

Herencia y relación de la reacción a la bacteriosis común y días a floración en habichuelas (*Phaseolus vulgaris* L.)^{1,2}

Eladio Arnaud-Santana³ y Dermot P. Coyne¹

J. Agric. Univ. P.R. 80(3):95-109 (1996)

RESUMEN

Se estudió la herencia del número de días a la primera flor y la reacción a la bacteriosis común usando padres y generaciones F₂ derivadas de los cruces 'Constanza' × GN 'Tara' e 'Iguaçu' × PI207262. Un gen mayor determinó el número de días a floración en ambos cruces, en Scottsbluff, NE, en 1983 y en Lincoln, NE, en 1984. La floración tardía fue dominante en el primer cruce, mientras la floración temprana fue dominante en el segundo cruce. La misma población F₂ del segundo cruce sembrada en Lincoln, en 1983, exhibió una distribución continua para el mismo carácter. Se estimó una heredabilidad en el "sentido estrecho" de 22% para el tiempo a floración. Los padres y sus progenies se inocularon, con tres aislamientos de *Xanthomonas campestris* pv *phaseoli*. En ambos cruces la reacción al patógeno se heredó cuantitativamente. Se observaron dominancias altas y moderadas para susceptibilidad en las dos poblaciones. Se estimaron valores de heredabilidad en el "sentido estrecho" de 11 y 10% en el cruce Iguaçu × PI207262 para dos de los aislamientos bacterianos. Se observó una asociación significativa positiva entre la reacción al patógeno y el número de días a floración en el cruce Constanza × GN Tara.

ABSTRACT

Inheritance and relationship of the reaction to common bacterial blight and number of days to flowering in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.)

The inheritance of number of days to first flower and the reaction to *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* (*Xcp*) were studied using *Phaseolus vul-*

¹Manuscrito sometido a la junta editorial el 14 de julio de 1994.

²Publicado como "Paper No. 10738, Journal Series, Nebraska Agricultural Research Division (ARD), University of Nebraska, Lincoln, NE 68583". La investigación se condujo bajo el Proyecto Título XII Habichuela/Cowpea, Universidad de Nebraska; Universidad de Puerto Rico, Mayagüez, P.R.; y en la República Dominicana bajo el contrato DAN 1310-G-SS-6008-00 de la Agencia para el Desarrollo Internacional (U.S. AID) y bajo los Proyectos 20-036 y 20-042, ARD, de la Universidad de Nebraska. Los autores desean agradecer a todo el personal técnico y de apoyo que laboró en el Proyecto de Título XII en la Universidad de Nebraska en Lincoln mientras se realizaron estos experimentos, especialmente a Dr. Anne K. Vidaver. También agradecemos el apoyo económico aportado por el US-AID DAN 1310-G-SS-6008-00.

³Investigador principal, Proyecto Título XII en la República Dominicana, Apartado #145, Centro de Investigación Agrícola del Suroeste-CIAS-, San Juan de la Maguana, República Dominicana.

¹Investigador principal, Proyecto Título XII en la Universidad de Nebraska, Estados Unidos, 377 Plant Sciences Hall, East Campus, University of Nebraska, Lincoln, NE 68583-0724.

garis parents and F₂ 'Constanza' × GN 'Tara' and 'Iguaçu' × PI207262. Late flowering was determined by a single major dominant gene in the first cross whereas earliness was dominant in the second cross. The same F₂ population of the second cross planted at Lincoln, NE, in 1983 exhibited a continuous distribution for this trait. A narrow sense heritability of 22% for the days to flowering was estimated. The parents and their progenies were inoculated with three *Xcp* isolates. The reaction to *Xcp* was quantitatively inherited. Narrow sense heritability values of 11 and 10% for the disease reactions were estimated for two isolates in the cross Iguaçu × PI207262. A significant positive association was observed between the above traits in the cross Constanza × GN Tara.

Key words: *Phaseolus vulgaris*, *Xanthomonas campestris*, beans, bacterial blight, days to flowering

INTRODUCCIÓN

La habichuela (*Phaseolus vulgaris* L.) es un cultivo importante en los trópicos americanos donde es un alimento básico y sirve como fuente principal de proteína vegetal para las familias de pocos ingresos en las zonas rurales y urbanas (Schwartz y Gálvez, 1981).

Entre los problemas más importantes que afectan el cultivo de habichuelas se encuentra la enfermedad de la bacteriosis común (BC) causada por la bacteria *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* (Smith) dye (*Xcp*). Hasta ahora, no se ha encontrado un control químico satisfactorio contra esta enfermedad a escala comercial (Coyne y Schuster, 1983; Yoshii et al., 1978). Los objetivos de varios programas de mejoramiento son desarrollar variedades resistentes contra la invasión del patógeno o contra niveles altos de severidad de la enfermedad (Schwartz y Gálvez, 1981). Sin embargo, las variedades resistentes también deben florecer temprano para proveerles un cultivo rápido y confiable a los pequeños y medianos agricultores (Cerna y Beaver, 1990).

