



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Identificación de QTLs para tolerancia a calor en frijol común andino (*Phaseolus vulgaris* L.)

Yulieth Rocío Vargas Hernández

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Palmira Colombia

2019

Identificación de QTLs para tolerancia a calor en frijol común andino (*Phaseolus vulgaris* L.)

Yulieth Rocío Vargas Hernández

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias Agrarias

Director:

Ph.D., Víctor Manuel Mayor Duran

Codirector:

Ph.D., Mario Augusto García Dávila

Línea de Investigación:

Fitomejoramiento

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agropecuarias

Palmira Colombia

2019

*Si miras al cielo veras las estrellas
y con ellas lo fácil que es brillar
detrás de JESÚS.*

Yuliel

Dedicado a:

*Dios por su inmenso amor, por guiarme y protegerme. A Él
le debo lo que soy!*

*Mis papas Roberto y Yenis, por su ejemplo y amor
incondicional.*

*Mi esposo Eriel, porque gracias a su amor y fe en mí, esto fue
posible.*

*Mis sobrinos, los que llenan mi universo de colores: Vivian,
Mariana, Yuliam, Jerónimo, Julieth, Juliana y Emmanuel.
Para quienes quiero ser siempre el mejor ejemplo.*

*Mis amores bonitos, mis hermanos y mejores amigos; Yesenia,
Yuliana y Camilo.*

Agradecimientos

Al Dr. Bodo Raatz, por permitirme la oportunidad de pertenecer a su equipo de trabajo y realizar esta investigación bajo su orientación. Muchas gracias su paciencia, apoyo y enseñanzas.

A mi director Dr. Víctor Mayor por toda su orientación, dedicación y amistad, lo que fue fundamental en todos los procesos de esta investigación. Muchas gracias por haberme dado la oportunidad de ser su estudiante.

A mi codirector Dr. Mario García por su apoyo incondicional en mis estudios de postgrado y valiosos aportes durante la realización de esta investigación.

A mis amigos y compañeros de trabajo; Santiago Díaz y Daniel Ariza, por todo el tiempo que dedicaron en orientaciones y sugerencias, lo que fue parte esencial en la elaboración de este trabajo de grado. Muchas gracias!

A Henry Ruiz, por el tiempo dedicado en el desarrollo de la aplicación HYRBEAN, la que hizo posible optimizar el tiempo en las evaluaciones fenotípicas.

A los compañeros del grupo de mejoramiento de frijol común del Centro Internacional de Agricultura Tropical – CIAT, Héctor Buendía, Eliana Macea, Harold Díaz, Lucy Díaz y Elizabeth Portilla, por su colaboración y guía en el transcurso del desarrollo de este trabajo.

A Carlos Reyes, Fredy Chacua, Arturo Criollo, Diego Sánchez, Jonathan Chapid, Fabián Hurtado, Manuel García, Socorro Solis y Octavio Muñoz, por su colaboración y paciencia en las evaluaciones de campo.

A mis compañeros de maestría John Alexander Aguirre, Cristian Vallejo y Sandra Lorena Zapata por su amistad y apoyo durante todo el tiempo académico.

Resumen

El estrés por calor es el aumento de temperatura por un período prolongado que puede causar daños irreversibles en el metabolismo y el desarrollo de las plantas. El rango de adaptación de frijol común está en altitudes intermedias con temperaturas moderadas, estos rangos están siendo afectados por el cambio climático, generando problemas de estrés por calor, con grandes pérdidas en el rendimiento. Con el objetivo de identificar loci de caracteres cuantitativos (QTL) que controlen características morfoagronómicas que confieran tolerancia a tal estrés, se realizó una evaluación fenotípica y genotípica a una población de 107 líneas endocriadas recombinantes descendientes de los genotipos andinos IJR x AFR 298, provenientes del programa de mejoramiento de frijol del Centro internacional de agricultura tropical (CIAT). La fenotipificación se hizo bajo condiciones de campo en las etapas de floración y cosecha, evaluando en total 16 variables. La genotipificación fue realizada con un conjunto básico de 6000 SNPs con BARCBear6K_3 BeadChip. Se encontraron diferencias estadísticas para las evaluaciones entre las siembras bajo estrés y no estrés. La viabilidad del polen, la dehiscencia de anteras, el llenado y peso de granos y vainas, el número de granos por planta y por vaina, y la movilidad de la biomasa de la vaina a la formación del grano se vieron afectadas de forma negativa por el calor, lo que causó una reducción significativa en el rendimiento en líneas susceptibles. Se identificaron 19 QTLs asociados a 9 de las variables evaluadas, las cuales mostraron correlaciones significativas con rendimiento bajo condiciones de estrés. La información obtenida en esta investigación, después de su validación puede ser incorporada en programa de mejoramiento genético con selección asistida por marcadores moleculares, interesados en desarrollar genotipos tolerantes a calor que puedan enfrentar los futuros impactos del calentamiento global.

