

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E MELHORAMENTO

PAULA SILVEIRA PERIOTO

Herança da resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. na cultivar de feijoeiro comum México 222

MARINGÁ
PARANÁ – BRASIL
DEZEMBRO – 2007

PAULA SILVEIRA PERIOTO

Herança da resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. na cultivar de feijoeiro comum México 222

Tese apresentada à Universidade Estadual de Maringá, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de Doutora.

Orientadora: Profa. Dra Maria Celeste Gonçalves-Vidigal.

**MARINGÁ
PARANÁ – BRASIL
DEZEMBRO – 2007**

Aos meus pais Sibeli Silveira Periotto e Sebastião Luiz Periotto (*in memoriam*), pelo apoio incansável mesmo frente a tantos obstáculos.

Ao meu marido Fernando pelo apoio e pela compreensão.

DEDICO.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por tudo que tem me proporcionado.

À Universidade Estadual de Maringá, pela oportunidade concedida à realização deste curso.

À Fundação Araucária, pela concessão da bolsa de estudos durante o curso.

À Professora Dra. Maria Celeste Gonçalves-Vidigal, pela orientação, pelos ensinamentos, pela dedicação, pelo incentivo e pela amizade.

Ao Professor Dr. Alberto José Prioli e à Professora Dra. Sônia Maria Alves Pinto Prioli, pela ajuda incondicional, confiança, vontade e preocupação que sempre me atenderam, e tão bem souberam demonstrar quando solicitados a conduzir-me pelos caminhos da pesquisa.

À Dra. Adriana Gonela, pela co-orientação, pelo auxílio e pelas sugestões valiosas.

Aos professores do Curso de Pós-Graduação pelos ensinamentos transmitidos

Ao funcionário Francisco José da Cruz, pelos favores prestados e pela atenção.

Aos colegas do Curso de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, pela agradável convivência.

Enfim, meus mais sinceros agradecimentos a todas as pessoas que realizaram comigo esta pesquisa. Cada uma delas concedeu-me o que havia de melhor a oferecer.

BIOGRAFIA

PAULA SILVEIRA PERIOTO, filha de Sebastião Luiz Periotto e Sibeli Silveira Periotto, nasceu em 24 de setembro de 1980, na cidade de Foz do Iguaçu, Paraná, Brasil.

No ano de 1997, concluiu o Ensino Médio no Colégio Anglo Americano, Foz do Iguaçu, PR, Brasil.

Ingressou no Curso de Ciências Biológicas Bacharelado/Licenciatura, no ano de 1999, na Universidade Estadual de Maringá (UEM), Maringá, PR, obtendo o título de Bióloga em 2003.

Em junho de 2003, ingressou no Curso de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento (PGM), da Universidade Estadual de Maringá, obtendo o título de mestre em dezembro de 2004.

Em março de 2005, iniciou o curso de Doutorado em Genética e Melhoramento, área de concentração em Genética e Melhoramento, da Universidade Estadual de Maringá, Maringá, PR, Brasil.

SUMÁRIO

ABSTRACT	VII
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1. Aspectos gerais e a importância econômica da cultura	4
2.2. Antracnose do feijoeiro	8
2.2.1. Agente causal e sintomas.....	8
2.3. Denominação das raças fisiológicas do <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	12
2.4. Fontes de resistência.....	17
2.5. Cultivar Mesoamericana México 222.....	25
3. MATERIAL E MÉTODOS	29
3.1. Cultivares de feijoeiro comum e raças fisiológicas do <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	29
3.2. Obtenção das gerações F ₁ e F ₂	30
3.3. Teste de herança da resistência.....	30
3.4. Teste de alelismo.....	31
3.5. Teste de suscetibilidade e resistência	31
3.5.1. Plantio	31
3.5.2. Preparo do inóculo e inoculação.....	31
3.5.3. Incubação	32
3.5.4. Método de avaliação dos sintomas.....	33
3.5.5. Análise estatística dos dados	34
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	35
4.1. Herança da resistência às raças 7 e 23 do <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	35
4.2. Teste de alelismo.....	37
5. CONCLUSÕES	41
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42

RESUMO

PERIOTO, Paula Silveira, D.Sc., Universidade Estadual de Maringá, Dezembro de 2007. **Herança da resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. na cultivar de feijoeiro comum México 222.** Professora Orientadora: Maria Celeste Gonçalves-Vidigal. Professores Conselheiros: Alberto José Prioli e Adriana Gonela.

México 222 é uma cultivar mesoamericana que confere resistência a 77 raças de *Colletotrichum lindemuthianum*. Mediante a importância da cultivar México 222, o presente trabalho teve como objetivo estudar a herança da resistência desta cultivar às raças 7 e 23 de *C. lindemuthianum*, bem como verificar a independência dos genes presentes em México 222 em relação aos alelos dos loci *Co-4*, *Co-7* e *Co-9*. O estudo de herança da resistência foi conduzido nas populações F₂ dos cruzamentos México 222 (resistente à raça 7) × Michigan Dark Red Kidney (suscetível à raça 7) e México 222 (resistente à raça 23) × Widusa (suscetível). Por sua vez, os estudos de alelismos foram realizados em gerações F₂ dos cruzamentos México 222 × MSU 7.1, México 222 × PI 207262 e México 222 × BAT 93, inoculadas com a raça 7 de *C. lindemuthianum*. Os resultados revelaram que a cultivar México 222 apresenta dois genes dominantes de resistência à raça 7 de *C. lindemuthianum* e apenas um gene dominante de resistência para a raça 23. As gerações F₂ dos cruzamentos entre México 222 com as cultivares MSU 7.1, PI 207262 e BAT 93, inoculadas com a raça 7 revelaram a presença de alelismo. Estes resultados demonstraram que os alelos presentes nas cultivares México 222, MSU 7.1, PI 207262 e BAT 93 que conferem resistência à raça 7 são alelos de um mesmo locus. Uma vez que, México 222 apresenta um espectro de resistência diferente do diferente das cultivares BAT 93 e PI 207262, estes resultados permitem concluir que México 222 possui um segundo alelo diferente de *Co-9* e de *Co-3*. Os autores propõem o símbolo *Co-3*³ para nomear o segundo alelo presente em México 222 que confere resistência à raça 7 de *C. lindemuthianum*.

Palavras-chave: antracnose, *Phaseolus vulgaris* L., resistência genética.

ABSTRACT

PERIOTO, Paula Silveira, D.Sc., Universidade Estadual de Maringá, December 2007. **Inheritance of resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib in common cultivar Mexico 222.** Adviser: Maria Celeste Gonçalves-Vidigal. Committee Members: Alberto José Prioli and Adriana Gonela.

México 222 is a Mesoamerican cultivar resistant to 77 races of *Colletotrichum lindemuthianum*. Considering the importance of the cultivar Mexico 222, the present work has as objective to study the inheritance of resistance of this cultivar to races 7 and 23 of *C. lindemuthianum*, and to verify the independence of the genes present in Mexico 222 in relation to alleles of the loci *Co-4*, *Co-7* and *Co-9*. The inheritance study of resistance was conducted in the F₂ populations from the crosses Mexico 222 (resistant to race 7) × Michigan Dark Red Kidney (susceptible to race 7) and Mexico 222 (resistant to race 23) × Widusa (susceptible). On the other hand, the allelism studies were performed in F₂ generations from the crosses Mexico 222 × MSU 7.1, Mexico 222 × PI 207262 and Mexico 222 × BAT 93, inoculated with race 7 of *C. lindemuthianum*. The results showed that the cultivar Mexico 222 has two dominant genes for resistance to race 7 of *C. lindemuthianum* and only one dominant gene for resistance to race 23. F₂ generations derived from the crosses between the cultivars Mexico 222 and MSU 7.1, PI 207262 and BAT 93, inoculated with race 7 revealed the presence of allelism. These results demonstrated that the alleles present in the cultivars Mexico 222, MSU 7.1, PI 207262 and BAT 93 conferring resistance to race 7 are alleles of the same locus. Since Mexico 222 presents a different spectrum of resistance in relation BAT 93 and PI 2072629 cultivars, these results indicate that Mexico 222 has a second allele different from *Co-3* and *Co-9*. The authors propose the symbol *Co-3*³ to name the second allele present in Mexico 222, which confers resistance to race 7 of *C. lindemuthianum*.

Key words: anthracnose, genetic resistance, *Phaseolus vulgaris* L..

1. INTRODUÇÃO GERAL

O feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris L.*) é um importante componente da dieta brasileira, por fornecer uma grande fonte de proteínas, bem como de carboidratos e ferro. O feijoeiro tem contribuído amplamente no hábito alimentar da população brasileira, seja urbana ou rural, e consiste não somente a base protéica, mas também a base energética na alimentação. Nas classes mais humildes desempenha muitas vezes o papel da principal fonte de proteínas, principalmente para população de países em desenvolvimento das regiões tropicais e subtropicais, em especial na América Latina, no Leste e Sudeste da África (Broughton et al. 2003).

Tanto no Brasil, maior produtor e consumidor o feijão (FAO 2008), quanto no continente africano, o feijoeiro comum constitui-se em um dos produtos agrícolas da mais elevada expressão econômica e social (Ramalho et al., 1993; Wortmann et al., 1998).

O Brasil é o maior produtor de *P. vulgaris* (FAO, 2008), sendo que o estado do Paraná é responsável por 25% da produção brasileira. No entanto, a produtividade média é considerada baixa, em torno de 745 Kg/ha (IBGE, 2005), quando comparada ao potencial genético apresentado por algumas cultivares melhoradas, que podem chegar a 4.000Kg /ha. O baixo nível de produção é devido a vários fatores, dentre os quais, encontra-se a elevada incidência de doenças na cultura.

Dentre as diversas doenças que afetam a cultura do feijoeiro (Bianchini et al., 1989) a antracnose causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magn.) Scribner, tem se destacado como uma das mais importantes em virtude da sua ocorrência em várias regiões durante as três safras (das águas, da seca e a de inverno) e pelo fato do patógeno possuir elevada variabilidade patogênica.

No Brasil, a antracnose é prevalecente nos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Minas Gerais, Bahia e Pernambuco, sendo importante ainda nos estados do Espírito Santo, Alagoas, Sergipe e Paraíba (Rava et al., 1994). O controle da doença pode ser realizado através da utilização do tratamento químico e de variedades resistentes (Sartorato et al., 1996).

Entretanto, o uso de cultivares resistentes é a medida mais eficiente e econômica para combater a antracnose (Zaumeyer e Thomas, 1957; Tu, 1984; Vieira, 1983; Singh et al., 1992; Mahuku et al., 2002), uma vez que dispensa o uso de defensivos agrícolas, e conseqüentemente, resulta em menor nível de dano ambiental e redução do custo final da lavoura (Mahuku e Riascos, 2004).

A estabilidade da resistência à antracnose em diversas cultivares é difícil de ser obtida, pois no campo existe uma relação direta entre a plasticidade genotípica do patógeno e a estabilidade de resistência do hospedeiro (Araya, 2003). A ampla variabilidade genética do *C. lindemuthianum* tem sido um desafio aos programas de melhoramento que visam resistência à antracnose em diversas regiões da Europa, América Central e América do Sul (Pastor-Corrales et al., 1995; González et al., 1998; Rodriguez-Guerra et al., 2003; Gonzáles-Chavira et al., 2004).

O aparecimento contínuo de novos patótipos, bem como a rápida adaptação dos mesmos, induz a “quebra” da resistência, dificultando assim, a obtenção de uma cultivar que apresente ampla resistência às raças do fungo. Desta forma, novas fontes de germoplasma resistentes são continuamente necessárias (Pastor-Corrales et al., 1995; Talamini et al., 2002).