Diferentes patrones de herencia para el número de días a la primera flor se han reportado en habichuelas. Estos han dependido de los genotipos usados y de los regímenes de fotoperíodos y temperaturas en que se hayan evaluado las poblaciones segregantes (Cerna y Beaver, 1990; Kornegay et al., 1993; Leyna et al., 1982). Se han reportado patrones cuantitativos de herencia para la reacción a BC (Coyne y Schuster, 1983). Sin embargo, McElroy (1985) encontró que en las líneas de habichuela XAN-159 y XAN-161 la resistencia a BC estaba bajo el control de pocos pares de genes. Coyne y Schuster (1983) reportaron una asociación positiva entre la floración tardía y la resistencia a BC, bajo fotoperíodo largo, pero Mohan (1981) no observó este tipo de asociación bajo fotoperíodo corto en Brasil. El uso de diferentes genotipos y fotoperíodos, entre otros factores, pudo haber causado los resultados contrarios.

Los objetivos de este estudio fueron determinar la variación genética, herencia y la relación entre la reacción a BC y el número de días a floración en dos cruces de habichuelas.

MATERIALES Y METODOS

En el verano de 1983 se establecieron dos experimentos de campo en la Universidad de Nebraska en Lincoln, NE (40°51'N latitud norte) y la Estación Experimental de Scottsbluff, NE (41°52' latitud norte). En ambos experimentos se estudió la reacción de hojas de plantas a tres cepas de *Xcp* y el número de días a la primera flor en cada planta. Se consideraron como plantas de floración temprana aquellas que florecieron entre 30 y 59 días desde la siembra y plantas de floración tardía las que florecieron después de los 59 días.

El germoplasma utilizado incluyó las variedades Great Northern (GN) Tara de Nebraska con floración tardía, hábito de crecimiento indeterminado y resistente a BC; Constanza de la República Dominicana, con floración temprana, determinada y susceptible a BC; Iguazu, de Brasil, con floración temprana, indeterminada y susceptible a BC; y PI207262 de floración tardía, indeterminada y resistente a BC. Los cruces entre Iguazu × PI207262 y Constanza × GN Tara se hicieron en los invernaderos del departamento de horticultura en la Universidad de Nebraska en Lincoln, NE. Las semillas F_1 se sembraron en el mismo lugar en la primavera de 1983 para obtener las semillas F_2 .

Cepas bacterianas y concentraciones de inóculo

Se usaron los cultivos de *Xcp* EK-11, DR-12 y Santiago-3. Cultivos de estas cepas bacterianas se desarrollaron durante 24 a 48 horas en placas petri en un medio de agar, dextrosa, carbonato de calcio. Las diluciones se prepararon transfiriendo porciones de colonias (por cada cultivo) en una botella con agua destilada. Luego se ajustó la dilución a una concentración de 10^7 CFU/ml usando un espectrofotómetro Bausch y Lomb Spectronic 20^s, calibrado a 420 m μ .

Inoculación de hojas y escala de evaluación

Se usaron dos métodos de inoculación: a) la técnica de agujas múltiples (Andrus, 1984) y b) la técnica de saturación en agua (Coyne y Schuster, 1983). Con la primera técnica, la inoculación se hizo presionando el instrumento en el centro de la hoja en cada uno de los folíolos

³Las marcas registradas sólo se usan para proveer información específica y su uso no constituye garantía por parte de la Estación Experimental Agrícola de la Universidad de Puerto Rico ni endoso sobre otros productos o equipo que no se mencionan.

de la primera hoja trifoliada completamente desarrollada de cada planta. Cada foliolo se inoculó con un cultivo bacteriano distinto, usando un instrumento diferente. Se usó una pequeña marca de pintura de acrílico para identificar los inóculos. La reacción a la enfermedad se registró de acuerdo al grado de amarillamiento del área inoculada y usando la escala siguiente: 1 = síntomas no visibles, 2 = 1 a 5% amarillamiento o necrosis, 3 = 6 a 25% de amarillamiento y necrosis grande a moderada, 4 = 26 a 50% amarillamiento y necrosis grande y 5 = 51 a 100% halos cloróticos o necrosis muy grandes en las hojas. Para usar el método de la saturación en agua, la suspensión bacteriana se preparó transfiriendo el contenido de la colonia de una placa petri (cultivo EK-11) a un galón de agua destilada. La solución se asperjó sobre el follaje a una presión de 1.03×10^6 Pa para humedecer bien las hojas. La inoculación se hizo con un asperjador automático montado en un tractor. La reacción a la enfermedad se determinó usando la escala de evaluación descrita anteriormente.

