

APTITUD COMBINATORIA Y ACCIÓN GÉNICA DE CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS Y DEL RENDIMIENTO EN FRIJOL COMÚN

COMBINING ABILITY AND GENE ACTION OF MORPHOLOGICAL TRAITS AND SEED YIELD IN COMMON BEAN

María de la Paz Arrieta Montiel^{1*}, José D. Molina Galán¹, Luis M. Serrano Covarrubias² y Jorge A. Acosta Gallegos³

¹ Colegio de Postgraduados, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad. Km. 36.5 Carr. México-Texcoco. C.P. 56230 Montecillo, Estado de México. Tel. 01(595) 952-0200 Fax. 01(595) 952-0262. ² Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Fitotecnia. Km. 38.5 Carr. México-Texcoco. C.P. 56230 Chapingo, Estado de México. Tel. 01(595) 952-1500. ³ Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Campo Experimental Valle de México, Programa de Frijol. Apdo. Postal No. 10, C.P. 56230 Chapingo, Estado de México. Tel. 01(595) 95-4-2964.

* Autor responsable

RESUMEN

En 1992 se evaluaron en condiciones de temporal o seco, con el Método I Modelo II de Griffing, doce poblaciones F₂ de las cruza simples posibles entre cuatro progenitores de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), en dos localidades del Estado de México. Los progenitores fueron: Flor de Mayo Bajío, Flor de Mayo M38, RIZ 30 y A 193. Las poblaciones F₂ y los progenitores se establecieron después del inicio de las lluvias, en el mes de julio, en un diseño de bloques completos al azar con cinco repeticiones. Con la información de ambas localidades se estimó la ACG de los progenitores, así como el tipo de acción génica involucrada en ocho caracteres morfológicos y en el rendimiento de semilla por planta. Los resultados indicaron que para el grosor de hipocótilo, el número de ramas, peso de la semilla y número de granos por vaina, los efectos aditivos fueron los de mayor importancia, mientras que para el número de nudos y vainas por planta, peso de paja y rendimiento de semilla por planta, los efectos mayores correspondieron a desviaciones de dominancia. Los progenitores Flor de Mayo Bajío y Flor de Mayo M38 mostraron altos valores de ACG para grosor de hipocótilo, número de ramas, peso de paja y peso de la semilla. Con base en la complementariedad de características, las mejores cruza serían las de Flor de Mayo Bajío y Flor de Mayo M38 (raza Jalisco) con RIZ 30 (raza Mesoamericana) y A 193 (raza Nueva Granada). Los resultados sobre efectos maternos sólo fueron positivos para A 193 y sugieren la utilización de este genotipo en cruza como progenitor femenino.

Palabras clave: *Phaseolus vulgaris*, mejoramiento genético, aptitud combinatoria general, acción génica.

SUMMARY

In 1992 twelve F₂ populations from all possible crosses among four parental bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes were evaluated under rainfed conditions in two locations in the State of Mexico. Evaluations were carried out following the Method I, Model II of Griffing. Parental bean genotypes were: Flor de Mayo Bajío, Flor de Mayo M38, RIZ 30 and A 193. F₂ populations and parental genotypes were established at the onset of the rainy season in July in a randomized complete block design with five replicates. With the recorded data from both locations the GCA for each of the parental genotypes was calculated, as well as the type of gene action involved in the control of eight morphological traits and seed yield per plant. Results indicated larger additive effects for the hypocotile thickness, number

of branches, seed weight, and number of seeds per pod, whereas deviations from dominance were important for number of nodes and pods per plant, straw weight and seed yield. Parental genotypes Flor de Mayo Bajío and Flor de Mayo M38 displayed highest GCA values for hypocotile thickness, number of branches, straw and seed weight. On the basis of trait complementation, the best crosses with the four parental genotypes studied should be Flor de Mayo Bajío and Flor de Mayo M38 (Jalisco race) crossed to RIZ 30 (Mesoamerican) and A 193 (Nueva Granada). Results on maternal effects were positive only in A 193 and suggested that this genotype should be used in crosses as maternal parent.

Index words: *Phaseolus vulgaris*, plant breeding, general combining ability, gene action.

INTRODUCCIÓN

En los programas de mejoramiento genético, el conocimiento del tipo de acción génica involucrada en la expresión de caracteres agronómicos es necesario para desarrollar nuevas variedades. La caracterización de los progenitores por su aptitud combinatoria general (ACG) permite establecer las estrategias y técnicas adecuadas para estimar parámetros genéticos y el método de mejoramiento genético más adecuado (Hallauer y Miranda, 1981), especialmente en especies autógamas. Este conocimiento permitirá predecir cruza superiores y también seleccionar plantas individuales que combinen las características superiores de los progenitores.

En la planta de frijol (*Phaseolus vulgaris*), caracteres como la altura de planta, longitud, número y grosor de entrenudos, posición de las ramas y morfología de la raíz deben modificarse para mejorar el tipo de planta postrado de las variedades tradicionales y desarrollar plantas de arquitectura erecta (Acquaah *et al.*, 1991; Singh, 1992). Las variedades con plantas erectas serían apropiadas para su explotación tanto en condiciones de riego como de

temporal o seco favorable (Adams, 1982); sin embargo, en el caso de regiones semiáridas, las plantas con hábito indeterminado-postrado muestran mayor adaptación a las condiciones limitantes de humedad características de estas regiones que las variedades erectas (Acosta-Gallegos y Kohashi-Shibata, 1989; Acosta-Gallegos y White, 1995).