Muitos *loci* resistentes à antracnose têm sido caracterizados em cultivares do feijoeiro comum, incluindo *Co-1* (Kelly e Vallejo, 2004), *Co-1²*, *Co-1³* (Melotto e Kelly, 2000), *Co-1⁴* (Alzate-Marin et al., 2003a), *Co-1⁵* (Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006), *Co-2* (Mastenbroek, 1960), *Co-3* (Fouilloux, 1976), *Co-4²* e *Co-5* (Young et al., 1998), *Co-6* (Schwartz et al., 1982; Gonçalves-Vidigal, 1994; Young e Kelly, 1996a), *Co-7* (Young et al., 1998; Kelly e Vallejo, 2004), *Co-9* (Geffroy et al., 1999; Geffroy et al., 1999; Alzate-Marin et al., 2007), *Co-10* (Alzate-Marin et al., 2003c), *Co-11* (Gonçalves-Vidigal et al., 2007), *Co-12* (Gonçalves-Vidigal et al., 2008a) e *Co-13* (Gonçalves-Vidigal et al., 2009).

A cultivar *P. vulgaris* México 222 possui o gene de resistência à antracnose, *Co-3*, originalmente conhecido como Mexique 1 (Bannerot, 1965). A sua resistência foi derivada do germoplasma Mexicano, mas sua origem específica ainda permanece desconhecida (Kelly e Vallejo, 2004).

Pesquisadores observaram que o México 222 é resistente a 77 raças do *C. lindemuthianum* no Brasil (Pastor-Corrales et al., 1995; Balardin et al., 1997; Thomazella et al., 2002b; Ansari et al., 2004; Mahuku e Riascos, 2004).

Estudos prévios sobre herança da resistência na cultivar México 222 ao *Colletotrichum lindemuthianum* revelaram a existência de um gene dominante conferindo resistência as raças 9 e 23 (Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006; Alzate-Marin et al., 2007; Gonçalves-Vidigal et al., 2008a). Entretanto em relação às raças 7 e 8 foi observado que a cultivar México 222 possui dois genes de resistência que conferem resistência a estas raças (Kelly e Vallejo, 2004; Vallejo e Kelly, 2005; Gonçalves-Vidigal et al., 2007).

Dado a importância da cultivar México 222, o presente estudo teve como objetivo determinar a herança de resistência em México 222 à raça 7 de *Colletotrichum lindemuthianum* e verificar a sua independência em relação aos genes *Co-3*, *Co-4*, *Co-7* e *Co-9*, previamente caracterizados.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Aspectos gerais e a importância econômica da cultura

O feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) pertencente à ordem Rosales, e à família Leguminosae, é classificada como espécie diplóide. A planta de feijoeiro comu é anual, herbácea, trepadora ou não, cujo hábito de crescimento pode ser determinado ou indeterminado. De modo geral, a reprodução dessa espécie se dá pelo processo de autogamia, o qual é facilitado pelo mecanismo de cleistogamia. Em estudos realizados no Paraná foi verificada taxa de cruzamento natural inferior a 2% (Royer et al., 2002).

A origem evolutiva do gênero *Phaseolus*, assim como a sua diversificação primária, ocorreu no continente Americano (Vavilov, 1931, citado por Debouck, 1991). Durante milênios, os agricultores cultivaram misturas complexas de tipos de feijão. Este processo produziu uma variabilidade genética quase ilimitada, com uma grande variação de cores, textura e de tamanho de grão, vindo ao encontro das condições de plantio e das preferências de sabor de pessoas de diferentes regiões. Os diversos tipos de feijão são cultivados desde o nível do mar até mais de três mil metros de altitude, principalmente por pequenos agricultores em áreas com menos de um hectare, sem uso de irrigação ou utilização inadequada de fertilizantes ou de pesticidas (Schoonhoven e Voysset, 1991).

Pesquisas com base em características morfológicas, padrões eletroforéticos de faseolina (proteína de reserva em sementes dos feijoeiros cultivados e selvagens), isoenzimas e marcadores moleculares (Gepts, 1988; Singh et al., 1992; Haley et al., 1994; Sonnante et al., 1994), sugerem que o feijoeiro comum possui vários locais de domesticação. Segundo Debouck (1988), há três centros de origem localizados na América Latina, os quais são definidos como centro mesoamericano, centro norte andino e centro sul andino. O mesoamericano compreende a região desde o sudeste dos Estados Unidos até o Panamá, tendo como zonas principais México, Guatemala, Nicarágua, El Salvador, Honduras e Costa Rica, sendo encontrados os tipos mais cultivados, tais como: *P. vulgaris*, *P. lunatus*, *P. coccineus* e *P. acutifolius*.

Por sua vez, o centro norte andino estende-se desde a Colômbia, compreendendo a região da Venezuela, até o norte do Peru, e possui menos

espécies que a região mesoamericana. Por outro lado, o centro sul andino estende-se do norte do Peru até as províncias do noroeste da Argentina, sendo encontradas as espécies *P. vulgaris*, *P. lunatus* e *P. vulgaris* var. *aborigineus*. Análises eletroforéticas demonstraram os vários tipos de faseolina, onde o tipo “S” e sementes pequenas predominaram nos centros mesoamericano e norte andino; enquanto que o tipo “T” e sementes grandes predominaram no centro sul andino. No centro sul andino também foram encontrados outros tipos de faseolina, como: “C”, “H” e “A”. O tipo “B” foi encontrado somente em feijoeiros cultivados da Colômbia (Gepts, 1984; Gepts et al., 1986).

Estudos conduzidos por Gepts e Bliss (1986) e Gepts et al. (1986), estabeleceram um paralelo geográfico para a variação do tipo de faseolina e o tamanho da semente, entre formas de feijões selvagens e cultivados. Os feijões de origem mesoamericana exibiram predominantemente uma faseolina tipo “S” e sementes menores; enquanto que os andinos na maioria dos cultivares apresentaram uma faseolina do tipo “T”, com sementes maiores e mais largas. Da mesma forma, Gepts e Bliss (1986) designaram o norte dos Andes, mais especificamente a região da Colômbia, como um centro de domesticação adicional, com características intermediárias entre o centro mesoamericano e sul andino. As cultivares colombianas apresentaram sementes pequenas com faseolinas do tipo “S” e “T”, com baixa frequência do tipo “B”.

De acordo com Gepts et al. (1986) e Pereira (1990), o processo de domesticação resultou em grande perda dos tipos de faseolina nos materiais até então cultivados, notando-se que uma pequena parte da variabilidade dos feijoeiros selvagens se concentrou nos feijoeiros cultivados. No entanto, resultados de outro estudo sugeriram que, em termos de variabilidade genética referente aos caracteres morfológicos, houve um aumento em virtude dos agricultores selecionarem os tipos morfológicos de seu interesse (Gepts, 1990).

Por meio de estudos realizados por Singh et al. (1992) e Beebe et al. (2000), foi observado que o conjunto gênico Mesoamericano apresenta elevada variabilidade genética quando comparado ao conjunto gênico Andino.

O processo de utilização de misturas de feijão pelos agricultores propiciou uma variabilidade genética muito ampla, com uma grande variedade de cores, textura, tamanho de grãos, em decorrência das condições de plantio e das preferências de sabor em diferentes regiões brasileiras (Aidar et al., 2002). Essa

variabilidade genética contribuiu para o sucesso e expansão do banco genético dos programas de melhoramento, principalmente em relação aos caracteres de importância econômica (Ramalho et al., 1993) (Figura 1).

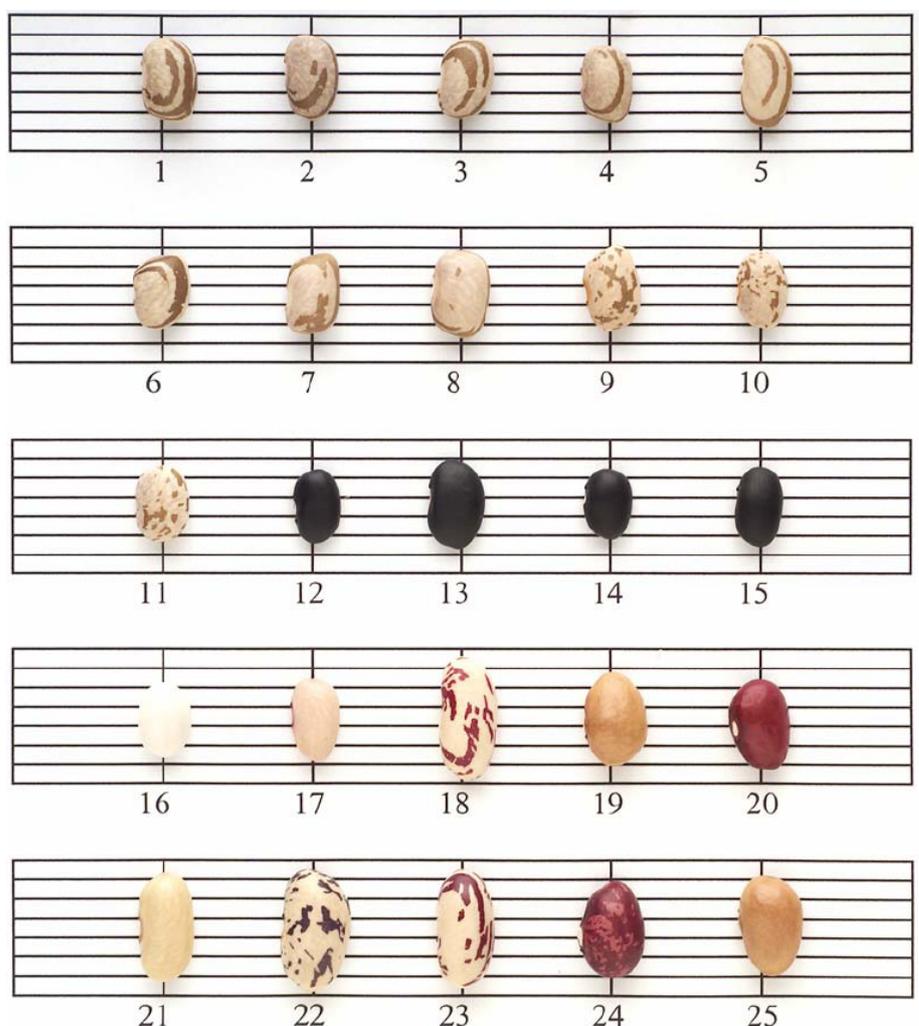


Figura 1 – Variabilidade dos feijões encontrados no Estado do Paraná, Brasil (Vidigal Filho, 2004).

O feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é um dos mais importantes constituintes da dieta do brasileiro, por ser reconhecidamente, uma excelente fonte protéica (Borém e Carneiro, 1998). Além disso, a presença de alguns componentes e algumas características torna o consumo desta leguminosa vantajoso do ponto de vista nutricional. Dentre eles, citam-se o elevado teor de lisina, a fibra alimentar, o alto conteúdo de carboidratos complexos e a presença de vitaminas do complexo B (Del Peloso et al., 2003). Além das implicações relacionadas à segurança alimentar,

a cultura tem notória importância sócio-econômica, haja vista que representa importante fonte de emprego e renda no campo (Zimmermann et al., 1996).

O feijoeiro é uma das leguminosas que se adapta a diferentes condições edafoclimáticas. A produção da cultura é dividida em três épocas de plantio: das águas, da seca e de inverno, com plantios em agosto-setembro, janeiro-fevereiro e maio-junho, respectivamente. A safra das águas ocorre com predominância na região Sul, enquanto que a da seca abrange a maioria dos Estados produtores, e a de inverno é comum nas regiões Centro-Oeste e Sudeste (Borém e Carneiro, 1998). Por conseguinte, o cultivo dessa leguminosa pode ocorrer durante o ano todo, em quase todos os Estados brasileiros, possibilitando uma constante oferta do produto no mercado. Segundo dados da Companhia Nacional de Abastecimento (CONAB, 2006), a cultura teve uma área plantada na safra de 2005/2006 equivalente a 4.251 mil ha, sendo 1.233 mil ha do feijão da primeira safra, 2.0548 mil ha do feijão da segunda safra e 937.2 ha na terceira safra.