El 7 de junio de 1983 se sembraron, en el campo experimental de la Universidad de Nebraska en Lincoln, NE, semillas de los padres y de las generaciones F_1 y F_2 obtenidas del cruce Iguaçu \times PI207262. El suelo se preparó con un tractor y se hicieron las labores de corte, cruce y paso de rastra. La siembra se hizo manualmente. Se usó un diseño de bloques completos al azar con dos repeticiones. Cada repetición contenía un surco de cada progenitor y generación F_2 . Cada surco era de 7.50 m de largo y estaban a 55 cm de distancia entre sí, las plantas estaban a 30 cm. El herbicida preemergente Dacthal (dimethyltetrachloroterephthalate) se aplicó después de la siembra.

El 30 de junio, 23 días después de la siembra, todas las plantas se inocularon usando el método de agujas múltiples y los cultivos de *Xcp* DR-12 y EK-11. La reacción a la enfermedad se evaluó 15 días después de la inoculación. Las semillas de 47 plantas individuales F_2 se seleccionaron al azar para constituir las poblaciones de F_3 .

Las semillas de F_2 y los padres se sembraron en la Estación Experimental de Scottsbluff, NE el 7 de junio. El diseño experimental, la preparación del suelo y las prácticas de siembra fueron las mismas que se siguieron en el experimento en Lincoln. Se sembraron cuatro surcos de semillas F_2 en cada repetición. Las plantas estaban en la fase de floración o formación de vainas cuando se inocularon, el 28 de julio, con el cultivo *Xcp* EK-11 por el método de saturación en agua (Coyne y Schuster, 1983). La reacción se evaluó planta por planta 21 días después de la inoculación.

Se sembraron dos experimentos en el verano de 1984. El primero consistió de los padres, semillas F_2 y 27 familias F_3 obtenidas al azar de la generación F_2 de plantas sembradas el año anterior. Se usó un diseño

de bloques al azar con dos repeticiones. Cada repetición consistió de surcos simples para los padres, cinco surcos de plantas F_2 y 27 surcos de plantas F_3 . Se utilizaron las prácticas de manejo descritas anteriormente.

Las plantas se inocularon el 18 de julio, cuando la primera hoja trifoliada estaba completamente desarrollada. Se usaron los cultivos *Xcp* DR-12, Santiago-3 y EK-11 a una concentración de inóculo de 10^7 CFU/ml y con la técnica de agujas múltiples (Andrus, 1984). La reacción a BC se evaluó el 2 de agosto. También se evaluó el número de días a la primera flor.

El segundo experimento consistió de los padres y plantas F_2 del cruce Constanza \times GN Tara. Las semillas se sembraron el 21 de junio. Se usó un diseño de bloques completos al azar con dos repeticiones. Cada repetición consistió de dos surcos simples para los padres y tres surcos de plantas F_2 . Las prácticas y labores fueron similares a las del primer experimento.

Se usó la prueba de T a $P = 0.05$ para comparar las medias entre individuos o grupos de individuos. Se usó la prueba de X^2 de contingencia para determinar la asociación entre los dos caracteres. La heredabilidad en "sentido estrecho" se determinó mediante la regresión de medias de los descendientes F_3 con las medias de plantas individuales de F_2 . Los valores de heredabilidad se corrigieron por sesgo ascendente de la autofecundación previa de los padres (Smith y Kinman, 1965). La heredabilidad en el "sentido amplio" se estimó usando las variancias ambientales de los padres y plantas F_1 .

RESULTADOS

Herencia de la floración: las medias de número de días a floración de los genotipos Iguaçu y PI207262 en Scottsbluff y Lincoln, fueron significativamente diferentes en ambos ambientes, respectivamente (Cuadro 1). La media de días a floración de la población F_1 fue significativamente diferente a las medias de Iguaçu y PI207262 usando la prueba de T ($P = 0.05$) en Lincoln en 1983. Se encontró una segregación de 3:1 de floración temprana a tardía en la generación F_2 (Cuadro 2) en Scottsbluff en 1983 y Lincoln en 1984 (Cuadro 2). En Lincoln en 1983, Iguaçu y PI207262 exhibieron medias de días a floración que fueron estadísticamente diferentes (Cuadro 1). La población F_2 del mismo cruce mostró una distribución continua que cubrió los límites de los padres.

Se estimaron valores de heredabilidad en el "sentido amplio" y en el "sentido estrecho" (Cuadro 1).