En frijol común, se ha demostrado, en ambientes tropicales, que el número de nudos y de hojas, altura de planta y longitud de entrenudos muestran asociación positiva significativa con el número de vainas y semillas, y en consecuencia con el rendimiento, y que debido a su alta heredabilidad y facilidad de identificación, se podrían utilizar en la selección para rendimiento (Singh y Gutiérrez, 1982; Singh, 1992). Ghaderi y Adams (1981) analizaron las medias generacionales de varias cruza y encontraron que la altura de planta y el diámetro del hipocótilo del frijol estuvieron controlados por ambos tipos de acción génica: de dominancia y aditiva. Además, ellos detectaron efectos de dominancia en el número de nudos ubicados en los primeros 15 cm del tallo, mientras que la longitud de vaina y el número de nudos arriba de los 15 cm exhibieron efectos aditivos; los resultados, sin embargo, no fueron similares entre cruza.

Por otra parte, entre once características agronómicas evaluadas en dos localidades de temporal del altiplano semiárido de México, la componente de variación genética sólo fue importante para el número de días a floración y grosor de tallo (Acosta-Gallegos *et al.*, 1988). En Colombia, las características morfológicas relacionadas con la arquitectura erecta de la planta de frijol resultaron inestables (Nienhuis y Singh, 1985). De lo anterior se puede inferir que, con excepción del grosor del tallo o hipocótilo, las características morfológicas de la planta de frijol son muy afectadas por el ambiente y por tanto son de baja heredabilidad.

El objetivo de la presente investigación fue estimar, en condiciones de temporal, los componentes de varianza genética y el tipo de acción génica involucrada en caracteres morfológicos y en el rendimiento de semilla de frijol común, así como caracterizar a cuatro progenitores por su ACG para cada uno de los caracteres.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

Los progenitores utilizados para desarrollar las poblaciones F₂ evaluadas en la presente investigación fueron dos variedades comerciales de frijol del tipo "Flor de Mayo", liberadas por el Programa de Mejoramiento de Frijol del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP) y dos líneas mejoradas del

cuarias (INIFAP) y dos líneas mejoradas del programa de frijol del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) (Cuadro 1). Las variedades comerciales son de hábito de crecimiento indeterminado postrado y fueron desarrolladas para condiciones, tanto de riego como de temporal, en las regiones de El Bajío (Flor de Mayo Bajío) y en el altiplano de México (Flor de Mayo M 38). Las líneas mejoradas provenientes del CIAT (RIZ 30 y A 193) son de hábito indeterminado erecto, la primera con alta capacidad para fijación biológica de nitrógeno y la segunda resistente a la antracnosis (*Colletotrichum lindemuthianum* Sacc. & Magn.). A mediano plazo el objetivo de los cruzamientos fue, además de desarrollar líneas de porte erecto, incorporar a las variedades comerciales las características de alta capacidad de fijación de nitrógeno y resistencia a la antracnosis. Para los fines de esta investigación se consideró a los cuatro progenitores como genotipos homogóticos.

Cuadro 1. Características agronómicas de los cuatro genotipos de frijol utilizados como progenitores de las poblaciones F₂.

| Genotipo | Grado de mejoramiento | Raza ¹ | Hábito ² | Origen ³ | Características sobresalientes |
|--------------------|-----------------------|-------------------|---------------------|---------------------|--------------------------------|
| Flor de Mayo Bajío | Variedad | Jalisco | III | INIFAP | Precoz y calidad |
| Flor de Mayo M38 | Variedad | Jalisco | III | INIFAP | Alto rendimiento |
| RIZ 30 | Línea | Meso América | II | CIAT | Fijación de N ₂ |
| A 193 | Línea | Nucva Granada | II | CIAT | Resistente a antracnosis |

¹ (Singh *et al.*, 1991):

² II y III = Hábito de crecimiento indeterminado erecto y postrado, respectivamente (Singh, 1982).

³ INIFAP = Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, México; CIAT = Centro Internacional de Agricultura Tropical, Colombia.

Durante 1991, en Pabellón, Aguascalientes, se realizó el cruzamiento de los cuatro progenitores en todas las combinaciones posibles, de las cuales se obtuvieron seis cruza directas y sus recíprocas. En el invierno de 1991-92 las F₁ junto con los progenitores se sembraron en Los Mochis, Sin. para verificar la hibridación y obtener la semilla de la generación F₂, la cual fue cosechada en masa. En el presente estudio se utilizó la semilla F₂ de las cruza.