A produção do feijoeiro comum ocorre em diferentes regiões, tropicais e temperados, empregando o sistema de monocultivo e/ou consorciado, favorecendo a diversificação na produção (Yokoyama et al., 1996; Vieira et al., 1999).

No Brasil, o feijoeiro comum é cultivado tanto por pequenos agricultores que empregam baixo nível tecnológico no processo produtivo; quanto por empresários rurais que dispõem de equipamentos de alta tecnologia, os quais são utilizados em propriedades de uma área total de aproximadamente 4 milhões de hectares (IBGE, 2005)

A produção mundial do feijão atualmente excede 23 milhões de toneladas, sendo que 7 milhões são produzidas somente na América Latina (Broughton et al., 2003). Em adição, notou-se que nesta mesma região, há um incremento anual na produtividade em torno de 3% ao ano nas últimas décadas, indicando também um aumento do consumo *per capita* (estima-se que em média são consumidos 11 Kg de feijão/habitante/ano).

Considerando todos os gêneros e as espécies classificadas como feijão nas estatísticas da FAO (2005), existem aproximadamente 107 países produtores em todo o mundo, sendo o Brasil o segundo maior produtor de feijoeiro do gênero *Phaseolus*, e o primeiro da espécie *Phaseolus vulgaris* L. (Debouck, 1991).

O Estado do Paraná é considerado o maior produtor nacional, com uma produção de 763,8 mil toneladas em uma área plantada de 501,5 mil hectares, o que

corresponde a uma produtividade de 1.523 kg.ha⁻¹ (CONAB, 2009). Além disso, os principais produtores são também os maiores consumidores, fazendo com que o excedente a ser exportado seja muito pequeno. Apesar de nos últimos ter ocorrido incremento na produção do feijoeiro comum, existem fatores que limitam a produtividade e o desempenho da cultura como um todo, temos as doenças como principal causa e sendo a antracnose uma das mais importantes (Vieira, 1983).

2.2. Antracnose do feijoeiro

2.2.1. Agente causal e sintomas

Organismos fitopatológicos são grandes responsáveis por perdas significativas nas lavouras do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.), propiciando em muitos casos a inviabilização da cultura em determinadas regiões. Em regiões favoráveis ao desenvolvimento da doença, as perdas podem chegar até 100 % (Chaves, 1980; Schwartz, 1994).

O fungo causador da antracnose, *C. lindemuthianum*, afeta grande número de plantas leguminosas, como *Phaseolus acutifolius*, *P. coccineus*, *P. lunatus*, *Vicia faba* e *Vigna unguiculata*. No entanto, a infecção mais severa é principalmente observada em plantas da espécie *Phaseolus vulgaris* L. (Kimati et al., 1980).

O fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magn.) Scrib., agente da antracnose do feijoeiro comum, encontra-se entre os principais patógenos desta cultura. Embora seja uma doença de caráter cosmopolita, apresenta maiores índices nas áreas tropicais e subtropicais, especialmente sob condições de frio e umidade (Kelly et al., 1994; Pastor-Corrales et al., 1988). Esta doença é considerada endêmica nas regiões da África, da Austrália, da Ásia e muitos países da América Latina (Pastor-Corrales, 1988).

No Brasil, o *C. lindemuthianum* é capaz de infectar a planta durante as três épocas de cultivo do feijoeiro, sendo freqüente nos principais estados produtores de feijão, como São Paulo, Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, Minas Gerais, Bahia, Pernambuco, Espírito Santo, Alagoas, Sergipe e Paraíba (Menezes e Dianese, 1988; Rava et al. 1994; Thomazella et al., 2002b; Mahuku e Riascos, 2004; Gonçalves-Vidigal et al., 2008b).

O fungo causador da antracnose foi descrito primeiramente descrito por Saccardo e Magnus em 1878, como *Gloeosporium lindemuthianum*, a partir de

material coletado Lindemuth na região de Bonn, Alemanha (Zaumeyer e Thomas, 1957). Conforme citado por Augustin e Costa (1971), foi Scribner em 1889, quem o classificou definitivamente como *Colletotrichum lindemuthianum*. O presente fungo pertence à classe dos Deuteromicetos (fungos imperfeitos), à ordem Melanconiales e à família Melanconiaceae.

O fungo, na fase anamórfica, é denominado *Colletotrichum lindemuthianum*. Ele produz conídios unicelulares hialinos, em acérvulos providos de seta, que se desenvolvem sobre uma massa estomática. Sob condições favoráveis, produzem um tubo germinativo curto, formando um apressório na extremidade. O micélio septado e ramificado é inicialmente hialino e, posteriormente escuro. A fase sexual ou telomórfica desse fungo corresponde a *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld e Schrenk f.sp. *phaseoli* Kimati, e somente foi obtida através de condições especiais de laboratório (Kimati, 1980).

Tanto a forma mitospórica como a meiospórica do *C. lindemuthianum* são altamente variáveis, sendo diferenciadas em tipos fisiológicos e genéticos (Balardin et al., 1997). Portanto, o agente causal da antracnose é diferenciado em raças fisiológicas que afetam de modo particular determinadas cultivares de um mesmo hospedeiro.

A reprodução do *C. lindemuthianum* é assexual, de forma, que conídios são produzidos num corpo de frutificação denominado acérvulo. Apresenta o micélio septado e ramificado, com coloração variando de hialina a quase negra (Walker, 1959). Os conídios formam massas de coloração salmão ou mel no meio de cultura, sendo unicelulares, hialinos e oblongos ou cilíndricos (Sutton, 1992). Por ocasião da germinação, um conídio pode emitir um ou mais tubos germinativos, os quais poderão formar apressórios em seus ápices, ou continuar crescendo e formando as hifas e os micélios.

Os conídios germinam de seis a nove horas após o contato inicial com o hospedeiro. Se as condições são favoráveis, há formação do tubo germinativo, seguido do apressório, o qual penetra mecanicamente pela cutícula e pela epiderme da planta. O aparecimento dos sintomas é notado a partir do sexto dia após o início da infecção (Kimati et al., 1997).

Os sintomas podem ser observados em toda a parte aérea da planta e em todos os estádios do desenvolvimento (Sartorato et al., 2003), ou seja, são visualizados nas folhas, nos caules, nas vagens e nas sementes. As lesões se

caracterizam por apresentar inicialmente pequenas manchas marrons escuras e posteriormente negras, o que pode resultar em necrose dos tecidos das nervuras quando se encontram em estado avançado. Esses sintomas são mais facilmente visualizados nas vagens. Desta forma, o patógeno pode afetar as sementes e, ao atravessar o tegumento, produzir desde uma leve descoloração até lesões nos tecidos dos cotilédones. As lesões são cancrós ligeiramente deprimidos e de tamanho variado. As sementes infectadas são geralmente descoloridas, podendo apresentar cancrós cuja coloração varia de amarela a café-escura a negra (Zaumeyer e Thomas, 1957; Chaves, 1980). Todavia, nas sementes que possuem tegumento negro, estes sintomas são mais difíceis de serem observados.

As lesões produzidas no caule e nos pecíolos (Figura 2A) são alongadas, escuras e às vezes deprimidas, podendo apresentar cancrós. As plântulas, provenientes de tais sementes, geralmente apresentam cancrós escuros nos cotilédones (Chaves, 1980; Kimati, 1980).

A antracnose é mais fácil de ser reconhecida nas vagens (Figura 2B), onde as lesões que caracterizam os sintomas se apresentam de forma arredondada, deprimida, de tamanho variável e com o centro claro sendo delimitadas por um anel negro, um pouco saliente, rodeado por um bordo de cor café avermelhado (Chaves, 1980; Kimati, 1980).

Nas folhas (Figura 2C), resulta na formação de lesões necróticas de coloração marrom-escura nas nervuras da face inferior da folha. Estas lesões, ao se desenvolverem, dão origem a regiões cloróticas, fazendo com que as folhas se curvem para baixo (Kimati, 1980).

Além de diminuir o rendimento da cultura, a antracnose deprecia a qualidade do produto por ocasionar manchas nos grãos, como visto acima, tornando-os impróprios para o consumo (Vieira, 1983).

A disseminação da antracnose pode ocorrer por meio de respingos de chuvas, pelos ventos, pelos implementos agrícolas, pela ação do homem, pelo contato de insetos e vários outros agentes.

No entanto, a principal fonte de inóculo, do ponto de vista epidemiológico, é representada pelas sementes infectadas, já que elas são responsáveis pela disseminação da doença a longas distâncias. Além disso, o homem e diversos insetos que visitam as plantas doentes podem disseminar os esporos aderidos aos

corpos. Vieira et al. (1993) descreveram a existência de uma substância gelatinosa que cerca os esporos, propiciando aderência.



Fonte: Nupagri

Figura 2 - Sintomas da antracnose do feijoeiro comum. A) Cancros presentes nos caules e nos pecíolos; B) Vagens com lesões; C) Sintomas nas nervuras principal e secundárias.

O surgimento da doença é favorecido em temperaturas que variam de 15°C a 22°C, e em condições de alta umidade (Paula Júnior e Zambolim, 1998). Temperaturas superiores a 24°C e inferiores a 13°C limitam tanto a infecção como o desenvolvimento do fungo (Vieira, 1967). Este patógeno possui a capacidade de sobreviver no solo associado à presença de restos de cultura por um a dois anos (Zaumeyer e Thomas, 1957).

O livre comércio de grãos entre os estados e a reutilização dos mesmos grãos para futuros plantios em uma mesma área contribuem para a distribuição destas raças no país, conseqüentemente, acarretando em um aumento no potencial do inóculo do patógeno de uma safra para outra (Vieira, 1983).

Em geral, o controle da antracnose no feijoeiro é limitado devido ao grande número de raças do *C. lindemuthianum* (diferentes patótipos, com diferentes tipos ou números de genes de avirulência). Em adição a isto, o surgimento de novas raças,

justifica a importância da caracterização tanto das raças como os bancos de germoplasma, de forma a buscar novas fontes de resistência, a fim de incorporá-las em futuros programas de melhoramento (Bigirimana e Höfte, 2001).

O emprego da resistência genética como método de controle da doença é econômico e eficiente. Entretanto, deve estar associado a um manejo integrado, adotando medidas como: uso de sementes de alta qualidade sanitária, a rotação de culturas e a eliminação de restos culturais, dentre outros (Talamini et al., 2004).

Uma grande dificuldade encontrada pelos programas de melhoramento, que visam a resistência genética, consiste na alta variabilidade exibida pelo patógeno que resulta em elevado número de raças nas regiões produtoras dessa cultura (Carbonell et al., 1999; Rava et al., 1994; Talamini et al., 2004).

2.3. Denominação das raças fisiológicas do *Colletotrichum lindemuthianum*

O termo raça fisiológica vem sendo utilizado para descrever patógenos da mesma espécie, que sejam morfologicamente semelhantes e demonstrem mesmo tipo de virulência (Borém, 2001). Portanto, patógenos de raças fisiológicas distintas apresentam diferentes níveis de virulência.

A primeira ocorrência do *C. lindemuthianum* foi descrita nos Estados Unidos por Barrus (1911), que verificou reações de suscetibilidade diferenciada nas cultivares do feijoeiro, quando inoculadas com isolados de diferentes procedências, os quais foram denominados como Alfa e Beta. No Brasil, o trabalho pioneiro para a identificação de raças foi feito por Kimati em 1966, a partir de isolados de São Paulo, identificando duas raças pertencentes ao grupo Alfa Mexicano II e Delta (Silva, 2004).

