



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Estimación de la habilidad combinatoria y
componentes de la variación genética de los
caracteres relacionados con producción y
calidad de la vaina en habichuela
(*Phaseolus vulgaris* L)**

MAYRA CONTRERAS ROJAS

Ingeniero de Producción Biotecnológica, M.Sc

Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira

Facultad de Ciencias Agropecuarias- Posgrados

Palmira, Colombia

2021

Estimación de la habilidad combinatoria y componentes de la variación genética de los caracteres relacionados con producción y calidad de la vaina en habichuela
(Phaseolus vulgaris L.)

MAYRA CONTRERAS ROJAS

Tesis de grado como requisito parcial para optar al título de:
Doctora en Ciencias Agropecuarias, Área Agraria: Mejoramiento Genético, Agronomía y Producción de Semillas de Cultivos Tropicales

Directores:

Ph.D I.A. Franco Alirio Vallejo Cabrera.

Ph.D Zoot. Sanin Ortiz Grisales.

Línea de Investigación:

Mejoramiento Genético Vegetal

Grupo de Investigación:

Mejoramiento Genético, Agronomía y Producción de Semillas de Hortalizas

Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira

Facultad de Ciencias Agropecuarias- Posgrados

Palmira, Colombia

2021

Dedico este trabajo de investigación:

Primeramente, a Dios todopoderoso y a la Virgen María,
Por el don de la perseverancia y permitirme llegar a la meta.

A mi Hijo,
Ese ser de luz que hace que mis días sean maravillosos.

A mis Padres, Hermanos y sobrinos,
Por su apoyo incondicional, durante este proceso.

Declaración de obra original

Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.

Nombre

Fecha DD/MM/AAAA

Fecha

Agradecimientos

Quiero agradecer sinceramente a todos los que hicieron posible este triunfo:

A mi director de tesis el Doctor Franco Alirio Vallejo Cabrera, por su dedicación, orientación y apoyo en el desarrollo de este trabajo.

Al profesor Fredy Salazar, por su orientación y atención a mis consultas.

A José Fabio Oviedo Fernández, quien, con su experiencia, conocimiento y paciencia, me motivo profesionalmente.

A mi amiga Miriam Salazar, por siempre creer en mí, por haberme brindado el apoyo para desarrollarme profesionalmente y seguir cultivando mis valores.

Al Ingeniero Cesar Cajiao por siempre estar allí pendiente de mis dudas y ayudarme a solucionarlas.

Al personal de CEUNP, y a Don Guillermo Perenguez, por su apoyo en el campo.

A mis amigos que gracias a su apoyo moral y humano me acompañaron en este largo camino con amor y paciencia hasta culminar con éxito mi meta.

Al programa de becas de Regalías de Norte de Santander- COLCIENCIAS por su acompañamiento en el cumplimiento de este gran sueño.

Resumen

Estimación de la habilidad combinatoria y componentes de la variación genética de los caracteres relacionados con producción y calidad de la vaina en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)

Se realizó un cruzamiento dialélico entre seis genotipos de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) con el objetivo de estimar la habilidad combinatoria y los componentes de varianza. Los genotipos se evaluaron en dos ambientes, utilizando un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Se analizaron siete características del cultivo. El análisis dialélico se realizó mediante el método 2, modelo 1 de Griffing y Hayman. Los resultados mostraron que la acción genética aditiva fue importante para días a floración (DAF), longitud de la vaina (LDV) y peso promedio de la vaina (PPV), mientras la acción genética no aditiva fue importante para días a cosecha (DAC), número de vainas por planta (NVP), número de semillas por vaina (NSV) y producción por planta (PPP). Las estimaciones de los efectos de Habilidad Combinatoria General (HCG) sugirieron que los progenitores 1 (Blue Lake), 5 (G16806), y 6 (Unapal Milenio) son los más adecuados para usar 'per se' en programas de fitomejoramiento para los caracteres relacionados con rendimiento y calidad de las vainas, mientras que las combinaciones híbridas 1x2, 1x6, 2x6, 4x5, y 5x6, mostraron las mejores estimaciones de Habilidad Combinatoria Especifica (HCE) para los caracteres evaluados, lo que sugiere una alta probabilidad de obtener genotipos superiores. Con la metodología de Hayman el análisis gráfico evidencio la predominancia de efectos genéticos de sobredominancia para los caracteres días a cosecha (DAC) y número de vainas por planta (NVP), mientras que para días a floración (DAF) dominancia incompleta y para longitud de la vaina (LDV) dominancia completa.

Palabras clave: Dialélico, Hayman, Griffing, habilidad combinatoria, hibridación, *Phaseolus vulgaris* L.

Abstract

Estimation of the combining ability and components of the genetic variation of the traits related to production and quality of the pod in snap beans (*Phaseolus vulgaris* L.)

A diallelic cross was made between six bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes to estimate combining ability and variance components. The genotypes were evaluated in two environments, using a randomized complete block experimental design with four replications. Seven crop characteristics were analyzed. Diallelic analysis was performed using Griffing's method 2, model 1 and Hayman. Results showed that additive gene action was significant for days to flowering (DAF), pod length (LDV) and mean pod weight (PPV), while non-additive gene action was significant for days to harvest (DAC), number of pods per plant (NVP), number of seeds per pod (NSV) and yield per plant (PPP). Estimates of General Combinatorial Ability (GCA) effects suggested that parents 1 (Blue Lake), 5 (G16806), and 6 (Unapal Milenio) are the most suitable for use 'per se' in breeding programs for yield and pod quality related traits, while the hybrid combinations 1x2, 1x6, 2x6, 4x5, and 5x6, showed the best estimates of Specific Combinatorial Ability (SCA) for the characters evaluated, suggesting a high probability of obtaining superior genotypes. With Hayman's methodology, the graphical analysis showed the predominance of genetic effects of overdominance for the characters days to harvest (DAC) and number of pods per plant (NVP), while for days to flowering (DAF) incomplete dominance and for pod length (LDV) complete dominance.

Keywords: diallellus, Hayman, Griffing, combining ability, hybridization, *Phaseolus vulgaris* L.

Contenido

	Pág
Resumen.....	VI
Lista de figuras	X
Lista de tablas.....	XI
Introducción	1
1. Objetivos	5
1.1 Objetivo General	5
1.2 Objetivos Específicos	5
2. Revisión de literatura.....	6
2.1 Generalidades sobre el cultivo de habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	6
2.1.1 Origen y Distribución	6
2.1.2 Clasificación Taxonómica.....	7
2.1.3 Importancia económica	9
2.2 Cruzamientos Dialélicos	10
2.2.1 Habilidad combinatoria.....	10
2.2.1.1 Habilidad combinatoria general y específica	11
2.2.2 Métodos de análisis de un dialélico	11
2.2.2.1 Metodología de Hayman.....	12
2.2.2.2 Metodología de Griffing.....	12
2.3 Mejora genética de la habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	13
3. Materiales y Métodos.....	20
3.1 Material Genético	20
3.2 Localización	21
3.2.1 Primera Etapa: Formación de la población dialélica.....	21
3.2.2 Segunda etapa: Evaluación de la población dialélica.....	22
3.2.2.1 Diseño Experimental.....	22

3.3 Variables Evaluadas.....	23
3.3.1 Variables cualitativas	23
3.3.2 Variables cuantitativas	23
3.4 Análisis estadístico y genético.....	24
3.4.1 Análisis estadístico	24
3.4.2 Análisis Genético	26
3.4.2.1 Estimación de habilidades combinatorias.....	26
3.4.2.2 Estimación de los componentes y parámetros de la variación genética	27
4. Resultados y Discusión	31
4.1. Evaluación de caracteres cualitativos.....	31
4.2 Promedios de progenitores e híbridos de habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) y Análisis de varianza combinado	34
4.2.1 Promedios de progenitores e híbridos de habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	34
4.2.2 Análisis de varianza combinado.....	39
4.3 Análisis de varianza para habilidad combinatoria usando el Método 2 Modelo 1 de Griffing	42
4.3.1. Estimativas de los efectos de Habilidad combinatoria general (H.C.G)	46
4.3.2 Estimativas de los efectos de la Habilidad combinatoria específica (HCE).....	48
4.4 Análisis dialélico metodología de Hayman.....	52
4. Conclusiones y Recomendaciones.....	62
Referencias.....	64

Lista de figuras

	Pág.
Figura 3-1: Formas sección transversal de una vaina de Habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	23
Figura 4-1: Regresión entre W_r vs V_r y parábola limitante para el carácter días a floración (DAF) en habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L)	53
Figura 4-2: Esquema de Y_r vs (W_r+V_r) para el carácter días a floración (DAF) en habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L). Progenitores: 1 (Blue Lake), 2 (G23956), 3 (G20400), 4 (G18212), 5 (G16806), 6 (Unapal Milenio).	53
Figura 4-3: Regresión entre W_r vs V_r y parábola limitante para días a cosecha (DAC) en habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L).....	55
Figura 4-4: Esquema de Y_r vs (W_r+V_r) para el carácter días a cosecha (DAC) en habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L). Progenitores: 1 (Blue Lake), 2 (G23956), 3 (G20400), 4 (G18212), 5 (G16806), 6 (Unapal Milenio).	55
Figura 4-5: Regresión entre W_r vs V_r y parábola limitante para Número de vainas por planta (NVP) en habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L)	57
Figura 4-6: Esquema de Y_r vs (W_r+V_r) para el carácter número de vainas por planta (NVP) en habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L), Progenitores: 1 (Blue Lake), 2 (G23956), 3 (G20400), 4 (G18212), 5 (G16806), 6 (Unapal Milenio).	57
Figura 4-7: Regresión entre W_r vs V_r y parábola limitante para Longitud de la vaina (LDV) en habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L).....	59
Figura 4-8: Esquema de Y_r vs (W_r+V_r) para el carácter longitud de la vaina (LDV) en habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L). Progenitores: 1 (Blue Lake), 2 (G23956), 3 (G20400), 4 (G18212), 5 (G16806), 6 (Unapal Milenio).	59

Lista de tablas

	Pág
Tabla 2-1. Clasificación taxonómica de la habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L)	8
Tabla 3-1. Líneas de habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) utilizadas como progenitores en el cruzamiento dialélico	20
Tabla 3-2. Esquema de los cruzamientos dialélicos con seis progenitores seleccionados, sin incluir recíprocos. Palmira, 2018- II.....	21
Tabla 3-3. Esquema del análisis de varianza combinado para el estudio de los caracteres relacionados con producción y calidad de la vaina de habichuela	25
Tabla 3-4. Esquema del análisis de varianza combinado de la habilidad combinatoria - Método 2 Modelo 1 de Griffing (1956)	27
Tabla 4-1. Frecuencia de progenitores e híbridos (F1) de habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L), relacionado con tres caracteres de calidad en vainas.	33
Tabla 4-2. Comparación de medias para días a floración (DAF), días a cosecha (DAC), número de vainas por planta (NVP), promedio de número de semillas por vaina (NSV), peso promedio de vainas por planta en gramos (PVP), longitud de la vaina en cm (LDV) y producción por planta en kg (PPP) en progenitores y cruzamientos de habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L) evaluados en dos ambientes.	38
Tabla 4-3. Suma de cuadrados de los diferentes caracteres evaluados expresado en porcentaje de la suma de cuadrado total y significancia de los cuadrados medios del análisis de varianza combinado para días a floración (DAF); días a cosecha (DAC); número de vainas por planta (NVP); promedio de número de semillas por vaina (NSV); peso promedio de vainas por planta en gramos (PPV); longitud de la vaina en cm (LDV) y producción por planta en kg (PPP) en genotipos de habichuela (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.)	41
Tabla 4-4. Cuadrados medios y porcentaje de la suma de cuadrados de la habilidad combinatoria general (H.C.G) y la habilidad combinatoria específica (H.C.E) para días a	

floración (DAF), días a cosecha (DAC), número de vainas por planta (NVP), promedio de número de semillas por vaina (NGV), peso promedio de vainas por planta en gramos (PVP), longitud de la vaina en cm (LDV) y producción por planta en kg (PPP) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)..... 45

Tabla 4-5. Estimativas de los efectos de habilidad combinatoria general ($\hat{\sigma}_i$) y promedios, para días a floración (DAF), días a cosecha (DAC), número de vainas por planta (NVP), promedio de número de semillas por vaina (NSV), longitud de la vaina en cm (LDV), peso promedio de vainas por planta en gramos (PPV), y producción por planta en kg (PPP) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)..... 48

Tabla 4-6. Estimativas de los efectos de habilidad combinatoria específica ($\hat{\sigma}_{ij}$) y promedios, para días a floración (DAF), días a cosecha (DAC), promedio de número de semillas por vaina (NSV), longitud de la vaina en cm (LDV), número de vainas por planta (NVP), peso promedio de vainas por planta en gramos (PPV), y producción por planta en kg (PPP) en 15 híbridos de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) 51

Tabla 4-7. Parámetros genéticos de los caracteres días a floración (DAF), días a cosecha (DAC), número de vainas por planta (NVP) y longitud de la vaina en cm (LDV), en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) mediante el método de Hayman..... 61

Introducción

Phaseolus vulgaris L (habichuela), es una de las hortalizas más utilizadas para consumo humano y ha sido un alimento básico para habitantes del territorio americano desde tiempos precolombinos, fundamentalmente en el área de Mesoamérica (Ruiz, 2012). Se consume en forma de semillas y vainas inmaduras y es fuente importante de vitaminas (A, B₁₂ y C), minerales y otros compuestos vegetales secundarios, que lo convierten en un excelente componente de la dieta humana (Filgueira, 2013). Aproximadamente 1,5 millones de toneladas de habichuelas se producen anualmente a nivel mundial (Myers & Kmiecik, 2017). Estados Unidos tiene el 71% de la producción mundial de habichuelas, y los estadounidenses consumen alrededor de 3,0 kg por persona al año (USDA, 2019). Numerosos estudios han descrito el valor nutracéutico de la habichuela, revelándose una baja ocurrencia de enfermedades crónicas y alargamiento del periodo de vida cuando se incorpora en la alimentación (Kolonel *et al.*, 2000). Entre los estudios más destacados se encuentran Adams *et al.*, (2006), quienes confirmaron que el consumo de esta legumbre impide el desarrollo de la arterioesclerosis y mejora los niveles de colesterol. Así mismo, se ha revelado la existencia de un poderoso compuesto anticancerígeno en la habichuela: el inositol pentaquifosfato que inhibe la enzima clave (fosfatidilinositol 3-quinasa) involucrada en el desarrollo de tumores (Gao & Wang, 2007). Hayat *et al.*, (2014), confirmaron las propiedades nutricionales y promotoras de la salud de *Phaseolus vulgaris* L. debido a sus efectos fisiológicos beneficiosos en la prevención y el control de una amplia gama de enfermedades crónicas y degenerativas como la obesidad, las enfermedades cardiovasculares, la diabetes y el cáncer.

El origen de la habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) es América, en dos regiones diferentes (Mesoamericana y la Andina) (Gentry, 1969; Kaplan, 1981; Kaplan & Kaplan, 1988). La especie se diversificó y domesticó en estas regiones de forma independiente. Varios estudios han sugerido que la habichuela se deriva del acervo genético del frijol común andino (Gepts, 1998). Sin embargo, las habichuelas están ampliamente distribuidas y son

2 Estimación de la habilidad combinatoria y componentes de la variación genética de los caracteres relacionados con producción y calidad de la vaina en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)

muy diversas en todo el mundo, especialmente en Europa y Asia (Blair *et al.*, 2010). Las habichuelas se desarrollaron principalmente en Europa después del intercambio colombino mediante la selección de vainas bajas en fibra, paredes de vaina más gruesas y vainas sin hilos (Myers & Baggett, 1999). Su evolución y mejoramiento se realizó en los Países Bajos y en Francia (Janssen, 1987). Posteriormente, estos cultivares mejorados se introdujeron a Norteamérica, donde se lograron importantes avances en calidad y rendimiento de nuevas variedades. La habichuela es una de las hortalizas de mayor importancia en América Latina y algunas zonas de África ya que se encuentra ampliamente distribuida en los trópicos, subtrópicos y regiones templadas (Agudelo & Montes de Oca, 1988).

En Colombia este cultivo se siembra entre los 800 a los 2.200 msnm y temperaturas entre 16 y 23°C, según Agronet (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, 2017), se reportó que la producción de habichuela en el país fue de 56 651 toneladas (t), siendo los principales departamentos productores Cundinamarca, Valle del Cauca, Santander, Huila y Nariño. Actualmente la producción y productividad nacional han decrecido por causas diversas, tales como: el uso de una única variedad Blue Lake o Lago azul, por la escasa rotación de cultivos y problemas fitosanitarios del cultivo, estos y otros factores hacen su producción no rentable para el horticultor. En el proceso de propagación de la habichuela en América Latina, varios países prefieren para su consumo diferentes características, las cuales hay que tener en cuenta con el fin de mejorar la posibilidad de aceptación de líneas nuevas. El Mejoramiento de la calidad podría tener un efecto amplio sobre la demanda del producto.

Según Vallejo y Estrada (2004): “Los cultivares tradicionalmente posicionados en los mercados, presentan vainas largas o extralargas (13-17 cm), diámetro medio o grueso (10-20 mm), sutura ventral poco pronunciada, ápice corto, granos inmaduros y poco abultados y especialmente rotura pareja al quiebre transversal con baja fibrosidad”. En Colombia el 90% de la siembra de habichuela es de tipo voluble, como la Blue Lake que pertenece a una variedad producida en USA de pedigrí cerrado de la compañía Ferry Morse. La Universidad Nacional de Colombia sede Palmira en el año 2000 obtuvo la variedad de habichuela UNAPAL Milenio, a partir del cruzamiento entre un híbrido simple y una línea HAB229 x (G14586 x G17723)F, y por medio de selección individual y selección masal durante nueve generaciones logró estabilizar la línea HAV 124 (Vallejo & Estrada, 2004),

esta variedad presenta ventajas agronómicas y productivas sobre la variedad tradicional Blue Lake. La variedad Blue Lake es de crecimiento voluble, follaje verde claro, vainas verdes y redondas, tiene un promedio de 7 a 8 granos por vaina, presenta elevada susceptibilidad a bacteriosis provocada por *Xanthomonas campestris* y a la roya (*Uromyces phaseoli*), así mismo esta variedad se ve afectada por otros factores bióticos y abióticos, lo que implica el empleo de productos fitosanitarios que limitan la rentabilidad e influyen en la calidad del producto y deterioro del ambiente (Agudelo y Montes de Oca, 1988). “La variedad UNAPAL- Milenio presenta un alto potencial de rendimiento en vainas (10 - 12 t/ha), muy buena tolerancia a la roya *Uromyces appendiculatus* y resistencia al virus del mosaico común del frijol” (Vallejo *et al.*, 2004)

A pesar que *Phaseolus* es una especie con una gran diversidad genética, tan solo se emplea un pequeño porcentaje de la variación total disponible en los programas de mejora genética, lo que da una idea de la estrecha base genética de los cultivares comerciales (Singh *et al.*, 1997). Para obtener un significativo empleo de esta especie se puede acudir al desarrollo de genotipos superiores, en este aspecto, el uso de cruzamientos dialélicos se muestra bastante eficiente. “Los cruzamientos dialélicos son los métodos de apareamiento más empleados para hacer más eficaces los procesos de mejoramiento como lo son los estudios básicos de la estructura genética de las poblaciones” (Geraldini & De Miranda-Filho, 1988). Se han propuesto diferentes metodologías para el análisis de diseños dialélicos (Dickinson & Jinks, 1956; Eberhart & Gardner, 1966; Griffing, 1956; Hayman, 1954; Jinks & Hayman, 1953; Kempthorne, 1955). En un dialélico se efectúan los probables cruzamientos entre los diferentes genotipos, para así conocer las características genéticas intrínsecas del material evaluado, e identificar progenitores y cruzamientos sobresalientes (Sprague & Tatum, 1942; Viana *et al.*, 1999).

El análisis de un dialélico es útil para estimar las habilidades combinatorias, así mismo, también es útil para predecir los efectos aditivos y dominantes de una población que luego puede usarse para predecir la variabilidad genética y heredabilidad. El análisis de la habilidad combinatoria puede ser conducido usando el método Griffing (Griffing, 1956), mientras que, para estudiar la acción de los genes, componentes genéticos y la heredabilidad de la característica en estudio, se puede usar el Método Hayman (Hayman, 1954). El análisis de datos de Griffing y Hayman a menudo se usan juntos para la interpretación de datos complementarios. Aunque se presentan resultados importantes en

4 Estimación de la habilidad combinatoria y componentes de la variación genética de los caracteres relacionados con producción y calidad de la vaina en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)

el mejoramiento de algunas hortalizas, los cruzamientos dialélicos todavía son poco empleados en lo que se refiere a las características relacionadas a la producción y calidad de los frutos, reforzando así la necesidad y la importancia de la conducción de este estudio. El propósito del presente estudio fue estimar la habilidad combinatoria de seis progenitores seleccionados y los componentes de variación genética asociados a la producción y calidad de la vaina, con la intención de identificar los mejores progenitores y las combinaciones híbridas promisorias de habichuela para su posterior uso en programas de mejoramiento.

Pregunta de investigación

¿ Es posible que las líneas de habichuela previamente seleccionadas por el programa de Hortalizas de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira sean buenos progenitores para desarrollar nuevos cultivares con calidad y alta producción?

Problema asociado con el fenómeno de estudio

- ✓ Desconocimiento de la habilidad combinatoria general y específica de los progenitores de habichuela seleccionados.
- ✓ Desconocimiento de los componentes de la variabilidad genética para los caracteres relacionados con productividad y calidad de vaina en habichuela *Phaseolus vulgaris* L.

Hipótesis asociada al problema de estudio

Hipótesis 1. Los progenitores seleccionados presentan variabilidad para habilidad combinatoria general y específica.

Hipótesis 2. Los componentes genéticos aditivos y no aditivos son importantes en la determinación de los caracteres en estudio.

1. Objetivos

1.1 Objetivo General

Conocer el modo de acción génica y los componentes y parámetros de la variación genética de un conjunto de progenitores relacionados para calidad y producción

1.2 Objetivos Específicos

- Estimar la habilidad combinatoria general y específica de los progenitores seleccionados para caracteres relacionados con producción y calidad de la vaina en habichuela *Phaseolus vulgaris* L.
- Estimar los componentes y parámetros de la variación genética para los caracteres relacionados con producción y calidad de la vaina en habichuela *Phaseolus vulgaris* L.