Localidades de prueba y diseño experimental

Los progenitores y las poblaciones F₂ se establecieron en condiciones de temporal durante 1992 en Tecamac y en Chapingo, Edo. de México. La siembra se realizó el 20 de julio en Chapingo y el 25 de julio en Tecamac. Para la distribución de los tratamientos se utilizó un diseño en bloques completos al azar con cinco repeticiones. La parcela experimental estuvo formada por dos surcos centrales de material experimental y dos surcos de bordo de la variedad

Bayo Mecentral. La densidad de población fue de 120 000 plantas/ha. Se fertilizó al momento de la siembra con la dosis 40-40-00 de NPK y durante el ciclo del cultivo se dieron dos cultivos mecánicos y una limpia con azadón.

Características cuantificadas

En postcosecha, en 40 plantas F₂ de cada parcela y en 20 plantas por progenitor se evaluaron las siguientes características: grosor de hipocótilo (GH), número de nudos (NT), de ramas (NR) y de vainas por planta (NV), peso de paja (PP) y rendimiento de semilla (RS) por planta, peso de 100 semillas (PCS) y número de semillas por vaina (NSV).

Análisis dialélico

Para este análisis se utilizó el Método I Modelo II de Griffing (1956) que incluye a los progenitores y a las cruza posibles en ambos sentidos, para tener así p² tratamientos. Para estimar los cuadrados medios para las fuentes de variación del modelo que incluye localidades, se modificó el programa de cómputo desarrollado por Martínez (1983) para el Método I Modelo II de Griffing mediante el paquete estadístico SAS (Cuadro 2).

Para calcular los componentes de varianza de aptitud combinatoria general (σ^2_g), aptitud combinatoria específica (σ^2_s), efectos maternos (σ^2_m) y recíprocos (σ^2_r), así como los de sus interacciones con localidades, se utilizó la aproximación de Satterthwaite (1946) cuando las pruebas no son directas. Se supuso ausencia de epistasis para estimar la varianza genética aditiva (σ^2_A) y la varianza genética de dominancia (σ^2_D) (Cockerham, 1954; Kempthorne, 1956; Kempthorne y Curnow, 1961). Los progenitores se

consideraron homocigóticos y, por tanto, a la endogamia se le dio el valor de 1.0 (F_p=1); además, como en la evaluación se utilizó la semilla de la generación F₂, la estimación de la varianza de dominancia se modificó de acuerdo con las fórmulas desarrolladas por Molina (1993) para progenies autofecundadas a partir de progenitores endogámicos (F_p=1).

Los estimadores de los efectos de aptitud combinatoria general (g_i) de cada progenitor se calcularon para cada carácter mediante la siguiente expresión: $g_i = G_i/2r (2q+p-2) - 2Y_{...}/2rp(q+p-2)$ i = 1, 2, 3, 4; donde G_i es el efecto genético de cada progenitor para la característica en cuestión, r son las repeticiones, p y q son los progenitores, Y... la media general. El primer término de la ecuación se generó en la salida proporcionada por el programa SAS utilizado para el análisis dialélico, mientras que el segundo correspondió a la media general que incluye localidades, por lo que $\sum g_i = 0$. Los estimadores de los efectos maternos (m_i) se obtuvieron en forma directa de la salida del análisis dialélico y se calcularon con la ecuación: $m_i = H_i/2rp$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Análisis dialélico

Los cuadrados medios para la ACG resultaron de mayor magnitud que los cuadrados medios para la ACE para todos los caracteres (Cuadro 3), lo que sugiere que la mayor proporción de la variabilidad genética observada estuvo asociada con efectos aditivos, aunque también hubo efectos de dominancia. La ACG mostró alta significancia (P<0.01) para el grosor de hipocotilo, peso de cien semillas y número de semillas por vaina; mientras que para el número de nudos totales, número de ramas y peso de paja,

Cuadro 2. Análisis de varianza del diseño dialélico, Método I Modelo II de Griffing que incluye localidades.

| Fuente | GL | CM | Esperanzas de los cuadrados medios |
|--------------|---------------------|-----|---|
| Localidad | l-1 | | |
| Rep./Loc. | l (r-1) | | |
| Cruza | c-1 | | |
| ACG | p-1 | M1 | $\sigma^2_e + 2r ((p-2-p+1)/p^2) \sigma^2_{sl} + 2r((p-2-p+1)/p^2) 1\sigma^2_s + 2rp\sigma^2_{gl} + 2rpl\sigma^2_g$ |
| ACE | p (p-1)/2 | M2 | $\sigma^2_e + 2r ((p-2-p+1)/p^2) \sigma^2_{sl} + 2r((p-2-p+1)/p^2) 1\sigma^2_s$ |
| EM | p-1 | M3 | $\sigma^2_e + 2r2rl + 2rl\sigma^2_r + 2rp\sigma^2_{2ml} + 2rpl\sigma^2_{2m}$ |
| ER | (p-1) (p-2)/2 | M4 | $\sigma^2_e + 2r2rl + 2rl\sigma^2_r$ |
| Cruza x Loc. | (c-1) (l-1) | M5 | $\sigma^2_e + r\sigma^2_{cl}$ |
| ACG x Loc. | (p-1) (l-1) | M6 | $\sigma^2_e + 2r ((p-2-p+1)/p^2) \sigma^2_{sl} + 2r\sigma^2_{gl}$ |
| ACE x Loc. | P (p-1) (l-1)/2 | M7 | $\sigma^2_e + 2r ((p-2-p+1)/p^2) \sigma^2_{sl}$ |
| EM x Loc. | (p-1) (l-1) | M8 | $\sigma^2_e + 2r2rl + 2rp\sigma^2_{2ml}$ |
| ER x Loc. | (p-1) (p-2) (l-1)/2 | M9 | $\sigma^2_e + 2r2rl$ |
| Error | l (c-1) (r-1) | M10 | σ^2_e |
| Total | lcr-1 | | |