Em todo o mundo, várias raças foram identificadas, revelando elevada variabilidade neste patógeno. Tal variabilidade patogênica era representada, até há pouco tempo, por grupos de raça denominados Alfa, Beta, Gama, Delta, Mexicano I, Mexicano II, Brasileiro, Brasileiro II; e também pelas raças fisiológicas pertencentes a estes grupos Alfa, Alfa BR, Épsilon, Eta, Gama, Delta, Teta, Lambda, Capa, Mu, Mexicano I, Mexicano II, Brasileiro I, Zeta, Brasileiro II e Sigma. No entanto, não havia um consenso quanto à nomenclatura das raças, o que dificultava a comparação de resultados e a troca de informações entre pesquisadores. A partir de 1998, um novo sistema de classificação baseado em números binários foi proposto

na primeira Reunião Latino Americana de Antracnose do Feijoeiro realizada em Cali, Colômbia (CIAT, 1990; Pastor-Corrales, 1991).

Assim sendo, Pastor-Corrales (1991) propôs a utilização de um grupo de cultivares em uma ordem pré-estabelecida, e de um sistema binário proposto por Habgood (1970) que facilitasse o trabalho para a designação das raças, a fim de padronizar a nomenclatura das mesmas. Para *C. lindemuthianum* foi proposto o uso de 12 cultivares diferenciadoras pelo Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), em 1990. Diante disso, a questão da variabilidade das variedades utilizadas foi solucionada. Para tanto, cada variedade recebeu um valor, 2^{n-1} . O número 2 representa o número de classes de reações consideradas (resistente ou suscetível) e n é função da ordem das diferenciadoras. As reações de resistência ou suscetibilidade apresentadas pelas cultivares recebem respectivamente os valores zero e um (Quadro 1).

Quadro 1 – Conjunto de cultivares diferenciadoras do feijoeiro, para a caracterização das raças fisiológicas do *C. lindemuthianum*

Cultivares Diferenciadoras	Série Binomial	Alelos de Resistência	Origem das Cultivares
Michelite	2^0	Co-11	Mesoamericana
MDRK*	2^1	Co-1	Andina
Perry Marrow	2^2	Co-1 ³	Andina
Cornell 49-242	2^3	Co-2	Mesoamericana
Widusa	2^4	Co-1 ⁵	Andina
Kaboon	2^5	Co-1 ²	Andina
México 222	2^6	Co-3	Mesoamericana
PI 207262	2^7	Co-4 ³ , Co-9	Mesoamericana
TO	2^8	Co-4	Mesoamericana
TU	2^9	Co-5	Mesoamericana
AB 136	2^{10}	Co-6	Mesoamericana
G 2333	2^{11}	Co-4 ² , Co-5 e Co-7	Mesoamericana

*Michigan Dark Red Kidney.

Segundo Young et al. (1998), a raça fisiológica do isolado é determinada adotando-se valores binários, através da reação de suscetibilidade das variedades diferenciadoras a cada isolado.

Os somatórios dos valores binários referentes a reação de suscetibilidade das variedades diferenciadoras determinam a raça fisiológica do isolado inoculado (Quadro 2).

Conforme apresentado no Quadro 3, pode-se verificar a equivalência do sistema de denominação clássica das raças e do sistema de classificação binária (Rava et al., 1994).

Quadro 2 - Exemplo de classificação de raça fisiológica do *Colletotrichum lindemuthianum*, em função da reação das 12 variedades diferenciadoras do feijoeiro comum

Ordem	Variabilidade Diferenciadora	Valor Binário	Exemplo de isolado	
			Peru	Costa Rica
1	Michelite ^b	1	R(0)	S(1)
2	MDRK ^a	2	S(2)	R(0)
3	Perry Marrow ^a	4	S(4)	R(0)
4	Cornell 49242 ^b	8	R(0)	S(8)
5	Widusa ^a	16	R(0)	S(16)
6	Kaboon ^a	32	R(0)	R(0)
7	México 222 ^b	64	R(0)	S(64)
8	PI 207262 ^b	128	R(0)	S(128)
9	TO ^b	256	R(0)	S(256)
10	TU ^b	512	R(0)	R(0)
11	AB 136 ^b	1024	R(0)	S(1024)
12	G 2333 ^b	2048	R(0)	S(2048)
Raça ¹		6	3545	

¹A designação das raças é obtida pela somatória dos valores binários das variedades diferenciadoras susceptíveis; ^aGenótipos Andinos; ^bGenótipos Mesoamericanos.

Por outro lado, o conjunto de diferenciadoras ainda não é o ideal, pois, algumas cultivares possuem alelos de um mesmo locus (Young et al., 1997). Por exemplo, as cultivares diferenciadoras de *C. lindemuthianum*, Michigan Dark Red Kidney, Perry Marrow, Widusa e Kaboon, possuem alelos do locus *Co-1*, com diferentes espectro de resistência. As cultivares PI 207262, TO e G 2333 compartilham o mesmo locus *Co-4*, com diferentes séries alélicas. Já as cultivares diferenciadoras TU e G 2333 possuem gene para resistência à antracnose no mesmo locus *Co-5*.

Por outro lado, o conjunto de diferenciadoras ainda não é o ideal, pois, algumas cultivares possuem alelos de um mesmo locus (Young et al., 1997). Por exemplo, as cultivares diferenciadoras de *C. lindemuthianum*, Michigan Dark Red

Kidney, Perry Marrow, Widusa e Kaboon, possuem alelos do locus *Co-1*, com diferentes espectro de resistência. As cultivares PI 207262, TO e G 2333 compartilham o mesmo locus *Co-4*, com diferentes séries alélicas. Já as cultivares diferenciadoras TU e G 2333 possuem gene para resistência à antracnose no mesmo locus *Co-5*.

Quadro 3 - Correspondência das denominações das diferentes raças do *C. lindemuthianum* segundo o sistema binário de classificação das raças fisiológicas e grupos do sistema clássico de nomenclatura (Rava et al.,1994, com adaptações)

Grupo	Raças Fisiológicas	
	Diferentes Autores	Sistema Binário
Alfa	Alfa-Brasil	89
	Alfa-Brasil – Widusa (R)	73
	Alfa-Brasil – Widusa (R); TU (S)	585
	Epsilon – México 222 (S)	65
	Epsilon – Kaboon (S); México 222 (S)	97
	Eta	81
Gama	Gama	102
Delta	Delta – Widusa (S)	23
	Delta – Widusa (R); MDRK*	7
	Lambda	55
	Lambda – México 222 (S)	119
	Capa – Widusa (R), México 222 (S)	79
	Capa – México 222 (S)	95
	Mu	87
	Mu –TO (S)	343
Mexicano I	Mexicana 1 – Cornell 49-242.(S)	8
	Mexicana 1 – México 222 (S)	64
	Mexicana 1 – Cornell 49-242 (S); México 222 (S)	72
Mexicano III	Mexicana 2	67
	Mexicana 2 – Cornell 49-242 (S)	75
	Mexicana 2 – Widusa (S)	83
	Mexicana 2 – TO (S)	339
Brasileiro	Brasileira 1	101
	Brasileira 1	117
	Zeta – Widusa (R); México 222 (S)	453

*Michigan Dark Red Kidney; R = resistente e S = suscetível.

Atualmente foram identificadas aproximadamente 114 raças do patógeno em todo o mundo (Balardin et al. 1997; Mahuku e Riascos, 2004). Por sua vez, no Brasil já foram identificadas mais de 50 raças de *C. lindemuthianum*. No Brasil foram identificadas as seguintes raças de *C. lindemuthianum*: 1, 5, 7, 8, 17, 23, 31, 55, 64, 65, 67, 69, 71, 72, 73, 75, 77, 79, 81, 83, 85, 86, 87, 89, 93, 95, 96, 97, 101, 102, 105, 109, 111, 117, 119, 121, 123, 125, 127, 137, 193, 217, 249, 320, 321, 337, 339, 343, 453, e 585) (Andrade et al. 1999; Rava et al. 1994a; Thomazella et al. 2002b; Alzate-marin e Sartorato, 2004; Talamini et al. 2004; Damasceno e Silva et al. 2007; Gonçalves-Vidigal et al., 2008b; Sansigolo et al. 2008; Ishikawa et al., 2008).

O Estado do Paraná tem apresentado destaque quanto à variabilidade das raças de *C. lindemuthianum*. Rava et al. (1994a) identificaram neste Estado, no período de 1989 a 1992, diferentes raças de *C. lindemuthianum*, sendo elas, raças 55, 64, 65, 81, 89, 95, 102 e 453. Carneiro (1999), neste mesmo Estado, em 70 isolados coletados, identificou as raças 65, 69, 73, 81, 87, 89 e 342.

Em estudos realizados em 200 isolados provenientes de vários países do mundo foram identificadas 90 raças (Mahuku e Riascos, 2004). Além disso, foi verificado que todas as cultivares diferenciadoras, inclusive a cultivar G 2333 tiveram sua resistência superada por isolados do *C. lindemuthianum*. Portanto, este fato evidencia que o uso do conjunto de diferenciadoras não é suficiente para a determinação da variabilidade patogênica deste fungo.

Thomazella et al. (2002b) realizaram estudos de caracterização de isolados coletados no Estado do Paraná e identificaram as raças 7, 31, 69, 65, 73, 81, 87, 89 e 95 de *C. lindemuthianum*. Os autores observaram que dentre as 12 diferenciadoras, apenas seis foram resistentes a todos os isolados; considerando que das cultivares Mesoamericanas apenas Michelite e Cornell 49-242 foram suscetíveis e, das Andinas, apenas Kaboon foi resistente a todas as raças estudadas. Por sua vez, a raça 31 foi virulenta para Michelite, Michigan Dark Red Kidney, Perry Marrow, Cornell 49-242 e Widusa. Já as raças 65 e 73 demonstraram serem virulentas em diferentes cultivares Mesoamericanas.

Estudos de identificação de raças conduzidos no Brasil demonstraram que as raças mais freqüentes são a 65, 73, 81 e 87, principalmente nas regiões do Distrito Federal e nos estados do Paraná, Santa Catarina e Goiás.

O Estado do Paraná apresentou a maior variabilidade de raças de *C. lindemuthianum* (29 raças), seguido por Goiás (17 raças), Santa Catarina (16 raças) e o Rio Grande do Sul (14 raças) (Alzate-Marin e Sartorato, 2004). Em adição, as raças 65, 81 e 89 são as mais freqüentes no Estado do Paraná (Thomazella et al., 2002a).

Diante do exposto, vários estudos de levantamento de raças vêm sendo realizados (Abreu et al., 1996; Rava et al., 1994; Balardin et al., 1997; Carbonell et al., 1999; Sartorato, 2002; Alzate-Marin e Sartorato, 2004; Mahuku e Riascos, 2004; Talamini et al., 2004; Ishikawa et al., 2005; Damasceno et al., 2007; Gonçalves-Vidigal et al., 2008b), e os resultados têm comprovando a ampla variabilidade patogênica do *C. lindemuthianum*.

2.4. Fontes de resistência

A resistência de plantas às doenças resulta da presença de um gene específico de resistência na planta - gene R - e um gene de avirulência correspondente no patógeno. O gene R satisfaz ao modelo gene a gene, o qual tem sido identificado em plantas cultivadas e selvagens (Flor, 1971). Assim, o problema da variabilidade do *C. lindemuthianum* pode ser solucionado devido a existência de muitos genes "R- Genes" nos hospedeiros que conferem resistência às muitas raças do patógeno (Faleiro et al., 2003). Uma vez que a obtenção das cultivares resistentes é a maneira mais eficaz e econômica para o controle da antracnose (Zaumeyer e Thomas, 1957) e o estudo de novas fontes de resistência e de genes envolvidos deve ser constantemente realizado.

