CCCTGCATCAGAAGTCCAAT	194	3
NL	BMd014	(TA)5	TCGCTCCAAGTGCATGTAAG TGGGGAAACAAAACAAGAAGA	186	3
NL	BMd023	(GA)5	GGCTTGGTCCTCTCATTGAA TGGAAATTACCACCATGCAA	127	3
NL	BMd030	(TTAA)3	CAGCAAATGCAACGCTAAGA GGTTGAATTTTGAAACCCTGA	134	3
NL	BMd031	(TGG)6	TGAAGAGGATCGCAAGGTTC AGCCGAAACACTGTCCTTGT	161	3
NL	BMd032	(CTT)4	ACACCCTTCATCTCCCTCAT ACCCATGTTGGATGTTGGAT	150	3
NL	BMd034	(GAT)4	ATCGCCGTTGTCGTTTCTA TCGAATTGCAATGACTGAGAA	119	3
NL	BMd035	(CAA)5	TCTCTTCCTTACCCTGTTCTGC GCGTGGACTTGAATGGTTTC	128	3

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	BMd038	(GA)5	GCGTTTCCATGAATCAATCC AAATTCCGAACCCGTGAACT	178	3
NL	BMd039	(CCA)4	CACCGAGGAGTTTCTGTGAA TTAAGTCCTTGCAGCCCTTC	126	3
NL	BMd043	(CCT)5	CAGCATCAAGAAGACCCAAG CAGCACCACTATGGGAGGAC	176	3
NL	BMd048	(CT)5	CCCCACCAACTCTTTCTTCC CAGAATTGACTTGGCGAGAA	131	3
NL	BMd051	(CT)5	CGCCAATTCTTCAACCCTAA GTAGTTCGCCCGAGGACTG	116	3
NL	BMd054	(CCT)6	GGCTCCACCATCGACTACTG GAATGAGGGCGCTAAGATCA	154	3
NL	BMd055	(AT)5	GTCCGTTCATGGGTTTGACT TCGAGATCTACGGAGGAGTTC	188	3
NL	BMd057	(TA)5	GAGGCAAAGAAGCTATTGAA TTTTTAATTCCTGTGAATTGTTT	140	3
NL	PV-AT005	(AT)7	GACGTTCGCAGTATTTTGTGATATAGA CATAATACCATGCTCCTACTCTACA	305	1
NL	PV-CTT002	(CTT)6	TCGCCGGGAAAGTTGCCAGT TAGAAGGAGCGAGGGCCATG	218	1
NL	PVBR10	(AG)23	ACAACAACAGAGAATCTCTC AAGGATGAGAAGGAGGAC	88	4
NL	PVBR11	(TC)8(GT)4	AAACTCAAAGTCGTTGTTCC CCACTGACTCTAGCTCCTCC	142	4
NL	PvM104	(AC)5	CCAATCGAAAGACCCAAATC GATCGCAGAGCCTTCAAATC	191	8
NL	PvM137	(TTC)6	TTCTCCTGTCCCTCCTTGTG GCCTTCCCACCAGGTTTAG	197	8
NL	PvM149	(ACG)5	ATGACGAGGAACCAGACACC GTCGCTTCAACGAGGATGTT	213	8
NL	PvM155	(AAC)5	AAGTATGGAAACTGGGGCTGT GTGCGTGGAATAATGTGGTG	206	8
NL	PvM51	(CA)5	CCAACCACCCTTCTTCTCTCT ATCCGTGCCAACCATCTTT	199	8
NL	PvM65	(TA)5	GAGCGCACAAATGCAATAAT GGGAGGATAACGACAATAGG	241	8
NL	PvM74	(GCG)5	TGAACACCCTTTCGTCAACTC CCTTCTCCTCCCCTGATTTT	200	8
NL	PvM79	(GAA)5	TCCGAAACTAACAGAACAAGGA TTATGGACAGTGGACGAACG	191	8
NL	PvM81	(ATG)5	TCCCAGTGAAATCTGCTACAT CCAACAATAAAATGGCACAAA	176	8
NL	PvM82	(TTA)5	TTTCATCTTCAAAACTCTCATCAA ATGGCAGACCGAACTCTCTA	183	8