ACG = Aptitud combinatoria general; ACE = Aptitud combinatoria específica; EM = Efecto materno, ER = Efecto recíproco; GL = grados de libertad. σ^2_e = Varianza del error; σ^2_g = Varianza de la ACG; σ^2_s = Varianza de la ACE; σ^2_m = Varianza de los efectos maternos; σ^2_r = Varianza de los efectos recíprocos.

Cuadro 3. Cuadrados medios del análisis dialélico general de ocho caracteres de frijol bajo condiciones de temporal en dos localidades.

| Fuente | GL | Característica | | | | | | | |
|--------------|-----|----------------|---------|--------|---------|----------|-----------|-----------|---------|
| | | GH | NT | NR | NV | PP | RS | PCS | NSV |
| Cruza | 15 | 2.22** | 58.85** | 0.33** | 60.36* | 110.60** | 32.94** | 251.50** | 2.97** |
| ACG | 3 | 9.19** | 201.35* | 1.01* | 147.36 | 327.00* | 79.44 | 1094.35** | 14.07** |
| ACE | 6 | 0.47** | 34.01* | 0.20 | 61.35** | 59.41** | 30.44** | 47.78** | 0.12 |
| EM | 3 | 0.88 | 10.14 | 0.078 | 11.76 | 85.83 | 13.59 | 38.80 | 0.38 |
| ER | 3 | 0.10 | 14.73 | 0.14 | 19.95** | 21.32* | 10.81 | 28.61* | 0.19 |
| Cruza x Loc. | 15 | 0.11 | 21.35 | 0.14 | 16.54** | 8.06 | 15.49** | 10.73** | 0.19 |
| ACG x Loc. | 3 | 0.10 | 34.25 | 0.12 | 60.22** | 15.88 | 45973.00* | 23.57* | 0.20 |
| ACE x Loc. | 6 | 0.16 | 10.75 | 0.20 | 4.55 | 7.88 | 5.41 | 4.48 | 0.13 |
| EM x Loc. | 3 | 0.05 | 33.94 | 0.21 | 9.97 | 6.01 | 15.67 | 7.77 | 0.28 |
| ER x Loc. | 3 | 0.10 | 17.10 | 0.04 | 41.2** | 2.63 | 19.49** | 13.38* | 0.22 |
| Error | 120 | 0.08 | 12.48 | 0.10 | 2.48 | 7.55 | 4.64 | 4.89 | 0.16 |

* Significativo (P = 0.05); ** Significativo (p=0.01), GL = grados de libertad

GH= Grosor del hipocótilo; NT= Núm. nudos; NR= Núm. ramas; NV= Núm.vainas; PP= Peso de paja; RS= Rendimiento de semilla; PCS= Peso 100 semillas; NSV= Semillas por vaina; ACG = Aptitud combinatoria general; ACE = Aptitud combinatoria específica; EM = Efecto materno; ER = Efecto recíproco.

las diferencias fueron significativas (P<0.05). Para la ACE se registraron efectos altamente significativos (P<0.01) en el grosor del hipocotilo, número de vainas, peso de paja, rendimiento y peso de cien semillas, lo que indica un control genético de varianza no aditiva. La ACE para el número de nudos totales por planta fue significativa (P<0.05).

El efecto materno no resultó significativo en caso alguno, mientras que el efecto recíproco sólo fue significativo (P<0.05) en el número de vainas, peso de paja y peso de cien semillas. La interacción de los efectos maternos (EM) por localidad, así como la interacción ACE x Loc, no resultaron significativos en ninguno de los caracteres estudiados. La interacción de efecto recíproco (ER) por localidad sólo mostró efectos altamente significativos (P<0.01) para el número de vainas y rendimiento por planta y significativos (P<0.05) para peso de cien semillas. Estos resultados indican que, al igual que los efectos aditivos, los efectos recíprocos de los caracteres mencionados son altamente influenciados por el ambiente. A pesar de la significancia de algunas interacciones, su contribución a la variación fenotípica observada para las diferentes características resultó pequeña en comparación con la contribución de los efectos de la ACG (Cuadro 3).

Componentes de varianza

La varianza de la ACG (σ^2_g) resultó altamente significativa (P<0.01) para el grosor del hipocótilo y peso de 100 semillas y significativa (P<0.05) para el peso de paja y número de semillas por vaina (Cuadro 4). La varianza de la ACE (σ^2_s) resultó altamente significativa (P<0.01) para número de vainas y peso de cien semillas y sólo fue significativa (P<0.05) para el rendimiento y peso de paja. Lo anterior sugiere que la selección con base en el rendimiento *per se* deberá llevarse a cabo en líneas avanzadas, cuando los efectos no aditivos ya no sean importantes. Rodrí-

guez y Kuruvadi (1990) obtuvieron resultados similares en frijol de riego de un dialélico con seis progenitores y sus 15 híbridos. La componente de la interacción de ACG por localidad (σ^2_{gxl}) resultó altamente significativa (P<0.01) para el número de vainas y significativa (P<0.05) para el rendimiento por planta y peso de cien semillas. Por otro lado, la componente de la interacción de ACE por localidad (σ^2_{sxl}) en ninguno de los caracteres estudiados mostró efectos significativos (Cuadro 5).