No caso específico da antracnose, estes genes eram nomeados por letras, como o gene 'A' presente na cultivar Michigan Dark Red Kidney (Burkholder, 1918); o gene 'Are' em Cornell 49-242 (Mastenbroek, 1960); os genes 'Mex1', 'Mex2' e 'Mex3' presentes em México 222, TO e TU, respectivamente (Fouilloux, 1978). Entretanto, no ano de 1996, uma nova nomenclatura foi proposta pelos pesquisadores Kelly e Young (1996). Os genes dominantes passaram a ser representados pelo símbolo *Co*, que significa *Colletotrichum*, seguido de um número que indica a ordem de identificação do gene de resistência ao patógeno. Os alelos de cada gene são expressos por um número expoente (também seguindo a ordem de identificação) ao número ordinal do gene.

Os genes de resistência apresentam muitos alelos específicos, os quais são proporcionais à diversidade dos genes de avirulência presentes nas raças do patógeno. Portanto, os mesmos podem ser incorporados em uma mesma cultivar possibilitando o aumento da sua vida útil no campo (Mundt, 1990; Young e Kelly, 1996a; Miklas et al., 1996; Ito et al., 1996; Kelly e Miklas, 1998; Castanheira et al., 1999).

Os programas de melhoramento genético do feijoeiro comum tanto do Brasil quanto do exterior têm constantemente realizado pesquisas na busca de novas fontes de resistência à antracnose. Até o presente momento foram identificados 10 genes de resistência de origem Mesoamericana e três de origem Andina. Dentre esses últimos, estão o gene *Co-12*, presente em Jalo Vermelho, e o *Co-13* presente em Jalo Listras Pretas (Gonçalves-Vidigal et al., 2008a; Gonçalves-Vidigal et al., 2009).

Além desses genes, também foram caracterizados os genes *Co-11* (mesoamericano) presente na cultivar Michelite (Gonçalves-Vidigal et al., 2007) e o gene *Co-1⁵*, de origem andina, presente na cultivar Widusa (Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006).

O primeiro estudo sobre a herança da resistência ao fungo causador da antracnose no feijoeiro ocorreu em 1918 por Burkholder. Esse trabalho identificou a presença de um gene dominante, que governava a resistência, presente na cultivar Wells Red Kidney, denominado de gene A. Atualmente, esse gene é conhecido como *Co-1*, sendo constatado pela primeira vez na cultivar Michigan Dark Red Kidney por McRostie (1919), conferindo resistência à raça alfa. *Co-1* é um locus originário do *pool* gênico Andino.

Portanto, o gene *Co-1* foi o primeiro e principal gene utilizado para desenvolver cultivares resistentes à antracnose foi de origem Andina.

Além disso, foram também encontrados dois outros alelos do *Co-1* nas cultivares Kaboon e Perry Marrow (Melotto e Kelly, 2000), sendo denominados de *Co-1²* e *Co-1³*, respectivamente.

Alzate-Marin et al. (2003a), buscando identificar o gene que conferia resistência à antracnose na cultivar AND 277, realizaram cruzamentos entre a cultivar AND 277 com Perry Marrow (cultivar suscetível), MDRK (*Co-1*), Kaboon (*Co-1²*) e Ouro Negro (*Co-10*) e analisaram as geração F_2 desses cruzamentos. Os autores identificaram a presença de alelismo nas populações F_2 e concluíram que o

quarto alelo do locus *Co-1* era responsável pela resistência de AND 277 à antracnose.

Além disso, através do uso dos marcadores moleculares OF10₅₃₀ e SE_{ACT}/M_{CCA} foi possível mapear os dois alelos do locus *Co-1* no grupo de ligação B1 (Melotto e Kelly, 2000; Vallejo e Kelly, 2008).

Devido à eficácia do gene *Co-1* contra a raça 73 da antracnose na América do Norte, este gene tem sido introgridido com sucesso em cultivares mesoamericanas de feijões preto tais como Raven, Phatom e Jaguar, além das cultivares de feijão branco do tipo Seafarer e Newport (Beaver et al., 2003).

Mastenbroek (1960) identificou na cultivar mesoamericana Cornell 49-242, originária da Venezuela, a presença de um gene dominante, designado como *Are*, que conferia resistência a todas as raças conhecidas naquela época (alfa, beta, gama e delta), sendo este de extrema importância para muitos programas de melhoramento genético. Posteriormente, Menezes e Dianese (1988) relataram que esse gene conferia resistência também às raças épsilon, zeta, eta, teta, lambda e mu. O primeiro patótipo capaz de superar a resistência desse gene foi identificado na França por Fouilloux (1976), correspondendo a um isolado da raça alfa introduzido do Brasil, por este motivo, foi denominado alfa-brasil. Depois surgiram as raças capa e iota (Menezes, 1985; Rava et al., 1993) que também superaram a resistência do gene *Are*. Este gene foi extensivamente utilizado no passado e hoje faz parte das genealogias de um grande número das cultivares e das linhagens provenientes do CIAT (Alzate-Marin et al., 2001).

Atualmente, este gene é denominado *Co-2* e, representa umas das maiores fontes de resistência à antracnose nas áreas não tropicais (Adam-Blondon et al., 1994). Segundo Balardin et al. (1997), a cultivar Cornell 49-242 possui resistência às raças 1, 2, 7, 17, 19, 23, 55, 64, 65, 67, 69, 71, 81, 83, 85, 86, 87, 96, 97, 101, 102, 117, 119, 193, 209, 256, 257, 320, 321, 337, 339, 343, 357, 448, 449, 453, 465, 469, 833, 1344, 1431, 1472, 1600, 1601. O amplo espectro de resistência demonstrado revela a importância desta cultivar, bem como desse gene para os programas de melhoramento.

Todavia, o uso do gene *Co-2* conduz a uma situação perigosa, uma vez que essa resistência é governada somente por um gene (Vieira, 1983). As cultivares que apresentam somente um alelo ou um gene de resistência apresentam a característica de controlar a doença por um curto espaço de tempo até que haja o

aparecimento de novas raças do fungo (Castanheira et al., 1999). Logo, preocupados com essa situação, vários pesquisadores começaram a procura de novas fontes de resistência.

O uso dos marcadores moleculares OQ4₁₄₄₀, OH20₄₅₀, B355₁₀₀₀, permitiram a localização do gene *Co-2* no grupo B11 do mapa de ligação (Mastenbroek, 1960; Adam-Blondon et al., 1994; Young e Kelly, 1996b).

Bannerot (1965), utilizando a linhagem mexicana México 222, identificou um gene dominante e designou-o como *Mexique 1*, sendo este diferente e independente do *Are (Co-2)*. Um segundo alelo no locus *Co-3 (Mexique 1)* na variedade mesoamericana México 227 também foi descrito, porém atualmente já extinto.

Em 1976, Hallard e Trebuchet, citados por Vieira (1983) demonstraram que há uma série alélica no locus *Mexique: Mex. 1a* e *Mex. 1b*. Esse alelo confere resistência a todas as raças, com exceção da raça Alfa-Brasil.

A resistência do alelo *Mex. 1a* é dominante sobre *Mex. 1b* para a raça capa (Fouilloux, 1979). Ademais, o mesmo autor verificou que a cultivar TO apresentava um gene dominante e independente dos demais conhecidos anteriormente, e o denominou de *Mexique 2*. Este gene condiciona resistência às raças alfa, beta, gama, delta, épsilon, lambda, capa e alfa-brasil. Outro gene, descrito pelo mesmo autor e presente na cultivar TU, foi denominado de *Mexique 3* (Fouilloux, 1976).

O gene *Co-4*, originalmente conhecido como *Mexique 2*, foi descrito pela primeira vez no genótipo TO, derivado do cruzamento da cultivar Tenderette com a linhagem resistente Acapulco (Bannerot, 1965; Fouilloux, 1976, 1979; Hallard e Trebuchet, 1976).

A resistência em TO mostrou ser independente dos genes já descritos: *Co-1* (Young e Kelly, 1997), *Co-2* e *Co-3* (Fouilloux, 1976, 1979). Segundo Kelly e Vallejo (2004), um segundo alelo desse gene, denominado *Co-4²*, foi encontrado na cultivar SEL 1308, e um terceiro alelo, o *Co-4³*, foi encontrado na cultivar PI 207262 (Alzate-Marin et al., 2007).

A cultivar TO é de grande importância no melhoramento, pois é resistente a 44 das 50 raças de antracnose descritas no Brasil. Os marcadores moleculares utilizados para mapear o locus *Co-4* no grupo B8 do mapa de ligação foram: SAS13, SH18, SBB14, OC8, OY20 (Fouilloux, 1979; Awale e Kelly, 2001; Young et al., 1998; de Arruda et al., 2000).

Anteriormente conhecido como *Mexique 3*, o gene *Co-5*, foi descrito inicialmente na cultivar TU originária do cruzamento entre Tenderette x México (Bannerot, 1965; Fouilloux, 1976, 1979; Hallard e Trebuchet, 1976). Pesquisas indicaram que este gene estava presente nas cultivares SEL 1360 e G 2333 (Fouilloux, 1979). O marcador RAPD OPB03_{450b} foi identificado como ligado ao gene *Co-5* da cultivar TU, a uma distância de 15,4 cM. A banda do RAPD OPB03_{450b} também foi observada na cultivar G 2338 (Alzate-Marin et al., 2001). Devido à dificuldade de amplificação deste marcador RAPD, ele foi convertido em SCAR (*Sequence Characterized Amplified Regions*), e passou a ser denominado SAB3 (Vallejo e Kelly, 2001). Esse marcador se mostrou presente em TU, SEL 1360, G 2333 e G 2338, confirmando a presença do gene *Co-5* nas quatro cultivares.

Schwartz et al. (1982) descreveu pela primeira vez a resistência do gene *Co-6* na cultivar AB 136 (Kelly e Vallejo, 2004), uma das fontes de resistência contra *C. lindemuthianum*, agente causador da antracnose. Tal cultivar foi avaliada em relação a isolados provenientes da Colômbia. Os resultados revelaram que ela apresentou reação intermediária a um isolado, mas foi resistente a quatro isolados testados (Schwartz et al., 1982). O símbolo Q, proposto por Gonçalves-Vidigal (1994), para o gene que condiciona a resistência à raça 31 de *C. lindemuthianum* na cultivar de feijoeiro comum AB 136, foi posteriormente renomeado por *Co-6* (Kelly e Young, 1996).

Estudo conduzido por Rava et al. (1994) verificou que a cultivar AB 136 é uma excelente fonte de resistência, pois apresentou resistência à 25 raças de *C. lindemuthianum* coletadas no Brasil. Pastor-Corrales et al. (1994) avaliando a resistência de cultivares observaram que a cultivar G 2333 foi resistente a 380 isolados do patógeno testados.

Alzate-Marin et al. (2000) por meio de cruzamentos efetuados entre a cultivar AB136 (contendo o gene *Co-6*) e a cultivar susceptível Rudá, identificaram um novo marcador RAPD OPAZ20₉₄₀ em populações segregantes. O marcador está localizado a 7,1cM do gene. Os marcadores OPZ04560 e OPAZ20940 foram convertidos em SCARs e denominados de OPAZ20 e OPZ04 (Queiroz et al., 2004). O gene *Co-6* foi mapeado no grupo de ligação B7 (Kelly et al., 2003).

Pastor-Corrales et al. (1994) identificaram os genes de resistência presentes na cultivar G 2333, utilizando a raça 521 da antracnose. Uma vez que o gene *Co-5*

não confere resistência a essa raça, concluiu-se que esses autores haviam encontrado dois genes de resistência nesta cultivar.

Estudos relataram que a cultivar G 2333 possui três genes de resistência, quais sejam: *Co-4*², identificado por Young et al. (1998) e Silvério et al. (2002); o gene *Co-5* e o *Co-7* relatado por Young et al. (1998) e Poletine et al. (2000).

O gene *Co-9* foi descrito pela primeira vez por Geffroy et al. (1999), na cultivar BAT 93. Mendez-Vigo et al. (2002) encontraram uma ligação entre o marcador RAPD OB12₃₅₀ e o gene *Co-9*, presente na linhagem A 1220 e, construíram um marcador SCAR (SB12) para monitorar esse gene.