Se encontró una diferencia significativa entre las medias de días a floración para Constanza y GN Tara (Cuadro 1). La distribución de fre-

CUADRO 1.—Medias del número de días a primera flor para los genotipos Constanza, GN Tara, Iguaçú y PI207262 y para la generación F_1 del cruce Iguaçú \times PI207262, también valores de heredabilidad (%) en el sentido amplio (H^2) y en el sentido estrecho (h^2) para el mismo cruce. Lincoln (L) y Scottsbluff (S), NE. 1983-1984.

Generación	Lugar/año	No. de días a floración	Heredabilidad %	
			H^2	h^2
Constanza	L/1984	69		
GN Tara	L/1984	43		
Iguaçú	L/1983	60		
Iguaçú	S/1983	52		
PI207262	S/1983	64		
PI207262	L/1983	75		
F_1 Iguaçú \times PI207262	L/1983	64		
Iguaçú	L/1984	46		
PI207262	L/1984	75		
F_2 Iguaçú \times PI207262	L/1983		62	22

cuencia para el número de días a floración de las plantas F_2 sobrepasó los límites de clases de los padres. Se encontró una segregación de 3:1 de floración tardía a temprana (Cuadro 2).

Herencia de la reacción a *Xcp*, Lincoln, NE (1983)

Iguaçú fue altamente susceptible al cultivo EK-11 con una reacción media de 5.0; PI207262 presentó una reacción de 3.0, significativamente diferente de la de Iguaçú. Las plantas F_1 mostraron una reacción de 5.0 para el mismo cultivo bacteriano, la cual no fue significativamente diferente de la de Iguaçú pero sí de la de PI207262. La distribución de frecuencia de las reacciones de las plantas F_2 cubrieron el espectro de ambos padres con algunas plantas dentro de la clase de alta resistencia. Los dos padres y la población F_2 presentaron la misma reacción (5.0) hacia el cultivo DR-12 (Arnaud-Santana, 1985).

Se obtuvieron valores de heredabilidad en el "sentido amplio" para la reacción de las plantas F_2 a ambos cultivos (Cuadro 3). No se encontraron diferencias significativas entre los grados de virulencia de los cultivos bacterianos.

Scottsbluff, 1983. Iguaçú fue susceptible al cultivo EK-11, con una media de 4.0 la cual fue significativamente diferente de la media (3.0) de PI207262. Hubo una distribución de frecuencia continua de la población F_2 (Arnaud-Santana, 1985). Se detectó una heredabilidad en el "sentido amplio" (Cuadro 3).

CUADRO 2.—Segregación para el número de días a primera flor en la generación F_2 derivada de los cruces Constanza \times GN Tara e Iguaçu \times PI207262 en Lincoln (L) y Scottsbluff (S), NE. 1983-1984.

Generación	Lugar/ Año	No. de plantas		Proporción esperada	Ji Cuadrado	Valor P
		Temprana ¹	Tardía ²			
Iguaçu \times PI207262	L/1983	Segregación continua				
Iguaçu \times PI207262	L/1984	77	34	3:1	1.59	0.25-0.10
Iguaçu \times PI207262	S/1983	99	35	3:1	0.09	0.97-0.95
Constanza \times GN Tara	L/1984	9	37	1:3	2.69	0.25-0.10

¹Plantas que florecieron entre 30 y 59 días a partir de la siembra.

²Plantas que florecieron después de los 59 días a partir de la siembra.

Lincoln, 1984. Las plantas de Iguaçu y PI207262 inoculadas con el cultivo EK-11 tuvieron medias de 3.5 y 2.0, respectivamente. Estas medias fueron significativamente diferentes ($P = 0.05$). La distribución de frecuencia de la población F_2 sobrepasó los límites del espectro de variación de los padres. Iguaçu y PI207262 inoculadas con DR-12 mostraron reacciones medias de 2.0 y 1.5, respectivamente. Estas medias fueron significativamente diferentes ($P = 0.05$) (Arnaud-Santana, 1985). La distribución de frecuencia de la población F_2 sobrepasó los límites del espectro de variación de los dos padres. Iguaçu y PI207262 inoculados con DR-12 presentaron reacciones medias de 2.0 y 1.5, respectivamente; estas medias fueron significativamente diferentes ($P =$

CUADRO 3.—Valores de heredabilidad (%) en el sentido amplio (H^2) y en el sentido estrecho (h^2) para la reacción a la bacteriosis común en los cruces Constanza \times GN Tara e Iguaçu \times PI207262. Lincoln (L) y Scottsbluff (S), NE. 1983-1984.