Los componentes de varianza de los efectos maternos (σ^2_m) y del efecto recíproco (σ^2_r) no mostraron efectos significativos en ninguno de los caracteres cuantificados. Lo mismo ocurrió para la interacción del efecto materno por localidad (σ^2_{mxl}). Sin embargo, la componente de la interacción del efecto recíproco (σ^2_{rxl}) resultó altamente significativa (P<0.01) para número de vainas y rendimiento y significativa (P<0.05) para peso de cien semillas.

Con base en los resultados de la varianza de la ACG (σ^2_g), las características que podrían responder a la selección desde generaciones tempranas son el grosor del hipocótilo, peso de la semilla y número de semillas por vaina (Singh, 1992; Acosta-Gallegos *et al.*, 1988; Dickson, 1967; Robinson y Cockerham, 1965).

Acción génica involucrada en la expresión de los caracteres

La varianza aditiva (σ^2_A) resultó mayor que la varianza de dominancia (σ^2_D) en los caracteres de grosor de hipocótilo, número de ramas, peso del grano y número de granos por vaina. Por el contrario, la σ^2_D resultó mayor que la σ^2_A en los caracteres nudos totales, número de vainas, peso de paja y rendimiento (Cuadro 4), lo cual significa que la

Cuadro 4. Componentes de varianza de ACG (σ^2_g), ACE (σ^2_a), aditiva (σ^2_A), de dominancia (σ^2_D), fenotípica (σ^2_p), y heredabilidad (h^2 , H^2) de ocho caracteres en poblaciones segregantes F_2 de frijol de temporal establecidas en dos localidades del Estado de México.

| Comp. | Característica | | | | | | | |
|--------------|----------------|--------|--------|---------|--------|--------|----------|--------|
| | GH | NT | NR | NV | PP | RS | PCS | NSV |
| σ^2_g | 0.110** | 1.798 | 0.011 | 0.379 | 3.245* | 0.105 | 12.840** | 0.174* |
| σ^2_s | 0.019 | 1.431 | -0.000 | 3.496** | 3.171* | 1.540* | 2.664** | -0.002 |
| σ^2_m | 0.010 | -0.268 | -0.003 | 0.287 | 0.764 | 0.082 | 0.197 | 0.002 |
| σ^2_r | 0.000 | -0.118 | 0.005 | -1.060 | 0.934 | -0.434 | 0.761 | -0.002 |
| σ^2_A | 0.219 | 3.596 | 0.022 | 0.758 | 6.490 | 0.211 | 25.687 | 0.347 |
| σ^2_D | 0.076 | 5.726 | -0.000 | 13.984 | 12.685 | 6.162 | 10.656 | -0.007 |
| σ^2_p | 0.352 | 18.140 | 0.132 | 10.983 | 19.507 | 8.623 | 35.539 | 0.515 |
| h^2 (%) | 62.300 | 19.820 | 16.750 | 6.900 | 33.270 | 2.450 | 72.280 | 67.420 |
| H^2 (%) | 76.660 | 42.760 | 17.680 | 85.600 | 71.750 | 57.850 | 88.130 | 67.400 |

GH= Grosor del hipocótilo; NT= Núm. nudos; NR= Núm. ramas; NV= Núm. vainas; PP= Peso de paja; RS= Rendimiento de semilla; PCS= Peso 100 semillas; NSV= Semillas por vaina.

selección con base en éstas últimas características deberá posponerse a generaciones avanzadas.

Respecto a las interacciones con las localidades (Cuadro 5), la σ^2_{Axl} fue mayor que la σ^2_{Dxl} en número de nudos, número de vainas, peso de paja, rendimiento, peso de 100 semillas y número de semillas por vaina. Se encontró una relación inversa entre estos componentes de varianza para el grosor del hipocótilo y número de ramas. Esto indica que en la mayoría de las características estudiadas, los efectos aditivos son más inestables a través de las localidades que las desviaciones de dominancia y reafirma que la selección basada en estos efectos se debe posponer a generaciones avanzadas.

En las características grosor del hipocótilo, número de ramas, peso de 100 semillas y número de semillas por vaina, los efectos aditivos fueron los de mayor importancia, por lo que serían los caracteres que mejor responderían a la selección. En cambio, para los caracteres nudos totales, número de vainas, peso de paja y rendimiento, las desviaciones de dominancia fueron más importantes, y éstas podrían aprovecharse en la planeación de cruzamientos entre progenitores complementarios y retardar la selección con base en estos caracteres a generaciones avanzadas. Resultados similares en cuanto a rendimiento y sus componentes fueron reportados por Rodríguez y Kuruvadi (1990), Ayele (1994) y Singh *et al.* (1999).

tados similares en cuanto a rendimiento y sus componentes fueron reportados por Rodríguez y Kuruvadi (1990), Ayele (1994) y Singh *et al.* (1999).