Realizando estudos de alelismo, Alzate-Marin et al. (2007) demonstraram que a cultivar PI 207262 possui os genes de resistência, *Co-4*³ e *Co-9*. Os mesmos autores afirmaram que o gene *Co-9* presente na cultivar PI 207262 provém de um dos seus genitores, o BAT 93. Com base nas diferentes respostas de inoculação dos dois genótipos, os autores sugeriram que a cultivar BAT 93 possui outros genes de resistência ou apresenta, então, outros fatores complementares.

O gene *Co-10* está presente na cultivar de feijoeiro comum Ouro Negro, o qual foi introduzido no Brasil, previamente denominado de Honduras 35 (Alzate-Marin et al., 2003c). Esses autores, através de estudos de alelismo e por meio de análises de segregação, observaram que o gene presente na cultivar Ouro Negro segregava independentemente dos genes *Co-1*, *Co-2*, *Co-3*, *Co-4*, *Co-5*, e *Co-6*. Em adição, o referido gene era diferente dos previamente caracterizados nas cultivares Widusa e PI 207262. Estes estudos permitiram os autores denominarem de *Co-10* o novo gene de resistência à antracnose presente na cultivar de feijoeiro comum Ouro Negro.

A inoculação da cultivar Ouro Negro com 19 raças de *C. lindemuthianum*, revelou que o gene *Co-10* é resistente às raças 23, 64, 67, 73, 81, 83, 87, 89, 95, 102, 117, 119, 343, 453, 1033, 1545, 1600 e suscetível às raças 65 e 2047 (Alzate-Marin et al., 2003c).

O gene *Co-11* encontra-se presente na cultivar Mesoamericana Michelite (Gonçalves-Vidigal et al., 2007), a qual tem sido utilizada para caracterizar raças do *C. lindemuthianum*. No Brasil, Michelite é resistente às raças 8, 64, 72, e 102. Recentemente, os mesmos autores investigaram a herança da resistência da cultivar Michelite e caracterizaram a independência do gene *Co-11* em relação aos demais genes previamente caracterizados, usando a raça 64.

Neste estudo, a cultivar Michelite foi cruzada com as cultivares MDRK, Kaboon, Perry Marrow, AND 277, Widusa, Cornell 49-242, TO, TU, AB 136, BAT 93, Ouro Negro, PI 207262 (genótipos resistentes) e com México 222 (suscetível à raça 64). Testes de alelismo efetuados indicaram que o gene *Co-11* presente na cultivar Michelite é independente dos loci previamente caracterizados: *Co-1*, *Co-2*, *Co-3*, *Co-4*, *Co-4²*, *Co-4³*, *Co-5*, *Co-6*, *Co-9* e *Co-10*. Conseqüentemente, os autores propuseram que *Co-11* é o gene de resistência à antracnose na cultivar Michelite. Ainda não foram encontrados marcadores moleculares ligados a este gene e sua posição no mapa de ligação é desconhecida.

Gonçalves-Vidigal et al. (2008a), por meio do estudo de herança e de testes de alelismo em relação aos genes *Co-1* (*Co-1²*, *Co-1³*, *Co-1⁵*), *Co-2*, *Co-5*, *Co-6*, *Co-9* e *Co-11*, demonstraram que a cultivar andina do feijoeiro comum, Jalo Vermelho, possui um gene dominante posicionado num locus diferente dos genes previamente caracterizados. Os autores propuseram que este novo gene fosse nomeado de *Co-12*.

Apesar dos trabalhos referentes a esse novo gene de resistência, nenhum dado molecular é conhecido, e a sua posição no mapa de ligação é desconhecida.

Estudos de herança e alelismo conduzidos por Gonçalves-Vidigal et al. (2009) demonstraram que o gene *Co-13*, presente na cultivar Jalo Listras Pretas, tratava-se de um gene independente dos acima mencionados, sendo portanto, um locus distinto. Dessa forma, os autores o denominaram de locus *Co-13*. Contudo, ainda não foram encontrados marcadores moleculares para essa cultivar e, sua posição no mapa de ligação é desconhecida.

Em suma, atualmente já foram identificados 13 genes que conferem resistência à antracnose no feijoeiro comum, os quais foram designados pelos símbolos *Co-1* (McRostie, 1919; Vallejo e Kelly, 2008), *Co-2* (Mastenbroek, 1960), *Co-3* (Bannerot, 1965), *Co-4* (Fouilloux, 1979; Awale e Kelly, 2001), *Co-5* (Young et al., 1998; Vallejo e Kelly, 2001; Young e Kelly, 1996a), *Co-6* (Gonçalves-Vidigal, 1994; Young e Kelly 1996b, 1997), *Co-7* (Young et al., 1998), *Co-9* (Geffroy et al., 1999), *Co-10* (Alzate-Marin et al., 2003c), *Co-11* (Gonçalves-Vidigal et al., 2007), *Co-12* (Gonçalves-Vidigal et al., 2008a) e *Co-13* (Gonçalves-Vidigal et al., 2009) presentes nas cultivares Michigan Dark Red Kidney, Cornell 49-242, México 222, TO, TU, AB 136, MSU 7.1, BAT 93, Ouro Negro, Michelite, Jalo Vermelho e Jalo Listras Pretas, respectivamente (Quadro 4).

Quadro 4 – Genes de resistência, símbolos originais, fontes genéticas, grupo gênico, marcadores moleculares, mapeamento dos genes maiores que condicionam resistência à antracnose (Kelly e Vallejo, 2004), com adaptações

Novos	Símbolos dos genes		Fontes dos genes	Conjunto gênico	Marcadores genéticos	Localização no mapa	Referências
	Original						
Co-1	A		MDRK	Andino	OF10 ₅₃₀	B1	McRostie (1919); Vallejo e Kelly (2008)
Co-1 ²			Kaboon		SE _{ACT} /M _{CCA}		Melotto e Kelly (2000)
Co-1 ³			Perry Marrow				Melotto e Kelly (2000)
Co-1 ⁴			AND 277				Alzate-Marin et al. (2003b)
Co-1 ⁵			Widusa				Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006)
Co-2	Are		Cornell 49-242	MA	OQ4 ₁₄₄₀ OH20 ₄₅₀ B355 ₁₀₀₀	B11	Mastenbroek (1960) Adam-Blondon et al. (1994) Young e Kelly (1996b)
Co-3	Mexique 1		México 222	MA	NA	NA	Bannerot (1965)
Co-3 ²			México 227				Fouilloux (1979)
Co-4	Mexique 2		TO	MA	SAS13, SH18	B8	Fouilloux (1979); Awale e Kelly (2001);
Co-4 ²			SEL1308		SBB14, OC8		Young et al. (1998)
Co-4 ³			PI 207262 ^y		OY20		de Arruda et al. (2000); Alzate-Marin et al. (2007)
Co-5	Mexique 3		TU SEL1360	MA	OAB3 ₄₅₀ SAB3	NA	Young et al. (1998); Vallejo e Kelly (2001); Young e Kelly (1996a)
Co-6	Q		AB 136	MA	OAH1 ₇₈₀ OAK20 ₈₉₀	B7	Schwartz et al., 1982; Gonçalves-Vidigal (1994) Young e Kelly (1996b, 1997)
Co-7	NA ^z		MSU 7.1.1 e G 2333 ^y	MA	NA	NA	Young et al. (1998)
Co-9	NA		BAT 93	MA	SB12	B4	Geffroy et al. (1999)
Co-10	NA		Ouro Negro	MA	F10	B4	Alzate-Marin et al. (2003c)
Co-11	NA		Michelite	MA		NA	Gonçalves-Vidigal et al. (2007)
Co-12	NA		Jalo Vermelho	A		NA	Gonçalves-Vidigal et al. (2008a)
Co-13	NA		Jalo Listras Pretas	A		NA	Gonçalves-Vidigal et al. (2009)

MDRK = Michigan Dark Red Kidney; MA = Mesoamericano; ^y = Possui dois genes; G 2333 possui três genes; ^zNA = Não nomeados anteriormente.

Amplio programa de melhoramento do feijoeiro, visando à resistência à antracnose, tem sido conduzido, com a colaboração de pesquisadores dos programas nacionais, em muitas localidades da América Latina e da África. Algumas linhagens e variedades de feijão analisadas em condições de campo e em casa de vegetação têm se mostrado resistentes a *Colletotrichum lindemuthianum*, tais como: A 193, A 321, A 373, A 381, A 475, A 483, G 811, G 984, G 2333, G 2338, G 2641, G 2367, AB 136, Evlutie, Equador 1056 (G 12488), K₂, Princor e Gloriabamba, entre outros (Pastor-Corrales et al., 1988). Segundo Schwartz et al. (1982), no CIAT foram avaliados 13.000 acessos, inoculados com raças fisiológicas do patógeno dos referidos acessos, foram selecionadas 150 fontes de resistência.

Em termos de Paraná, foram avaliadas as variedades e linhagens: Rio Negro, IAPAR 20, Tarumã, Evlutie, AB 136, A 321, A 373, A 381, G 2338, G 2641 e G 3367, pelo seu comportamento (resistência ou suscetibilidade) às raças alfa, epsilon, delta, eta, teta, zeta, capa, lambda e mu. Segundo Menezes e Dianese (1988), todas as variedades citadas foram resistentes às raças do fungo em questão.

Atualmente, mapas genéticos e marcadores moleculares têm sido usados para auxiliar na localização e identificação de genes que conferem resistência à antracnose do feijoeiro.

2.5. Cultivar Mesoamericana México 222

A cultivar México 222 faz parte do grupo das 12 diferenciadoras, que foram propostas pelo Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), em 1990, para padronizar os patótipos do *C. lindemuthianum*.

Essa cultivar possui sementes de tamanho médio com coloração branca apresenta hábito de crescimento determinado, ou seja, caule e ramos laterais terminando com inflorescência e número limitado de nós. A floração inicia-se do ápice para a base da planta.

Pesquisas com base em características morfológicas (tamanho e coloração de sementes), tipo de crescimento, padrões eletroforéticos de faseolina (Tipo S e T), isoenzimas, marcadores moleculares (Gepts, 1988; Singh et al., 1991; Haley et al., 1994), demonstram a existência de dois centros de origem: o

Mesoamericano e o Andino. Portanto, os caracteres apresentados pela cultivar México 222, como sementes de tamanho médio com coloração branca, e faseolina do tipo S a caracteriza como originária do centro mesoamericano.

A diferenciação das cultivares Andinas e Mesoamericanas é de extrema importância para os programas de melhoramento genético do feijoeiro, uma vez que a medida de controle mais eficaz e econômica à antracnose é a utilização das cultivares resistentes (Mahuku et al., 2002). A utilização de diferentes fontes de resistência genética tem sido procurada em diversos programas de melhoramento (Paradela Filho et al., 1981; Menezes e Dianese, 1988).

Em geral, os hospedeiros de origem Mesoamericana são mais resistentes às raças Andinas do *C. lindemuthianum*, e vice versa (Vidigal Filho et al., 2007). Conforme Young e Kelly (1997) e Melotto e Kelly (2000), o gene *Co-1* de origem Andina confere resistência à raça 73 de origem Mesoamericana; enquanto o gene *Co-2*, de origem Mesoamericana, confere resistência à raça 7, cuja origem é Andina.

