



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Identificación de QTLs asociados a la
resistencia al estrés por calor usando
poblaciones de fríjol común
interespecíficas derivadas de *Phaseolus
acutifolius***

Sergio Andres Cruz Ruiz

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Palmira, Colombia
2021

**Identificación de QTLs asociados a la
resistencia al estrés por calor usando
poblaciones de fríjol común
interespecíficas derivadas de *Phaseolus
acutifolius***

Sergio Andres Cruz Ruiz

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

Magister en Ciencias Agrarias

Director (a):

Ph. D, Steve Beebe

Codirector (a):

Ph.D, Diana Carolina Lopez

Línea de Investigación:

Fitomejoramiento

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Palmira, Colombia

2022

Agradecimientos

Al Dr. Steve Beebe, Dr. Bodo Raatz, Dra. Gloria Mosquera, Milan Urban y Juan David Lobatón por la orientación, enseñanzas y permitirme la oportunidad de pertenecer al equipo de mejoramiento de frijol del CIAT, Colombia. Agradezco la profesora Diana Carolina López por su dedicación para revisar mi investigación y motivación.

Agradezco a mi colega Ernesto Espitia junto con el equipo de trabajo de fisiología de frijol del CIAT por su compromiso y dedicación durante las jornadas de siembra y cosecha principalmente en los ambientes de altas temperaturas. A mis amigos y compañeros de trabajo Daniel Ariza, Johan Steven Aparicio y Eliana Macea por abrirme la puerta al mundo de la investigación y acompañarme en este camino que no termina.

Agradezco también a mis amigos y compañeros Juan Pablo Cantor, Wilson, Harold y Lucy Diaz por apoyarme creativamente en el desarrollo de este trabajo. Agradezco al equipo de mejoramiento de Frijol Mesoamericano liderado por el Ingeniero Cesar Cajiao y Luis Valderrama que permitieron con su labor la siembra e incremento de la población objeto de este estudio.

Finalmente agradezco a la Agencia Noruega para la Cooperación al Desarrollo (NORAD) que a través de la organización internacional Crop Trust financió este proyecto.

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 Sergio Andres Cruz Ruiz

Fecha 24/11/2020

Resumen

Identificación de QTLs asociados a la resistencia al estrés por calor usando poblaciones de fríjol común interespecíficas derivadas de *Phaseolus acutifolius*

Varios estudios han demostrado que *Phaseolus acutifolius* A. Gray es una fuente potencial de genes asociados a la tolerancia al calor que pueden ser utilizados para mejorar la adaptación del fríjol común (*P. vulgaris* L.) a las condiciones de alta temperatura, sin embargo, hasta ahora la base genética de esta resistencia es desconocida por ello se construyó una población de mapeo genético interespecífica entre *P. acutifolius* A. Gray y *P. vulgaris* L. con la cual se evaluaron componentes de rendimiento bajo condiciones controladas de alta temperatura (25°C día/noche, respectivamente). La población de mapeo genético se secuenció mediante el método de genotipado por secuenciación (Genotyping By sequencing, GBS), posteriormente se realizó un análisis de asociación genética con dos modelos de asociación genética para delimitar las regiones genómicas candidatas asociadas con la resistencia al estrés por calor encontrándose 31 asociaciones significativas para las variables: número de vainas, número de semillas por planta, peso promedio de semillas, índice de cosecha de vaina, número de vainas vanas por planta y rendimiento por planta. Se encontraron asociaciones que presentaron un efecto positivo y provinieron de los parentales silvestres de *P. acutifolius* A. Gray. Los genes presentes en las asociaciones significativas se relacionaron con la respuesta canónica al estrés por calor y a la señalización con fitohormonas como las auxinas y el etileno.

Palabras clave: *P. acutifolius*, resistencia a altas temperaturas, GWAS, QTLs, Introgresiones

Abstract

Identification of QTLs associated with heat stress resistance using interspecific common bean populations derived from *Phaseolus acutifolius*

Several studies have shown that *Phaseolus acutifolius* A. Gray is a potential source of genes associated with heat tolerance that can be used to improve the adaptation of common bean (*P. vulgaris* L.) to high temperature conditions, however, so far the genetic basis of this resistance is still unknown, therefore an interspecific genetic mapping population was constructed between *P. acutifolius* A. Gray and *P. vulgaris* L. to evaluate yield components under high temperature conditions. The genetic mapping population was sequenced using the Genotyping By sequencing (GBS) method, then a genetic association analysis was performed with the mixed linear models to delimit candidate genomic regions associated with resistance to heat stress, finding significant associations for the variables: number of pods and yield per plant that were associated with a positive effect came from the wild parents of *P. acutifolius* A. Gray. The genes present in the significant associations were related to the canonical response to heat stress and to the signaling that may be involved in the expression of these genes.

Keywords: *P. acutifolius*, heat tolerance, GWAS, QTLs, Introgressions.

Contenido

	Pág.
Introducción	9
Identificación del Problema	11
Formulación de la hipótesis	11
Objetivo general	11
Objetivos Específicos	11
1. Marco Teórico.....	12
1.1 El Género <i>Phaseolus</i>	12
1.2 El Frijol Común.....	12
1.3 Morfología y Fenología del Frijol Común	13
1.4 Origen y Domesticación.....	15
1.5 Adaptación Ambiental.....	16
1.6 Estrés y Tolerancia al Calor en frijol común.....	16
1.7 Mejoramiento para tolerancia a altas temperaturas en frijol común	17
1.8 Análisis de Asociación Genética.....	20
2. Metodología.....	22
2.1 Material vegetal.....	22
2.2 Localización y Condiciones Climáticas	24
2.3 Fenotipado y Análisis Estadístico	26
2.4 Genotipado de la Población de Mapeo.....	28
2.4.1 Llamado de variantes e identificación de la estructura poblacional	29
2.4.2 Análisis de introgresiones	30
2.4.3 Estudio de asociación del genoma completo	30
2.4.4 Identificación de genes candidatos	30
3. Resultados y Discusión.....	32
3.1 Análisis Fenotípico de la Población de Mapeo Genético.....	32
3.1.1 Variación fenotípica de caracteres cualitativos en la población de mapeo genético 32	
3.1.2 Efecto del estrés por calor sobre los genotipos de <i>P. acutifolius</i> A. Gray	35
3.1.3 Efecto del estrés por calor sobre los parentales mejorados y líneas testigo de <i>P. vulgaris</i> L.	35
3.1.4 Efecto del estrés por calor sobre la población de mapeo interespecífica entre <i>P. vulgaris</i> L. y <i>P. acutifolius</i> A. Gray	37

3.2	Análisis Genético de la Población de Mapeo Genético	42
3.2.1	Genotipado de la población	42
3.2.2	Estructura de la población y análisis de introgresiones	44
3.3	Análisis de Asociación del Genoma Completo	48
3.3.1	Número de Semillas por Vaina	49
3.3.2	Número de semillas.....	54
3.3.3	Peso promedio de semillas.....	56
	Índice de Cosecha de Vaina.....	63
3.3.4	Peso Seco de Tallos	Error! Bookmark not defined.
3.3.5	Número de Vainas Vanas por Parcela	65
3.3.6	Rendimiento por Planta.....	70
3.3.7	Número de Vainas por Parcela (NV).....	Error! Bookmark not defined.
3.3.8	Relación con estudios previos.....	Error! Bookmark not defined.
4.	Conclusiones y Recomendaciones	73
4.1	Conclusiones	73
4.2	Recomendaciones.....	74
5.	Referencias Bibliográficas	76
6.	Anexos.....	84

Lista de figuras

Pág.

- Figura 1-1:** Esquemas de retrocruzamiento para la obtención de líneas interespecíficas entre *P. vulgaris* y *P. acutifolius*. Esquema adaptado de (Singh & Voyses, 1996). 19
- Figura 2-1:** Características fenotípicas de grano de los parentales de la población de mapeo genético. G40056 y G40287 son dos accesiones silvestres de *P. acutifolius* con un grano pequeño y un patrón de coloración jaspeado. VAP 1 material puente presenta una testa color café. SMR 155 y SEF 10 líneas de frijol común élitos con un grano rojo brillante. ICTA Ligero y SEN 118 líneas de frijol mejoradas de grano negro y opaco. SMC 214 línea de frijol mejorada con una semilla color crema y un patrón de coloración jaspeado con rosado. 23
- Figura 2-2:** Ambientes donde se evaluó la población de mapeo interespecífica. **A.** Invernaderos climatizados Izq. INV-M3-2 y Der. INV-M3-1. **B.** M3-Ambiente control donde no se aplicó estrés por calor. 25
- Figura 2-3:** Comparación de las temperaturas nocturnas de los ambientes donde se evaluó la población de mapeo. *Se calculó el promedio diario de las temperaturas entre las 18:00 hasta las 06:00. La sombra en torno a las líneas corresponde a la desviación estándar 26
- Figura 3-1:** Presencia de rasgos vegetativos provenientes de los parentales *P. acutifolius* A. Gray en población de mapeo interespecífica. 33
- Figura 3-2:** Patrones de coloración de semilla presentes en la población de mapeo genético interespecífica entre *P. vulgaris* L. y *P. acutifolius* A. Gray. **A.** Rojo 6-0-0, **B.** Negro 8-0-0, **C.** Café 4-0-0, **D.** Negro con café moteado 8-4-M, **E.** Rosado 5-0-0, **F.** Crema con negro jaspeado 2-8-J, **G.** Rojo con rosado moteado 6-5-M, **H.** Morado 7-0-0, **I.** Crema 2-0-0, **J.** Crema con rojo moteado 2-6-J, **K.** Café con crema moteado 4-2-M, **L.** Rojo con crema moteado 6-2-M y **M.** Crema con rosado jaspeado 7-2-J. 34
- Figura 3-3:** Distribución de los valores fenotípicos por ambiente. Las líneas punteadas representan el promedio por ambiente y los marcadores indican valor fenotípico ajustado para los parentales de la población de mapeo genético. **A.** Rendimiento por planta (RdPl), **B.** número de vainas por parcela (NV), **C.** número de semillas por vaina (NSV), **D.** peso promedio de semilla (PPS), **E.** Índice de Cosecha de Vaina (ICV), **F.** peso seco de cáscara (PSC), **G.** número de vainas vanas (NVV), **H.** peso seco del tallo (PST), **I.** número de semillas (NS)..... 38

- Figura 3-4:** Análisis de correlaciones fenotípicas de Pearson entre variables por localidad. **A.** INV-M3-1, **B.** INV-M3-2 y **C.** M3-Ambiente. Para las variables Rendimiento por planta (RdPI), número de vainas por parcela (NV), número de semillas por vaina (NSV), peso promedio de semilla (PPS), índice de Cosecha de Vaina (ICV), peso seco de cáscara (PSC), número de vainas vanas (NVV), peso seco del tallo (PST), número de semillas (NS). La diagonal indica las heredabilidades en sentido amplio para cada variable. 39
- Figura 3-5:** Análisis de componentes principales usando la información fenotípica de la población interespecífica en los tres ambientes. **A.** Ubicación de los individuos en los primeros dos componentes principales. Los marcadores están coloreados de acuerdo al grupo asignado en el análisis de clusters realizado. **B.** Correlación de los primeros dos componentes principales con las variables empleadas en el análisis de componentes principales. Las flechas están coloreadas de acuerdo a la contribución a la varianza capturada. 41
- Figura 3-6:** Densidad de variantes de un solo nucleótido en ventanas de 100 kb para la matriz genotípica de la población de mapeo genético compuesta por 36.839 SNPs. 43
- Figura 3-7:** Distribución de los SNPs ubicados en regiones codificantes. 44
- Figura 3-8:** Análisis de componentes principales basado en 1.392 marcadores SNP. Los parentales fueron anotados. La escala de color y forma corresponde al grupo de cruzamiento. **Der.** Diagrama de puntos usando los componentes principales uno y dos. **Izq.** Diagrama de puntos usando los componentes dos y tres. 45
- Figura 3-9:** Gráfico de introgresiones para las 108 familias interespecíficas con al menos una región detectada como introgresión de *P. acutifolius*. La primer fila representa la densidad de genotipado en ventanas fijas de 100 kb. Cada Fila representa una familia interespecífica, las cajas verdes las regiones predichas como introgresiones mientras que las cajas rojas representan las regiones que no se pudo resolver su origen debido a que presentan similitud tanto con los parentales vulgaris como con los tepari. Las filas se agruparon de acuerdo al análisis de estructura poblacional. 46
- Figura 3-10:** Análisis de la estructura de la población GCDT utilizando 1.392 marcadores en equilibrio para 269 muestras de la población GCDT. **A:** Asignación de ancestría global con $K=8$. Los genotipos fueron ordenados por el mayor coeficiente de pertenencia y se formaron nueve grupos: Tepary (2), SMR_155-like (79), SMC_214-like (30), SEN_118-like (38), SEF_010-like (46), ICTA_LIGERO-like (41) Chr10_introgession-like (5), Chr03_introgession-like (12) y grupo mixto (22). **B:** Neighbor-joining mostrando la distancia genética entre las muestras e indicando por el color de la rama más proximas a la hoja el porcentaje introgresado del genoma. Las hojas están coloreadas por el grupo de estructura. Nótese que la rama tepari está recortada porque esos genotipos son muy contrastantes con respecto a la población GCDT. 47
- Figura 3-11:** Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable número de semillas por vaina (NSV) para las tres localidades evaluadas. **Izq.** Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(p-$

valor) = 5.25. Puntos redondos por corresponden al modelo MLM. Puntos en forma de cruz corresponden al modelo BLINK. Der. QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.....	50
Figura 3-12: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable número de semillas por vaina (NSV) en las tres localidades. A: Asociación NSV_2.1. B: Asociación NSV_4.2. C: Asociación NSV_5.3. D: Asociación NSV_7.4. E: Asociación NSV_8.5. F: Asociación NSV_11.6.	51
Figura 3-13: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones NSV 4.1 y 8.4. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.	51
Figura 3-14: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones NSV_2.1, NSV_5.3, NSV_7.4 y NSV_11.6. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.	53
Figura 3-15: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable número de semillas (NS) para las tres localidades evaluadas. Izq. Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(p\text{-valor}) = 5.25$. Der. QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.	55
Figura 3-16: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable número de semillas por parcela (NS) en las tres localidades para las clases genotípicas de la asociación NS 8.1.....	55
Figura 3-17: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para la asociación NS_8.1. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.....	56
Figura 3-18: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable peso promedio de semillas (PPS) para las tres localidades evaluadas. Izq. Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(p\text{-valor}) = 5.25$. Der. QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.	57
Figura 3-19: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable peso promedio de semillas (PPS) en las tres localidades para las clases genotípicas de las asociaciones: A: PPS_1.1, B: PPS_3.2, C: PPS_3.3, D: PPS_4.4, E: PPS_4.5, F: PPS_6.6, G: PPS_7.7, H: PPS_8.8 y I: PPS_10.9.	58
Figura 3-20: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones: A: PPS_1.1, B: PPS_4.4 y C: PPS_6.6. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK	

respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.	59
Figura 3-21: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones: A: PPS_3.2, B: PPS_3.3, C: PPS_4.5, D: PPS_7.7, E: PPS_8.8, F: PPS_10.9. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.	61
Figura 3-22: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable índice de cosecha de vaina (ICV) para las tres localidades evaluadas. Izq. Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(\text{p-valor}) = 5.25$. Der. QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.	63
Figura 3-23: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable índice de cosecha de vainas (ICV) en las tres localidades para las clases genotípicas de las asociaciones: A: ICV_3.1, B: ICV_3.2, C: ICV_5.3.	64
Figura 3-24: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones: A: ICV_3.1, B: ICV_3.2, C: ICV_5.3. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.	65
Figura 3-25: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable número de vainas vanas (NVV) para las tres localidades evaluadas. Izq. Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(\text{p-valor}) = 4$. Der. QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.	66
Figura 3-26: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable número de vainas vanas (NVV) en las tres localidades para las clases genotípicas de las asociaciones: A: NVV_1.1, B: NVV_3.2, C: NVV_4.3, D: NVV_5.4 y E: NVV_10.5.	67
Figura 3-27: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para la asociación NVV_3.2. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.	68
Figura 3-28: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones: A: NVV_1.1, B: NVV_4.3, C: NVV_5.4 y D: NVV_10.5. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.	69
Figura 3-29: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable rendimiento por planta (RdPl) para las tres localidades evaluadas. Izq. Manhattan	

plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(p\text{-valor}) = 4$.

Der. QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos. 70

Figura 3-30: Diagrama de cajas mostrando las distribuciones fenotípicas de la variable rendimiento por planta (RdPl) en las tres localidades evaluadas para las clases genotípicas de las variantes asociadas significativamente. **A.** Asociación RdPl 8.1. **B.** Asociación RdPl 8.2. **C.** Asociación RdPl 8.3..... 71

Figura 3-31: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento para las asociaciones RdPl 8.1, RdPl 8.2 y RdPl 8.3; Las líneas conectoras rojas indican la posición de la asociación y el polígono rojo la región en desequilibrio de ligamiento ($r^2 > 0.6$)..... 72

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1-1: Grupos de color para describir el color de la testa del grano de frijol (<i>P. vulgaris</i> L.) propuestos por (Schoonhove y Pastor-Corrales, 1987).....	14
Tabla 1-2: Comparación de escalas fenológicas propuestas por (Fernandez et al., 1986) y (Feller et al., 1995) junto con su duración aproximada.	15
Tabla 2-1: Conteo de familias durante el avance generacional de la población interespecífica de mapeo genético.	24
Tabla 2-2: Medidas descriptivas de los parámetros climáticos evaluados durante todo el ciclo de cultivo en los tres ambientes donde se caracterizó la población de mapeo genético.	25
Tabla 3-1: Respuesta promedio a los tratamientos control (35/20 C) y estrés por calor (32/25 °C) de las líneas testigo y los parentales de la población de la especie <i>P. vulgaris</i> L.	36
Tabla 3-2: Respuesta promedio a los tratamientos control (32/20 °C) y estrés por calor (32/25 °C) de la población interespecífica entre <i>P. vulgaris</i> L. y <i>P. acutifolius</i> A. Gray...	37
Tabla 3-3: Heredabilidades en sentido amplio para cada ambiente y cada variable evaluada. Para calcular las heredabilidades fue usado el método propuesto (Cullis et al., 2006).	40
Tabla 3-4: Caracterización de clústers detectados con el análisis de componentes principales fenotípico.....	42
Tabla 3-5: Heredabilidades genómicas por ambiente usando un set de 36.839 SNPs y 269 familias interespecíficas.....	48
Tabla 3-6: QTLs significativos identificados en el mapeo por asociación usando el modelo lineal mixto (MLM) y el modelo multilocus BLINK.	49

Lista de abreviaturas

Abreviatura	Unidades	Descripción
ADN		Acido desoxirribonucleico
Chr		Cromosoma
DDS	dias	Días después de siembra
FDR	%	False Discovery rate. Tasa de descubrimiento de falsos Genotyping by Sequencing. Genotipado por secuenciación.
GBS		Gene ontology.
GI		Genome Wide Association Study, análisis de asociación del genoma completo
GWAS		Heredabilidad
H ²		Índice de cosecha de vaina
ICV	%	Índice de cosecha
ICV	%	Linkage disequilibrium. Desequilibrio de ligamiento
LD		Minor allele frequency. Frecuencia del alelo menor
MAF	%	Mixed Linear Model. Modelo lineal mixto
MLM		Número de semillas por parcela
NS	unidades/parcela	Número de semillas por vaina
NSV	semillas/vaina	Número de vainas por parcela
NV	unidades/parcela	Número de vainas vanas por parcela
NVV	unidades/parcela	Peso promedio de semillas
PPS	g/100 semillas	Peso seco de tallos
PST	g/parcela	Porcentaje de varianza fenotípica explicada
PVFE	%	Quantitative Trait Loci
QTL		Rendimiento por planta
RdPI	g/planta	Radiación Fotosintéticamente Activa.
RFA	μmol/m ² s	Single Nucleotide Variant. Variante de un solo nucleótido
SNP		Whole Genome Sequencing. Secuenciación del genoma completo
WGS		

Introducción

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es una de las leguminosas más consumida en América Latina y África (Chacón S et al., 2005). Sus frutos son de interés alimenticio debido a su agradable sabor y buen perfil nutritivo llegando a aportar hasta un tercio de proteína ingerida en la dieta diaria de algunas culturas. A pesar que es una especie consumida en todo el mundo el epicentro de producción ocurre en América Latina y África del Este (Beebe et al., 2013). La domesticación de este cultivo ocurrió hace aproximadamente 165.000 años en dos regiones geográficas distantes, de forma simultánea e independiente: en Mesoamérica y los Andes (Schmutz et al., 2014). Sin embargo, Según Gaut (2014) el ancestro silvestre del frijol común se originó en una extensa área geográfica en el trópico y subtropico de América Latina entre claros de bosques subhúmedos (Toro et al., 1990). Este tipo de bosques se caracteriza por la presencia de suelos con buen drenaje y patrones de lluvia bimodales que presentan un corto periodo de sequía entre las dos épocas húmedas (Beebe et al., 2013). Es así como las poblaciones del frijol ancestral evolucionaron en ambientes raramente expuestos a condiciones extremas de suelo, temperatura o sequía por lo cual el rango de adaptación del frijol común moderno a pesar de su amplia variabilidad intraespecífica tiene un rango de adaptabilidad limitado.

El desarrollo reproductivo del frijol común es especialmente susceptible al estrés por altas temperaturas, encontrándose que temperaturas diurnas y nocturnas mayores a 30°C y 20°C respectivamente resultan en una reducción significativa del rendimiento (Polania et al., 2017). Se cree que esto es debido en buena medida a daños que ocurren durante el desarrollo reproductivo de las estructuras masculinas comprometiéndose la viabilidad de los granos de polen y modificando el desarrollo normal del tubo polínico dentro del estilo, lo cual repercute sobre todos los componentes de rendimiento (Rainey y Griffiths, 2005). Consecuencia del limitado rango de adaptación a temperaturas el frijol común es altamente vulnerable a escenarios futuros donde debido al cambio climático se pronostica que las temperaturas ambientales promedio se incrementen en ciertas regiones del trópico como lo afirman Steven Beebe & Villegas, (2013) los cuales desarrollaron un modelo que incorporaba información histórica de producción en las principales zonas frijoleras del mundo para predecir las temperaturas promedio para el 2030. Ellos establecieron un límite promedio arbitrario de 25°C en donde la temperatura podría ser un factor limitante para la producción y se encontró que las zonas productoras de América Latina son especialmente vulnerables a presentar estrés por alta temperatura especialmente Nicaragua, Haití, Brasil y Honduras, por otro lado, en África se observa un área considerable de Malawi y DR Congo seguido por Tanzania, Uganda y Kenia las cuales estarían también en riesgo. Se han realizado esfuerzos por incrementar la resistencia al estrés por calor encontrándose que es un carácter heredable e incluso puede lograrse un avance genético sustancial que será

indispensable para mitigar los efectos negativos del cambio climático en este cultivo (Román-Aviles y Beaver, 2003; T. Porch et al., 2017). Según Beebe et al, (2013) si se logrará un avance genético de +5°C se podrían mitigar completamente los efectos negativos en 19 diferentes escenarios de calentamiento global mientras que de no lograrse dicha ganancia genética se proyecta una pérdida en el área sembrada entre el 20 al 50% mientras que las líneas tolerantes sufrirían únicamente un 5% para el 2050, por lo cual es imperativo para el sector implementar estrategias de mejoramiento que permitan de forma rápida y eficiente responder a las necesidades futuras del sector.

Phaseolus acutifolius A. Gray o fríjol tepari es una especie perteneciente al acervo genético terciario del frijol común que ha evolucionado en los desiertos Mexicanos y del suroeste de Estados Unidos (Freytag & Debouck, 2002). Se sabe que es una especie que presenta múltiples rasgos asociados con la resistencia a la sequía y calor incluyendo tolerancia a temperaturas mayores a 32°C, control estomatal, evasión de la deshidratación, y un sistema radical fino que le permite penetrar rápidamente el suelo y tener una excelente movilización de fotoasimilados al grano (Rainey & Griffiths, 2005; Steven Beebe, 2012), pero al estar tan distante genéticamente con respecto al fríjol común la descendencia entre estas dos especies suele no ser viable debido a barreras post-fertilización por lo cual se requieren técnicas de cultivo de tejidos *in vitro* que permitan aumentar la supervivencia de embriones y así lograr plantas F₁ que desafortunadamente en muchos casos son infértiles pero a través de los esquemas de cruzamiento como el backcrossing y el congruity backcrossing se han logrado obtener líneas interespecíficas estables incorporando exitosamente genes relacionados con la resistencia a la sequía y el calor (Mejía-Jiménez et al., 1994; Souter et al., 2017).

El mejoramiento para resistencia al estrés por calor en frijol común se realiza por medio de la observación en campo, invernaderos controlados o cámaras de crecimiento y los métodos de detección como la viabilidad de polen y la acumulación y distribución de masa seca son utilizados para la evaluación y selección de genotipos con tolerancia (Vargas et al., 2021). Estos métodos convencionales de mejoramiento se han complementado con las nuevas metodologías de secuenciación y análisis genéticos para permitir reducir los ciclos de mejoramiento y la técnica más usada es la selección asistida por marcadores moleculares (del inglés Marker-Assisted Selection, MAS) la cual se basa en información *a priori* de regiones en el genoma que gobiernan uno o varios rasgos que conforman la base genética del fenotipo deseado (Gil, 2011). Para establecer dichas regiones causativas se emplean poblaciones de mapeo genético que garanticen una amplia variabilidad genética y fenotípica para llevar a cabo estudios de asociación genética y establecer las variantes que gobiernan un carácter dado (Lobaton et al., 2018). Debido a que no existen reportes de la base genética para la resistencia al estrés por calor en frijol común ni fríjol tepari es imposible implementar programas de mejoramiento con selección asistida por marcadores, por lo cual en esta investigación se construyó una población de mapeo genético interespecífica entre *P.*

vulgaris y *P. acutifolius* la cual fue genotipada y fenotipada en condiciones de estrés por calor para delimitar las regiones asociadas a la resistencia al calor que puedan ser útiles para entender la base genética de la tolerancia al calor e implementar esquemas de mejoramiento para la tolerancia al calor asistidos por marcadores.

Identificación del Problema

Se requiere generar una población interespecífica *Phaseolus vulgaris* L. y *Phaseolus acutifolius* A. Gray que presente una amplia variabilidad genética y fenotípica para comprender la base genética de diferentes rasgos asociados con la resistencia al calor conferida por *Phaseolus acutifolius* A. Gray.

Formulación de la hipótesis

H1: Se logran encontrar regiones asociadas con la resistencia al estrés por calor que superan el umbral de significancia y explican la respuesta cuantitativa observada.

Objetivo general

Delimitar las regiones genómicas candidatas que sean conferidas por *P. acutifolius* A. Gray y que estén asociadas con la resistencia al estrés por calor.

Objetivos Específicos

- Construir una población de mapeo genético de frijol interespecífico entre *P. vulgaris* L. y *P. acutifolius* A. Gray con bajos niveles de heterocigosis, altos niveles de diversidad genética y variabilidad fenotípica.
- Realizar un análisis de asociación del genoma completo sobre la población de mapeo que permita dilucidar la base genética de la resistencia al estrés por calor.

1. Marco Teórico

1.1 El Género *Phaseolus*

El género *Phaseolus* ($2n = 2X = 22$) inscribe aproximadamente 70 especies diferentes dentro de las cuales se encuentra el frijol común *Phaseolus vulgaris* L. El taxón incluye actualmente ~70 especies las cuales están distribuidas en su mayoría en Mesoamérica, región donde se estima que hace aproximadamente 4-6 Ma (Millones de años) ocurrió la diversificación de este género (Delgado-Salinas et al., 2006).

Al interior del género *Phaseolus* hay especies anuales y perennes adaptadas a condiciones semidesérticas calientes o frías, zonas de altitud, templadas y húmedas. En general son especies trepadoras con crecimiento indeterminado, hojas pequeñas y numerosas, sus vainas suelen ser pequeñas con dehiscencia natural y las semillas de las especies silvestres suelen ser pequeñas, numerosas y con testas gruesas (D. G. Debouck, 1979). La mayoría de las especies en este género son predominantemente autógamas, sin embargo *P. dumosus* y *P. coccineus* son predominantemente alógamas (Bitocchi et al., 2017).

Existen cinco especies domesticadas al interior del género : *P. vulgaris*, *P. coccineus*, *P. dumosus*, *P. acutifolius* y *P. lunatus* por lo cual se constituye como un género de interés para estudios genéticos pues debido a su reciente divergencia existen grandes regiones sinténicas o colineares entre los genomas que pueden explicar en gran medida las diferencias morfológicas y fisiológicas de estas especies y a su vez asistir programas de mejoramiento vegetal (Bitocchi et al., 2017).

1.2 El Frijol Común

Phaseolus vulgaris L. es la leguminosa de consumo directo más importante para el ser humano ya que es fuente importante de proteínas y micronutrientes (Vaz Patto et al., 2015). Dentro de los cultivos es la especie con mayores niveles de variación en el hábito de crecimiento, características de la semilla (tamaño, figura, color), precocidad y adaptación contando con más de 40.000 introducciones en el banco de germoplasma custodiado por CIAT (Jones, 1999).

El frijol común es cultivado intensamente en Latinoamérica, África, Europa, China, Estados Unidos y Canadá. América Latina es la región donde más se produce y consume especialmente en Brasil, México, la zona Andina, América Central y el Caribe debido a que históricamente este grano ha hecho parte de la dieta de sus habitantes. En África es cultivado desde Etiopía hasta Sur África, los principales países productores son Tanzania, Kenia, Uganda y Ruanda (S. Beebe, 2012).

1.3 Morfología y Fenología del Frijol Común

El frijol común es una especie herbácea y anual que presenta un ciclo de vida que puede durar entre dos a nueve meses, presenta una arquitectura de su sistema radical con amplia variación siendo fasciculado hasta pivotante, normalmente se acumula en los primeros 20 cm de la superficie del suelo y presenta una gran cantidad de raíces absorbentes encargadas principalmente de la absorción de agua y nutrientes. Presenta nódulos en la parte superior y media del sistema radical, estos nódulos son el resultado de la interacción simbiótica entre bacterias del género *Rhizobium* las cuales tienen la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico que contribuye a la satisfacción de los requerimientos nutricionales de este elemento (Baird y Caruso, 1994).

El tallo de la planta de frijol está formado por una sucesión de nudos y entrenudos que son originados por el meristemo apical. Un nudo es el punto de inserción de la hoja en el tallo donde se encuentra la axila compuesta por un complejo de tres yemas que posteriormente se diferenciarán en ramas laterales y/o inflorescencias. Por naturaleza esta planta es ramificada y entre mayor cantidad de yemas axilares estén presentes mayores serán los lugares potenciales para que ocurra la floración (D. Debouck y Hida, 1998). Dependiendo de la intensidad de la dominancia apical del tallo pueden configurarse cuatro tipos de hábito de crecimiento presentes en el cultivo del frijol común: Tipo I (Determinado arbustivo), Tipo II (Indeterminado arbustivo), Tipo III (Indeterminado prostrado) y Tipo IV (Indeterminado trepador) (S. Beebe, 2012).

El proceso de desarrollo de las flores del frijol puede dividirse en dos etapas: botón y apertura floral. En su estado inicial el botón está protegido por bractéolas que tienen forma ovalada, posteriormente la corola sobresale y ocurre la apertura floral, cabe anotar que el mecanismo de polinización de las flores de frijol es cleistogámico ya que antes que la corola haga su apertura la antesis ya ha tenido lugar y por ende la fertilización (D. Debouck, 1979). El fruto de la planta de frijol es una vaina compuesta por dos valvas las cuales provienen del ovario, dicha vaina presenta la sutura dorsal y ventral que delimitan la unión de ambas valvas, las vainas son generalmente glabras o subglabras y pueden presentar diversos colores

y patrones que son más evidentes en estados inmaduros, sin embargo, conforme va avanzado la madurez del fruto las valvas van deshidratándose y perdiendo su color. Las semillas en su interior se alternan de valva en valva, su forma puede ser cilíndrica, arriñonada, esférica o angulosa. El color y patrón de coloración de la testa tiene una amplia variación al igual que su brillo y esto es consecuencia de su amplia diversidad genética (D. Debouck y Hida, 1998). El color de la semilla de fríjol generalmente se describe con el sistema numérico propuesto por Schoonhove y Pastor-Corrales, (1987) en el cual se establecieron grupos de color y dependiendo del grano se asigna un color primario (predominante) junto con uno secundario (en caso de presentarse) (**Tabla 1-1**). Estos colores pueden presentarse en diversos patrones como moteado, jaspeado o pinto.

Tabla 1-1: Grupos de color para describir el color de la testa del grano de fríjol (*P. vulgaris* L.) propuestos por (Schoonhove y Pastor-Corrales, 1987).

Grupo de color	Color
1	Blanco
2	Crema-beige
3	Amarillo
4	Café-marrón
5	Rosado
6	Rojo
7	Morado
8	Negro
9	Otros

El ciclo de vida de esta especie está determinado en gran medida por el genotipo, sin embargo, el ambiente también juega un papel muy importante en la precocidad, es por ello que la temperatura incide en la duración del ciclo biológico de esta especie encontrándose una variación de hasta 50 días con un incremento de 11°C en la temperatura promedio anual (Fernandez et al., 1986). Debido a la variabilidad en la duración de las etapas se han desarrollado escalas fenológicas con base a caracteres morfológicos, existen en la actualidad dos escalas fenológicas ampliamente adoptadas: la primera empleada por el CIAT propuesta por (Fernandez et al., 1986) y la escala BBCH propuesta por (Feller et al., 1995)(**Tabla 1-2**).

El ciclo de vida de la planta de fríjol puede dividirse en dos etapas o fases: la vegetativa y la reproductiva. La etapa vegetativa comienza cuando la semilla entra en contacto con el sustrato y empieza el proceso de imbibición, después de unos días ocurre una rápida expansión de la radícula que permite posteriormente la emergencia de la semilla por encima del suelo por ello su tipo de germinación es clasificada como epigea. En la etapa vegetativa los meristemos del tallo y las ramas producen nudos en los cuales se formarán complejos

axilares susceptibles al desarrollo reproductivo. Esta etapa finaliza cuando aparecen los primeros botones florales. La fase reproductiva dependiendo del hábito de crecimiento puede ocurrir en simultáneo con la fase vegetativa como por ejemplo en las plantas con hábitos de crecimiento indeterminado donde continuamente se están produciendo hojas, ramas, tallo, flores y vainas. Esta fase culmina con la maduración del cultivo y su posterior cosecha (D. Debouck y Hida, 1998).

Tabla 1-2: Comparación de escalas fenológicas propuestas por (Fernandez et al., 1986) y (Feller et al., 1995) junto con su duración aproximada.

Etapa	Descripción	CIAT	Equivalencia en la escala BBCH	Duración (dds)
Germinación	Absorción de agua por la semilla; emergencia de la radícula y su transformación en raíz primaria	V0	000 – 080	5
Emergencia	Los cotiledones aparecen al nivel del suelo y empiezan a separarse. El epicótilo comienza su desarrollo.	V1	090 - 100	3
Hojas Primarias	Hojas primarias totalmente abiertas	V2	102	4
Primera Hoja Trifoliada	Se abre la primera hoja trifoliada y aparece la segunda hoja trifoliada	V3	103	5-9
Tercera Hoja Trifoliada	Se abre la primera hoja trifoliada y las yemas de los nudos inferiores producen ramas	V4	105	8-15
Prefloración	Aparece el primer botón floral o el primer racimo.	R5	501	9-11
Floración	Se abre la primera flor	R6	600	4-6
Formación de las Vainas	Aparece la primera vaina que mide más de 2.5 cm de longitud	R7	609-701	4-8
Llenado de las vainas	Comienza a llenarse la primera vaina (crecimiento de la semilla). Al final de la etapa las semillas pierden su color verde y comienzan a mostrar las características de la variedad. Se inicia la defoliación.	R8	705	18-24
Madurez Fisiológica	Las vainas pierden su pigmentación y comienzan a secarse. Las semillas presentan el color típico de la variedad.	R9	801-809	13-15

1.4 Origen y Domesticación

El género *Phaseolus* es originario del continente americano y contiene al menos cinco especies que fueron domesticadas (Bitocchi et al., 2017). *Phaseolus vulgaris* fue domesticada hace aproximadamente 165.000 años, se cree que ocurrieron dos eventos de domesticación simultáneos: en Mesoamérica y la región Andina (Schmutz et al., 2014). Estos dos eventos de domesticación moldearon de forma independiente la especie encontrándose actualmente marcadas diferencias tanto genéticas como fisiológicas entre los grupos Andino y Mesoamericano. Recientemente se ha encontrado que el acervo genético Mesoamericano es tres veces más diverso que el andino por lo cual se cree que acervo Andino es derivado del mesoamericano (Bitocchi et al., 2017). Los genes que se han

encontrado relacionados con la domesticación en ambos grupos están relacionados con rutas metabólicas que intervienen en la respuesta a la luz, transporte y biosíntesis de fitohormonas, genes involucrados en el desarrollo de semilla y en respuesta al estrés abiótico (Bitocchi et al., 2017).

La forma silvestre de *P. vulgaris* se ha encontrado en evidencia arqueológica y sorprendentemente se en poblaciones naturales a lo largo del continente americano en ambientes boscosos y húmedos con poca disponibilidad de luz (S. Beebe, 2012), por lo cual, estos individuos silvestres cuentan con un crecimiento indeterminado y trepador que le permite establecerse en estas condiciones, presenta dehiscencia natural de las vainas y semillas pequeñas con coloraciones irregulares (P. Gepts, 1988).

1.5 Adaptación Ambiental

El frijol común actualmente es cultivado en todos los continentes y en una gran diversidad de ambientes que presentan marcadas diferencias en el estatus hídrico del suelo, intensidades de luz, fotoperiodo, presiones de plagas y enfermedades. El frijol común está adaptado a altitudes intermedias (400 a 2800 msnm), regímenes méxicos y suelos templados (14 – 35°C) (Bitocchi et al., 2017; Steven Beebe, 2012). A pesar de este rango de adaptación relativamente amplio se ha encontrado que las temperaturas nocturnas superiores a 20°C han reducido de forma significativa el rendimiento (Polania et al., 2017).

1.6 Estrés y Tolerancia al Calor en frijol común

El estrés por exceso de calor se define como el incremento de la temperatura más allá de un umbral por un periodo suficiente para causar daños irreversibles en el crecimiento y desarrollo de la planta (Wahid et al., 2007). Las altas temperaturas estimulan la producción de especies reactivas de oxígeno (ERO) que inducen la desestabilización de las membranas, desnaturalización de proteínas y desactivación de enzimas (Farooq et al., 2017).

Se ha reportado sensibilidad al estrés por calor en leguminosas especialmente durante la floración reduciendo la polinización y un deficiente desarrollo de las vainas (Nakano & Kobayashi, 1998). Para el frijol común se ha encontrado que una temperatura mayor a 30/20 °C diurna y nocturna respectivamente causó un aceleramiento del ciclo de vida y una reducción significativa en el rendimiento (Polania et al., 2017). Mientras que una temperatura de 33/27°C indujo esterilidad del polen y disrupción de las anteras (Gross & Kigel, 1994). Se ha encontrado que este estrés abiótico modifica principalmente los patrones de translocación de fotoasimilados afectando la relación entre las fuentes y los vertederos

mientras que los parámetros fotosintéticos parecen verse afectados en menor medida (Farooq et al., 2017; Soltani et al., 2019).

La tolerancia al calor es generalmente definida como la habilidad de crecer y producir un rendimiento económicamente rentable bajo condiciones de altas temperaturas (Wahid et al., 2007). Los mecanismos generales con los que las plantas toleran el estrés por calor se pueden clasificar en tres categorías: evitación, escape o tolerancia (Osmond et al., 1987). La evitación está relacionada con cualquier mecanismo que le permita a la planta convertirse en no susceptible anulando en gran medida los efectos deletéreos del estrés, el escape, está relacionado con mecanismos que permitan a la planta alterar el ciclo de vida antes que el estrés produzca daños irreversibles y la tolerancia está relacionada con mecanismos que permitan a la planta continuar su ciclo de vida independientemente del estrés (Janni et al., 2020). Estos mecanismos dependen de procesos moleculares como la alteración de la composición de las membranas, producción de antioxidantes, acumulación de osmolitos compatibles, producción de pigmentos y síntesis de chaperonas (Wahid et al., 2007). Estas proteínas chaperonas se ha encontrado están íntimamente relacionadas con la tolerancia al calor, pues están encargadas de la estabilización de proteínas afectadas por el estrés, estas proteínas son llamadas proteínas de choque térmico (PCT).

1.7 Mejoramiento para tolerancia a altas temperaturas en frijol común

Existen investigaciones donde se reporta la existencia diversidad útil de frijol común para tolerancia a calor (Cajiao et al., 1998; Faure et al., 1996; Suárez et al., 2020), sin embargo, estos genotipos tolerantes presentan una alta interacción con el ambiente (Gepts, 1988; Shonnard & Gepts, 1994). Concordando con reportes donde se establece que la tolerancia al calor en frijol común es un carácter con bajas heredabilidades, presencia de efectos maternos, epistáticos, de naturaleza aditiva y también de dominancia (Polania et al., 2017; Vargas et al., 2021; Rainey y Griffiths, 2005; T. G. Porch & Jahn, 2001).

P. acutifolius A. Gray o frijol tepari a diferencia del frijol común tiene una tolerancia al calor estable, pues su centro de origen y domesticación presenta condiciones ambientales xéricas (Bitocchi et al., 2017). El frijol tepari hace parte del acervo genético terciario de *P. vulgaris* por lo cual debido a la gran distancia genética existente entre estas dos especies cuando ocurre la polinización se presentan barreras que impiden el desarrollo normal del embrión híbrido. A pesar de ello se han logrado cruzamientos interespecíficos exitosos de esta especie con *P. vulgaris* usándose principalmente para transferir resistencia a bacteriosis (Coyne et al., 1963), también se han encontrado líneas que proceden de parentales interespecíficos entre *P. vulgaris* y *P. acutifolius* que han presentado un desempeño

sobresaliente en condiciones de altas temperaturas (Suárez et al., 2020). Por otro lado (Martínez Rojo, 2010) desarrolló una población interespecífica con una línea de *P. acutifolius* silvestre encontrando una ganancia genética en la tolerancia a temperaturas bajo cero.