Palabras claves: Loci de caracteres cuantitativos, fenotipificación, líneas recombinantes endocriadas, genotipificación, polimorfismos de nucleótido simple, calentamiento global.

Abstract

Heat stress consist in the increment of the temperature over a prolonged period which commonly could cause irreversible damage to the metabolism and development of plants. In the common bean the adaptation capacity ranges are in intermediate altitudes with moderate temperatures, as result of the climate change these ranges have been affected, generating heat stress problems on the plants and consequently causing large losses in yield. In order to identify quantitative loci (QTL) characters capable to control morphoagronomic characteristics which confer tolerance to this stress, a phenotypic and genotypic evaluation was performed on a population of 107 recombinant inbred lines descended from the Andean genotypes IJR x AFR 298, from the bean breeding program of the International Center for Tropical Agriculture (CIAT). The phenotyping was done under field conditions in the stages of flowering and harvest, evaluating a total of 16 variables. Genotyping was performed with a basic set of 6000 SNPs with BARCBean6K_3 BeadChip. Statistical differences were found for the evaluations between sowings under stress and non-stress. The pollen viability, the dehiscence of anthers, the filling and weight of grains and pods, the number of grains per plant and pod, and the mobility of the biomass of the pod to the formation of the grain were affected negatively by the heat, which caused a significant reduction in the yield in susceptible lines. 19 QTLs were identified associated with 9 variables assessed, which showed significant correlations with performance under stress conditions. After an exhaustive validation process, the results obtained in this research could be incorporated into breeding program using molecular marker-assisted selection techniques, interested in developing heat-tolerant genotypes that may face the future impacts of global warming.

Keywords: Quantitative Trait Loci, phenotyping, Recombinant Inbred Lines, genotyping, Simple Nucleotide Polymorphisms, global warming.

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Lista de figuras.....	XIII
Lista de tablas	XV
Lista de Símbolos y abreviaturas	XVI
Introducción.....	1
1. Marco Teórico	5
1.1 Frijol común (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	5
1.1.1 Descripción de la especie	5
1.1.2 Etapas de desarrollo	6
1.1.3 Origen, domesticación e historia evolutiva.....	8
1.1.4 Genética	8
1.2 Adaptación ambiental de frijol común	9
1.2.1 Estrés por calor.....	9
1.2.2 Mecanismos de tolerancia al estrés por calor	10
1.2.3 Mejoramiento genético para la tolerancia a estrés por calor	11
1.2.4 Selección asistida por marcadores moleculares.....	12
2. Materiales y métodos	15
2.1 Material vegetal.....	15
2.2 Localización de siembras y condiciones climáticas.....	16
2.3 Diseño experimental y análisis	17
2.4 Variables evaluadas	18
2.4.1 Variables evaluadas a floración.....	18
2.4.2 Variables evaluadas a cosecha.....	20
2.5 Extracción de ADN e identificación de SNP.....	23
2.6 Mapeo genético e identificación de QTLs	23
3. Resultados y discusión.....	25
3.1 Distribución de frecuencias de temperaturas.....	25

3.2	Análisis de datos fenotípicos	26
3.2.1	Análisis descriptivo	26
3.2.2	Análisis de correlaciones fenotípicas.....	33
3.3	Análisis de datos genotípicos.....	39
3.3.1	Mapeo genético e identificación de QTLs	39
3.3.2	Selección de germoplasma.....	49
4.	Conclusiones y recomendaciones.....	53
4.1	Conclusiones	53
4.2	Recomendaciones.....	54
	Bibliografía.....	55