Cruce/Generación	Lugar/Año	Cultivo Xcp^*	Heredabilidad (%)	
			H^2	h^2
F_2 Iguaçu \times PI207262	L/1983	EK-11	62	
	L/1983	DR-12	61	
	S/1983	EK-11	64	
	L/1984	EK-11	67	11
	L/1984	DR-12	69	10
	L/1984	Santiago-3	66	
F_2 Constanza \times GN Tara	L/1984	EK-11	69	
	L/1984	DR-12	63	
	L/1984	Santiago-3	56	

**Xanthomonas campestris* pv *phaseoli*.

0.05). La distribución de frecuencia de las plantas F_2 la cubrieron los dos progenitores; algunas plantas clasificaron como susceptibles (Arnaud-Santana, 1985). Se detectaron valores de heredabilidad en el "sentido amplio" para ambos cultivos (Cuadro 3). También se obtuvieron valores de heredabilidad en el "sentido estrecho" de 11 y 10% para EK-11 y DR-12, respectivamente (Cuadro 3). Cuando los dos progenitores y sus plantas F_2 fueron inoculadas con el cultivo Santiago-3, Iguaçu se comportó como susceptible (4.0) y PI207262 fue altamente resistente (1.5). Estas dos medias fueron significativamente diferentes ($P = 0.05$). La distribución de frecuencia de la población F_2 cubrió el espectro de los progenitores; algunas plantas quedando en el lado susceptible. Para el cultivo EK-11, Constanza tuvo una reacción media de 2.5, y GN Tara de 1.5, las cuales fueron significativamente diferentes ($P = 0.05$). Al ser inoculadas con el cultivo DR-12, Constanza mostró una media de 4.0 y GN Tara una media de 2.0, las cuales fueron significativamente diferentes ($P = 0.05$). Cuando se usó el cultivo Santiago-3, Constanza y GN Tara exhibieron medias de 4.0 y 3.0, respectivamente, las cuales fueron significativamente diferentes ($P = 0.05$). Al igual que para el cultivo DR-12, la media de las plantas F_2 fue significativamente diferente de la media de cada progenitor y quedó entre estos (Arnaud-Santana, 1985). Se estimaron valores de heredabilidad en el "sentido amplio" para las reacciones a estos tres cultivos de Xcp (Cuadro 3).

Asociación de la bacteriosis común y tiempo de floración

Se encontró una asociación significativa positiva para el cruce Constanza \times GN Tara y para los cultivos EK-11 y Santiago-3, pero no hubo asociación significativa para el cultivo DR-12 (Cuadro 5). No se detectó ninguna asociación significativa entre estos dos caracteres en el cruce Iguaçu \times PI207262 en Scottsbluff en 1983, ni en Lincoln, NE en 1983 y 1984 (Cuadro 4).

DISCUSION

La distribución bimodal (3:1 floración temprana a tardía) sugirió que el tiempo a floración se heredó cualitativamente en el cruce Iguaçu \times PI207262 en Scottsbluff en 1983 y en Lincoln en 1984. Esto apoya la hipótesis de que un solo par de genes controló esta característica y la floración tardía es recesiva. Estos resultados coinciden con los de algunos investigadores que reportaron patrones cualitativos de herencia para el tiempo a floración (Cerna y Beaver, 1990; Coyne, 1967; Coyne, 1978; Kornegay et al., 1993; Leyna et al., 1982).

En ambas localidades Iguaçu fue el progenitor dominante para el tiempo a floración. PI207262 fue un genotipo estable de floración tar-

CUADRO 4.— Cuadro de contingencia X^2 para estudiar la asociación de la reacción a la bacteriosis común y las categorías de floración en plantas F_2 del cruce Iguazu \times PI207262 en dos lugares diferentes [Lincoln (L), 1984, y Scottsbluff (S), 1983].

Cultivo bacterial	Reacción bacteriosis común ¹	No. plantas en clases de floración				X^2	Valor P	GL ⁴
		Temprana ²		Tardía ³				
		Obs.	Esp.	Obs.	Esp.			
EK-11 (S/1983)	1					11.6	0.01-0.005	3
	2	2	6.0	6	2.0			
	3	10	10.5	4	3.5			
	4	26	28.5	12	9.5			
	5	56	51.8	13	17.3			
EK-11 (L/1984)	1	27	29.2	12	9.8	10.5	0.05-0.025	4
	2	21	27.0	15	9.0			
	3	11	13.5	7	4.5			
	4	11	9.0	1	3.0			
	5	3	2.3	0	0.7			
DR-12 (L/1984)	1	12	11.3	3	3.7	10.3	0.05-0.025	4
	2	30	36.7	19	12.3			
	3	10	13.5	8	4.5			
	4	9	8.3	2	2.7			
	5	2	3.0	2	1.0			

¹1 = síntomas no visibles, 2 = 1-5%, 3 = 6-25%, 4 = 26-50%, y 5 = >50% de lesiones amarillentas, cloróticas o necróticas en el área inoculada.