La consistencia que se observó en la significancia de la interacción ACG x LOC (σ^2_{gxl}) para las características número de vainas y rendimiento, confirma lo arriba mencionado, en el sentido de que los efectos aditivos que controlan estos caracteres son afectados por el ambiente. Lo anterior sugiere la naturaleza poligénica de esas características y la dificultad para incrementar los rendimientos utilizando como criterio de selección al rendimiento *per se* en generaciones tempranas y con información de una o pocas localidades. El valor de una localidad en pruebas de rendimiento y la frecuencia y naturaleza de las interacciones debe ser respaldado con datos a través de años (Baker, 1988).

Por otra parte, también se observaron efectos significativos en el componente de varianza de la interacción rxl para las características número de vainas, rendimiento y peso de 100 semillas (Cuadro 5), lo que sugiere que los efectos recíprocos de éstas mostraron variación entre localidades. Sin embargo, como se mencionó, la contribución

Cuadro 5. Componentes de varianza de la interacción con localidades de los efectos de ACG, ACE, ER, EM, aditivos y de dominancia para ocho caracteres en frijol de temporal.

| Comp. | Característica | | | | | | | |
|------------------|----------------|---------|---------|----------|---------|----------|---------|---------|
| | GH | NT | NR | NV | PP | RS | PCS | NSV |
| σ^2_{gxl} | 0.0016 | 0.5875 | -0.0020 | 1.3918** | 0.1999 | 1.0141* | 0.4772* | 0.0016 |
| σ^2_{sxl} | 0.0103 | -0.2129 | 0.0125 | 0.2544 | 0.0406 | 0.0941 | -0.0486 | -0.0028 |
| σ^2_{mxl} | 0.0013 | 0.4210 | 0.0044 | -0.7797 | 0.0845 | -0.0954 | -0.1402 | 0.0013 |
| σ^2_{rxl} | 0.0025 | 0.4620 | -0.0066 | 3.8770** | -0.4921 | 1.4844** | 0.8486* | 0.0067 |
| σ^2_{Axl} | 0.0032 | 1.1750 | -0.0040 | 2.7836 | 0.3998 | 2.0282 | 0.9545 | 0.0034 |
| σ^2_{Dxl} | 0.0412 | -0.8517 | 0.0498 | 1.0176 | 0.1626 | 0.3764 | -0.1946 | -0.0112 |

* Significancia (P=0.05), **Significancia (P=0.01).

GH= Grosor del hipocótilo; NT= Núm. nudos; NR= Núm. ramas; NV= Núm. vainas; PP= Peso de paja; RS= Rendimiento de semilla; PCS= Peso 100 semillas; NGV= Semillas por vaina.

de esos efectos fue mínima en comparación con los efectos de ACG, sobre todo para el peso de 100 semillas (Cuadro 3).

En relación con los coeficientes de variación genética aditiva (CVA) y de dominancia (CVD), se observó que para grosor del hipocótilo, número de ramas, peso del grano y número de granos por vaina, el CVA fue mayor que el CVD, lo que confirma la importancia de los efectos aditivos para estos caracteres (Cuadro 6). Un aspecto importante de estos dos coeficientes es que son comparables entre caracteres y con ellos se puede predecir el éxito esperado en la selección. Así, los caracteres peso de paja, peso de 100 semillas y número de semillas por vaina mostraron alta variabilidad genético-aditiva; el grosor del hipocótilo, nudos totales y número de vainas, mostraron variabilidad intermedia, y el número de ramas y rendimiento mostraron la mínima variabilidad.

Cuadro 6. Relación σ^2_A/σ^2_D y coeficientes de variación genética aditiva (CVA) y de variación genética de dominancia (CVD) para ocho caracteres de frijol de temporal.

| Comp. | GH | NT | NR | NV | PP | RS | PCS | NSV |
|-------------------------|--------|--------|--------|--------|-------|--------|--------|-------|
| σ^2_A/σ^2_D | 2.884 | 0.628 | 225.36 | 0.054 | 0.512 | 0.034 | 2.411 | 5127i |
| | i | | | | | | | |
| CVA (%) | 8.03 | 6.06 | 3.61 | 5.07 | 16.42 | 3.08 | 19.14 | 16.82 |
| CVD (%) | 4.73 | 7.65 | 0.241i | 21.76 | 22.96 | 16.64 | 12.33 | 2.34i |
| Media | 5.8332 | 31.291 | 4.13 | 17.184 | 15.51 | 14.917 | 26.481 | 3.504 |

i = valores negativos de σ^2_D

GH= Grosor del hipocotilo; NT= Núm. nudos; NR= Núm. ramas; NV= Núm. vainas; PP= Peso de paja; RS= Rendimiento de semilla; PCS= Peso 100 semillas; NSV= Semillas por vaina.