A combinação dos genes *Co-1* e *Co-2* em uma mesma cultivar é a melhor estratégia para o desenvolvimento de uma cultivar resistente a essas duas raças (Young e Kelly, 1997). Dos 13 genes que conferem resistência à antracnose no feijoeiro comum, 10 são de origem Mesoamericana. Dentre eles, o gene *Co-3* presente na cultivar México 222 encontra-se mapeado no Grupo de Ligação Pv04 do Mapa Consenso do Feijoeiro Comum da cultivar, conferindo resistência às seguintes raças fisiológicas do *C. lindemuthianum* no Brasil, quais sejam: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 15, 17, 19, 23, 31, 36, 38, 39, 47, 55, 63, 128, 129, 130, 131, 132, 133, 137, 139, 141, 256, 257, 261, 290, 295, 384, 385, 388, 393, 407, 513, 515, 517, 521, 523, 525, 641, 647, 651, 653, 905, 1024, 1025, 1032, 1033, 1049, 1153, 1161, 1165, 1417, 1431, 1433, 1435, 1545, 1549, 1561, 1572, 1673, 1677, 1929, 1945, 3481, 3977, 3993 (Pastor-Corrales et al., 1995; Balardin et al., 1997; Thomazella et al., 2002b; Ansari et al., 2004; Mahuku e Riascos, 2004).

Apesar de possuir amplo espectro de resistência, México 222 ainda é suscetível às raças de *Colletotrichum lindemuthianum* 64, 65, 69, 73, 79, 81, 87, 89, 95, 102, 115, 121, 192, 193, 201, 209, 320, 321, 337, 357, 448, 449, 453, 457, 465, 469, 593, 615, 631, 787, 833, 1088, 1089, 1093, 1097, 1217, 1344, 1472, 1473, 1481, 1489, 1497, 1600, 1601, 1609, 1645, 1741, 1993, 1985, 1993, 2001,

Quadro 5 – Estudos prévios da herança da resistência na cultivar diferenciadora México 222 ao *Colletotrichum lindemuthianum*

Cruzamentos	Raça	Nº de plantas		Proporção esperada	χ^2	P	Referência
		R	S				
México 222 (Co-3) x Ouro Negro (Co-10)	23	83	8	15:1	1,00	0,32	Alzate-Marin et al. (2002)
México 222 (Co-3) x A1220	38	115	0	15:1	7,667	0,01	Méndez-Vigo et al. (2005)
México 222 (Co-3) x Andecha	38	76	20	3:1	0,889	0,35	Méndez-Vigo et al. (2005)
México 222 (Co-3) x Widusa (Co-1 ⁵)	9	130	10	15:1	0,054	0,82	Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006)
México 222 (Co-3) x Michelite (Co-11)	8	243	4	63:1	0,006	0,94	Gonçalves-Vidigal et al (2007)
México 222 (Co-3) x JV (Co-12)	23	108	7	15:1	0,005	0,94	Gonçalves-Vidigal et al (2008a)
México 222 (Co-3) x JLP (Co-13)	9	62	4	15:1	0,004	0,94	Gonçalves-Vidigal et al (2009)
México 222 (Co-3) x PI 207262 (Co-4 ³ +Co-9)	23	194	5	63:1	1,16	0,28	Alzate-Marin et al. (2007)

R= Resistente / S = Suscetível; JV – Jalo Vermelho; JLP – Jalo Listras Pretas.

2009, 2047, 3545 (Balardin et al., 1997; Thomazella et al., 2002b; Mahuku e Riascus, 2004; Mendéz-Vigo, 2005; Rey et al., 2005; Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006; Alzate-Marin et al., 2007; Gonçalves-Vidigal et al., 2008a; Gonçalves-Vidigal et al., 2009).

Todavia, estudos de herança e alelismo com a raça 7 do *C. lindemuthianum* tem revelado que a cultivar México 222 pode apresentar além do gene *Co-3*, outro alelo que confere resistência a esta raça. A partir do estudo de populações F_2 dos cruzamentos México 222 x MSU 7.1, ambos resistentes a referida raça, verificou-se uma segregação de 63 resistentes para 1 suscetível, indicando a ação de três genes de resistência no cruzamento citado .

Uma vez que a linhagem MSU 7.1 possui apenas um gene de resistência à antracnose, o *Co-7* derivado da cultivar diferenciadora G 2333 (Vallejo e Kelly, dados não publicados), infere-se que o México 222 possua dois genes para resistência à raça 7 em seu *pool* gênico.

Pesquisadores analisando a herança e o alelismo da cultivar México 222 em relação à raça 8 do *C. lindemuthianum* verificaram também a presença de dois loci independentes conferindo resistência, assim como ocorrido com a raça 7 (Vallejo e Kelly, 2005).

Dada a importância da cultivar diferenciadora México 222, em conferir resistência às raças Andinas de antracnose no Brasil, é necessário que haja a realização de trabalhos de herança da resistência e de alelismo (Quadro 5), evidenciam a hipótese desta cultivar apresentar dois genes independentes condicionando resistência ao *C. lindemuthianum*.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Cultivares de feijoeiro comum e raças fisiológicas do *Colletotrichum lindemuthianum*

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação sob condições ambientais controladas, e no laboratório de biotecnologia do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (NUPAGRI), pertencente à Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná.

Para determinar a herança de resistência à antracnose, bem como o teste de alelismo para os loci *Co-3*, *Co-4*, *Co-7* e *Co-9* na cultivar mesoamericana México 222, foram desenvolvidas populações segregantes derivadas dos cruzamentos da mesma com as seguintes cultivares diferenciadoras: Michigan Dark Red Kidney (MDRK), Widusa e PI 207262, além das cultivares não diferenciadoras BAT 93 e MSU 7.1. As sementes das cultivares utilizadas foram obtidas do Nupagri.

Nesta pesquisa foram utilizadas as raças fisiológicas 7, 23 e 64 de *C. lindemuthianum*. Os inóculos das raças do patógeno foram obtidos da coleção dos fungos pertencentes ao Nupagri. As raças 7 e 23 foram utilizadas na inoculação das populações segregantes dos cruzamentos México 222 × MDRK e México 222 × Widusa, para produzir uma reação compatível de suscetibilidade (S) e resistência (R), e posteriormente conduzir o estudo de herança da resistência. Portanto, a cultivar México 222 resistente às raças 7 e 23, enquanto que MDRK e Widusa são suscetíveis às raças 7 e 23, respectivamente.

Para o teste de alelismo, a raça 7 foi inoculada nos cruzamentos das seguintes populações segregantes: México 222 × PI 207262, México 222 × MSU 7.1, México 222 × BAT 136.

Todas essas cultivares são resistente ao patótipo, produzindo deste modo reações de incompatibilidade (R×R). Além disso, a raça 64 foi testada nas 158 plantas F₂ originadas do cruzamento entre as cultivares MSU 7.1 × PI 207262 sendo ambas resistentes a esta raça.

A escolha dessas cultivares foi feita com base nas características distintas que cada uma apresenta em relação à doença em estudo e, também pela importância das mesmas para os programas de melhoramento genético do feijoeiro visando resistência genética ao *C. lindemuthianum*.

3.2. Obtenção das gerações F₁ e F₂

As sementes das cultivares genitoras, utilizadas nesse estudo, foram semeadas em vasos de polietileno, contendo solo previamente adubado e esterilizado com brometo de metila. Os mesmos foram mantidos em casa de vegetação (Figura 8).

Os tratamentos culturais realizados foram irrigações diárias a fim de manter o solo próximo da sua capacidade de campo. Para favorecer o desenvolvimento das plantas, foram efetuadas adubações nitrogenadas via líquida, 10 dias após emergência e a adubação potássica (pouco antes da floração). As adubações foram realizadas via líquida, com nitrogênio na forma de sulfato de amônio (50g de sulfato de amônio / 2 litros de água⁻¹), aplicando-se 250 mg de N em 50 mL de água.vaso⁻¹. Além disso, foi fornecido também potássio na forma de cloreto de potássio (14g K₂O. 2 litros de água⁻¹).

Durante o período de floração foi efetuado o cruzamento entre México 222 e as cultivares Michigan Dark Red Kidney, Widusa, PI 207262, BAT 93 e MSU 7.1 para obtenção dos híbridos F₁. Como genitor masculino foram utilizadas as cultivares possuidoras de característica dominante, tais como hábito de crescimento indeterminado, e/ou de gene para expressão de cor de flor violeta. As sementes das populações F₁ foram multiplicadas para obtenção das gerações F₂.

3.3. Teste de herança da resistência

O teste de herança da resistência à antracnose no México 222 foi analisado em duas populações segregantes, onde as raças compatíveis foram escolhidas para causar tanto reações de resistência quanto de suscetibilidade. Os testes de herança da resistência foram conduzidos nas gerações F₂ dos cruzamentos: México 222 (R) × Michigan Dark Red Kidney (S), inoculada com a raça 7, e México 222 (R) × Widusa (S) inoculada com a raça 23 (Quadro 6).

Quadro 6 - Esquema dos cruzamentos das cultivares para obtenção dos híbridos e comportamento em relação às duas raças fisiológicas do *Colletotrichum lindemuthianum*

Cruzamentos	Reação	Raças inoculadas
México 222 × MDRK*	R × S	7
México 222 × Widusa	R × S	23

*Michigan Dark Red Kidney.

3.4. Teste de alelismo

Os testes de alelismo foram realizados nas populações F₂ derivadas dos cruzamentos, onde ambas cultivares envolvidas apresentaram reação de resistência (R x R) à raça de *C. lindemuthianum* inoculada.

O objetivo desse teste foi avaliar a independência do gene presente em México 222 em relação aos alelos presentes nos loci *Co-4*, *Co-7* e *Co-9*, previamente caracterizados.

As gerações F₂ dos cruzamentos que foram realizados os testes de alelismos, bem como a raça utilizada podem ser visualizados no Quadro 7.

Quadro 7 - Esquema dos cruzamentos das cultivares para obtenção dos híbridos, e comportamento em relação às três raças fisiológicas do *Colletotrichum lindemuthianum*

Cruzamentos	Reação	Raça inoculada
México 222 x PI 207262	R x R	7
México 222 x MSU 7.1	R x R	7
México 222 x BAT 93	R x R	7

3.5. Teste de suscetibilidade e resistência

3.5.1. Plantio

As sementes das gerações F₁ foram cultivadas em vasos contendo mistura de solo previamente adubado e esterilizado até a maturação e colheita das vagens.

As sementes das plantas F₁ de cada cruzamento que foram cultivadas em casa de vegetação, propiciou a obtenção das sementes F₂. De cada cruzamento foram semeadas cerca de 100 sementes em bandejas, as quais foram mantidas em casa de vegetação até o surgimento da primeira folha trifoliolada, quando então foram transferidas para a câmara de crescimento para realização das inoculações.

3.5.2. Preparo do inóculo e inoculação

O preparo do inóculo seguiu a metodologia proposta por Cárdenas et al. (1964), que consiste na multiplicação dos esporos de cada raça de *C. lindemuthianum* em tubos de ensaio contendo vagens esterilizadas e parcialmente

imersas em meio ágar-água. Após a repicagem do fungo nas vagens, as mesmas foram incubadas por 14 dias a 20°C.

Decorrido o período necessário para o desenvolvimento do patógeno, as vagens de cada tubo foram retiradas com o auxílio de uma pinça, e dispostas em um Becker contendo água destilada esterilizada. Assim, obteve-se uma suspensão de esporos, que logo em seguida, foi filtrada através de uma dupla camada de gaze.

A suspensão de esporos de cada raça foi ajustada a uma concentração de aproximadamente $1,2 \times 10^6$ esporos/mL, utilizando-se água destilada esterilizada nas diluições. Após a realização de quatro a cinco contagens com o auxílio da câmara de Neubauer-Preciss (hematocitômetro), procedeu-se a inoculação das plantas.

Os isolados monospóricos foram primeiramente inoculados nas 12 cultivares diferenciadoras do *Colletotrichum lindemuthianum*, a fim de se confirmar os fenótipos de virulência das raças (Pastor-Corrales, 1988; Mahuku e Riascos, 2004).

Quinze dias após a emergência, as plantas foram inoculadas e mantidas na câmara de crescimento, com umidade relativa de aproximadamente 100% e temperatura de $22 \pm 2^\circ\text{C}$.