Para realizar cruzamientos interespecíficos entre *P. vulgaris* y *P. acutifolius* generalmente se recurre al rescate de embriones ya que debido a barreras post-fertilización se detiene el desarrollo de las vainas y es necesario rescatar los embriones híbridos y cultivarlos *in vitro* para aumentar la probabilidad de éxito de estos genotipos interespecíficos (Andrade-Aguilar & Jackson, 1988). El éxito de la obtención de plantas híbridas F₁ depende de la escogencia de parentales, las condiciones climáticas cuando se realiza la polinización y cuál de los parentales va a ser la madre pues se ha reportado mayor éxito cuando *P. vulgaris* es la madre y cuando genotipos de *P. vulgaris* como ICA Pijao o Sacramento Light Red Kidney son usados, indicando la existencia de efectos citoplasmáticos y factores genéticos que confieren compatibilidad con *P. acutifolius* (Parker & Michaels, 1986). Esta descendencia F₁ no es auto compatible por ello se han desarrollado dos métodos de restablecimiento de la fertilidad conocidos como retrocruzamientos recurrentes y congruentes (Mejía-Jiménez et al., 1994). En los cruzamientos recurrentes se utiliza la F₁ como madre y se poliniza con una línea estable de frijón común, la descendencia puede ser avanzada por autofecundación aunque generalmente el primer ciclo de retrocruzamiento tiene baja fertilidad y debe nuevamente cruzarse por el mismo parental recurrente (Gepts, 1981). Se ha observado que la descendencia de los cruzamientos recurrentes interespecíficos rápidamente se asemejan en mayor medida al parental vulgaris por lo cual se propuso el método de retrocruzamientos congruentes que propone al menos dos ciclos de retrocruzamiento donde el primero se realiza con un parental de frijón común y la descendencia se retrocruza con un parental interespecífico (Mejía-Jiménez et al., 1994).

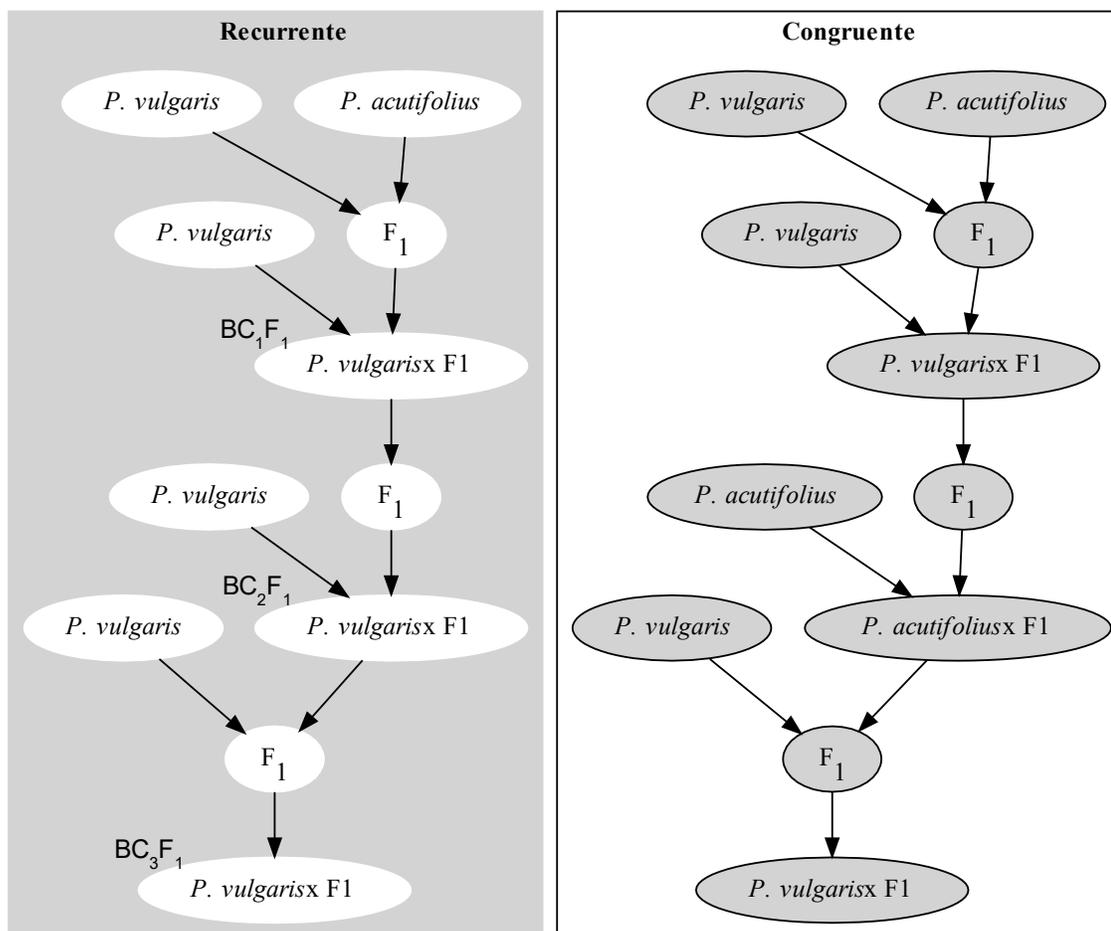


Figura 1-1: Esquemas de retrocruzamiento para la obtención de líneas interespecíficas entre *P. vulgaris* y *P. acutifolius*. Esquema adaptado de (Singh & Voysest, 1996).

(Garvin et al., 1997) desarrollaron seis poblaciones BC_1F_1 y analizaron 12 sistemas diferentes de isoenzimas encontrando que estos individuos BC_1F_1 fueron heterocigotos para la mitad de marcadores indicando una correcta hibridación, sin embargo, las familias BC_1F_2 difirieron significativamente de las proporciones mendelianas esperadas en aproximadamente el 50% de los casos debido a una deficiencia de individuos homocigotos para el alelo de *P. acutifolius* y también una deficiencia en heterocigotos en otros casos. Los autores proponen la existencia de una barrera postcigótica que elimina combinaciones de genes deletéreas observándose una reducción de genes de *P. acutifolius* en la descendencia.

En el 2018 (Barrera et al., 2018) desarrollaron una serie de genotipos puente que cuando son usados como madre tienen compatibilidad con *P. acutifolius* y *P. vulgaris* permitiendo la obtención de descendencia interespecífica sin necesidad de recurrir al rescate de embriones. Estos genotipos puente proceden de la generación BC_2F_1 del cruzamiento entre el padre recurrente INB 841 y la accesión G 40264 perteneciente a la especie *P. parvifolius*, fueron

llamados VAP (*vulgaris*, *acutifolius*, *parvifolius*) y han sido utilizados por el programa de mejoramiento de frijol en el Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) para el desarrollo de poblaciones de premejoramiento para tolerancia a calor.

1.8 Análisis de Asociación Genética

Desde el redescubrimiento de las investigaciones de Mendel ha sido de común interés entender la relación causal entre el fenotipo y el genotipo, establecer el número de variantes causales, su frecuencia y sus correspondientes efectos sobre el carácter estudiado (Wray y Maier, 2014). Con el rápido desarrollo de las tecnologías de secuenciación y computación se han generado técnicas que permiten identificar estas variantes causales aprovechando la relación existente entre el polimorfismo genético y la variación fenotípica. Este enfoque del análisis genético es llamado Forward Genetics (Alqudah et al., 2020). Existen dos enfoques para detectar estas variantes: El mapeo por ligamiento y el mapeo por asociación. El mapeo por ligamiento fue desarrollado primero y ha sido el enfoque tradicional, ampliamente usado en animales y plantas. La principal diferencia entre ambos enfoques de mapeo genético es la estructura genética de la población, el mapeo por ligamiento se basa en las relaciones familiares entre la población y por ello depende completamente de la recombinación genética de la progenie de un cruzamiento que es biparental generalmente, aunque se han desarrollado métodos para estructuras familiares más complejas como las poblaciones MAGIC (Scott et al., 2020). En cuanto al enfoque del mapeo por asociación se emplean paneles de diversidad numerosos donde generalmente los individuos no están emparentados y pueden proceder de poblaciones contrastantes (Tibbs Cortes et al., 2021).

Los estudios de asociación genética del genoma completo (Genome Wide Association Study, GWAS por sus siglas en inglés) son un conjunto de técnicas que aplican el enfoque de mapeo por asociación. El principal objetivo del GWAS es identificar los potenciales factores causativos para un carácter dado y posteriormente aplicar técnicas de mapeo fino para validar los factores causativos detectados. Este tipo de estudios originalmente fue desarrollado para analizar enfermedades en seres humanos, sin embargo, se ha utilizado exitosamente en especies vegetales modelo como lo es *Arabidopsis thaliana* y en cultivos de importancia económica como el maíz (*Zea mays* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.), arroz (*Oryza sativa* L.), soya (*Glycine max* L.), sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench), cebada (*Hordeum vulgare* L.), algodón (*Gossypium hirsutum* L.), frijol (*P. vulgaris* L.) y otras especies cultivadas (Alqudah et al., 2020).

En un estudio típico de GWAS es colectada la información fenotípica y genotípica de una población compuesta por individuos contrastantes a nivel genético. La información genética usualmente son matrices de marcadores genéticos como los SNPs identificados mediante la secuenciación del genoma completo (Whole Genome Sequencing, WGS), genotipado por

secuenciación (Genotyping by Sequencing, GBS) o chips de secuenciación (Tibbs Cortes et al., 2021). Estos marcadores genéticos son evaluados de forma individual o en conjunto mediante modelos matemáticos para establecer el grado de asociación con el carácter estudiado, sin embargo, debido a la amplia diversidad genética presente en las poblaciones de mapeo genético es imperativo el uso de modelos que controlen la estructura poblacional para distinguir asociaciones biológicas verdaderas de falsos positivos (Mohammadi et al., 2019). Para realizar esta corrección se han empleado modelos lineales mixtos que permiten incluir covariables como las matrices Q y K que describen la estructura poblacional y el parentesco. Los métodos para estimar la matriz Q más usados son los coeficientes de ancestría estimados por STRUCTURE o algoritmos relacionados y los valores propios del análisis de componentes principales. La matriz K describe el parentesco dentro de cada subpoblación y es estimado mediante las probabilidades de identidad por estado y descendencia, el método más utilizado es el de Van Raden.

Dentro de los modelos que incluyen la matriz Q y K se encuentran los modelos que prueban cada locus de forma independiente incorporando las covariables y por otro lado están los modelos que pueden incluir varios marcadores al mismo tiempo con el fin de corregir los problemas causados por las comparaciones múltiples.

El modelo tradicional de un solo locus es llamado modelo lineal mixto (MLM) y tiene la siguiente fórmula:

$$y = s_j + Q + K + e$$

Donde:

y : Representa la asociación entre el fenotipo y el marcador s_j

s_j : Es el efecto del j -ésimo marcador evaluado

Q : Es la matriz usada como covariable para corregir la estructura poblacional

K : Es la matriz de kinship

e : Representa los residuales

Los modelos multilocus presentan una mejora en el poder estadístico pues incorporan múltiples marcadores de forma simultánea como covariable para disminuir los falsos positivos (asociaciones significativas que en realidad son falsas), el modelo multilocus más reciente que se ha propuesto es llamado BLINK de las siglas “Bayesian information and LD iteratively nested keyway” y ha demostrado un mejor desempeño que sus sucesores para detectar asociaciones complejas en poblaciones simuladas (Huang et al., 2018) y (Kaler et al., 2020).

BLINK tiene la capacidad de implementar la matriz Q como covariable, sin embargo, no realiza el ajuste de parentesco mediante la matriz K sino que por el contrario selecciona una serie de pseudo-QTN a lo largo del genoma que corresponden a aquellos marcadores con

mayor significancia para el carácter y que no se encuentren en ligamiento entre ellos. Estos pseudo-QTN son útiles para establecer el parentesco y corregir de mejor forma esta fuente de variación y tener mayor potencia estadística al momento de juzgar la asociación de cada marcador con el rasgo de interés (Huang et al., 2018).

Estos modelos de asociación genética buscan establecer si existe un efecto alélico significativo sobre el carácter de interés mediante el contraste de hipótesis. Esto se realiza mediante el cálculo de la probabilidad de aceptar la hipótesis de un efecto alélico igual a cero. Por lo cual intuitivamente los marcadores que presenten una probabilidad de aceptar la hipótesis de referencia muy baja tienen mayor chance de estar asociados con el carácter de interés, sin embargo, generalmente se establece un umbral de significancia que permita identificar las asociaciones causativas. Existen múltiples métodos para establecer umbrales de significancia siendo el método propuesto por Bonferroni el más popular, este método busca corregir el problema de las comparaciones múltiples mediante el cálculo de un nivel de significancia $\alpha_p = \alpha_e/N$ donde α_e representa la tasa de error deseada (usualmente se maneja el 5%) y N el número de marcadores. Este umbral asume una independencia entre los marcadores lo cual no se cumple para los conjuntos de datos genotípicos con altas densidades de genotipado pues existe una alta correlación entre marcadores debido al desequilibrio de ligamiento por ello han surgido métodos como el SimpleM propuesto por (Gao et al., 2008) el cual consiste en calcular el número efectivo de marcadores M_{eff_G} y calcular el umbral de Bonferroni. Este umbral es menos astringente aumentando la posibilidad de reducir los falsos negativos (asociaciones declaradas como falsas pero en verdad son causales) manteniendo el poder estadístico, este método ha demostrado ser más robusto en comparación con el umbral propuesto por Bonferroni (Gao et al., 2010).

2. Metodología

2.1 Material vegetal

Se construyó una población de mapeo genético interespecífica en donde se incorporó *P. vulgaris* y *P. acutifolius* mediante el uso de la línea puente VAP 1 (Barrera et al., 2018). Los fundadores de la población fueron: la línea puente VAP 1, dos accesiones silvestres de *P. acutifolius* A. Gray: G40056 y G40287 y cinco líneas comerciales de frijol común que se

sabe *a priori* presentan algún grado de tolerancia a la sequía y con diferentes clases comerciales de grano: ICTA Ligero, SMC 214, SMR 155, SEF 10 y SEN 118 (**Figura 2-1**). El esquema de cruzamiento consistió en tomar polen de *P. acutifolius* y polinizar flores de VAP 1, su descendencia posteriormente fue cruzada una vez o dos veces con un parental *P. vulgaris* (**Anexo 1**).

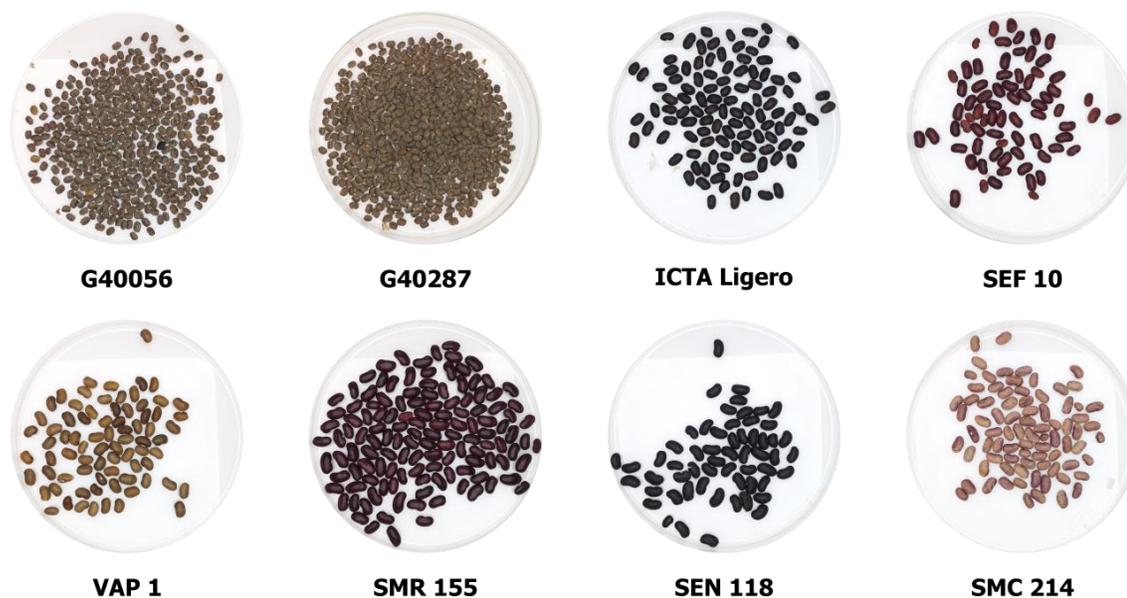


Figura 2-1: Características fenotípicas de grano de los parentales de la población de mapeo genético. G40056 y G40287 son dos accesiones silvestres de *P. acutifolius* con un grano pequeño y un patrón de coloración jaspeado. VAP 1 material puente presenta una testa color café. SMR 155 y SEF 10 líneas de fríjol común élitos con un grano rojo brillante. ICTA Ligero y SEN 118 líneas de fríjol mejoradas de grano negro y opaco. SMC 214 línea de fríjol mejorada con una semilla color crema y un patrón de coloración jaspeado con rosado.

Se realizaron catorce cruzamientos diferentes constituyendo la generación $F_{1,2}$ compuesta por 50 semillas las cuales fueron sembradas en casa de malla y posteriormente incrementadas mediante selección individual hasta la generación $F_{4,5}$ en campo. Los criterios de selección en campo fueron al azar para no favorecer un cierto tipo de genes en la población sin antes evaluarse en condiciones de calor. Se obtuvieron un total de 892 familias $F_{4,5}$ que fueron evaluadas en un ensayo sin replicación en invernaderos climatizados donde se mantuvo la temperatura nocturna por encima de los 25°C . Con esta información se seleccionaron de forma individual 302 familias $F_{5,6}$ muestreando de forma equitativa cada cruzamiento y garantizando la selección de familias contrastantes en cuanto a su desempeño en calor (**Tabla 2-1**).

Tabla 2-1: Conteo de familias durante el avance generacional de la población interespecífica de mapeo genético.

Cruzamientos	F1.2	F2.3	F3.4	F4.5	F5.6
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO	4	12	30	30	26
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10	5	42	119	119	35
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118	2	19	52	52	14
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155	3	81	190	190	21
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X ICTA LIGERO	1	3	9	9	7
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEF 10	1	10	25	25	7
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEN 118	2	2	6	6	6
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SMR 155	1	1	3	3	3
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO	7	67	169	169	41
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10	3	15	35	35	17
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118	3	13	32	32	16
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214	4	19	57	57	27
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155	13	70	163	163	80
(VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10	1	1	2	2	2
Total	50	355	892	892	302

2.2 Localización y Condiciones Climáticas

Se evaluó la respuesta al estrés por calor de la población de mapeo interespecífica en las instalaciones del Centro de Investigación de Agricultura Tropical (CIAT) ubicado en Palmira-Valle del Cauca (03°30' 20.39" N, 76°20' 28.13" O: 973.22 msnm). Fueron utilizados tres ambientes: Dos invernaderos climatizados y un lote contiguo donde no se aplicó ningún tipo de estrés por calor (**Figura 2-2**). El tratamiento de estrés por calor aplicado en los invernaderos consistió en mantener la temperatura del aire nocturna (18:00 – 07:00) en 25°C mediante calefactores de gas propano durante todo el ciclo de cultivo. Los invernaderos contaban también con un sistema de ventilación compuesto por dos extractores para regular la temperatura durante el día. Se instaló en cada ambiente la estación climática WatchDog 1650 (Spectrum Technologies Inc.) que permitió medir cada quince minutos las temperaturas del aire y suelo a 10 cm de profundidad, humedad relativa del aire, humedad del suelo y radiación fotosintéticamente activa (**Tabla 2-2**).



Figura 2-2: Ambientes donde se evaluó la población de mapeo interespecífica. **A.** Invernaderos climatizados Izq. INV-M3-2 y Der. INV-M3-1. **B.** M3-Ambiente control donde no se aplicó estrés por calor.

Los invernaderos de calor presentaron condiciones climáticas contrastantes con respecto al ambiente control. En cuanto a la temperatura del aire se registraron diferencias promedio entre los ambientes de calor y el control de 10.25°C y 3.15°C para las temperaturas máximas y mínimas respectivamente, por otro lado, se encontraron diferencias contrastantes entre los invernaderos de calor y el ambiente control para la variable de radiación fotosintéticamente activa (RFA) que cuantifica la cantidad de luz incidente que es aprovechable para las plantas. Debido a las propiedades ópticas de los paneles que recubrían los invernaderos se observó un promedio mayor de la RFA en el ambiente control ($508.2 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$) mientras que para los ambientes INV-M3-1 y INV-M3-2 se registró un valor promedio de $264.2 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ y $270.4 \mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ respectivamente (**Tabla 2-2**).

Tabla 2-2: Medidas descriptivas de los parámetros climáticos evaluados durante todo el ciclo de cultivo en los tres ambientes donde se caracterizó la población de mapeo genético.

Ambientes	Temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$)			Humedad Relativa del aire (%)			Contenido de agua en el suelo a 10cm (%)			Radiación Fotosintéticamente activa ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$)		
	\bar{X}	STD	Rango	\bar{X}	STD	Rango	\bar{X}	STD	Rango	\bar{X}	STD	Rango
INV-M3-1	27.9	3.9	23.7 - 39.4	82.9	13.5	49 - 99.4	12.7	4.1	6.3 - 23.1	264.2	407.5	0 - 1818
INV-M3-2	27.9	3.9	24.0 - 39.1	80.9	14.5	46.6 - 100	20.9	11.2	3.3 - 42.5	270.4	394.8	0 - 1524
M3-AMBIENTE	25.1	4.6	13.6 - 36.1	75.5	15.7	36.6 - 99.4	25.6	8.1	6.7 - 44.3	508.2	743.7	0 - 2463

En cuanto a la diferencia de la temperatura del aire entre invernaderos de calor a pesar de que se mantuvo la temperatura nocturna en torno a los 25°C se presentó un periodo entre los 32 y 54 DDS donde la temperatura nocturna del INV-M3-2 fue mayor que en el INV-M3-1, especialmente a los 48 DDS donde se presentó una diferencia máxima de 1.37°C , encontrándose las plantas del INV-M3-2 expuestas a una temperatura del aire nocturna mayor durante las etapas de floración y llenado de vainas (**Figura 2-3**). Los tres ambientes contaron con un sistema de riego por goteo manteniéndose el suelo a capacidad de campo

hasta los 70 DDS para favorecer el secado durante la madurez fisiológica del cultivo. La fertilización consistió en tres aplicaciones de microelementos a los 10, 18 y 25 dds.

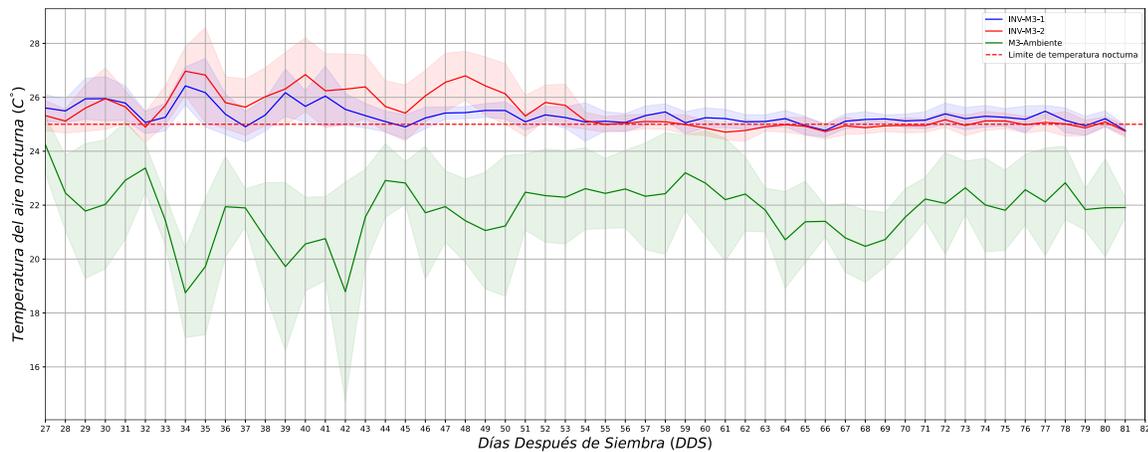


Figura 2-3: Comparación de las temperaturas nocturnas de los ambientes donde se evaluó la población de mapeo. *Se calculó el promedio diario de las temperaturas entre las 18:00 hasta las 06:00. La sombra en torno a las líneas corresponde a la desviación estándar

2.3 Fenotipado y Análisis Estadístico

Para la caracterización de la población en los tres ambientes se utilizó en cada uno de ellos un diseño parcialmente replicado debido a la limitación de espacio y disponibilidad de semilla. Se incluyó para el 30% de la población una segunda replica en el mismo ambiente (Moehring et al., 2014). Previo al análisis de datos se realizó un filtrado de datos atípicos removiendo las observaciones que fuesen 1.5 veces mayores al rango intercuartílico. Para modelar las variables respuesta en cada ambiente se emplearon modelos mixtos donde se incluyeron las filas y columnas para realizar una corrección espacial usando el software estadístico MrBean el cual está basado en la librería estadística 'SpATS' del software estadístico R. El modelo mixto utilizado fue el siguiente:

$$y = X\beta + Zc + \varepsilon$$

Donde:

y : Vector de observaciones de la variable respuesta (fenotipo).

X : Matriz de diseño para los efectos fijos.

β : Vector de efectos fijos.

Z : Matriz de diseño para los efectos aleatorios.

c : Vector de efectos aleatorios.

ε : Vector de residuales.

Dentro de los efectos aleatorios se incluyó el factor genotipo y se calcularon los BLUPs (Best Linear Unbiased Predictor) para realizar el mapeo por asociación. Se calculó en cada ambiente heredabilidad fenotípica de Cullis para cada variable (Oakey et al., 2006). Cada unidad experimental estaba conformada por seis plantas, sin embargo, a los 15 DDS se realizó un raleo para reducir la densidad de plantas dejando únicamente cuatro plantas por parcela. Las unidades experimentales estaban espaciadas cada 40 cm dentro del surco y 60 cm entre surcos (**Figura 2-4**). Además de incluirse las familias interespecíficas se sembraron los ocho parentales y cuatro testigos: G40111 un frijol tepari domesticado y cuatro líneas de frijol común mejoradas (AMADEUS, DOR 390 y SEF 60). En total para cada ambiente se evaluaron 408 unidades experimentales.



Figura 2-4:Marco de siembra empleado en el diseño experimental

Los invernaderos de calor fueron cosechados a los 95 dds mientras que el ambiente sin estrés fue cosechado prematuramente a los 75 dds como medida de contingencia ante la pandemia causada por el COVID-19 en marzo del 2020. Las variables evaluadas fueron las siguientes:

- 1. Número de vainas por planta (NV):** Corresponde al número de vainas desarrolladas correctamente en la parcela divididas por el número de plantas que conformaba la parcela.
- 2. Número de semillas por planta (NS):** Se contó el número de semillas producidas por cada una de las plantas y se dividió por el número de plantas que conformaba la parcela.

3. **Rendimiento por planta (RdPI):** Se tomó el peso seco de semillas producido por la parcela y se dividió por el número de plantas cosechadas:

$$RdPI (g/planta) = \frac{Peso\ semilla\ por\ parcela\ (g)}{No.\ plantas\ cosechaas}$$

4. **Número de vainas vanas por planta (NVV):** Se contó por cada planta de la parcela el número de vainas en las cuales fue abortada la totalidad de embriones y se dividió por el número de plantas que conformaba la parcela.

5. **Peso promedio de semillas (PPS):** Se calculó el peso promedio de una semilla utilizando la siguiente fórmula:

$$PPS \left(\frac{g}{100\ semilla} \right) = \frac{Peso\ semilla\ por\ planta\ (g)}{NS} * 100$$

6. **Índice de cosecha de vaina (ICV):** Es la proporción del peso de las semillas con respecto al peso total de las vainas por parcela. Se empleó la siguiente fórmula:

$$ICV (\%) = \left(\frac{Peso\ semilla\ por\ parcela\ (g)}{PSV\ (g)} \right) * 100$$

Donde:

PSV: Peso seco de las cascaras y grano por parcela

7. **Peso seco del tallo por parcela (PST):** Al momento de cosechar las unidades experimentales se separó el tallo de las plantas y este fue deshidratado a 65°C y posteriormente pesado en una balanza digital.

8. **Número de semillas promedio por vaina (NSV):** Se calculó el número de semillas por vaina promedio por parcelas usando la siguiente fórmula:

$$NSV (semillas/vaina) = \frac{NS}{NV}$$

Para la identificación de genotipos promisorios se realizó un análisis de componentes principales usando los valores genéticos (BLUPS) generados del ajuste del modelo y se utilizaron como individuos suplementarios los parentales de la población. Se utilizaron los primeros cinco componentes principales para realizar un agrupamiento jerárquico. Para ello se utilizó la librería FactoMineR del software estadístico R (Lê et al., 2008).

2.4 Genotipado de la Población de Mapeo

Para la extracción de ADN fueron cosechadas dos yemas por planta a los 25 dds en campo donde fueron sembradas 302 familias interespecíficas F_{5,6} y ocho parentales en duplicado para un total de 318 muestras. El ADN fue extraído empleando el método CTAB (Doyle & Doyle, 1987). La cuantificación se realizó mediante electroforesis en gel de agarosa al 0.3% y usando ADN lambda como estándares de concentración, posteriormente se llevaron las muestras de ADN a una concentración de 100 ng/μl con agua ultra pura. Para la secuenciación se crearon cuatro librerías de Genotyping By Sequencing (GBS) siguiendo el protocolo descrito por (Elshire et al., 2011). Este método se basa en el uso de la enzima de restricción ApeK1 cuyo sitio de reconocimiento es 5' GCWGC y 3' CGWCG. Posteriormente las muestras fueron indexadas en cuatro placas con un código de barras para cada pozo y un juego de adaptadores basados en el sistema de indexado doble TrueSeq para 96 muestras. Las librerías de ADN fueron secuenciadas usando el secuenciador Illumina HiSeq X para obtener lecturas 150bp-pair-end en las instalaciones de la casa de secuenciación Macrogen en Seúl, Corea del Sur.

2.4.1 Llamado de variantes e identificación de la estructura poblacional

Las lecturas obtenidas a partir de GBS fueron demultiplexadas usando el software Stacks (v2.52) empleando la rutina `process_readtags` para lecturas pareadas (Rochette et al., 2019). Para la remoción de los adaptadores y bases de baja calidad se empleó el software Trimmomatic (v0.36) (Bolger et al., 2014). Las lecturas procesadas fueron alineados contra el genoma de referencia de *P. vulgaris* G19833 v2.1 (Schmutz et al., 2014) usando el software Bowtie2 con los parámetros por defecto (Langmead & Salzberg, 2012). El llamado de variantes fue realizado con el software NGSEP (v4.1.1) (Tello et al., 2019). Los parámetros usados para el llamado de variantes fueron aplicados en el siguiente orden: lecturas alineadas en zonas repetitivas previamente reportadas fueron retiradas (Lobaton et al., 2018), calidad mínima promedio por lectura > 40, profundidad mínima ≥ 3 lecturas, heterocigosidad por marcador $\leq 2\%$ y se utilizaron únicamente las variantes de un solo nucleótido bialélicas y con frecuencia alélica menor (MAF) >2%. La matriz genotípica se llevó al 20% de datos faltantes removiendo las variantes con menos de 99 individuos genotipados.

Para analizar la estructura poblacional se utilizó el paquete de R SNPrelate, se realizó una selección de marcadores no redundantes mediante la función `LDpruning` empleando ventanas de 200.000 pb, un umbral de $|LD| < 0.2$ y un MAF > 2% (X. Zheng et al., 2012). Se identificaron un total de 1392 SNPs que fueron usados para representar la estructura poblacional. Con esta matriz genética se realizó un análisis de componentes principales con la librería de R SNPrelate (Zheng et al., 2012) y se realizó la asignación de ancestría global con el software FastStructure (Raj et al., 2014). Para este último análisis se muestreó un rango de 2 a 30 clusters con diez sets de validación

cruzada y para escoger el número de clusters óptimo se emplearon los criterios de MedMeaK y MaxMeaK (Puechmaille, 2016). Se realizó un árbol filogenético con el software IQtree v2.1.3 empleando el modelo de sustitución GTR (General time reversible model with unequal rates and unequal base freq) y con un bootstrap de 1000 réplicas (Nguyen et al., 2015)(Tavaré, 1986). El árbol filogenético fue diagramado con el paquete de R ggtree v3.13 (Yu, 2020).

2.4.2 Análisis de introgresiones

Para predecir las regiones genómicas con introgresiones provenientes de *P. acutifolius* en la población interespecífica se tomó la matriz genotípica filtrada y se procedió a analizar con la rutina del software usando como poblaciones de referencia los dos parentales *tepari* y los cinco parentales *vulgaris*. Se utilizaron los mismos parámetros reportados en (Lobaton et al., 2018).

2.4.3 Estudio de asociación del genoma completo

Para el análisis de asociación genética se utilizó una matriz con 36.839 marcadores de un solo nucleótido (SNPs) distribuidos en los once cromosomas con una heterocigosidad por marcador $\leq 2\%$ y un MAF $\geq 2\%$ para 269 muestras. El mapeo de asociación genética se realizó empleando el modelo lineal mixto (Mixed Linear Model, MLM) el cual itera locus por locus de forma independiente. Se incluyó en el modelo una covariable Q para corregir la estructura poblacional y además se incluyó la matriz K que contempla las relaciones de parentesco (Tibbs Cortes et al., 2021). En este estudio la covariable Q fue generada por fastStructure con un $k = 8$ y para la matriz K se utilizó el método de van Raden con la totalidad de marcadores. Para contemplar el análisis por asociación usando múltiples locus se incluyó el modelo BLINK el cual incluyó la misma matriz Q usada para el modelo MLM. Para ambos modelos se utilizó la librería GAPIT v3.0 del software estadístico R (Lipka et al., 2012). Para establecer el umbral de significancia se utilizó el método SimpleM propuesto por (Gao et al., 2008). Se declararon asociaciones significativas aquellas que tuviesen un p-valor mayor al umbral. Se realizaron los manhattan plot y qqplot con un script personalizado en Python.

2.4.4 Identificación de genes candidatos

Para la identificación de los genes candidatos se delimitó una región circundante a la asociación mediante la estimación de bloques haplotípicos con Haploview v4.2 mediante el método llamado ‘Solid Spline’ que tiene como objetivo identificar bloques de ligamiento donde no necesariamente haya altos valores de desequilibrio de ligamiento al interior pero se maximice el desequilibrio entre los primeros y últimos marcadores del bloque (Barrett et al., 2005). Se realizaron gráficos de desequilibrio de ligamiento utilizando como medida r^2

para los bloques estimados mediante un programa personalizado de Python. Se tomaron todos los genes al interior de bloque haplotípico y con el software shinyGO se realizó el análisis de enriquecimiento de términos GO (Ge et al., 2020).

3. Resultados y Discusión

En este estudio se construyó una población interespecífica entre fríjol común (*P. vulgaris* L.) y fríjol tepari (*P. acutifolius* A. Gray) mediante el uso del genotipo puente VAP 1. La población involucra cinco parentales de fríjol común de la raza Mesoamericana que se sabe *a priori* presentan algún grado de tolerancia a la sequía y dos accesiones silvestres de fríjol tepari. Fueron realizados 13 cruzamientos dobles modificados: ((*P. acutifolius* x VAP 1) x *P. vulgaris*) x *P. vulgaris*) y un cruzamiento triple: ((*P. acutifolius* x VAP 1) x *P. vulgaris*). Inicialmente la población estaba conformada por 50 individuos F_{1,2} y mediante selección individual se incrementó el tamaño de la población en campo hasta la generación F_{4,5}. En la generación F_{4,5} la población contaba con 892 familias, sin embargo, este era un tamaño poblacional excesivo para genotipar y fenotipar por lo cual se seleccionaron 302 familias con base al pedigrí y su desempeño en condiciones de estrés por calor en una evaluación preliminar llevada a cabo en invernaderos climatizados donde se mantuvo a 25 °C la temperatura nocturna. Posteriormente se avanzaron las 302 familias F_{4,5} seleccionadas a la generación F_{5,6} mediante selección individual. Este grupo de familias agrupadas en catorce cruzamientos conforma la población de mapeo genético (**Tabla 2-1** y **Anexo 2**).

3.1 Análisis Fenotípico de la Población de Mapeo Genético

3.1.1 Variación fenotípica de caracteres cualitativos en la población de mapeo genético

Se encontraron familias que presentaron rasgos característicos de *P. acutifolius* A. Gray como por ejemplo trifolios lanceolados y hábito de crecimiento indeterminado (**Figura 3-1**).



Figura 3-1: Presencia de rasgos vegetativos provenientes de los parentales *P. acutifolius* A. Gray en población de mapeo interespecífica.

Respecto al patrón de coloración de la testa de semilla se observó una amplia variación fenotípica. Los parentales de frijol común presentaron diferentes clases de coloración como granos negros (6-0-0: ICTA LIGERO, SEN 118), rojos (6-0-0: SMR 155 y SEF 10), cafés (4-0-0: VAP 1) y cremas con rosado jaspeados (7-2-J: SMC 214) mientras que los parentales tepari presentaron el mismo patrón de coloración crema con negro jaspeado (2-8-J: G40056 y G40287). Se encontró que el patrón de coloración de la testa estuvo determinado en gran parte por los parentales de frijol común que conformaron el cruzamiento, sin embargo, se observaron familias con patrones de coloración que no estaban presentes en ninguno de los parentales indicando la presencia de individuos recombinantes (**Anexo 3, Figura 3-2**). Observaciones similares encontró Martínez Rojo, (2010) respecto a la presencia de hojas lanceoladas y patrones de coloración jaspeados en una población interespecífica creada mediante rescate de embriones entre la línea NY5-161 (*P. vulgaris* L.) y la accesión silvestre W6 15578 (*P. acutifolius* A. Gray) reportando una exitosa hibridación de los genomas de estas especies hermanas.

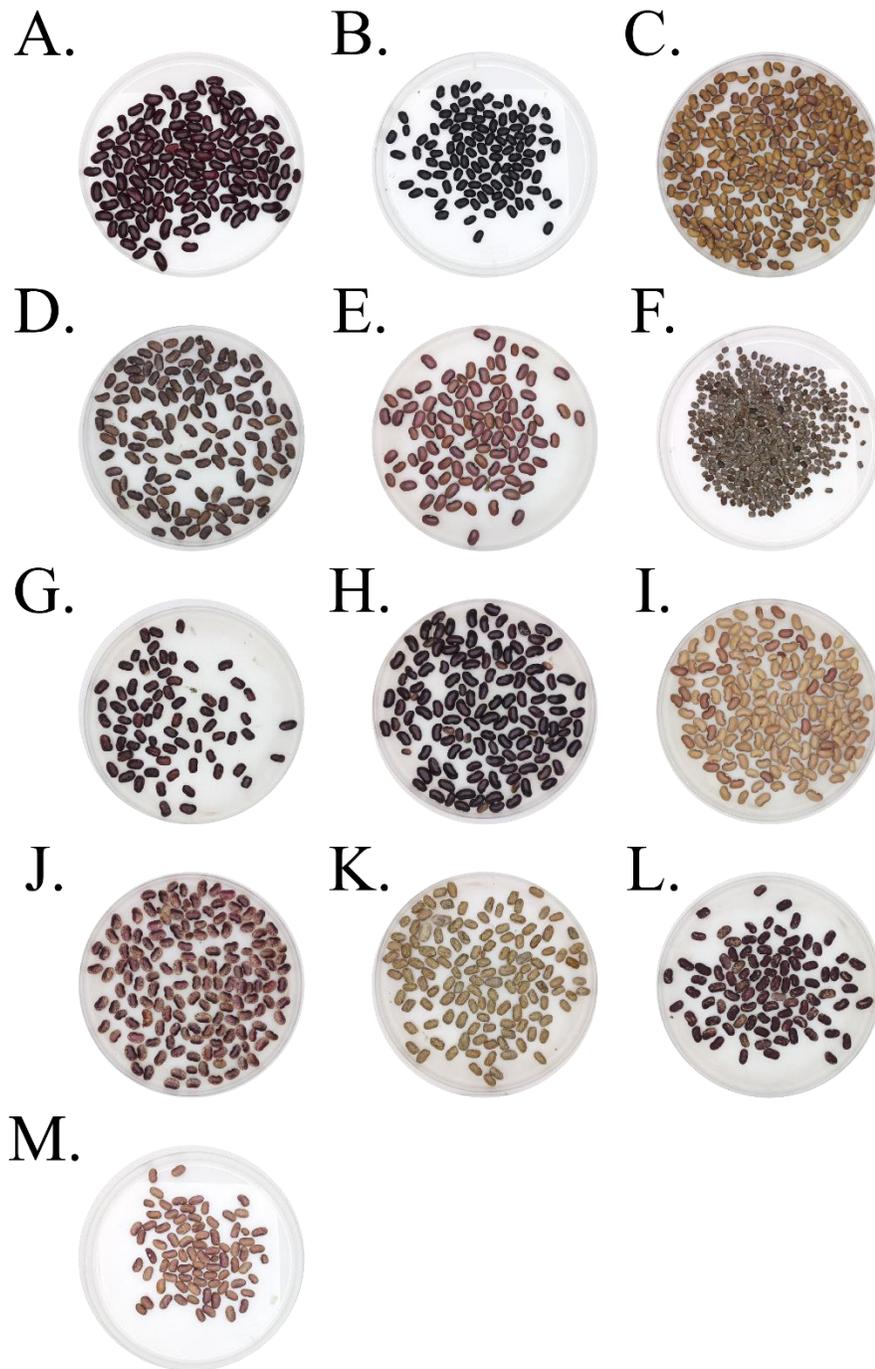


Figura 3-2: Patrones de coloración de semilla presentes en la población de mapeo genético interespecífica entre *P. vulgaris* L. y *P. acutifolius* A. Gray. **A.** Rojo 6-0-0, **B.** Negro 8-0-0, **C.** Café 4-0-0, **D.** Negro con café moteado 8-4-M, **E.** Rosado 5-0-0, **F.** Crema con negro jaspeado 2-8-J, **G.** Rojo con rosado moteado 6-5-M, **H.** Morado 7-0-0, **I.** Crema 2-0-0, **J.** Crema con rojo moteado 2-6-J, **K.** Café con crema moteado 4-2-M, **L.** Rojo con crema moteado 6-2-M y **M.** Crema con rosado jaspeado 7-2-J.

3.1.2 Efecto del estrés por calor sobre los genotipos de *P. acutifolius* A. Gray

Se ha reportado que *P. acutifolius* A. Gray tiene la capacidad de tolerar el calor y la sequía, especialmente para este último estrés se ha reportado que expresa múltiples características como transporte efectivo de fotoasimilados hacia las semillas y un sistema de compensación de rendimiento mediante el aumento de producción de número de vainas y número de semillas por unidad de área (Rao et al., 2013). En esta investigación se evaluaron las accesiones G40111, G40056 y G40287 en dos ambientes con estrés por calor (35/25 °C, día/noche) y un ambiente control (32/20 °C). Se encontró para los tres materiales que en los ambientes con estrés por calor se estimuló el desempeño tanto reproductivo (RdPI, NV, NS, NSV) como vegetativo (PST).

En los invernaderos de calor la accesión domesticada G40111 (13.92 y 28.7 g/planta en INV-M3-1 y INV-M3-2) presentó un mayor RdPI comparado con las accesiones silvestres G40287 (14.9 y 18.1 g/planta en INV-M3-1 y INV-M3-2) y G40056 (13.9 y 10.6 g/planta en INV-M3-1 y INV-M3-2). Se observó también para las variables PST, ICV, PPS y NSV una superioridad para la accesión domesticada, sin embargo, para las variables NV y NS se observaron mayores valores en las accesiones silvestres (**Anexo 4**).