²Plantas que florecieron entre 30 y 59 días a partir de la siembra.

³Plantas que florecieron después de los 59 días a partir de la siembra.

⁴Grados de libertad

CUADRO 4.— (CONTINUACIÓN) Cuadro de contingencia X^2 para estudiar la asociación de la reacción a la bacteriosis común y las categorías de floración en plantas F_2 del cruce Iguazu \times PI207262 en dos lugares diferentes [Lincoln (L), 1984, y Scottsbluff (S), 1983].

Cultivo bacterial	Reacción bacteriosis común ¹	No. plantas en clases de floración				X^2	Valor P	GL ⁴
		Temprana ²		Tardía ³				
		Obs.	Esp.	Obs.	Esp.			
Santiago-3 (L/1984)	1	7	12.0	9	4.0	12.8	0.025-0.01	4
	2	12	13.5	6	4.5			
	3	5	6.7	4	2.3			
	4	21	22.5	9	7.5			
	5	20	23.2	11	7.8			

¹1 = síntomas no visibles, 2 = 1-5%, 3 = 6-25%, 4 = 26-50%, y 5 = >50% de lesiones amarillentas, cloróticas o necróticas en el área inoculada.

²Plantas que florecieron entre 30 y 59 días a partir de la siembra.

³Plantas que florecieron después de los 59 días a partir de la siembra.

⁴Grados de libertad

día. Este floreció seis días más temprano en Scottsbluff que en Lincoln. Esta diferencia se atribuyó a la interacción de un fotoperíodo largo y temperatura alta. Coyne (1970) observó que temperaturas nocturnas altas interaccionaron con un fotoperíodo largo para retrasar la floración de GN en Nebraska #1, selección 27 en Lincoln, pero no en Scottsbluff, donde las temperaturas nocturnas eran más bajas. La distribución continua de las plantas F_2 en el experimento en Lincoln en 1983 indica que la característica se heredó cuantitativamente. Se habían hallado antes diferentes patrones de herencia para la floración y para los mismos cruces (Coyne, 1967, 1970). Estos hallazgos en nuestro experimento se atribuyeron a los efectos ambientales en 1983 en Lincoln, los cuales opacaron la clasificación de las plantas segregantes dentro de las clases de floración establecidas. En 1983 las temperaturas en Lincoln fueron más altas y el experimento se expuso a un número mayor de días más largos debido a que el mismo se sembró más temprano en junio de ese año que en 1984.

La heredabilidad en el "sentido amplio" de 61% indicó que una alta porción de la variación poblacional se atribuyó a la variación genética. Sin embargo, la baja heredabilidad en el "sentido estrecho" (22%) indicó que la cantidad total de variancia aditiva fue baja comparada con las no aditivas. Estos resultados indican que la selección para el tiempo a floración se debe conducir en este cruce a base del promedio de las familias F_3 y F_4 en ensayos en diferentes localidades.

La segregación de 3:1 para floración tardía a temprana en las plantas F_2 del cruce Constanza \times GN Tara indicó que estas dos variedades difieren en un gen mayor que controló el tiempo a floración. La floración tardía es dominante. GN Tara floreció más temprano que lo esperado puesto que esta variedad es de floración tardía. Este comportamiento se atribuyó al efecto de un fotoperíodo más corto (Wallace y Enriquez, 1980). Este experimento se sembró al final de junio. Para el tiempo que las plantas alcanzaron el estado vegetativo los días eran más cortos que cuando se sembró en la primera semana de junio o más temprano. Constanza se comportó como de floración tardía. Este comportamiento significa que estos dos genotipos son sensitivos al fotoperíodo. Kornegay y cols. (1993) reportaron el efecto del fotoperíodo sobre el tiempo a floración en varios genotipos de habichuelas.

Herencia de la reacción a la bacteriosis común

La segregación en las poblaciones F_2 y el comportamiento de los cruces estudiados dan base a la hipótesis de que la reacción a *Xcp* se heredó cuantitativamente. Estos resultados coinciden con los de varios investigadores (Coyne y Schuster, 1983; Mohan, 1981; Pompeu y

CUADRO 5.—Cuadro de contingencia X^2 para estudiar la asociación de la reacción a la bacteriosis común y categorías de floración en plantas F_2 del cruce Constanza \times GN Tara (Lincoln, NE, 1984).