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1-1: Hábitos de crecimiento de la planta de frijol.	6
Figura 1-2: Etapas del Desarrollo de <i>Phaseolus vulgaris</i> L.....	7
Figura 2-1: Granos de los genotipos parentales: A: IJR, B: AFR 298.	15
Figura 2-2: Temperaturas mínimas y máximas para la localidad de Palmira (Testigo) entre los meses de julio y octubre del año 2017 y para la localidad de Alvarado entre los meses de julio y Octubre de los años 2016 y 2017 (S1_2016 y S2_2017).	17
Figura 2-3: Granos de polen viable y no viable en Frijol común andino.	19
Figura 2-4: A y B: Anteras dehiscentes, C y D: Anteras indehiscentes en frijol común andino.	20
Figura 2-5: Clasificación de vainas según el llenado de granos en frijol común andino.	21
Figura 2-6: Clasificación de granos de según llenado en frijol común andino.	22
Figura 3-1: Distribución de frecuencias de temperaturas máximas y mínimas en las siembras bajos estrés por calor S1_2016 y S2_2017 y la siembra Testigo.	26
Figura 3-2: Distribución fenotípica de las variables evaluadas en las siembras bajo condiciones de estrés y no estrés por calor. El rombo representa la media de los datos y los círculos la ubicación de los parentales; IJR en rojo y AFR 298 en negro.	28
Figura 3-2: (Continuación)	29
Figura 3-3: Correlación entre las variables evaluadas bajo condiciones de estrés y no estrés por calor.	37
Figura 3-4: QTLs identificados en la población IJR X AFR 298 asociado con las variables fenotípicas evaluadas bajo condiciones de estrés y no estrés por calor. Las barras representan	

los QTL y el color corresponde al padre contribuyendo con el alelo positivo; IJR en rojo y AFR 298 en verde. 41

Figura 3-5: Efecto alélico de marcadores significativos en el análisis de QTLs para vainas con granos arrugados, vainas vanas, granos por vainas, viabilidad de polen e índice de cosecha de vaina en las líneas evaluadas en las siembra bajo estrés por calor S1_2016. Se seleccionaron las líneas con marcadores homocigotos para uno de los padres, las líneas con marcadores heterocigotos, datos perdidos o recombinados fueron eliminadas. 50

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 2-1: Características de los genotipos parentales utilizados en el cruzamiento.	15
Tabla 3-1: Estadística descriptiva para las variables evaluadas en las 107 líneas RILs y parentales en todas las siembras realizadas.	27
Tabla 3-1: (Continuación)	28
Tabla 3-2: Correlación de las variables evaluadas en las siembras S1_2016, S2_2017 y Testigo.	35
Tabla 3-3: QTLs identificados para las variables evaluadas en la población IJR X AFR 298, bajo condiciones de estrés y no estrés por calor.	40
Tabla 3-4: Comportamiento promedio de las líneas con los alelos aportados por los parentales IJR y AFR 298 en las variables asociadas a los QTLs que fueron identificados como significativos en ambos ambiente o bajo estrés por calor con continuidad en el análisis combinado. En la siembra bajo estrés por calor S1_2016.	51
Tabla 3-5: Líneas RILs seleccionadas con los alelos favorables en los QTLs de PVIA5.1, VGA1.1 y VV1.1 que fueron identificados bajo condiciones de altas temperatura.	52

Lista de abreviaturas

Abreviación	Unidades	Nombre de la características
DF	Número	Días a floración
AI	%	Anteras indehiscentes
PVIA	%	Viabilidad de polen
VNG	%	Vainas con llenado normal de granos por planta
VGA	%	Vainas con granos arrugados por plantas
VS	%	Vainas semillenas por plantas
VEA	%	Vainas con embriones abortados por plantas
VV	%	Vainas vanas por plantas
PV	g/planta	Peso de vainas por planta
PG	g/planta	Peso de granos por plantas
G100G	g	Peso de 100 granos
VPL	Número	Vainas por plantas
GPL	Número	Granos por plantas
GV	Número	Granos por vainas
PHI	%	Índice de cosecha de vaina
RTO	kg ha ⁻¹	Rendimiento por hectárea
QTLs		Loci de Caracteres Cuantitativos
cM		Centimorgan
ADN		Acido desoxirribonucleico
SNP		Polimorfismos de Nucleótidos Simple
RILs		Líneas Recombinantes Endocriadas