3.1.3 Efecto del estrés por calor sobre los parentales mejorados y líneas testigo de *P. vulgaris* L.

Se evaluó el efecto promedio del tratamiento de estrés por calor sobre únicamente las líneas de frijol común fundadoras de la población (SEN 118, SEF 10, ICTA Ligero, SMC 214, SMR 155), el genotipo puente VAP 1 y los testigos (AMADEUS, DOR 390 y SEF 60). Se encontró que las variables, NSV (P-Valor: 0.055), PST (P-Valor: 0.007), NVV (P-Valor: 0.002) y RdPI (P-Valor: 0.024) se modificaron significativamente. Para estas variables se calculó en relación con el ambiente control la reducción promedio observándose que RdPI se redujo en promedio 21% y 38% para INV-M3-1 y INV-M3-2 respectivamente. Se presentó una tendencia similar para las variables NS y NSV, pero en menor cuantía. Respecto a NVV y PST se observó un incremento para los invernaderos de calor (**Tabla 3-1**).

Para M3-Ambiente SEN 118 presentó el mayor RdPI (14.3 g/planta) un PPS de 26.2 g/100 semillas, valores intermedios de NSV 4.2 semillas/vaina y 9.2 vainas/planta. ICTA LIGERO fue el parental con el menor RdPI (5.5 g/planta), el menor PPS (19.9 g/100 semillas), 3.3 semillas/vaina y 5.4 vainas/planta. SMR 155 no difirió significativamente de SEN 118 para RdPI y presentó los mayores valores de PPS 30.4 g/100 semillas. De igual forma el parental VAP 1 no difirió de SEN 118 y SMR 155 para RdPI y presentó en este ambiente los mayores valores de NSV (4.7 semillas/vaina). Respecto al ambiente INV-M3-1 SEF 10 fue el parental con mayor RdPI, presentó en estas condiciones un NSV de 4.12 semillas/vaina, 6.6 vainas/planta y un PPS de 22.4 g/100 semillas. SEN 118 fue el segundo parental con mejor RdPI (7.27 g/planta), presentó 4.12 semillas/vaina, produjo en promedio 6.42 vainas/planta y presentó un PPS de 20.6 g/100 semillas. ICTA LIGERO presentó el menor RdPI (3.5

g/planta), el menor PPS y NV (17.9 g/100 semillas, 4.5 vainas/planta) y 3 semillas/vaina. SMR 155 a presar de presentar los mayores valores de PPS (26.5 g/100 semillas) presentó los menores valores de NSV (1.7 semillas/vaina). Para INV-M3-2 SEN 118 fue el parental con mayor RdPI (8.4 g/planta), presentó un NSV de 3.5 semillas/vaina, 6.8 vainas/planta y un PPS de 27.1 g/100 semillas. En este ambiente VAP 1 presentó el menor RdPI (3.8 g/planta) seguido de ICTA LIGERO (4.9 g/planta) el cual presentó los menores valores de PPS (20.8 g/100 semillas) (**Anexo 5**).

Tabla 3-1: Respuesta promedio por ambiente para las líneas testigo y los parentales de la población de la especie *P. vulgaris* L.

Variable	M3-Ambiente	INV-M3-1		INV-M3-2	
	\bar{x}	\bar{x}	Δ_{Amb}	\bar{x}	Δ_{Amb}
NSV	4.06	3.45	15%	3.38	17%
ICV	77.73	75.21	3%	76.02	2%
NV	7.38	7.39	0%	6.85	7%
NS	29.95	23.62	21%	21.62	28%
PPS	22.23	21.77	2%	23.46	-6%
PST	1.79	3.97	-122%	3.37	-88%
RdPI	9.58	7.56	21%	5.93	38%
NVV	0.65	0.99	-51%	1.27	-95%

* Se calculó el valor promedio de los ambientes INV-M3-1 y INV-M3-2. **ICV:** Índice de cosecha de vaina(%), **RdPI:** Rendimiento por planta (kg/ha), **PPS:** Peso promedio de semilla (g/100 semillas), **NSV:** Número de semillas por vaina (No. Semillas/vaina), **IC:** Índice de cosecha (%), **NVV:** Número de vainas vanas (No. Vainas/parcela), **PST:** Peso seco de tallo (g/parcela), **NV:** Número de vainas (No. Vainas/parcela), **NS:** Número de semillas (No. Semillas/parcela). N: número de observaciones para calcular el promedio. ¹Se utilizó el error estándar.

Se ha reportado tanto para para accesiones andinas como mesoamericanas de frijol común que el estrés por calor interrumpe la translocación de fotoasimilados entre las fuentes y los vertederos (Omae et al., 2012; Suárez et al., 2020). Esta barrera para la translocación durante la gametogénesis tiene consecuencias sobre el rendimiento comprometiéndose la fertilidad tanto masculina como femenina e incrementándose la producción de vainas vanas por lo cual se observan efectos del estrés por calor principalmente en el número de semillas por vaina y el rendimiento final (Gross y Kigel, 1991; Vargas et al., 2021).

Múltiples investigaciones en mejoramiento para la tolerancia a sequía en fríjol común han concluido que existe una correlación positiva entre los rendimientos en ambientes con estrés y sin estrés debido a la expresión constitutiva de caracteres que mejoran el desempeño en ambas condiciones (Chaves et al., 2003 y Rao et al., 2013). Siguiendo este orden de ideas la línea que mayor RdPI en M3-Ambiente fue SEN 118 (14.3 g/planta) la cual no presentó una diferencia significativa con los genotipos VAP 1 (12.9 g/planta), SMR 155 (12.7 g/planta) y DOR 390 (11.0 g/planta). Considerando únicamente las líneas con un buen desempeño en el ambiente control se encontró que DOR 390 presentó los valores máximos de RdPI en ambos ambientes de calor (INV-M3-1: 12.9 g/planta e INV-M3-2: 9.3 g/planta). En cuanto a los parentales fundadores de la población se encontró que para el ambiente INV-M3-1 la línea con mayor RdPI fue SEF 10 (11.2 g/planta) y en el ambiente INV-M3-2 fue SEN 118

(8.4 g/planta). Respecto a las líneas SMR 155 (5.1 g/planta) y VAP 1 (5.15 g/planta) después de ICTA LIGERO (3.5 g/planta) correspondieron a los parentales con un RdPI mas bajo para INV-M3-1, sin embargo, para INV-M3-2 SMR 155 (6.7 g/planta) no difirió significativamente de SEN 118 y VAP 1 (3.8 g/planta) presentó el RdPI mas bajo de los parentales para este ambiente (**Anexo 5**).

3.1.4 Efecto del estrés por calor sobre la población de mapeo interespecífica entre *P. vulgaris* L. y *P. acutifolius* A. Gray

Se evaluó el efecto promedio del tratamiento de estrés por calor respecto al ambiente control sobre exclusivamente la población de mapeo genético. Las variables que se modificaron significativamente fueron NV (P-valor = 2.86×10^{-10}), NSV (P-valor = 5.24×10^{-8}), NS (6.28×10^{-5}), PPS (P-valor = 0.0004), PST (P-valor = 7.59×10^{-39}), NVV (P-valor = 7.24×10^{-15}) y RdPI (P-valor = 5.33×10^{-5}). La única variable que no se modificó de forma significativa fue ICV (P-valor = 0.78) de igual forma como se observó con los parentales y testigos de frijol común (**Tabla 3-1**).

Tabla 3-2: Respuesta promedio a los tratamientos control (32/20 °C) y estrés por calor (32/25 °C) de la población interespecífica entre *P. vulgaris* L. y *P. acutifolius* A. Gray.

Variable	M3-Ambiente		INV-M3-1		INV-M3-2	
	\bar{x}	\bar{x}	Δ_{Amb}	\bar{x}	Δ_{Amb}	
NSV	3.26	2.80	14%	2.93	10%	
ICV	73.23	72.02	2%	73.76	-1%	
NV	6.98	9.31	-33%	7.38	-6%	
NS	22.75	25.98	-14%	20.91	8%	
PPS	20.85	21.86	-5%	22.39	-7%	
PST	2.09	4.76	-128%	3.49	-67%	
RdPI	7.20	6.47	10%	5.69	21%	
NVV	0.72	2.80	-291%	1.75	-144%	

¹Se calculó el valor promedio de los ambientes INV-M3-1 y INV-M3-2 y se evaluó el efecto del tratamiento sobre cada variable (* P ≤ 0.05, ** P ≤ 0.05). **ICV:** Índice de cosecha de vaina(%), **RdPI:** Rendimiento por planta (kg/ha), **PPS:** Peso promedio de semilla (g/100 semillas), **NSV:** Número de semillas por vaina (No. Semillas/vaina), **IC:** Índice de cosecha (%), **NVV:** Número de vainas vanas (No. Vainas/parcela), **PST:** Peso seco de tallo (g/parcela), **NV:** Número de vainas (No. Vainas/parcela), **NS:** Número de semillas (No. Semillas/parcela).

Se observó un efecto negativo del tratamiento de estrés por calor para las variables NSV y RdPI de la misma forma que se observó en los parentales y testigos vulgaris, sin embargo, el porcentaje de reducción fue menor para la población interespecífica (**Tabla 3-1** y **Tabla 3-2**). Respecto a las variables NV, NS, PPS, PST y NVV se presentó un efecto positivo indicando que el tratamiento de estrés por calor en promedio promovió el crecimiento vegetativo (PST) y la producción de estructuras reproductivas (NV), sin embargo, pese a

observarse mayores valores de NV se obtuvo un menor RdPI promedio que M3-Ambiente debido probablemente a la reducción de NSV y a un aumento en la producción de vainas malformadas (NVV) (**Tabla 3-2**). Se observaron familias interespecíficas sobresalientes en los ambientes de estrés por calor que superaron tanto en RdPI como en los componentes de rendimiento (NSV, NV y NS) a sus respectivos parentales vulgaris, sin embargo, no se presentó ninguna familia que superara en condiciones de estrés por calor la respuesta promedio de las accesiones de *P. acutifolius* A. Gray (**Figura 3-3 y Anexo 6**).

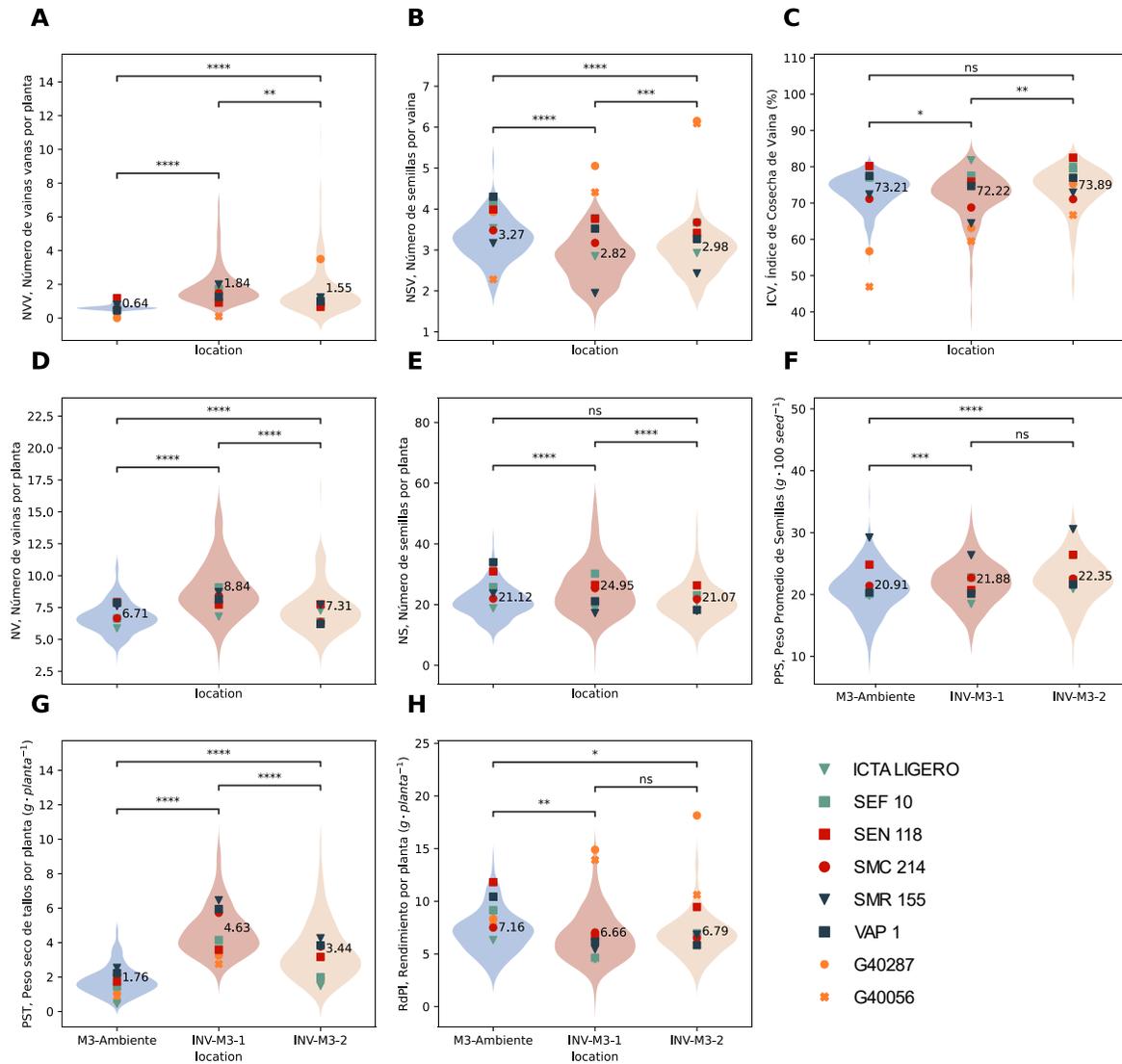


Figura 3-3: Distribución de los valores fenotípicos por ambiente. Las líneas punteadas representan el promedio por ambiente y los marcadores indican valor fenotípico ajustado para los parentales de la población de mapeo genético. **A.** Rendimiento por planta (RdPI), **B.** número de vainas por parcela (NV), **C.** número de semillas por vaina (NSV), **D.** peso promedio de semilla (PPS), **E.** Índice de Cosecha de Vaina (ICV), **F.** peso seco de cáscara (PSC), **G.** número de vainas vanas (NVV), **H.** peso seco del tallo (PST), **I.** número de semillas (NS).

Se realizó un análisis de correlaciones entre ambientes para establecer la similitud de las respuestas fenotípicas, encontrándose para todas las variables una correlación positiva y

significativa, sin embargo, estas fueron mayores entre los invernaderos de calor que con respecto al ambiente control indicando diferencias entre la respuesta fenotípica al estrés por calor y las condiciones control (**Anexo 7**). Por otro lado, el ambiente INV-M3-1 pese a que las correlaciones con el ambiente control no superan las observadas entre invernaderos de calor si presenta magnitudes mayores de correlación que el ambiente INV-M3-2 indicando una mayor similitud con el ambiente control debido probablemente a un gradiente en la presión ambiental entre los invernaderos de calor donde el ambiente INV-M3-2 presentó unas condiciones más limitantes para el desarrollo del cultivo pues se presentaron menores valores promedio de PST, NS y NV que en el ambiente INV-M3-1 (**Figura 3-3** y **Anexo 7**).

Para establecer las relaciones entre variables en cada ambiente se calcularon las correlaciones fenotípicas de Pearson (**Figura 3-4**). Se encontró que RdPI se correlacionó de forma positiva con PST para los tres ambientes y la mayor correlación se observó en el ambiente control (0.4***) comparado con INV-M3-1 (0.22** y 0.10 ns, respectivamente). Esto puede deberse al efecto negativo del estrés por calor pues en condiciones óptimas de cultivo los genotipos con mayor ramificación tienen un rendimiento potencial mayor debido a que se presenta un mayor número de yemas axilares capaces de diferenciarse en estructuras reproductivas, sin embargo, en condiciones de estrés por calor esta relación positiva entre el rendimiento y el grado de ramificación se desacopló debido a un incremento en la producción de vainas malformadas (NVV) y aborto floral. Por otro lado, se encontró que la variable ICV se correlacionó de forma positiva con la variable NSV indicando que la translocación de fotoasimilados de cascara a grano juega un papel relevante tal como lo indica Suárez et al., (2020) los cuales concluyeron a partir de evaluaciones en campo que la tolerancia al estrés por calor en frijol común está relacionada con la combinación de caracteres deseables como la capacidad de producir follaje, aceleración del ciclo de vida, viabilidad del polen, capacidad para movilizar fotoasimilados y mayor producción de vainas y granos.

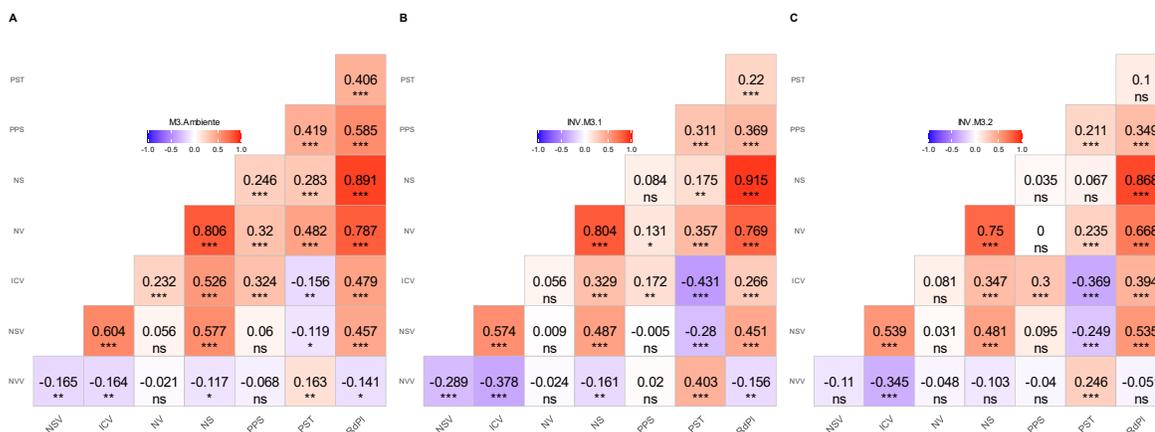


Figura 3-4: Análisis de correlaciones fenotípicas de Pearson entre variables por localidad. **A.** INV-M3-1, **B.** INV-M3-2 y **C.** M3-Ambiente. Para las variables Rendimiento por planta (RdPI), número de vainas por parcela (NV), número de semillas por vaina (NSV), peso promedio de semilla (PPS), índice de Cosecha de Vaina (ICV), peso seco de cáscara (PSC), número de vainas vanas (NVV),

peso seco del tallo (PST), número de semillas (NS). La diagonal indica las heredabilidades en sentido amplio para cada variable.

Para establecer el grado de control genético de las características evaluadas se calculó la heredabilidad en sentido amplio (H^2) en cada uno de los ambientes. Para el cálculo de H^2 se utilizaron únicamente las familias interespecíficas observándose mayores valores en los ambientes de calor que el ambiente control indicando una diferenciación en el control genético de los caracteres cuando los genotipos son sometidos al estrés. Las variables NSV, PPS e ICV presentaron heredabilidades altas ($H^2 > 0.6$) para las tres localidades mientras que NVV presentó para las localidades M3-Ambiente e INV-M3-1 valores bajos (0.34 en ambos casos) (**Tabla 3-3**).

Tabla 3-3: Heredabilidades en sentido amplio para cada ambiente y cada variable evaluada. Para calcular las heredabilidades fue usado el método propuesto (Cullis et al., 2006).

Variable	M3-Ambiente	INV-M3-1	INV-M3-2
PPS	0.79	0.74	0.79
NSV	0.68	0.75	0.7
ICV	0.66	0.79	0.82
RdPI	0.56	0.66	0.67
NS	0.52	0.64	0.63
NV	0.46	0.53	0.54
PST	0.71	0.48	0.81
NVV	0.34	0.34	0.79

Rendimiento por planta (RdPI), número de vainas por parcela (NV), número de semillas por vaina (NSV), peso promedio de semilla (PPS), índice de Cosecha de Vaina (ICV), peso seco de cáscara (PSC), número de vainas vanas (NVV), peso seco del tallo (PST), número de semillas (NS). La diagonal indica las heredabilidades en sentido amplio para cada variable.

3.1.5 Agrupación de la población interespecífica

Para seleccionar los genotipos promisorios se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con la información fenotípica de la población en los tres ambientes evaluados. Se encontró que los primeros tres componentes principales (CP) explicaron el 56.8% de la varianza fenotípica total. CP1 explicó el 28% de la varianza y estuvo correlacionado principalmente con RdPI, NS y en menor medida con NSV y ICV en los tres ambientes. Respecto a CP2 explicó el 18.4% de la varianza y estuvo correlacionado de forma positiva con PST y negativamente con NSP e ICV. CP3 explicó el 10.3% de la varianza y se correlacionó de forma positiva con PPS y negativa con NV (**Figura 3-5**).

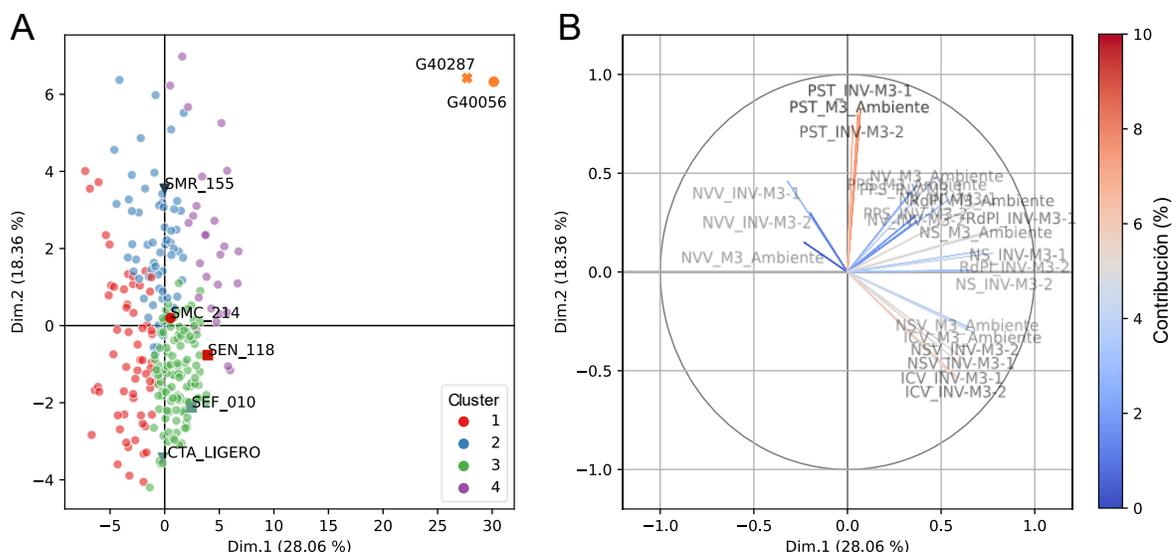


Figura 3-5: Análisis de componentes principales usando la información fenotípica de la población interespecífica en los tres ambientes. **A.** Ubicación de los individuos en los primeros dos componentes principales. Los marcadores están coloreados de acuerdo al grupo asignado en el análisis de clusters realizado. **B.** Correlación de los primeros dos componentes principales con las variables empleadas en el análisis de componentes principales. Las flechas están coloreadas de acuerdo a la contribución a la varianza capturada.

Usando los primeros cinco CP la población fue agrupada en cuatro clusters. El cluster uno contiene 67 genotipos que están caracterizados por tener valores bajos de rendimiento tanto en los invernaderos (4.6 y 5.2 g/planta para INV-M3-1 e INV-M3-2, respectivamente) de calor como el ambiente control (5 g/planta). El cluster dos está compuesto por 73 genotipos que presentaron valores elevados de PST, PPS en los tres ambientes y un rendimiento mayor en M3-Ambiente (7.4 g/planta) que los invernaderos de calor (6.1 y 6.3 g/planta para INV-M3-1 e INV-M3-2). El cluster tres contiene 131 genotipos, este cluster está caracterizado por contener genotipos con valores bajos de PST, altos valores de ICV y NSV y un rendimiento similar en los tres ambientes. El cluster cuatro contiene 32 genotipos que presentaron el mejor desempeño tanto en M3-Ambiente como en los invernaderos de calor siendo este grupo promisorio para futuros planes de cruzamientos para la tolerancia al estrés a altas temperaturas (**Tabla 3-4**).

Tabla 3-4: Caracterización de clústers detectados con el análisis de componentes principales fenotípico.

Variable	Cluster			
	Uno	Dos	Tres	Cuatro
NVV_M3-Ambiente	0.66	0.68	0.61	0.62
NVV_INV-M3-1	2.01	2.50	1.40	1.78
NVV_INV-M3-2	1.76	1.85	1.32	1.42
NSV_M3-Ambiente	2.82	3.05	3.56	3.54
NSV_INV-M3-1	2.41	2.47	3.14	3.01
NSV_INV-M3-2	2.66	2.66	3.21	3.21
ICV_M3-Ambiente	69.26	71.94	75.68	75.23
ICV_INV-M3-1	68.12	69.61	75.78	72.79
ICV_INV-M3-2	69.59	71.38	77.12	75.08
NV_M3-Ambiente	5.96	6.90	6.67	8.01
NV_INV-M3-1	7.76	8.56	8.69	12.56
NV_INV-M3-2	6.88	7.14	7.14	9.31
NS_M3-Ambiente	16.37	20.11	22.35	27.87
NS_INV-M3-1	18.61	21.09	26.66	40.65
NS_INV-M3-2	17.63	18.50	22.14	29.40
PPS_M3-Ambiente	17.57	23.37	20.80	22.40
PPS_INV-M3-1	18.55	24.89	21.61	22.95
PPS_INV-M3-2	18.58	24.83	22.61	23.10
PST_M3-Ambiente	1.44	2.48	1.39	2.38
PST_INV-M3-1	4.20	5.64	3.96	6.05
PST_INV-M3-2	2.83	4.83	2.77	4.46
RdPI_M3-Ambiente	5.02	7.37	7.44	9.62
RdPI_INV-M3-1	4.59	6.14	6.90	11.01
RdPI_INV-M3-2	5.25	6.33	7.05	9.35
N	67	73	131	32

Rendimiento por planta (RdPI), número de vainas por parcela (NV), número de semillas por vaina (NSV), peso promedio de semilla (PPS), índice de Cosecha de Vaina (ICV), peso seco de cáscara (PSC), número de vainas vanas (NVV), peso seco del tallo (PST), número de semillas (NS). La diagonal indica las heredabilidades en sentido amplio para cada variable. Tamaño del cluster (N).

3.2 Análisis Genético de la Población de Mapeo Genético

3.2.1 Genotipado de la población

Como resultado de la secuenciación de estas librerías se logró obtener un total de 866'271.760 lecturas de 150 pb pareadas de las cuales 507'231.822 pudieron ser alineadas correctamente contra el genoma de referencia del Fríjol Andino G19833 (Schmutz et al., 2014). Se obtuvo una tasa de mapeo promedio por individuo del 58.17 ± 10.56 % (**Anexo**

8). Se descubrieron 732.127 SNPs para la población, después de realizar el filtrado y establecer un umbral del 20% de datos faltantes resultó en una matriz compuesta por 36.839 SNPs. Se retiraron 41 muestras debido a que presentaron una baja tasa de genotipado (más del 60 % de datos faltantes) por lo cual se realizaron los análisis subsecuentes con 269 genotipos. La distribución de los SNPs fue heterogénea concentrándose en los telómeros de los cromosomas (**Figura 3-6**). El número promedio de SNPs por cromosoma fue de 3.349 variando entre 1.622 y 9.452 para los cromosomas dos y tres respectivamente.

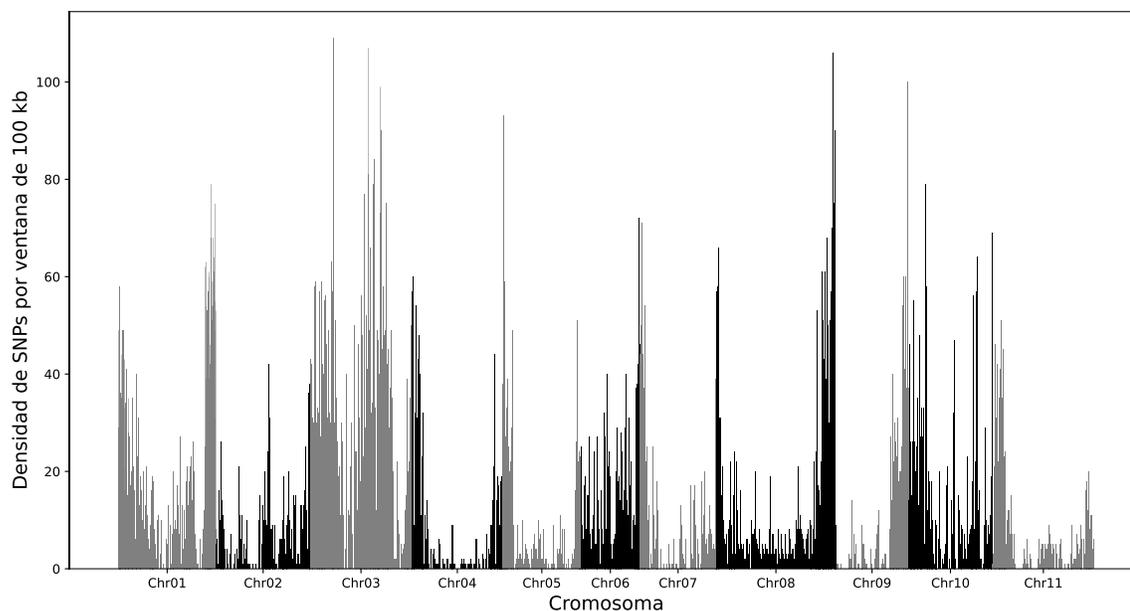


Figura 3-6: Densidad de variantes de un solo nucleótido en ventanas de 100 kb para la matriz genotípica de la población de mapeo genético compuesta por 36.839 SNPs.

Del total de SNPs detectados 18.936 (51.4%) se ubicaron en regiones codificantes donde el tipo de variante más frecuente fueron las sustituciones sinónimas (48.4%) seguido de las sustituciones con cambio de sentido (33.0%) (**Figura 3-7**). Se ubicaron 17.903 SNPs en regiones no codificantes de los cuales el 71.9% se ubicó en regiones intrónicas y 18.9% en regiones intergénicas. Se observó una mayor frecuencia en las transiciones (56.2%) que las transversiones (43.2%) resultando en una proporción de transiciones/transversiones de 1.28 para todos los SNPs.

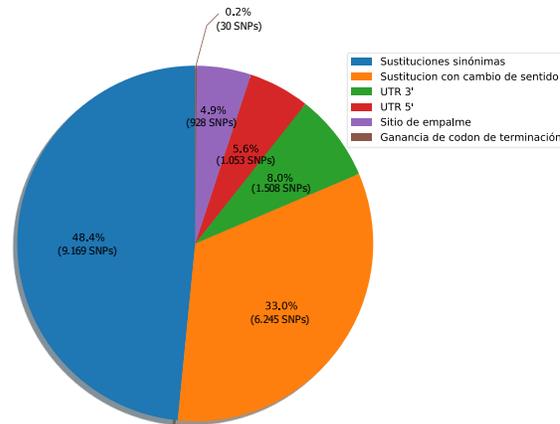


Figura 3-7: Distribución de los SNPs ubicados en regiones codificantes.

3.2.2 Estructura de la población y análisis de introgresiones

La estructura poblacional fue evaluada mediante el análisis de componentes principales (ACP) y el software FastSTRUCTURE. Se encontró con el ACP que los primeros tres componentes explicaron el 30.4% de la varianza total (14.8%, 9.2%, 6.4%, respectivamente). Los primeros dos componentes diferenciaron el acervo genético primario de *P. vulgaris* del acervo genético terciario compuesto por las especies silvestres usadas como parentales de *P. acutifolius* A. Gray. Los componentes dos y tres describieron la variación al interior del acervo primario de *P. vulgaris* L. encontrándose que los parentales SEN 118, SEF 10 y SMC 214 a pesar de presentar incluso diferentes coloraciones de grano tuvieron una relación genética estrecha diferenciándose marcadamente de los parentales SMR 155 e ICTA LIGERO, estos últimos dos parentales también presentaron grandes diferencias genéticas entre ellos. La población se agrupó de acuerdo con el pedigrí encontrándose mayor similitud entre las familias que procedieron del mismo cruzamiento; estas se ubicaron de acuerdo al último parental que conformó el cruzamiento (**Figura 3-8**).

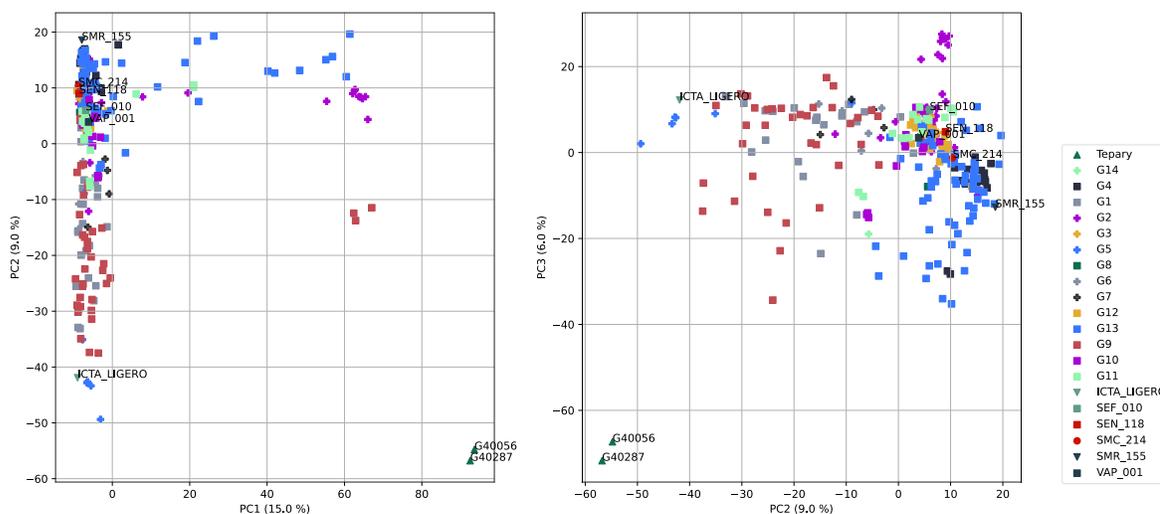


Figura 3-8: Análisis de componentes principales basado en 1.392 marcadores SNP. Los parentales fueron anotados. La escala de color y forma corresponde al grupo de cruzamiento. **Der.** Diagrama de puntos usando los componentes principales uno y dos. **Izq.** Diagrama de puntos usando los componentes dos y tres.

Resultado del análisis de introgresiones se encontraron 108 familias interespecíficas con al menos una región detectada como introgresión de *P. acutifolius*. Se presentaron también regiones por definir es decir que presentaron similitud tanto con la población de referencia de los parentales vulgaris como con los parentales tepari. De estas 108 familias se observó un promedio de introgresión del genoma del 2.71% encontrándose familias que obtuvieron hasta un 11.89% de introgresión en el genoma (GCDT 237). El tamaño promedio de las introgresiones fue de 7.59 Mb encontrándose casos donde se heredó prácticamente la totalidad de los cromosomas uno, tres, seis y diez (**Figura 3-9**).

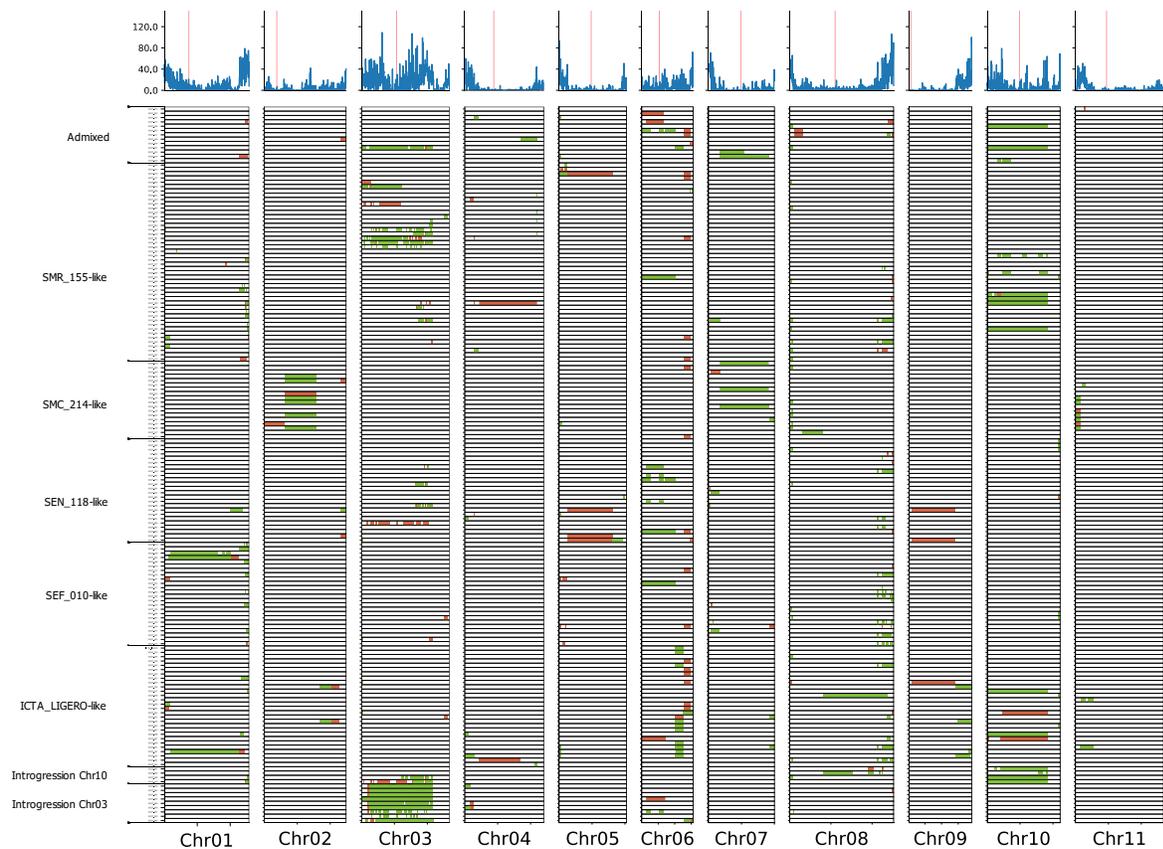


Figura 3-9: Gráfico de introgresiones para las 108 familias interespecíficas con al menos una región detectada como introgresión de *P. acutifolius*. La primera fila representa la densidad de genotipado en ventanas fijas de 100 kb. Cada Fila representa una familia interespecífica, las cajas verdes las regiones predichas como introgresiones mientras que las cajas rojas representan las regiones que no se pudo resolver su origen debido a que presentan similitud tanto con los parentales vulgaris como con los tepari. Las filas se agruparon de acuerdo al análisis de estructura poblacional.

Para el análisis de ancestría global se seleccionaron 1.392 marcadores en equilibrio usando como condición un $r^2 < 0.2$. De acuerdo con los criterios MedMeaK y MaxMeaK se encontró que con un $K=8$ se explicó con mayor verosimilitud la estructura de la población. Basado en los coeficientes de membresía de cada cluster se definieron nueve grupos genéticos y se pudo asignar a un grupo definido el 93% de las muestras, la porción restante se asignó a un grupo llamado 'Admixture'. Los primeros cinco grupos fueron llamados ICTA_LIGERO-like, SEF_010-like, SEN_118-like, SMC_214-like y SMR_155-like; son los más numerosos y se encuentran relacionados con el parental que los caracteriza. Se definió también el grupo Tepari que contiene únicamente las dos accesiones silvestres de *P. acutifolius*. Se observaron otros dos grupos que fueron llamados introgresión_Chr03 e introgresión_Chr10 por su nombre se indica que presentaron largos segmentos provenientes de *P. acutifolius* en dichos cromosomas.

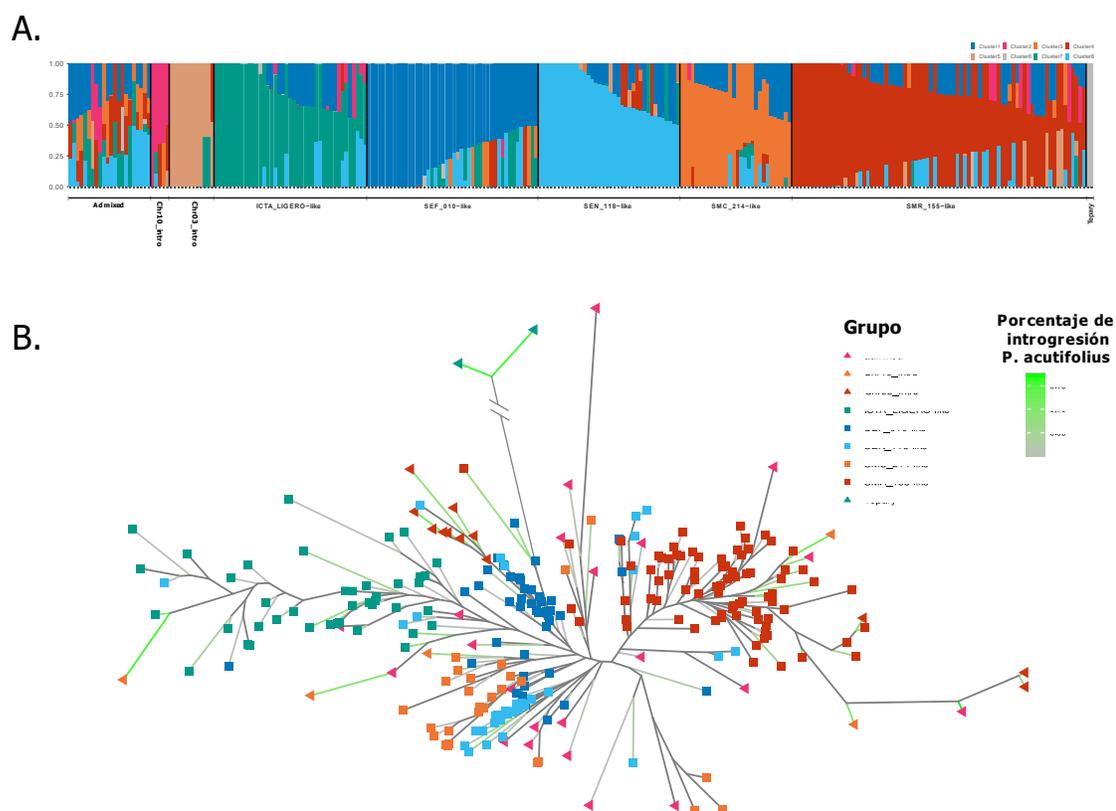


Figura 3-10: Análisis de la estructura de la población GCDT utilizando 1.392 marcadores en equilibrio para 269 muestras de la población GCDT. **A:** Asignación de ancestría global con $K=8$. Los genotipos fueron ordenados por el mayor coeficiente de pertenencia y se formaron nueve grupos: Tepary (2), SMR_155-like (79), SMC_214-like (30), SEN_118-like (38), SEF_010-like (46), ICTA_LIGERO-like (41) Chr10_introgession-like (5), Chr03_introgession-like (12) y grupo mixto (22). **B:** Neighbor-joining mostrando la distancia genética entre las muestras e indicando por el color de la rama más proximas a la hoja el porcentaje introgresado del genoma. Las hojas están coloreadas por el grupo de estructura. Nótese que la rama tepari está recortada porque esos genotipos son muy contrastantes con respecto a la población GCDT.