2.Revisión de literatura

2.1 Generalidades sobre el cultivo de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)

2.1.1 Origen y Distribución

El origen evolutivo del género *Phaseolus* y su diversificación primaria ocurrió en el continente americano en dos zonas geográficas (Becerra-Velásquez & Gepts, 1994; Gentry, 1969; Kaplan, 1981; Kaplan & Kaplan, 1988; Tohme et al., 1996): zona Mesoamericana (Centroamérica y México) y zona Andina (Montañas Andinas de sur América). Su domesticación ocurrió de manera independiente en Mesoamérica y Suramérica y, después del descubrimiento de América por los europeos, en Europa y África (Gepts *et al.*, 1986; Gepts & Bliss, 1986, 1988). El germoplasma europeo contiene una mayor diversidad particularmente la Península Ibérica, la cual ha sido documentada como un centro de diversificación secundario del frijol común (Santalla *et al.*, 2002). Diversos estudios sugieren que la habichuela proviene de una modificación del frijol cultivado, debido a que se hubieran necesitado notables cambios genéticos para originarse de cultivos silvestres. Aunque, Singh *et al.*, (1991), sugieren que los nativos americanos cosecharon vainas inmaduras silvestres para su alimentación. Otra explicación es que algunas de las características del cultivo podrían haberse originado como resultado de las mutaciones en Europa y Estados Unidos (Silbernagel, 1986)

2.1.2 Clasificación Taxonómica

El género *Phaseolus* tiene una amplia distribución en todo el mundo, se cultiva en regiones tropicales, subtropicales y templadas (Delgado-Salinas, 1985). Freytag y Debouck (2002), clasificaron el género *Phaseolus* en 70 especies, sólo cinco han sido domesticadas: *P. acutifolius* A. Gray, *P. coccineus* L., *P. lunatus* L., *P. dumosus* Macfad. y *P. vulgaris* L., siendo esta última la de mayor importancia económica ya que representa más del 90% del *Phaseolus* cultivado en todo el mundo (Acosta-Gallegos *et al.*, 2007; Singh S, 2001). El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es una especie autógama, con cariotipo diploide de 22 cromosomas ($2n = 2x = 22$) y un tamaño de genoma haploide entre 587-637 Mbp (Arumuganathan & Earle, 1991; Bennett & Leitch, 2011). En la tabla 2-1, se presenta la información taxonómica de la especie *Phaseolus vulgaris* L.

Tabla 2-1. Clasificación taxonómica de la habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)¹

DESCRIPTOR	EPÍTETO	OBSERVACIÓN
Reino	Plantae	Organismos eucariontes que tienen clorofila, la usan para captar la energía solar y convertirla en alimento mediante la fotosíntesis
Subreino	<i>Tracheobionta</i>	Plantas con sistema vascular
Súper división	<i>Spermatophyta</i>	Plantas con semilla
División	<i>Magnoliophyta</i>	Plantas con flores
Clase	<i>Magnoliopsida</i>	Semillas con dos cotiledones
Subclase	Rosidae	Fruto en legumbre (vaina) ²
Orden	<i>Fabales</i>	Fruto inmaduro con forma de vaina alargada dentro de las cuales se encuentran las semillas. Fruto seco y dehiscente, que se abre por la sutura ventral y el nervio medio del carpelo.
Familia	Fabaceae	Fruto simple derivado de una flor con ovario súpero, monocarpelar, polispermo, unilocular, seco y dehiscente. Placentación marginal ³
Género	<i>Phaseolus</i>	El género <i>Phaseolus</i> incluye aproximadamente 35 especies, de las cuales cuatro se cultivan ⁴
Especie	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	La habichuela es el prototipo del género <i>Phaseolus</i> y su nombre científico es <i>Phaseolus vulgaris</i> L. asignado por Linneo en 1753 ⁵

¹ Véase: Natural Resources Conservation Service. Plants Classification. En: <https://plants.usda.gov/java/ClassificationServlet?source=display&classid=PHVU> 21/01/2021 22:14:06

² Véase Font Quer P. Diccionario de Botánica. Labor. Barcelona. (2001). P. 650. "Se refiere a frutos en forma de vaina. Del latín *legumen*, nombre con que se designan las semillas encerradas en vainas. Llámese legumbre a cualquier fruto, unicarpelar, con varias semillas, dehiscente por la sutura y por el hacecillo, medial".

³ Op. Cit. P. 650.

⁴ Op. Cit. P. 650. "Compuesto de plantas herbáceas, trepadoras volubles, erectas o rastreras, perennes o anuales. Hojas trifolioladas (las primeras hojas simples), presencia de estípelas, estípulas pequeñas debajo del punto de inserción de las hojas. Flores axilares en racimos, cáliz acampanado, bilabiado, corola con diferentes pigmentaciones, quilla enrollada, estambres diadelfos, estigma oblicuo. Fruto es una legumbre colgante, de recta a curvada, cilíndrica o comprimida. Semillas reniformes de tamaño, forma y color muy variable".

⁵ Véase: Linnaeus, C (1753). *Species Plantarum*. Vol. 2, P. 723.

2.1.3 Importancia económica

Las hortalizas son un grupo de alimentos que son fuente de agua, bajo aporte calórico, vitaminas y fibra. En Colombia la producción de hortalizas representa el 7,3% del área cosechada y el 22,1% de la producción obtenida dentro de los cultivos transitorios, así mismo esta cadena genera anualmente 220 mil empleos, unos 70 mil directos y 150 mil indirectos (DANE, 2016)

Para el año 2019, el área total sembrada de las hortalizas, verduras y legumbres en Colombia fue de 288.212 hectáreas y se obtuvo una producción de 3.051.481 toneladas (ENA, 2019). Colombia produce alrededor de 30 diferentes productos hortícolas para el mercado nacional; la oferta depende de las decisiones que tomen los agricultores a corto plazo, por razones de costo, suministros y del estado sanitario de los cultivos principalmente (Corporación Colombiana Internacional, 2010). De las 33 especies de hortalizas reconocidas por el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, en el año 2019, el tomate (18,02%) fue el que mayor volumen origino seguido del repollo (13,6%), la cebolla de rama (13,6%), la cebolla de bulbo (13,1%), la ahuyama (12%), la zanahoria (8,4%), y la habichuela (6,7%), los cuales reúnen en grupo el 86% de la producción total.

En Colombia, según datos de Agronet (2017), la producción de habichuela se concentra en la cordillera Oriental, donde los departamentos de Cundinamarca, Valle del Cauca, Santander, Huila, y Nariño concentran más del 78% de la producción nacional. Sin embargo, necesario advertir que Cundinamarca concentra un 40,8% del total, y que en los municipios de Ubaque, Cáqueza y Fusagasugá se produce el 64% del total departamental. En términos de producción anual, Colombia produjo entre 2010 y 2017 una media de unas 54.600 toneladas, registrándose picos como las 58.740 toneladas cosechadas en 2014, y valles como las 47.166 toneladas cosechadas en 2010.

El sector agrícola es importante para Colombia debido a que en los últimos años ha venido realizando pequeñas contribuciones en el producto interno bruto (PIB), según el Ministerio de Agricultura en el año 2019, el sector agrícola representó el 6,83% del PIB nacional con un crecimiento favorable del 2% debido a la demanda de productos en el mercado externo. En el 2019 la producción hortofrutícola nacional también se expandió, paso de 11,3 a 11,8 millones de toneladas de productos entre el 2018 y 2019, creció 5% debido al aumento de la demanda internacional. La Asociación Hortifrutícola de Colombia- Asohofrucol (2018),

informó que en el 2019 la exportación colombiana de frutas y hortalizas frescas y procesadas fue un 10% más que el año anterior. Asimismo, el valor de las transacciones ascendió a más de US\$ 409 millones, lo que representó un crecimiento de 14% en el valor transado frente al 2018. En términos de volumen, los principales países destino de las exportaciones hortofrutícolas de Colombia fueron Estados Unidos (32%), Reino Unido (18%), Países Bajos (Holanda 15%), Bélgica (5%) y España (4%). En total, la cosecha hortofrutícola llegó a más de 79 países en el mundo. Según Lizarralde (2013), los frutales son los más apetecidos para el mercado global, y luego las verduras con el 40% de la producción mundial total, el Oriente medio, Brasil, México y Rusia son los principales productores de hortalizas frescas y procesadas con aproximadamente 52 millones de hectáreas.

2.2 Cruzamientos Dialélicos

Según Griffing (1956): “El cruzamiento dialélico es un sistema de apareamiento en donde participa un conjunto de progenitores (endocriados o no) en todas las posibles combinaciones entre sí, que puede ser completo o parcial”. El dialélico permite estimar los parámetros genéticos de progenitores y sus cruzamientos, mediante su habilidad combinatoria (Yordanov, 1983), lo cual es importante para comprender la naturaleza de la acción génica que participa en la determinación de caracteres cuantitativos.

2.2.1 Habilidad combinatoria

Según Sprague & Tatum (1942) y Márquez, (1988), el término de Habilidad Combinatoria (HC) se refiere a: “la capacidad que tiene un individuo o una población de combinarse con otros, dicha capacidad es medida por la progenie”. Ramírez (2006) explica: “La habilidad combinatoria es hereditaria (transgresiva) y mide la capacidad para producir heterosis en ciertos caracteres y se mide evaluando el comportamiento del genotipo o población en todos los cruzamientos posibles”

2.2.1.1 Habilidad combinatoria general y específica

Los términos de HCG y HCE fueron inicialmente definidos por Sprague & Tatum (1942), donde:

La HCG es el comportamiento promedio de un progenitor en todas las combinaciones híbridas en las que participa y la HCE se refiere a aquellas combinaciones que se comportan relativamente mejor o peor de los que debería esperarse en base al comportamiento promedio de los materiales involucrados. Así, en términos estadísticos HCG es el efecto principal y HCE es la interacción

Rojas & Sprague (1952), explican:

La habilidad combinatoria general y específica a partir de las variancias y de la acción génica, determinan que la variancia genética aditiva influye en la habilidad combinatoria general y la variancia por dominancia y epistasis influye en la habilidad combinatoria específica

Según Vallejo y Estrada (2016):

El análisis de habilidad combinatoria general permite identificar los mejores progenitores con habilidad para transmitir sus caracteres deseables a la descendencia y la habilidad combinatoria específica permite identificar aquellas combinaciones híbridas F1 sobresalientes. Si el genotipo produce buenos híbridos en todos los cruzamientos en que entra se dice que tiene buena habilidad combinatoria general. Si sólo es con determinados genotipos se dice que tiene buena habilidad combinatoria específica

2.2.2 Métodos de análisis de un dialélico

Según Espitia *et al.*, (2006), “entre las metodologías de análisis para un dialélico se encuentran las propuestas por: Hayman (1954, 1958), Griffing (1956), Gardner y Eberhart (1966), y Hallauer & Miranda (1988)”

Así mismo, Vallejo *et al.*, (2010), señalan que:

En las plantas autógamas, el análisis de los cruzamientos dialélicos se fundamenta en dos metodologías básicas: La metodología propuesta por Hayman (1954, 1958),

complementada más adelante por el mismo autor y por Mather y Jinks (1971) y la propuesta por Griffing (1956), basada en un modelo más amplio

2.2.2.1 Metodología de Hayman

“Esta metodología fue diseñada para su uso en cruzamientos dialélicos con líneas homocigotas - plantas autógamas” (Echeverri *et al.*, 1999). Inicialmente se desarrolló para aquella población de estudio en la que se incluyen los progenitores y sus híbridos (modelo genético fijo) (Hayman, 1954), luego fue ampliada para aquellas líneas puras que constituyen una muestra aleatoria (Hayman, 1960).

El modelo genético desarrollado por Hayman, se basa en varias hipótesis para su efectividad como son: “Progenitores homocigotos, segregación diploide, ausencia de diferencias entre cruzamientos recíprocos, ausencia de ligamiento, ausencia de alelismo múltiple, ausencia de interacción alélica y distribución independiente de genes” (Hayman, 1954, 1958)

La metodología de Hayman permite analizar los resultados en tres formas básicas, “análisis de varianza a través de la media de los tratamientos; estimación de los componentes y de parámetros genéticos y determinación de las constituciones genéticas relativas de los cultivares, por medio del análisis gráfico” (Hayman, 1958)

2.2.2.2 Metodología de Griffing

“Fue desarrollada para valorar la habilidad combinatoria general (HCG) y la habilidad combinatoria específica (HCE), de los progenitores que intervienen en el cruzamiento dialélico” (Espitia *et al.*, 2006). Esta metodología puede variar dependiendo de si los progenitores y/o recíprocos son incluidos, cuatro posibles métodos se presentan, con diferente análisis, según Griffing (1956):

a) Método Experimental 1: Aquí son incluidos los padres, cruzamientos directos y recíprocos. Se analizan todos los p^2 genotipos

b) Método Experimental 2: Incluye los padres y cruzamientos directos, pero sin incluir los cruzamientos recíprocos. Se analizan $[p(p + 1) / 2]$ genotipos

c) Método Experimental 3: Considera los cruzamientos directos y recíprocos sin incluir padres. Se analizan $[p(p - 1)]$ genotipos

d) Método experimental 4: Incluye sólo los cruzamientos directos sin incluir los cruzamientos recíprocos ni padres. Se analizan $[p(p - 1) / 2]$ genotipos

Según Griffing (1956), se distinguen dos modelos para obtener la muestra de progenitores:

- **Modelo I (hijo):** Los progenitores son seleccionados por caracteres de interés agronómico para el investigador y constituyen la totalidad de la población de referencia. Los objetivos son la comparación de las habilidades combinatorias de los padres, cuando los mismos padres son usados como probadores y la identificación de los híbridos de más alta producción. Así, el mayor interés, es estimar los efectos de habilidad combinatoria y obtener desviaciones estándares para probar las diferencias entre los efectos.

- **Modelo II (aleatorio):** Los progenitores son considerados como una muestra al azar de una población, y las conclusiones no son hechas sobre los progenitores individuales de la muestra, sino sobre la población de referencia, de donde se tomó la muestra. El mayor interés es estimar los componentes genéticos y ambientales de varianzas de la población de interés

2.3 Mejora genética de la habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)

El rango de variabilidad disponible en las habichuelas se debe en gran parte a décadas de trabajo de mejoramiento, en el que se han desarrollado programas de cruzamiento para características tales como: morfología de la vaina y contenido de fibra, coloración de la vaina, hábito de crecimiento, tolerancia al estrés abiótico, resistencia a estrés biótico y otras características (Singh, 2001). El mejoramiento del cultivo de habichuela ha estado enfocado principalmente a desarrollar variedades con alto rendimiento y calidad.

Los principales logros de mejoramiento de la habichuela han sido: la modificación del hábito de crecimiento de la planta, las cuales eran de tipo indeterminado trepador (tipo IV), pero actualmente la mayoría de los cultivares comerciales pertenecen al hábito de crecimiento

determinado arbustivo (tipo I); la precocidad un rasgo económicamente importante que proporciona un mecanismo de escape parcial al estrés; el color de la vaina en la que la mayoría de los cultivares de habichuela poseen vainas de color verde y su intensidad y brillo van desde el verde claro al oscuro, pero también se encuentran de color amarillo (cera) y púrpura/rojo; el índice o forma de la sección transversal de la vaina en donde los cultivares de habichuela son de forma ovalada a redonda porque estas vainas son más carnosas y tienen una mayor durabilidad para el transporte; la forma de la vaina puede ser recta, curva, en forma de anzuelo o en forma de S; presencia o ausencia de fibra en la vaina de habichuela (Singh & Singh, 2015).

La información sobre el control genético de caracteres, vinculado a la calidad de las vainas en habichuela, es escasa en la literatura. El conocimiento de la naturaleza y magnitud de los efectos genéticos que controlan un carácter es esencial para el proceso de selección y para conocer el comportamiento de las generaciones segregantes (Cruz *et al.*, 2004). Durante la ejecución del programa de mejoramiento se hace necesario tener en cuenta los métodos a seguir o el tamaño de la población a realizar. Por tanto, es necesario invertir en programas que puedan favorecer a la generación de genotipos superiores, aumentando los beneficios económicos para los agricultores.

Abou Sen, (2020). Evaluó en el Centro de Investigación Agrícola (Egipto), en las temporadas de verano de 2016 y 2017, seis genotipos de soja (*Glycine max* L. Merrill) y nueve caracteres agronómicos relacionados con el rendimiento de semillas (fecha de floración, fecha de madurez, altura de la planta, número de ramas por planta, número de vainas por planta, número de semillas por planta, número de semillas por vaina, peso de 100 semillas y rendimiento de semillas por planta). En 2016, los seis genotipos de soja se utilizaron como progenitores en un cruzamiento dialélico. El análisis genético estadístico empleado fue el método 2 modelo 1 de Griffing. En el 2017, se realizaron los experimentos para evaluar el potencial de rendimiento y comportamiento agronómico de los híbridos F1 y sus progenitores. Los resultados del análisis de varianza mostraron que los cuadrados medios para genotipos, capacidad combinatoria y específica fueron altamente significativos para todos los rasgos estudiados. La línea parental L75-6648 fue la mejor de los padres probados en fechas de floración y madurez. Además, los cruzamientos Giza111 x Giza21 y L75-6648 x Giza21, exhibieron valores medios más bajos para estos rasgos. El parental

L75-6648 así como los cruzamientos L75-6648 x Giza111 y Toano x Giza111, eran más altos que sus padres. Para las variables número de vainas y semillas por planta, los padres Giza111 y Giza21, así como los cruzamientos Pershing x Giza111 y Holladay x Giza21 se encontraron valores más altos para el número de vainas y semillas por planta. Para la variable rendimiento de semillas por planta, los dos padres, Giza21 y Giza111 obtuvieron los valores más altos para este rasgo. Los cruzamientos Pershing x Giza111, Toano x Giza111, Holladay x Giza21 y Giza111 x Giza21 dieron los valores más altos de rendimiento de semilla por planta. La variedad parental Giza111 (P5) dio efectos negativos significativos (gi) para las fechas de floración y madurez.

Da Silva *et al.*, (2020). Evaluaron el comportamiento agronómico y la heterosis de los genotipos de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) mediante los cruzamientos dialélicos entre dos cultivares (IPR Uirapuru e IPR Campos Gerais) y cinco variedades locales (BGU-1, BGU-7, BGU-13, BGU-36 y BGU-36). Se empleó la Metodología de Griffing Método 4. Los tratamientos fueron evaluados en condiciones de invernadero en un diseño de bloques completos al azar con diez réplicas. Se evaluaron las características: número promedio de días de emergencia, número de días de floración, altura promedio de inserción de la primera vaina, altura final promedio de plantas, tallo promedio diámetro, longitud longitudinal media de las vainas, número medio total de vainas por planta, número medio de semillas por vaina, número medio de semillas por planta, peso medio de las semillas y producción de cereales. Con base en el conjunto de análisis realizados y las características evaluadas, se pudo concluir que, para el aumento de producción, las combinaciones compuestas por los padres IPR Uirapuru x BGU-1, IPR Uirapuru x BGU-6, BGU-7 x BGU-1, BGU -7 x BGU-36, BGU-1 x BGU-36, BGU-25 x BGU-36 y BGU-13 x BGU-36 mostraron magnitudes heteróticas positivas siendo las más prometedoras para proporcionar líneas altamente productivas.

Owusu *et al.*, (2020). Determinaron la HCG y HCE, la heredabilidad y el avance genético, para componentes de rendimiento y rasgos de madurez en caupí (*Vigna unguiculata* L.). Se evaluaron cinco genotipos de caupí, IT86D-610, SARC 1-57-2, Sanzi-Nya, Padi-Tuya y Songotra, y sus progenies. El análisis genético estadístico empleado fue el Modelo 1 Método 1 de Griffing. Las variables evaluadas fueron: número de días a floración (DFF), número de días de madurez de la vaina (DTM), rendimiento de grano, altura de la planta (cm) en la floración (PHF), número de ramas en madurez (NBM), número de vainas por planta (NPPLT), número de semillas por vaina (SPOD), longitud de la vaina (PODL), peso

de cien semillas (HSWT), rendimiento de vainas (PYLD), rendimiento de grano por parcela (GYLD), peso promedio de vainas y semillas cosechadas. Los resultados indicaron que la HCG fue predominante durante varios días hasta el 90% de madurez de la vaina, altura de la planta en la madurez y peso de cien semillas. Esto mostró que los genes con efectos aditivos condicionaban estos rasgos. Los genotipos *Padi-Tuya*, *Songotra* e IT86D-610 se identificaron como buenos combinadores generales para el rendimiento de grano, mientras que *Sanzi-Nya* se identificó como un combinador general para desarrollar variedades de caupí de duración extra temprana. Los cruzamientos *Songotra* × *Sanzi-Nya*, SARC-1-57-2 × IT86D-610, *Songotra* × SARC-1-57-2 y *Padi-Tuya* × *Songotra* se identificaron como buenos combinadores específicos para días a floración, longitud de vaina, vainas por planta, rendimiento de vaina, rendimiento de grano y semillas por vaina.

Gomes *et al.*, (2019). Evaluaron 12 genotipos de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) mediante cruces dialélicos aplicando el Método 2 de Griffing. Los rasgos evaluados fueron: peso de la vaina, longitud, ancho y grosor, número de semillas y peso de la semilla. Los resultados mostraron diferencias significativas entre genotipos para la mayoría de las variables, lo que indicó variabilidad genética entre las líneas de habichuela. Los genotipos que fueron los más adecuados para rendimiento fueron las líneas: Top Seed Blue Line, UENF 1445, UENF 7-20- 1 y UENF 7-10-1. Los híbridos con mayores estimaciones de habilidad combinatoria específica para los rasgos evaluados fueron: L3 (línea azul de la semilla superior) × L18 (UENF 9-24-2), y L12 (UENF 7-14-1) × L1 (UENF 1445), lo que sugirió una alta probabilidad de obtener genotipos superiores.

Arunga y Van Rheenen (2010). Estudiaron la habilidad combinatoria en tres variedades de habichuela (Amy, Monel y Morlane) y dos variedades de frijol (GLP 20 y GLPX 92). Seis características morfológicas y agronómicas fueron estudiadas (días a florecimiento, altura, número de vainas por planta, longitud de la vaina, peso de las vainas por planta, diámetro de la vaina) para investigar su acción genética y habilidades combinatorias, para ello emplearon la metodología de Hayman y el Método 1 de Griffing -Modelo 1. Los efectos genéticos aditivos predominaron para todos los caracteres excepto para peso de la vaina. Estimaciones de HCG, HCE y los efectos recíprocos sugirieron que los mejores progenitores fueron Amy para el diámetro de la vaina, Morlane para la longitud de la vaina y GLP 20 para el peso de la vaina.

Zdravković *et al.*, (2005). Emplearon seis cultivares diferentes de habichuela (Supenor, Darija, Grinkrop, Palanačka rana, Šumadinka y Zora), evaluaron el carácter altura de la primera vaina y emplearon el análisis dialélico de Griffing (1956) Método 2 Modelo 1, para el análisis de habilidades combinatorias. Los resultados mostraron de dominancia intermedia a sobredominancia, para ambas generaciones (F1 y F2). El análisis de la habilidad combinatoria mostró tanto la influencia de los efectos genéticos aditivos como los dominantes.