Cultivo bacterial	Reacción bacteriosis común ¹	No. plantas en clases de floración				X^2	Valor P	GL ⁴
		Temprana ²		Tardía ³				
		Obs.	Esp.	Obs.	Esp.			
EK-11	1	3	4.3	14	12.8	1.3	0.5-0.10	2
	2	5	6.0	13	12.0			
	3	2	1.3	3	3.8			
DR-12	1					9.1	0.05-0.025	3
	2	0	3.0	12	9.0			
	3	5	6.0	13	12.0			
	4	3	1.0	1	3.0			
	5	5	2.3	4	6.8			
Santiago-3	1					6.3	0.10-0.05	3
	2	0	1.0	4	3.0			
	3	2	5.0	14	15.0			
	4	2	2.0	7	6.0			
	5	5	2.3	4	6.8			

1 = síntomas no visibles, 2 = 1-5%, 3 = 6-25%, 4 = 26-50%, 5 = >50 lesiones amarillentas, cloróticas o necróticas en el área inoculada.

²Plantas que florecieron entre 30 a 59 días a partir de la siembra.

³Plantas que florecieron después de 59 días a partir de la siembra.

⁴Grados de libertad

Crowder, 1972). Sin embargo, los datos de McElroy (1985) indican que sólo pocos genes mayores estuvieron envueltos en la reacción a la BC en cruces con las fuentes de resistencia XAN-159 y XAN-161. La naturaleza de la fuente de resistencia usada puede marcar la diferencia, puesto que la fuente que usó McElroy fue *Phaseolus acutifolius* (tepary) (McElroy, 1985).

Iguaçu exhibió un nivel alto de susceptibilidad a los cultivos EK-11 y DR-12 en 1983 y al cultivo Santiago-3 en 1984. Sin embargo, se observó un alto nivel de resistencia al cultivo DR-12 en 1984. Se desconocen las causas que indujeron a la falta de una reacción susceptible. Los genes que controlaron la reacción a BC en Iguaçu fueron dominantes sobre los genes en PI207262. Este último mostró alta resistencia a los tres cultivos de *Xcp* en las dos localidades. Esta resistencia la controlaron genes recesivos. El valor de heredabilidad en el "sentido estrecho" para los cultivos EK-11 y DR-12 en Lincoln en 1983 indicó que hubo una baja cantidad de variancia genética aditiva en comparación con las variancias no aditivas. Estos valores de heredabilidad en el "sentido estrecho" son más bajos que los que reportaron Pompeu y Crowder (1972), pero están de acuerdo con los que reportaron Coyne y Schuster (1983). Algunos factores causantes de la disparidad de resultados pueden ser el efecto ambiental, el estado de desarrollo de las plantas, los métodos de inoculación, los genotipos utilizados y la escala de evaluación. La distribución de la población F_2 en el experimento de 1984 sugirió la posibilidad de alguna segregación transgresiva para susceptibilidad. Se sugiere que la selección para resistencia se haga en este cruce en pruebas replicadas en generaciones avanzadas (F_3 a F_6) para identificar familias que posean varios niveles de resistencia y no en plantas individuales en generaciones tempranas.

En el cruce Constanza \times GN Tara la reacción a la enfermedad se heredó cuantitativamente para los tres cultivos probados. La variedad Constanza fue resistente a EK-11. Sin embargo, fue susceptible a los otros dos cultivos. GN Tara mostró un buen grado de resistencia a los tres cultivos. En la población F_2 se observó dominancia parcial para susceptibilidad, lo que sustenta el criterio de que estuvo envuelto un efecto de genética aditiva. Coyne y Schuster (1983) también reportaron que la susceptibilidad fue parcialmente dominante sobre la resistencia. Pompeu y Crowder notaron el mismo fenómeno, ellos concluyeron que la resistencia la condicionaron unos genes cuyo efecto principal fue parcialmente dominante. Los resultados de este estudio demuestran que para los cultivos EK-11 y DR-12, la susceptibilidad fue parcialmente dominante sobre la resistencia. Estas diferencias en patrones de herencias para la reacción a BC en el mismo cruce se atribuyó al efecto de la interacción del genotipo y el cultivo de *Xcp* detectado en el análisis estadístico.

Asociación entre bacteriosis común y el tiempo de floración

No se encontró ninguna asociación significativa entre estas características en el cruce Iguazu \times PI207262 en ninguno de los años, localidades o cultivos de *Xcp* usados. Estos resultados están en desacuerdo con otros estudios (Coyne y Schuster, 1983; Webster et al., 1983), pero concuerdan con los de Mohan (1981). Coyne y Schuster (1983) no observaron esta asociación aún en un cruce que incluyó PI207262 como progenitor. En el cruce Constanza \times GN Tara no ocurrió ninguna asociación significativa para el cultivo Santiago-3, pero sí para los aislamientos EK-11 y DR-12. Se observó que el número esperado de plantas de floración tardía en las clases tolerantes y resistentes fue mayor que el número esperado de plantas de floración temprana y tardía. Quizás la interacción del genotipo y el cultivo pudo causar los resultados diferentes en el mismo cruce.