Bibliografía

- Acosta, J., Kelly, J., & Gepts, P. (2007). Prebreeding in Common Bean and Use of Genetic Diversity from Wild Germplasm. *Crop Science*, 47(Supplement_3), S-44.
<http://doi.org/10.2135/cropsci2007.04.0008IPBS>
- Ahmed, F., Hall, A., & DeMason, D. (1992). Heat Injury During Floral Development in Cowpea (*Vigna unguiculata*, Fabaceae). *American Journal of Botany*, 79(7), 784.
<http://doi.org/10.2307/2444945>
- Alvarado, G., López, M., Vargas, M., Pacheco, Á., Rodríguez, F., Burgueño, J., & Crossa, J. (2015). META-R (Multi Environment Trait Analysis with R for Windows) Version 6.01. Retrieved February 27, 2018, from
<https://data.cimmyt.org/dataset.xhtml?persistentId=hdl:11529/10201>
- Asfaw, A., Blair, M., & Struik, P. (2012). Multienvironment Quantitative Trait Loci Analysis for Photosynthate Acquisition, Accumulation, and Remobilization Traits in Common Bean Under Drought Stress. *G3 & Genes | Genomes | Genetics*, 2(5), 579–595.
<http://doi.org/10.1534/g3.112.002303>
- Baiges, S., Beaver, J., Miklas, P., & Rosas, J. (1996). Evaluation and Selection of Dry Beans for Heat Tolerance. *Ann. Rep. of the Bean Improv. Coop.*, 39(3), 88–89. Retrieved from
<https://naldc.nal.usda.gov/download/IND20562642/PDF>
- Balois, R., & Bello, J. (2015). Estenospermocarpia en mango 'Ataulfo': Nayarit y Chiapas. *Acta Agrícola y Pecuaría*, 1(3), 86–92.
- Beebe, S., Ramirez, J., Jarvis, A., Rao, I., Mosquera, G., Bueno, J., & Blair, M. (2011). Genetic Improvement of Common Beans and the Challenges of Climate Change. In S. Yadav, R. Redden, J. Hatfield, H. Lotze-Campen, & A. Hall (Eds.), *Crop Adaptation to Climate Change* (pp. 356–369). Richmond: Blackwell Publishing.
- Beebe, S., Rao, I., Blair, M., & Acosta, J. (2013). Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology*, 4 MAR(March), 1–20.
<http://doi.org/10.3389/fphys.2013.00035>
- Bett, K., Ramsay, L., Sharpe, A., Cook, D., Penmetsa, R., & Verma, N. (2014). Lentil genome sequencing: establishing a comprehensive platform for molecular breeding. In *Proceedings*

- of International Food Legumes Research Conference (IFLRC-VI) and ICCLG-VII (Crop Devel, p. 19).
- Blair, M., Diaz, L., & Acosta, J. (2013). Race Structure in the Mexican Collection of Common Bean Landraces. *Crop Science*, 53(4), 1517. <http://doi.org/10.2135/cropsci2012.07.0442>
- Blair, M., Galeano, C., Tovar, E., Muñoz, M., Velasco, A., Beebe, S., & Rao, I. (2012). Development of a Mesoamerican intra-genepool genetic map for quantitative trait loci detection in a drought tolerant × susceptible common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cross. *Molecular Breeding*, 29(1), 71–88. <http://doi.org/10.1007/s11032-010-9527-9>
- Blair, M., Giraldo, M., Buendía, H., Tovar, E., Duque, M., & Beebe, S. (2006). Microsatellite marker diversity in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 113(1), 100–109. <http://doi.org/10.1007/s00122-006-0276-4>
- Blair, M., Hoyos, A., Cajiao, C., & Kornegay, J. (2007). Registration of Two Mid-Altitude Climbing Bean Germplasm Lines with Yellow Grain Color, MAC56 and MAC57. *Journal of Plant Registrations*, 1(2), 143. <http://doi.org/10.3198/jpr2006.09.0571crg>
- Blair, M., Iriarte, G., & Beebe, S. (2006). QTL analysis of yield traits in an advanced backcross population derived from a cultivated Andean x wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 112(6), 1149–1163. <http://doi.org/10.1007/s00122-006-0217-2>
- Blair, M., Soler, A., & Cortés, A. (2012). Diversification and Population Structure in Common Beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *PLoS ONE*, 7(11), e49488. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0049488>
- Blum, A. (1997). Constitutive traits affecting plant performance under stress. In: Edmeades, G.O., M. Bänziger, H.R. Mickelson and C.B. Pena-Valdivia (Eds.). *Developing Drought and Low-N Tolerant Maize: Proceedings of a Symposium, 25-29 March 1996*, (January 1996), 131–135.
- Bríñez, B., Küpper, J., Santa Rosa, J., Bassi, D., Ribeiro, J., Caléo, A., ... Benchimol, L. (2017). Mapping QTLs for drought tolerance in a SEA 5 x AND 277 common bean cross with SSRs and SNP markers. *Genetics and Molecular Biology*, 40(4), 813–823. <http://doi.org/10.1590/1678-4685-gmb-2016-0222>
- Broughton, W., Hernández, G., Blair, M., Beebe, S., Gepts, P., & Vanderleyden, J. (2003). Beans (*Phaseolus* spp.) – model food legumes. *Plant and Soil*, 252, 55–128.
- Butare, L., Rao, I., Lepoivre, P., Polania, J., Cajiao, C., Cuasquer, J., & Beebe, S. (2011). New genetic sources of resistance in the genus *Phaseolus* to individual and combined aluminium toxicity and progressive soil drying stresses. *Euphytica*, 181(3), 385–404. <http://doi.org/10.1007/s10681-011-0468-0>
- Camacho, C. (2017). BLAST + 2.7.1. Retrieved November 12, 2017, from <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK131777/>
- Chacón, M., Pickersgill, B., & Debouck, D. (2005). Domestication patterns in common bean