Silva *et al.*, (2004) emplearon cinco accesiones divergentes de habichuela (UENF1429, UENF1432, UENF1442, UENF1445 y UENF1448) y sus diez híbridos. Evaluaron la herencia de cinco caracteres morfoagronómicos (número promedio de vainas por planta, peso promedio de vainas por planta, número promedio de semillas por vaina, altura promedio de la inserción de la primera vaina, número de días para florecer), utilizando la metodología de Hayman (1954). Los resultados demostraron que los efectos aditivos eran predominantes para el peso promedio de vainas por planta, el número promedio de semillas por vaina, la altura promedio de la inserción de la primera vaina y el número de días para la floración, mientras que los efectos no aditivos fueron más importantes para número promedio de vainas por planta. La interacción alélica fue una sobredominancia para el número de vainas por planta, mientras que la dominancia parcial controla la expresión de los otros caracteres.

De Carvalho *et al.*, (1999). Evaluaron cuatro cultivares de habichuela (Alessa, Andra, Cota y Cascade), en un diseño dialélico Método 2 Modelo 1 de Griffin. Los caracteres evaluados fueron: Número total de vainas, Peso total de las vainas, Longitud de la vaina, Diámetro promedio de la vaina, días a inicio de floración, días a terminación de la floración, Contenido de fibra de las vainas y Altura de la planta. Verificaron la importancia de la habilidad combinatoria específica en cada uno de los caracteres estudiados indicando que la epítasis y, o efectos de dominancia estaban involucrados en el control genético para el número de vainas, diámetro de la vaina, y número de días a inicio de la floración. Para todos caracteres evaluados, 'Cota' fue considerado el mejor parental. Para rendimiento, dos híbridos, 'Alessa' x 'Cascade' y 'Cota' x 'Cascade' mostraron los mejores resultados.

Singh y Saini (1982). Estudiaron la habilidad combinatoria en un cruce dialélico 7x7 de habichuela. El análisis de varianza mostró diferencias significativas en los progenitores e

híbridos para las características altura de la planta, longitud de la vaina, número de vainas por planta, número de semillas por vaina, peso de 100 semillas, rendimiento de semilla por planta y contenido de proteína excepto para diámetro de la vaina en los híbridos. Las varianzas de la habilidad combinatoria general y específica fueron altamente significativas para todas las características, lo cual indica la participación de ambos tipos de acciones génicas. Sin embargo, en general, la varianza de la habilidad combinatoria general fue más alta en magnitud que la habilidad combinatoria específica para todas las características excepto para contenido de proteína.

Hamad (1975). Uso el análisis dialélico con cinco cultivares de habichuela (Green Isle, Tempo, Bush Lake 274, GalaGreen y Cascade), los cruzamientos se hicieron en todas las posibles combinaciones (no se incluyeron recíprocos). Los caracteres evaluados fueron: número de vainas por planta, peso promedio individual vaina, número de días a floración, altura de la planta, rendimiento, longitud de la vaina e incidencia de la cavitación interlocular. La varianza genética aditiva predominó para altura de la planta, cavitación interlocular y número de días a floración. La varianza de dominancia varió significativamente de cero para todos los caracteres excepto para altura planta y cavitación interlocular. Se observó sobredominancia para rendimiento, número de vainas y peso individual de vainas, y dominancia parcial para el número de días a floración, la altura de la planta y la cavitación interlocular.

Dickson (Dickson, 1967). Empleo la Metodología de Hayman para evaluar la herencia de los caracteres: número de vainas por planta, número de semillas por planta, número de semillas en cinco vainas, longitud de la vaina, número de días a florecimiento, altura de la planta, y ancho de la planta en la F₂, en siete variedades diferentes de habichuela (Wade, Earligreen, Earliwax, Streamliner, Harvest King, Slendergreen, Tendercrop). Los cruzamientos Earligreen x Tendercrop y Earliwax x Slendergreen no fueron exitosos. De los resultados obtenidos de esta investigación se logró determinar que la varianza genética aditiva fue predominante para todos los caracteres con excepción altura y anchura de la planta. El número de vainas por planta mostró cierta dominancia, con genes recesivos que contribuyeron con un alto número de vainas. La herencia del número de semillas por planta y por vaina dio lugar a interacciones en dos variedades (Earligreen y Slendergreen), pero sin estas dos variedades un simple sistema aditivo era aparente. La sobredominancia para

precocidad en florecimiento fue influenciada por la herencia del número de días a florecimiento. Los resultados indicaron que los mejores padres para los caracteres estudiados fueron Earligreen y Slendergreen.

3. Materiales y Métodos

3.1 Material Genético

Se emplearon cuatro líneas de habichuela de la colección mundial de frijol de la Unidad de Recursos Genéticos del Centro Internacional de Agricultura Tropical (URG-CIAT) previamente seleccionadas por el Programa de Hortalizas de la Universidad Nacional de Colombia- Sede Palmira y los cultivares comerciales Blue Lake (Ferry) y UNAPAL -Milenio de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira (Tabla 3-1).

Tabla 3-1. Líneas de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) utilizadas como progenitores en el cruzamiento dialélico .

No.	Líneas Código CIAT	Origen ^a	Nombre Común de la línea
1	G17723	USA	Lago Azul
2	G23956	CHI	Beijing Gun Dou
3	G20400	CHI	Chia-Ssu- Chi-Tou
4	G18212	SPN	B.G-2189
5	G16806	SWL	PII164096
6	G51158	COL	UNAPAL Milenio

^a USA= Estados Unidos; CHI= China; CLB= Colombia; SPN=España; SWL= Switzerland-Suiza

3.2 Localización

El trabajo se realizó en dos etapas, la primera consistió en la obtención de los híbridos F1, la segunda etapa estuvo relacionada con la evaluación, en dos ambientes, de los progenitores y sus respectivos híbridos F1. La primera etapa se llevó a cabo en el segundo semestre del 2018 en la granja Mario González Aranda (MGA), ubicada en el municipio de Palmira (Valle), a 03° 30' 26.8" latitud norte y 76° 18' 47.6" longitud oeste, a 1000 msnm, con una temperatura media de 18 - 37 °C, 77% de humedad relativa. La segunda etapa se desarrolló en el segundo semestre 2019 y primer semestre de 2020 en el Centro Experimental de la Universidad Nacional de Colombia - Sede Palmira (CEUNP), localizado en la vereda el Carmelo del municipio de Candelaria (Valle del Cauca) a 3° 25' 34" latitud norte y 76° 25' 53" de longitud oeste del meridiano Greenwich, a 975 msnm, con una temperatura media de 23 - 25 °C, 80% de humedad relativa y una precipitación media anual de 950 mm. El suelo predominante es vertisol, presenta textura franco-arcillosa, pH casi neutro (6.8), materia orgánica (0.46 g 100g⁻¹), es rico en fósforo (63.21 mg kg⁻¹), calcio (20.16 cmol kg⁻¹) y potasio (0.41 mg kg⁻¹) (Laboratorio de Química Analítica Agrosavia).

3.2.1 Primera Etapa: Formación de la población dialélica

Los cruzamientos se realizaron en condiciones de campo en la granja Mario González Aranda (MGA). Los seis progenitores se cruzaron en un esquema dialélico sin recíproco, con la consecuente obtención de quince híbridos F1. No se emplearon los cruzamientos recíprocos porque el efecto materno no es la principal causa de la variación en la mayoría de los caracteres evaluados en la presente investigación (Nienhuis & Singh, 1986). Tabla 3-2.

Tabla 3-2. Esquema de los cruzamientos dialélicos con seis progenitores seleccionados, sin incluir recíprocos. Palmira, 2018- II.

Progenitores	1	2	3	4	5	6
1.G17723	X _{1.1}	X _{1.2}	X _{1.3}	X _{1.4}	X _{1.5}	X _{1.6}
2.G23956		X _{2.2}	X _{2.3}	X _{2.4}	X _{2.5}	X _{2.6}
3.G20400			X _{3.3}	X _{3.4}	X _{3.5}	X _{3.6}
4.G18212				X _{4.4}	X _{4.5}	X _{4.6}
5.G16806					X _{5.5}	X _{5.6}
6.G51158						X _{6.6}

Las semillas híbridas se obtuvieron mediante polinizaciones artificiales, realizadas por la mañana (06:00 a 11:00 am) para aumentar el rendimiento obtenido en los cruzamientos. Los cruzamientos se produjeron mediante la técnica de hibridación sin emasculación del botón floral:

La técnica consiste en abrir el botón floral madre por la sutura del estandarte con unas pinzas rectas de punta fina, cuando este se encuentre cerca de la anthesis, condición que se caracteriza por la hinchazón del botón floral. Luego se selecciona una flor recientemente abierta que va a servir como progenitor masculino se separa el estigma y se frota con el estigma del botón floral abierto. Los dos estigmas se dejan dentro del botón para asegurar la fecundación. El botón floral se cerró y se identificó mediante un etiquetado. La semilla híbrida se recolectó una vez que la vaina logró su maduración total, así como el amarillamiento total y secamiento (Campos et al., 1977)

3.2.2 Segunda etapa: Evaluación de la población dialélica

Los seis progenitores como sus quince híbridos F1 resultantes del cruzamiento dialélico se establecieron en el II semestre del 2019 y I semestre 2020, en el centro experimental de la Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira (CEUNP). Se formó el semillero con todos los genotipos de la población dialélica, para cada semestre. Las semillas fueron tratadas con fungicidas y se sembraron en bandejas plásticas en substrato de turba con dos semillas por alveolo. El trasplante a campo se realizó cuando las plántulas presentaron desarrollo radical. La cantidad de fertilizante se aplicó según los requerimientos del área del cultivo. El requerimiento hídrico fue suplido por la aplicación de riego por goteo, igualmente el manejo de malezas y controles fitosanitarios se realizaron según la necesidad del cultivo.

3.2.2.1 Diseño Experimental

La población dialélica se sembró en un diseño experimental de bloques completos al azar, con cuatro repeticiones y ocho plantas por unidad experimental de las cuales se evaluaron individualmente las cuatro centrales. La distancia entre surcos fue de 1.50 m y entre sitios

de 1.00 m, para una densidad total de 672 plantas en un área total de aproximadamente 4875 m² en cada semestre.

3.3 Variables Evaluadas

Las variables evaluados correspondieron a características cualitativas y cuantitativas y fueron medidas según los protocolos propuestos en la lista de descriptores del IPGRI (Internacional for Plant Genetic Resource Intitute) actualmente denominado Bioversity International (IBPGR, 2001).

3.3.1 Variables cualitativas

- Hebra de la vaina (HDV): En la tercera semana después de la antesis, se evaluó la presencia de fibras en la sutura, según la escala subjetiva (1 = ausencia y 9 = presencia elevada de fibras).
- Cavitación interocular (CI): Se cortó la sección longitudinal de tres a cuatro vainas en cuatro trozos y se calificó cada vaina en una escala de 1-5 (1= pequeña o no presencia cavitación y 5= más severa cavitación basada en la frecuencia y tamaño de cavidad).
- Corte transversal de la vaina (CTV): De acuerdo con una escala se evaluó la forma en la sección transversal de la vaina.

Figura 3-1: Formas sección transversal de una vaina de Habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)



Fuente: Servicio Nacional de Inspección y Certificación de semillas (2017)

3.3.2 Variables cuantitativas

Las variables se midieron en función de la etapa fenológica de la planta de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.):

- Días a floración (DAF). Días transcurridos desde la siembra hasta que el 50% de las plantas de la parcela presentan la primera flor abierta
- Días a cosecha (DAC). Días entre siembra y cosecha.
- Número de vainas por planta (NVP): Se contaron todas las vainas que contenían por lo menos una semilla viable en cada planta muestreada.
- Número de semillas por vaina (NSV): Es la media del número de semillas por vaina de 20 vainas, no contabilizando los granos abortados
- Longitud de Vaina (LDV): Se tomaron 10 vainas aleatoriamente y se midió su longitud en centímetros, desde su inserción en el pedicelo hasta el extremo libre del ápice.
- Peso promedio de la vaina (PPV): Cociente entre el peso total de vainas por planta y el número total de vainas por planta en gramos.
- Producción de vaina en kg planta⁻¹ (PPP)

3.4 Análisis estadístico y genético

3.4.1 Análisis estadístico

Con la información obtenida en cada ambiente de evaluación se realizó el análisis de varianza combinado (Tablas 3-3 y 3-4) para cada carácter, empleando el software Genes (Cruz, 2020). En los caracteres donde el análisis de varianza detectó diferencias significativas, se le realizó una prueba de comparación de medias con la prueba de diferencia mínima significativa (DMS) con un nivel de significancia de $p \leq 0,05$, como valor de comparación entre los promedios de los genotipos de la población dialélica.

Para las pruebas de significancia en el análisis de varianza combinado los efectos de genotipos y ambientes se consideraron fijos, en este caso para la prueba de F de la fuente de variación ambiente se utilizó como denominador el cuadrado medio de la fuente de variación repeticiones/ambientes; para genotipos e interacción genotipo x ambiente se utilizó como denominador el cuadrado medio del error experimental combinado (Tabla 3-3).

El modelo estadístico asociado al diseño experimental utilizado que explica el comportamiento de cualquier genotipo en los diferentes ambientes de evaluación fue:

$$Y_{ijk} = \mu + G_i + A_j + GA_{ij} + B/A_{jk} + e_{ijk} \quad (1)$$

Donde:

Y_{ijk} = Respuesta del i-ésimo genotipo en el j - ésimo ambiente y el k-ésimo repetición.

μ = Media general del experimento.

G_i = Efecto del i-ésimo genotipo (i: 1, 2, ..., g).

A_j = Efecto del j-ésimo ambiente (j: 1, 2, ..., a).

GA_{ij} = Efecto de la interacción entre el i-ésimo genotipo y el j-ésimo ambiente

B/A_{jk} = Efecto de la k-ésima repetición dentro del j-ésimo ambiente
(k=1,2,...,r)

e_{ijk} = Error experimental asociada a la observación (ijk).

Tabla 3-3. Esquema del análisis de varianza combinado para el estudio de los caracteres relacionados con producción y calidad de la vaina de habichuela

Fuentes de Variación FV	Grados de Libertad ¹ GL	Cuadrados Medios CM	Esperanzas de Cuadrados Medios ² E(CM)	F
Bloques / A	(b-1) a	CM5	$\sigma^2 + g \sigma^2_b$	
Ambientes (A)	(a-1)	CM4	$\sigma^2 + g \sigma^2_b + gr \phi_a$	CM4/CM5
Genotipos (G)	(g-1)	CM3	$\sigma^2 + ar \phi_g$	CM3/CM1
G x A	(g-1) (a-1)	CM2	$\sigma^2 + r \phi_{g \times a}$	CM2/CM1
Error	a (b-1) (g-1)	CM1	σ^2	

¹ a = número de ambientes; b = número de repeticiones; y g = número de genotipos evaluados.

² σ^2 =Varianza; ϕ = componentes cuadráticos -efectos

Fuente: McIntosh (1983)

3.4.2 Análisis Genético

3.4.2.1 Estimación de habilidades combinatorias

Para estimar los efectos de la habilidad combinatoria general y la habilidad combinatoria específica, se usó la metodología de Griffing (1956), Método 2 (incluye progenitores y sus cruzamientos) Modelo 1 (efectos fijos). Los análisis se realizaron utilizando el software Genes (Cruz, 2020). La estructura del análisis de varianza y esperanzas de cuadrados medios se presenta en la tabla 3-4.

El análisis de varianza combinado asociado al modelo lineal que explica el comportamiento de cualquier genotipo en los diferentes ambientes de evaluación fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + A_l + B/A_{kl} + GA_{ijl} + gA_{il} + sA_{ijl} + e_{ijkl} \quad (2)$$

Donde:

Y_{ijkl} = Valor observado del ij-ésimo cruzamiento o progenitor en la k-ésima repetición del l-ésimo ambiente

μ = Efecto de la media general del experimento.

g_i = Efecto de HCG del i-ésimo progenitor

g_j = Efecto de HCG del j-ésimo progenitor

s_{ij} = Efecto de HCE del cruzamiento entre el i-ésimo progenitor y el j-ésimo progenitor

A_l = Efecto del l-ésimo ambiente

GA_{ijl} = Efecto de la interacción entre el ij-ésimo genotipo y el l-ésimo ambiente

gA_{il} = Efecto de la interacción de HCG del i-ésimo progenitor en el l-ésimo ambiente

sA_{ijl} = Efecto de la interacción de HCE del cruzamiento entre el i-ésimo progenitor y el j-ésimo progenitor en el l-ésimo ambiente

e_{ijkl} = Efecto del error experimental asociado a la ijkl-ésima observación.

Tabla 3-4. Esquema del análisis de varianza combinado de la habilidad combinatoria - Método 2 Modelo 1 de Griffing (1956)

Fuentes de Variación FV	Grados de Libertad ¹ GL	Cuadrados Medios CM	Esperanzas de Cuadrados Medios ² E(CM)
Genotipo	(g-1)		
HCG	(p-1)	CM3	$\sigma^2 + (p+2) \phi_{hcg}$
HCE	p (p-1)/2	CM2	$\sigma^2 + \phi_{hce}$
Error	(b - 1) (g - 1)	CM1	σ^2

¹ b = número de repeticiones; g = número de genotipos evaluados; p= número de progenitores.

² σ^2 =Varianza; ϕ = componentes cuadráticos -efectos

Para determinar la contribución de los efectos de habilidad combinatoria en la variabilidad encontrada, la fuente de variación genotipos, se desglosa en la suma de cuadrados de los componentes de HCG y HCE.

3.4.2.2 Estimación de los componentes y parámetros de la variación genética

Con los promedios de los genotipos en las dos localidades se realizó el análisis genético, utilizando la metodología de Hayman (Hayman, 1954, 1958). Los análisis se realizaron utilizando el software Genes (Cruz, 2020).

Para el desarrollo de la metodología se tuvo en cuenta la jerarquía de los cálculos, Vallejo, *et al.*, (2016) , así:

- I. Componentes Genéticos asociados a las medias, varianzas y covarianzas de la tabla dialéctica
 - Varianza de las medias genotípicas de los n progenitores (V_{olo})

$$V_{olo} = (1/p - 1) \left[\sum_i X_{ii}^2 - \left(\sum_j X_{ii} \right)^2 / p \right] \quad (3)$$

- Varianza de la progenie (V_i)

$$V_i = (1/p - 1) \left[\sum_j X_{ij}^2 - \left(\sum_j X_{ij} \right)^2 / p \right] \quad (4)$$

- Media de las V_i (V_{ii})

$$V_{ii} = (1/p) \sum_i V_i \quad (5)$$

- Covarianza entre los valores de los genotipos parentales y los de sus cruzamientos (W_i)

$$W_i = (1/p - 1) \left[\sum_j X_{ii} X_{ij} - \left(\sum_j X_{ii} \sum_j X_{ij} \right) / p \right] \quad (6)$$

- Media de las W_i (W_{oio})

$$W_{oio} = (1/p) \sum_i W_i \quad (7)$$

- Varianza de las medias de las líneas (V_{oi})

$$V_{oi} = (1/p - 1) \left[\sum_i X_i^2 - \left(\sum_i X_i \right)^2 / p \right] \quad (8)$$

- Diferencia entre la media general de la tabla dialéctica y la media de las líneas parentales ($(M_{ii} - M_{io})^2$)

$$(M_{ii} - M_{io})^2 = (1/p) \left[\left(\sum_i X_{ii} \right) - \left(\sum_i X_i \right) / p \right]^2 \quad (9)$$

- II. Se verificó si los resultados se ajustaban al modelo aditivo-dominante, a través de tres pruebas: a) análisis de varianza o prueba de homogeneidad de los valores ($W_i - V_i$), los valores de $W_i - V_i$ debían ser constantes e iguales a $(D - H_1)/4$ para continuar con la metodología, si el efecto de los tratamientos era significativo había indicios de interacción alélica; b) análisis de regresión lineal de W_i en V_i , probando la significancia del coeficiente de regresión β ($H_0: b = 1$ vs $H_a: b \neq 1$), la regresión de W_i en V_i debía resultar en un coeficiente de regresión no significativamente diferente de uno ($b=1$). Si $b \neq 1.0$,

se asumía la existencia de efectos epistáticos significativos, en éste caso, no se realizaba este análisis; c) prueba (t^2) rotación de W_i en el eje V_i , $\beta = b-1=0$ ($H_0: b = 0$ vs $H_a: b \neq 0$), se esperaba que β no difiera de 0 (cero), el valor no significativo de la prueba t^2 también confirmaba la ausencia de interacción no alélica y, por lo tanto, los genes serían independientes en su acción para la asociación aleatoria. Para el análisis de regresión lineal de los W_i en V_i , se empleó el modelo lineal simple:

$$W_i = a + bV_i \quad (10)$$

$$V_i = (W_i - a)/b \quad (11)$$

y se construyó la parábola limitante

$$W_i^2 = V_{olo} \cdot V_i \quad (12)$$

$$W_i = \pm [V_{olo} (W_i - a)/b]^{1/2} \quad (13)$$

III. Estimación de los componentes y parámetros genéticos de variación:

a. Componentes genéticos de variación

- Varianza genética aditiva (D)

$$D = V_{olo} - E \quad (14)$$

- Varianza genética dominante con efectos positivos (H_1)

$$H_1 = V_{olo} - 4W_{oloi} + 4V_{ili} - (3p - p) E/p \quad (15)$$

- Varianza genética dominante con efectos negativos (H_2)

$$H_2 = 4V_{ili} - 4V_{oli} - 2E \quad (16)$$

- Frecuencias relativas de genes dominantes y recesivos en la población parental (F)

$$F = 2V_{olo} - 4W_{oloi} - 2(p - 2) E/p \quad (17)$$

- Varianza genética dominante (h^2)

$$h^2 = 4(M_{li} - M_{lo})^2 - 4(p - 1)E/p^2 \quad (18)$$

b. Parámetros genéticos

- Grado medio de dominancia (g.m.d):

$$g.m.d = (H_1/D)^{1/2} \quad (19)$$

- Proporción de genes con efectos positivos y negativos en los progenitores

$$H_2/4H_1 \quad (20)$$

- Proporción de alelos dominantes y recesivos en los progenitores

$$Relación\ dom\ y\ rece = \sqrt{4DH_1} + F\sqrt{4DH_1} - F \quad (21)$$

- Número de genes o bloques génicos que controlan el carácter y exhiben dominancia en los progenitores

$$h^2/H_2 \quad (22)$$

- Heredabilidad en sentido estrecho

$$h_e = \frac{1/2D + 1/2H_1 + 1/2H_2 - 1/2F}{1/2D + 1/2H_1 + 1/4H_2 - 1/2F + E} \quad (23)$$

- Heredabilidad en sentido amplio

$$h_a = \frac{1/2D + 1/2H_1 - 1/4H_2 - 1/2F}{1/2D + 1/2H_1 - 1/4H_2 - 1/2F + E} \quad (24)$$

4. Resultados y Discusión

4.1. Evaluación de caracteres cualitativos

La tabla 4-1 muestra la Frecuencia de progenitores e híbridos F1 para tres caracteres de calidad en habichuela (*P. vulgaris* L) como son: Corte transversal de la vaina (CTV), hebra de la vaina (HDV) y cavitación interocular (CI).