Se observaron recombinantes con resistencia a BC de floración temprana a tardía, lo que indica que floración temprana y la resistencia a BC se pueden combinar.

Se sugieren el método de retrocruzamiento modificado, según lo usó Bliss (1981), y el método de "pedigree" para desarrollar nuevos genotipos capaces de combinar floración temprana y resistencia al patógeno de la bacteriosis común.

CONCLUSION

Se encontró una herencia simple del número de días a floración en las dos poblaciones F_2 de los cruces Constanza \times GN Tara y Iguazu \times PI207262. También se observó una herencia cuantitativa para la reacción al patógeno de la bacteriosis común en las mismas poblaciones. En vista de que no se observó ninguna asociación significativa entre el número de días a floración y la reacción a la BC en la población del cruce Iguazu \times PI207262, se concluye que es posible desarrollar nuevas líneas y variedades de floración temprana con resistencia a esta enfermedad. Los valores bajos de heredabilidad hallados tanto para el número de días a floración, así como para la reacción al patógeno de la BC indican que la selección de plantas para estos caracteres se debe conducir en este cruce a base del promedio de las familias F_3 a F_6 en ensayos en diferentes localidades.

LITERATURA CITADA

- Andrus, C. F., 1984. A method of testing beans for resistance to bacterial blights. *Phytopathology* 38:757-759.
- Arnaud-Santana, E., 1985. Genetic variation, inheritance and relationship of the reaction to common blight (*Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* [Smith] Dye) and

- number of days to flowering in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). MS Thesis, Univ. of Nebraska, Lincoln, USA.
- Bliss, F. A., 1981. Utilization of vegetable germplasm. *HortScience* 16:129-132.
- Cerna, J. y J. S. Beaver, 1990. Inheritance of early maturity of indeterminate dry bean. *Crop Sci.* 30:1215-1218.
- Coyne, D. P., 1967. Photoperiodism: Inheritance and linkage studies in *Phaseolus vulgaris*. *J. Heredity* 58:313-314.
- Coyne, D. P., 1970. Genetic control of a photoperiod temperature response for time of flowering in beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Crop Sci.* 10:246-248.
- Coyne, D. P., 1978. Genetics of flowering in dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 103(5):606-608.
- Coyne, D. P. and M. L. Schuster, 1983. Genetic of and breeding for resistance to bacterial pathogens in vegetable crops. *HortScience* 18:30-36.
- Kornegay, J., J. W. White, J. R. Dominguez, G. Tejada, y C. Cujiao, 1993. Inheritance of photoperiod response in Andean and Mesoamerican common bean. *Crop Sci.* 33:977-984.
- Leyna, H. K., S. S. Korban and D. P. Coyne, 1982. Changes in patterns of inheritance of flowering time of dry beans in different environments. *J. Heredity* 56:170-175.
- McElroy, J. B., 1985. Breeding dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.) for common bacterial blight resistance derived from *Phaseolus acutifolius* A. Gray. Ph.D. Thesis, Cornell Univ., Ithaca, New York.
- Mohan, S. T., 1981. Breeding dry beans (*Phaseolus vulgaris*) for common bacterial blight resistance: Relation of days to flowering to blight reaction. *Turrialba* 31(2):109-112.
- Pompeu, A. S. and L. V. Crowder, 1972. Inheritance of resistance of *Phaseolus vulgaris* L. (dry beans) to *Xanthomonas phaseoli* Dows (common blight). *Ciencia e Cultura* 24(11):1055-1063.
- Schwartz, H. F. and G. E. Gálvez, 1981. Bean Production Problems. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia.
- Smith, J. D. and M. L. Kinman, 1965. The use of parent-offspring regression as an estimator of heritability. *Crop Sci.* 5:595-596.
- Wallace, D. H. and G. A. Enriquez, 1980. Day-length and temperature effects on days to flowering of early and late maturing beans. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105(4):583-591.
- Webster, D. M., S. R. Temple and G. Gálvez, 1983. Expression of resistance to *Xanthomonas campestris* pv *phaseoli* in *Phaseolus vulgaris* under tropical conditions. *Plant Dis. Repr.* 67:394-396.
- Yoshii, K., G. E. Gálvez and G. Alvarez, 1978. Screening bean germplasm for tolerance to common blight caused by *Xanthomonas phaseoli* and the importance of pathogenic variation to varietal improvement. *Plant Dis. Repr.* 62:343-347.