3.3 Análisis de Asociación del Genoma Completo

Previo al análisis de asociación se calculó la heredabilidad genómica para cada variable en los tres ambientes. La heredabilidad genómica se define como el porcentaje de la varianza fenotípica explicada por los efectos aditivos de un grupo de variantes genéticas considerado (Rawlik et al., 2020). En este caso se utilizó el set de 36.839 marcadores SNP (**Figura 3-6**). Se encontró que la variable NVV para los ambientes M3-Ambiente e INV-M3-1 no pudo ser correctamente analizada dada su baja heredabilidad mientras que para el ambiente INV-M3-2 si se observó un mayor grado de control genético y pudo ser correctamente modelado (**Tabla 3-3Figura 3-4**). A diferencia de las heredabilidades fenotípicas se observaron mayores heredabilidades genómicas en el ambiente control que en los ambientes de estrés por calor para las variables ICV, NS y PPS. En cuanto a RdPI y NV se observaron mayores valores en el ambiente INV-M3-1 que en el INV-M3-2. Respecto a NSV y PST se presentaron valores similares de heredabilidad para los tres ambientes (**Tabla 3-5**).

Tabla 3-5: Heredabilidades genómicas por ambiente usando un set de 36.839 SNPs y 269 familias interespecíficas.

Variable	M3-Ambiente	INV-M3-1	INV-M3-2
ICV	42.8%	33.2%	34.5%
NV	51.4%	54.0%	28.9%
NSV	73.4%	73.8%	77.6%
NS	77.3%	60.4%	35.5%
PPS	90.9%	58.3%	57.1%
PST	84.4%	79.9%	90.4%
NVV	-	-	64.6%
RdPI	67.3%	71.8%	41.5%

Rendimiento por planta (RdPI), número de vainas por parcela (NV), número de semillas por vaina (NSV), peso promedio de semilla (PPS), índice de Cosecha de Vaina (ICV), peso seco de cáscara (PSC), número de vainas vanas (NVV), peso seco del tallo (PST), número de semillas (NS).

Se estableció el umbral de significancia mediante el método de SimpleM (Gao et al., 2008). El número efectivo de marcadores estimado fue $M_{EFF} = 8.929$ y se calculó el umbral de significancia $-\log(0.05/M_{EFF}) = 5.25$.

Resultado de los análisis de asociación del genoma completo se detectaron un total de 31 asociaciones que superaron el umbral de significancia establecido de las cuales cuatro fueron detectadas con el modelo MLM y 27 con el modelo BLINK. Fueron encontradas 20 asociaciones en INV-M3-2, seis en M3-Ambiente y cinco en INV-M3-1. Respecto a las variables se detectaron cinco asociaciones únicas para la variable NVV (NVV_5.4 y NVV_10.5 fueron detectadas por MLM y BLINK). PPS se detectaron nueve asociaciones significativas (cuatro en INV-M3-2 y 5 en M3-Ambiente). NSV se encontraron seis asociaciones significativas únicamente en el ambiente INV-M3-2. ICV se detectaron tres

asociaciones en INV-M3-1. RdPI se encontraron cinco asociaciones (cuatro en INV-M3-2 y una en INV-M3-1). NS una asociación en M3-Ambiente (**Tabla 3-6**).

Tabla 3-6: QTLs significativos identificados en el mapeo por asociación usando el modelo lineal mixto (MLM) y el modelo multilocus BLINK.

QTL	CROM	Posición	MAF	PVFE	Efecto	Ambiente	Modelo	logP	Tamaño de bloque en LD (Kb)										
										G-40056	G-40287	ICTA_LIGERO	SEF_010	SEN_118	SMC_214	VAP_001	SMR_155		
EPP_1.1	Chr01	1,783,257	4.10%	7.40%	-1.26	GH2	BLINK	8.55	497.6	C/C	C/C	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	
SW_1.1	Chr01	45,958,814	11.80%	36.60%	-1.89	GH2	BLINK	6.39	485.0	A/A	A/A	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	
NSP_2.1	Chr02	26,924,805	48.00%	30.90%	-0.15	GH2	BLINK	6.7	103.5	G/G	G/G	T/T	G/G	T/T	T/T	G/G	T/T		
PHI_3.1	Chr03	2,123,369	24.70%	20.00%	4.12	GH1	MLM	5.29	32.0	T/T	.	A/A	A/A	A/A	A/A	.	.	.	
EPP_3.2	Chr03	4,577,387	30.70%	5.50%	-0.64	GH2	BLINK	5.61	322.7	G/G	.	A/A	.	A/A	
PHI_3.2	Chr03	17,046,581	9.30%	19.60%	7.13	GH1	BLINK	8.06	475.0	G/G	G/G	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	
SW_3.2	Chr03	25,703,645	12.50%	39.30%	-2.14	Field	BLINK	9.12	381.9	A/A	A/A	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	
SW_3.3	Chr03	33,574,686	5.60%	37.60%	-3.22	GH2	BLINK	7.34	487.6	A/A	A/A	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	
SW_4.4	Chr04	55,170	31.30%	39.50%	-1.5	Field	BLINK	10.94	8.8	G/G	G/G	.	G/G	.	.	.	G/G	.	
SW_4.5	Chr04	1,546,315	32.20%	37.80%	1.59	GH2	BLINK	6.36	482.2	T/T	T/T	.	T/T		
EPP_4.3	Chr04	12,935,259	3.30%	8.50%	1.46	GH2	MLM	5.47	443.8	G/G	G/G	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	
NSP_4.2	Chr04	41,527,804	45.90%	32.60%	0.22	GH2	BLINK	6.68	282.4	.	.	C/C	C/C	C/C	T/C	.	T/T		
EPP_5.4	Chr05	141,588	4.50%	8.30%	-1.22	GH2	MLM	5.35	13.4	.	.	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	
EPP_5.4	Chr05	141,588	4.50%	8.30%	-1.22	GH2	BLINK	7.97	13.4	.	.	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	
NSP_5.3	Chr05	36,523,883	2.40%	31.30%	-0.42	GH2	BLINK	6.83	405.7	C/C	C/C	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	
PHI_5.3	Chr05	40,465,408	47.20%	17.50%	2.1	GH1	BLINK	6.84	63.6	.	.	C/C	A/A	.	C/C	A/A	C/C		
SW_6.6	Chr06	16,237,167	37.10%	36.30%	-1.19	GH2	BLINK	6.13	415.3	C/C	.	C/C	.	.	C/C	C/C	T/T		
SW_7.7	Chr07	1,902,884	2.60%	40.30%	3.81	Field	BLINK	9.55	271.9	G/G	.	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	
NSP_7.4	Chr07	9,089,798	15.10%	30.90%	-0.25	GH2	BLINK	6.15	249.1	T/T	T/T	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	C/C	
YdPI_7.1	Chr07	34,822,098	2.60%	19.00%	-1.8	GH2	BLINK	7.13	479.5	G/G	G/G	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	
YdPI_8.2	Chr08	1,435,152	48.30%	18.30%	-0.9	GH2	BLINK	6.99	206.7	T/T	T/T	A/A	A/A	.	A/A	.	A/A		
SP_8.1	Chr08	12,625,065	5.10%	16.40%	-3.67	Field	BLINK	5.26	485.5	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	
YdPI_8.3	Chr08	13,361,224	5.90%	17.50%	-1.64	GH1	BLINK	8.79	415.2	A/A	A/A	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	
YdPI_8.4	Chr08	50,339,512	3.50%	19.40%	-2.24	GH1	BLINK	8.52	400.2	C/C	C/C	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	
YdPI_8.4	Chr08	50,339,512	3.50%	18.80%	-1.56	GH2	BLINK	6.02	400.2	C/C	C/C	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	T/T	
SW_8.8	Chr08	60,114,779	37.50%	37.50%	1.06	Field	BLINK	5.99	240.6	.	.	C/C	.	.	C/C	C/C	T/T		
NSP_8.5	Chr08	62,279,759	17.10%	31.80%	0.23	GH2	BLINK	7.49	68.7	T/T	.	T/T	T/T	T/T	T/T	C/C	T/T		
SW_10.9	Chr10	35,346,602	16.50%	39.30%	2.54	Field	BLINK	8.56	300.1	T/T	T/T	.	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	A/A	
EPP_10.5	Chr10	42,429,609	3.90%	9.00%	-1.22	GH2	MLM	5.72	378.3	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/A	G/G	
EPP_10.5	Chr10	42,429,609	3.90%	9.00%	-1.22	GH2	BLINK	7.76	378.3	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/G	G/A	G/G	
NSP_11.6	Chr11	8,520,617	16.90%	31.40%	-0.27	GH2	BLINK	6.88	442.4	C/C	C/C	T/T	T/T	T/T	T/T	.	T/T		

ICV: Índice de cosecha de vaina(%), RdPI: Rendimiento por planta (kg/ha), NVV: Número de vainas vanas (No. Vainas/parcela), PST: Peso seco de tallo (g/parcela), PPS: Peso promedio de semillas (g/ 100 semillas), NSV: Número de semillas por vaina, NS: Número de semillas por parcela y NV: Número de vainas (No. Vainas/parcela).¹ PVFE, Porcentaje de varianza fenotípica explicada por la asociación.²FDR, False Discovery Rate 5%. ³Efecto alélico estimado usando el modelo MLM.

3.3.1 Número de Semillas por Vaina

Para la variable NSV se encontraron seis asociaciones que superaron el umbral de significancia. Las asociaciones NSV_4.2 y NSV_8.5 explicaron el 32.6% y 24.1% de la

varianza fenotípica y se estimó un efecto alélico de 0.22 y 0.23 semillas/vaina, relacionándose el efecto favorable con el alelo de referencia presente en múltiples parentales vulgares (**Tabla 3-6**). Para las asociaciones NSV_2.1, NSV_5.3, NSV_7.4 y NSV_11.6 se estimó un efecto alélico entre 0.15 y 0.42 semillas/vaina relacionándose el efecto favorable para el alelo alternativo presente únicamente en los parentales de *P. acutifolius* (**Tabla 3-6** y **Figura 3-12**).

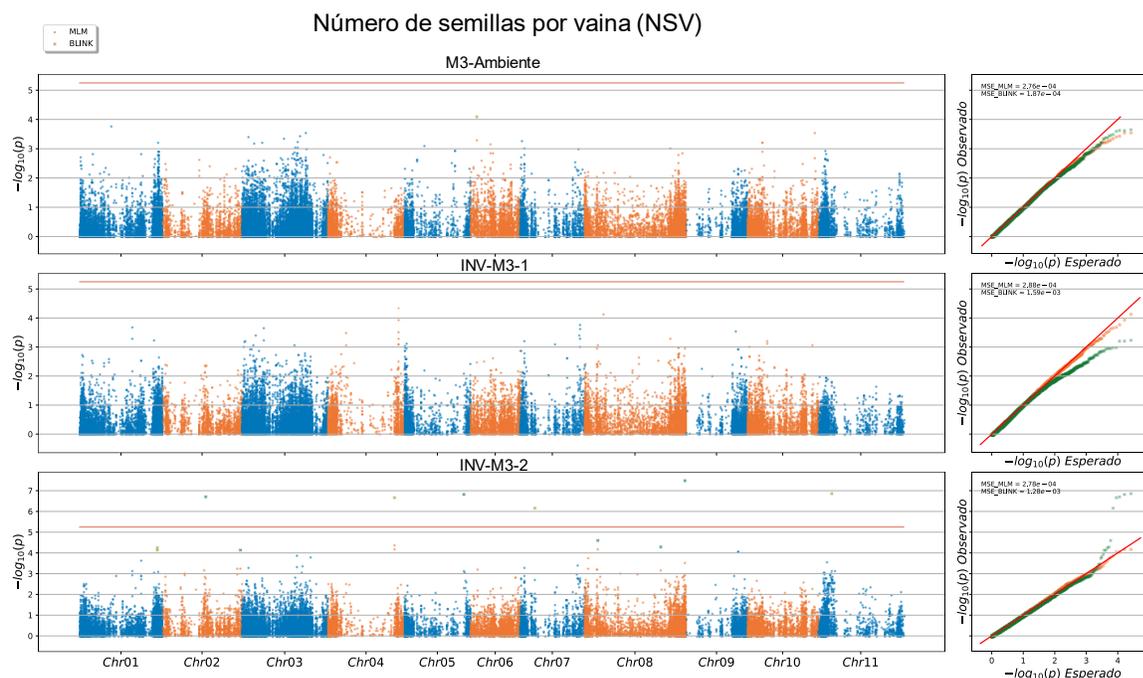


Figura 3-11: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable número de semillas por vaina (NSV) para las tres localidades evaluadas. **Izq.** Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(p\text{-valor}) = 5.25$. Puntos redondos por corresponden al modelo MLM. Puntos en forma de cruz corresponden al modelo BLINK. **Der.** QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.

NSV_4.2 se ubicó en el cromosoma cuatro y la posición 41'527.804 pb. Respecto a los parentales esta variante únicamente se genotipó en SMR 155 con el alelo de referencia, ICTA LIGERO, SEF 10 y SEN 118 con el alelo alternativo y SMC 214 en estado heterocigoto. El porcentaje de varianza explicada fue del 32.6% y el efecto alélico fue de 0.22 semillas/vaina. A pesar que esta asociación se encontró en el ambiente INV-M3-2 se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-12B**). Esta variante se ubicó en el modelo de gen Phvul.004G122800 el cual tiene una función desconocida y está pobremente anotado. Esta variante se ubicó dentro de un bloque haplotípico entre 41'394,718 - 41,677,094 pb (282.4 kb) done se encuentran reportados 15 genes (**Figura 3-13A** y **Anexo 10**).

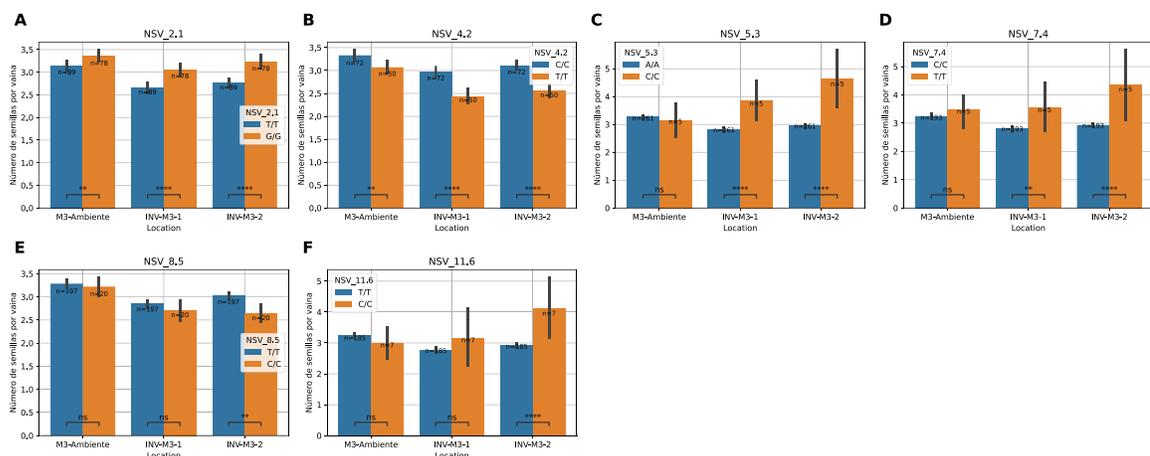


Figura 3-12: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable número de semillas por vaina (NSV) en las tres localidades. **A:** Asociación NSV_2.1. **B:** Asociación NSV_4.2. **C:** Asociación NSV_5.3. **D:** Asociación NSV_7.4. **E:** Asociación NSV_8.5. **F:** Asociación NSV_11.6.

La asociación NSV_8.5 se encuentra en el cromosoma ocho en la posición 62'279,759 pb. Respecto a los parentales esta variante se no se pudo genotipar en G40287 y únicamente el parental VAP 1 presentó el alelo alternativo en estado homocigoto. La varianza fenotípica explicada por esta asociación fue de 31.8% y el efecto alélico de 0.23 semillas/vaina. Cuando se comparan los promedios por clase genotípica únicamente se observaron diferencias significativas en el ambiente INV-M3-2 donde se detectó esta asociación (**Figura 3-12E**). Esta variante se ubicó en el gen Phvul.008G282000 que codifica para la enzima Fructose-1,6-bisphosphate triosephosphate-lyase y el bloque haplotípico que contiene esta asociación tiene una extensión de 68.7 kb (62'256,748 – 62'325,409 pb) donde se ubicaron 11 genes (**Figura 3-13B y Anexo 10**).

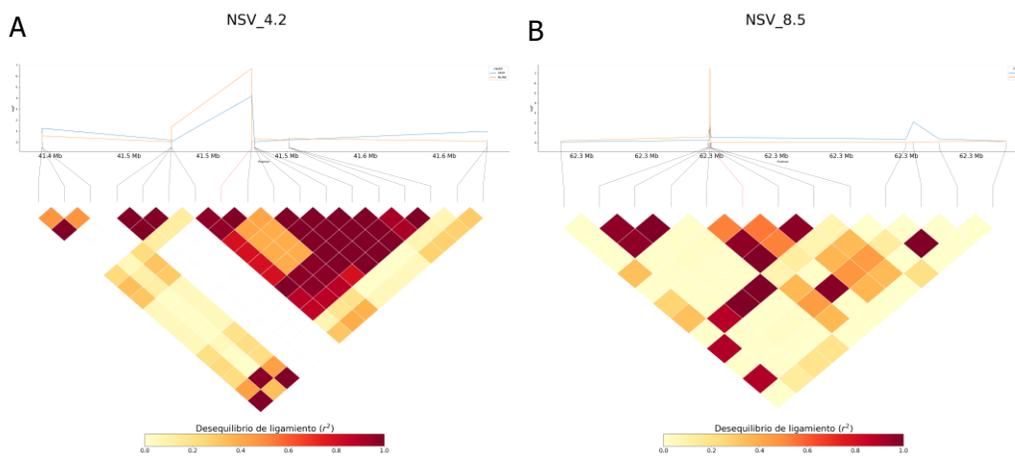


Figura 3-13: Manhattan plot y patrón de disequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones NSV 4.1 y 8.4. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.

En cuanto a la asociación NSV_2.1 se presentó el alelo de referencia en estado homocigoto en los parentales tepari, SEF 10 y VAP 1 mientras que el alelo alternativo en estado homocigoto se encontró en los parentales ICTA LIGERO, SEN 118 y SMR 155. La varianza fenotípica explicada por esta asociación fue de 30.9% y el efecto alélico de 0.15 semillas/vaina. A pesar que esta asociación se encontró en el ambiente INV-M3-2 se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-12A**). Esta variante se encontró en el gen Phvul.002G127100 (UBIQUINOL OXIDASE 1A, MITOCHONDRIAL-RELATED) y en un bloque haplotípico de 103.5 kb (26'876,846 - 26'980,352 pb) donde se encuentran reportados siete genes (**Figura 3-14A y Anexo 10**).

Para la asociación NSV_5.3 los parentales tepari presentaron el alelo alternativo en estado homocigoto y VAP 1 junto con los cinco parentales vulgaris presentaron el alelo de referencia en estado homocigoto. La varianza fenotípica explicada por esta asociación fue 31.3% y el efecto alélico de 0.42 semillas/vaina. Cuando se comparan los promedios de las clases genotípicas para este marcador se observan diferencias significativas únicamente en los ambientes con altas temperaturas (**Figura 3-12C**). Esta variante se ubicó en el gen Phvul.005G127500 y en un bloque haplotípico de 405.7 kb (36'492,191 - 36'897,915 pb) donde se encuentran reportados 35 modelos de genes (**Figura 3-14B y Anexo 10**).

Para la asociación NSV_7.4 se observó al igual que la asociación anterior una diferenciación en el genotipo entre los parentales tepari, VAP 1 y los parentales de frijol común. La varianza fenotípica explicada fue de 30.9% y el efecto alélico de 0.25 semillas/vaina. Respecto a los promedios por clase genotípica se observaron diferencias significativas únicamente en los ambientes donde se aplicó el tratamiento de altas temperaturas (**Figura 3-12D**). Esta asociación se ubicó en el modelo de gen Phvul.007G088500 (Thioredoxin-like) a su vez se ubicó en un bloque haplotípico de 249.1 kb (8'894,858 - 9'143,936 pb) donde se encontraron 17 genes (**Figura 3-14C y Anexo 10**).

En cuanto la asociación NSV_11.6 se observó que los parentales tepari presentaron el alelo alternativo en estado homocigoto y los parentales de frijol común el alelo de referencia en estado homocigoto. VAP 1 no pudo ser genotipado para esta variante. La varianza fenotípica explicada por esta asociación fue de 31.4% y el efecto alélico estimado de 0.27 semillas/vaina. Únicamente se encontraron diferencias significativas entre los promedios por clase genotípica en el ambiente INV-M3-2 (**Figura 3-12F**). La variante se ubicó en el modelo de gen Phvul.011G088600 (RECQ-MEDIATED GENOME INSTABILITY PROTEIN 2) y en un bloque haplotípico de 442.4 kb (8'415,552 - 8'857,942 pb) donde se encuentran 23 modelos de genes reportados (**Figura 3-14D y Anexo 10**).

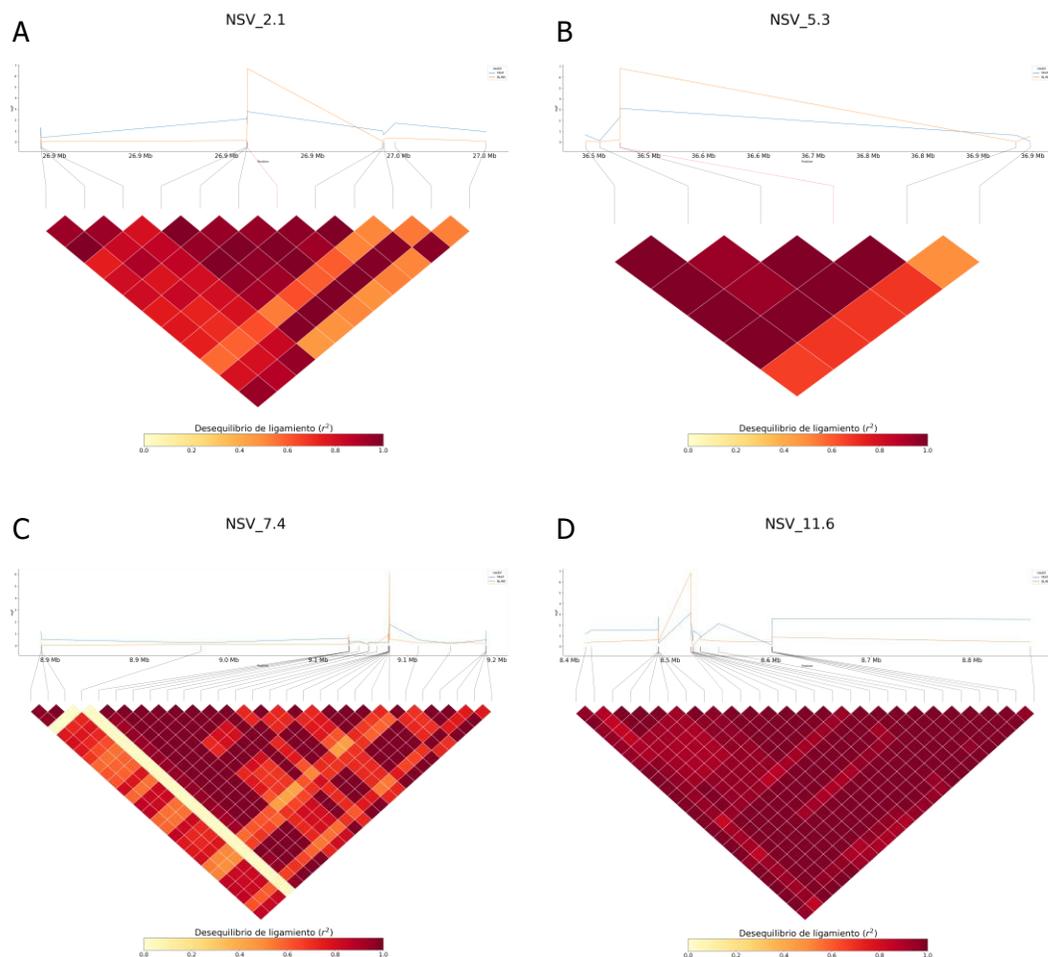


Figura 3-14: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones NSV_2.1, NSV_5.3, NSV_7.4 y NSV_11.6. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.

En total se identificaron 108 genes en los cromosomas dos (7 genes), cuatro (15 genes), cinco (35 genes), siete (17 genes), ocho (11 genes) y once (23 genes). Con el análisis de enriquecimiento de términos GO se encontraron tres términos significativos ($FDR < 0.05$). Los tres términos están relacionados con funciones de transporte de compuestos orgánicos (GO:0015293, GO:0006865 y GO:0015849) y se relacionan con los genes Phvul.008G282800, Phvul.011G089500, Phvul.011G089600, Phvul.011G089800 los cuales están relacionados con la respuesta a auxinas (GO:0009733) y a la vía de señalización con auxinas (GO:0009734). Otro término significativo fue el transporte de sustancias orgánicas (GO:0071702) donde además de encontrarse los genes reportados previamente se encuentran el gen Phvul.007G088200 también llamado PvSUT1.1 que corresponde a un transportador de sacarosa transmembranal, el cual es regulado negativamente reduciendo hasta en un 50% los transcritos en elevadas temperaturas en frijol común (Santiago et al., 2020). (Soltani et al., 2019) postula que la reducción en la expresión de PvSUT1.1 puede

resultar en una limitación en la exportación de sacarosa de las hojas a los vertederos característica de importancia para la termotolerancia (**Anexo 11**).

(García-Fernández et al., 2021) realizaron un análisis de asociación genética usando una población de frijol común llamada Panel de Diversidad Español que incluye 308 líneas usadas para consumo de vainas frescas. En este estudio se cuantificó el número de semillas por vaina encontrándose nueve asociaciones para este carácter. Únicamente dos asociaciones reportadas en este estudio se encontraron relativamente cerca, por un lado, se encontró NSP04_46.0 en el cromosoma cuatro y en la posición 46 Mb (45'971,702 pb) ubicada a 4.4 Mb de NSP_4.2; por otro lado, se reportó la asociación NSP08_56.1 en el cromosoma ocho y en la posición 56.1 Mb (56'050,073 pb) ubicada a 6.2 Mb de NSP_8.5.

Por otro lado (Murube et al., 2020) realizó una serie de análisis de QTLs con dos poblaciones anidadas entre el parental andino Xana y los parentales mesoamericanos BAT93 y Cornell49242 reportando regiones asociadas en ambas poblaciones y en concordancia con otros estudios genéticos realizados anteriormente. Dentro de estas regiones se encontró reportado al final del cromosoma ocho (~61 Mb) que corresponde a una región involucrada en el control del tamaño de semilla, cabe resaltar que NSP_8.5 se ubicó en la posición 62.2 Mb estando próxima a esta región.

(Delfini et al., 2021) realizó un análisis de asociación del genoma completo con accesiones mesoamericanas de origen brasilero. Se encontró que NVS_2.1 se encontró a 1.5 Mb de una asociación relacionada con Número de nódulos fijadores de nitrógeno. NVS_4.2 se ubicó a ~100 kb de un QTL relacionado con peso de semilla total ubicado en la posición 41.4 Mb. Respecto a NSP_8.5 se encontraron dos asociaciones para altura de planta y longitud de la vaina en 62 – 62.4 Mb. Respecto a NSP_1.6 se reportó en este estudio un QTL relacionado con número de nódulos fijadores de nitrógeno en la posición 8.3 Mb.

3.3.2 Número de semillas

Para la variable NS se detectó una única asociación (NS 8.1) que supero el umbral de significancia con la información fenotípica de M3-Ambiente (**Figura 3-15**).

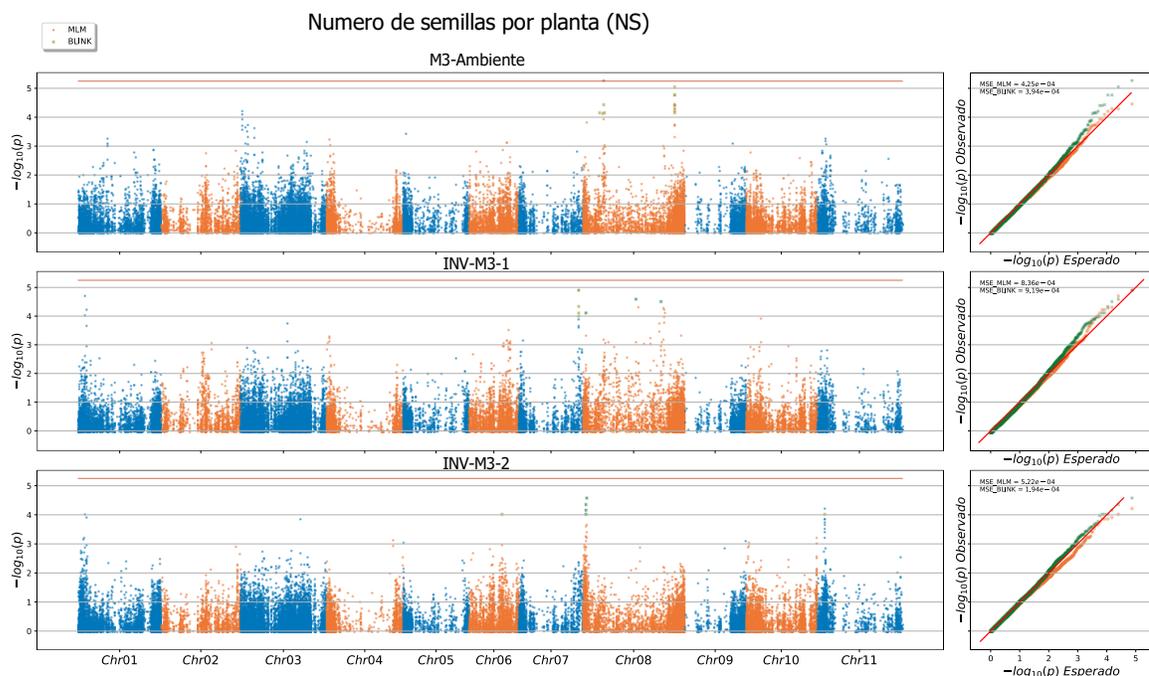


Figura 3-15: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable número de semillas (NS) para las tres localidades evaluadas. **Izq.** Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(p\text{-valor}) = 5.25$. **Der.** QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.

NS 8.1 explicó el 16.4% de la variación fenotípica total y se estimó un efecto alélico de 3.7 semillas/parcela asociándose el efecto favorable al alelo alternativo, sin embargo, los parentales fueron monomórficos para este marcador. Se encontraron siete familias con el alelo alternativo en estado homocigoto. A pesar que esta asociación se encontró en el M3-Ambiente se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-16**).

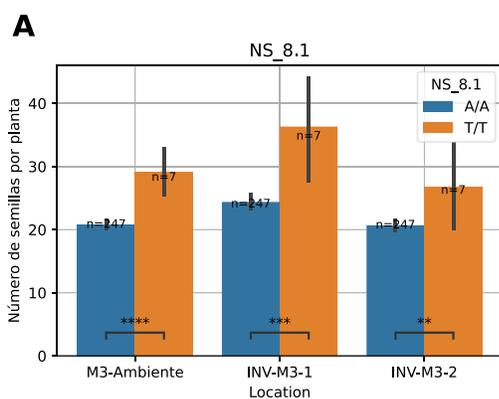


Figura 3-16: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable número de semillas por parcela (NS) en las tres localidades para las clases genotípicas de la asociación NS 8.1.

NS 8.1 se ubicó en el modelo de gen Phvul.008G111200 (Ribonuclease H-like). La variante se ubicó en un bloque haplotípico con una longitud de 485.5 kb (12'409,628 – 12'895,121 pb) donde se ubican 24 genes (**Figura 3-17, Anexo 10**).

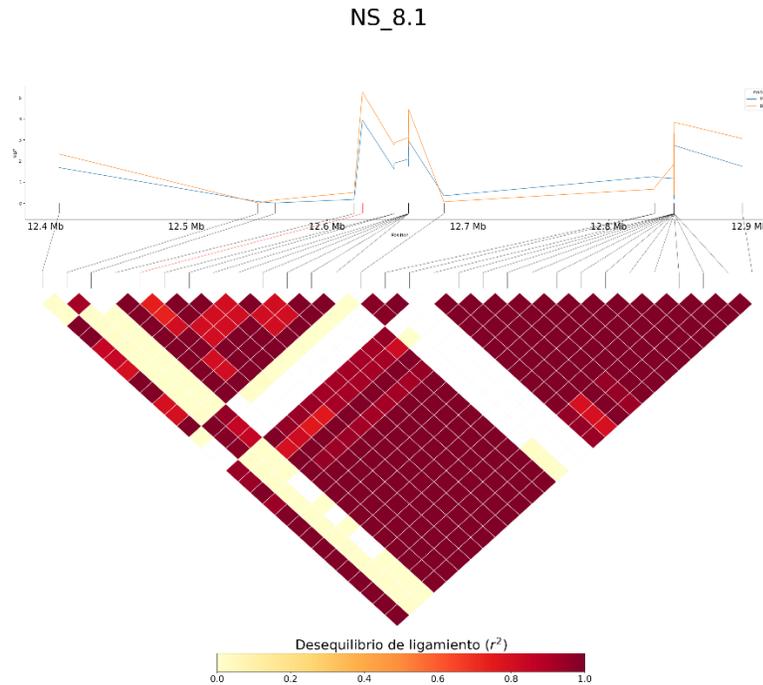


Figura 3-17: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para la asociación NS_8.1. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.

Con respecto al análisis de enriquecimiento de términos GO se encontró que de los 24 genes relacionados con NS_8.1 once presentaron una funcionalidad desconocida. Se encontró una proteína de choque térmico Phvul.008G111400 (PTHR15852:SF20 - CHAPERONE PROTEIN DNAJ-LIKE PROTEIN) y se encontró el gen Phvul.008G112000 que codifica para la enzima fructosa-1,6-bifosfatasa encargada de la síntesis de sacarosa y almidón. Por otro lado, se encontraron los términos GO:0046274 y GO:0009808 relacionados con el metabolismo de la lignina por debajo del umbral de significancia (FDR <0.05) (**Anexo 12**).

En relación con estudios previos únicamente se encontró en la posición 10.3 Mb del cromosoma ocho una asociación relacionada con el número de semillas por planta ubicándose a 2.3 Mb de NS_8.1 (Delfini et al., 2021).

3.3.3 Peso promedio de semillas

Para la variable PPS se detectaron nueve asociaciones que superaron el umbral de significancia. Cinco fueron detectadas en M3-Ambiente y cuatro en INV-M3-2 (**Tabla 3-6**

y **Figura 3-18**). PPS_1.1, PPS_4.4 y PPS_6.6 explicaron el 36.9%, 39.4% y 36.3% de la varianza fenotípica y el efecto alélico estimado fue de 1.89, 1.58 y 1.19 g/100 semillas, respectivamente. Para las otras seis asociaciones el porcentaje de varianza explicada varió entre 37.5% - 40.3% y el efecto alélico se encontró entre 1.1 – 3.8 g/100 semillas relacionándose un efecto negativo con los alelos alternativos (**Figura 3-19**).

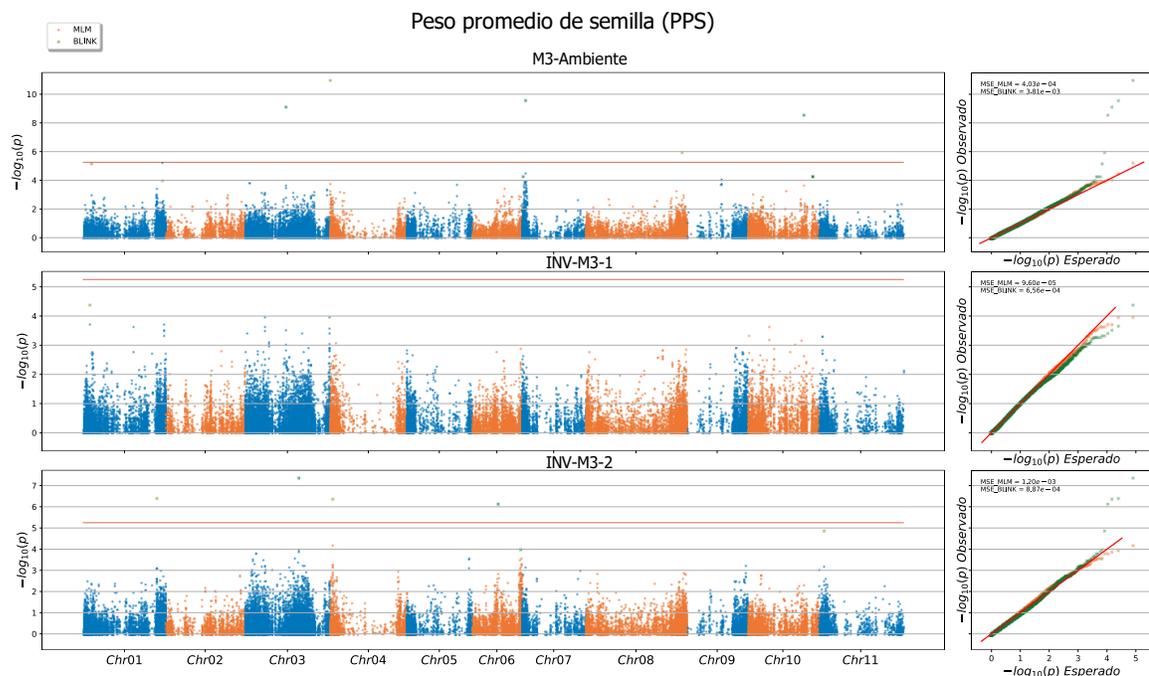


Figura 3-18: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable peso promedio de semillas (PPS) para las tres localidades evaluadas. **Izq.** Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log_{10}(p) = 5.25$. **Der.** QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.

La asociación PPS_1.1 se ubicó en el cromosoma uno en la posición 45'958.814 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 y los cinco parentales de frijól común presentaron el alelo de referencia. El porcentaje de varianza explicada por la asociación fue del 36.6% y un efecto alélico de 1.89 g/100 semillas. Esta asociación fue detectada en el ambiente INV-M3-2, sin embargo, los promedios por clase fenotípica no presentaron diferencias significativas (**Figura 3-19A**). Esta variante se ubicó en el modelo de gen Phvul.001G200700 (Glucose-repressible alcohol dehydrogenase transcriptional effector CCR4 and related proteins) y en un bloque haplotípico de 485 kb (45'830,300 – 46'315,250 pb) donde se encuentran 61 modelos de genes reportados (**Figura 3-20A y Anexo 10**).

PPS_4.4 se ubicó en el cromosoma cuatro en la posición 55.170 pb. Los parentales tepari, SEF 10 y VAP 1 presentan el alelo alternativo en estado homocigoto e ICTA LIGERO, SMC 214 y SMR 155 no pudieron ser genotipadas en esta posición. La asociación explicó el 39.5% de la varianza fenotípica y se estimó un efecto alélico de 1.5 g/100 semillas. Únicamente se detectaron diferencias significativas entre los promedios por clase genotípica en M3-Ambiente (**Figura 3-19D**). Esta variante se ubicó en el modelo de gen

Phvul.004G000700 y en un bloque haplotípico de 8.8 kb (53,771 - 62,592 pb) donde se ubican tres genes (**Figura 3-20B y Anexo 10**).

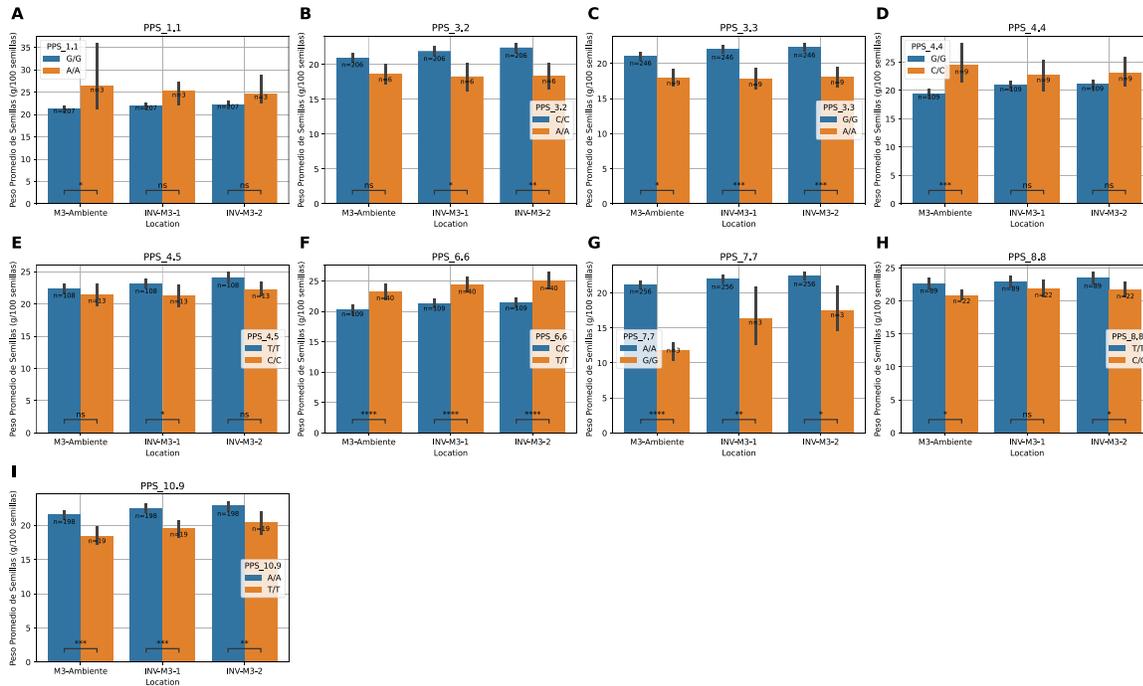


Figura 3-19: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable peso promedio de semillas (PPS) en las tres localidades para las clases genotípicas de las asociaciones: **A:** PPS_1.1, **B:** PPS_3.2, **C:** PPS_3.3, **D:** PPS_4.4, **E:** PPS_4.5, **F:** PPS_6.6, **G:** PPS_7.7, **H:** PPS_8.8 y **I:** PPS_10.9.

La asociación PPS_6.6 se ubicó en el cromosoma seis y en la posición 16'237.167 pb donde los parentales G40056, ICTA LIGERO, SMC 214 y VAP 1 presentaron el alelo de referencia mientras que SMR 155 presentó el alelo alternativo. La asociación explicó el 36.3% de la varianza fenotípica total y el efecto alélico estimado fue de 1.19 g/100 semillas. A pesar que esta asociación se encontró en INV-M3-2 se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-19F**). La asociación se ubicó en un bloque haplotípico de 415.3 kb (15'852,669 – 16'268,005 pb) donde se encuentran reportados 35 genes (**Figura 3-20C y Anexo 10**).