Para el carácter CTV, los progenitores mostraron una marcada variabilidad, los genotipos 1(Blue Lake) y 6 (Unapal milenio) mostraron cortes transversales de tipo circular y los demás progenitores presentaron cortes de tipo ovalado y cordado. Los híbridos también mostraron una marcada variabilidad para este carácter en donde los cruzamientos 1x2, 1x3, 1x6, 2x6, 4x5 y 4x6 presentaron cortes de tipo circular. De acuerdo, con el corte de la sección transversal de la vaina existen los tipos, circular y plana. Las vainas de habichuela en forma de corazón (Cordada) generalmente se clasifican con el grupo circular, y las ovaladas se consideran planas (Wade, 1937). El carácter cualitativo relacionado con corte de la sección trasversal de la vaina presentó grandes diferencias en el patrón de variación, así el corte de sección trasversal estaría controlado por un único gen, donde la forma circular o redonda $Ea-$ y $Eb-$ es dominante sobre la forma plana recesivo $ea-$ y $eb-$ (Tschermak, 1916). Los resultados mostraron unas probables proporciones en las poblaciones F1, acordes al modelo simple de un gen dominante, aunque se recomienda a futuro verificar con las poblaciones segregantes la aceptación o rechazo de la hipótesis. Para una buena aceptación del producto en el mercado, la sección transversal debe ser circular o redonda porque estas vainas son más carnosas y tienen una mayor durabilidad en el transporte, una sección transversal algo aplanada se considera como de menor calidad debido a las costumbres y gustos de los consumidores (ICONTEC, 2001).

Al evaluar la presencia o ausencia de hebras en las vainas de habichuela (HDV), se encontró una pequeña variabilidad entre los progenitores en donde los genotipos 1(Blue

Lake) y 6 (Unapal milenio) mostraron ausencia de hebras en las vainas y los demás progenitores mostraron su presencia. Los híbridos también mostraron una pequeña variabilidad para este carácter, los cruzamientos 1x2, 1x3, 2x6, 3x6 y 5x6, mostraron ausencia de hebras en la vaina, probablemente del resultado de la acción de un gen dominante St-, por lo que es posible tener dos tipos genéticos de ausencia de hebras en la vaina: StSt y Stst; mientras que el único posible genotipo para presencia de hebras es stst. Un cruzamiento de StSt por stst explicaría los resultados obtenidos Stst, lo cual coincide con lo encontrado por Emerson (1904) y Wellensiek (1922). Para los cruzamientos 1x4 y 4x6, que no pueden ser explicados por la hipótesis de un simple gen, se requiere de la presencia de dos genes que den indicios de complementariedad (Currence, 1930). La hipótesis asume, un factor dominante que indica la ausencia de hebras en la vaina, y un segundo factor, cuando está presente, inhibe la acción del primer factor. El factor para ausencia de hebras está indicado por S y el factor inhibidor se denomina T. Suponiendo estos dos factores, es posible tener tres tipos genéticos de vainas con hebras: TTSS, TTss y ttss; mientras que el único posible genotipo para ausencia de hebras es ttSS. Un cruzamiento de TTss por ttSS, explicaría los resultados obtenidos en 1x4 y 4x6. El carácter hebras en la sutura de la vaina de habichuela ha sido objeto de análisis genético desde principios del siglo XX en donde diferentes investigadores han propuesto diferentes modelos de herencia cualitativa (Currence, 1930; Drijfhout, 1978, 1970; Emerson, 1904; Joosten, 1927; Prakken, 1934; Wellensiek, 1922). Los resultados de la presente investigación se ajustan a dos diferentes modelos de herencia propuestos por los investigadores, la diferencia en los resultados puede deberse a la divergencia en los progenitores utilizados, pero puede estar relacionada en parte con el sistema de medición o clasificación de las vainas. No se tuvieron en cuenta las poblaciones segregantes, por lo que se recomienda para una mayor claridad y validez de las hipótesis propuestas realizar estudios con los segregantes obtenidos en posteriores cruzamientos.

Para el carácter Cavitación interlocular (CI), los progenitores no presentaron variabilidad para este carácter, todos los genotipos mostraron ausencia de cavitación interlocular en las vainas de habichuela. Los híbridos no presentaron casi nada de variación, posiblemente debido a que los progenitores no eran variables y por tanto los híbridos no lo fueron, con excepción de los cruzamientos 1x6 y 4x6 los cuales presentaron formación de cavidades entre los lóculos de las semillas, resultados que pueden estar relacionados con un control

genético de un gen simple y con respecto a las excepciones encontradas pudo ser debido a un posible error en la clasificación de las vainas. Aunque es un carácter poco estudiado Hamad (1975) y Leal *et al.*, (1982) consideraron que el sistema genético que lo controla parecía ser poligénico y principalmente aditivo por lo que se recomienda realizar un análisis cuantitativo del carácter. La formación de cavidades entre los lóculos de las semillas es un problema grave que disminuye la calidad del producto, provocando desprendimiento de las vainas durante la cocción, enlatado y congelación, además de producir vainas mal formadas.

Tabla 4-1. Frecuencia de progenitores e híbridos (F1) de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L), relacionado con tres caracteres de calidad en vainas.

Progenitores	Caracteres ⁽¹⁾		
	CTV	HDV	CI
1. G17723	4	1	1
2. G23956	2	9	1
3. G20400	3	9	1
4. G18212	2	9	1
5. G16806	3	9	1
6. G51158	4	1	1
Híbridos F1			
7. (1 x 2)	4	1	1
8. (1 x 3)	4	1	1
9. (1x 4)	2	9	1
10. (1 x 5)	3	1	1
11. (1 x 6)	3	1	5
12. (2 x 3)	3	9	1
13. (2 x 4)	2	9	1
14. (2 x 5)	3	9	1
15. (2 x 6)	4	1	1
16. (3 x 4)	2	9	1
17. (3 x 5)	3	9	1
18. (3 x 6)	3	1	1
19. (4 x 5)	4	9	1
20. (4 x 6)	4	9	5
21. (5 x 6)	3	1	1

⁽¹⁾ Corte transversal de la vaina (CTV): 1- Elíptica, 2- Oval, 3- Cordada, 4- Circular, 5- en forma de ocho; Hebra de la vaina (HDV): 1- Ausencia, 9- Presencia elevada de fibras; Cavitación interlocular (CI): 1- Pequeña o no presencia cavitación, 5- más severa cavitación basada en la frecuencia y tamaño de cavidad.

De acuerdo con la Norma Técnica Colombiana NTC 1253, para una buena aceptación de las vainas de habichuela en el mercado estas deben cumplir con una serie de requisitos, para este proyecto se destacan corte transversal redondo, vainas desprovistas de fibra, sin protuberancias (ICONTEC, 2001). Dado lo anterior, se puede inferir que solo dos progenitores (Blue Lake y Unapal Milenio) y tres híbridos (1x2, 1x3 y 2x6) presentaron vainas con corte transversal redondo, ausencia de fibra y cavitación interlocular, lo que indica que estos genotipos se ajustan a los requisitos exigidos por la NTC 1253 (ICONTEC, 2001) y son aptos para su uso comercial. Es importante aclarar que Blue Lake y Unapal milenio son progenitores que se han empleado en siembras comerciales.

4.2 Promedios de progenitores e híbridos de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) y Análisis de varianza combinado

4.2.1 Promedios de progenitores e híbridos de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)

En la tabla 4-2 se presenta el comportamiento promedio de los seis progenitores y quince híbridos F1.

Se encontraron diferencias significativas en términos de los días transcurridos en floración (DAF) y cosecha (DAC), lo que es un indicio de la existencia de diferencias genéticas entre los progenitores para las dos características en cuestión.

Para el carácter días a floración (DAF), el progenitor 1 (Blue Lake) presentó el menor promedio con 33 días, y los mayores promedios fueron para los progenitores 2(G23956) y 6(Unapal Milenio) con 40,28 y 40,31 días, respectivamente. El promedio del híbrido 1x2 (35,97 días) se destaca de los demás cruzamientos por presentar la menor cantidad de días floración, aproximadamente cuatro días menos que los progenitores más tardíos. Estos valores promedio presentados en la presente investigación para la característica de días a floración se comparan con los valores obtenidos por Da Silva *et al.*, (2020) quienes reportan valores entre los 35,60 a 38,20 días a floración; contrario a lo obtenido por varios autores, Leite *et al.*, (2015) cuyos valores de floración fueron de 38,66 a 44,33 días, así como los resultados de las combinaciones híbridas de las investigaciones realizadas por Atnaf *et al.*,

(2014) quienes obtuvieron valores promedio de 38,5 a 52,5 días, Krause *et al.*, (2012), los híbridos fueron considerados precoces entre los 39 a 43 días y Arunga *et al.*, (2010) donde obtuvieron 38,5 a 40 días a floración. La selección de progenitores, con floración temprana para componer el dialelo, potencia el logro de poblaciones segregantes prometedoras para el desarrollo de genotipos superiores en términos de precocidad.

El carácter días a cosecha (DAC), presentó resultados similares a la característica días a floración, porque los dos caracteres están relacionados. Tan pronto como florece la planta, se produce la fertilización y, en consecuencia, la formación de frutos y la recolección de vainas verdes, obteniendo así frutos antes de que la mayoría del producto salga al mercado, esto permite obtener una mejor fuente de ingresos. Este carácter, osciló entre 53 y 57 días para cosechar las vainas, es decir, unos doce a veinte días después de la emisión de las flores. El progenitor con menor tiempo a inicio de cosecha fue el 1 (Blue Lake) con 52,75 días, en tanto que el progenitor 6 (Unapal Milenio) fue el más tardío con 57,38 días. En términos de precocidad los cruzamientos 1×2 y 2×6 resultaron ser más precoces con cuatro días menos que el progenitor 6 (Unapal Milenio), lo que indica que estos genotipos podrían ser útiles por presentar el ciclo más corto, lo que permitiría a los agricultores utilizar mejor el área cultivada con un mayor número de cosechas durante el año.

Los progenitores 5(G16806) y 6 (Unapal milenio) presentaron la mayor PPP (0,69 kg planta⁻¹), superando significativamente a los cuatro progenitores restantes. Los progenitores 1 (Blue Lake), 3(G20400) y 4(G18212) fueron estadísticamente iguales entre sí, y el progenitor 2(G23956) fue diferente de los demás con un promedio intermedio (Tabla 4-3). Los híbridos que se destacaron por su alto promedio en producción por planta en comparación a los mejores progenitores fueron: 1×2(1,22), 1×3(0,86), 1×4(0,84), 1×5(1,05), 1×6(0,98), 2×3(0,77), 2×4(0,83), 2×5(0,84), 2×6(0,94), 3×6(0,78), 4×5(0,91), 4×6(0,70) y 5×6(0,91), indicando la presencia de heterosis. Lo anterior indica que los progenitores que estuvieron involucrados en la formación de estos híbridos podrían ser empleados en futuros programas de mejoramiento para el carácter considerado.

En el carácter número de vainas por plantas (NVP) en los genotipos estudiados, de forma general, hubo variaciones estadísticas en el material genético evaluado. Los valores promedio en los progenitores oscilaron entre 80,66 y 130,81 vainas planta⁻¹. Los progenitores 5 (G16806) y 6 (Unapal milenio) presentaron los mayores promedios 130,81 y 111,50 vainas planta⁻¹, respectivamente. La mayoría de los cruzamientos superaron el

promedio de los mejores progenitores, aunque se destacaron los híbridos 1x2 y 4x5 por la mayor cantidad de vainas planta⁻¹ con un promedio de 191,56 y 192,25, respectivamente, lo que indica la presencia de efectos heteróticos en los cruzamientos evaluados, en concordancia con lo expuesto por Whankate *et al.* (2021), quienes obtuvieron en habichuela promedios entre las 59,40 y 162,40 vainas. Este carácter difiere significativamente entre genotipos según el hábito de crecimiento de la planta, y ésta puede sufrir afectaciones por las diferencias climáticas de un ambiente con respecto al otro (Lamz-Piedra *et al.*, 2017). En cultivares de hábito de crecimiento indeterminado se favorece la producción de habichuela debido a una mayor cantidad de nudos y estructuras vegetativas que pueden sustentar un mayor número de vainas, el hábito de crecimiento indeterminado IV–trepador de nuestros genotipos en la presente investigación favoreció la obtención de un mayor número de vainas así mismo se pudo observar que a una menor densidad de siembra mayor espacio para que las plantas crezcan y se desarrollen de una forma vigorosa, obteniéndose de esta manera plantas bastante frondosas, la que permite una buena floración y por ende una mayor producción de vainas. En general, no se encontró efecto ambiental respecto del número de vainas para los ambientes evaluados.

El carácter número de semillas por vaina (NSV) se encuentra relacionado al carácter longitud de la vaina (LDV), generalmente los genotipos de habichuela con vainas largas tienen un mayor número de semillas por vaina, un número elevado de semillas por vaina no es deseable en la horticultura, ya que las semillas y vainas se cosechan en estado inmaduro, aunque si lo es en términos de producción de semilla en un programa de mejoramiento, ya que manifiesta el comportamiento *per se* del individuo y su habilidad de contribuir genéticamente a la siguiente generación (Falconer & Mackay, 1996).

Para el carácter longitud de la vaina (LDV), los promedios de mayor valor se encontraron en los progenitores 1 (Blue Lake) y 6 (Unapal milenio) con 14,83 y 15,73 cm, respectivamente. Ningún híbrido superó al mejor progenitor, aunque los híbridos 1x6, 2x6, y 5x6 con promedios entre 15,93 y 15,25 cm presentaron diferencias significativas, lo que indica que probablemente el progenitor 6 (Unapal Milenio) está siendo heterótico con tres progenitores diferentes. Da Silva *et al.*, (2020) reportaron valores entre los 9,47 a 11,38 cm por vaina; Gomes *et al.*, (2019) encontraron valores de 10,60 a 19,57 cm. Castillo *et al.*, (2017) evaluaron genotipos de crecimiento indeterminado y encontraron valores entre 9,3

a 14,5 cm de longitud en las vainas de habichuela; Vidyacar *et al.*, (2017) obtuvieron entre 8,0 a 14,8 cm por vaina y Francelino *et al.*, (2011) reportaron valores de 9,31 a 18,79 cm por vaina. La longitud de las vainas es un carácter importante en la aceptación comercial de los cultivares de habichuela y se considera que los valores deben ser superiores a 12 cm (Myers, 2000), por lo que, con base en los resultados obtenidos, es posible seleccionar cultivares que cuenten con este atributo. Se debe resaltar que vainas de mayor longitud pueden contener mayor número, tamaño o peso de semillas, traduciéndose en mayores rendimientos

Para el número de semillas por vaina (NSV), los promedios en los progenitores oscilaron entre los 6,24 a 8,09 semillas, el progenitor 4 (G18212) se destacó por su alto valor 8,09 semillas, seguido de los progenitores 1 (Blue Lake) y 6 (Unapal milenio) con 7,99 y 7,91 semillas, respectivamente. El híbrido 5x6 (8,93) superó en promedio al mejor progenitor, el que se destacó por ser el único cruzamiento en presentar efectos heteróticos. Resultado similares en cuanto a cantidad de granos por vaina encontraron: Francelino *et al.*, (2011) quienes reportaron de 5,9 a 8,90 granos por vaina. Mientras otros investigadores como Da Silva *et al.*, (2020), reportaron un promedio que fluctuó entre 3,57 a 5,43 granos por vaina; Uddin *et al.*, (2017) en sus evaluaciones obtuvieron 3,74 a 4,79 granos por vaina; Vidyacar *et al.*, (2017) obtuvieron 4,0 a 5,7 granos por vaina; Krause *et al.*, (2012) obtuvieron un promedio entre 3,90 a 5,40 granos.

Para el carácter peso promedio de vainas por planta (PPV), los progenitores con altos promedios fueron el progenitor 1 (Blue Lake) y el progenitor 6 (Unapal milenio) con 5,55 y 5,90 gramos por vaina, respectivamente. Los cruzamientos que se superaron en promedio al mejor progenitor fueron 1x2(6,15), 1x6(6,19) y 2x6(6,04) gramos por vaina, corroborando la existencia de heterosis en los genotipos evaluados. Resultados que difieren en magnitud de acuerdo a los genotipos empleados, Araújo *et al.*, (2012) reportaron pesos promedio de 2,51 gramos por vaina; y Francelino *et al.*, (2011) obtuvieron valores de 2,27 a 3,81 gramos por vaina. El cultivar 1x2 fue el que obtuvo un mayor peso promedio de vaina por planta debido a que es un genotipo que se caracteriza por ser altamente productivo, presentar un menor número de días a floración y cosecha, además de una mayor longitud y cantidad de frutos. Estos resultados brindan una ventaja al agricultor en donde el incremento en peso del fruto de habichuela cosechado aporta una mayor rentabilidad al cultivo, lo que incrementa los ingresos obtenidos.

Dado lo anterior, se puede inferir que, para cada uno de los componentes de rendimiento y calidad evaluados en habichuela, los progenitores 1 (Blue Lake) y 6 (Unapal Milenio) fueron los genotipos que más se destacaron para la mayoría de los caracteres, y los híbridos 1x2 para DAF, DAC, NVP, PPV y PPP, 1x3 para NVP y PPP y 2x6 para DAC, PPV y PPP.

Además, estos genotipos cumplen con los requisitos de calidad de la habichuela según la norma NTC 1253 como son corte transversal circular, ausencia de fibra y ausencia de cavitación interlocular, lo cual hace más atractivo el producto al agricultor, comercializador y consumidor.

Tabla 4-2. Comparación de medias para días a floración (DAF), días a cosecha (DAC), número de vainas por planta (NVP), promedio de número de semillas por vaina (NSV), peso promedio de vainas por planta en gramos (PVP), longitud de la vaina en cm (LDV) y producción por planta en kg (PPP) en progenitores y cruzamientos de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) evaluados en dos ambientes.

a. Progenitores	Promedios						
	DAF	DAC	NVP	NSV	LDV	PPV	PPP
1. Blue Lake	33,00	52,75	80,66	7,99	14,83	5,55	0,47
2. G23956	40,28	55,00	108,53	6,24	13,92	4,72	0,55
3. G20400	39,50	56,69	85,34	6,99	13,75	5,23	0,47
4. G18212	38,13	55,56	100,56	8,09	13,11	4,61	0,48
5. G16806	37,75	55,28	130,81	7,03	13,01	4,96	0,69
6. Unapal milenio	40,31	57,38	111,50	7,91	15,73	5,90	0,70
Media progenitores	38,16	55,44	102,90	7,37	14,06	5,16	0,56
b. Híbridos F1							
7. (1 x 2)	35,97	53,00	191,56	6,58	15,13	6,15	1,22
8. (1 x 3)	38,00	53,44	146,41	7,22	14,34	5,54	0,86
9. (1x 4)	38,13	54,00	177,66	7,06	12,99	4,50	0,84
10. (1 x 5)	37,16	54,75	178,56	7,53	14,03	5,59	1,05
11. (1 x 6)	38,31	53,63	154,03	7,37	15,93	6,19	0,98
12. (2 x 3)	38,13	55,91	145,34	6,74	14,31	5,12	0,77
13. (2 x 4)	37,69	54,44	174,56	6,74	12,41	4,43	0,83
14. (2 x 5)	37,41	53,88	154,91	6,48	14,17	5,36	0,84
15. (2 x 6)	38,84	53,00	145,78	6,71	15,38	6,04	0,94
16. (3 x 4)	38,84	54,63	158,13	6,64	12,54	4,38	0,69
17. (3 x 5)	37,63	54,88	120,03	7,59	13,24	5,06	0,64
18. (3 x 6)	38,72	55,19	134,06	7,88	14,40	5,58	0,78
19. (4 x 5)	37,19	53,13	192,25	7,73	13,01	4,87	0,91
20. (4 x 6)	38,28	54,13	163,84	6,41	13,13	4,31	0,70
21. (5 x 6)	38,72	54,63	148,97	8,93	15,25	5,87	0,91
Media híbridos F1	37,93	54,17	159,07	7,17	14,02	5,27	0,86
Media general	38,13	54,62	143,14	7,25	14,00	5,24	0,80
DMS (5%)	1,74	3,09	43,19	0,62	1,28	0,72	0,27

4.2.2 Análisis de varianza combinado

La suma de cuadrados (%SC) y significancia de los cuadrados medios del análisis de varianza combinado para los siete caracteres de habichuela estudiados en dos ambientes se presentan en la Tabla 4-3.

Para el carácter DAF, los cuadrados medios presentaron diferencias altamente significativas ($p < 0.01$) para ambientes (A) y genotipos (G), lo que indica que de los 21 genotipos evaluados por lo menos un genotipo es diferente de los demás, y la respuesta de los ambientes (A), indica que, en los promedios de los genotipos evaluados, un ambiente se comportó estadísticamente diferente. Al analizar la participación de las fuentes de variación, el genotipo (G) presentó la mayor contribución 74,60%, seguido de la interacción G x A con 1,82% y el ambiente (A) fue quien menos contribuyó a explicar la variación de la SC con 0,92%. Esto indica que las sumas de las medias obtenidas por genotipos fueron superiores a las sumas de las medias obtenidas por ambientes y que la diferencia entre ambientes no afectó la expresión de los genotipos de manera que DAF fue menos influenciado por el ambiente.

Para los caracteres DAC y PPV, los cuadrados medios fueron significativos ($P < 0,01$, $P < 0,05$) para las fuentes genotipos (G) y la interacción G x A, lo que indica que los genotipos (G) presentaron respuesta promedio diferente y que los ambientes tienen un papel importante en la expresión de estos rasgos. La descomposición de la suma de cuadrados total puso de manifiesto un efecto genotípico (G) grande en relación con los efectos de interacción G x A y ambientes (A), lo que indica una respuesta diferencial de los genotipos que formaron parte de este estudio a las variaciones ambientales en ambos semestres.

El análisis de varianza para el carácter PPP detectó diferencias significativas ($P < 0,01$ y $P < 0,05$) entre ambientes (A), entre genotipos (G) y en la interacción GxA; la contribución de cada una de estas fuentes a la variabilidad total fue de 51,95, 14,57 y 6,43%, respectivamente. Estos resultados indican que al menos entre un ambiente o entre un genotipo existieron diferencias y, adicionalmente, que el comportamiento de los genotipos varió en función del ambiente, lo que implica que la producción está influenciada por el factor ambiental. Algunos estudios encontraron interacciones significativas entre los genotipos de *Phaseolus vulgaris* en uno o más caracteres de interés, a saber, Taha (2019), Sheikh (2016), Getachew & Tesafaye (2015), Mounir *et al.*, (2015).