ACG y Efectos maternos (EM)

Al tomar en cuenta la ACG de los progenitores (Cuadro 7), se puede inferir que la cruza entre A 193 X RIZ 30 es una buena opción para incrementar el grosor de hipocótilo y así obtener de manera indirecta segregantes con arquitectura erecta (Acquaah *et al.*, 1991). Sin embargo, ambos genotipos mostraron los menores efectos de ACG para el rendimiento y sus componentes. Por lo general, las plantas de arquitectura erecta y grano grande, como A 193, no poseen alto potencial de rendimiento (White y González, 1990), por lo que este tipo de plantas deben sembrarse en altas densidades y de preferencia bajo condiciones de riego para producir altos rendimientos. Entre las ventajas de las plantas erectas se puede mencionar que facilitan el riego y la cosecha; además, la calidad de la semilla tendrá menor riesgo de deteriorarse, pues las vainas no están en contacto con el suelo. Una mejor combinación, complementaria, resultaría entre Flor de Mayo Bajío con A 193, pues el primero mostró los valores mayores de ACG para el número de vainas y rendimiento, mientras que A 193 obtuvo altos valores de ACG para el grosor del hipocótilo, número de ramas, peso de paja y

peso de cien semillas. De esta manera, se podrían obtener segregantes con arquitectura semierecta y buen potencial de rendimiento. Resultados similares podrían obtenerse con las cruza entre RIZ 30 con Flor Mayo Bajío y A193 con Flor de Mayo M38. Estas combinaciones sugieren que la diversidad genética y complementaridad de los progenitores es importante en el mejoramiento para la obtención de líneas puras. Singh *et al.* (1999) sugieren que para mejorar el rendimiento del frijol se deben desarrollar poblaciones derivadas de cruza interracial y entre acervos genéticos, como las que se utilizaron en la presente investigación.

Cuadro 7. Efectos de ACG de ocho caracteres de frijol en cuatro progenitores evaluados bajo condiciones de temporal en dos localidades, 1992.

| Carácter | Progenitor | | | | Diferencia Crítica |
|----------|------------|--------|--------|--------|--------------------|
| | FMB | FM M38 | RIZ 30 | A 193 | |
| GH | -0.413 | -0.113 | 0.347 | 0.187 | 0.192 |
| NT | 1.989 | -0.921 | -1.571 | 0.509 | 2.45 |
| NR | 0.005 | 0.054 | 0.106 | -0.154 | 0.222 |
| NV | 1.786 | 0.196 | -1.374 | -0.614 | 1.091 |
| PP | -2.420 | -0.090 | -0.030 | 2.530 | 1.904 |
| RG | 1.012 | 0.666 | -1.043 | -0.649 | 1.493 |
| PCG | 0.055 | 0.123 | -3.223 | 5.303 | 1.533 |
| NGV | 0.055 | 0.123 | 0.408 | -0.586 | 0.275 |

GH= Grosor del hipocótilo; NT= Núm. nudos; NR= Núm. ramas; NV= Núm. vainas; PP= Peso de paja; RG= Peso de grano; PCS= Peso 100 semillas; NGV= Semillas por vaina; FMB = Flor de Mayo Bajío.

En lo que se refiere a los efectos maternos (EM), los progenitores Flor de Mayo Bajío y RIZ 30 mostraron efectos negativos para todos los caracteres, con excepción de un pequeño efecto positivo para número de semillas por vaina para el progenitor Flor de Mayo Bajío (Cuadro 8).

Cuadro 8. Efectos maternos para ocho caracteres de frijol en cuatro progenitores evaluados en temporal en dos localidades durante 1992.

| Carácter | Progenitor | | | |
|----------|------------|----------|----------|---------|
| | FMB | FM M38 | RIZ 30 | A 193 |
| GH | -0.1035 | 0.0390 | -0.6460 | 0.1290 |
| NT | -0.229 | 0.019 | -0.286 | 0.496 |
| NR | -0.0130 | 0.0430 | -0.0300 | 0.0009 |
| NV | -0.1767 | -0.0350 | -0.0330 | 0.5450 |
| PP | -0.6660 | -0.1795 | -0.6690 | 1.5149 |
| RS | -0.0597 | 0.3969 | -0.5504 | 0.2132 |
| PCS | -0.57760 | -0.33720 | -0.08537 | 1.00025 |
| NGV | 0.0030 | 0.0971 | -0.0490 | -0.0510 |

GH= Grosor del hipocótilo; NT= Núm. nudos; NR= Núm. ramas; NV= Núm. vainas; PP= Peso de paja; RS= Rendimiento de semilla; PCS= Peso 100 semillas; NGV= Semillas por vaina; FMB = Flor de Mayo Bajío; FM M38 = Flor de Mayo M38.

Por otra parte, A 193 mostró efectos maternos (EM) positivos para todos los caracteres, con excepción del número de semillas por vaina. Los resultados anteriores probablemente fueron influenciados por el tamaño original de la semilla de los progenitores, los primeros de

semilla pequeña y A 193 de semilla grande. Lo anterior se confirmó con los valores provenientes de las cruzas donde A 193 intervino como progenitor femenino, que fueron altos para la mayoría de las características estudiadas (datos no presentados). La variedad Flor de Mayo M38 presentó efectos maternos negativos en número de vainas, peso de paja y peso del grano y efectos positivos para los demás caracteres.