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	IAC001	(CT)8	TGCTTCCCCTTTGTTTGTT AAGGGTCAGAAGAAGCAGAA	217	5
NL	IAC003	(AC)6	TCCCAAATCAGCACAGG TTTCAGATCCATCAGTAGTTTC	296	5
NL	IAC005	(TG)6 (GA)5 (AG)10 (ACA)5	TTGCAACAGCCTAAAATACCAT AGTCTCCCAACCTCCTTCAAA	206	5
NL	IAC007	(CT)8	CTTGAGGGGAGTGTTAGATGTA TCAGGAGCCAAGAGTCAAG	230	5
NL	IAC008	(GT)7	CCCTCTAGTTTAAAGCCATCT GCAGGAAAATAATCGGTTGT	264	5
NL	IAC009	(CA)9C(CA)2(TA)6	CTAGCCAGTTACATCAGACGA TCCCCATTTGCCACTTC	191	5
NL	IAC013	(GA)10 A (GA)4 GG (GA)9	CCGCTGATTGGATATTAGAGTG AGCCCGTTCCTTCGTTTAG	153	5
NL	IAC014	(GT)7	GCTGCATGTTTATCCACCTT TTGTTACTCACCCCACCATAC	221	5
NL	IAC015	(TC)10	ATGCTCGCACCTTCAATCCA CACTCGGGCAAGCTCATAACCA	217	5
NL	IAC016	(GA)8	TGTAACGCCCAGATTTG GTTTGCACTCCGACGAT	238	5
NL	IAC017	(CA)5	AGAGGTTTCTTGTTTGGTTAC ACGGTTGAATACTAGGGTTACT	179	5
NL	IAC020	(GA)7 AA (GA)2	GCATCGGCAGTTCATCATT AACAAAAACTACAGCCATCAGC	184	5
NL	IAC023	(TG)7	TCGCCATTAGCCTAGAGAAGAA ACATAATATTGGCCGTAACCTC	250	5
NL	IAC027	(GT)5	GGACCTGGGCAGAAGAAGT AATCGATTGTTTTGGTTTGAC	269	5
NL	IAC031	(GT)7	AAGCTTTTGGGTTTTCTCA TTCCACTATGCAATCAATCAC	249	5
NL	IAC033	(CA)9	ACTTTAGTCTTCGCTGTGG CATTGCATCTGGTATTGACTT	191	5
NL	IAC034	(GA)12	TTTCCCCTCTAGTTTGTTGTT CTGACTGGGGTATGAGATGAG	196	5
NL	IAC039	(AC)6	CTTTGAATGCTTTAGATGTTTG GTTTGCACTCCGACGAT	220	5
NL	IAC044	(CA)7	GTTGCGGCGGAAGAAGACT TTGCATTTTAATATTTTGGTTG	178	5
NL	IAC045	(TG)5	CAGACAACACAAATGAACAGA TTTTGCAGCAGCTATGATTAT	201	5
NL	IAC048	GTT(GT)6TGT	TGCACGTGGAACAGACA ACTAAGTGCCAAACAACCTATT	272	5
NL	IAC056	(AC)8	CTGCACAACTCCCCTTTATG ACTTGTTGCCAGAATGACTTGA	280	5

GL	Marcador	Motif y nº repeticiones	Secuencia Cebador (5'→3')	Tamaño esperado (pb)	Ref.*
NL	IAC060	(TG)5	CTCAAGTCAGCCAGCAAGAAA AGATTACGGACAAGGAACTGAG	152	5
NL	IAC068	(CT)8	TTGGAGGTAACGCTTTTTTG ATTTAACATGAACGACCACC	266	5
NL	IAC069	(TG)8	TTTTAACATGCTCCCTCCTAC GGTCCACAATCAAGCAGTCAA	283	5
NL	IAC070	(AC)8	CTCTCCAGGAAGGGTATGTTGT AAATGGACTTGAGCACCCTAAA	205	5
NL	IAC071	(TG)7	TTCTGGTGTGGTAAATCC GAATCCACTAGGTAATCAAATCC	167	5
NL	IAC072	(TG)7	ATCGGTTGAATTGGCTTGAC ATTGCTTAAAGACTCCTGTTGC	262	5
NL	IAC073	(AT)6 (GT)6	TTAGTTTTCTCGTCAATGGA GCATAAGAAACCAAGAGCAT	227	5
NL	IAC074	(CA)9 (TA)7	GGAATCGAAGTTTGAAGTGAGG AAATGACCAAGCCAAGAATGTT	271	5
NL	IAC075	(GT)6 (TC)7	TGTGAGGTCAGAGGGTGTT CGGTTGTTTATACGAATCA	282	5
NL	IAC077	(CA)6 (CT)4	CACGGTTGGAGAAGATGATG ACCAATACAGGAAAGGGAGTT	241	5
NL	IAC080	(TG)4 T (TG)2	TTTGGGAATATTAAGGCACTAC CAAACTTAAATAATCGCAAACT	187	5
NL	IAC082	(GT)7	TGCGTATTGTATGTTTCAGG TTGGGTCCATTGGTGTCTCTAT	192	5
NL	IAC084	(TG)6	TTGCACTCTTGTTGTTTATGGA CACAATGACGACAGATGACAGA	154	5
NL	IAC086	(AC)5 (AT)2	AATGCGCTACGTTTTCTAAT AGCACCGCGTATGGCACTC	141	5
NL	IAC089	(CA)2 C (CA)3	GCCTCCAGCGGTTCTTTACTTG TCGGGCATGCAGGAGGAC	222	5
NL	IAC090	(CT)5 (TC)6 (CA)4 (TA)6	GCACATTCTTCTTCCCTCCTAA GCGTGGCCCTATTTTCATT	257	5
NL	IAC091	(AC)3 (TC)2	AACCGCAAAGAGACACCA TGCAGGCTACACAAACACA	196	5
NL	IAC094	(AC)5	CGAGATGTCCCTGCTTCA CTCCATTTCATTATAGTTTTCA	182	5
NL	IAC101	(AC)7	CGTTTTAAATGCGTTGAA TTCGAGAGCAAGCAACCA	172	5
NL	IAC102	(CT)7 (GTCA) (CT)8	GGTTGTTTCTGCCTCCACTG GCTAATGCTGCACACCAAACT	201	5

*Ref.: Referencia

(1) Yu *et al.*, 2000b
(2) Gaitan *et al.*, 2002
(3) Blair *et al.*, 2003
(4) Buso *et al.*, 2006
(5) Benchimol *et al.*, 2007
(6) Blair *et al.*, 2009b
(7) Blair *et al.*, 2009c
(8) Hanai *et al.*, 2010