Los cuadrados medios para NSV y LDV presentaron diferencias altamente significativas ($P < 0,01$) para genotipos (G), lo que sugiere la presencia de una amplia variabilidad genética en los genotipos estudiados. La suma de cuadrados de la fuente de variación genotipos (G) explicó el 81,80% en NSV y el 53,76% en LDV de la suma de cuadrados total, permitiendo observar diferencias genéticas entre los genotipos que son consistentes en todos los ambientes. La manifestación de estas diferencias, supone la presencia de variabilidad genética entre los genotipos y se espera que sea de fundamental importancia para trabajos de esta naturaleza, como enfatizan Krause *et al.*, (2012), Rocha *et al.*, (2014), Machado (2014), y Leite *et al.*, (2019).

Para el carácter NVP, los cuadrados medios presentaron diferencias altamente significativas ($P < 0,01$) para ambientes (A) y genotipos (G), lo que indica que las medias no fueron estadísticamente iguales en los ambientes, mientras la diferencia entre genotipos refleja la divergencia genética de los genotipos empleados. Según el análisis de varianza de NVP, el ambiente (A) capturó el 54,51% de la suma de cuadrados total, lo que implica que el número de vainas por planta está influenciado por el factor ambiental. Por su parte, los genotipos capturaron el 14,44% de la variabilidad total, es una variación baja pero significativa, por lo que los genotipos tuvieron un comportamiento diferencial en los ambientes evaluados.

Los coeficientes de variación experimental (CV), que se muestran en la tabla 4-3, fueron de magnitud baja a media, como señalan Zeffa *et al.*, (2020) y Pimentel-Gomes (2009), indicando una buena precisión experimental, considerando que el CV fue menor al 20%, lo que indica que la mayoría de las variables medidas en habichuela son estables o débilmente afectadas por el ambiente. Excepto para los caracteres NVP y PPP, que alcanzaron CV de 31,35, y 35,47%, estos CV más altos resultan para estos caracteres en el cultivo de habichuela, ya que los caracteres ligados a rendimiento y controlados por varios genes tienden a estar influenciados por el medio ambiente. Resultados similares encontraron Rodrigues *et al.*, (1998) para la variable NVP y Gomes *et al.*, (2019), Cruz *et al.*, (2018), Jhanavi *et al.*, (2018), Gomes *et al.*, (2017), Uddin *et al.*, (2017), Vaz *et al.*, (2017), Vidyakar *et al.*, (2017) para la variable de rendimiento.

Tabla 4-3. Suma de cuadrados de los diferentes caracteres evaluados expresado en porcentaje de la suma de cuadrado total y significancia de los cuadrados medios del análisis de varianza combinado para días a floración (DAF); días a cosecha (DAC); número de vainas por planta (NVP); promedio de número de semillas por vaina (NSV); peso promedio de vainas por planta en gramos (PPV); longitud de la vaina en cm (LDV) y producción por planta en kg (PPP) en genotipos de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)

FV	GL	Suma de Cuadrados (%SC)							
		DAF	DAC	NVP	NSV	LDV	PPV	PPP	
Ambiente	1	0,92 *	0,85	54,51 **	0,03	1,66 **	4,01 **	51,87 **	
Bloque/Amb	6	0,87	5,19	4,76 **	2,02 *	19,40 **	5,29 **	5,51 **	
Genotipo	20	74,60 **	30,51 **	14,47 **	81,80 **	56,10 **	64,36 **	14,55 **	
Gen x Amb	20	1,82	19,50 **	5,66	1,35	4,48	5,97 *	6,42 *	
Error Comb	120	21,79	43,95	20,61	14,82	18,36	20,37	21,65	
Media		38,00	54,54	143,14	7,23	14,03	5,24	0,78	
CV (%)		2,51	3,10	31,35	4,67	4,98	7,55	35,53	

*,** significativo para el test F ($P < 0,05$) y ($P < 0,01$), respectivamente.

4.3 Análisis de varianza para habilidad combinatoria usando el Método 2 Modelo 1 de Griffing

Con base en la significancia de la prueba F observada en el análisis de varianza (Tabla 4-2), la suma de los cuadrados de los genotipos se dividió en sumas de cuadrados para la habilidad combinatoria general (H.C.G) y la habilidad combinatoria específica (H.C.E), de acuerdo con el Método 2, propuesto por Griffing (1956), considerando el Modelo 1.

En el análisis de varianza la habilidad combinatoria presentó diferencias significativas ($P < 0.01$) para los diferentes caracteres tanto en HCG como en la HCE. Estos resultados señalan que en la variación genética participan conjuntamente los efectos de HCG (acción génica aditiva) y los efectos de HCE (acción génica no aditiva). Los cuadrados medios de HCG fueron significativos para todos los caracteres, lo que demuestra la predominancia de las acciones génicas aditivas sobre la herencia de estos caracteres (Griffing, 1956). La significancia en la HCE en todos los caracteres determina la presencia de efectos de dominancia.

Para determinar los efectos genéticos de mayor importancia, se calculó el componente cuadrático de cada habilidad combinatoria. El componente cuadrático para la HCG fue mayor que el componente de HCE para LDV, lo que sugiere que la acción génica aditiva es más importante para controlar la herencia de este carácter. Resultados similares reportaron Gomes *et al.*, (2019); Owusu *et al.*, (2018); Krause *et al.*, (2012) y Arunga *et al.*, (2010). Por el contrario, Raut *et al.*, (2017) encontraron mayores variaciones de HCE para LDV. La prevalencia de las variaciones de HCG sobre HCE sugiere que las pruebas de genotipos de generación temprana serían eficientes y que los híbridos sobresalientes pueden identificarse y seleccionarse en función de su predicción a partir de los efectos de HCG (Amegbor *et al.*, 2017; Fasahat *et al.*, 2016) ya que los efectos aditivos de los genes se pueden corregir mediante selección directa (Ayo-Vaughan *et al.*, 2013). Los valores altos de HCG significan que el promedio de los progenitores es superior. Esto también designa una fuerte evidencia de un flujo de genes deseables de los progenitores a la progenie a alta intensidad y denota información sobre la concentración de genes predominantemente aditivos (Franco *et al.*, 2001).

Para los caracteres DAF, DAC, NVP, NSV y PPP, el componente cuadrático de HCE fue mayor que el componente de HCG, esto implica una acción genética de tipo no aditivo. Resultados que coinciden con Owusu *et al.*, (2020) para los caracteres NVP, NSV; Owusu *et al.*, (2018) para NVP, NSV, PPV; Silva *et al.*, (2004) para NVP; Barelli *et al.*, (1999) y Raut *et al.*, (2017) para NSV. Por el contrario, Ayo-Vaughan *et al.*, (2013) observaron efectos significativos de HCG sobre HCE para NVP. La importancia del efecto de HCE enfatiza la existencia de diversidad genética entre los progenitores probados y demuestra el impacto de la dominancia y/o efecto epistático que significan los componentes no reparables de la variación genética relacionada con la heterosis (Pandey & Singh, 2010). En ese sentido, Singh *et al.*, (2006) afirmaron que la acción génica no aditiva puede explotarse mediante múltiples cruzamientos, seguidos de la interacción entre segregantes deseables. Por lo tanto, la selección debe posponerse a futuras generaciones cuando estos impactos se fijen en las líneas homocigotas (Ertiro *et al.*, 2013; Tuba Biçer & Şakar, 2008).

La interacción Genotipo x Ambiente se dividió en HCG x Ambiente y HCE x Ambiente. Las interacciones entre HCG x Ambiente y HCE x Ambiente mostraron diferencias altamente significativas ($P < 0.01$) y significativas ($P \leq 0.05$) en DAC, PPV y PPP, lo que indica comportamientos diferentes de cada progenitor e híbrido en cada ambiente. Para el carácter DAC ambas interacciones fueron significativas, por el contrario, la mayor parte de la variación en el peso promedio de vainas por planta (PPV) se atribuyó a la HCG x Ambiente, y el efecto de interacción de la HCE x Ambiente fue significativo para el carácter producción por planta (PPP). La presencia de estos efectos de interacción muestra que hubo respuestas diferenciales de la habilidad combinatoria general y específica (HCG y HCE) de acuerdo con las condiciones ambientales. Para DAC, la contribución de los efectos de HCG x Ambiente fue mayor que el de los efectos de HCE x Ambiente, este hallazgo demuestra que los efectos aditivos dominan sobre los efectos no aditivos pero estos efectos no son estables en ambos ambientes. Resultados similares encontraron Mashiqa *et al.*, (2019) para DAC en frijol, por lo tanto, deben seleccionarse progenitores con efectos de HCG significativos en todos los entornos. Para el peso promedio de vainas por planta la HCG y HCE fueron importantes para gobernar el carácter, pero la HCG no fue estable en cada uno de los ambientes y para el carácter PPP la HCE no lo es en ambos ambientes. Para las variables DAF, NVP, NSV, LDV, las interacciones entre HCG x Ambiente y HCE x Ambiente no fueron significativas, lo que indica que los genotipos

pueden ser estables entre los ambientes evaluados y que la expresión de las variables no está definida por este factor sino por el genotipo. Desde este punto de vista, es posible seleccionar progenitores y combinaciones híbridas con promedios significativos con la expectativa que se mantendrán estables o que su promedio mejore cuando el entorno ofrezca mejores condiciones para la expresión de esta característica.

Tabla 4-4. Cuadrados medios y componentes cuadraticos de la habilidad combinatoria general (H.C.G) y la habilidad combinatoria específica (H.C.E) para días a floración (DAF), días a cosecha (DAC), número de vainas por planta (NVP), promedio de número de semillas por vaina (NSV), peso promedio de vainas por planta en gramos (PPV), longitud de la vaina en cm (LDV) y producción por planta en kg (PPP) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.).

FV	GL	Cuadrados medios								
		DAF	DAC	NVP	NGV	LDV	PPV	PPP		
Genotipo	20	18,653 **	11,932 **	8453,373 **	3,769 **	8,956 **	2,960 **	0,307 **		
H.C.G	5	48,453 **	20,504 **	5033,785 *	6,900 **	28,495 **	8,122 **	0,249 **		
H.C.E	15	8,718 **	9,079 **	9593,236 **	2,724 **	2,446 **	1,247 **	0,326 **		
Gen x Amb	20	0,454	7,626 **	3314,945	0,063	0,715	0,275 *	0,135 *		
H.C.G x Amb	5	0,251	14,076 **	3766,147	0,065	1,076	0,431 *	0,109		
H.C.E x Amb	15	0,523	5,481 *	3164,544	0,061	0,593	0,224	0,144 *		
Error	120	0,908	2,865	2012,238	0,114	0,488	0,156	0,076		
$\frac{1}{5} \sum gi^2$		5,94	2,20	377,69	0,85	3,50	1,00	0,02		
$\frac{1}{15} \sum sij^2$		7,81	6,21	7580,99	2,61	1,96	1,09	0,25		

*,** significativo para el test F (P < 0,05) y (P < 0,01), respectivamente.

4.3.1. Estimativas de los efectos de Habilidad combinatoria general (H.C.G)

Para el análisis de días de floración, días de cosecha, el interés se centra en los genotipos que contribuyen a disminuir la expresión de estas características, y que en consecuencia presentan estimaciones altas y negativas de \hat{g}_i . Por otro lado, para número de vainas por planta, longitud de la vaina, número de semillas por vaina, peso promedio de vainas y producción por planta, el interés está en los genotipos con estimaciones altas y positivas de \hat{g}_i , es decir, aquellos con mayor frecuencia de alelos favorables.

Para los caracteres días a floración (DAF) y días a cosecha (DAC), se destacó el progenitor 1 (Blue Lake) con una estimación negativa y alta, además de presentar un menor promedio, lo que es un indicio de su superioridad en la frecuencia de alelos para la reducción del carácter (inicio temprano de la floración) en relación al resto de progenitores.

El efecto de HCG negativo, alto y de bajo promedio *per se* observado en el progenitor 1 (Blue Lake) para las variables DAF y DAC (Tabla 4-5), indica la presencia de alelos dominantes favorables o dominantes parciales, que contribuyen a la precocidad (Fasahat *et al.*, 2016; Owusu *et al.*, 2018). Este resultado concuerda con hallazgos de estudios anteriores en caupí, Owusu *et al.*, (2020), y en frijol, Vale *et al.*, (2015), quienes encontraron que el efecto negativo y significativo de HCG para los caracteres días a cosecha (DAC) y días a floración (DAF) son indicadores útiles para la precocidad. Teniendo en cuenta lo anterior, es importante mostrar que este genotipo también presenta características de calidad que lo hacen atractivo al mercado de consumo en fresco como son vainas largas y redondas y ausencia de fibra y cavitación interlocular.

Para el carácter NVP, los progenitores 4 (G18212) y 5(G16806) presentaron valores altos y positivos de \hat{g}_i , aunque solo el progenitor 5 presentó un rendimiento alto en comparación a la media general de progenitores. Los resultados sugieren que ambos progenitores tienen una alta contribución en la expresión del número de vainas por planta en sus respectivas progenies y que los efectos de tipo aditivos son importantes.

Para los caracteres número de semillas por vaina (NSV), longitud de la vaina (LDV) y peso promedio de la vaina (PPV), los progenitores 1(Blue Lake) y 6(Unapal Milenio), tuvieron estimaciones positivas de \hat{g}_i y rendimientos por encima de la media general de los progenitores, lo que indica que estos progenitores contribuyen en el incremento de estos caracteres. Owusu *et al.*, (2018, 2020); Gomes *et al.*, (2019); dos Santos *et al.*, (2011); Carvalho *et al.*, (1999); Rodrigues *et al.*, (1998) y Dickson, (Dickson, 1967); enfatizaron el predominio de efectos aditivos para estos caracteres, lo que indica la posibilidad de ganancias satisfactorias con la selección de estas en generaciones segregantes.

Para PPP, los progenitores 5 (0,037) y 6-Unapal Milenio (0,032) mostraron efectos de \hat{g}_i positivos y rendimientos por encima de la media general de los progenitores, esto sugiere que estos materiales contienen genes de efectos aditivos que se expresan favorablemente para este carácter.

De forma general, se pudo observar que para los caracteres de rendimiento y calidad los progenitores manifestaron efectos positivos de HCG (acción de genes aditivos), por tanto, pueden utilizarse como progenitores en un programa de hibridación para obtener recombinantes superiores en la progenie. También estos progenitores presentan características de interés comercial como son corte transversal redondo y ausencia de fibras y cavitación interlocular.

Tabla 4-5. Estimativas de los efectos de habilidad combinatoria general (\hat{g}_i) y promedios, para días a floración (DAF), días a cosecha (DAC), número de vainas por planta (NVP), promedio de número de semillas por vaina (NSV), longitud de la vaina en cm (LDV), peso promedio de vainas por planta en gramos (PPV), y producción por planta en kg (PPP) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)

Progenitores	Efectos						
	DAF	DAC	NVP	NSV	LDV	PPV	PPP
1. G17723	-1,553	-0,930	1,046	0,139	0,485	0,301	0,056
Promedios	(33,00)	(52,75)	(80,66)	(7,99)	(14,83)	(5,55)	(0,47)
2. G23956	0,326	-0,191	3,507	-0,611	0,131	-0,014	0,031
Promedios	(40,28)	(55,00)	(108,53)	(6,24)	(13,92)	(4,72)	(0,55)
3. G20400	0,540	0,707	-15,814	-0,070	-0,233	-0,065	-0,094
Promedios	(39,50)	(56,69)	(85,34)	(7,00)	(13,75)	(5,23)	(0,47)
4. G18212	0,048	-0,039	8,299	0,018	-0,990	-0,619	-0,064
Promedios	(38,13)	(55,56)	(100,56)	(8,09)	(13,11)	(4,61)	(0,48)
5. G16806	-0,299	0,008	6,897	0,213	-0,310	0,002	0,037
Promedios	(37,75)	(55,28)	(130,81)	(7,03)	(13,01)	(4,96)	(0,69)
6. G51158	0,939	0,445	-3,935	0,311	0,918	0,395	0,032
Promedios	(40,31)	(57,38)	(111,50)	(7,91)	(15,73)	(5,90)	(0,69)
ES (\hat{g}_i)	0,077	0,137	14,473	0,027	0,056	0,032	0,022

*,** significativo al nivel de probabilidad del 5% y 1%, respectivamente.

los valores entre paréntesis indican los promedios de los progenitores para cada variable

ES = Error estándar

4.3.2 Estimativas de los efectos de la Habilidad combinatoria específica (HCE)

Las estimaciones de \hat{S}_{ij} muestran la importancia de los genes con efectos no aditivos, lo que sirve para enfatizar la importancia de las interacciones no aditivas, resultantes de la complementación genética entre los padres (Vencovsky & Barriga, 1992). En la tabla 4-6 se muestran las estimaciones de los efectos de HCE (\hat{S}_{ij})

Para el carácter DAF, de los quince cruzamientos nueve mostraron efectos de HCE negativos; y seis, efectos positivos. Los cruzamientos con efectos de HCE negativos más altos y promedio *per se* bajo en comparación al promedio general de progenitores fueron 1x2, 2x4, 2x5, 3x5 y 4x5. El híbrido que más se destacó en relación con la precocidad del cultivo fue el 1x2 (-0.802) ya que en comportamiento promedio es el que menor valor posee, además de poseer un progenitor con magnitud elevada y negativa de HCG.

Para el carácter DAC, en las estimaciones de HCE (\hat{S}_{ij}) los híbridos 1x2, 1x3, 1x6, 2x5, 2x6, 4x5 y 4x6 presentaron valores negativos, altos y promedios bajos en comparación con el promedio general de híbridos. El híbrido 2x6 se destaca por presentar un mayor valor \hat{S}_{ij} y valor promedio bajo en comparación a las demás combinaciones, además de poseer un progenitor con magnitud baja y negativa de HCG (Tabla 4-6).

Los híbridos 1x2, 1x4, 1x5, 2x4, 4x5 y 4x6, tuvieron el mayor efecto positivo de HCE y promedios superiores a la media general de progenitores para el número de vainas por planta (NVP), lo que indica que estos híbridos tuvieron, para esta característica, valores superiores a los esperados con base en la HCG parental.

Para el número de semillas por vaina (NSV), los híbridos 3x5, 3x6, 4x5 y 5x6, mostraron el mayor efecto positivo y valores promedio superiores a la media general. El híbrido 5x6 fue el que más se destacó en comparación con los demás híbridos por su alto promedio (Tabla 4-6).

En cuanto al carácter de longitud de vaina (LDV), los híbridos 1x2, 1x6, 2x3, 2x5, 2x6 y 5x6, presentaron las HCE más altas. Los cruzamientos 1x2 y 5x6 fueron los que más se destacaron en comparación con los demás híbridos, además de un valor HCG alto en cada progenitor.

Los resultados de la HCE para el peso promedio de las vainas (PPV), mostraron que los híbridos 1x2, 1x6, 2x6, y 5x6, registraron los valores más altos de \hat{S}_{ij} y valores promedio altos. El híbrido 1x2 se destacó en comparación con los demás híbridos, además de un valor HCG alto y significativo en cada progenitor.

Para el carácter PPP, las estimaciones positivas de HCE más altas pertenecen a los híbridos 1x2, 1x5, 1x6, 2x6, 4x5, y 5x6 y sus promedios fueron superiores a la media general. Estos mismos híbridos mostraron, más allá de un valor de HCE alto, al menos un progenitor con un valor de HCG alto, lo cual es deseable. La HCE está relacionada, con las diferencias de frecuencia de alelos no aditivos, presentando una fuente de variación importante para el rendimiento total de vainas en estos híbridos.

En habichuela la producción de híbridos no es económicamente viable ya que la producción de semilla híbrida comercial es muy complicada, debido a que en cada cruzamiento se obtiene una limitada cantidad de semilla. Así mismo, en el mejoramiento genético del cultivo de habichuela, los híbridos con altos valores de HCE no interesan, ya que, por su condición de autógama, los efectos no aditivos se disipan o se deterioran en el comportamiento de la progenie y los efectos como la heterosis o vigor de híbrido no se pueden aprovechar. El inconveniente de la heterosis está relacionado con la selección de plantas en generaciones segregantes, ya que gran parte de los loci se encuentran en heterocigosidad y hay predominio de interacción alélica no aditiva y pueden aumentar o disminuir el valor fenotípico de las características evaluadas, resultando en una selección errónea. Por tanto, la selección en plantas autógamas debe realizarse en generaciones más avanzadas, ya que sucesivas generaciones de autofertilización reducen en un 50% la proporción de heterocigotos, lo que hace que las poblaciones sean más homogéneas (Ramalho *et al.*, 2008)

Tabla 4-6. Estimativas de los efectos de habilidad combinatoria específica (\hat{S}_{ij}) y promedios, para días a floración (DAF), días a cosecha (DAC), promedio de número de semillas por vaina (NSV), longitud de la vaina en cm (LDV), número de vainas por planta (NVP), peso promedio de vainas por planta en gramos (PPV), y producción por planta en kg (PPP) en 15 híbridos de habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.)

Efectos \hat{S}_{ij}	DAF	DAC	NSV	LDV	NVP	PPV	PPP
\hat{S} (1x2)	-0,802 (35,97)	-0,415 (53,00)	-0,178 (6,58)	0,487 (15,13)	43,987 (191,56)	0,634 (6,15)	0,356 (1,22)
\hat{S} (1x3)	1,015 (38,00)	-0,876 (53,44)	-0,082 (7,22)	0,060 (14,34)	-41,506 (146,41)	-0,031 (5,41)	0,120 (0,86)
\hat{S} (1x4)	1,632 (38,13)	0,433 (54,00)	-0,328 (7,06)	-0,538 (12,98)	18,151 (177,66)	-0,407 (4,50)	0,070 (0,84)
\hat{S} (1x5)	1,011 (37,16)	1,136 (54,75)	-0,054 (7,53)	-0,172 (14,03)	14,627 (178,56)	0,058 (5,59)	0,182 (1,05)
\hat{S} (1x6)	0,929 (38,31)	-0,426 (53,63)	-0,315 (7,37)	0,499 (15,93)	-26,052 (154,03)	0,274 (6,19)	0,111 (0,98)
\hat{S} (2x3)	-0,739 (38,13)	0,855 (55,91)	0,190 (6,74)	0,385 (14,31)	19,733 (145,34)	-0,027 (5,12)	0,056 (0,77)
\hat{S} (2x4)	-0,685 (37,69)	0,132 (54,44)	0,106 (6,75)	-0,758 (12,41)	22,616 (174,56)	-0,176 (4,43)	0,083 (0,83)
\hat{S} (2x5)	-0,618 (37,41)	-0,477 (53,88)	-0,355 (6,48)	0,322 (14,17)	-59,060 (154,91)	0,135 (5,36)	-0,005 (0,84)
\hat{S} (2x6)	-0,419 (38,84)	-1,790 (53,00)	-0,225 (6,71)	0,303 (15,38)	27,596 (145,78)	0,422 (6,05)	0,095 (0,94)
\hat{S} (3x4)	0,257 (38,84)	-0,579 (54,63)	-0,535 (6,65)	-0,265 (12,54)	-14,076 (158,13)	-0,164 (4,38)	0,071 (0,69)
\hat{S} (3x5)	-0,614 (37,63)	-0,376 (54,88)	0,220 (7,60)	-0,245 (13,24)	34,030 (120,03)	-0,101 (5,06)	-0,077 (0,64)
\hat{S} (3x6)	-0,759 (38,72)	-0,501 (55,19)	0,403 (7,88)	-0,313 (14,40)	-26,006 (134,06)	0,030 (5,58)	0,065 (0,78)
\hat{S} (4x5)	-0,560 (37,19)	-1,379 (53,13)	0,267 (7,73)	0,278 (13,01)	3,186 (192,25)	0,248 (4,87)	0,162 (0,91)
\hat{S} (4x6)	-0,704 (38,28)	-0,817 (54,13)	-1,150 (6,41)	-0,831 (13,13)	10,787 (163,84)	-0,709 (4,31)	-0,045 (0,70)
\hat{S} (5x6)	0,081 (38,72)	-0,364 (54,63)	1,177 (8,93)	0,610 (15,25)	2,983 (148,97)	0,234 (5,87)	0,066 (0,91)
ES (S_{ij})	0,299	0,530	0,106	0,219	43,987	0,124	0,086

*,** significativo al nivel de probabilidad del 5% y 1%, respectivamente, los valores entre paréntesis indican los promedios de los cruzamientos para cada variable
ES = Error estándar

4.4 Análisis dialélico metodología de Hayman

Los resultados de la aplicación de las tres pruebas: a). Prueba de homogeneidad de los valores ($W_r - V_r$); b). análisis de regresión lineal de W_r en V_r y c). Prueba (t^2) rotación de W_r en el eje V_r ; mostraron que para los caracteres NSV, PPV y PPP, fueron significativas, indicando esto la presencia de epistasis, en este caso, el análisis no debe ni puede realizarse mediante la metodología de Hayman. Las demás variables DAF, DAC, NVP y LDV, los resultados de todas las pruebas fueron de parcialmente a totalmente no significativas, por lo que se validó el modelo aditivo-dominante (Hayman, 1954). Luego de verificar el ajuste de los datos al modelo aditivo-dominante, se estimaron los componentes de la variación genética D , H_1 , H_2 , h^2 y F , donde: D es la varianza debido a efectos genéticos aditivos de padres; H_1 y H_2 son medidas de variación debidas a desviaciones de dominancia; h^2 acción génica dominante; F es la frecuencia de alelos dominantes y recesivos en los progenitores.