- (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. *Theoretical and Applied Genetics*, 110(3), 432–444. <http://doi.org/10.1007/s00122-004-1842-2>
- Chavarro, M., & Blair, M. (2010). QTL Analysis and Effect of the *fin* Locus on Tropical Adaptation in an Inter-Gene Pool Common Bean Population. *Tropical Plant Biology*, 3(4), 204–218. <http://doi.org/10.1007/s12042-010-9058-x>
- Chaves, N. (2015). *Uso de recombinantes de Phaseolus vulgaris L., P. coccineus L. y P. acutifolius A. Gray para mejorar la tolerancia del frijol común a diferentes tipos de estrés abiótico*. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Palmira, Valle del Cauca. Retrieved from <http://hdl.handle.net/10568/78146>
- Checa, O., & Blair, M. (2012). Inheritance of yield-related traits in climbing beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Crop Science*, 52(5), 1998–2013. <http://doi.org/10.2135/cropsci2011.07.0368>
- Deboucks, D., & Hidalgo, R. (1985). *Morfología de la Planta de frijol Común*. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical. Retrieved from https://books.google.com.co/books?id=AtOLF2NhJogC&printsec=frontcover&hl=es&source=gbs_ge_summary_r&cad=0#v=onepage&q&f=false
- Devasirvatham, V., Tan, D., Gaur, P., & Trethowan, R. (2015). Chickpea and temperature stress. *Legumes under Environmental Stress*, (July), 81–90. <http://doi.org/10.1002/9781118917091.ch5>
- Diaz, L., Ricaurte, J., Cajiao, C., Galeano, C., Rao, I., Beebe, S., & Raatz, B. (2017). Phenotypic evaluation and QTL analysis of yield and symbiotic nitrogen fixation in a common bean population grown with two levels of phosphorus supply. *Molecular Breeding*, 37(6). <http://doi.org/10.1007/s11032-017-0673-1>
- Diaz, M., Ricaurte, J., Tovar, E., Cajiao, C., Terán, H., Grajales, M., ... Raatz, B. (2018). QTL analyses for tolerance to abiotic stresses in a common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) population. *PLoS One*, resubmitte, 1–26. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0202342>
- Dita, M., Risipail, N., Prats, E., Rubiales, D., & Singh, K. (2006). Biotechnology approaches to overcome biotic and abiotic stress constraints in legumes. *Euphytica*, 14, 1–24. <http://doi.org/10.1007/s10681-006-6156-9>
- Egli, D., TeKrony, D., & Spears, J. (2005). Effect of High Temperature Stress During Different Stages of Seed Development in Soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]. *Seed Technology*, 27, 177–189. <http://doi.org/10.2307/23433336>
- FAO. (2016). Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Retrieved February 6, 2018, from <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC>
- Fernandez, F., Gepts, P., & Lopez, M. (1986). *Etapas de desarrollo de la planta de frijol común (Phaseolus vulgaris L.)*. Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical. Retrieved from http://ciat-library.ciat.cgiar.org/ciat_digital/ciat/28093.pdf

- Ganal, M., Altmann, T., & Röder, M. (2009). SNP identification in crop plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 12(2), 211–217. <http://doi.org/10.1016/J.PBI.2008.12.009>
- Gaur, P., Samineni, S., Krishnamurthy, L., Kumar, S., Ghanem, M., Beebe, S., ... Varsehney, R. (2015). High temperature tolerance in grain legumes. *Legume Perspectives*, (7), 23–24.
- Gepts, P. (2001). *Phaseolus vulgaris* (Beans). *Academic Press*. Retrieved from <http://www.plantsciences.ucdavis.edu/gepts/a1749.pdf>
- Gepts, P., & Deboucks, D. (1991). Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In *Common Beans Research for Crop Improvement* (pp. 7–53). Cali, Colombia: Centro Internacional de Agricultura Tropical. Retrieved from <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/88263>
- Gil, M. & Alvarez, J. (2011). La selección asistida por marcadores (MAS, <<Marker-Assisted Selection>>) en el mejoramiento genético del tomate (*Solanum lycopersicum* L.). *Cultivos Tropicales*, 32(3), 46–59. Retrieved from <http://go.galegroup.com/ps/anonymouse?id=GALE%7CA321057396&sid=googleScholar&v=2.1&it=r&linkaccess=abs&issn=02585936&p=AONE&sw=w>
- González, A., Yuste-Lisbona, F., Saburido, S., Bretones, S., De Ron, A., Lozano, R., & Santalla, M. (2016). Major Contribution of Flowering Time and Vegetative Growth to Plant Production in Common Bean As Deduced from a Comparative Genetic Mapping. *Frontiers in Plant Science*, 7(December). <http://doi.org/10.3389/fpls.2016.01940>
- Gross, Y., & Kigel, J. (1994). Differential sensitivity to high temperature of stages in the reproductive development of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Field Crops Research*, 36, 201–212. <http://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088155>
- Hyten, D. L., Song, Q., Fickus, E. W., Quigley, C. V, Lim, J.-S., Choi, I.-Y., ... Cregan, P. B. (2010). High-throughput SNP discovery and assay development in common bean. *BMC Genomics*, 11(1), 475. <http://doi.org/10.1186/1471-2164-11-475>
- IPCC. (2007a). Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.
- IPCC. (2007b). Summary for Policymakers In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: Cambridge University Press.
- IPCC. (2014a). Cambio climático 2014 - Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. Ginebra, Suiza.
- IPCC. (2014b). Summary for policymakers. In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group*