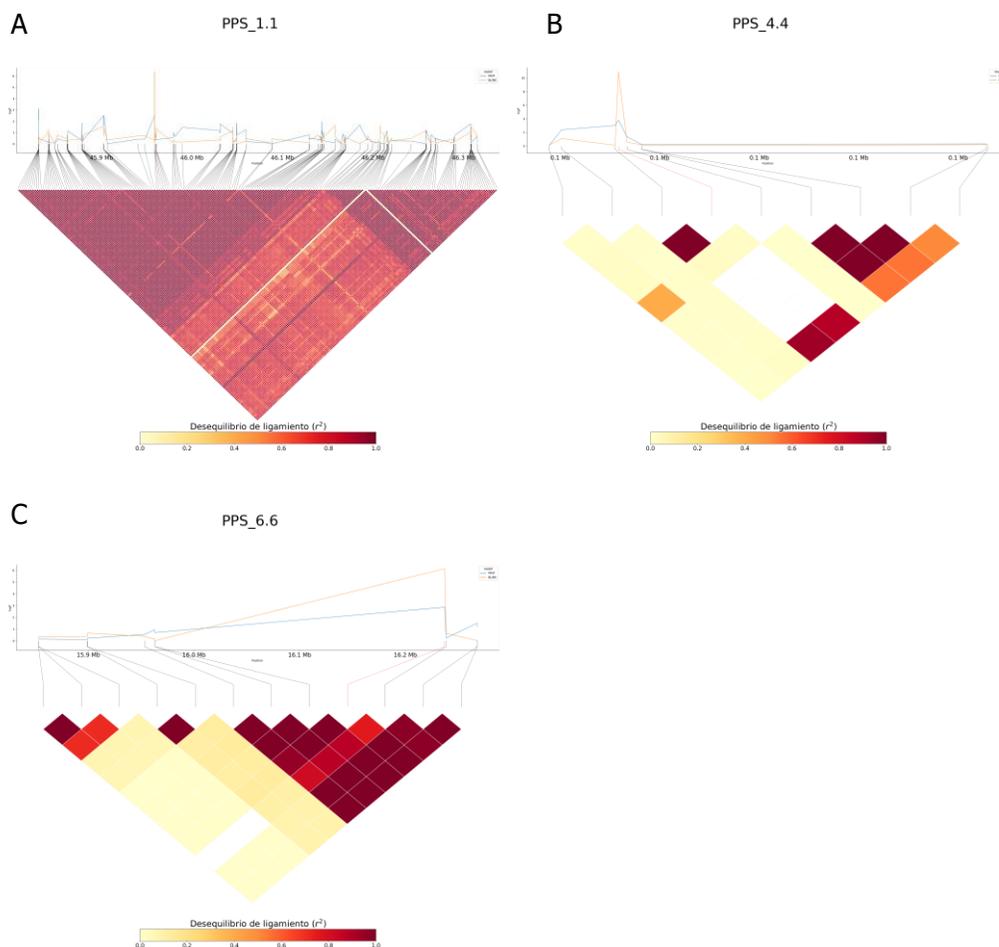


Figura 3-20: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones: **A:** PPS_1.1, **B:** PPS_4.4 y **C:** PPS_6.6. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.

Respecto a la asociación PPS_3.2 esta se ubicó en el cromosoma tres y en la posición 25'703.645 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 junto con los parentales de frijol común presentaron el alelo de referencia. Esta asociación explicó el 39.3% de la varianza fenotípica y el efecto alélico fue de 2.14 g/100 semillas. A pesar que esta asociación se encontró en M3-Ambiente se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-19B**). Esta asociación se ubicó en el gen Phvul.003G099600 (DXP-synthase). Se estimó un bloque haplotípico alrededor de esta variante encontrándose una región de 381.9 kb (25'652,494 – 26'034,408 pb) donde se ubican ocho genes (**Figura 3-21A**).

La asociación PPS_3.3 se ubicó en el cromosoma tres y la posición 33'574.686 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo, VAP 1 y los parentales de frijol común el alelo de referencia. Esta asociación explicó el 37.6% de la varianza fenotípica total y se estimó un efecto alélico de 3.22 g/100 semillas. A pesar que esta asociación se encontró en INV-M3-2 se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-19C**). Esta asociación se ubicó en el gen Phvul.003G137466 (Thymonuclease). Se estimó un bloque haplotípico de 487.6 kb (33'124,468 – 33'612,026 pb) encontrándose 35 genes (**Figura 3-21B y Anexo 10**).

La asociación PPS_4.5 se ubicó en el cromosoma cuatro y en la posición 1'546.315 pb. Únicamente los parentales SEN 118, SMC 214 y SMR 155 pudieron ser genotipados. La asociación explicó el 37.8% de la varianza fenotípica total y se estimó un efecto alélico de 1.59 g/100 semillas. Los promedios por clase genotípica para el ambiente INV-M3-2 no difirieron significativamente (**Figura 3-19E**). Esta asociación se ubicó en el gen Phvul.004G013600 (Trypsin-like serine proteases). Se estimó un bloque haplotípico de 482.2 kb (1'081,539 – 1'563,702 pb) encontrándose 40 genes en esta región (**Figura 3-21C y Anexo 10**).

La asociación PPS_7.7 se ubicó en el cromosoma siete y en la posición 1'902.884 pb. El parental G40056 presentó en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 y los parentales de frijol común presentaron en estado homocigoto el alelo de referencia. La asociación explicó el 40.3% de la varianza fenotípica total y se estimó un efecto alélico de 3.81 g/100 semillas. A pesar que esta asociación se encontró en M3-Ambiente se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-19G**). Esta variante se ubicó en el gen Phvul.007G025400 (Choline transporter-like). El bloque haplotípico estimado en torno a esta asociación tiene una extensión de 271.9 kb (1'860,615 – 2'132,552 pb) donde se encuentran reportados 27 genes (**Figura 3-21D y Anexo 10**).

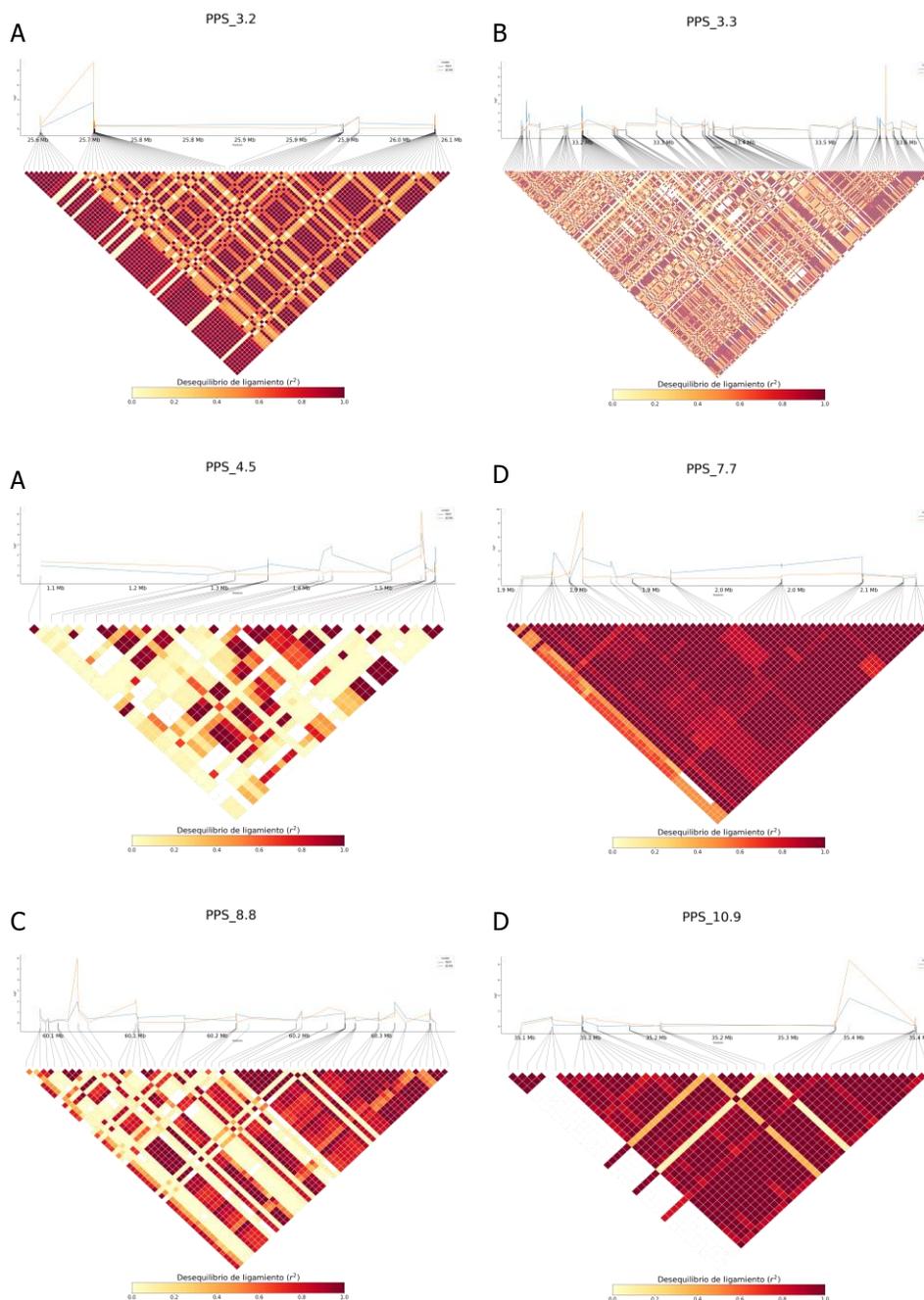


Figura 3-21: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones: **A:** PPS_3.2, **B:** PPS_3.3, **C:** PPS_4.5, **D:** PPS_7.7, **E:** PPS_8.8, **F:** PPS_10.9. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.

La asociación PPS_8.8 se ubicó en el cromosoma ocho y en la posición 60'114.779 pb. Los parentales ICTA_LIGERO, SMC 214 y VAP 1 presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que SMR 155 presentó el alelo de referencia. Los parentales Tepari y SEF 10 no pudieron ser genotipados para este marcador. Esta asociación explicó el 37.5%

de la varianza fenotípica total y el efecto alélico estimado fue de 1.06 g/100 semillas. Se encontraron diferencias significativas entre los promedios de clases genotípicas para los ambientes M3-Ambiente e INV-M3-2 (**Figura 3-19H**). La asociación se ubicó en el gen Phvul.008G252600 (Sorting nexin Vps5-like). Esta asociación se encuentra en un bloque haplotípico de 240.6 kb (60'092,312 – 60'332,919 pb) donde se encuentran reportados 34 genes (**Figura 3-21E y Anexo 10**).

La asociación PPS_10.9 se ubicó en el cromosoma diez y la posición 35'346.602 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo y VAP 1 junto con los parentales de frijol común presentaron el alelo de referencia a excepción de ICTA LIGERO que no se pudo genotipar para este marcador. Esta asociación explicó el 39.3% de la varianza fenotípica y se estimó un efecto alélico de 2.54 g/100 semillas. A pesar que esta asociación se encontró en M3-Ambiente se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-19I**). La asociación se ubicó en el gen Phvul.010G092200 (arginine/serine-rich splicing factor). Se estimó un bloque haplotípico en torno a esta asociación encontrándose una región de 300.1 kb (35'097,341 – 35'397,465 pb) donde hay reportados 13 genes (**Figura 3-21F y Anexo 10**).

Se encontraron en total 256 genes repartidos en los cromosomas uno (61 genes), tres (43 genes), cuatro (43 genes), seis (35 genes), siete (27 genes), ocho (34 genes) y diez (13 genes). Se encontraron tres términos cercanos al umbral de significancia GO:0004497 (Monooxygenase activity), GO:0016705 (Oxidoreductase activity) y GO:0022625 (Cytosolic large ribosomal subunit). Por otro lado, cuatro genes relacionados con las enzimas glutaredoxinas se encontraron en la lista de genes. Las glutaredoxinas han sido reportadas previamente como estabilizadores de proteínas durante las altas temperaturas (Martins et al., 2020). Se encontraron dos factores de transcripción A2 de choque térmico, una proteína perteneciente a la familia ethylene-responsive transcription factor 4 (Phvul.010G092300) y otro gen perteneciente a la familia AP2-like ethylene-responsive transcription factor (Phvul.008G253600) (**Anexo 13**).

Se encontró reportado en el cromosoma uno en la posición ~44 Mb QTLs mayores relacionados con el hábito de crecimiento, número de semillas por vaina, tamaño de semilla y tamaño de vaina relacionándose con el gen PvTFLy (MacQueen et al., 2019; Murube et al., 2020). Esta región es próxima a la asociación PPS_1.1 (45.9 Mb). En el cromosoma tres y posición 32.04 Mb se reportó una asociación para días a madurez asociándose con el gen Phvul.003G128400, la asociación PPS_3.3 se ubicó a 1.46 Mb (MacQueen et al., 2019). Para la asociación PPS_4.5 y PPS_7.7 se encontraron dos QTL reportados por (Moghaddam et al., 2016) para días a madurez en la posición 1.94 Mb en el cromosoma cuatro ubicado a 400 kb de PPS_4.5 y en el cromosoma siete en la posición 1.15 Mb ubicado a ~750 kb de PPS_7.7. En el cromosoma ocho en la región ~61 Mb (Murube et al., 2020) reportaron tres QTLs involucrados en el tamaño de la semilla encontrándose la asociación PPS_8.8 a aproximadamente 900 kb de esta región.

Índice de Cosecha de Vaina

Para ICV se detectaron tres asociaciones por encima del umbral de significancia, dos en el cromosoma tres (ICV_3.1 e ICV_3.2) y una en el cromosoma cinco (ICV_5.3). Estas asociaciones fueron encontradas con la información fenotípica de la población en el ambiente INV-M3-1 y explicaron el 20%, 19.6% y 17.5% de la varianza fenotípica total y en todos los casos el alelo alternativo se relacionó con un efecto negativo (**Tabla 3-6, Figura 3-22 y Figura 3-23**).

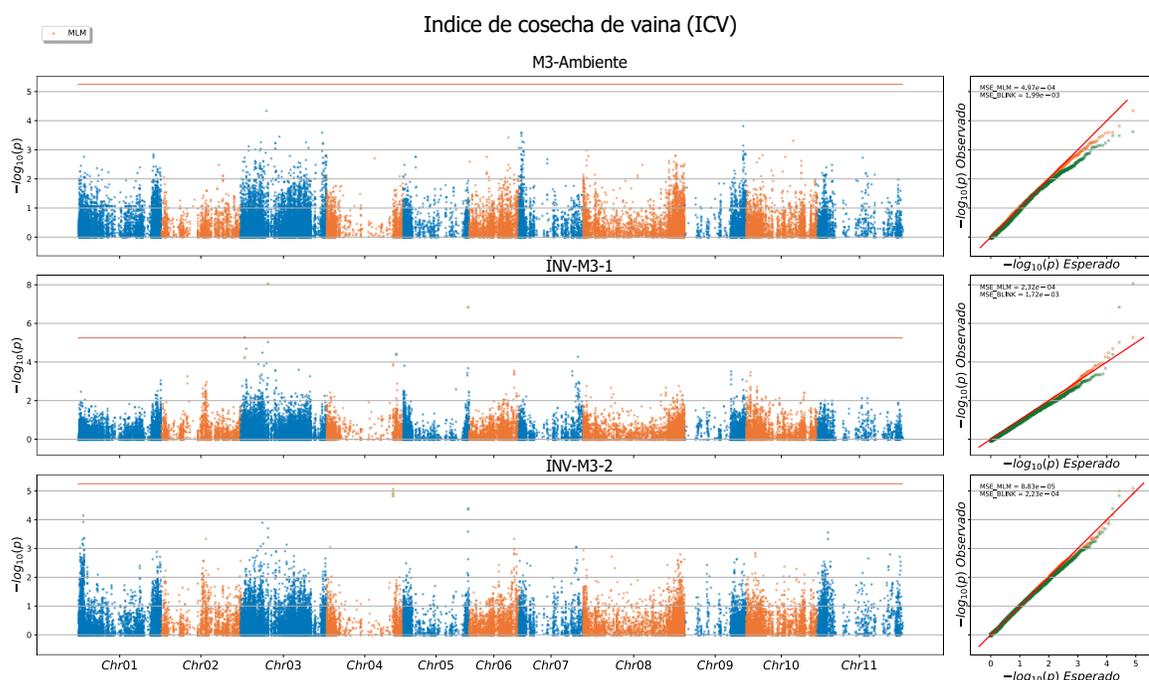


Figura 3-22: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable índice de cosecha de vaina (ICV) para las tres localidades evaluadas. **Izq.** Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(p\text{-valor}) = 5.25$. **Der.** QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.

La asociación ICV_3.1 se ubicó en el cromosoma tres y en la posición 2'123.369 pb. El parental G40056 presentó en estado homocigoto el alelo alternativo y los parentales ICTA LIGERO, SEF 10, SEN 118 y SMC 214 presentaron el alelo de referencia. A pesar que esta asociación se encontró en INV-M3-1 se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-23A**). Esta variante se ubicó en el gen Phvul.003G022300 (Type II DNA topoisomerase). Se estimó un bloque haplotípico en torno a esta variante encontrándose una región de 32 kb (2'099,482 – 2'131,449 pb) donde se encuentran reportados dos genes (**Figura 3-24A y Anexo 10**).

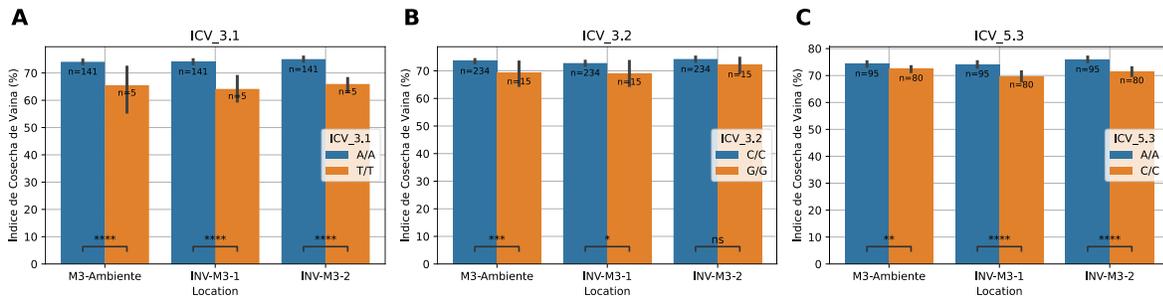


Figura 3-23: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable índice de cosecha de vainas (ICV) en las tres localidades para las clases genotípicas de las asociaciones: **A:** ICV_3.1, **B:** ICV_3.2, **C:** ICV_5.3.

La asociación ICV_3.2 se ubicó en el cromosoma tres y en la posición 17'046.581pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 y los parentales de frijol común presentaron el alelo de referencia. Se observaron diferencias significativas entre clases genotípicas en los ambientes M3-Ambiente e INV-M3-1 (**Figura 3-23B**). Esta variante se ubicó en el gen Phvul.003G088600 (O-GLYCOSYL HYDROLASES FAMILY 17 PROTEIN). El bloque haplotípico estimado en torno a esta variante tiene una extensión de 475 kb (16'739,703 – 17'214,665 pb) donde se encuentran reportados 20 genes (**Figura 3-24B y Anexo 1**).

Respecto a ICV_5.3 esta asociación se ubicó en el cromosoma cinco y en la posición 40'465.408 pb. Los parentales ICTA LIGERO, SMC 214 y SMR 155 presentaron el alelo de referencia mientras que SEF 10 y VAP 1 presentaron el alelo alternativo. Los parentales tepari y SEN 118 no pudieron ser genotipados para este marcador. A pesar que esta asociación se encontró en INV-M3-1 se observan diferencias significativas entre los promedios fenotípicos de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-23C**). La asociación se ubicó en el gen Phvul.005G179400 (NADH dehydrogenase (ubiquinone) flavoprotein 2). El bloque haplotípico que incluye esta variante tiene una extensión de 63.6 kb (40'422,828 – 40'486,429 pb) y en esta región se encuentran reportados 12 genes (**Figura 3-24C y Anexo 10**).

En total se encontraron 34 genes en los cromosomas tres (22 genes) y cinco (12 genes). No se encontró ningún término por debajo del umbral de significancia resultado del análisis de enriquecimiento, sin embargo, se encontró un gen que codifica para una proteína de choque de calor (Phvul.005G178800). Adicionalmente se encontró el gen Phvul.003G086200 que presenta un dominio del tipo Myb/SANT-like DNA-binding domain que pertenece a factores de transcripción relacionados con la tolerancia al calor (Ambawat et al., 2013) (**Anexo 14**).

Se encontraron reportes en el cromosoma tres posición 2.16 Mb para un QTL de índice de cosecha relacionándose el gen Phvul.003G023000 (MacQueen et al., 2019). Esta asociación se ubicó a 40 kb de ICV_3.1, por otro lado, en el cromosoma cinco y en la posición ~39 Mb se reportaron QTLs para alto y perímetro de vaina (García-Fernández et al., 2021), encontrándose que esta región está a ~500 kb de ICV_5.3.

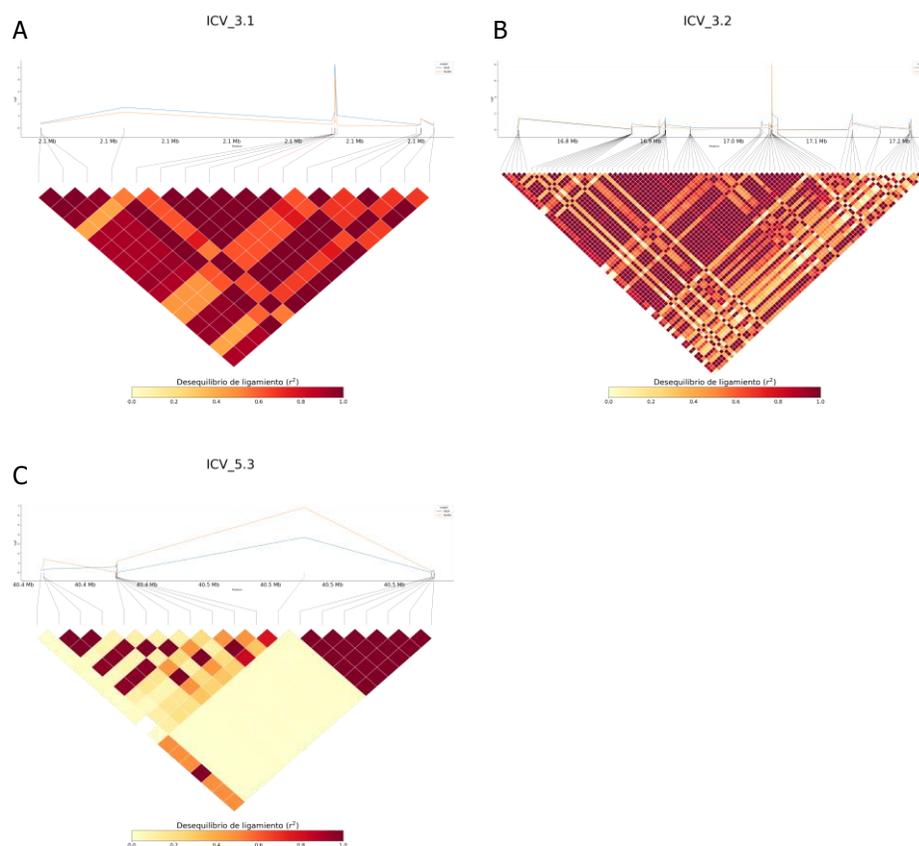


Figura 3-24: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones: **A:** ICV_3.1, **B:** ICV_3.2, **C:** ICV_5.3. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.

3.3.4 Número de Vainas Vanas por Parcela

Para la variable NVV se detectaron siete asociaciones por encima del umbral de significancia con la información fenotípica de INV-M3-2. NVV_5.4 y NVV_10.5 fueron detectadas con los modelos MLM y BLINK. La asociación NVV_3.2 explicó el 5.5% de la varianza fenotípica total y el efecto alélico negativo (favorable) se asoció con el alelo proveniente de los parentales tepari reduciendo la producción de vainas vanas en 0.64 vainas vanas/planta. Para el resto de asociaciones explicaron individualmente entre el 7.4 y 9% de la varianza fenotípica y se estimó un efecto alélico que varió entre 1.22 y 1.46 vainas vanas/planta relacionándose el efecto favorable con el alelo de referencia (**Tabla 3-6**).

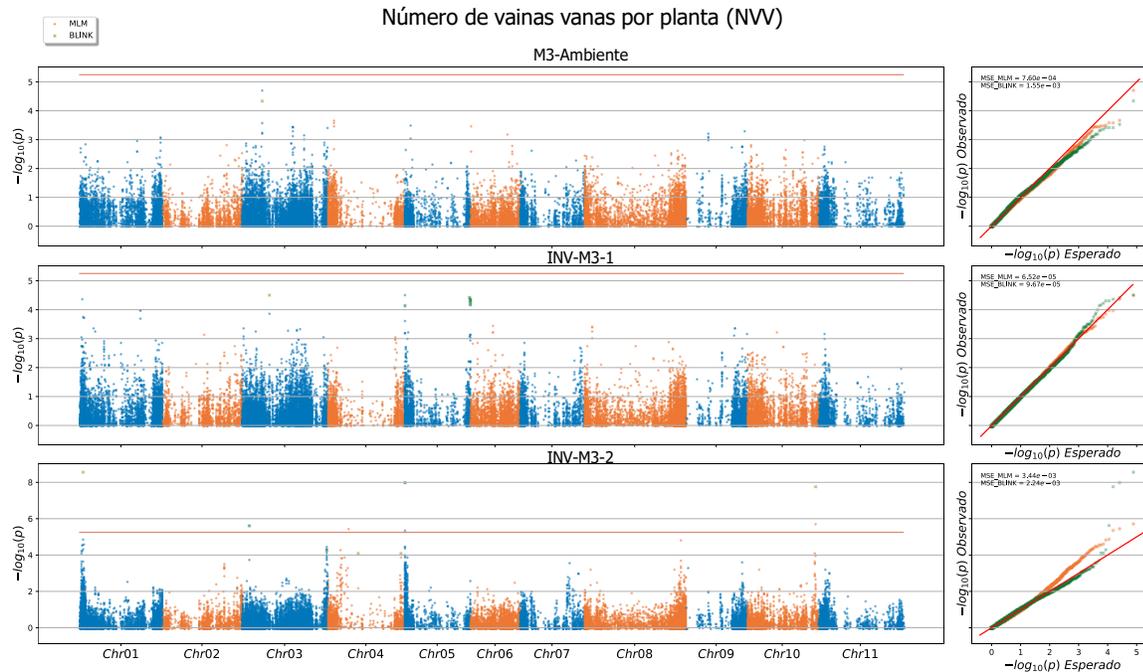


Figura 3-25: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable número de vainas vanas (NVV) para las tres localidades evaluadas. **Izq.** Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(p\text{-valor}) = 4$. **Der.** QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.

La asociación NVV_3.2 se ubicó en el cromosoma tres y en la posición 4'577.387 pb. Únicamente se pudo genotipar el parental G40056 con el alelo alternativo en estado homocigoto y los parentales ICTA LIGERO y SEN 118 que presentaron el alelo de referencia en estado homocigoto. Se encontraron diferencias significativas entre las clases genotípicas de este marcador en los tres ambientes (**Figura 3-26B**). Esta asociación se ubicó en el gen Phvul.003G040900 (Ribosome maturation factor RimP) y en un bloque haplotípico de 322.7 kb (4'558,673 – 4'881,417 pb) donde se encontraron reportados 19 genes (**Figura 3-27 y Anexo 10**).

Respecto a la asociación NVV_1.1 esta fue encontrada en el cromosoma uno y en la posición 1'783.257 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 y los parentales de frijól común presentaron el alelo de referencia. Esta asociación explicó el 7.4% de la varianza fenotípica total y se estimó un efecto alélico de 1.26 vainas vanas/planta. Se observaron diferencias significativas entre las medias por clase genotípica en los ambientes INV-M3-1 e INV-M3-2 (**Figura 3-26A**). Esta variante se ubicó en el gen Phvul.001G021800 (Spore Coat Polysaccharide Biosynthesis Protein SpsA). Esta asociación se encuentra al interior de un bloque haplotípico con una extensión de 497.6 kb (1'548,678 – 2'046,267 pb), en esta región se encuentran 50 genes reportados (**Figura 3-28A y Anexo 10**).

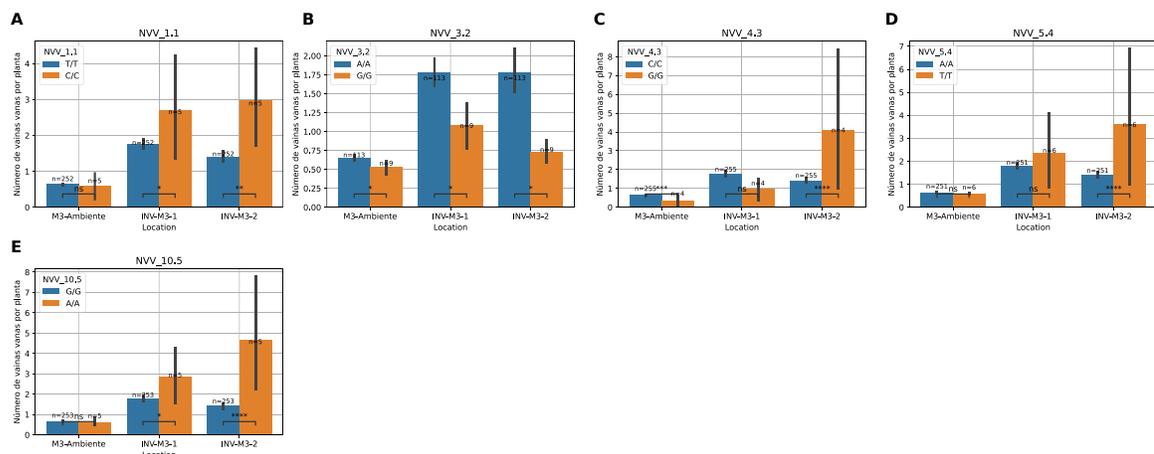


Figura 3-26: Diagrama de barras mostrando los promedios por clase genotípica para la variable número de vainas vanas (NVV) en las tres localidades para las clases genotípicas de las asociaciones: **A:** NVV_1,1, **B:** NVV_3,2, **C:** NVV_4,3, **D:** NVV_5,4 y **E:** NVV_10,5.

La asociación NVV_4,3 se ubicó en el cromosoma cuatro y en la posición 12'935.259 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 y los parentales de frijón común presentaron el alelo de referencia. Esta asociación explicó el 8.5% de la varianza fenotípica total y el efecto alélico estimado fue de 1.46 vainas vanas/planta. Se observaron diferencias significativas en los ambientes M3-Ambiente e INV-M3-2 (**Figura 3-26C**). Esta variante se ubicó en el gen Phvul.004G075000 (Uncharacterized membrane protein) y en un bloque haplotípico con una extensión de 443.8 kb (12'671,943 – 13'115,775 pb) encontrándose reportados 16 genes (**Figura 3-28B y Anexo 10**).

La asociación NVV_5,4 se ubicó en el cromosoma cinco y en la posición 141.588 pb. Los parentales tepari no pudieron ser genotipados mientras que VAP 1 y los parentales de frijón común fueron monomórficos. El porcentaje de la varianza fenotípica explicada por la asociación fue de 8.3% y el efecto alélico fue de 1.22 vainas vanas/planta. Se observaron diferencias significativas entre los promedios de las clases genotípicas en el ambiente INV-M3-2 (**Figura 3-26D**). Esta variante se ubicó en el gen Phvul.005G001700 (AROAPRMEASE). El bloque haplotípico donde se encontró la asociación tiene una extensión de 13.4 kb (128,175 -141,588 pb) donde se encuentran reportados cuatro genes (**Figura 3-28 C y Anexo 10**).

NVV_3.2

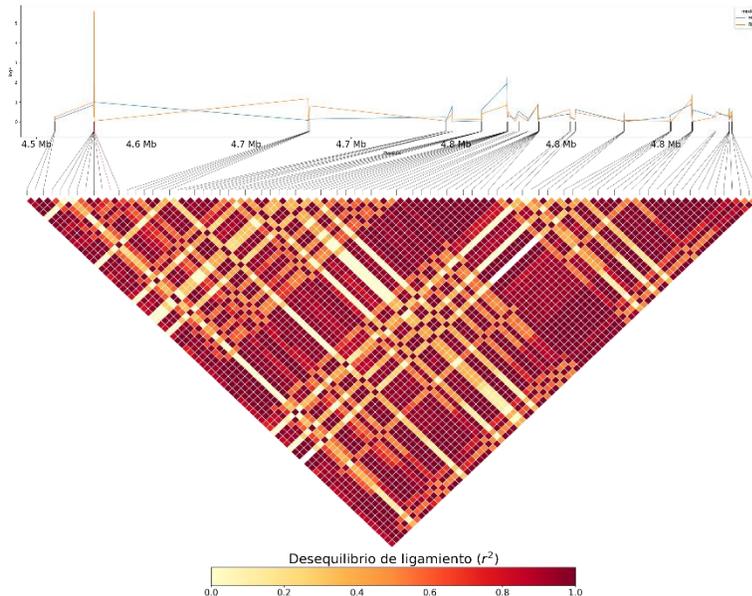


Figura 3-27: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para la asociación NVV_3.2. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.

La asociación NVV_10.5 se ubicó en el cromosoma diez y en la posición 42'429.609 pb. VAP 1 fue el único parental que presentó el alelo alternativo encontrándose en estado heterocigoto. El porcentaje de varianza fenotípica explicada por la variante fue de 9% y el efecto alélico fue de 1.22 vainas vanas/planta. Se observaron diferencias significativas entre las medias de las clases genotípicas para los ambientes INV-M3-1 e INV-M3-2 (**Figura 3-26E**). Esta variante se ubicó en el gen Phvul.010G142000 (Glutamic dehydrogenase). El bloque haplotípico ubicado en esta región tiene un tamaño de 378.3 kb (42'136,994 - 42'515,262 pb) donde se encuentran reportados 42 genes (**Figura 3-28 D y Anexo 10**).

Se encontraron en total 131 genes relacionados ubicados en los cromosomas uno (50 genes), tres (19 genes), cuatro (16 genes), cinco (4 genes) y diez (42 genes). Del análisis de enriquecimiento de términos GO se encontró únicamente el término GO:0016042 (Lipid catabolic process) por debajo del umbral de significancia (FDR < 0.05). Este término está relacionando cinco genes en los cromosomas uno y diez. También se encontraron en la lista de genes síes que están relacionados con el término GO:0003006 (Developmental process involved in reproduction) dentro de los cuales se encuentran genes importantes en la floración como FLOWERING LOCUS T (FT) (Phvul.004G074700) y protein EARLY FLOWERING 3 (Phvul.010G142900) (**Anexo 15**).

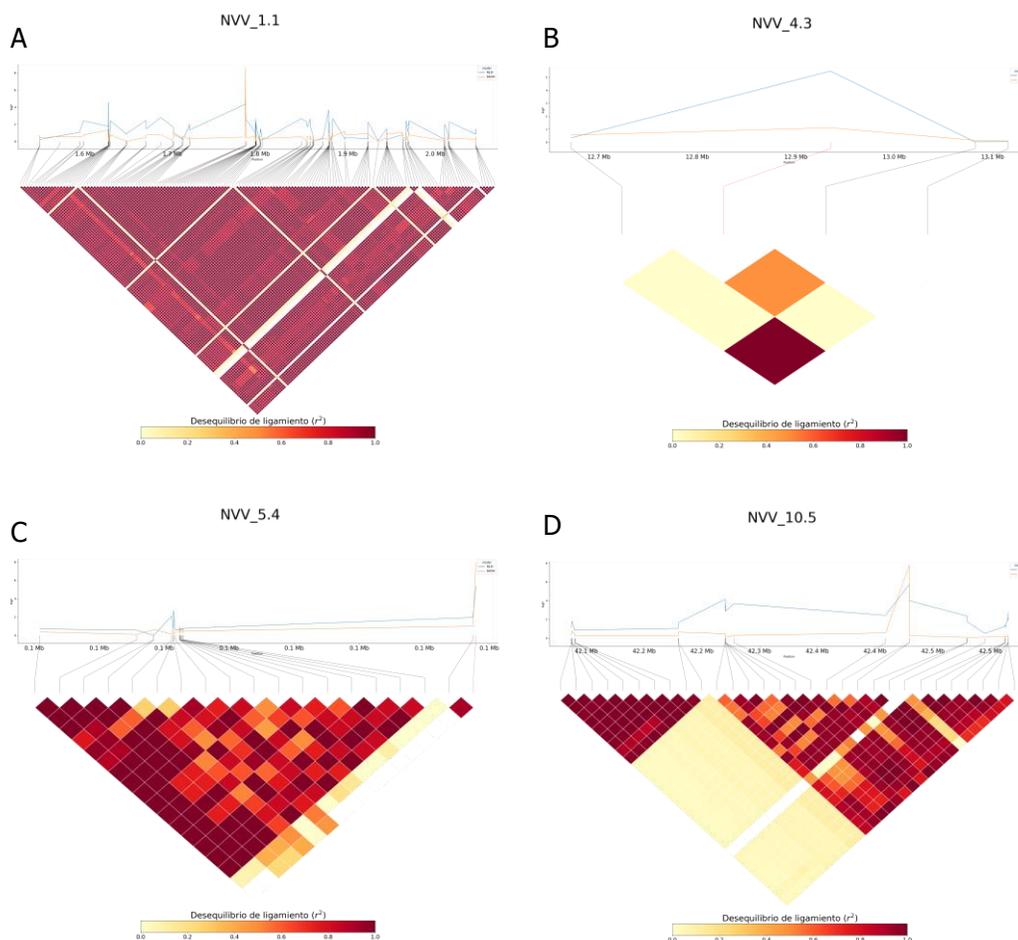


Figura 3-28: Manhattan plot y patrón de disequilibrio de ligamiento en los bloques haplotípicos estimados para las asociaciones: **A:** NVV_1.1, **B:** NVV_4.3, **C:** NVV_5.4 y **D:** NVV_10.5. Línea azul y naranja representan los p-valor transformados de los modelos MLM y BLINK respectivamente. La línea conectora roja indica la posición de la asociación significativa.

Se encontraron reportes previos cercanos a las asociaciones NVV_1.1, NVV_3.2, NVV_5.4 y NVV_10.5. Según (Delfini et al., 2021) en el cromosoma uno y la posición 1.2 Mb se encontró un QTL asociado con la variable altura de la primera vaina encontrándose a 500 kb de NVV_1.1. Respecto a NVV_3.2 se encontraron reportes de peso de semillas en las posiciones 4.6 y 4.4 Mb del cromosoma tres (Delfini et al., 2021; MacQueen et al., 2019), NVV_3.2 se encontró en 4.5 Mb. Para NVV_5.4 se encontró en el cromosoma cinco la posición 0.44 Mb un QTL relacionado con el número total de las vainas ubicándose a ~300 kb de la asociación encontrada. Para NVV_10.5 se encontraron múltiples QTL cercanos relacionados con altura de planta (43.6 Mb y 44 Mb), número de nódulos fijadores de N (44 Mb) y el más cercano relacionado con la variable días a floración (42.5 Mb), este último QTL reporta como gen causal EARLY FLOWERING 3 (Phvul.010G142900) reportado en este estudio (Delfini et al., 2021).

3.3.5 Rendimiento por Planta

Para la variable RdPI se encontraron cinco asociaciones significativas, dos en INV-M3-1 y tres en INV-M3-2. La varianza fenotípica explicada por las asociaciones varió entre 17 - 19%. La asociación RdPI_8.4 se detectó en ambos invernaderos de calor. Para las cuatro asociaciones únicas el efecto alélico favorable se relacionó con el alelo alternativo proveniente de los parentales tepari (**Error! Reference source not found.**).

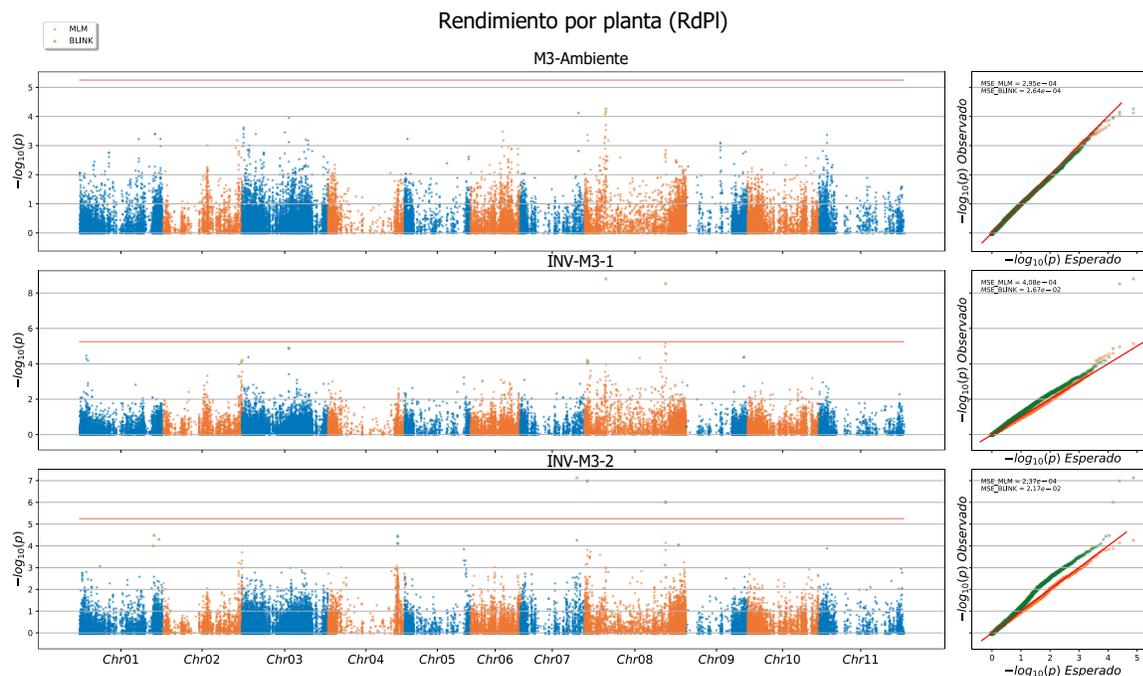


Figura 3-29: Análisis de asociación genética usando el modelo MLM y BLINK para la variable rendimiento por planta (RdPI) para las tres localidades evaluadas. **Izq.** Manhattan plot. Línea roja umbral SimpleM para un $\alpha=0.05$ y línea punteada en $-\log(p\text{-valor}) = 4$. **Der.** QQ plot, se calculó el MSE (mean square error) como una medida de ajuste de los modelos.