Días a floración (DAF)

Una correlación negativa ($r = -0,659$ ns) entre el orden de dominancia de los progenitores ($W_r + V_r$) y su valor promedio (Y_r), indica que el carácter número de días a floración es controlado por los alelos dominantes (Tabla 4-7). El orden de los progenitores según la magnitud de alelos recesivos y dominantes se encuentra graficada en la figura 4-1, la cual sugiere tres grupos claramente definidos, el progenitor 1(Blue Lake), que se encuentra ubicado en el límite superior de la línea de regresión, con una elevada cantidad de alelos recesivos, el progenitor 2 (G23956), que se encuentra ubicado en el punto intermedio de la línea de regresión y por tanto puede ser portador de alelos dominantes o recesivos, mientras que los progenitores 3(G20400), 4(G18212), 5(G16806) y 6(Unapal Milenio) se ubican en el extremo inferior cerca al punto de origen de la recta y son portadores de alelos dominantes. La figura 4-2 permite vislumbrar más claramente la utilidad de este método gráfico de análisis de cruzamientos dialélicos, presenta el contraste entre ($W_r + V_r$) y (Y_r), para el carácter días a floración (DAF), donde el progenitor 1(Blue Lake), porta alelos recesivos que contribuyen a la precocidad y los progenitores 4(G18212) y 5(G16806), portan alelos dominantes, que contribuyen con la precocidad de tales materiales. Los progenitores 2(G23956), 3(G20400) y 6(Unapal Milenio), portan alelos que contribuyen a

que dichos materiales sean tardíos. La correlación ($r = -0,659$ ns) entre (Yr) y ($Wr + Vr$) no fue significativa, por lo tanto no es posible estimar los límites de selección para este carácter, según lo establecido por Hayman (1954).

Figura 4-1: Regresión entre Wr vs Vr y parábola limitante para el carácter días a floración (DAF) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L)

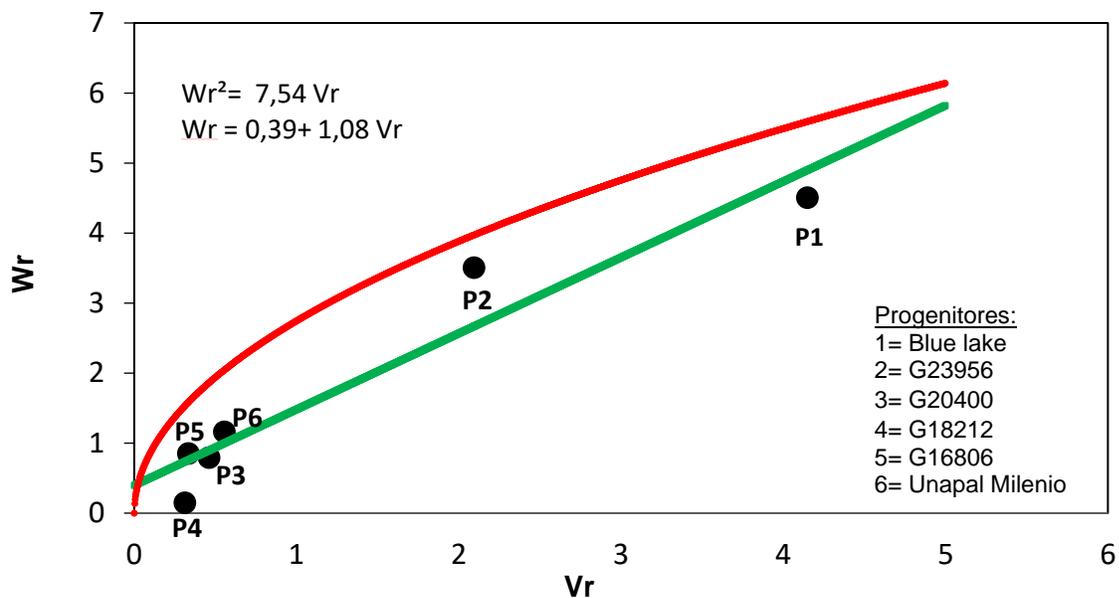
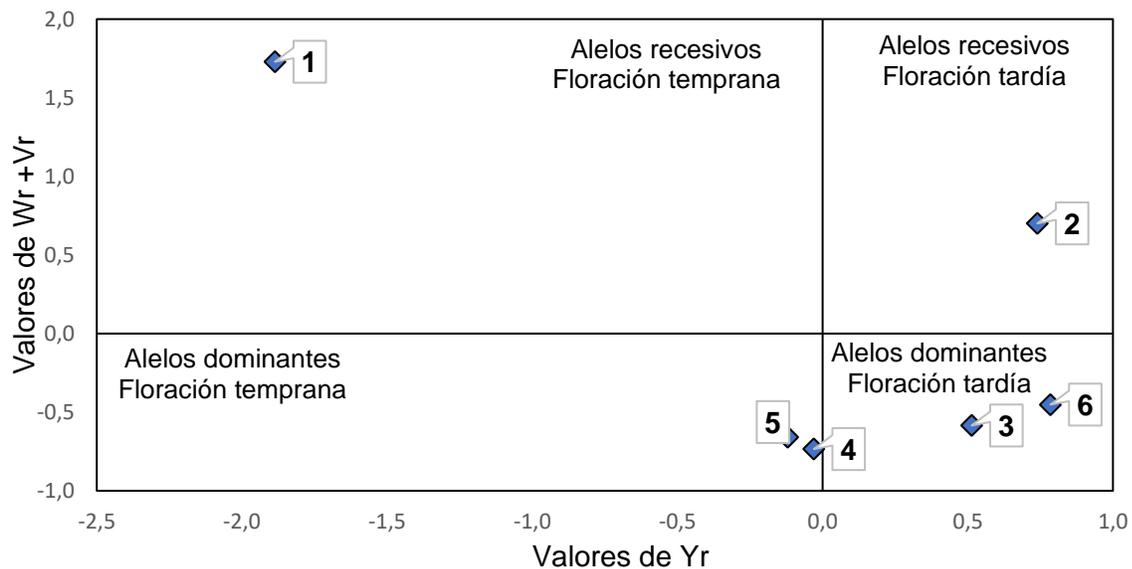


Figura 4-2: Esquema de Yr vs ($Wr+Vr$) para el carácter días a floración (DAF) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L). Progenitores: 1 (Blue Lake), 2 (G23956), 3 (G20400), 4 (G18212), 5 (G16806), 6 (Unapal Milenio).



Los componentes genéticos de varianza para el carácter días a floración (DAF), fueron significativos (D, H₁, H₂, y F), mientras que h² y la variación ambiental (E) no lo fueron (Tabla 4-7). Al comparar la magnitud de los componentes aditivos (D= 7,498**) y dominancia (H₁= 4,941**), se reveló que el componente aditivo tiene una mayor contribución en la expresión del mencionado carácter. El valor de H₁ fue mayor que H₂, lo que indica que la frecuencia de distribución de alelos en los padres fue desigual, y eso también fue apoyado por la proporción de H₂/ 4H₁ (<0,25). Los efectos generales de dominancia de los loci heterocigotos (h²) resultaron no significativos, lo que indica que la dominancia se debió a la homocigosidad. El valor positivo de F (7,56**) indica que los alelos más frecuentes en las líneas parentales son dominantes y fue confirmado por el alto valor de K_D/K_R (Tabla 4-7). No se encontraron efectos ambientales (E) significativos para este carácter, lo que indica que las diferencias se basaron principalmente en variaciones genotípicas. El valor del parámetro (H₁/ D)^{1/2}= 0,812 fue menor que la unidad, lo que indica una dominancia incompleta, y se pudo confirmar en el grafico Wr/Vr donde la línea de regresión interceptaba el eje Wr por encima del origen (Figura 4-1). Las varianzas debidas a los efectos aditivos y no aditivos son importantes, como se aprecia en el valor de h²e = 0,563, la cual señala algunas posibilidades de selección en las generaciones segregantes (Tabla 4-7).

Días a cosecha (DAC)

Una correlación positiva (r= 0,715 ns) entre el orden de dominancia de los progenitores (Wr + Vr) y su valor promedio (Yr), indica que los alelos recesivos favorecen el carácter con un mayor número de días a cosecha (Tabla 4-7). En la figura 4-3 se muestra la distribución de los progenitores en la línea de regresión según la proporción de alelos dominantes y recesivos, lo cual sugiere tres grupos claramente definidos, el progenitor 6 (Unapal Milenio) se ubica en el límite superior de la línea de regresión con una mayor cantidad de alelos recesivos, el progenitor 3(G20400) que se encuentra ubicado en el punto intermedio de la línea de regresión y por tanto puede ser portador de alelos dominantes o recesivos, y los progenitores 1(Blue Lake), 2(G23956) y 5(G16806) se ubican en el extremo inferior cerca al punto de origen de la recta y son portadores de alelos dominantes. La figura 4-4 permite ver más claramente la utilidad de este método gráfico, presenta el contraste entre (Wr + Vr) y (Yr), para el carácter días a cosecha (DAC), los progenitores 1(Blue Lake), 2(G23956) y 5(G16806), portan alelos dominantes, que

contribuyen con la precocidad de tales materiales. Los progenitores tardíos que poseen alelos recesivos y dominantes son 6(Unapal Milenio), 3(G20400) y 4(G18212). El coeficiente de correlación ($r = 0,715$ ns) entre ($Wr + Vr$) y (Yr), no fue significativo, por lo que no se pudo estimar los límites de selección para el número de días a cosecha.

Figura 4-3: Regresión entre Wr vs Vr y parábola limitante para días a cosecha (DAC) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L)

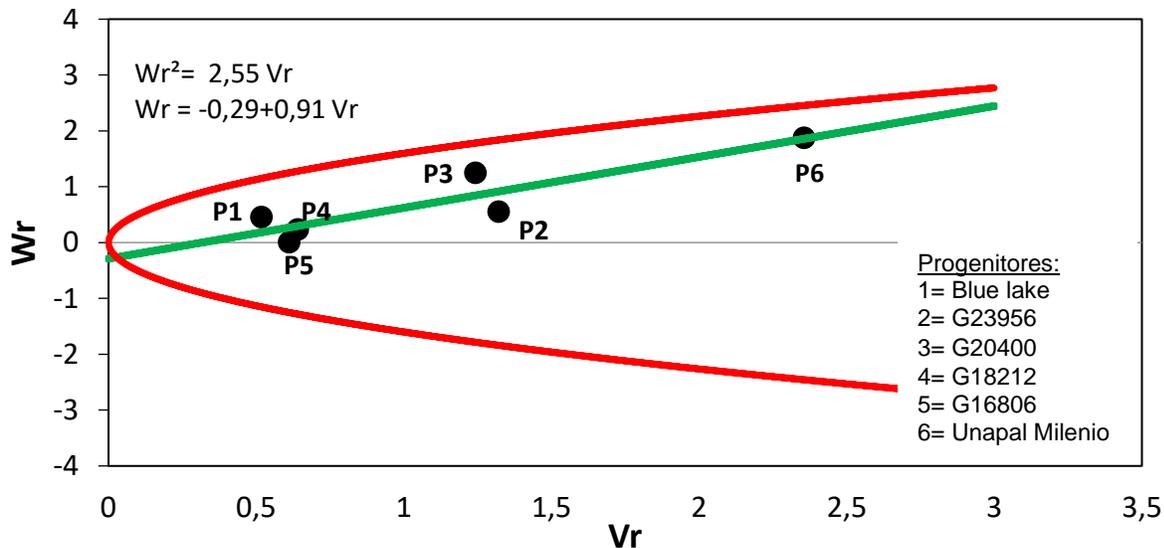
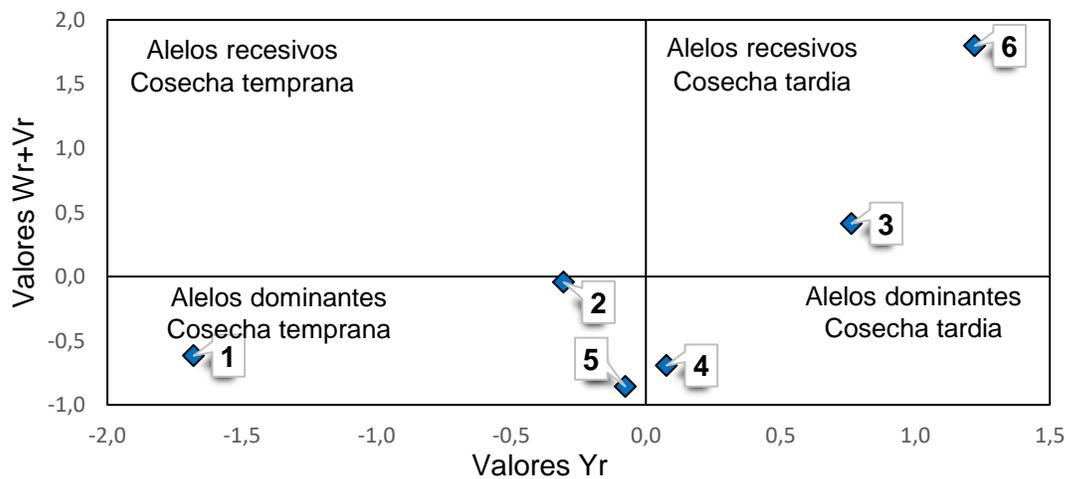


Figura 4-4: Esquema de Yr vs ($Wr+Vr$) para el carácter días a cosecha (DAC) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L). Progenitores: 1 (Blue Lake), 2 (G23956), 3 (G20400), 4 (G18212), 5 (G16806), 6 (Unapal Milenio).



Los componentes genéticos de varianza para el carácter días a cosecha (DAC) fueron significativos (D, H_1 , H_2 , h^2 y F), mientras E no lo fue (Tabla 4-7). Al comparar el componente genético aditivo ($D= 2,556^{**}$) y el componente dominante con efectos positivos ($H_1= 3,707^{**}$) se encontró que tanto los desvíos aditivos como los dominantes favorecen la expresión del carácter, aunque la variación debida a la dominancia tiene una mayor contribución (Tabla 4-7). El valor de H_2 fue más pequeño que el valor de H_1 , lo que indica una frecuencia de alelos desigual en los progenitores. Los efectos generales de dominancia de los loci heterocigotos (h^2) resultaron positivos y significativos, lo que indica que la dominancia se debió a la heterocigosidad donde la mayoría de los alelos dominantes tenían efectos positivos. El valor positivo de F ($2,793^*$), sugiere una mayor cantidad de alelos dominantes en los progenitores evaluados. No se encontraron efectos ambientales (E) significativos para este carácter, lo que indica que las diferencias se basaron principalmente en variaciones genótípicas. El valor negativo ($D-H_1= -1,151^*$) indica sobredominancia, lo cual es confirmado por el grado medio de dominancia $(H_1/D)^{1/2}= 1,204 > 1,0$ y por la interceptación de la recta en W_r por debajo del origen (Figura 4-3). La relación h^2/H_2 indica que un bloque génico dominante controla el carácter. La varianza debida a los efectos no aditivos es más importante que la varianza de efectos aditivos, como lo muestra la heredabilidad en sentido estrecho ($h^2_e = 0,353$) (Tabla 4-7).

Número de vainas por planta (NVP)

Una correlación negativa ($r= -0,656$ ns) entre el orden de dominancia de los progenitores ($W_r + V_r$) y su valor promedio (Y_r), indica que los alelos dominantes incrementan el carácter número de vainas por planta (Tabla 4-7). En la figura 4-5 se muestra la distribución de los progenitores, según la proporción de alelos dominantes y recesivos, así: el progenitor 1(Blue Lake), con menor número vainas por planta, se localizó en el límite superior de la recta de regresión, el progenitor 4 (G18212) se ubicó en el punto intermedio de la recta de regresión y en la parte inferior de la recta para mayor número vainas por planta se encontraron los progenitores 2(G23956), 3(G20400), 5(G16806) y 6(Unapal Milenio). La figura 4-6 muestra más claramente la utilidad de este método gráfico, presenta el contraste entre ($W_r + V_r$) y (Y_r), los progenitores 1(Blue Lake), y 4(G18212) poseen alelos recesivos y el progenitor 3(G20400) contiene alelos dominantes, que disminuyen la cantidad de vainas por planta. Los progenitores 2(G23956), 5(G16806) y 6(Unapal Milenio), portan alelos dominantes, que contribuyen al aumento del número de vainas por planta. La

correlación ($r = -0,656$ ns) entre $(Wr + Vr)$ y (Yr) , no fue significativo por lo que no se puede estimar los límites de selección para este carácter.

Figura 4-5: Regresión entre Wr vs Vr y parábola limitante para Número de vainas por planta (NVP) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L)

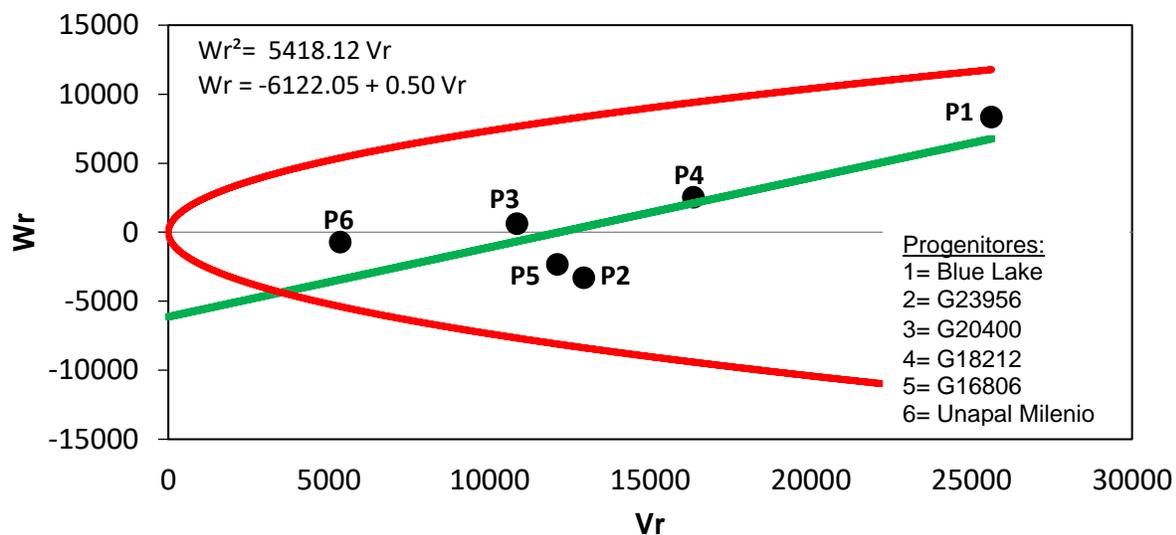
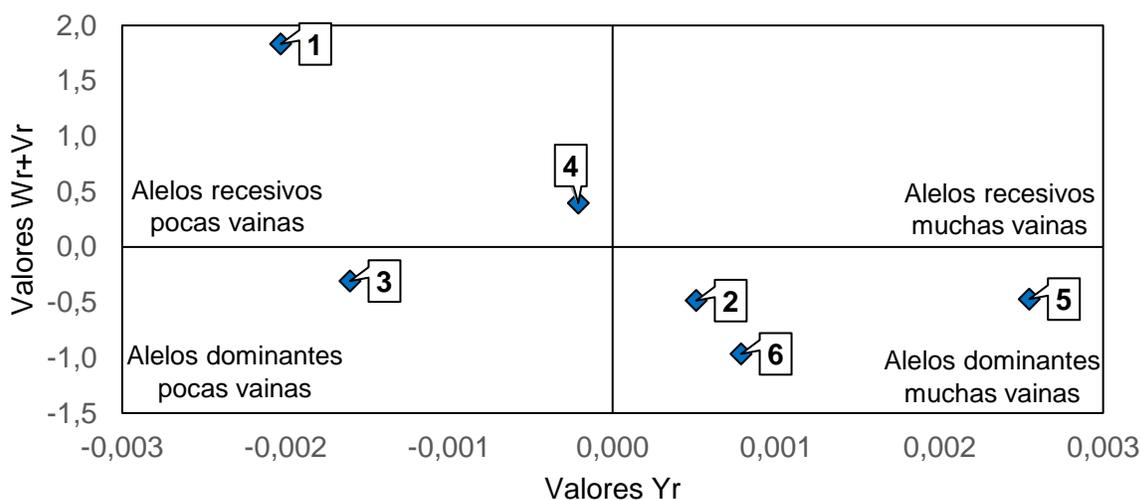


Figura 4-6: Esquema de Yr vs $(Wr+Vr)$ para el carácter número de vainas por planta (NVP) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L), Progenitores: 1 (Blue Lake), 2 (G23956), 3 (G20400), 4 (G18212), 5 (G16806), 6 (Unapal Milenio).