- II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- IRRI. (2014). PBTools - Plant Breeding Tools V 1.4. Retrieved February 27, 2018, from <http://bbi.irri.org/products>
- Kim, K.-S., Bellendir, S., Hudson, K. A., Hill, C. B., Hartman, G. L., Hyten, D. L., ... Diers, B. W. (2010). Fine mapping the soybean aphid resistance gene Rag1 in soybean. *Theoretical and Applied Genetics*, 120(5), 1063–1071. <http://doi.org/10.1007/s00122-009-1234-8>
- Konsens, I., Ofir, M., & Kigel, J. (1991). The Effect of Temperature on the Production and Abscission of Flowers and Pods in Snap Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Annals of Botany*, 67(5), 391–399. <http://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088173>
- Lavania, D., Siddiqui, M., Al-Whaibi, M., Singh, A., Kumar, R., & Grover, A. (2015). Genetic approaches for breeding heat stress tolerance in faba bean (*Vicia faba* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(1), 1737. <http://doi.org/10.1007/s11738-014-1737-z>
- Li, P., Davis, D., & Shen, Z. (1991). High-temperature-acclimation potential of the common bean: can it be used as a selection criterion for improving crop performance in high-temperature environments? *Field Crops Research*, 27(3), 241–256. [http://doi.org/10.1016/0378-4290\(91\)90064-3](http://doi.org/10.1016/0378-4290(91)90064-3)
- Long, S., & Ort, D. (2010). More than taking the heat: crops and global change. *Current Opinion in Plant Biology*, 13, 241–248. <http://doi.org/10.1016/j.pbi.2010.04.008>
- Lucas, M., Ehlers, J., Huynh, B., Diop, N., Roberts, P., & Close, T. (2013). Markers for breeding heat-tolerant cowpea. *Molecular Breeding*, 31(3), 529–536. <http://doi.org/10.1007/s11032-012-9810-z>
- Madriz, P., Jáuregui, D., & Warnock, R. (2008). Aborción de óvulos y semillas de caraota (*Phaseolus vulgaris* L.) y caracterización de anormalidades morfoanatómicas, en dos cultivares en dos localidades de Venezuela. *Interciencia*, 33(12), 910–915.
- Maestri, E. (2002). Molecular genetics of heat tolerance and heat shock proteins in cereals Book Phytoremediation View project OGM detection in food View project. *Article in Plant Molecular Biology*, 48, 667–681. <http://doi.org/10.1023/A:1014826730024>
- Masuelli, R. (1999). Uso de marcadores moleculares en el mejoramiento genético de especies hortícolas. *Avances En Horticultura*, 4(1)(5505), Edición on-line.
- Miklas, P., & Singh, S. (2007). Commun Bean. In *Genome mapping and molecular breeding in plants* (p. 306). Berlin Heidelberg: Springer.
- Monterroso, V., & Wien, H. (1990). Flower and Pod Abscission Due to Heat Stress in Beans. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 115(4), 631–634. Retrieved from <http://journal.ashspublications.org/content/115/4/631.abstract>