La asociación RdPI_7.1 se ubicó en el cromosoma siete y en la posición 34'822.098 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 y los parentales de frijol común presentaron el de referencia. Esta asociación explicó el 19% de la varianza fenotípica total y se estimó un efecto alélico de 1.8 g/planta. Se observaron diferencias significativas entre las clases genotípicas en los ambientes INV-M3-1 e INV-M3-2 (**Figura 3-30A**). Esta asociación se ubicó en el gen Phvul.007G224600 (Myb/SANT-like DNA-binding domain). Esa variante se ubicó en un bloque haplotípico de 479.5 kb (34'543,758 – 35'023,256 pb) donde se ubican 47 genes (**Figura 3-31 A y Anexo 10**).

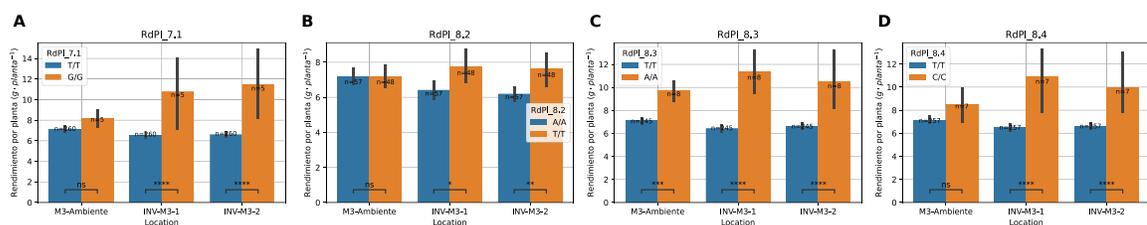


Figura 3-30: Diagrama de cajas mostrando las distribuciones fenotípicas de la variable rendimiento por planta (RdPI) en las tres localidades evaluadas para las clases genotípicas de las variantes asociadas significativamente. **A.** Asociación RdPI 8.1. **B.** Asociación RdPI 8.2. **C.** Asociación RdPI 8.3.

Respecto a la asociación RdPI_8.2 esta se encontró en el cromosoma ocho y en la posición 1'435,152 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 y los parentales de frijón común el alelo de referencia, cabe anotar que los parentales VAP 1 y SEN 118 no pudieron ser genotipados para esta posición. Respecto a la varianza fenotípica explicada esta asociación explicó el 18.3% y se estimó un efecto alélico de 0.9 g/planta. Se observaron diferencias entre los promedios de las clases genotípicas para los ambientes INV-M3-1 e INV-M3-2 (**Figura 3-30B**). Esta asociación se ubicó en el gen Phvul.008G017600 (fanconi-associated nuclease 1). El bloque haplotípico que contiene esta asociación tiene una extensión de 206.7 kb (1'324,904 – 1'531,590 pb) donde se encuentran reportados 24 genes (**Figura 3-31B y Anexo 10**).

La asociación RdPI_8.3 se encuentra ubicada en el cromosoma tres y en la posición 13'361.224 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 y los parentales de frijón común el alelo de referencia. El porcentaje de varianza fenotípica explicada fue de 17.5% y el efecto alélico fue de 1.64 g/planta. Se observaron diferencias significativas entre los promedios de las clases genotípicas en los tres ambientes (**Figura 3-30C**). Esta asociación se ubicó en el gen Phvul.008G114200 (PROTEIN NRT1/ PTR FAMILY 5.5-RELATED). El bloque haplotípico que contiene esta asociación tiene una extensión de 415.2 kb (12'946,213 – 13'361,381 pb) y contiene 19 genes reportados (**Figura 3-31C y Anexo 10**).

Respecto a la asociación RdPI_8.4 esta se encontró en el cromosoma ocho y en la posición 50'339.512 pb. Los parentales tepari presentaron en estado homocigoto el alelo alternativo mientras que VAP 1 y los parentales de frijón común presentaron el alelo de referencia. El porcentaje de la varianza explicado por esta asociación fue del 19.4% y 18.8% y el efecto alélico fue de 2.24 y 1.56 g/planta para los ambientes INV-M3-1 e INV-M3-2 respectivamente (**Figura 3-30D**). Esta asociación se ubicó en el gen Phvul.008G177800 (E3 ubiquitin-protein ligase ATL6/9/15/31/42/55). El bloque haplotípico que contiene esta asociación tiene una extensión de 400.2 kb (50'339,362 – 50'739,536 pb) donde se encuentran reportados 17 genes (**Figura 3-31 D y Anexo 10**).

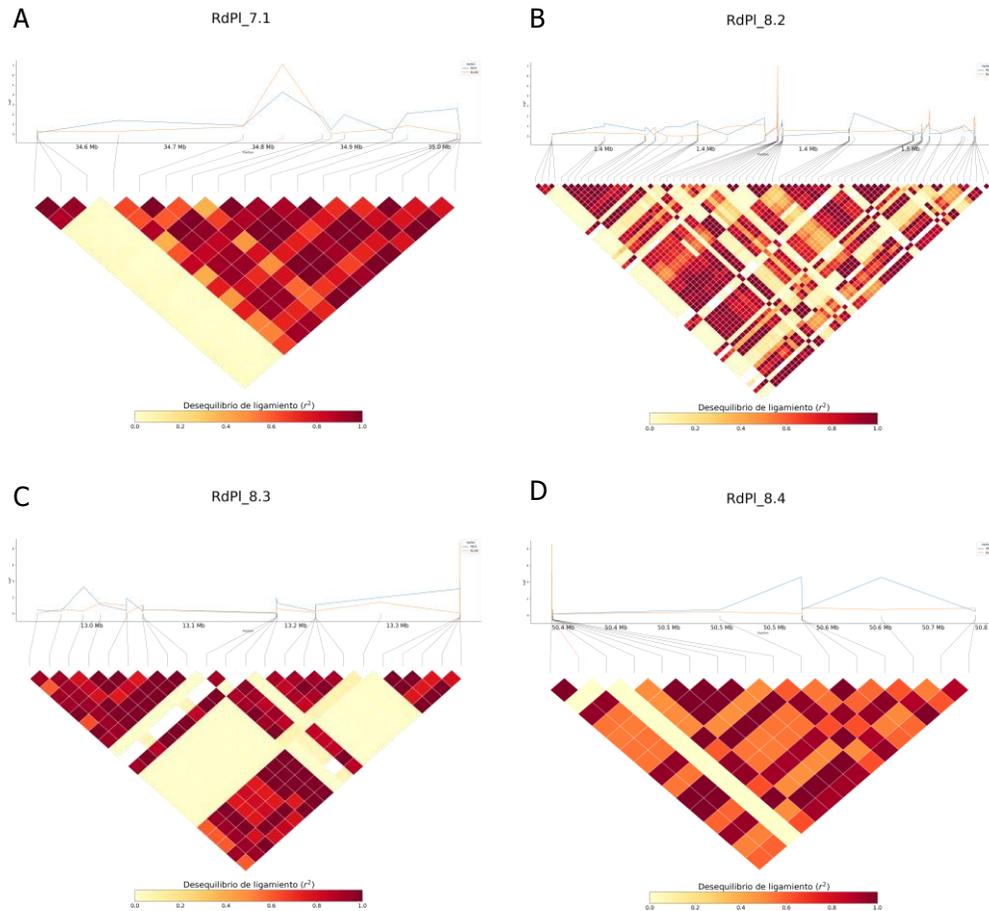


Figura 3-31: Manhattan plot y patrón de desequilibrio de ligamiento para las asociaciones RdPI 8.1, RdPI 8.2 y RdPI 8.3; Las líneas conectoras rojas indican la posición de la asociación y el polígono rojo la región en desequilibrio de ligamiento ($r^2 > 0.6$).

En total se encontraron 107 genes en los cromosomas siete (47 genes) y ocho (60 genes). Del análisis de enriquecimiento de términos GO se encontró por debajo del umbral de significancia (P-valor < 0.05) los términos GO:0035434, GO:0005375, GO:0006825 y GO:1901135. Los primeros tres términos están relacionados con los genes Phvul.008G112800 y Phvul.008G113200 que están involucrados con el transporte de cobre. Por otro lado el término GO:1901135 (Carbohydrate derivative metabolic process) se encontró relacionado con ocho genes entre ellos Phvul.008G016900 (GLUCOSE-6-PHOSPHATE 1-DEHYDROGENASE 2) esta enzima es también llamada G6PDH y se ha encontrado que en altas temperaturas este compuesto puede aportar agentes reductores en las anteras para tolerar el estrés oxidativo en frijón común (Santiago et al., 2021). En la lista de genes se encontró una proteína de choque de calor Hsp40 (Phvul.008G178400), dos factores de transcripción de etileno (Phvul.007G222500 y Phvul.007G222600) y el gen Phvul.008G179000 que tiene relación con el gen TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE 1 (TIR1) que se ha reportado permite la percepción de auxinas por parte de la célula e incluso

se ha encontrado que este transportador trabaja en sinergia con proteínas de choque de calor para sensar el estrés por altas temperaturas en *A. thaliana*.

Respecto a la relación con estudios previos únicamente se encontró en el cromosoma siete QTLs relacionados con longitud de vaina (33.8 Mb) y rendimiento (34.4 Mb) (Delfini et al., 2021). También se reportaron QTLs para altura de planta, habito de crecimiento indeterminado y biomasa total en la región entre 34.12 y 35.74 Mb (MacQueen et al., 2019). Si se relaciona con YdPI_7.1 esta se ubicó en la posición 34.8 Mb. En el cromosoma ocho se reportaron QTLs para longitud de vaina (1.15 Mb) (Delfini et al., 2021), peso de semilla (1.1 Mb) (MacQueen et al., 2019), puntaje de pudriciones de raíz (1.34 Mb) y número de semillas por vaina (1.7 Mb) (García-Fernández et al., 2021). Si se relaciona con YdPI_8.2 la cual se ubicó en la posición 1.43 Mb.

4. Conclusiones y Recomendaciones

4.1 Conclusiones

- Se logró construir una población de mapeo genético interespecífica entre *P. vulgaris* L. y *P. acutifolius* A. Gray mediante el uso del material puente VAP 1. Se observaron familias que exhibieron características cualitativas como como forma de hoja lanceolada, habito de crecimiento indeterminado y coloración de la semilla jaspeada que indican ser un indicador de la introgresión y expresión exitosa de genes provenientes de *P. acutifolius* A. Gray en la población interespecífica.
- El método de fenotipificación en condiciones de altas temperaturas redujo el rendimiento promedio de la población en un 15%. A pesar de que el rendimiento no difirió significativamente entre los dos ambientes de calor el ambiente INV-M3-2 presentó en promedio un menor número de vainas, semillas y peso seco de tallo indicando una mayor presión ambiental que en el ambiente INV-M3-1 debido probablemente a que durante la floración y el llenado de vainas este ambiente presentó mayores temperaturas nocturnas.
- Se encontraron familias interespecíficas promisorias que superaron en rendimiento y número de vainas a las parentales élites de *P. vulgaris* L. siendo líneas promisorias que deben evaluarse en múltiples ambientes con altas temperaturas para validar su tolerancia al estrés por calor.

- Se logró una representación de toda la extensión del genoma de referencia de fríjol común v2.1 (Schmutz et al., 2014) mediante la genotipificación por GBS usando el protocolo propuesto por (Elshire et al., 2011). La mayoría de las variantes se concentraron en los telómeros observándose una menor densidad en los centrómeros de los cromosomas.
- Se encontró una amplia diferencia genética entre los parentales *P. acutifolius* A. Gray y la población interespecífica, sin embargo, se presentaron familias que estuvieron más cercanas a estos parentales silvestres indicando una mayor proporción de genes provenientes de esta especie hermana que pueden ser útiles para futuros estudios genéticos.
- Pese a que los ambientes INV-M3-1 e INV-M3-2 presentaron entre las variables evaluadas altas correlaciones las señales de los GWAS difirieron encontrándose marcadores asociados significativamente de forma exclusiva en cada ambiente. Este resultado es un indicativo de la alta interacción genotipo por ambiente que existe en ambientes con este tipo de estrés.
- Se encontraron marcadores asociados significativamente con las variables rendimiento por planta y número de vainas en ambos ambientes con estrés por calor. Los alelos menos frecuentes en todos los casos se asociaron con el efecto positivo y se encontraron en estado homocigoto en los parentales silvestres de *P. acutifolius* indicando que las familias que también presentaron esta clase genotípica presentan una introgresión que se asoció significativamente con la tolerancia al calor.
- Con el análisis funcional de las asociaciones significativas relacionadas con la tolerancia al calor se encontraron genes relacionados con la respuesta canónica de las plantas al estrés por calor como lo son las proteínas de choque de calor y enzimas relacionadas con la reducción de radicales libres de oxígeno. También se encontraron múltiples genes relacionados con cascadas de señales que pueden estar interviniendo en la expresión de estos genes.
- Se encontraron para las regiones detectadas en este estudio QTLs mayores reportados previamente asociadas con variables diferentes a las que se reportan en este estudio indicando posiblemente la presencia de efectos pleiotrópicos.

4.2 Recomendaciones

- El método de secuenciación de GBS a pesar de lograr una representación de toda la extensión del genoma presentó un alto porcentaje de datos faltantes lo cual es normal en esta metodología de secuenciación debido al sitio de corte específico de la enzima de restricción APK-1 que puede perderse debido a diferencias genéticas por lo cual se recomienda realizar una genotipificación del genoma completo en los parentales

e imputar la población usando estos genomas como un panel de referencia para reducir costos y aumentar el número de marcadores disponibles.

- Se recomienda evaluar los genotipos promisorios para la tolerancia al calor en ambientes naturales que presenten condiciones climáticas por encima del rango de temperaturas óptimas para el frijol común para validar su tolerancia e implementarse en futuros esquemas de mejoramiento.
- Se recomienda seleccionar las familias que hayan presentado en la mayoría o en todas las asociaciones la clase genotípica en estado homocigoto del alelo con efecto positivo y realizar cruzamientos con un mismo parental de frijol común para validar el efecto de las introgresiones.

5. Referencias Bibliográficas

- Alqudah, A. M., Sallam, A., Stephen Baenziger, P., & Börner, A. (2020). GWAS: Fast-forwarding gene identification and characterization in temperate Cereals: lessons from Barley – A review. In *Journal of Advanced Research* (Vol. 22, pp. 119–135). Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2019.10.013>
- Ambawat, S., Sharma, P., Yadav, N. R., & Yadav, R. C. (2013). MYB transcription factor genes as regulators for plant responses: an overview. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 19(3), 307. <https://doi.org/10.1007/S12298-013-0179-1>
- Andrade-Aguilar, J. A., & Jackson, M. T. (1988). Attempts at Interspecific Hybridization Between *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray-Using Embryo Rescue. *Plant Breeding*, 101(3), 173–180. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1988.tb00285.x>
- Baird, L. M., & Caruso, K. J. (1994). Development of root nodules in *Phaseolus vulgaris* inoculated with rhizobium and mycorrhizal fungi. *International Journal of Plant Sciences*, 55(6), 633–639. <https://doi.org/10.1086/297203>
- Barrera, S., Escobar, R., & Beebe, S. E. (2018). ADVANCED INTERSPECIFIC HYBRIDS OF COMMON BEAN & TEPARY BEAN WITHOUT EMBRYO RESCUE. *BEAN IMPROVEMENT COOPERATIVE*, 43–44. https://www.researchgate.net/profile/Ana-Kawashima/publication/333965285_PREDADOR_AND_PARASITOID_ARTROPOD_S_OCCURRENCE_IN_COMMON_BEAN_Phaseolus_vulgaris_L_CULTIVATED_IN_THE_STATE_OF_PARANA_BRAZIL/links/5d0eed89299bf1547c77309c/PREDADOR-AND-PARASITOID-ARTR
- Barrett, J. C., Fry, B., Maller, J., & Daly, M. J. (2005). Haploview: analysis and visualization of LD and haplotype maps. *Bioinformatics*, 21(2), 263–265. <https://doi.org/10.1093/BIOINFORMATICS/BTH457>
- Beebe, Stephen, Rao, I., Blair, M., & Acosta, J. (2013). Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology*, 0, 35. <https://doi.org/10.3389/FPHYS.2013.00035>
- Beebe, Steven. (2012). Common Bean Breeding in the Tropics. *Plant Breeding Reviews*, 36, 357–426. <https://doi.org/10.1002/9781118358566.ch5>
- Beebe, Steven, & Villegas, J. (2013). *Potential benefits from heat-tolerant common beans under climate change*.
- Bitocchi, E., Rau, D., Bellucci, E., Rodriguez, M., Murgia, M. L., Gioia, T., Santo, D.,

- Nanni, L., Attene, G., & Papa, R. (2017). Beans (*Phaseolus* spp.) as a Model for Understanding Crop Evolution. *Frontiers in Plant Science*, 8(May), 1–21. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00722>
- Bolger, A. M., Lohse, M., & Usadel, B. (2014). Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data. *Bioinformatics*, 30(15), 2114–2120. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu170>
- Cajiao, C., Kornegay, J., & Ramirez, H. F. (1998). Cruzamiento dentro y entre acervos genéticos y hábitos de crecimiento para incrementar la tolerancia al calor en frijoles andinos volubles. In *Taller de mejoramiento de frijol para el siglo XXI. Bases para una estrategia para America Latina*.
- Chacón S, M. I., Pickersgill, B., & Debouck, D. G. (2005). Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. *Theoretical and Applied Genetics*, 110(3), 432–444. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1842-2>
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought - From genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, 30(3), 239–264. <https://doi.org/10.1071/FP02076>
- Coyne, D. P., Schuster, M. L., & Al-Yasiri, S. (1963). Reaction studies of bean species and varieties to common blight and bacterial wilt. *Plant Disease Reporter*, 47(6), 534–537.
- Debouck, D. G. (1979). *Algunos aspectos morfológicos y agronómicos de otras especies de Phaseolus. Posibilidades para hibridación interespecífica*. <https://hdl.handle.net/10568/71390>
- Debouck, D., & Hida, R. (1998). *Introducción MORFOLOGIA DE LA PLANTA DE FRIJOL COMUN*. <https://cgspace.cgiar.org/bitstream/handle/10568/81884/morfologia-7eba331e.pdf?sequence=1>
- Delfini, J., Moda-Cirino, V., dos Santos Neto, J., Zeffa, D. M., Nogueira, A. F., Ribeiro, L. A. B., Ruas, P. M., Gepts, P., & Gonçalves, L. S. A. (2021). Genome-Wide Association Study Identifies Genomic Regions for Important Morpho-Agronomic Traits in Mesoamerican Common Bean. *Frontiers in Plant Science*, 12, 2249. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2021.748829/BIBTEX>
- Doyle, J. J., & Doyle, J. L. (1987). *A Rapid DNA Isolation Procedure for Small Quantities of Fresh Leaf Tissue*. 11–15.
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011a). A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS ONE*, 6(5), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Elshire, R. J., Glaubitz, J. C., Sun, Q., Poland, J. A., Kawamoto, K., Buckler, E. S., & Mitchell, S. E. (2011b). A Robust, Simple Genotyping-by-Sequencing (GBS) Approach for High Diversity Species. *PLoS ONE*, 6(5), e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>

- Farooq, M., Nadeem, F., Gogoi, N., Ullah, A., Alghamdi, S. S., Nayyar, H., & Siddique, K. H. M. (2017). Heat stress in grain legumes during reproductive and grain-filling phases. *Crop and Pasture Science*, 68(10–11), 985–1005. <https://doi.org/10.1071/CP17012>
- Faure, B., Benitez, R., & Carballo, R. M. (1996). Mejoramiento del Fríjol común para la tolerancia a altas temperaturas. In *Taller de mejoramiento de frijol para el siglo XXI. Bases para una estrategia para America Latina* (pp. 79–86). CIAT.
- Feller, V. C., Bleiholder, H., Buhr, L., Hack, H., Heß, M., Klose, R., Meier, U., Stauß, R., van den Boom, T., & Webe, E. (1995). *II. Fruchtgemüse und Hülsefrüchte*. 47(9).
- Fernandez, F., Gepts, P., & López, M. (1986). *Etapas de desarrollo de la planta de frijol común (Phaseolus vulgaris L.)*. CIAT.
- Freytag, G. F., & Debouck, D. G. (2002). *Taxonomy, distribution, and ecology of the genus Phaseolus (Leguminosae-Papilionoideae) in North America, Mexico and Central America*. BRIT.
- Gao, X., Becker, L. C., Becker, D. M., Starmer, J. D., & Province, M. A. (2010). Avoiding the high Bonferroni penalty in genome-wide association studies. *Genetic Epidemiology*, 34(1), 100. <https://doi.org/10.1002/GEPI.20430>
- Gao, X., Starmer, J., & Martin, E. R. (2008). A multiple testing correction method for genetic association studies using correlated single nucleotide polymorphisms. *Genetic Epidemiology*, 32(4), 361–369. <https://doi.org/10.1002/gepi.20310>
- García-Fernández, C., Campa, A., Garzón, A. S., Miklas, P., & Ferreira, J. J. (2021). GWAS of pod morphological and color characters in common bean. *BMC Plant Biology*, 21(1), 184. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02967-x>
- Garvin, D. F., Federici, C. T., Stockinger, E. J., & Waines, J. G. (1997). Genetic marker transmission in early generation common x tepary bean hybrids. *Journal of Heredity*, 88(6), 537–540. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a023153>
- Gaut, B. S. (2014). The complex domestication history of the common bean. In *Nature Genetics* (Vol. 46, Issue 7, pp. 663–664). Nature Publishing Group. <https://doi.org/10.1038/ng.3017>
- Ge, S. X., Jung, D., Jung, D., & Yao, R. (2020). ShinyGO: a graphical gene-set enrichment tool for animals and plants. *Bioinformatics*, 36(8), 2628. <https://doi.org/10.1093/BIOINFORMATICS/BTZ931>
- Gepts, P. (1981). *Introducción a las hibridaciones interespecíficas con el frijol común*. CIAT.
- Gepts, P. (1988). *Genetic Resources of Phaseolus Beans* (P. Gepts (ed.); Vol. 6, Issue x). Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-2786-5>
- Gil, A. M. (2011). *La selección asistida por marcadores (MAS, "Markerassisted selection") en el mejoramiento genético del tomate (Solanum lycopersicum L.)*. <http://www.sgn.cornell.edu/about/solanum>
- Gross, Y., & Kigel, J. (1991). The Effect of Temperature on the Production and Abscission

- of Flowers and Pods in Snap Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Annals of Botany*, 67(5), 391–399. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a088173>
- Gross, Y., & Kigel, J. (1994). Differential sensitivity to high temperature of stages in the reproductive development of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Field Crops Research*, 36(3), 201–212. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)90112-0](https://doi.org/10.1016/0378-4290(94)90112-0)
- Huang, M., Liu, X., Zhou, Y., Summers, R. M., & Zhang, Z. (2018). BLINK: A package for the next level of genome-wide association studies with both individuals and markers in the millions. *GigaScience*, 8(2), 1–12. <https://doi.org/10.1093/gigascience/giy154>
- Janni, M., Gulli, M., Maestri, E., Marmioli, M., Valliyodan, B., Nguyen, H. T., Marmioli, N., & Foyer, C. (2020). Molecular and genetic bases of heat stress responses in crop plants and breeding for increased resilience and productivity. *Journal of Experimental Botany*, 71(13), 3780–3802. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa034>
- Jones, A. L. (1999). PHASEOLUS BEAN: Post-harvest Operations. In *Lexicon of Pulse Crops*. <https://doi.org/10.1201/b22282-13>
- Kaler, A. S., Gillman, J. D., Beissinger, T., & Purcell, L. C. (2020). Comparing Different Statistical Models and Multiple Testing Corrections for Association Mapping in Soybean and Maize. *Frontiers in Plant Science*, 10(February), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01794>
- Langmead, B., & Salzberg, S. L. (2012). Fast gapped-read alignment with Bowtie 2. *Nature Methods*, 9(4), 357–359. <https://doi.org/10.1038/nmeth.1923>
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), 1–18. <https://doi.org/10.18637/JSS.V025.I01>
- Lipka, A. E., Tian, F., Wang, Q., Peiffer, J., Li, M., Bradbury, P. J., Gore, M. A., Buckler, E. S., & Zhang, Z. (2012). GAPIT: Genome association and prediction integrated tool. *Bioinformatics*, 28(18), 2397–2399. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts444>
- Lobaton, J. D., Miller, T., Gil, J., Ariza, D., de la Hoz, J. F., Soler, A., Beebe, S., Duitama, J., Gepts, P., & Raatz, B. (2018). Resequencing of common bean identifies regions of inter-gene pool introgression and provides comprehensive resources for molecular breeding. *Plant Genome*, 11(2), 1–21. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2017.08.0068>
- MacQueen, A. H., White, J. W., Lee, R., Osorno, J. M., Schmutz, J., Miklas, P. N., Myers, J., McClean, P. E., & Juenger, T. E. (2019). Genetic Associations in Four Decades of Multi-Environment Trials Reveal Agronomic Trait Evolution in Common Bean. *BioRxiv*, 215(May), 267–284. <https://doi.org/10.1101/734087>
- Martinez Rojo, J. (2010). *Tolerance to sub-zero temperatures in Phaseolus acutifolius and development of interspecies hybrids with P. vulgaris*. University of Saskatchewan.
- Martins, L., Knuesting, J., Bariyat, L., Dard, A., Freibert, S. A., Marchand, C. H., Young, D., Dung, N. H. T., Voth, W., Debures, A., Saez-Vasquez, J., Lemaire, S. D., Lill, R.,

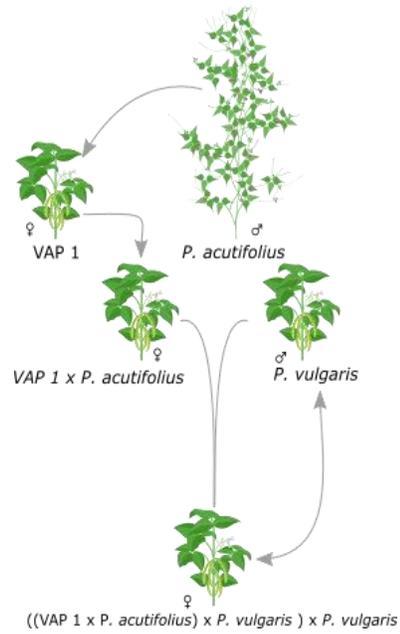
- Messens, J., Scheibe, R., Reichheld, J. P., & Riondet, C. (2020). Redox Modification of the Iron-Sulfur Glutaredoxin GRXS17 Activates Holdase Activity and Protects Plants from Heat Stress. *Plant Physiology*, *184*(2), 676. <https://doi.org/10.1104/PP.20.00906>
- Mejía-Jiménez, A., Muñoz, C., Jacobsen, H. J., Roca, W. M., & Singh, S. P. (1994). Interspecific hybridization between common and tepary beans: increased hybrid embryo growth, fertility, and efficiency of hybridization through recurrent and congruity backcrossing. *Theoretical and Applied Genetics*, *88*(3–4), 324–331. <https://doi.org/10.1007/BF00223640>
- Moehring, J., Williams, E. R., & Piepho, H. P. (2014). Efficiency of augmented p-rep designs in multi-environmental trials. *Theoretical and Applied Genetics*, *127*(5), 1049–1060. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2278-y>
- Moghaddam, S. M., Mamidi, S., Osorno, J. M., Lee, R., Brick, M., Kelly, J., Miklas, P., Urrea, C., Song, Q., Cregan, P., Grimwood, J., Schmutz, J., & McClean, P. E. (2016). Genome-Wide Association Study Identifies Candidate Loci Underlying Agronomic Traits in a Middle American Diversity Panel of Common Bean. *The Plant Genome*, *9*(3), plantgenome2016.02.0012. <https://doi.org/10.3835/PLANTGENOME2016.02.0012>
- Mohammadi, V., Peyghambari, S. A., Bai, G., Alipour, H., Zhang, G., & Bihamta, M. R. (2019). Imputation accuracy of wheat genotyping-by-sequencing (GBS) data using barley and wheat genome references. *Plos One*, *14*(1), e0208614. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0208614>
- Murube, E., Campa, A., Song, Q., McClean, P., & Ferreira, J. J. (2020). Toward validation of QTLs associated with pod and seed size in common bean using two nested recombinant inbred line populations. *Molecular Breeding*, *40*(1), 7. <https://doi.org/10.1007/s11032-019-1085-1>
- Nakano, H., & Kobayashi, M. (1998). Sensitive Stages to Heat Stress in Pod Setting of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In *Jpn. J. Trop. Agr* (Vol. 42, Issue 2).
- Nguyen, L. T., Schmidt, H. A., Von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2015). IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, *32*(1), 268–274. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Oakey, H., Verbyla, A., Pitchford, W., Cullis, B., & Kuchel, H. (2006). Joint modeling of additive and non-additive genetic line effects in single field trials. *Theoretical and Applied Genetics*, *113*(5), 809–819. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0333-z>
- Omae, H., Kumar, A., & Shono, M. (2012). Adaptation to High Temperature and Water Deficit in the Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the Reproductive Period. *Journal of Botany*, *2012*, 1–6. <https://doi.org/10.1155/2012/803413>
- Osmond, C. B., Austin, M. P., Berry, J. A., Billings, W. D., Boyer, J. S., Decey, J. W. H., Nobel, P. S., Smith, S. D., & Winner, W. E. (1987). Stress and the Physiology of Plants Distribution. The survival of plants in any ecosystem depends on their physiological reactions to various stresses of the environment. *BioScience*, *37*(1), 37–48.

- <http://www.jstor.org/stable/1310176>http://www.jstor.org/stable/1310176?seq=1&cid=pdf-reference#references_tab_contents<http://about.jstor.org/terms>
- Parker, J. P., & Michaels, T. E. (1986). Simple Genetic Control of Hybrid Plant Development in Interspecific Crosses between *Phaseolus vulgaris* L. and *P. acutifolius* A. Gray. *Plant Breeding*, 97(4), 315–323. <https://doi.org/10.1111/J.1439-0523.1986.TB01072.X>
- Polania, J., Chaves, N., Lobaton, J., Cajiao, C., Rao, I., Raatz, B., & Beebe, S. (2017). *Heat tolerance in common bean derived from interspecific crosses Leveraging legumes to combat poverty, hunger, malnutrition and environmental degradation*.
- Porch, T., Bernsten, R., Rosas, J. C., & Jahn, M. (2017). *Climate change and the potential economic benefits of heat-tolerant bean varieties for farmers in Atlántida, Honduras*.
- Porch, T. G., & Jahn, M. (2001). Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant, Cell and Environment*, 24(7), 723–731. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00716.x>
- Puechmaille, S. J. (2016). The program structure does not reliably recover the correct population structure when sampling is uneven: Subsampling and new estimators alleviate the problem. *Molecular Ecology Resources*, 16(3), 608–627. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12512>
- Rainey, K. M., & Griffiths, P. D. (2005). Differential response of common bean genotypes to high temperature. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 130(1), 18–23.
- Raj, A., Stephens, M., & Pritchard, J. K. (2014). FastSTRUCTURE: Variational inference of population structure in large SNP data sets. *Genetics*, 197(2), 573–589. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.164350>
- Rao, I., Beebe, S., Polania, J., Ricaurte, J., Cajiao, C., Garcia, R., & Rivera, M. (2013). Can Tepary Bean Be a Model for Improvement of Drought Resistance in Common Bean. *African Crop Science Journal*, 21(4), 265–281. <https://doi.org/10.4314/acsj.v21i4>
- Rawlik, K., Canela-Xandri, O., Woolliams, J., & Tenesa, A. (2020). SNP heritability: What are we estimating? *BioRxiv*, 2020.09.15.276121. <https://doi.org/10.1101/2020.09.15.276121>
- Rochette, N. C., Rivera-Colón, A. G., & Catchen, J. M. (2019). Stacks 2: Analytical methods for paired-end sequencing improve RADseq-based population genomics. *Molecular Ecology*, 28(21), 4737–4754. <https://doi.org/10.1111/mec.15253>
- Román-Aviles, B., & Beaver, J. S. (2003). Inheritance of heat tolerance in common bean of Andean origin 1. In *J. Agric. Univ. P.R* (Vol. 87, Issue 4).
- Santiago, J. P., Soltani, A., Bresson, M. M., Preiser, A. L., Lowry, D. B., & Sharkey, T. D. (2021). Contrasting anther glucose-6-phosphate dehydrogenase activities between two bean varieties suggest an important role in reproductive heat tolerance. *Plant, Cell & Environment*, 44(7), 2185. <https://doi.org/10.1111/PCE.14057>

- Santiago, J. P., Ward, J. M., & Sharkey, T. D. (2020). Phaseolus vulgaris SUT1.1 is a high affinity sucrose-proton co-transporter. *Plant Direct*, 4(8). <https://doi.org/10.1002/PLD3.260>
- Schmutz, J., McClean, P. E., Mamidi, S., Wu, G. A., Cannon, S. B., Grimwood, J., Jenkins, J., Shu, S., Song, Q., Chavarro, C., Torres-Torres, M., Geffroy, V., Moghaddam, S. M., Gao, D., Abernathy, B., Barry, K., Blair, M., Brick, M. A., Chovatia, M., ... Jackson, S. A. (2014). A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. *Nature Genetics*, 46(7), 707–713. <https://doi.org/10.1038/ng.3008>
- Schoonhove, A., & Pastor-Corrales, M. (1987). *Sistema Estándar para la Evaluación de Germoplasma de Frijol*. 56.
- Scott, M. F., Ladejobi, O., Amer, S., Bentley, A. R., Biernaskie, J., Boden, S. A., Clark, M., Dell'Acqua, M., Dixon, L. E., Filippi, C. V., Fradgley, N., Gardner, K. A., Mackay, I. J., O'Sullivan, D., Percival-Alwyn, L., Roorkiwal, M., Singh, R. K., Thudi, M., Varshney, R. K., ... Mott, R. (2020). Multi-parent populations in crops: a toolbox integrating genomics and genetic mapping with breeding. In *Heredity* (Vol. 125, Issue 6, pp. 396–416). Springer Nature. <https://doi.org/10.1038/s41437-020-0336-6>
- Shonnard, G. C., & Gepts, P. (1994). Genetics of Heat Tolerance during Reproductive Development in Common Bean. *Crop Science*, 34(5), 1168–1175. <https://doi.org/10.2135/cropsci1994.0011183X003400050005x>
- Singh, S. P., & Voysest, O. (1996). Taller de mejoramiento de frijol para el siglo XXI. Bases para una estrategia para America Latina. In *Taller de Mejoramiento de Frijol para el siglo XXI. Bases para una Estrategia para América Latina*.
- Soltani, A., Weraduwage, S. M., Sharkey, T. D., & Lowry, D. B. (2019). Elevated temperatures cause loss of seed set in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) potentially through the disruption of source-sink relationships. *BMC Genomics* 2019 20:1, 20(1), 1–18. <https://doi.org/10.1186/S12864-019-5669-2>
- Souter, J. R., Gurusamy, V., Porch, T. G., & Bett, K. E. (2017). Successful introgression of abiotic stress tolerance from wild tepary bean to common bean. *Crop Science*, 57(3), 1160–1171. <https://doi.org/10.2135/cropsci2016.10.0851>
- Suárez, J. C., Polanía, J. A., Contreras, A. T., Rodríguez, L., Machado, L., Ordoñez, C., Beebe, S., & Rao, I. M. (2020). Adaptation of common bean lines to high temperature conditions: genotypic differences in phenological and agronomic performance. *Euphytica*, 216(2). <https://doi.org/10.1007/s10681-020-2565-4>
- Tavaré, S. (1986). Some Probabilistic and Statistical Problems in the Analysis of DNA Sequences. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences*, 17, 57–86.
- Tello, D., Gil, J., Loiza, C. D., Riascos, J. J., Cardozo, N., & Duitama, J. (2019). NGSEP3: Accurate variant calling across species and sequencing protocols. *Bioinformatics*, 35(22), 4716–4723. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btz275>
- Tibbs Cortes, L., Zhang, Z., & Yu, J. (2021). Status and prospects of genome-wide association studies in plants. In *Plant Genome* (Vol. 14, Issue 1). John Wiley and Sons Inc. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20077>

-
- Toro, O., Tohme, J., & Debouck, D. (1990). *Wild bean (Phaseolus vulgaris L.): Descripción and distribution*.
- Vargas, Y., Manuel, V., Ma, M.-D., Buendia, H. F., Ruiz-Guzman, H., & Raatzid, B. (2021). *Physiological and genetic characterization of heat stress effects in a common bean RIL population*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0249859>
- Vargas, Y., Mayor-Duran, V. M., Buendia, H. F., Ruiz-Guzman, H., & Raatz, B. (2021). Physiological and genetic characterization of heat stress effects in a common bean RIL population. *PLoS ONE*, *16*(4), e0249859. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0249859>
- Vaz Patto, M. C., Amarowicz, R., Aryee, A. N. A., Boye, J. I., Chung, H. J., Martín-Cabrejas, M. A., & Domoney, C. (2015). Achievements and Challenges in Improving the Nutritional Quality of Food Legumes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *34*, 105–143. <https://doi.org/10.1080/07352689.2014.897907>
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. R. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, *61*(3), 199–223. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Wray, N. R., & Maier, R. (2014). Genetic Basis of Complex Genetic Disease: The Contribution of Disease Heterogeneity to Missing Heritability. *Current Epidemiology Reports*, *1*(4), 220–227. <https://doi.org/10.1007/s40471-014-0023-3>
- Yu, G. (2020). Using ggtree to Visualize Data on Tree-Like Structures. *Current Protocols in Bioinformatics*, *69*(1), e96. <https://doi.org/10.1002/cpbi.96>
- Zheng, X., Levine, D., Shen, J., Gogarten, S. M., Laurie, C., & Weir, B. S. (2012). A high-performance computing toolset for relatedness and principal component analysis of SNP data. *Bioinformatics*, *28*(24), 3326–3328. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts606>
- Zheng, Xiuwen, Levine, D., Shen, J., Gogarten, S. M., Laurie, C., & Weir, B. S. (2012). A high-performance computing toolset for relatedness and principal component analysis of SNP data. *Bioinformatics*, *28*(24), 3326. <https://doi.org/10.1093/BIOINFORMATICS/BTS606>

6. Anexos



Anexo 1: Esquema de cruzamiento para la creación de los cruzamientos interespecíficos que conforman la población de mapeo genético utilizando la línea puente VAP 1.

Anexo 2: Pedigrí y códigos de identificación para la población de mapeo interespecífica entre *P. vulgaris* L. y *P. acutifolius* A. Gray usando el genotipo puente VAP 1.