Los componentes genéticos de varianza para el carácter número de vainas por planta (NVP) fueron significativos (H_1 , H_2 y h^2), mientras que D, F y la variación ambiental (E) no fueron significativos (Tabla 4-7). El componente dominante ($H_1= 40018,890^{**}$) fue significativo, lo que indica su importancia en la expresión del carácter (Tabla 4-7). Se obtuvieron valores altamente significativos para los componentes de dominancia asociados con la distribución de alelos (H_2) para el carácter. Los valores de H_2 fueron más pequeños que los valores de H_1 , lo que indica una frecuencia de alelos desigual en los progenitores. Los efectos generales de dominancia de los loci heterocigotos (h^2) resultaron significativos, lo que indica que la dominancia se debió a la heterocigosidad donde la mayoría de los genes dominantes tenían efectos positivos. El valor positivo de F (2030,825), indica la presencia de una mayor cantidad de genes dominantes en los progenitores evaluados y fue confirmado por el alto valor de K_D/K_R (Tabla 4-7). No se encontraron efectos ambientales (E) significativos para este carácter, lo que indica que las diferencias se basaron principalmente en variaciones genotípicas. El valor de $(H_1/D)^{1/2}= 5,354 > 1,0$ y el intercepto de la recta con el eje W_r por debajo del origen indica sobredominancia (Figura 4-5). La relación h^2/H_2 indica que cuatro bloques génicos exhiben dominancia para el carácter. La varianza debida a los efectos no aditivos es más importante que la varianza debida a los efectos aditivos, y es confirmado por los valores de la heredabilidad en sentido estrecho ($h^2_e = 0,166$).

Longitud de la vaina (LDV)

Una correlación positiva ($r= 0,549$ ns) entre el orden de dominancia de los progenitores ($W_r + V_r$) y su valor promedio (Y_r), indica que los alelos recesivos incrementan el carácter longitud de la vaina (Tabla 4-7). En la figura 4-7 se muestra la distribución de los progenitores, según la proporción de alelos dominantes y recesivos, así: los progenitores 1(Blue Lake), 2(G23956) y 6(Unapal Milenio) se localizaron en el límite superior de la recta de regresión, lo que indica que estos progenitores poseen alelos recesivos para incrementar la longitud de la vaina, y en la parte inferior de la recta para menor longitud de la vaina se encontraron los progenitores 4(G18212), 3(G20400) y 5(G16806) con la mayor cantidad de alelos dominantes. La figura 4-8 muestra más claramente la utilidad de este método gráfico, presenta el contraste entre ($W_r + V_r$) y (Y_r), los progenitores 1(Blue Lake), y 6(Unapal Milenio) poseen alelos recesivos que incrementan la longitud de las vainas. Los progenitores 2(G23956) y 5(G16806) poseen alelos recesivos y los progenitores

3(G20400) y 4(G18212) poseen alelos dominantes, que disminuyen la longitud de la vaina. La correlación ($r = -0,656$ ns) entre $(W_r + V_r)$ y (Y_r) , no fue significativo por lo que no se puede estimar los límites de selección para este carácter.

Figura 4-7: Regresión entre W_r vs V_r y parábola limitante para Longitud de la vaina (LDV) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L)

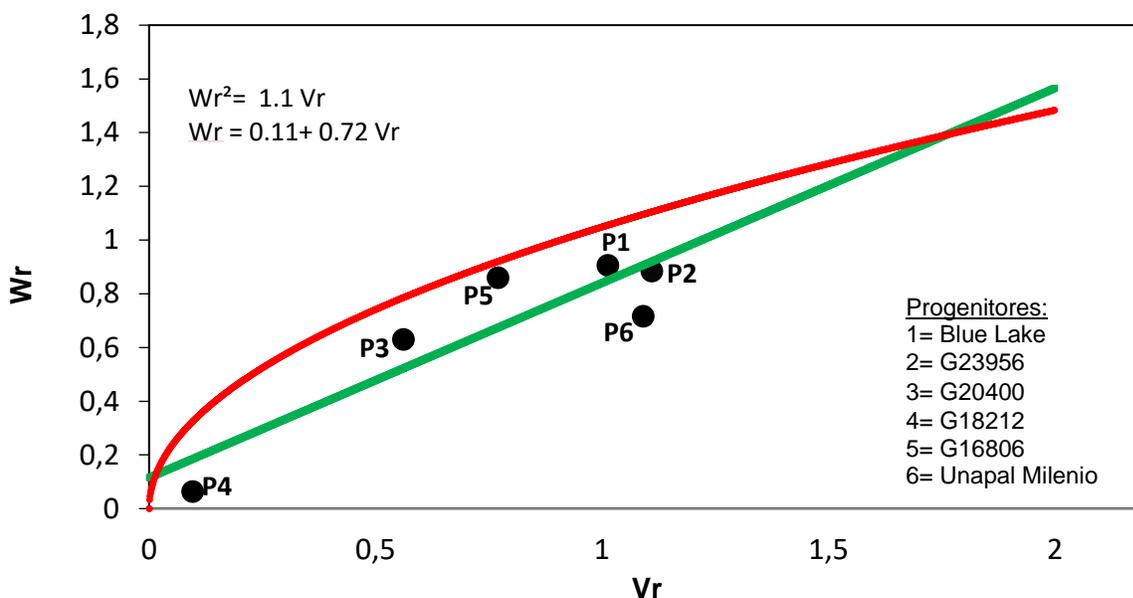
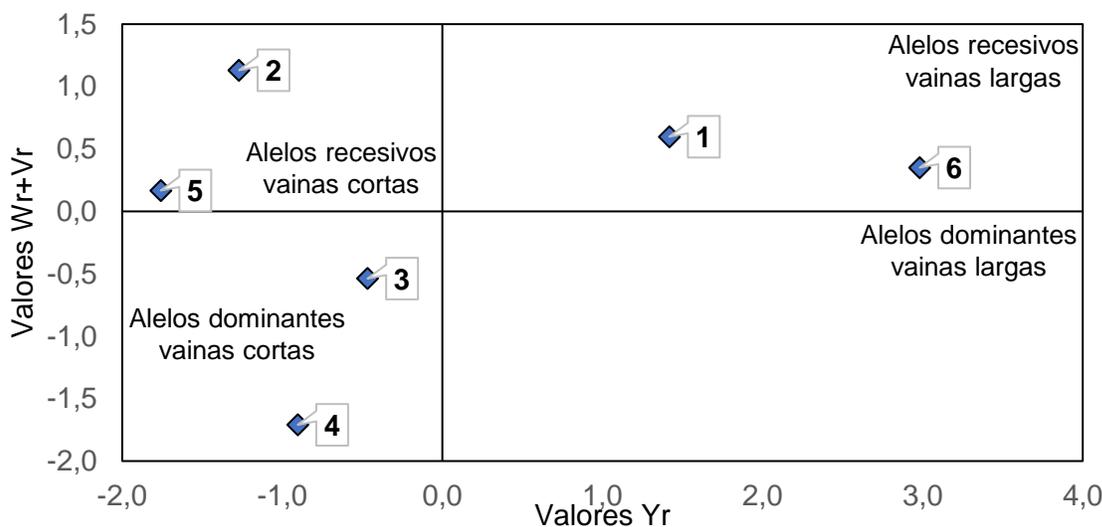


Figura 4-8: Esquema de Y_r vs (W_r+V_r) para el carácter longitud de la vaina (LDV) en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L). Progenitores: 1 (Blue Lake), 2 (G23956), 3 (G20400), 4 (G18212), 5 (G16806), 6 (Unapal Milenio).



Los componentes genéticos de varianza para el carácter longitud de la vaina (LDV) fue significativo (D y H_1), mientras que H_2 , h^2 , F y E no fueron significativos (Tabla 4-7). Al comparar la magnitud de los componentes aditivos ($D=1,039^{**}$) y dominancia ($H_1=1,224^{**}$), se reveló que el componente no aditivo tiene una mayor contribución en la expresión del mencionado carácter (Tabla 4-7). Considerando los componentes de dominancia, la magnitud de H_1 fue mayor que H_2 , lo que indica la no igualdad de alelos dominantes y recesivos en todos los loci que controlan el carácter LDV y esto se puede también confirmar por la relación $H_2/4H_1$. De acuerdo con Cruz *et al.*, (2012), el parámetro $H_2/4H_1$ permite evaluar la proporción de progenitores que se encuentran en homocigosis dominante o recesiva. Según el autor, los alelos tendrán una distribución simétrica entre los progenitores cuando la relación $H_2/4H_1$ presente valores cercanos a 0,25. De lo anterior, se observa que no hubo simetría en la distribución de alelos favorables y desfavorables al aumento de esta característica entre los progenitores. El valor negativo F (-0,587) reveló que los alelos recesivos eran más frecuentes que los dominantes y estaban en posición decreciente, según lo confirmado por h^2 (-0,035) (Tabla 4-7). Las estimaciones obtenidas para D- H_1 indicaron sobredominancia, lo que se puede confirmar por el valor de $(H_1/D)^{1/2}=1,085 > 1,0$, lo que concuerda con lo obtenido en el gráfico, donde la recta de regresión corta el eje W_r por debajo del origen (Figura 5). El predominio de las formas homocigotas dominantes se detectó mediante el análisis de la relación entre alelos dominantes y recesivos en los padres estudiados ($K_D/K_R=0,587$). Las estimaciones de heredabilidad mostraron una heredabilidad alta (> 60%) de sentido estrecho para el carácter estudiado, lo que indica que la LDV es altamente heredable. Tal magnitud permite sugerir que los alelos deseables se transmitirán a las próximas generaciones con mayor confiabilidad. Se sabe que el alelo que proporciona un aumento en la media genotípica de un rasgo dado puede ser dominante o recesivo.

Tabla 4-7. Parámetros genéticos de los caracteres días a floración (DAF), días a cosecha (DAC), número de vainas por planta (NVP) y longitud de la vaina en cm (LDV), en habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) mediante el método de Hayman

Parámetros genéticos ¹	DAF	DAC	NVP	LDV
D	7,498 **	2,556 **	1396,167 **	1,039 **
H ₁	4,941 **	3,999 **	40018,890 **	1,224 *
H ₂	2,714 *	3,288 **	34370,961 **	0,749
h ²	-0,011	4,735 **	137628,447 **	-0,035
F	7,656 **	2,173 *	2030,825	-0,587
E	0,125	0,125	4021,956	0,061
D-H ₁	2,557 **	-1,443 *	-38622,723 **	-0,185
(H ₁ /D) ^{1/2}	0,812	1,204	5,354	1,085
H ₂ /4H ₁	0,137	0,210	0,215	0,153
K _D /K _R	4,389	2,091	1,314	0,587
h ² /H ₂	-0,004	1,523	4,004	-0,047
h ² e	0,563	0,353	0,166	0,809
r	-0,659 ns	0,715 ns	-0,656 ns	0,549 ns
b	1,065	0,91	0,503	0,592

¹D= Acción génica aditiva, H₁= Componente de varianza debida a efectos de dominancia de los alelos con efectos positivos, H₂= Componente de varianza debida a efectos de dominancia de los alelos con efectos negativos, F= Frecuencia relativa de alelos dominantes y recesivos, h²= Acción génica dominante, E= Error experimental, D-H₁= Diferencia entre efectos génicos aditivos y dominantes, (H₁/D)^{1/2}: grado medio de dominancia, H₂/4H₁: distancia de los alelos (simetría), K_D/K_R: relaciones dominantes/recesivos, h²/H₂: número de genes con dominancia, h²e : Heredabilidad en sentido estricto, r = coeficiente de correlación, b = pendiente

*, ** significativo al nivel de probabilidad del 5% y 1%, respectivamente.

4. Conclusiones y Recomendaciones

- ✓ Los progenitores uno y seis fueron superiores para las características relacionadas con calidad del fruto (corte transversal redondo, ausencia de fibra y cavitación interocular) y a la vez generaron tres híbridos (1x2, 1x3 y 2x6) con los mismos atributos de los progenitores.
- ✓ Los progenitores 2, 5 y 6 fueron superiores para el carácter producción por planta y a la vez generaron híbridos superiores a los progenitores (1x2, 1x5, 1x6, 2x6, 4x5, 5x6)
- ✓ El progenitor 1 mostró efectos de Habilidad combinatoria general para mejorar la precocidad en días a floración y días a cosecha. Por lo tanto, dicho progenitor fue un buen combinador general de precocidad.
- ✓ La longitud y el peso promedio de las vainas fueron controlados por efectos de habilidad combinatoria general, en especial las líneas 1, 2, 5 y 6 expresaron efectos aditivos favorables en los componentes productivos y ello supone haber identificado una fuente valiosa de genes para desarrollar programas futuros de mejoramiento genético de habichuela.
- ✓ Los Híbridos F1 1x2, 1x3, 1x5, 1x6, 2x6, 4x5 y 5x6, reúnen características deseables para producción y calidad de vaina y, por lo tanto, sería necesario avanzar hasta generaciones F6 con el fin identificar líneas superiores que reúnan las dos características y se puedan convertir en cultivares de uso para los agricultores.

- ✓ Los caracteres bajo análisis fueron explicados en forma altamente significativa por la acción génica aditiva y acción génica dominante.
- ✓ Para Longitud de vaina la acción génica aditiva fue la que mayor contribución tuvo para la manifestación del carácter, mientras que, para el número de vainas por planta y producción por planta, la acción génica dominante fue la de mayor contribución y para peso promedio de la vaina la acción génica aditiva y dominante contribuyeron casi por igual en la expresión del carácter.
- ✓ Para los caracteres Longitud y Peso promedio de las vainas los alelos recesivos contribuyen al incremento de estos caracteres en los progenitores 1, 2 y 6.
- ✓ Para el carácter número de vainas y producción por planta los alelos dominantes son los responsables del mayor número de vainas en los progenitores 2, 5 y 6.
- ✓ Para los caracteres número de vainas y producción por planta, la heredabilidad en sentido estrecho (h^2_e) fue baja. En consecuencia, el manejo de las poblaciones segregantes debe ser por medio de Descendencia de semilla única (SSD)
- ✓ Debido a la alta magnitud de la heredabilidad en sentido estrecho (h^2_e) para los caracteres Longitud y Peso promedio de las vainas, se puede inferir que el método de selección más apropiado es el Método genealógico o Pedigrí.

Referencias

- Abou Sen, T. M. (2020). Gene Action and Combining Ability Analysis in some Soybean Quantitative Characters. *Journal of Plant Production*, 11(7), 579–586.
<https://doi.org/10.21608/jpp.2020.110543>
- Acosta-Gallegos, J., Kelly, J., & Gepts, P. (2007). Prebreeding in common bean and use of genetic diversity from wild germplasm. *Crop Science*, 47(3), 44–59.
<https://doi.org/10.2135/cropsci2007.04.0008IPBS>
- Adams, M. R., Golden, D. L., Chen, H., Register, T. C., & Gugger, E. T. (2006). Nutrition and Disease A Diet Rich in Green and Yellow Vegetables Inhibits Atherosclerosis in Mice. *The Journal of Nutrition*, 136(7), 1886–1889.
<https://doi.org/10.1093/jn/136.7.1886>
- Agronet. (2017). Área cosechada, producción y rendimiento de Habichuela. En: http://www.agronet.gov.co/Documents/16-HABICHUELA_2017.pdf.
- Agudelo, O., & Montes de Oca, G. (1988). El cultivo de la habichuela. *Instituto Colombiano Agropecuario (ICA)*, 76–91.
- Amegbor, I. K., Badu-Apraku, B., & Annor, B. (2017). Combining ability and heterotic patterns of extra-early maturing white maize inbreds with genes from *Zea diploperennis* under multiple environments. *Euphytica*, 213(1), 1–16.
<https://doi.org/10.1007/s10681-016-1823>
- Araújo, L. C. D., Gravina, G. D. A., Marinho, C. D., Almeida, S. N. C. D., Daher, R. F., & Amaral Júnior, A. T. D. (2012). Contribution of components of production on snap bean yield. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 12(3), 206–210.
<https://doi.org/10.1590/S1984-70332012000300007>
- Arumuganathan, K., & Earle, E. D. (1991). Nuclear DNA content of some important plant species. *Plant Molecular Biology Reporter*, 9(3), 208–218.
<https://doi.org/10.1007/BF02672069>

- Arunga, E. E., & Van Rheenen, H. A., Owuoche, J. O. (2010). Diallel analysis of Snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties for important traits. *African Journal of Agricultural Research*, 5(15), 1951–1957. <http://hdl.handle.net/123456789/164>
- Asociación Hortifrutícola de Colombia, A. (2018). *ASOHOFrucol. Balance del sector hortifrutícola en 2018. Bogotá, Colombia. Recuperado de http://www.asohofrucol.com.co/imagenes/BALANCE_DEL_SECTOR_HORTIFRUTICULTURA_2018.pdf*.
- Atnaf, M., Tesfaye, K., Dagne, K., & Mohammed, H. (2014). Hyman's diallel analysis to study genetic parameters of phenological traits in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *Int J Agric Sci Nat Resour*, 1(4), 65–71.
- Ayo-Vaughan, M. A., Ariyo, O. J., & Alake, C. O. (2013). Combining ability and genetic components for pod and seed traits in cowpea lines. *Italian Journal of Agronomy*, 8:e10, 73–78. <https://doi.org/10.4081/ija.2013.e10>
- Barelli, M. A. A., Vidigal, M. C. G., do Amaral Júnior, A. T., Vidigal Filho, P. S., & Silvério, L. (1999). Genetic control on number of days to flowering and yield components in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Acta Scientiarum. Agronomy*, 21, 423–427. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v21i0.4252>
- Becerra-Velásquez, V., & Gepts, P. (1994). RFLP diversity of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in its centres of origin. *Genome*, 37(2), 256–263. <https://doi.org/10.1139/g94-036>
- Bennett, M. D., & Leitch, I. J. (2011). Nuclear DNA amounts in angiosperms: Targets, trends and tomorrow. *Annals of Botany*, 107(3), 467–590. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq258>
- Blair, M. W., Chaves, A., Tofiño, A., Calderón, J. F., & Palacio, J. D. (2010). Extensive diversity and inter-genepool introgression in a world-wide collection of indeterminate snap bean accessions. *Theoretical and Applied Genetics*, 120(7), 1381–1391. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1262-4>
- Campos, R., Flor, C. A., Ospina, H. F., & Temple, S. R. (1977). *Cruzamiento del frijol [conjunto audiotutorial]*.
- Castillo, F. S. D., Paredes, Durán, M., Moreno Pérez, E. D. C., & Magdaleno Villar, J. J. (2017). Variedades y densidades de población de frijol ejotero cultivado bajo invernadero e hidroponía. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 8(5), 1187–1193. <https://doi.org/10.29312/remexca.v8i5.117>
- Corporación Colombiana Internacional, C. (2010). *Análisis internacional del sector*

- Hortofrutícola para Colombia. 1ª ed. Bogotá.*
- Crumpacker, D. W., & Allard, R. W. (1962). A Diallel cross analysis of heading date in wheat. *Hilgardia*, 32(6), 275–319. <https://doi.org/10.3733/hilg.v32n06p275>. April 1962.
- Cruz, C. D. (2020). *Programa GENES. Aplicativo Computacional em Genética e Estatística. Disponível desde Internet en: www.ufv.br/dbg/genes/genes.htm (con acceso 05/02/2021).* Universidade Federal de Viçosa.
- Cruz, C. D., Regazzi, A. J., & Carneiro, P. C. S. (2004). *Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético. 3ª ed. Viçosa: Editora UFV. p.688.*
- Cruz, C. D., Regazzi, A. J., & Carneiro, P. C. S. (2012). *Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético. 4ª ed. Viçosa: Editora UFV. p.514.*
- Cruz, D. P., Gravina, G. A., Oliveira, T. R. A., Gomes, A. B. S., Silva, C. Q., Vivas, M., & Silva, V. B. (2018). Selection of progenies of snap beans using mixed models (REML/BLUP). *Genetics and Molecular Research*, 17(2).
- Currence, T. M. (1930). Inheritance studies in *Phaseolus vulgaris*. *Tech Bull Minnesota Agric Exp Stn*, 68, 3–28.
- Da Silva, V. P., Barelli, M. A. A., Felipin-Azevedo, R., Poletine, J. P., & Bernini, C. S. (2020). Agronomic Performance and Heterosis in Common Bean Genotypes. *Journal of Agricultural Studies*, 8(4), 387–399. <https://doi.org/10.5296/jas.v8i4.17329>
- DANE. (2016). *Departamento Administrativo Nacional de Estadística. Tercer Censo Nacional Agropecuario. Recuperado de <https://www.dane.gov.co/index.php/estadisticas-por-tema/agropecuario/censo-nacional-agropecuario-2014#10>.*
- De Carvalho, A. C. P. P., Leal, N. R., Rodrigues, R., & Costa, F. A. (1999). Capacidade de combinação para oito caracteres agrônômicos em cultivares de feijão-de-vagem de crescimento determinado. *Horticultura Brasileira*, 17(2), 102–105. <https://doi.org/10.1590/S0102-05361999000200005>
- Delgado-Salinas, A. O. (1985). *Systematics of the Genus Phaseolus (Leguminosae) in North and Central America.* University of Texas Austin.
- Dickinson, A. G., & Jinks, J. L. (1956). A Generalised Analysis of Diallel Crosses. *Genetics*, 41(1), 65.
- Dickson, M. H. (1967). Diallel Analysis of Seven Economic Characters in Snap Beans. *Crop Science*, 7(2), 121-124.