- Mukeshimana, G., Butare, L., Cregan, P., Blair, M., & Kelly, J. (2014). Quantitative trait loci associated with drought tolerance in common bean. *Crop Science*, *54*(3), 923–938. <http://doi.org/10.2135/cropsci2013.06.0427>
- Nakano, H., Kobayashi, M., & Terauchi, T. (1998). Sensitive Stages to Heat Stress in Pod Setting of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, *42*(2), 78–84. <http://doi.org/10.11248/jsta1957.42.78>
- Ofir, M., Gross, Y., Bangerth, F., & Kigel, J. (1993). High temperature effects on pod and seed production as related to hormone levels and abscission of reproductive structures in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Scientia Horticulturae*, *55*(3–4), 201–211. [http://doi.org/10.1016/0304-4238\(93\)90032-L](http://doi.org/10.1016/0304-4238(93)90032-L)
- Omae, H., Kumar, A., Kashiwaba, K., & Shono, M. (2006). Influence of High Temperature on Morphological Characters, Biomass Allocation, and Yield Components in Snap Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Production Science*, *9*(3), 200–205. <http://doi.org/10.1626/pps.9.200>
- Omae, H., Kumar, A., Kashiwaba, K., & Shono, M. (2007). Influence Of Temperature Shift After Flowering on Dry Matter Partitioning In Two Cultivars of Snap Bean (*Phaseolus Vulgaris*) That Differ In Heat Tolerance. *Plant Production Science*, *10*(1), 14–19. <http://doi.org/10.1626/pps.10.14>
- Omae, H., Kumar, A., & Shono, M. (2012). Adaptation to High Temperature and Water Deficit in the Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the Reproductive Period. *Journal of Botany*, *2012*, 1–6. <http://doi.org/10.1155/2012/803413>
- Paterson, A. (1996). *Making genetic maps. Genome mapping in plants*. San Diego, California: Academic Press, Austin, Texas.
- Pérez, E., Pañeda, A., Rodríguez, C., Campa, A., Giraldez, R., & Ferreira, J. J. (2010). Mapping of QTLs for morpho-agronomic and seed quality traits in a RIL population of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, *120*(7), 1367–1380. <http://doi.org/10.1007/s00122-010-1261-5>
- Polanía, J., Chaves, N., & Rao, I. (2016). Mejoramiento de adaptación de frijol común a estrés por calor: Protocolo fenotípico para evaluación de variabilidad genotípica por viabilidad de polen. CIAT.
- Porch, T. (2006). Application of stress indices for heat tolerance screening of common bean. *Journal of Agronomy and Crop Science*, *192*(5), 390–394. <http://doi.org/10.1111/j.1439-037X.2006.00229.x>
- Porch, T., & Hall, A. (2013). Heat Tolerance. In C. Kole (Ed.), *Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops* (Vol. 2, pp. 167–201). New York: Springer. http://doi.org/10.1007/978-3-642-37048-9_2
- Porch, T., & Jahn, M. (2001). Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant, Cell and*

- Environment*, 24(7), 723–731. <http://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00716.x>
- Porter, J. (2005). Rising temperatures are likely to reduce crop yields. *Nature*, 436(7048), 174–174. <http://doi.org/10.1038/436174b>
- Pottorff, M., Roberts, P., Close, T., Lonardi, S., Wanamaker, S., & Ehlers, J. (2014). Identification of candidate genes and molecular markers for heat-induced brown discoloration of seed coats in cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp]. *BMC Genomics*, 15(1), 328. <http://doi.org/10.1186/1471-2164-15-328>
- Prasad, V., Kenneth, B., Hartwell, A., & Jean, T. (2002). Effects of elevated temperature and carbon dioxide on seed-set and yield of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Global Change Biology*, 8, 710–721. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00508.x>
- Rafalski, A. (2002). Applications of single nucleotide polymorphisms in crop genetics. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(2), 94–100. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11856602>
- Rainey, K., & Griffiths, P. (2005). Differential Response of Common Bean Genotypes to High Temperature. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130(1), 18–23.
- Rao, I. (2013). Advances in improving tolerance to waterlogging in *Brachiaria* grasses. *Tropical Grasslands – Forrajes Tropicales*, 1, 197–201. Retrieved from www.tropicalgrasslands.info
- Rodríguez, M., Canales, E., & Borrás-Hidalgo, O. (2005). *Molecular aspects of abiotic stress in plants. Biotecnología Aplicada* (Vol. 22). Retrieved from http://www.esalq.usp.br/lepse/imgs/conteudo_thumb/Molecular-Aspects-of-Abiotic-Stress-in-Plants.pdf
- Roman, B., & Beaver, J. (2003). Inheritance of Heat tolerance in bean of Andean Origen. *J. Agric. Univ. P.R.*, 87(3–4), 113–121. Retrieved from copia
- Ruiz, H. (2018). Photo Measure (Pollen Viability - HYRBEAN). Retrieved October 8, 2018, from <https://sourceforge.net/p/hyrbean/wiki/Home/>
- Sandhu, K., You, F., Conner, R., Balasubramanian, P., & Hou, A. (2018). Genetic analysis and QTL mapping of the seed hardness trait in a black common bean (*Phaseolus vulgaris*) recombinant inbred line (RIL) population. *Molecular Breeding*, 38(3). <http://doi.org/10.1007/s11032-018-0789-y>
- Schmutz, J., McClean, P., Mamidi, S., Wu, A., Cannon, S., Grimwood, J., ... Jackson, S. (2014). A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. *Nature Genetics*, 46(7), 707–713. <http://doi.org/10.1038/ng.3008>
- Schneider, K. (2005). Mapping Populations and Principles of Genetic Mapping. In *The Handbook of Plant Genome Mapping* (pp. 1–21). Weinheim, FRG: Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA. <http://doi.org/10.1002/3527603514.ch1>
- Semagn, K., Bjørnstad, Å., & Ndjiondjop, M. N. (2006). Principles , requirements and