Pedigrí	Código	Cruzamiento
G40056	G40056	G40056
G40287	G40287	G40287
(VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10/-001F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_001	G14
(VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10/-001F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_002	G14
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-001F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_003	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-001F1-20C-02C-01C-01C	GCDT_004	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-001F1-25C-03C-01C-01C	GCDT_005	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-001F1-32C-01C-01C-01C	GCDT_006	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-001F1-35C-03C-01C-01C	GCDT_007	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-001F1-37C-03C-01C-01C	GCDT_008	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-001F1-38C-02C-01C-01C	GCDT_009	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-002F1-02C-01C-01C-01C	GCDT_010	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-002F1-04C-02C-01C-01C	GCDT_011	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-002F1-05C-01C-01C-01C	GCDT_012	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-002F1-15C-02C-01C-01C	GCDT_013	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-002F1-17C-01C-01C-01C	GCDT_014	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-002F1-23C-01C-01C-01C	GCDT_015	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-002F1-25C-02C-01C-01C	GCDT_016	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-003F1-17C-01C-01C-01C	GCDT_017	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-003F1-17C-02C-01C-01C	GCDT_018	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-003F1-19C-02C-01C-01C	GCDT_019	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-003F1-19C-03C-01C-01C	GCDT_020	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-003F1-22C-01C-01C-01C	GCDT_021	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-003F1-26C-01C-01C-01C	GCDT_022	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155/-003F1-27C-02C-01C-01C	GCDT_023	G4
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_024	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_025	G1

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 001F1-12C-03C-01C-01C	GCDT_026	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 001F1-13C-01C-01C-01C	GCDT_027	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 001F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_028	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 001F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_029	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 001F1-14C-01C-01C-01C	GCDT_030	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 002F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_031	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 002F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_032	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 002F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_033	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 002F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_034	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 002F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_035	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_036	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_037	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_038	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_039	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-13C-01C-01C-01C	GCDT_040	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_041	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_042	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_043	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_044	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_045	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_046	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-13C-01C-01C-01C	GCDT_047	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_048	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_049	G1
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-001F1- 11C-01C-01C-01C	GCDT_050	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-001F1- 11C-02C-01C-01C	GCDT_051	G2

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-001F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_052	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-001F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_053	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-001F1-14C-01C-01C-01C	GCDT_054	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-001F1-16C-03C-01C-01C	GCDT_055	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-001F1-18C-02C-01C-01C	GCDT_056	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-002F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_057	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-002F1-12C-03C-01C-01C	GCDT_058	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-002F1-13C-01C-01C-01C	GCDT_059	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-002F1-14C-02C-01C-01C	GCDT_060	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-002F1-15C-01C-01C-01C	GCDT_061	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-002F1-16C-01C-01C-01C	GCDT_062	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-002F1-16C-03C-01C-01C	GCDT_063	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-003F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_064	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-003F1-13C-01C-01C-01C	GCDT_065	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-003F1-14C-01C-01C-01C	GCDT_066	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-003F1-14C-02C-01C-01C	GCDT_067	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-003F1-14C-03C-01C-01C	GCDT_068	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-003F1-15C-02C-01C-01C	GCDT_069	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-003F1-16C-01C-01C-01C	GCDT_070	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-004F1-16C-01C-01C-01C	GCDT_071	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-004F1-18C-01C-01C-01C	GCDT_072	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-004F1-18C-02C-01C-01C	GCDT_073	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-004F1-19C-02C-01C-01C	GCDT_074	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-004F1-20C-01C-01C-01C	GCDT_075	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-004F1-20C-02C-01C-01C	GCDT_076	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-004F1-20C-03C-01C-01C	GCDT_077	G2

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-005F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_078	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-005F1-12C-03C-01C-01C	GCDT_079	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-005F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_080	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-005F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_081	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-005F1-16C-01C-01C-01C	GCDT_082	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-005F1-16C-02C-01C-01C	GCDT_083	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10/-005F1-17C-03C-01C-01C	GCDT_084	G2
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-001F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_085	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-001F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_086	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-001F1-14C-02C-01C-01C	GCDT_087	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-001F1-16C-02C-01C-01C	GCDT_088	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-001F1-18C-01C-01C-01C	GCDT_089	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-001F1-19C-02C-01C-01C	GCDT_090	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-001F1-19C-03C-01C-01C	GCDT_091	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-002F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_092	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-002F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_093	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-002F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_094	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-002F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_095	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-002F1-14C-02C-01C-01C	GCDT_096	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-002F1-15C-01C-01C-01C	GCDT_097	G3
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118/-002F1-15C-02C-01C-01C	GCDT_098	G3
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_099	G5
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_100	G5
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_101	G5
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_102	G5
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_103	G5

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-13C-01C-01C	GCDT_104	G5
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_105	G5
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SMR 155/-003F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_106	G8
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SMR 155/-003F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_107	G8
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SMR 155/-003F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_108	G8
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEF 10/-002F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_109	G6
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEF 10/-002F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_110	G6
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEF 10/-002F1-14C-01C-01C-01C	GCDT_111	G6
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEF 10/-002F1-16C-01C-01C-01C	GCDT_112	G6
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEF 10/-002F1-17C-02C-01C-01C	GCDT_113	G6
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEF 10/-002F1-18C-02C-01C-01C	GCDT_114	G6
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEF 10/-002F1-20C-01C-01C-01C	GCDT_115	G6
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEN 118/-002F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_116	G7
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEN 118/-002F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_117	G7
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEN 118/-002F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_118	G7
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEN 118/-004F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_119	G7
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEN 118/-004F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_120	G7
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEN 118/-004F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_121	G7
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-001F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_122	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-001F1-11C-04C-01C-01C	GCDT_123	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-001F1-12C-03C-01C-01C	GCDT_124	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-001F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_125	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-001F1-14C-01C-01C-01C	GCDT_126	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-001F1-14C-02C-01C-01C	GCDT_127	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-001F1-15C-01C-01C-01C	GCDT_128	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-004F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_129	G12

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-004F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_130	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-004F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_131	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-004F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_132	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-004F1-14C-03C-01C-01C	GCDT_133	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-004F1-15C-01C-01C-01C	GCDT_134	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-004F1-15C-03C-01C-01C	GCDT_135	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-005F1-13C-01C-01C-01C	GCDT_136	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-005F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_137	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-005F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_138	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-005F1-14C-03C-01C-01C	GCDT_139	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-005F1-15C-01C-01C-01C	GCDT_140	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-005F1-15C-02C-01C-01C	GCDT_141	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-005F1-15C-03C-01C-01C	GCDT_142	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-006F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_143	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-006F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_144	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-006F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_145	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-006F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_146	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-006F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_147	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214/-006F1-12C-03C-01C-01C	GCDT_148	G12
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-001F1-01C-01C-01C-01C	GCDT_149	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-001F1-02C-01C-01C-01C	GCDT_150	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-001F1-02C-03C-01C-01C	GCDT_151	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-001F1-04C-01C-01C-01C	GCDT_152	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-001F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_153	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-001F1-16C-02C-01C-01C	GCDT_154	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-001F1-17C-02C-01C-01C	GCDT_155	G13

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-002F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_156	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-002F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_157	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-002F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_158	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-003F1-01C-01C-01C-01C	GCDT_159	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-003F1-01C-02C-01C-01C	GCDT_160	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-003F1-02C-01C-01C-01C	GCDT_161	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-003F1-02C-02C-01C-01C	GCDT_162	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-003F1-03C-01C-01C-01C	GCDT_163	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-003F1-04C-01C-01C-01C	GCDT_164	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-003F1-04C-02C-01C-01C	GCDT_165	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-004F1-01C-01C-01C-01C	GCDT_166	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-004F1-01C-02C-01C-01C	GCDT_167	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-004F1-02C-01C-01C-01C	GCDT_168	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-004F1-02C-02C-01C-01C	GCDT_169	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-004F1-03C-01C-01C-01C	GCDT_170	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-004F1-03C-02C-01C-01C	GCDT_171	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-005F1-01C-02C-01C-01C	GCDT_172	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-005F1-02C-01C-01C-01C	GCDT_173	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-005F1-02C-02C-01C-01C	GCDT_174	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-005F1-03C-01C-01C-01C	GCDT_175	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-005F1-04C-01C-01C-01C	GCDT_176	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-005F1-04C-02C-01C-01C	GCDT_177	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-005F1-06C-02C-01C-01C	GCDT_178	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-006F1-01C-01C-01C-01C	GCDT_179	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-006F1-01C-02C-01C-01C	GCDT_180	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-006F1-02C-01C-01C-01C	GCDT_181	G13

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-006F1-02C-02C-01C-01C	GCDT_182	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-006F1-03C-01C-01C-01C	GCDT_183	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-006F1-03C-02C-01C-01C	GCDT_184	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-006F1-04C-02C-01C-01C	GCDT_185	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-008F1-03C-01C-01C-01C	GCDT_186	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-008F1-05C-01C-01C-01C	GCDT_187	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-008F1-05C-02C-01C-01C	GCDT_188	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-008F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_189	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-008F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_190	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-008F1-13C-01C-01C-01C	GCDT_191	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-008F1-14C-01C-01C-01C	GCDT_192	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-009F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_193	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-009F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_194	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-009F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_195	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-009F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_196	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-010F1-04C-02C-01C-01C	GCDT_197	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-010F1-05C-02C-01C-01C	GCDT_198	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-010F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_199	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-010F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_200	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-010F1-16C-03C-01C-01C	GCDT_201	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-010F1-17C-01C-01C-01C	GCDT_202	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-010F1-17C-03C-01C-01C	GCDT_203	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-011F1-01C-01C-01C-01C	GCDT_204	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-011F1-01C-02C-01C-01C	GCDT_205	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-011F1-01C-03C-01C-01C	GCDT_206	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-011F1-02C-01C-01C-01C	GCDT_207	G13

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-011F1-02C-02C-01C-01C	GCDT_208	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-011F1-02C-03C-01C-01C	GCDT_209	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-012F1-01C-01C-01C-01C	GCDT_210	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-012F1-01C-02C-01C-01C	GCDT_211	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-012F1-01C-03C-01C-01C	GCDT_212	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-012F1-02C-01C-01C-01C	GCDT_213	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-012F1-02C-02C-01C-01C	GCDT_214	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-013F1-01C-01C-01C-01C	GCDT_215	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-013F1-01C-02C-01C-01C	GCDT_216	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-013F1-03C-01C-01C-01C	GCDT_217	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-013F1-04C-03C-01C-01C	GCDT_218	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-013F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_219	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-013F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_220	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-013F1-12C-03C-01C-01C	GCDT_221	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-014F1-01C-01C-01C-01C	GCDT_222	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-014F1-02C-01C-01C-01C	GCDT_223	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-014F1-02C-02C-01C-01C	GCDT_224	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-014F1-03C-01C-01C-01C	GCDT_225	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-014F1-03C-02C-01C-01C	GCDT_226	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-014F1-04C-01C-01C-01C	GCDT_227	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155/-014F1-05C-02C-01C-01C	GCDT_228	G13
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_229	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_230	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_231	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_232	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/-001F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_233	G9

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 001F1-12C-03C-01C-01C	GCDT_234	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 002F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_235	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 002F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_236	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 002F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_237	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-12C-03C-01C-01C	GCDT_238	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-13C-01C-01C-01C	GCDT_239	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_240	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_241	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-14C-01C-01C-01C	GCDT_242	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-14C-03C-01C-01C	GCDT_243	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 003F1-15C-02C-01C-01C	GCDT_244	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-12C-03C-01C-01C	GCDT_245	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_246	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-14C-01C-01C-01C	GCDT_247	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-15C-01C-01C-01C	GCDT_248	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-17C-01C-01C-01C	GCDT_249	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-17C-02C-01C-01C	GCDT_250	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 004F1-19C-01C-01C-01C	GCDT_251	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 005F1-14C-02C-01C-01C	GCDT_252	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 005F1-15C-01C-01C-01C	GCDT_253	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 005F1-16C-03C-01C-01C	GCDT_254	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 005F1-17C-02C-01C-01C	GCDT_255	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 005F1-17C-03C-01C-01C	GCDT_256	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 005F1-18C-01C-01C-01C	GCDT_257	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 005F1-18C-02C-01C-01C	GCDT_258	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 007F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_259	G9

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 007F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_260	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 007F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_261	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 007F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_262	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 008F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_263	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 008F1-26C-01C-01C-01C	GCDT_264	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 008F1-29C-02C-01C-01C	GCDT_265	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 008F1-30C-01C-01C-01C	GCDT_266	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 008F1-37C-01C-01C-01C	GCDT_267	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 008F1-43C-01C-01C-01C	GCDT_268	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO/- 008F1-49C-01C-01C-01C	GCDT_269	G9
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-001F1-11C- 01C-01C-01C	GCDT_270	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-001F1-11C- 02C-01C-01C	GCDT_271	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-001F1-12C- 01C-01C-01C	GCDT_272	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-001F1-12C- 02C-01C-01C	GCDT_273	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-001F1-12C- 03C-01C-01C	GCDT_274	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-002F1-11C- 01C-01C-01C	GCDT_275	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-002F1-11C- 02C-01C-01C	GCDT_276	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-002F1-12C- 01C-01C-01C	GCDT_277	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-002F1-12C- 02C-01C-01C	GCDT_278	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-002F1-12C- 03C-01C-01C	GCDT_279	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-003F1-12C- 02C-01C-01C	GCDT_280	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-003F1-12C- 03C-01C-01C	GCDT_281	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-003F1-15C- 01C-01C-01C	GCDT_282	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-003F1-16C- 02C-01C-01C	GCDT_283	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-003F1-17C- 02C-01C-01C	GCDT_284	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-003F1-19C- 01C-01C-01C	GCDT_285	G10

Pedigrí	Código	Cruzamiento
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10/-003F1-21C-01C-01C-01C	GCDT_286	G10
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-002F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_287	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-002F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_288	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-002F1-11C-03C-01C-01C	GCDT_289	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-002F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_290	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-002F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_291	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-003F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_292	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-003F1-13C-02C-01C-01C	GCDT_293	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-003F1-13C-03C-01C-01C	GCDT_294	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-003F1-14C-01C-01C-01C	GCDT_295	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-003F1-15C-02C-01C-01C	GCDT_296	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-003F1-18C-01C-01C-01C	GCDT_297	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-003F1-18C-02C-01C-01C	GCDT_298	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-004F1-11C-01C-01C-01C	GCDT_299	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-004F1-11C-02C-01C-01C	GCDT_300	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-004F1-12C-01C-01C-01C	GCDT_301	G11
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118/-004F1-12C-02C-01C-01C	GCDT_302	G11
ICTA_LIGERO	ICTA_LIGERO	ICTA_LIGERO
SEF_010	SEF_010	SEF_010
SEN_118	SEN_118	SEN_118
SMC_214	SMC_214	SMC_214
SMR_155	SMR_155	SMR_155
VAP_001	VAP_001	VAP_001

Anexo 3: Variación por cruzamiento observada en el carácter patrón de coloración de la semilla en la población de mapeo genético interespecífica compuesta por 302 familias F_{5.6}.

Cruzamiento	6-0-0	8-0-0	4-0-0	8-4-M	5-0-0	2-8-J	6-5-M	7-0-0	2-0-0	2-6-J	4-2-M	6-2-M	Subtotal
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X ICTA LIGERO	2	24											26
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEF 10	16	16	2					1					35
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SEN 118		13	1										14
((VAP 1xG 40056)F1 X SEN 118)F1 X SMR 155	6	9	2		3			1					21
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X ICTA LIGERO	1	6											7
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEF 10	6		1										7
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SEN 118		5				1							6
((VAP 1xG 40287)F1 X ICTA LIGERO)F1 X SMR 155	2		1										3
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X ICTA LIGERO	12	17	11						1				41
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEF 10	17												17
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SEN 118	5	11											16
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMC 214	11		5	5			3		1		1	1	27
((VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10)F1 X SMR 155	73	3	1		1			1		1			80
(VAP 1xG 40287)F1 X SEF 10	2												2
Total	153	104	24	5	4	1	3	3	2	1	1	1	302

Anexo 4: Respuesta promedio en los ambientes evaluados para las accesiones de *P. acutifolius* A. Gray

Ambiente	Genotipo	N	NVV	PST	ICV	NV	NS	RdPI	PPS	NSV
INV-M3-1	G40056	2	1.00	13.80	59.52	87.46	395.46	13.92	3.58	4.41
INV-M3-1	G40111	2	2.50	27.16	77.83	26.75	134.50	22.18	16.55	5.03
INV-M3-1	G40287	2	18.00	16.28	63.12	67.00	359.88	14.89	4.15	5.05
INV-M3-2	G40056	1	5.00	9.14	66.69	49.25	300.00	10.61	3.54	6.09
INV-M3-2	G40111	2	3.50	33.22	76.34	34.63	185.96	28.70	15.58	5.31
INV-M3-2	G40287	2	35.00	9.61	70.70	66.00	406.00	18.14	4.47	6.15
M3-AMBIENTE	G40056	1	1.00	3.28	46.95	95.50	219.00	8.02	3.67	2.28
M3-AMBIENTE	G40111	2	3.00	11.35	73.96	22.92	109.67	14.72	13.33	4.96
M3-AMBIENTE	G40287	1		5.19	56.73	57.50	226.00	8.35	3.69	3.93

* Se calculó el valor promedio de los ambientes INV-M3-1 y INV-M3-2. **ICV**: Índice de cosecha de vaina(%), **RdPI**: Rendimiento por planta (kg/ha), **PPS**: Peso promedio de semilla (g/100 semilals), **NSV**: Número de semillas por vaina (No. Semillas/vaina), **NVV**: Número de vainas vanas (No. Vainas/palnta), **PST**: Peso seco de tallo (g/planta), **NV**: Número de vainas (No. Vainas/planta), **NS**: Número de semillas (No. Semillas/planta). **N**: número de observaciones para calcular el promedio.

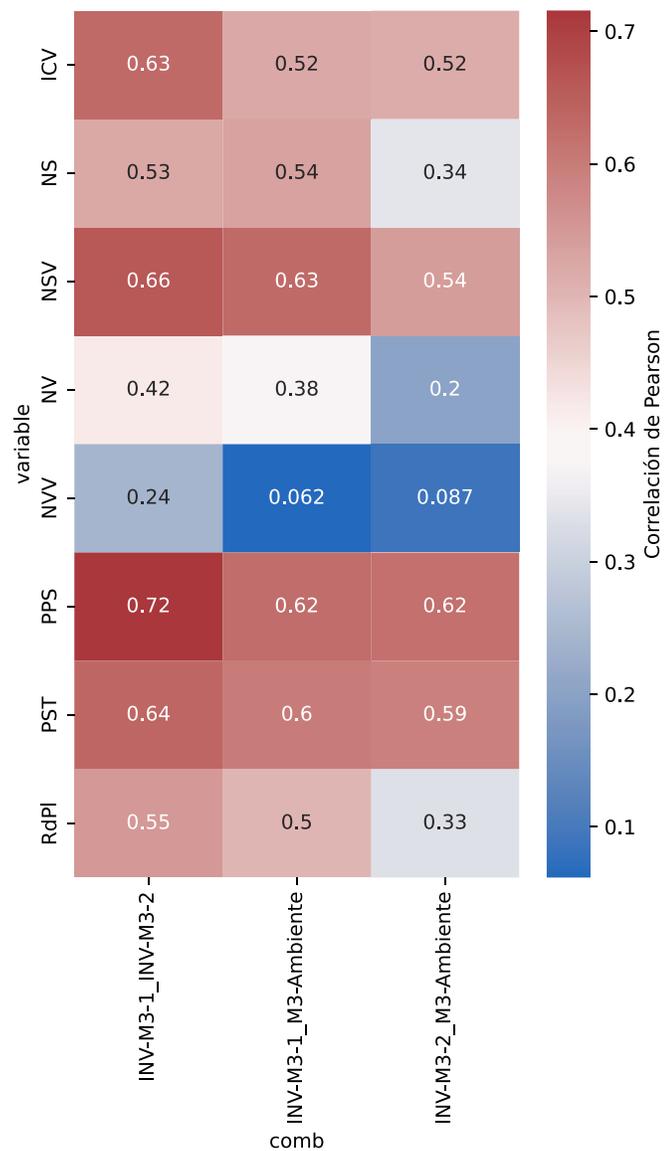
Anexo 5: Respuesta promedio por ambiente de los testigos y parentales de la especie *P. vulgaris* L.

INV-M3-1								
Genotipo	NSV	ICV	NV	NS	PPS	PST	RdPI	NVV
AMADEUS	3.98	79.66	5.66	23.32	22.88	0.51	8.28	0.43
DOR_390	4.53	77.19	10.74	42.41	23.60	6.51	12.93	0.40
ICTA_LIGERO	2.97	83.38	4.47	14.04	17.95	1.26	3.55	0.71
SEF_010	4.12	79.21	6.60	25.61	22.43	3.46	11.23	1.40
SEF_060	2.78	70.40	11.42	30.00	19.30	3.06	7.30	0.66
SEN_118	4.12	77.30	6.42	26.00	20.64	2.57	7.27	0.59
SMC_214	3.21	70.05	7.59	24.64	22.77	5.70	7.19	1.44
SMR_155	1.71	63.66	7.36	10.84	26.55	6.81	5.12	2.08
VAP_001	3.68	76.00	6.24	15.76	19.77	5.83	5.15	1.17
varE	0.20	22.29	14.11	96.11	4.96	4.76	9.25	5.54
LSD	0.63	6.68	5.31	13.86	3.15	3.09	4.30	3.33
INV-M3-2								
AMADEUS	3.42	75.48	5.59	19.08	20.88	1.72	3.75	0.67
DOR_390	3.36	71.18	11.22	36.26	21.44	7.45	9.27	0.44
ICTA_LIGERO	2.85	80.73	7.48	18.69	20.81	1.50	4.95	0.99
SEF_010	3.85	80.04	5.77	21.37	22.87	1.81	5.69	2.15
SEF_060	3.81	73.40	6.29	20.38	21.06	2.25	5.14	0.73
SEN_118	3.54	83.11	6.79	24.77	27.11	3.15	8.44	0.44
SMC_214	4.07	70.67	5.85	22.51	22.75	3.80	5.61	2.38
SMR_155	2.21	72.57	7.71	16.60	32.82	4.70	6.71	1.73
VAP_001	3.33	77.03	4.97	14.93	21.38	3.91	3.85	1.96
varE	0.20	11.62	5.46	44.48	5.06	1.02	3.32	2.39
LSD	0.62	4.82	3.30	9.43	3.18	1.43	2.58	2.19
M3-Ambiente								
AMADEUS	3.98	77.70	4.98	19.80	20.66	0.76	4.97	0.25
DOR_390	4.06	77.30	9.82	40.01	20.43	2.44	11.02	0.64
ICTA_LIGERO	3.37	82.39	5.46	17.41	19.95	0.07	5.52	0.56
SEF_010	4.60	78.12	5.65	26.53	19.72	1.07	10.72	0.15
SEF_060	4.43	80.33	6.28	26.32	21.77	1.79	6.63	0.14
SEN_118	4.23	82.59	9.26	38.90	26.20	2.08	14.32	2.41
SMC_214	3.77	69.94	7.50	28.86	20.88	2.64	7.52	0.31
SMR_155	3.42	72.22	8.93	29.52	30.37	3.09	12.67	1.11
VAP_001	4.68	78.95	8.56	42.24	20.12	2.14	12.88	0.31
varE	0.19	14.32	3.77	47.03	4.15	0.46	5.50	0.79
LSD	0.61	5.35	2.74	9.70	2.88	0.96	3.32	1.26

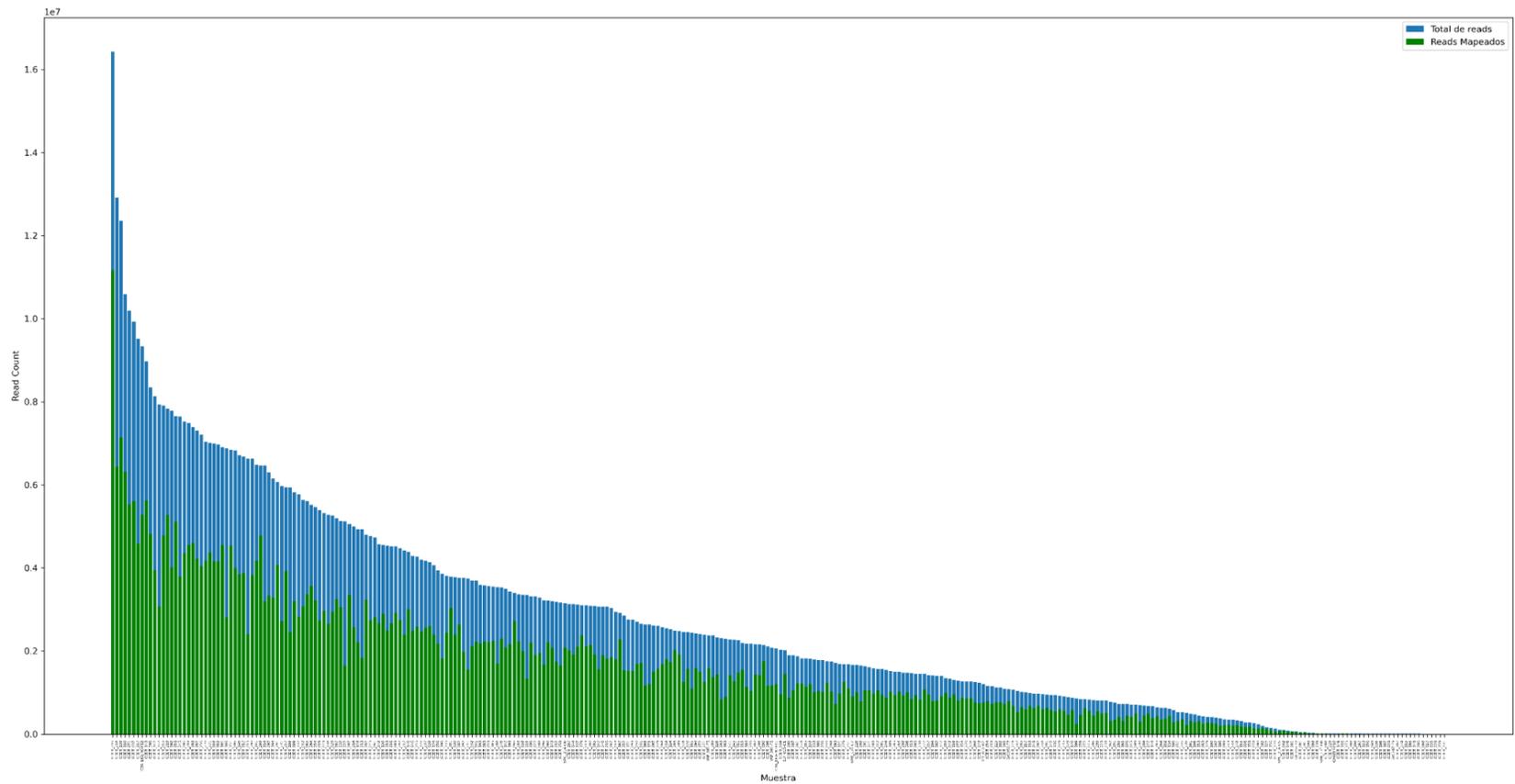
* Diferencia mínima significativa para un $\alpha = 0.05$. **ICV**: Índice de cosecha de vaina(%), **RdPI**: Rendimiento por planta (kg/ha), **PPS**: Peso promedio de semilla (g/100 semilals), **NSV**: Número de semillas por vaina (No. Semillas/vaina), **IC**: Índice de cosecha (%), **NVV**: Número de vainas vanas (No. Vainas/parcela), **PST**: Peso seco de tallo (g/parcela), **NV**: Número de vainas (No. Vainas/parcela), **NS**: Número de semillas (No. Semillas/parcela). N: número de observaciones para calcular el promedio. ¹Se utilizó el error estándar.

Variable	Ambiente	Parental	Respuesta	Conteo
NVV	M3-Ambiente	SEN_118	2.4	9
NVV	INV-M3-1	SMR_155	2.1	82
NVV	INV-M3-2	SMC_214	2.4	63
NSV	M3-Ambiente	VAP_001	4.7	9
NSV	INV-M3-1	SEN_118	4.1	12
NSV	INV-M3-2	SMC_214	4.1	13
ICV	M3-Ambiente	SEN_118	82.6	5
ICV	INV-M3-1	ICTA_LIGERO	83.4	10
ICV	INV-M3-2	SEN_118	83.1	10
NV	M3-Ambiente	SEN_118	9.3	60
NV	INV-M3-1	SMC_214	7.6	162
NV	INV-M3-2	SMR_155	7.7	103
SP	M3-Ambiente	VAP_001	42.2	15
SP	INV-M3-1	SEN_118	26.0	123
SP	INV-M3-2	SEN_118	24.8	84
PPS	M3-Ambiente	SMR_155	30.4	6
PPS	INV-M3-1	SMR_155	26.6	44
PPS	INV-M3-2	SMR_155	32.8	4
PST	M3-Ambiente	SMR_155	3.1	49
PST	INV-M3-1	SMR_155	6.8	63
PST	INV-M3-2	SMR_155	4.7	69
RdPI	M3-Ambiente	SEN_118	14.3	17
RdPI	INV-M3-1	SEF_010	11.2	34
RdPI	INV-M3-2	SEN_118	8.4	35

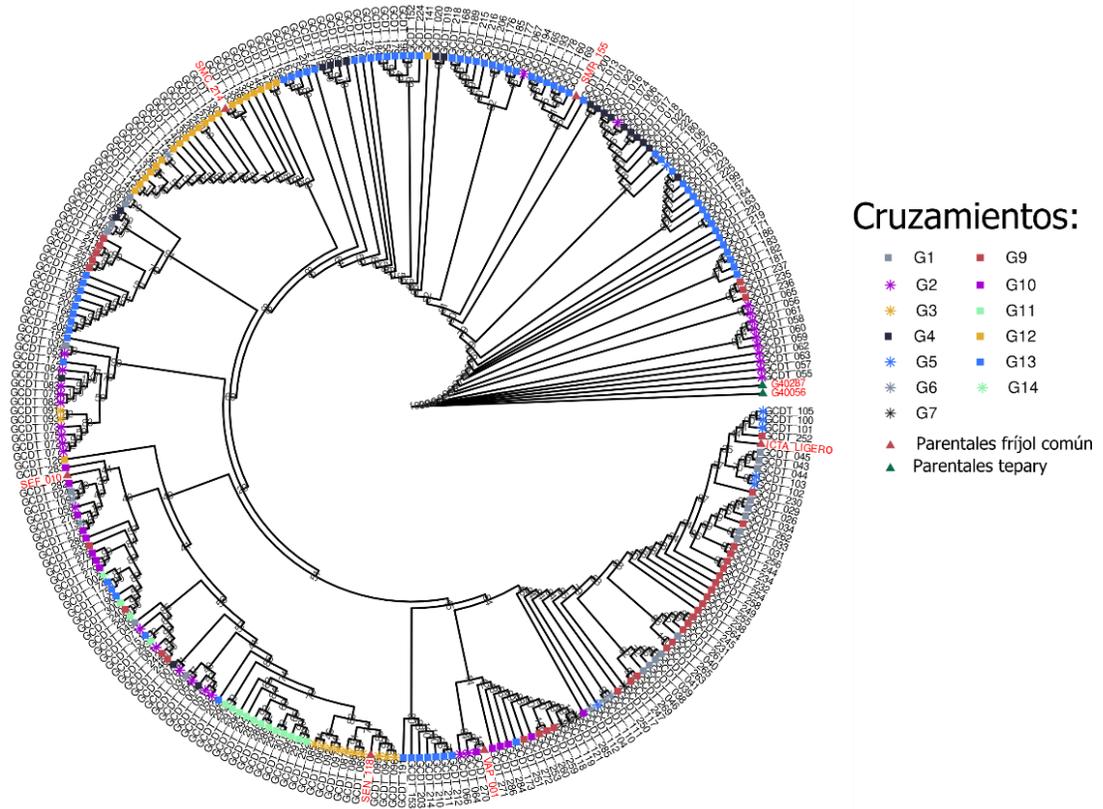
Anexo 6: Diagrama de puntos por ambiente para las variables NV (Número de vainas por parcela) y RdPI (Rendimiento por planta). Se marcaron los ejes en el parental vulgaris con el mayor rendimiento en cada ambiente. Los genotipos que se anotaron corresponden a los que superaron para ambas variables al mejor parental vulgaris. Los colores y forma de los marcadores corresponden al grupo de cruzamiento.



Anexo 7: Correlaciones de Pearson fenotípicas entre ambientes para las variables consideradas en el estudio. **ICV:** Índice de cosecha de vaina(%), **RdPI:** Rendimiento por planta (kg/ha), **PPS:** Peso promedio de semilla (g/100 semilals), **NSV:** Número de semillas por vaina (No. Semillas/vaina), **IC:** Índice de cosecha (%), **NVV:** Número de vainas vanas (No. Vainas/parcela), **PST:** Peso seco de tallo (g/parcela), **NV:** Número de vainas (No. Vainas/parcela), **NS:** Número de semillas (No. Semillas/parcela). **N:** número de observaciones para calcular el promedio



Anexo 8: Distribución de lecturas por muestra indicando qué porcentaje logró alinearse al genoma de referencia del frijol común v2.1.



Anexo 9: Árbol filogenético entre 269 F5.6 RILs de la población de mapeo genético interespecíficas usando un set de 1365 SNPs. **G1:** ((VAP 1xG 40056) X SEN 118) X ICTA LIGERO, **G2:** ((VAP 1xG 40056) X SEN 118) X SEF 10, **G3:** ((VAP 1xG 40056) X SEN 118) X SEN 118, **G4:** ((VAP 1xG 40056) X SEN 118) X SMR 155, **G5:** ((VAP 1xG 40287) X ICTA LIGERO) X ICTA LIGERO, **G6:** ((VAP 1xG 40287) X ICTA LIGERO) X SEF 10, **G7:** ((VAP 1xG 40287) X ICTA LIGERO) X SEN 118, **G9:** ((VAP 1xG 40287) X SEF 10) X ICTA LIGERO, **G10:** ((VAP 1xG 40287) X SEF 10) X SEF 10, **G11:** ((VAP 1xG 40287) X SEF 10) X SEN 118, **G12:** ((VAP 1xG 40287) X SEF 10) X SMC 214, **G13:** ((VAP 1xG 40287) X SEF 10) X SMR 155, **G14:** (VAP 1xG 40287) X SEF 1.

Anexo 10:

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr01	phytozomev11	gene	1,546,195	1,550,468	-	Phvul.001G019400	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,564,688	1,570,025	+	Phvul.001G019500	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,570,070	1,574,546	-	Phvul.001G019600	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,579,391	1,580,108	-	Phvul.001G019700	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,590,253	1,600,428	+	Phvul.001G019800	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,616,621	1,620,414	-	Phvul.001G019900	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,622,128	1,629,968	-	Phvul.001G020000	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,636,794	1,640,682	+	Phvul.001G020100	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,644,711	1,648,235	+	Phvul.001G020200	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,649,601	1,651,798	-	Phvul.001G020300	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,657,461	1,659,599	+	Phvul.001G020350	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,662,262	1,665,577	+	Phvul.001G020400	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,665,682	1,666,963	-	Phvul.001G020501	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,668,684	1,671,456	+	Phvul.001G020600	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,675,393	1,676,775	-	Phvul.001G020800	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,679,607	1,680,844	-	Phvul.001G020900	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,681,633	1,686,786	-	Phvul.001G021000	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,688,700	1,694,416	+	Phvul.001G021100	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,699,916	1,704,928	+	Phvul.001G021200	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,711,092	1,712,179	+	Phvul.001G021300	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,718,109	1,723,755	+	Phvul.001G021400	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,724,389	1,724,727	-	Phvul.001G021500	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,729,200	1,729,875	-	Phvul.001G021550	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,738,515	1,739,183	-	Phvul.001G021600	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,750,342	1,751,095	-	Phvul.001G021700	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,753,173	1,753,780	-	Phvul.001G021750	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,783,111	1,787,535	+	Phvul.001G021800	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,791,410	1,796,384	+	Phvul.001G021900	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,798,966	1,800,964	-	Phvul.001G022000	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,803,645	1,808,291	-	Phvul.001G022100	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,835,694	1,839,208	-	Phvul.001G022200	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,841,480	1,849,477	-	Phvul.001G022300	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,851,796	1,857,416	-	Phvul.001G022400	NVV_1.1

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr01	phytozomev11	gene	1,858,252	1,861,618	-	Phvul.001G022500	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,865,749	1,873,339	+	Phvul.001G022600	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,877,107	1,882,530	+	Phvul.001G022700	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,881,956	1,886,682	-	Phvul.001G022800	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,895,758	1,897,514	+	Phvul.001G022900	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,922,740	1,924,816	-	Phvul.001G023000	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,926,639	1,929,423	-	Phvul.001G023100	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,931,951	1,935,673	-	Phvul.001G023200	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,942,169	1,947,552	-	Phvul.001G023300	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,959,506	1,963,042	-	Phvul.001G023400	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,965,730	1,970,809	-	Phvul.001G023500	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,974,828	1,976,841	-	Phvul.001G023600	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	1,997,594	1,998,704	-	Phvul.001G023700	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	2,009,098	2,013,649	+	Phvul.001G023800	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	2,015,041	2,016,678	-	Phvul.001G023900	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	2,021,245	2,023,290	+	Phvul.001G024000	NVV_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	2,026,893	2,033,562	-	Phvul.001G024100	NVV_1.1
Chr03	phytozomev11	gene	4,557,463	4,564,683	-	Phvul.003G040800	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,576,175	4,581,189	-	Phvul.003G040900	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,614,616	4,615,764	-	Phvul.003G040901	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,678,618	4,696,399	-	Phvul.003G041000	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,709,078	4,710,146	+	Phvul.003G041100	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,722,891	4,724,957	-	Phvul.003G041200	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,743,152	4,750,764	+	Phvul.003G041300	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,756,662	4,757,764	-	Phvul.003G041400	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,761,740	4,764,069	-	Phvul.003G041500	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,770,527	4,770,706	-	Phvul.003G041600	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,774,004	4,786,138	-	Phvul.003G041700	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,788,183	4,794,039	+	Phvul.003G041800	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,799,414	4,813,582	+	Phvul.003G041900	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,826,756	4,831,170	-	Phvul.003G042000	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,848,885	4,852,607	-	Phvul.003G042100	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,858,299	4,863,372	+	Phvul.003G042200	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,862,506	4,871,304	-	Phvul.003G042300	NVV_3.2

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr03	phytozomev11	gene	4,870,903	4,875,207	-	Phvul.003G042400	NVV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	4,878,758	4,884,682	+	Phvul.003G042500	NVV_3.2
Chr04	phytozomev11	gene	12,775,168	12,778,973	-	Phvul.004G074500	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	12,732,758	12,745,730	+	Phvul.004G074600	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	12,834,304	12,838,141	+	Phvul.004G074700	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	12,887,843	12,895,354	-	Phvul.004G074800	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	12,907,285	12,907,956	-	Phvul.004G074900	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	12,933,382	12,935,916	+	Phvul.004G075000	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	12,938,447	12,941,701	-	Phvul.004G075100	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	12,954,843	12,963,453	+	Phvul.004G075200	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	12,978,549	12,983,115	+	Phvul.004G075300	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	12,996,411	12,999,104	+	Phvul.004G075400	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	13,021,706	13,024,749	-	Phvul.004G075500	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	13,045,969	13,050,842	+	Phvul.004G075600	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	13,060,320	13,061,794	+	Phvul.004G075800	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	13,090,090	13,093,485	-	Phvul.004G075900	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	13,108,566	13,108,961	-	Phvul.004G076001	NVV_4.3
Chr04	phytozomev11	gene	13,101,330	13,114,661	-	Phvul.004G076100	NVV_4.3
Chr05	phytozomev11	gene	126,871	128,354	-	Phvul.005G001400	NVV_5.4
Chr05	phytozomev11	gene	130,042	134,358	-	Phvul.005G001500	NVV_5.4
Chr05	phytozomev11	gene	134,041	139,887	+	Phvul.005G001600	NVV_5.4
Chr05	phytozomev11	gene	140,198	142,685	-	Phvul.005G001700	NVV_5.4
Chr10	phytozomev11	gene	42,131,736	42,141,986	-	Phvul.010G139100	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,152,153	42,156,117	+	Phvul.010G139200	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,158,224	42,164,345	-	Phvul.010G139300	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,180,609	42,189,073	+	Phvul.010G139400	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,190,752	42,193,374	+	Phvul.010G139500	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,195,279	42,199,619	+	Phvul.010G139600	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,201,714	42,205,147	-	Phvul.010G139700	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,207,389	42,211,557	-	Phvul.010G139800	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,215,564	42,216,115	+	Phvul.010G139900	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,220,323	42,223,912	+	Phvul.010G140000	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,224,213	42,227,452	-	Phvul.010G140100	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,229,017	42,234,212	-	Phvul.010G140200	NVV_10.5

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr10	phytozomev11	gene	42,246,920	42,252,435	+	Phvul.010G140301	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,262,128	42,267,883	+	Phvul.010G140400	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,268,983	42,271,425	+	Phvul.010G140500	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,274,566	42,279,610	+	Phvul.010G140600	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,283,019	42,285,118	-	Phvul.010G140700	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,286,668	42,288,806	-	Phvul.010G140800	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,290,472	42,292,211	-	Phvul.010G140900	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,295,982	42,305,244	-	Phvul.010G141050	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,309,329	42,311,126	+	Phvul.010G141200	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,328,876	42,337,441	+	Phvul.010G141300	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,354,876	42,357,398	+	Phvul.010G141400	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,360,230	42,360,955	+	Phvul.010G141500	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,363,349	42,364,002	+	Phvul.010G141533	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,366,144	42,366,812	+	Phvul.010G141566	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,372,582	42,373,310	+	Phvul.010G141600	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,376,843	42,377,454	+	Phvul.010G141650	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,379,478	42,388,829	-	Phvul.010G141700	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,401,878	42,410,642	+	Phvul.010G141800	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,412,883	42,423,043	+	Phvul.010G141900	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,426,092	42,439,661	+	Phvul.010G142000	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,441,217	42,446,747	-	Phvul.010G142100	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,453,363	42,458,438	+	Phvul.010G142200	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,459,215	42,462,201	+	Phvul.010G142300	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,463,764	42,464,292	+	Phvul.010G142400	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,464,929	42,470,132	-	Phvul.010G142500	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,474,970	42,480,327	+	Phvul.010G142600	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,483,141	42,486,072	+	Phvul.010G142700	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,486,730	42,491,985	-	Phvul.010G142800	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,494,816	42,501,294	-	Phvul.010G142900	NVV_10.5
Chr10	phytozomev11	gene	42,511,206	42,513,371	+	Phvul.010G143000	NVV_10.5
Chr02	phytozomev11	gene	26,876,087	26,891,264	+	Phvul.002G126900	NSV_2.1
Chr02	phytozomev11	gene	26,908,782	26,923,199	+	Phvul.002G127000	NSV_2.1
Chr02	phytozomev11	gene	26,923,933	26,927,769	-	Phvul.002G127100	NSV_2.1
Chr02	phytozomev11	gene	26,934,399	26,937,859	+	Phvul.002G127200	NSV_2.1

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr02	phytozomev11	gene	26,939,171	26,950,337	-	Phvul.002G127300	NSV_2.1
Chr02	phytozomev11	gene	26,951,847	26,977,100	-	Phvul.002G127400	NSV_2.1
Chr02	phytozomev11	gene	26,978,106	26,980,812	+	Phvul.002G127500	NSV_2.1
Chr04	phytozomev11	gene	41,405,861	41,412,393	-	Phvul.004G122200	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,421,548	41,432,223	+	Phvul.004G122300	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,432,980	41,434,628	-	Phvul.004G122400	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,452,395	41,455,980	-	Phvul.004G122500	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,467,755	41,476,882	+	Phvul.004G122600	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,479,350	41,482,859	-	Phvul.004G122700	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,501,666	41,502,219	+	Phvul.004G122750	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,527,046	41,527,555	+	Phvul.004G122800	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,550,056	41,552,338	+	Phvul.004G122900	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,566,970	41,573,482	+	Phvul.004G123000	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,577,220	41,580,050	+	Phvul.004G123100	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,598,014	41,601,366	+	Phvul.004G123200	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,620,854	41,626,465	-	Phvul.004G123300	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,628,187	41,631,903	-	Phvul.004G123400	NSV_4.2
Chr04	phytozomev11	gene	41,638,499	41,650,978	-	Phvul.004G123500	NSV_4.2
Chr05	phytozomev11	gene	36,491,517	36,492,637	+	Phvul.005G127200	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,499,721	36,505,837	+	Phvul.005G127300	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,510,274	36,519,280	+	Phvul.005G127400	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,523,349	36,524,602	+	Phvul.005G127500	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,529,747	36,533,169	+	Phvul.005G127600	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,534,444	36,537,421	-	Phvul.005G127700	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,544,385	36,545,798	-	Phvul.005G127800	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,564,912	36,567,434	-	Phvul.005G127900	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,569,152	36,578,294	-	Phvul.005G128000	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,582,131	36,589,711	+	Phvul.005G128100	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,590,098	36,605,212	-	Phvul.005G128200	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,609,647	36,613,025	-	Phvul.005G128300	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,614,170	36,618,193	-	Phvul.005G128400	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,629,720	36,632,528	-	Phvul.005G128500	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,639,448	36,641,252	+	Phvul.005G128600	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,641,704	36,647,312	-	Phvul.005G128700	NSV_5.3

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr05	phytozomev11	gene	36,648,914	36,658,521	+	Phvul.005G128800	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,667,006	36,672,339	-	Phvul.005G128900	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,683,870	36,688,293	+	Phvul.005G129000	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,693,585	36,697,385	-	Phvul.005G129100	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,710,212	36,715,236	-	Phvul.005G129200	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,753,464	36,754,473	+	Phvul.005G129300	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,758,877	36,759,876	+	Phvul.005G129400	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,766,161	36,770,962	-	Phvul.005G129500	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,779,628	36,780,542	+	Phvul.005G129600	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,800,353	36,805,815	-	Phvul.005G129700	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,827,870	36,836,112	+	Phvul.005G129800	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,838,347	36,840,660	+	Phvul.005G129900	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,842,636	36,847,758	+	Phvul.005G130000	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,850,624	36,851,868	-	Phvul.005G130100	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,854,441	36,854,764	+	Phvul.005G130200	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,860,953	36,862,148	-	Phvul.005G130300	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,878,733	36,885,972	+	Phvul.005G130400	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,885,578	36,888,552	-	Phvul.005G130500	NSV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	36,897,236	36,901,504	-	Phvul.005G130600	NSV_5.3
Chr07	phytozomev11	gene	8,892,399	8,894,864	-	Phvul.007G087300	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	8,898,582	8,900,214	-	Phvul.007G087400	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	8,901,763	8,904,340	-	Phvul.007G087500	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	8,909,309	8,915,952	-	Phvul.007G087550	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	8,928,036	8,931,566	-	Phvul.007G087600	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	8,946,286	8,948,869	-	Phvul.007G087700	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	8,961,279	8,964,683	-	Phvul.007G087800	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	8,983,603	8,988,432	+	Phvul.007G087900	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	8,993,784	9,006,470	+	Phvul.007G088000	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	9,043,980	9,046,699	-	Phvul.007G088100	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	9,065,130	9,068,086	+	Phvul.007G088200	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	9,072,113	9,075,775	+	Phvul.007G088300	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	9,075,980	9,085,037	+	Phvul.007G088400	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	9,088,433	9,094,347	+	Phvul.007G088500	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	9,101,459	9,106,939	+	Phvul.007G088600	NSV_7.4