CONCLUSIONES

El grosor del hipocótilo, asociado positivamente con la arquitectura erecta de la planta, es el carácter que por el tipo de acción génica y alta heredabilidad, tendría mayor respuesta a la selección desde generaciones tempranas. En cuanto a los caracteres número de vainas, peso de paja y rendimiento por planta, es conveniente posponer la selección a generaciones avanzadas, ya que mostraron fuertes efectos de desviaciones de dominancia e interacciones significativas con las localidades de prueba. Al tomar en cuenta los efectos de ACG de los progenitores, al cruzar Flor de Mayo Bajío o Flor de Mayo M38 (raza Jalisco) con A 193 (raza Nueva Granada) o RIZ 30 (raza Mesoamericana), se lograrían combinaciones complementarias para obtener segregantes con arquitectura semierecta y alto rendimiento bajo temporal. Los primeros mostraron los valores más altos de ACG para rendimiento y número de vainas, en tanto que los segundos tuvieron los valores más altos de ACG para grosor de hipocótilo, número de ramas, peso de paja y peso de cien semillas. La línea A 193 mostró efectos maternos positivos para la mayoría de las características estudiadas y podría utilizarse en cruzas como progenitor femenino.

AGRADECIMIENTOS

Proyecto financiado por el Programa Nacional de Frijol del INIFAP-SAGARPA.

BIBLIOGRAFÍA

- Acosta-Gallegos J A, R Ochoa M, I Sánchez V (1988) Efecto del genotipo y del ambiente sobre algunas características del frijol *Phaseolus vulgaris* L. bajo condiciones de temporal. *Agric. Téc. Méx.* 14:83-96.
- Acosta-Gallegos J A, J Kohashi-Shibata (1989) Effect of water stress on growth and yield of indeterminate common bean. *Field Crops Res.* 20:81-93.
- Acosta-Gallegos J A, J W White (1995) Phenological plasticity as an adaptation by common bean to rainfed environments. *Crop Sci.* 35:199-204.
- Acquaah G, M W Adams, J D Kelly (1991) Identification of effective indicators of erect plant architecture in dry bean. *Crop Sci.* 31:261-264.
- Adams M W (1982) Plant architecture and yield breeding. *Iowa State J. Res.* 56:225-254
- Ayele M (1994) Diallel analysis for yield and yield components in haricot bean, *Phaseolus vulgaris*. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 37:159-160.
- Baker R J (1988) Analysis of genotype-environmental interactions in crops. *Animal and Plant Sciences* 1:1-4.
- Cockerham C C (1954) An extension of the concept of partitioning hereditary variance for analysis of variances among relatives when epistasis is present. *Genetics* 39:859-882.
- Dickson M H (1967) Diallel analysis of the genetic variation in some quantitative traits in dry beans. *J. Agric. Res.* 16:223-231.
- Ghaderi A, M W Adams (1981) Preliminary studies on the inheritance of structural components of plant architecture in dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 124:35-38.
- Griffing B (1956) Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9:463-493.
- Hallauer R, J B Miranda Fo (1981) *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press. 468 p.
- Kempthorne O (1956) The theory of the diallel cross. *Genetics* 41:451-459.
- Kempthorne O, W Curnow (1961) The partial diallel cross. *Biometrics* 17:229-250.
- Martínez G A (1983) *Diseño y Análisis de Experimentos de Cruzas Dialélicas*. CEC-CP. Chapingo, México. 252 p.
- Molina G J D (1993) Varianza entre familias de HC y MH en generaciones avanzadas de autofecundación y su uso en los diseños de apareamiento. I. Progenitores homocigóticos. *Agrociencia Serie Fitociencia* 4:114-119.
- Nienhuis J, S P Singh (1985) Effects of location and plant density on yield and architectural traits in dry beans. *Crop Sci.* 25:579-584.
- Robinson H F, C C Cockerham (1965) Estimación y significado de los parámetros genéticos. *Fitotecnia Latinoamericana* 2:23-37.
- Rodríguez F G, S Kuruvadi (1990) Aptitud combinatoria general y específica para diferentes características cuantitativas en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). *Turrialba* 40(3):346-352
- Satterthwaite F E (1946) An approximate distribution of estimates of variance components. *Biometrics* 2:110-114.
- Singh S P (1982) A key for identification of different growth habits of *Phaseolus vulgaris* L. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 25:92-95.
- Singh S P (1992) Common bean improvement in the tropics. *Plant Breeding Reviews* 10:199-269.
- Singh S P, J A Gutiérrez (1982) Source of some architectural traits in dry bush beans *Phaseolus vulgaris* L. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 25:6-8.
- Singh S P, P Gepts, D G Debouck (1991) Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Econ. Bot.* 45:379-396.
- Singh S P, H Teran C, G Muñoz, J C Takegami (1999) Two cycles of recurrent selection for seed yield in common bean. *Crop Sci.* 39:391-397.
- White J W, A González (1990) Characterization of the negative association between seed yield and seed size among genotypes of common bean. *Field Crops Res.* 23:159-175.