- prospects of genetic mapping in plants. *African Journal of Biotechnology*, 5(December), 2569–2587.
- Song, Q., Jia, G., Hyten, D., Jenkins, J., Hwang, E.-Y., Schroeder, S., ... Cregan, P. (2015). SNP Assay Development for Linkage Map Construction, Anchoring Whole-Genome Sequence, and Other Genetic and Genomic Applications in Common Bean. *G3 Genes | Genomes | Genetics*, 5(11), 2285–2290. <http://doi.org/10.1534/g3.115.020594>
- Stokstad, E. (2015). Heat-beating beans resist climate change. *Science*. <http://doi.org/10.1126/science.aab0367>
- Sung, D., Kaplan, F., Lee, K., & Guy, C. (2003). Acquired tolerance to temperature extremes. *Trends in Plant Science*, 8(4), 179–187. [http://doi.org/10.1016/S1360-1385\(03\)00047-5](http://doi.org/10.1016/S1360-1385(03)00047-5)
- Suzuki, K., Takeda, H., Tsukaguchi, T., & Egawa, Y. (2001). Ultrastructural study on degeneration of tapetum in anther of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress. *Sexual Plant Reproduction*, 13(6), 293–299. <http://doi.org/DOI 10.1007/s004970100071>
- Suzuki, K., Tsukaguchi, T., Takeda, H., & Egawa, Y. (2001). Decrease of Pollen Stainability of Green Bean at High Temperatures and Relationship to Heat Tolerance. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 126(5), 571–574. Retrieved from <http://journal.ashspublications.org/content/126/5/571.abstract>
- Vallejo, F., & Estrada, E. (2002). *Mejoramiento Genético De Plantas*. (Universidad Nacional de Colombia - Sede Palmira, Ed.). Cali, Colombia. <http://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Voorrips, R. (2002). MapChart: Software for the Graphical Presentation of Linkage Maps and QTLs. *Journal of Heredity*, 93(1), 77–78. <http://doi.org/10.1093/jhered/93.1.77>
- Voysest, O. (2000). *Mejoramiento genético del frijol (Phaseolus vulgaris L.)* (CIAT). Cali, Colombia.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61(3), 199–223. <http://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2007.05.011>
- Walker, J. (2012). *Methods in Molecular Biology* (Springer). New York Dordrecht Heidelberg London. <http://doi.org/10.1007/978-1-61779-516-9>
- Wang, J., Li, H., Zhang, L., Li, C., & Meng, L. (2016). QTL IciMapping V 4 . 1. Retrieved March 25, 2017, from <http://www.isbreeding.net>
- Wang, W., Vinocur, B., Shoseyov, O., & Altman, A. (2004). Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends in Plant Science*, 9(5), 244–252. <http://doi.org/10.1016/J.TPLANTS.2004.03.006>
- Weaver, M., Burke, D., Slibernagel, M., & Timm, H. (1985). Pollen staining and high-temperature tolerance of bean. *J. Amer. Soc. Hort. Sci*, 110(6), 797–799.
- Yuste, F., González, A., Capel, C., García, M., Capel, J., De Ron, A., ... Santalla, M. (2014).

- Genetic analysis of single-locus and epistatic QTLs for seed traits in an adapted × nuña RIL population of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 127(4), 897–912. <http://doi.org/10.1007/s00122-014-2265-3>
- Zhang, W., Jiang, H., Qiu, P., Liu, C., Chen, F., Xin, D., ... Chen, Q. (2012). Genetic overlap of QTL associated with low-temperature tolerance at germination and seedling stage using BILs in soybean. *Canadian Journal of Plant Science*, 92(7), 1381–1388. <http://doi.org/10.4141/cjps2011-098>