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr07	phytozomev11	gene	9,123,260	9,124,126	-	Phvul.007G088700	NSV_7.4
Chr07	phytozomev11	gene	9,143,583	9,150,466	-	Phvul.007G088800	NSV_7.4
Chr08	phytozomev11	gene	62,254,195	62,263,608	-	Phvul.008G281800	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,270,265	62,276,992	+	Phvul.008G281900	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,278,474	62,281,022	+	Phvul.008G282000	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,281,383	62,282,629	-	Phvul.008G282100	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,286,733	62,287,833	+	Phvul.008G282200	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,294,549	62,295,608	+	Phvul.008G282300	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,301,143	62,301,340	-	Phvul.008G282400	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,302,434	62,303,278	-	Phvul.008G282500	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,308,085	62,312,367	+	Phvul.008G282600	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,313,155	62,316,722	+	Phvul.008G282700	NSV_8.5
Chr08	phytozomev11	gene	62,317,867	62,327,090	+	Phvul.008G282800	NSV_8.5
Chr11	phytozomev11	gene	8,416,730	8,440,853	-	Phvul.011G088000	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,454,876	8,467,303	+	Phvul.011G088100	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,487,740	8,493,631	+	Phvul.011G088200	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,494,959	8,499,711	-	Phvul.011G088300	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,506,010	8,506,761	-	Phvul.011G088400	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,514,514	8,518,823	+	Phvul.011G088500	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,519,321	8,527,530	-	Phvul.011G088600	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,528,453	8,530,818	-	Phvul.011G088700	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,545,281	8,549,169	-	Phvul.011G088800	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,572,284	8,575,025	+	Phvul.011G088900	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,579,679	8,579,966	-	Phvul.011G089000	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,583,360	8,588,040	+	Phvul.011G089100	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,588,515	8,605,627	-	Phvul.011G089300	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,654,262	8,657,512	+	Phvul.011G089400	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,664,766	8,669,682	-	Phvul.011G089500	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,681,799	8,685,612	-	Phvul.011G089600	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,707,807	8,713,019	-	Phvul.011G089800	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,741,845	8,748,047	+	Phvul.011G089900	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,753,173	8,755,915	-	Phvul.011G090000	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,773,415	8,775,648	-	Phvul.011G090100	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,798,336	8,800,112	-	Phvul.011G090200	NSV_11.6

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr11	phytozomev11	gene	8,843,404	8,846,855	-	Phvul.011G090300	NSV_11.6
Chr11	phytozomev11	gene	8,857,012	8,858,286	-	Phvul.011G090400	NSV_11.6
Chr03	phytozomev11	gene	2,098,445	2,108,127	-	Phvul.003G022200	ICV_3.1
Chr03	phytozomev11	gene	2,111,794	2,133,725	+	Phvul.003G022300	ICV_3.1
Chr03	phytozomev11	gene	16,950,726	16,952,504	+	Phvul.003G085400	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,948,780	16,949,593	-	Phvul.003G085500	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,947,122	16,948,410	+	Phvul.003G085600	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,927,291	16,927,788	-	Phvul.003G085700	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,916,850	16,918,068	-	Phvul.003G085800	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,915,725	16,916,280	+	Phvul.003G085900	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,908,121	16,911,795	-	Phvul.003G086000	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,903,323	16,905,821	+	Phvul.003G086100	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,898,113	16,898,820	+	Phvul.003G086200	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,877,488	16,879,137	+	Phvul.003G086300	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,738,269	16,742,414	-	Phvul.003G086400	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	16,992,785	16,999,208	+	Phvul.003G088200	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	17,028,398	17,030,065	+	Phvul.003G088300	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	17,030,941	17,034,779	+	Phvul.003G088400	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	17,036,119	17,042,866	+	Phvul.003G088500	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	17,044,259	17,046,557	-	Phvul.003G088600	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	17,052,317	17,054,293	-	Phvul.003G088700	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	17,138,093	17,144,232	-	Phvul.003G088900	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	17,176,207	17,177,181	-	Phvul.003G089000	ICV_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	17,209,158	17,213,788	-	Phvul.003G089001	ICV_3.2
Chr05	phytozomev11	gene	40,421,430	40,423,829	+	Phvul.005G178700	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,425,947	40,433,162	+	Phvul.005G178800	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,433,798	40,434,463	-	Phvul.005G178900	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,435,527	40,439,386	+	Phvul.005G179000	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,439,898	40,444,486	-	Phvul.005G179100	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,455,316	40,461,125	-	Phvul.005G179300	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,463,670	40,467,594	+	Phvul.005G179400	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,468,269	40,472,271	+	Phvul.005G179500	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,474,232	40,475,206	+	Phvul.005G179600	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,477,123	40,479,379	+	Phvul.005G179700	ICV_5.3

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr05	phytozomev11	gene	40,479,450	40,480,058	-	Phvul.005G179800	ICV_5.3
Chr05	phytozomev11	gene	40,485,898	40,487,340	-	Phvul.005G179900	ICV_5.3
Chr08	phytozomev11	gene	12,409,288	12,409,942	+	Phvul.008G109900	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,421,870	12,423,562	-	Phvul.008G110000	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,448,971	12,450,618	-	Phvul.008G110100	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,483,495	12,491,473	-	Phvul.008G110200	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,504,335	12,505,926	-	Phvul.008G110400	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,527,353	12,528,978	-	Phvul.008G110500	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,538,618	12,540,288	+	Phvul.008G110600	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,550,618	12,556,175	+	Phvul.008G110700	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,556,102	12,557,187	+	Phvul.008G110800	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,561,354	12,561,830	+	Phvul.008G110900	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,582,551	12,588,816	+	Phvul.008G111000	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,599,137	12,601,627	+	Phvul.008G111100	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,624,223	12,625,446	-	Phvul.008G111200	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,640,328	12,643,772	+	Phvul.008G111300	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,647,136	12,651,869	+	Phvul.008G111400	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,658,909	12,659,979	-	Phvul.008G111500	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,695,718	12,699,577	-	Phvul.008G111600	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,704,332	12,705,929	-	Phvul.008G111700	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,731,112	12,735,272	-	Phvul.008G111800	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,764,534	12,767,901	+	Phvul.008G111900	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,767,412	12,770,776	-	Phvul.008G112000	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,786,964	12,790,245	-	Phvul.008G112100	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,847,993	12,852,719	-	Phvul.008G112200	NS_8.1
Chr08	phytozomev11	gene	12,875,376	12,875,721	-	Phvul.008G112300	NS_8.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,829,109	45,831,123	+	Phvul.001G199200	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,834,897	45,837,778	+	Phvul.001G199300	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,838,972	45,840,422	-	Phvul.001G199400	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,841,379	45,845,572	+	Phvul.001G199500	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,845,781	45,846,047	-	Phvul.001G199550	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,847,349	45,852,046	+	Phvul.001G199600	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,852,688	45,855,239	+	Phvul.001G199700	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,855,979	45,857,998	-	Phvul.001G199800	PPS_1.1

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr01	phytozomev11	gene	45,859,946	45,873,406	-	Phvul.001G199900	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,877,156	45,881,255	+	Phvul.001G200000	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,885,261	45,886,560	-	Phvul.001G200100	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,900,091	45,915,229	+	Phvul.001G200200	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,923,112	45,929,128	+	Phvul.001G200300	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,929,547	45,933,533	-	Phvul.001G200400	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,938,145	45,940,977	-	Phvul.001G200500	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,945,932	45,948,713	-	Phvul.001G200600	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,958,161	45,965,100	-	Phvul.001G200700	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,969,617	45,970,738	-	Phvul.001G200800	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,970,762	45,971,870	-	Phvul.001G200900	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,974,728	45,975,775	-	Phvul.001G201000	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,978,589	45,982,066	-	Phvul.001G201100	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	45,986,217	45,996,132	-	Phvul.001G201200	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,007,905	46,009,424	-	Phvul.001G201300	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,019,320	46,022,529	+	Phvul.001G201400	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,024,704	46,025,630	-	Phvul.001G201500	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,030,342	46,035,643	-	Phvul.001G201600	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,041,513	46,046,654	-	Phvul.001G201700	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,047,520	46,050,260	+	Phvul.001G201800	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,050,358	46,051,858	-	Phvul.001G201900	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,052,103	46,059,182	-	Phvul.001G202000	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,087,860	46,092,110	-	Phvul.001G202100	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,104,372	46,106,053	-	Phvul.001G202200	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,121,188	46,121,720	+	Phvul.001G202300	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,122,095	46,125,224	-	Phvul.001G202400	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,127,360	46,128,373	-	Phvul.001G202500	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,140,496	46,146,185	+	Phvul.001G202600	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,150,546	46,150,668	+	Phvul.001G202700	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,151,116	46,154,590	-	Phvul.001G202800	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,157,292	46,158,866	+	Phvul.001G202900	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,165,419	46,169,710	-	Phvul.001G203000	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,176,707	46,178,086	-	Phvul.001G203100	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,184,153	46,184,865	-	Phvul.001G203200	PPS_1.1

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr01	phytozomev11	gene	46,187,041	46,187,349	-	Phvul.001G203300	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,193,387	46,199,697	+	Phvul.001G203400	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,202,273	46,202,832	+	Phvul.001G203500	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,208,184	46,208,963	+	Phvul.001G203600	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,209,985	46,212,776	-	Phvul.001G203700	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,213,893	46,217,978	-	Phvul.001G203800	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,224,874	46,231,363	+	Phvul.001G203900	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,232,305	46,238,610	+	Phvul.001G204000	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,239,965	46,242,088	-	Phvul.001G204100	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,244,360	46,245,803	-	Phvul.001G204200	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,248,793	46,251,022	-	Phvul.001G204300	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,251,623	46,259,014	+	Phvul.001G204400	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,262,227	46,271,388	+	Phvul.001G204500	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,271,749	46,271,889	+	Phvul.001G204550	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,278,022	46,286,465	+	Phvul.001G204600	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,288,947	46,291,079	-	Phvul.001G204700	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,297,007	46,302,157	-	Phvul.001G204800	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,305,552	46,308,809	-	Phvul.001G204900	PPS_1.1
Chr01	phytozomev11	gene	46,312,575	46,315,579	+	Phvul.001G205000	PPS_1.1
Chr03	phytozomev11	gene	26,033,283	26,037,962	+	Phvul.003G097400	PPS_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	25,960,292	25,961,173	-	Phvul.003G097500	PPS_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	25,946,643	25,952,844	-	Phvul.003G097600	PPS_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	25,940,607	25,945,235	-	Phvul.003G097700	PPS_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	25,917,819	25,919,532	+	Phvul.003G097800	PPS_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	25,650,553	25,655,309	+	Phvul.003G099500	PPS_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	25,701,610	25,705,849	+	Phvul.003G099600	PPS_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	25,708,027	25,708,491	-	Phvul.003G099700	PPS_3.2
Chr03	phytozomev11	gene	33,124,110	33,136,680	-	Phvul.003G134300	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,173,402	33,176,297	+	Phvul.003G134400	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,175,880	33,182,116	-	Phvul.003G134500	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,195,898	33,197,878	+	Phvul.003G134600	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,199,046	33,212,784	+	Phvul.003G134700	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,224,231	33,227,134	+	Phvul.003G134800	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,231,034	33,240,427	+	Phvul.003G134900	PPS_3.3

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr03	phytozomev11	gene	33,242,779	33,244,189	+	Phvul.003G135000	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,248,288	33,254,330	-	Phvul.003G135100	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,268,163	33,270,485	-	Phvul.003G135200	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,291,282	33,293,631	-	Phvul.003G135400	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,309,321	33,312,409	-	Phvul.003G135500	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,315,529	33,325,255	+	Phvul.003G135600	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,336,375	33,338,910	-	Phvul.003G135700	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,345,545	33,351,681	+	Phvul.003G135800	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,353,351	33,358,550	+	Phvul.003G135900	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,360,174	33,378,931	+	Phvul.003G136000	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,381,107	33,385,772	+	Phvul.003G136200	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,386,360	33,392,172	-	Phvul.003G136300	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,414,755	33,418,670	+	Phvul.003G136400	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,430,415	33,436,042	-	Phvul.003G136500	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,443,347	33,444,679	-	Phvul.003G136600	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,476,582	33,482,821	+	Phvul.003G136700	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,485,775	33,487,936	+	Phvul.003G136800	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,494,705	33,496,793	+	Phvul.003G136900	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,513,592	33,519,221	-	Phvul.003G137000	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,532,984	33,534,830	+	Phvul.003G137100	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,537,061	33,540,044	+	Phvul.003G137200	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,563,820	33,569,374	-	Phvul.003G137300	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,570,919	33,571,448	-	Phvul.003G137400	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,574,374	33,577,037	+	Phvul.003G137466	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,582,483	33,587,112	-	Phvul.003G137532	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,592,134	33,593,688	-	Phvul.003G137600	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,604,318	33,607,565	+	Phvul.003G137700	PPS_3.3
Chr03	phytozomev11	gene	33,610,873	33,611,130	-	Phvul.003G137800	PPS_3.3
Chr04	phytozomev11	gene	58,559	69,855	-	Phvul.004G000600	PPS_4.4
Chr04	phytozomev11	gene	54,886	57,927	+	Phvul.004G000700	PPS_4.4
Chr04	phytozomev11	gene	50,533	54,214	+	Phvul.004G000800	PPS_4.4
Chr04	phytozomev11	gene	1,129,267	1,132,629	-	Phvul.004G008900	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,137,597	1,139,195	-	Phvul.004G008909	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,146,369	1,149,704	-	Phvul.004G008918	PPS_4.5

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr04	phytozomev11	gene	1,154,354	1,155,845	-	Phvul.004G008927	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,103,140	1,118,146	-	Phvul.004G009154	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,156,680	1,160,125	-	Phvul.004G009300	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,168,639	1,169,717	-	Phvul.004G009400	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,172,345	1,176,922	-	Phvul.004G009500	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,182,525	1,185,746	-	Phvul.004G009509	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,191,387	1,192,524	-	Phvul.004G009518	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,203,535	1,207,848	-	Phvul.004G009527	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,208,910	1,217,117	-	Phvul.004G009536	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,228,652	1,233,028	-	Phvul.004G009800	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,237,533	1,241,552	-	Phvul.004G009809	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,242,823	1,255,265	-	Phvul.004G009818	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,262,367	1,264,201	-	Phvul.004G010100	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,269,374	1,269,739	-	Phvul.004G010200	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,273,274	1,273,678	-	Phvul.004G010300	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,278,226	1,282,234	+	Phvul.004G010400	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,282,863	1,287,403	-	Phvul.004G010500	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,288,407	1,292,222	+	Phvul.004G010600	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,298,498	1,299,920	+	Phvul.004G010700	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,315,291	1,319,926	+	Phvul.004G010800	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,320,790	1,324,143	+	Phvul.004G010900	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,359,319	1,361,236	+	Phvul.004G012400	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,370,763	1,375,537	-	Phvul.004G012500	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,385,799	1,398,207	-	Phvul.004G012600	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,418,845	1,427,300	+	Phvul.004G012700	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,430,069	1,433,227	+	Phvul.004G012801	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,434,735	1,440,120	+	Phvul.004G012900	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,450,903	1,456,425	+	Phvul.004G013000	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,461,865	1,466,462	+	Phvul.004G013100	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,482,045	1,486,960	+	Phvul.004G013200	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,489,645	1,493,416	+	Phvul.004G013300	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,506,401	1,512,428	+	Phvul.004G013350	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,520,430	1,521,605	+	Phvul.004G013400	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,530,649	1,538,171	+	Phvul.004G013500	PPS_4.5

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr04	phytozomev11	gene	1,541,722	1,547,914	-	Phvul.004G013600	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,550,250	1,557,248	-	Phvul.004G013700	PPS_4.5
Chr04	phytozomev11	gene	1,560,022	1,565,500	+	Phvul.004G013800	PPS_4.5
Chr06	phytozomev11	gene	15,852,245	15,857,566	+	Phvul.006G053300	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,859,537	15,861,248	-	Phvul.006G053400	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,898,395	15,901,977	-	Phvul.006G053500	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,912,143	15,917,653	+	Phvul.006G053600	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,921,658	15,923,755	+	Phvul.006G053700	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,935,731	15,941,676	-	Phvul.006G053800	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,951,299	15,957,336	-	Phvul.006G053900	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,963,919	15,966,423	-	Phvul.006G054000	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,967,375	15,969,671	-	Phvul.006G054100	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,972,028	15,974,534	-	Phvul.006G054200	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,982,893	15,985,297	-	Phvul.006G054300	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,997,988	15,999,743	+	Phvul.006G054400	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	15,997,597	15,999,412	+	Phvul.006G054433	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,008,493	16,009,991	-	Phvul.006G054466	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,010,154	16,012,229	-	Phvul.006G054500	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,014,709	16,029,315	+	Phvul.006G054550	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,017,280	16,019,960	-	Phvul.006G054600	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,036,409	16,038,456	-	Phvul.006G054700	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,106,819	16,107,504	+	Phvul.006G054800	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,109,953	16,111,940	-	Phvul.006G054850	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,116,961	16,119,011	-	Phvul.006G054900	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,126,991	16,129,050	-	Phvul.006G055000	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,136,330	16,141,470	-	Phvul.006G055101	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,157,110	16,159,307	-	Phvul.006G055200	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,163,158	16,165,163	-	Phvul.006G055300	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,166,986	16,168,552	-	Phvul.006G055400	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,172,303	16,178,381	-	Phvul.006G055500	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,190,612	16,194,017	-	Phvul.006G055600	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,195,616	16,198,774	-	Phvul.006G055700	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,199,626	16,201,971	-	Phvul.006G055800	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,229,839	16,230,114	-	Phvul.006G055900	PPS_6.6

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr06	phytozomev11	gene	16,229,043	16,232,672	-	Phvul.006G055950	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,237,626	16,238,613	-	Phvul.006G056000	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,241,267	16,243,884	-	Phvul.006G056100	PPS_6.6
Chr06	phytozomev11	gene	16,246,589	16,249,048	-	Phvul.006G056200	PPS_6.6
Chr07	phytozomev11	gene	1,860,108	1,861,898	-	Phvul.007G024900	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,880,493	1,885,678	-	Phvul.007G025050	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,886,677	1,890,735	-	Phvul.007G025200	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,891,692	1,896,629	-	Phvul.007G025300	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,900,995	1,904,807	+	Phvul.007G025400	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,911,389	1,914,860	+	Phvul.007G025500	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,914,894	1,915,827	-	Phvul.007G025600	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,921,692	1,923,182	+	Phvul.007G025700	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,924,831	1,932,906	-	Phvul.007G025800	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,934,130	1,938,776	-	Phvul.007G025900	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,939,776	1,942,062	-	Phvul.007G026000	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,945,581	1,952,875	+	Phvul.007G026100	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,957,178	1,959,539	-	Phvul.007G026200	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,962,653	1,967,238	+	Phvul.007G026300	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,968,669	1,972,491	-	Phvul.007G026400	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,977,985	1,980,474	-	Phvul.007G026500	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,982,084	1,985,888	-	Phvul.007G026600	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	1,997,924	1,998,800	-	Phvul.007G026700	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	2,020,487	2,021,004	-	Phvul.007G026800	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	2,022,349	2,026,562	+	Phvul.007G026900	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	2,038,126	2,038,943	+	Phvul.007G026950	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	2,038,944	2,040,439	+	Phvul.007G027000	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	2,080,156	2,082,926	+	Phvul.007G027100	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	2,094,926	2,096,667	+	Phvul.007G027200	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	2,100,744	2,105,561	-	Phvul.007G027300	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	2,123,439	2,124,089	-	Phvul.007G027400	PPS_7.7
Chr07	phytozomev11	gene	2,132,068	2,133,740	-	Phvul.007G027500	PPS_7.7
Chr08	phytozomev11	gene	60,090,750	60,093,617	-	Phvul.008G252200	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,095,162	60,097,418	-	Phvul.008G252300	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,101,036	60,102,013	-	Phvul.008G252366	PPS_8.8

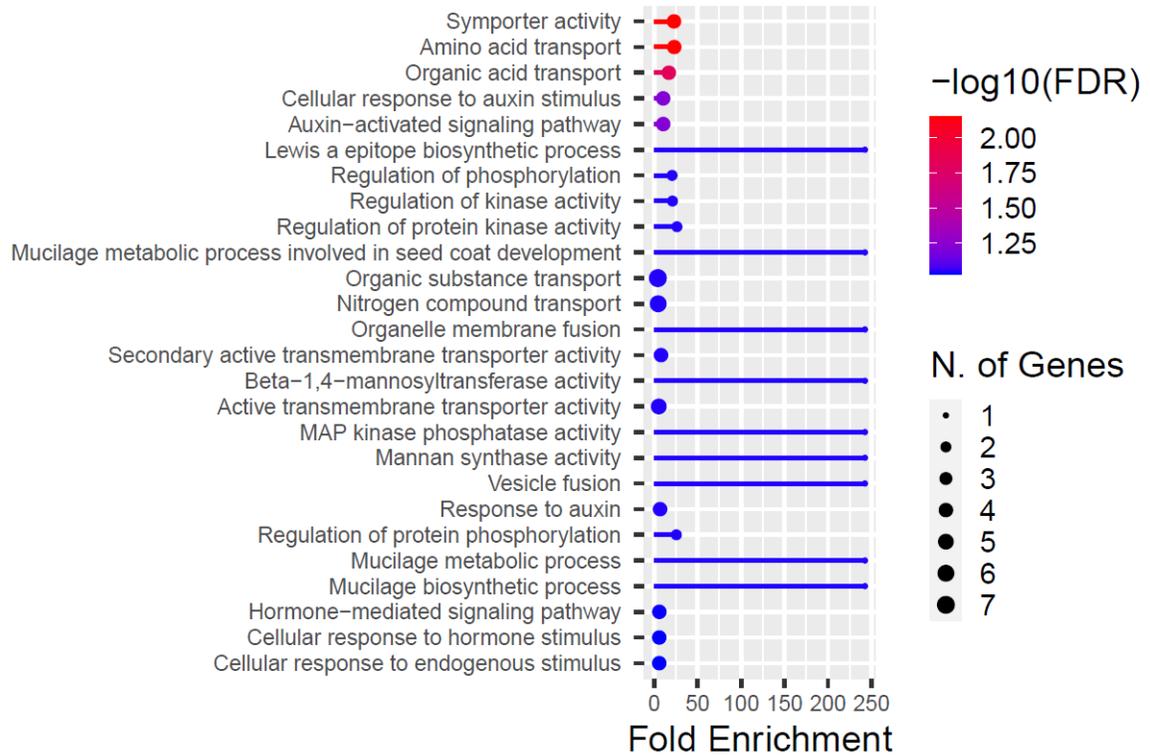
Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr08	phytozomev11	gene	60,102,029	60,103,066	-	Phvul.008G252432	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,103,220	60,105,373	-	Phvul.008G252500	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,108,987	60,116,199	-	Phvul.008G252600	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,111,409	60,112,572	+	Phvul.008G252700	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,119,837	60,122,788	+	Phvul.008G252800	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,125,777	60,128,824	-	Phvul.008G252900	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,144,167	60,152,220	-	Phvul.008G253000	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,155,555	60,156,263	-	Phvul.008G253100	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,160,525	60,165,857	+	Phvul.008G253200	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,165,974	60,168,913	-	Phvul.008G253300	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,174,874	60,177,068	+	Phvul.008G253400	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,178,934	60,182,282	-	Phvul.008G253500	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,187,689	60,190,594	+	Phvul.008G253600	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,193,412	60,196,298	+	Phvul.008G253700	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,197,789	60,203,347	+	Phvul.008G253800	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,211,263	60,212,079	+	Phvul.008G253900	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,213,294	60,217,858	+	Phvul.008G254000	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,218,909	60,222,191	-	Phvul.008G254100	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,224,222	60,229,251	-	Phvul.008G254200	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,230,448	60,233,069	+	Phvul.008G254300	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,239,098	60,240,207	-	Phvul.008G254400	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,247,413	60,253,281	+	Phvul.008G254500	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,252,804	60,258,928	-	Phvul.008G254600	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,254,945	60,255,805	+	Phvul.008G254700	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,265,552	60,273,769	+	Phvul.008G254800	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,275,655	60,280,726	+	Phvul.008G254900	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,283,600	60,285,601	-	Phvul.008G255000	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,287,414	60,289,359	+	Phvul.008G255100	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,296,376	60,310,775	+	Phvul.008G255200	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,313,441	60,316,939	-	Phvul.008G255300	PPS_8.8
Chr08	phytozomev11	gene	60,328,003	60,333,192	+	Phvul.008G255400	PPS_8.8
Chr10	phytozomev11	gene	35,306,140	35,310,341	+	Phvul.010G091900	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,312,780	35,321,156	+	Phvul.010G092000	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,335,024	35,338,482	-	Phvul.010G092100	PPS_10.9

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr10	phytozomev11	gene	35,346,316	35,349,614	-	Phvul.010G092200	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,396,401	35,397,865	-	Phvul.010G092300	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,137,799	35,141,513	+	Phvul.010G092700	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,142,888	35,153,421	-	Phvul.010G092800	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,155,063	35,155,294	-	Phvul.010G092900	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,170,241	35,171,749	-	Phvul.010G093000	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,179,332	35,182,651	-	Phvul.010G093100	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,202,013	35,204,462	+	Phvul.010G093200	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,210,946	35,220,522	-	Phvul.010G093300	PPS_10.9
Chr10	phytozomev11	gene	35,231,752	35,232,390	-	Phvul.010G093400	PPS_10.9
Chr07	phytozomev11	gene	34,542,224	34,547,932	+	Phvul.007G222100	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,549,572	34,553,395	+	Phvul.007G222200	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,555,703	34,558,807	-	Phvul.007G222300	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,578,247	34,582,134	+	Phvul.007G222400	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,587,997	34,588,785	+	Phvul.007G222500	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,595,136	34,596,523	-	Phvul.007G222600	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,605,221	34,605,749	-	Phvul.007G222700	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,622,921	34,626,679	+	Phvul.007G222800	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,634,309	34,636,200	-	Phvul.007G222900	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,640,385	34,643,481	-	Phvul.007G223000	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,646,520	34,647,668	+	Phvul.007G223101	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,647,150	34,655,901	-	Phvul.007G223200	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,660,795	34,663,639	+	Phvul.007G223300	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,665,755	34,668,710	-	Phvul.007G223401	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,669,881	34,679,092	-	Phvul.007G223500	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,689,593	34,700,949	-	Phvul.007G223600	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,703,697	34,711,149	-	Phvul.007G223700	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,717,393	34,723,953	-	Phvul.007G223800	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,761,173	34,765,536	+	Phvul.007G223900	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,769,815	34,772,335	+	Phvul.007G224000	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,774,298	34,779,468	+	Phvul.007G224100	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,780,372	34,780,737	-	Phvul.007G224200	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,797,653	34,800,270	+	Phvul.007G224300	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,800,273	34,805,489	-	Phvul.007G224400	RdPI_7.1

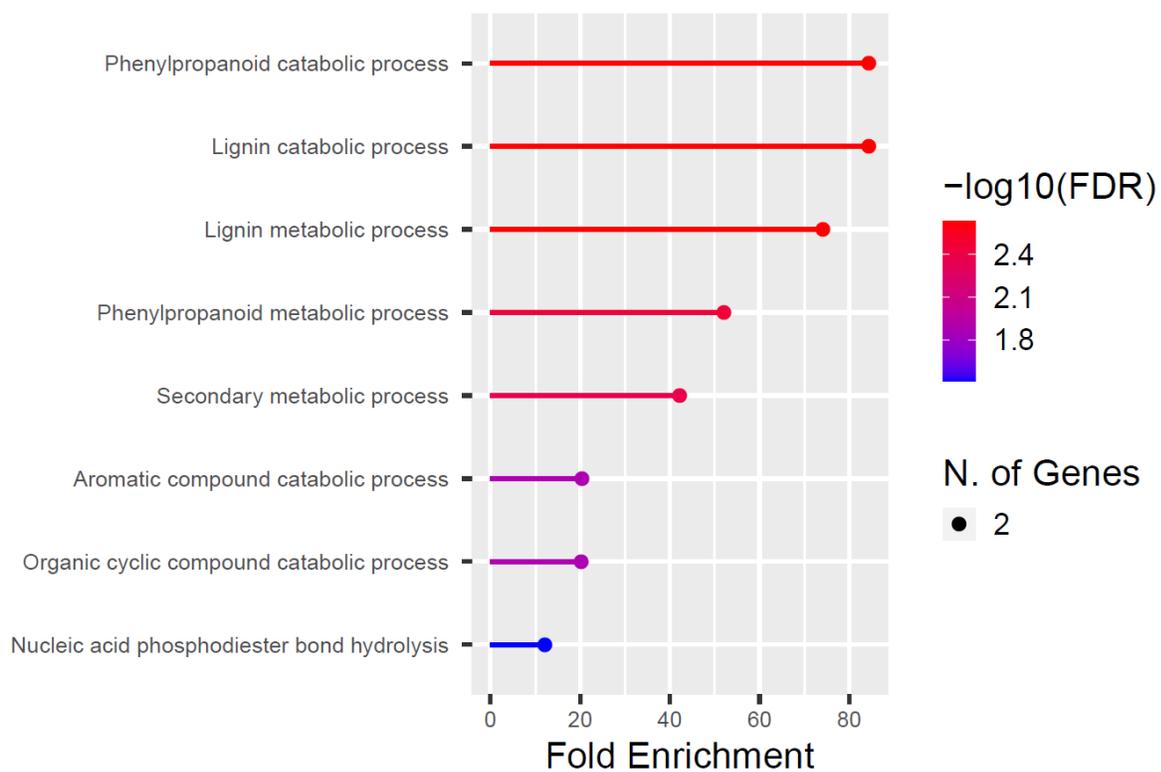
Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr07	phytozomev11	gene	34,810,492	34,819,276	+	Phvul.007G224500	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,820,651	34,822,822	-	Phvul.007G224600	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,825,858	34,829,956	+	Phvul.007G224700	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,839,264	34,841,436	+	Phvul.007G224800	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,851,152	34,853,055	-	Phvul.007G224900	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,853,976	34,863,234	+	Phvul.007G225000	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,864,812	34,868,213	-	Phvul.007G225100	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,875,173	34,877,192	-	Phvul.007G225200	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,881,008	34,884,795	-	Phvul.007G225300	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,892,320	34,897,463	-	Phvul.007G225400	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,904,725	34,906,384	+	Phvul.007G225500	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,909,183	34,912,973	+	Phvul.007G225600	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,914,793	34,919,217	-	Phvul.007G225700	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,925,936	34,928,924	+	Phvul.007G225800	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,929,758	34,934,898	-	Phvul.007G225900	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,941,506	34,944,007	+	Phvul.007G226000	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,944,230	34,947,195	-	Phvul.007G226100	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,954,315	34,956,388	+	Phvul.007G226200	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,961,787	34,963,608	+	Phvul.007G226300	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,973,981	34,976,527	+	Phvul.007G226400	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,979,102	34,991,528	+	Phvul.007G226500	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	34,994,261	35,004,623	+	Phvul.007G226600	RdPI_7.1
Chr07	phytozomev11	gene	35,012,339	35,023,810	+	Phvul.007G226700	RdPI_7.1
Chr08	phytozomev11	gene	1,324,940	1,325,694	-	Phvul.008G016200	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,328,759	1,329,162	+	Phvul.008G016300	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,331,043	1,331,444	-	Phvul.008G016400	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,347,505	1,348,737	+	Phvul.008G016500	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,349,472	1,350,745	+	Phvul.008G016600	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,351,786	1,356,312	-	Phvul.008G016700	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,357,987	1,360,998	-	Phvul.008G016800	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,372,056	1,376,747	-	Phvul.008G016900	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,379,063	1,382,019	-	Phvul.008G017000	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,386,907	1,389,494	-	Phvul.008G017100	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,395,039	1,401,360	-	Phvul.008G017200	RdPI_8.2

Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr08	phytozomev11	gene	1,408,655	1,413,017	+	PhvuL.008G017300	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,413,654	1,417,468	-	PhvuL.008G017400	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,426,655	1,431,910	-	PhvuL.008G017500	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,434,404	1,442,525	-	PhvuL.008G017600	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,444,099	1,450,591	-	PhvuL.008G017700	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,454,172	1,458,779	+	PhvuL.008G017800	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,459,659	1,461,236	-	PhvuL.008G017900	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,465,183	1,466,976	+	PhvuL.008G018000	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,469,522	1,473,069	+	PhvuL.008G018100	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,479,125	1,484,192	+	PhvuL.008G018200	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,485,268	1,496,348	-	PhvuL.008G018300	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,499,222	1,514,872	-	PhvuL.008G018400	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	1,524,258	1,536,772	+	PhvuL.008G018500	RdPI_8.2
Chr08	phytozomev11	gene	12,948,344	12,953,482	-	PhvuL.008G112500	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	12,990,686	12,995,560	-	PhvuL.008G112600	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,026,233	13,027,396	-	PhvuL.008G112650	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,049,063	13,049,849	+	PhvuL.008G112700	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,085,771	13,086,733	+	PhvuL.008G112800	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,096,130	13,097,071	+	PhvuL.008G112900	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,109,194	13,110,659	+	PhvuL.008G113000	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,120,876	13,121,651	-	PhvuL.008G113100	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,126,235	13,126,940	+	PhvuL.008G113200	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,141,867	13,143,831	-	PhvuL.008G113300	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,179,852	13,182,512	-	PhvuL.008G113400	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,219,256	13,220,618	+	PhvuL.008G113500	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,221,659	13,223,083	-	PhvuL.008G113600	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,237,819	13,238,946	-	PhvuL.008G113700	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,249,956	13,254,120	+	PhvuL.008G113800	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,258,029	13,259,010	+	PhvuL.008G113900	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,268,387	13,271,325	-	PhvuL.008G114000	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,304,082	13,304,697	-	PhvuL.008G114100	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	13,354,718	13,361,738	+	PhvuL.008G114200	RdPI_8.3
Chr08	phytozomev11	gene	50,338,672	50,340,528	+	PhvuL.008G177800	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,373,994	50,379,652	+	PhvuL.008G177900	RdPI_8.4

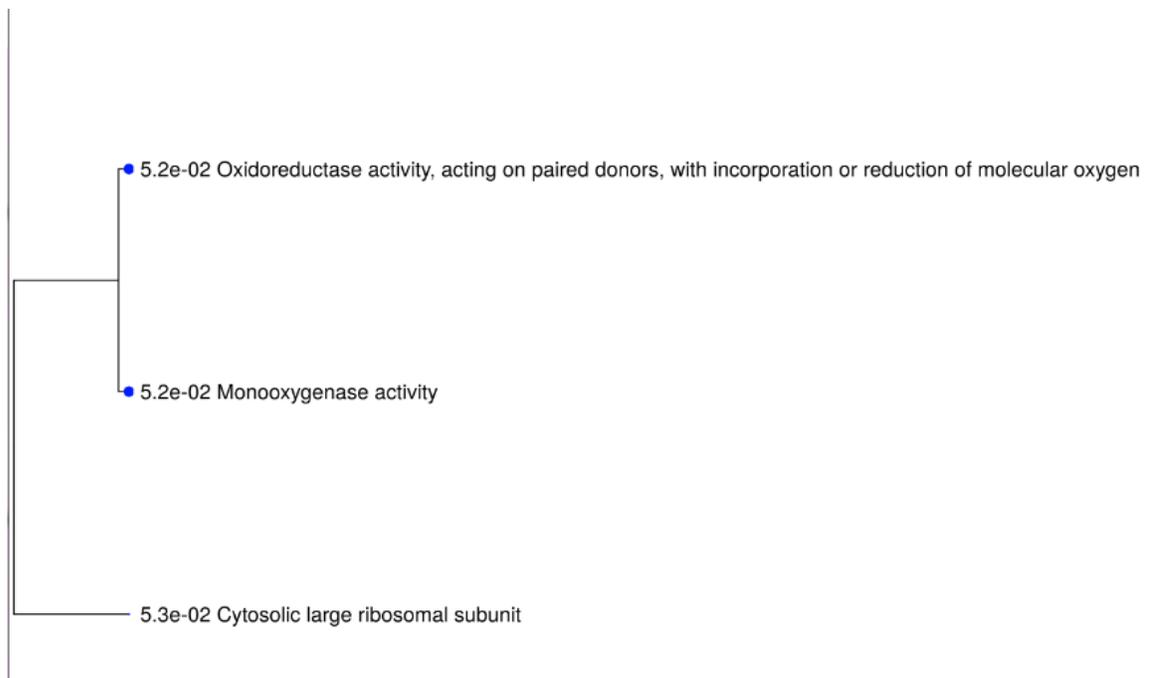
Cromosoma	Fuente	Tipo	Inicio	Fin	strand	Gen	QTL
Chr08	phytozomev11	gene	50,395,710	50,399,243	+	Phvul.008G178000	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,414,447	50,417,496	+	Phvul.008G178100	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,434,817	50,436,423	+	Phvul.008G178200	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,448,317	50,450,033	+	Phvul.008G178300	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,453,291	50,470,782	-	Phvul.008G178400	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,480,039	50,488,449	-	Phvul.008G178500	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,497,767	50,501,517	+	Phvul.008G178600	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,532,401	50,536,065	-	Phvul.008G178700	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,541,175	50,543,866	+	Phvul.008G178800	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,554,859	50,556,977	-	Phvul.008G178900	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,571,600	50,576,704	-	Phvul.008G179000	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,649,248	50,651,276	-	Phvul.008G179200	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,686,436	50,687,683	-	Phvul.008G179300	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,707,611	50,708,898	-	Phvul.008G179400	RdPI_8.4
Chr08	phytozomev11	gene	50,737,689	50,740,637	-	Phvul.008G179500	RdPI_8.4



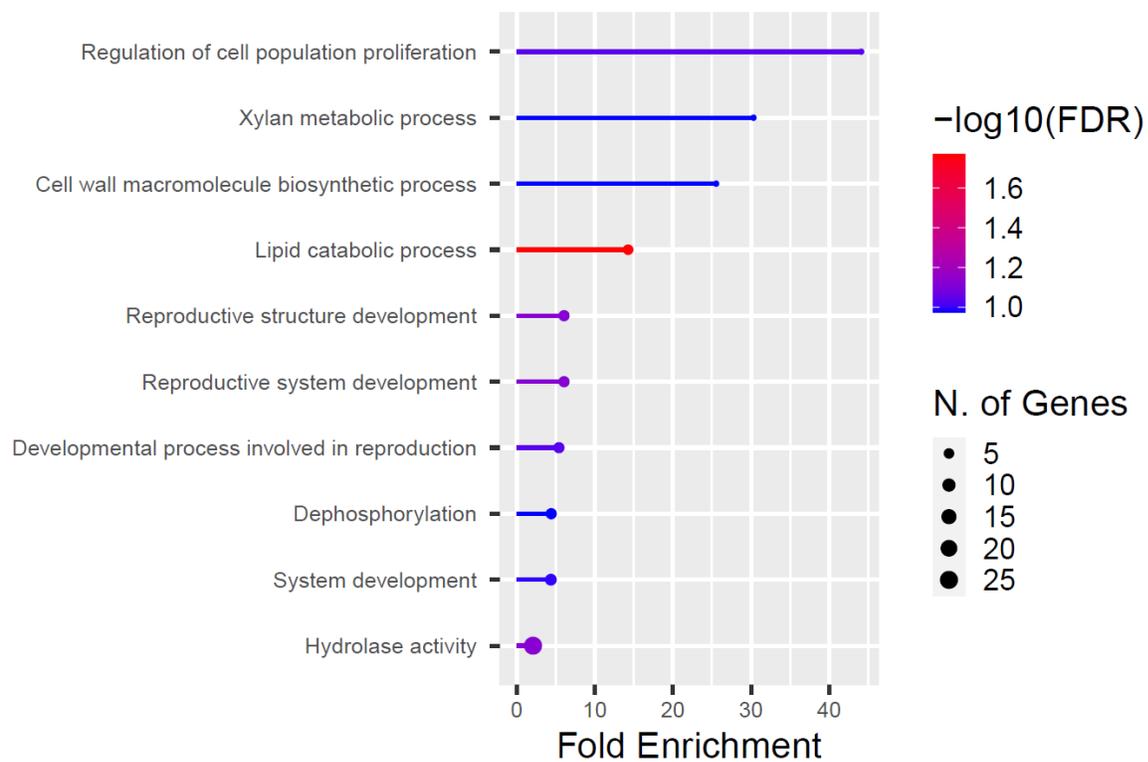
Anexo 11: Análisis de enriquecimiento de términos GO para la variable número de semillas por vaina (NSV).



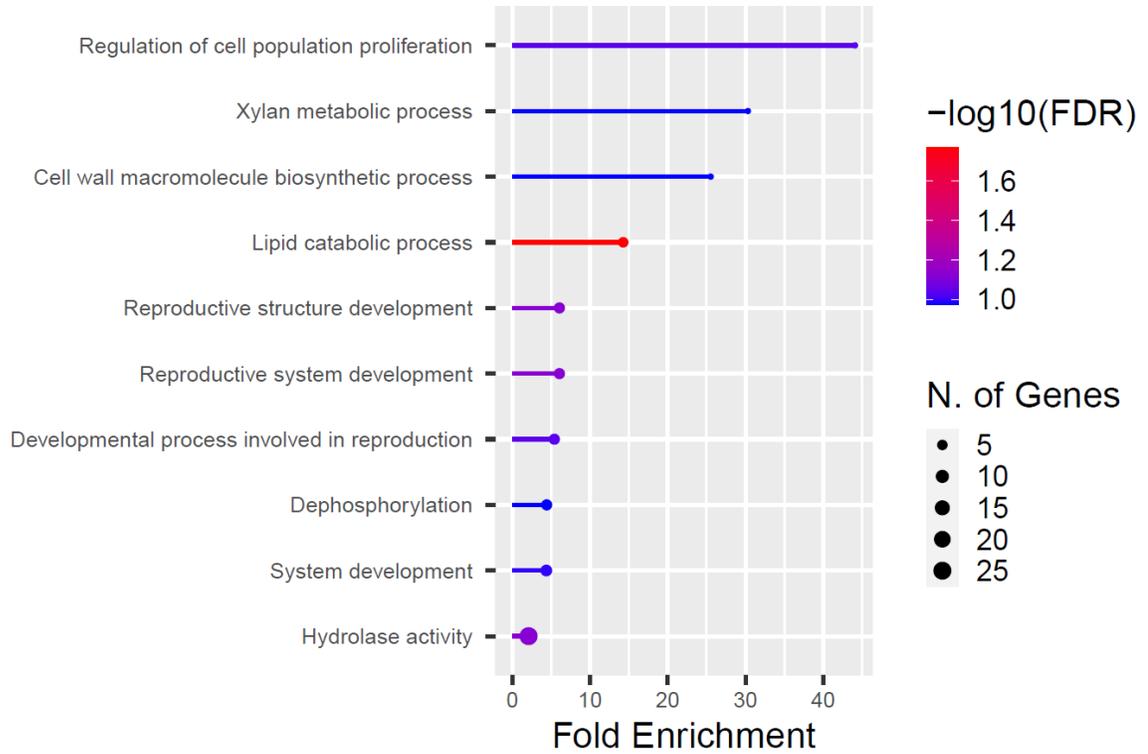
Anexo 12: Análisis de enriquecimiento de términos GO para la variable número de número de semillas por planta (NS).



Anexo 13: Análisis de enriquecimiento de términos GO para la variable peso promedio de semilla (PPS).



Anexo 14: Análisis de enriquecimiento de términos GO para la variable índice de cosecha de vaina (ICV).



Anexo 15: Análisis de enriquecimiento de términos GO para la variable número de vainas vanas por planta (NVV).