- dos Santos Trindade, R., do Amaral Júnior, A. T., Rodrigues, R., Viana, J. M. S., & Pereira, M. G. (2011). Combining ability for morphoagronomic traits in common bean and snap bean. *African Journal of Agricultural Research*, 6(29), 6240–6245. <https://doi.org/10.5897/AJAR11.1585>
- Drijfhout, E. (1978). Inheritance of temperature-dependent string formation in common bean. *Annu Rep Bean Improv Coop*, 21, 33–34.
- Drijfhout, E. . (1970). Influence of temperature on string formation of beans (*Phaseolus vulgaris*). *Euphytica*, 19, 145–151.
- Eberhart, S. A., & Gardner, C. O. (1966). A General Model for Genetic Effects. *Biometrics*, 22(4), 864–881. <https://doi.org/10.2307/2528079>
- Echeverri, A., Ceballos, H., & Vallejo Cabrera, F. A. (1999). Análisis dialélico de algunos caracteres cuantitativos en pimentón (*Capsicum annum* L.). *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, 52(2), 611–642.
- Emerson, R. A. (1904). Heredity in bean hybrids. *Ann Rep Nebr Agric Exp St*, 17, 33-78.
- ENA. (2019). *DANE, Encuesta nacional agropecuaria (ENA) – Históricos [En línea]*, Recuperado de: https://www.dane.gov.co/files/investigaciones/agropecuario/enda/ena/2019/boletin_ena_2019.pdf.
- Ertiro, B. T., Zeleke, H., Friesen, D., Blummel, M., & Twumasi, A. S. (2013). Relationship between the performance of parental inbred lines and hybrids for food-feed traits in maize (*Zea mays* L.) in Ethiopia. *Field Crops Research*, 153, 86–93. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2013.02.008>
- Espitia, M. M., Vallejo, F. A., & Baena, D. (2006). Efectos Heteróticos y Habilidad Combinatoria para el rendimiento por planta en Cucurbita moschata DUCH. Ex Poir. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 59(1), 3105–3121. http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0304-28472006000100004&lng=en&tlng=es
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. C. (1996). *Introduction to quantitative genetics (4th ed.)*. Pearson. Harlow, England.
- Fasahat, P., Rajabi, A., Rad, J., & Derera, J. (2016). Principles and utilization of combining ability in plant breeding. *Biometrics Biostatistics International Journal*, 4(1), 1–24.
- Filgueira, F. A. R. (2013). *Parte II-Olericultura especial. Novo manual de olericultura: agrotecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças (Filgueira*

- FAR, ed.). 3rd edn. UFV, Viçosa.
- Font Quer, P. (2001). *Diccionario de Botánica*. 2nda ed. Ediciones Península s.a. Barcelona, España.
- Francelino, F. M., de Amaral Gravina, G. Manhães, C. M., Cardoso, P. M., & de Araújo, L. C. (2011). Evaluation of Promising of snap bean to the North and Northwest Fluminense. *Revista Ciência Agronômica*, 42(2), 554–562.
- Franco, M. C., Cassini, S. T., Oliveira, V. R., Vieira, C., & Tsai, S. M. (2001). Combining ability for nodulation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes from Andean and Middle American gene pools. *Euphytica*, 118(3), 265–270. <https://doi.org/10.1023/A:1017560118666>
- Freytag, G. F., & Debouck, D. G. (2002). Taxonomy, Distribution, and Ecology of the Genus *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionodeae) in North America, Mexico and Central America. Taxonomía, distribución y ecología del género *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionodeae) en Norteamérica, México y Centroamérica. In U. Editorial Forth Worth, TX, Botanical Research Institute of Texas (Ed.), *Botanical Miscellany* (p. 298). SIDA, Botanical Miscellany.
- Gao, Y., & Wang, H. (2007). Inositol pentakisphosphate mediates Wnt/ β -catenin signaling. *Journal of Biological Chemistry*, 282(36), 26490–26502. <https://doi.org/10.1074/jbc.M702106200>
- Gardner, C., & Eberhart, S. (1966). Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. *Biometrics*, 439–452. <https://doi.org/10.2307/2528181>
- Gentry, H. S. (1969). Origin of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. *Springer*, 23(1), 55–69. <https://doi.org/10.1007/BF02862972>
- Gepts, P. (1998). Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. *HortScience*, 33(7), 1124–1130.
- Gepts, P., & Bliss, F. A. (1986). Phaseolin variability among wild and cultivated common beans (*Phaseolus vulgaris*) from Colombia. *Economic Botany*, 40(4), 469–478. <https://doi.org/10.1007/BF02859660>
- Gepts, P., & Bliss, F. A. (1988). Dissemination pathways of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) deduced from phaseolin electrophoretic variability. II. Europe and Africa. *Econ. Bot*, 42(1), 86–104. <https://doi.org/10.1007/BF02859038>
- Gepts, P., Osborn, T. C., Rashka, K., & Bliss, F. A. (1986). Phaseolin-protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris*): evidence for

- multiple centers of domestication. *Economic Botany*, 40(4), 451–468.
<https://doi.org/10.1007/BF02859659>
- Geraldi, I. O., & De Miranda-Filho, J. B. (1988). Adapted models for the analysis of combining ability of varieties in partial diallel crosses. *Revista Brasileira de Genética*, 11(2), 419–430.
- Getachew, E. A., & Tesfaye, A. (2015). Impact of sowing date and plant spacing on yield, quality and disease incidence of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties at Jimma Southwestern, Ethiopia. *Global Advanced Res. J. Educational Res. and Review*, 4(5), 81–89.
- Gilbert, N. E. G. (1958). Diallel cross in plant breeding. *Nature.Com*, 12(4), 477.
<https://doi.org/10.1038/hdy.1958.48>
- Gomes, A. B. S., Oliveira, T. R. A., Gravina, G. A., Cruz, D. P., Sant'Anna, C. Q. S. S., Daher, R. F., Araújo, L. C., Araújo, K. C., Oliveira, G. H. F., Rocha, R. S., & Pereira, I. M. (2019). Combining ability in snap bean lines in Brazil. *Genetics and Molecular Research*, 18(2). <https://doi.org/10.4238/gmr18214>
- Gomes, G. R., Furlan, F. F., Freiria, G. H., Gonçalves, L. S. A., & Takahashi, L. S. A. (2017). Production components and yield of bushing snap bean in conventional and organic production systems. *Semina: Ciências Agrárias*, 38(5), 3353–3361.
<https://doi.org/10.5433/1679-0359.2017v38n5p3353>
- Griffing, B. (1956). Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Australian Journal of Biological Sciences*, 9(4), 463–493.
<https://doi.org/10.1071/BI9560463>
- Hallauer, A. R., & Miranda, F. (1988). *Quantitative genetics maize breeding* (2nd ed.). Iowa State Univ. <https://doi.org/10.1017/S0021859600086974>
- Hamad, I. (1975). *Inheritance of Yield, Yield Components, Number of Days to Flowering, Plant Height and Incidence of Interlocular Cavitation of Pods in Snap Beans (Phaseolus vulgaris L.)*. Doctoral dissertation, University of Wisconsin--Madison.
- Hayat, I., Ahmad, A., Masud, T., Ahmed, A., & Bashir, S. (2014). Nutritional and health perspectives of beans (*Phaseolus vulgaris* L.): an overview. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 54(5), 580–592.
<https://doi.org/10.1080/10408398.2011.596639>
- Hayman, B. I. (1954). The analysis of variance of diallel tables. *Biometrics*, 10(2), 235–244. <https://doi.org/10.2307/3001877>
- Hayman, B. I. (1958). The Theory and analysis of diallel crosses. II. *Genetics*, 43(1), 63–

- 85.
- Hayman, B. I. (1960). The theory and analysis of diallel crosses III. *Genetics*, 45, 155–172.
- IBPGR. (2001). (*IPGRI*) *Descritores para Phaseolus vulgaris*. *International Plant Genetic Resources Institute*. Rome.
- ICONTEC. (2001). *Instituto Colombiano de Normas Tecnicas y Certificación*. NTC 1253. *Habichuela*. Bogotá.
- Janssen, W. (1987). El cultivo de la habichuela en varios países de América Latina. *Memorias de Un Taller, CIAT, Cali, Colombia, 11 Al 15 de Mayo de 1987*.
- Jhanavi, D. R., Patil, H. B., Justin, P., Hadimani, R. H., Mulla, S. W. R., & Sarvamangala, C. (2018). Genetic variability, heritability and genetic advance studies in french bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. *Indian J. Agric. Res*, 52(2), 162–166. <https://doi.org/10.18805/IJARE.A-4923>
- Jinks, J. L., & Hayman, B. . (1953). The analysis of diallel crosses. *Maize Genetics Cooperation Newsletter*, 27, 48–54.
- Joosten, J. H. . (1927). Een onderzoek naar het kenmerk der “draadloosheid” bij verschillende boonrassen [Investigations concerning the “stringlessness” of varieties of beans]. *Mededelingen van de Landbouwhogeschool Wageningen*, 31, 1–49.
- Kaplan, L. (1981). What is the origin of the common bean? *Springer*, 35(2), 240–254. <https://doi.org/10.1007/BF02858692>
- Kaplan, L., & Kaplan, L. N. (1988). *Phaseolus* in Archaeology. In *Gepts, P. (ed) Genetic Resources of Phaseolus Beans* (pp. 125–142). Kluwer Academic. Dordrecht, The Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-2786-5>
- Kempthorne, O. (1955). The theory of the diallel cross. *Genetics*, 41, 451–459.
- Kolonel, L. N., Hankin, J. H., Whittemore, A. S., Wu, A. H., Gallagher, R. P., Wilkens, L. R., John, E. M., Howe, G. R., Dreon, D. M., & West, D. W. (2000). Vegetables, fruits, legumes and prostate cancer: a multiethnic case-control study. *Cancer Epidemiology and Prevention Biomarkers*, 9(8), 795–804.
- Krause, W., Rodrigues, R., & Leal, N. R. (2012). Capacidade combinatória para características agrônômicas em feijão-de-vagem. *Revista Ciência Agrônômica*, 43(3), 522–531. <https://doi.org/10.1590/S1806-66902012000300015>
- Lamz-Piedra, A., Cárdenas-Travieso, R. ., Ortiz-Pérez, R., Eladio-Alfonzo, L., & Sandrino-

- Himely, A. (2017). Evaluación preliminar de líneas de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) promisorios para siembras tempranas en Melena del Sur. *Cultivos Tropicales*, 38(4), 111–118. http://scielo.sld.cu/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0258-59362017000400016&lng=es&tIng=es.
- Leal, N. R., Hamad, I. A., & Bliss, F. A. (1982). Avaliação de progenitores e linhas avançadas de melhoramento de feijão-de-vagem de crescimento determinado. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 17,(2), 225–231.
- Leite, P. H. M. P., Barelli, M. A. A., Neves, L. G., da Silva, C. R., & de Oliveira, T. C. (2015). Genetic divergence among common bean cultivars from precocious group. *Científica*, 43(2), 143–148. <https://doi.org/10.15361/1984-5529.2015v43n2p143-148>
- Leite, P. H. M. P., da Silva, V. P., Gilio, T. A. S., Azevedo, R. F., de Oliveira, T. C., & Barelli, M. A. A. (2019). Diversidade genética em cultivares e linhagens de feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) utilizando análises multivariadas. *Revista Cultura Agronômica*, 28(3), 268–279. <https://doi.org/10.32929/2446-8355.2019v28n3p268-279>
- Linnaeus, C. (1753). *Species Plantarum, exhibentes plantas rita cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis nominibus triviabilibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum Systema Sexuala digestas. In 2 volumes. Tomus I, pp. [xi], 1–560, Tomus II, pp. 561.*
- Lizarralde, R. . (2013). *Dirección de cadenas productivas. Cadena Agroalimentaria de Las Hortalizas. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.* [https://sioc.minagricultura.gov.co/Hortalizas/Documentos/2013-11-30 Cifras Sectoriales.pdf](https://sioc.minagricultura.gov.co/Hortalizas/Documentos/2013-11-30%20Cifras%20Sectoriales.pdf)
- Machado, A. T. (2014). Construção histórica do melhoramento genético de plantas: do convencional ao participativo. *Revista Brasileira de Agroecologia*, 9(1), 35–50.
- Márquez, S. F. (1988). *Genotecnia vegetal. Tomo II. Editor AGT. México.* 563.
- Mashiq, P., Moatshe, O., Tiroesele, B., Lekgari, L., & Molosiwa, O. (2019). Response of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes to varying planting dates in Botswana. *Journal of Agricultural and Crop Research*, 7(2), 26–30.
- Mather, K., & Jinks, J. I. (1971). *Biometrical Genetics.* (2nd ed.). Chapman & Hall. <https://doi.org/10.1002/bimj.19730150511>
- McIntosh, M. S. (1983). Analysis of Combined Experiments. *Agronomy Journal*, 75(1), 153–155.
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. (2017). *Anuario estadístico del sector*

- agropecuaria y pesquero. Recuperado el 12 de 02 de 2020, de.
[https://www.agronet.gov.co/estadistica/reportes/EVA/story_content/external_files_/ANUARIO 2017.pdf](https://www.agronet.gov.co/estadistica/reportes/EVA/story_content/external_files_/ANUARIO%202017.pdf)
- Mounir, A. M., El-Yazid, A. A., Orabi, I. O. A., Zahran, A. A., & El-Oksh, I. I. (2015). Effect of sowing date, gamma irradiation and intracultivar differences on growth, pod characteristics and some endogenous plant growth regulators in snap Beans. *World Journal of Agricultural Sciences*, 11(6), 380–390.
- Myers, J. ., & Baggett, J. . (1999). Improvement of snap bean. In *Common bean improvement in the twenty-first century* (pp. 289–329). Springer.
- Myers, J. ., & Kmiecik, K. (2017). *Common Bean: Economic Importance and Relevance to Biological Science Research*. In: Pérez de la Vega M., Santalla M., Marsolais F. (eds) *The Common Bean Genome. Compendium of Plant Genomes*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-63526-2_1
- Nienhuis, J., & Singh, S. P. (1986). Combining Ability Analyses and Relationships Among Yield, Yield Components, and Architectural Traits in Dry Bean. *Crop Science*, 26(1), 21–27. <https://doi.org/10.2135/cropsci1986.0011183X002600010005x>
- Owusu, E. Y., Amegbor, I. K., Darkwa, K., Oteng-Frimpong, R., & Sie, E. K. (2018). Gene action and combining ability studies for grain yield and its related traits in cowpea (*Vigna unguiculata*). *Cogent Food & Agriculture*, 4(1). <https://doi.org/10.1080/23311932.2018.1519973>
- Owusu, E. Y., Mohammed, H., Manigben, K. A., Adjebeng-Danquah, J., Kusi, F., Karikari, B., & Sie, E. K. (2020). Diallel Analysis and Heritability of Grain Yield, Yield Components, and Maturity Traits in Cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). *The Scientific World Journal*, 9. <https://doi.org/10.1155/2020/9390287>
- Pandey, B., & Singh, Y. V. (2010). Combining ability for yield over environment in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp. *Legume Research*, 33(3), 190–195.
- Pimentel-Gomes, F. (2009). *Curso de estatística experimental*. 12ª. ed., Fundação de Estudos Agrários Luiz de Queiroz. 451 p.
- Prakken, R. (1934). Inheritance of colours and pod characters in *Phaseolus vulgaris* L. *Genetica*, 16, 177–296.
- Ramalho, M. A. P., Santos, J. B., & Pinto, C. A. B. P. (2008). Genética na Agropecuária. Editora UFLA. In *Lavras*.
- Ramírez, L. (2006). *Mejora de plantas alógamas*. Universidad Pública de Navarra.

Pamplona–España,.

- Raut, D. M., Tamnar, A. B., Burungale, S. V., & Badhe, P. L. (2017). Half diallel analysis in cowpea [*Vigna unguiculata* (L.) Walp.]. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 6(7), 1807–1819. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.607.218>
- Rocha, F. D., Stingenhen, J. C., Gemeli, M. S., Coimbra, J. L. M., & Guidolin, A. F. (2014). Diallel analysis as a tool when selecting parents for beans. *Revista Ciência Agronômica*, 45(1), 74–81. <https://doi.org/10.1590/S1806-66902014000100010>
- Rodrigues, R., Leal, N. R., & Pereira, M. G. (1998). Análise dialélica de seis características agronômicas em *Phaseolus vulgaris* L. *Bragantia, Campinas*, 57(2), 241–250. <https://doi.org/10.1590/S0006-87051998000200005>
- Rojas, B. A., & Sprague, G. F. (1952). A comparison of variance components in corn yield trials III. General and specific combining ability and their interactions with locations and years. *Agronomy Journal*, 44(9), 562–566. <https://doi.org/10.2134/agronj1952.00021962004400090002x>
- Ruiz, C. M. (2012). Obtención de un híbrido de frijol arbustivo para una cosecha mecanizada. *Tecnología En Marcha*, 25(2), 21–31. <https://doi.org/10.18845/tm.v25i2.311>
- Santalla, M., Rodiño, A., & De Ron, A. (2002). Allozyme evidence supporting southwestern Europe as a secondary center of genetic diversity for common bean. *Theoretical and Applied Genetics*, 104(6–7), 934–944. <https://doi.org/10.1007/s00122-001-0844-6>
- Servicio Nacional de Inspección y Certificación de semillas. (2017). *Servicio Nacional de Inspección y Certificación de semillas. Guía Técnica para la Descripción Varietal de frijol (Phaseolus vulgaris L.)*.
- Sheikh, F. A., Sofi, P. A., Wani, S. H., Khan, M. N., Dar, Z. A., & Lone, J. A. (2016). Stability analysis in bush type Rajmash (*Phaseolus vulgaris* L.) under temperate Kashmir conditions. *International Journal of Agriculture, Environment and Biotechnology*, 9(5), 745. <https://doi.org/10.5958/2230-732X.2016.00097.8>
- Silbernagel, M. J. (1986). Snap Bean Breeding. In *Breeding Vegetable Crops* (J. Bassett, pp. 243–292).
- Silva, M. P. da, Amaral Júnior, A. T. do, Rodrigues, R., Pereira, M. G., & Viana, A. P. (2004). Genetic control on morphoagronomic traits in snap bean. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 47(6), 855–862.

- 89132004000600004
- Singh, A., & Saini, S. (1982). A note on combining ability in French bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Haryana Journal of Horticultural Science*, 11(3–4), 270–273.
- Singh, B. K., & Singh, B. (2015). Breeding perspectives of snap beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Vegetable Science*, 42(1), 1–17.
- Singh, I., Badaya, S. N., & Tikka, S. B. S. (2006). Combining ability for yield over environments in cowpea. *Indian Journal of Crop Science*, 1(1–2), 205–206.
- Singh, S. P., Gepts, P., & Debouck, D. G. (1991). Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Economic Botany*, 45(3), 379–396.
<https://doi.org/10.1007/BF02887079>
- Singh, S. P., & Voysest, O. (1997). Ampliación de la base genética de los cultivares de frijol: hibridación interespecífica en *Phaseolus* especies. In *Taller de Mejoramiento de Frijol para el siglo XXI. Bases para una Estrategia para América Latina* (p. 559).
- Singh S. (2001). Broadening the genetic base of common bean cultivars. *Crop Science*, 41(6), 1659–1675. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.1659>
- Sprague, G. F., & Tatum, L. A. (1942). General vs. Specific Combining Ability in Single Crosses of Corn. *Agronomy Journal*, 34(10), 923–932.
<https://doi.org/10.2134/agronj1942.00021962003400100008x>
- Sprague, G. S., & Tatum, L. A. (1942). General vs. Specific combining ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.*, 34, 923–932.
- Taha, N. M. (2019). Genotype × environment interaction and stability analysis for some economic characters in snap bean. *Arab Universities Journal of Agricultural Sciences*, 27(2), 1541–1558. <https://doi.org/10.21608/AJS.2019.11880.1016>
- Tohme, J., Gonzalez, D. O., Beebe, S., & Duque, M. C. (1996). AFLP analysis of gene pools of a wild bean core collection. *Crop Sci.*, 36(5), 1375–1384.
<https://doi.org/10.2135/cropsci1996.0011183X003600050048x>
- Tschermak, E. V. (1916). Über den gegenwärtigen Stand der Gemüsezüchtung. *Zeitschrift Für Pflanzenzüchtung*, 4, 65–104.
- Tuba Bıçer, B. T., & Şakar, D. (2008). Heritability and gene effects for yield and yield components in chickpea. *Hereditas*, 145(5), 220–224. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.2008.02061.x>
- Uddin, F. J., Kashem, M. A., Islam, A. M., & Sarkar, M. A. R. (2017). Optimizing sowing date for French bean varieties under Bangladesh condition. *Annual Research &*

- Review in Biology*, 21(3), 1–7. <https://doi.org/10.9734/ARRB/2017/38096>
- USDA. (2019). *Disponibilidad y consumo de alimentos del USDA*. [(consultado el 12 de julio de 2019)]; Disponible en línea: <https://www.ers.usda.gov/data-products/ag-and-food-statistics-charting-the-essentials/food-availability-and-consumption/>.
- Vale, N. M. D., Barili, L. D., Oliveira, H. M. D., Carneiro, J. E. D. Carneiro, P. C. S., & Silva, F. L. D. (2015). Escolha de genitores quanto à precocidade e produtividade de feijão tipo carioca. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 50(2), 141–148. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2015000200006>
- Vallejo, F. ., & Estrada, E. . (2016). *Mejoramiento genético de plantas*. Universidad Nacional de Colombia. (Segunda ed).
- Vallejo, F. A., Espitia, M., Estrada, E., & Ramirez, H. (2010). *Genética vegetal*. Universidad Nacional de Colombia, Palmira, Colombia. 383.
- Vallejo, F. A., & Estrada, E. I. (2004). *Producción de hortalizas de clima cálido*. Universidad Nacional de Colombia Sede Palmira.
- Vallejo, F. A., Gutierrez, A., Estrada, E. I., Cardozo, C. I., García, M. A., Sánchez, M. S., & Baena, D. (2004). *Cultivo de habichuela: variedad UNAPAL milenio*. Editorial UN. <http://www.uneditorial.net/uflip/Cultivo-de-habichuela-variedad-UNAPAL-milenio/pubData/source/Cultivo-de-habichuela-variedad-UNAPAL-milenio.PDF>
- Vaz, D. D. C., Morais-Júnior, O. P. D., & Peixoto, N. (2017). Agro-morphological characterization and genetic divergence assessment in bush snap bean genotypes. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 47(2), 134–144. <https://doi.org/10.1590/1983-40632016v4743525>
- Viana, J. M. S., Cruz, C. D., & Cardoso, A. A. (1999). Theory and analysis of partial diallel crosses. *Genetics and Molecular Biology*, 22(4), 591–599. <https://doi.org/10.1590/S1415-47571999000400021>
- Vidyakar, V., Lal, G. M., Singh, M. K., & Kumar, A. (2017). Study on genetic diversity in French bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry, New Delhi*, 6(6), 184–187.
- Wade, B. L. (1937). Breeding and improvement of peas and beans. In *United States Department of Agriculture: Yearbook of Agriculture* (pp. 251–282).
- Whankate, R.A.; Garande, V.K.; Shinde, U.S.; Dhumal, S.S.; Sonawane, P.N.; SARVADE, S.A.; Ambad, S.N. (2021). Growth and Yield Performance of French Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Germplasm under Sub-Montane Zone of Maharashtra. *Legume Research: An International Journal*, 44(2): 138–144.

<https://doi.org/10.18805/LR-4249>

Wellensiek, S. J. (1922). De erfelijkheid van het al of niet bezit van “draad” bij rassen van *Phaseolus vulgaris* L. *Genetica*, 4, 443–446.

Yordanov, M. (1983). *Heterosis in the Tomato* (pp. 189–219). Springer.

https://doi.org/10.1007/978-3-642-81977-3_7

Zdravković, M., Zdravković, J., Stanković, L., Pavlović, N., Zdravković, J., Stanković, L., & Pavlović, N. (2005). Combining abilities of inheriting first pod height of some french bean lines (*Phaseolus vulgaris* L.). *Genetika*, 37(1), 65–70.

<https://doi.org/10.2298/GENSR0501065Z>

Zeffa, D. M., Perini, L. J., Constantino, L. V., Freiria, G. H., & Gonçalves, L. S. A. (2020). A New Classification proposal of coefficients of variation for morpho-agronomic traits in Snap Beans. *Functional Plant Breeding Journal*, 2(2).

<https://doi.org/10.35418/2526-4117/v2n2a3>