Os genitores, as gerações F₁ e as gerações segregantes foram inoculados com as suspensões de cada patótipo separadamente, a fim de evitar a ocorrência de contaminações. Para tanto, esse processo foi realizado com o auxílio de um atomizador De Vilbiss 15 lb, acionado por um compressor, em toda a plântula até o ponto de escorrimento.

3.5.3. Incubação

As bandejas contendo as plantas inoculadas foram colocadas na câmara nebulizadora por 96 h, a temperatura de $20 \pm 2^\circ\text{C}$, controlando-se a luminosidade (12 h de iluminação de 680 lux/ 12 h de escuro) e com umidade relativa de aproximadamente 100% (Figura 5). Após esse período, as plantas foram transferidas para mesas, em ambiente apropriado, com temperatura de $22 \pm 2^\circ\text{C}$, sob luz artificial, onde permaneceram até o início das avaliações dos sintomas.



Fonte: Nupagri

Figura 3 – Foto da Câmara Nebulizadora do Nupagri.

3.5.4. Método de avaliação dos sintomas

As avaliações visuais dos sintomas em cada plântula foram realizadas sete dias após a inoculação, utilizando-se a escala de severidade proposta por Pastor-Corrales (1991):

- 1- ausência de sintomas;
- 2- até 1% das nervuras principais apresentando manchas necróticas, perceptivas somente na face inferior das folhas;
- 3- maior frequência dos sintomas foliares descrita no grau anterior, até 3% das nervuras afetadas;
- 4- até 1% das nervuras apresentando manchas necróticas, perceptíveis em ambas as faces da folha
- 5- maior frequência dos sintomas foliares descrita no grau anterior, até 3% das nervuras afetadas;
- 6- manchas necróticas nas nervuras, perceptíveis em ambas as faces das folhas e presença de algumas lesões em talos, ramos e pecíolos;
- 7- manchas necróticas na maioria das nervuras e em grande parte do tecido mesofílico adjacente que se rompe. Presença de abundantes lesões no talo, ramos e pecíolos;

- 8- manchas necróticas em quase todas as nervuras, muito abundante em talos, ramos e pecíolos, ocasionando rupturas, desfolhação e redução do crescimento das plantas;
- 9- a maioria das plantas mortas.

As plantas consideradas resistentes (reação incompatível) receberam notas de 1 a 3, enquanto aquelas que foram suscetíveis (reação compatível) receberam notas de 4 a 9. Se a média das notas das plântulas de uma mesma cultivar fosse maior ou igual a 3,6 a cultivar era considerada suscetível.

3.5.5. Análise estatística dos dados

A partir dos dados obtidos pelas segregações mendelianas dos fenótipos de resistência e suscetibilidade, com o auxílio do recurso computacional do Programa Genes (Cruz, 2006), realizou-se a análise genético-estatística por meio do teste do qui-quadrado (χ^2).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Herança da resistência às raças 7 e 23 do *Colletotrichum lindemuthianum*

A fim de verificar se a cultivar México 222 possui herança monogênica dominante, condicionada pelo alelo Co-3, foram realizados cruzamentos (R × S), ou seja, entre o genitor resistente e outra cultivar suscetível, sendo que México 222 foi usada como parental resistente. As gerações F₂ foram derivadas dos cruzamentos México 222 (R) × Michigan Dark Red Kidney (Suscetível à raça 7), e México 222 (R) × Widusa (Suscetível à raça 23). As duas populações foram inoculadas com os raças 7 e 23 de *Colletotrichum lindemuthianum*, respectivamente (Quadro 8).

Quadro 8 - Teste de herança da resistência entre México 222 × MDRK e México 222 × Widusa

Cruzamentos	Gerações F ₂					
	Raça	Plantas Observadas		Relação Esperada	χ^2	Probabilidade (%)
		R	S	R:S		
México 222 (R) × MDRK (S)	7	101	7	3:1	19,753	0,0008
México 222 (R) × MDRK (S)	7	101	7	15:1	0,0098	92,0835
México 222 (R) × Widusa (S)	23	87	28	3:1	0,026	87,1688
México 222 (R) × Widusa (S)	23	87	28	15:1	64,2834	0

MDRK – Michigan Dark Red Kidney; R – Resistente / S – Suscetível; χ^2 - Qui-quadrado.

A avaliação dos genótipos parentais, F₁ e populações segregantes F₂, revelaram que a resistência à raça 7 é controlada por dois genes dominantes, cuja segregação ajustou-se à razão de 15R:1S. Ao se considerar a herança monogênica foi observado um elevado valor de qui-quadrado, cuja magnitude foi de 19,753. Assim sendo, a geração F₂ do cruzamento México 222 (R) × MDRK (S), inoculada com a raça 7, ajusta-se melhor à hipótese 15R:1S e rejeita-se a hipótese de segregação de

3R:1S. A probabilidade do México 222 apresentar a relação esperada de 3R:1S, foi de 0,0008%, ou seja, quase nula. Desta forma, é correto afirmar que a possibilidade de apenas um locus ter influenciado a resposta da cultivar frente à raça 7 é praticamente zero. Todavia, quando foi testada a hipótese de dois genes dominantes estarem presentes na cultivar México 222, conferindo resistência à raça 7, a probabilidade aumentou vertiginosamente para 92,08%.

Assim sendo, embora a cultivar diferenciadora de origem andina Michigan Dark Red Kidney apresente o alelo de origem Andina *Co-1* (McRostie, 1919; Vallejo e Kelly, 2008), este não confere resistência à raça andina 7 de *C. lindemuthianum*. Deste modo pode-se deduzir que o outro gene de resistência também está presente na cultivar mesoamericana México 222. Então, além do gene *Co-3*, outro alelo é responsável pela resistência à raça 7 de *Colletotrichum lindemuthianum*. Vallejo e Kelly (2005) também constataram que a cultivar México 222 possui dois genes que conferem resistência à raça 7 de *Colletotrichum lindemuthianum*.

Por sua vez, a geração F₂ do cruzamento México 222 (R) × Widusa (S) ajustou-se à razão de 3 resistentes para 1 suscetível, quando inoculada com a raça 23 de *C. lindemuthianum*. Neste caso foi rejeitada a hipótese de segregação de dois genes dominantes (15R:1S), uma vez que a probabilidade foi nula. Consequentemente, a hipótese de herança dominante condicionada por dois genes é inadequada. Contudo, quando se testou a relação de dominância monogênica, constatou-se que na realidade apenas um gene dominante foi responsável pela quebra da virulência da raça 23 (Figura 4).

A cultivar andina Widusa apresenta o alelo *Co-1*⁵ que confere resistência a diversas raças de *C. lindemuthianum* (Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006). No entanto, esse alelo não atua no processo de resistência da geração segregante quando inoculada com a raça 23 de *C. lindemuthianum*, uma vez que, esta cultivar é suscetível a raça 23. Logo, esse resultado indica que o único gene dominante responsável pela resistência à raça 23 do *C. lindemuthianum* nesse cruzamento, está presente na cultivar México 222. Resultado similar foi obtido, por Mendéz-Vigo et al. (2005), no cruzamento entre México 222 e Andecha, quando a população F₂ foi inoculada com a raça 38. Sendo assim, o estudo da herança da resistência, do mesmo modo neste cruzamento ajustou-se à uma razão de 3R:1S, demonstrando a presença de um gene dominante presente em México 222, uma vez que o gene de Andecha não atua nessa reação, pois é suscetível a raça em estudo.

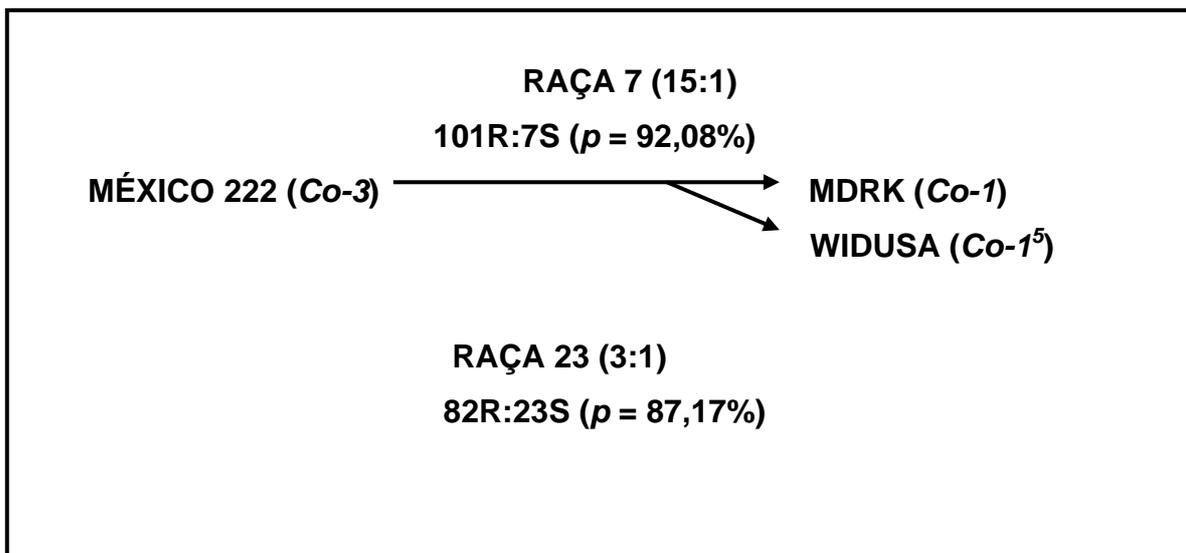


Figura 4 - Segregação 15R:1S na população F₂ do cruzamento entre México 222 x Michigan Dark Red Kidney (raça 7) e 3R:1S na geração F₂ do cruzamento México 222 x Widusa (raça 23).

4.2. Teste de alelismo

A condução de testes de alelismos em populações segregantes F₂ resistentes é de suma importância para o estudo da localização dos alelos de resistência de interesse. A cultivar México 222, uma das 12 cultivares diferenciadoras, que vem sendo constantemente estudada quanto a inconsistências relacionadas ao seu conjunto gênico de resistência.

Mendéz-Vigo et al. (2005) analisando o grupo de ligação B4 de resistência ao feijoeiro comum, obtiveram um resultado o qual sugere que Co-3 e Co-9, previamente considerados como genes diferentes, poderiam ser na realidade, diferentes combinações de alelos resistentes presentes no cluster B4.

Até o momento foram identificados pelo menos cinco alelos de um mesmo locus em A1220, A493, BAT 93 e PI 207262. Assim, no presente trabalho, foram conduzidos testes de alelismos para os loci Co-3, Co-9, Co-4 e Co-7.

Em adição, também foi investigado qual seria o possível gene presente na cultivar México 222, além do Co-3, que pudesse conferir resistência à raça 7.

O Quadro 10 apresenta os resultados obtidos das populações F₂ dos cruzamentos (R x R) para a realização do teste de alelismo. Os estudos de alelismo conduzidos nas gerações F₂ derivadas dos cruzamentos entre México 222 e as

cultivares PI 207262, BAT 93 e MSU, 7.1 revelaram a ausência de segregação (Figura 7).

Quadro 10 - Resposta da geração F₂ dos cruzamentos entre cultivares de feijão às raças 7 e 64

Cruzamentos F ₂	Nº de plantas		Proporção esperada	χ^2	P
	R	S			
Inoculação com a Raça 7 do <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>					
México 222 (Co-3) x PI 207262 (Co-4 ³ +Co-9)	369	0	-	-	-
México 222 (Co-3) x BAT 93 (Co-9)	115	0	-	-	-
México 222 (Co-3) x MSU 7.1 (Co-7)	125	0	-	-	-
Inoculação com a Raça 64 do <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>					
PI 207262 (Co4 ³ +Co-9) x MSU7.1 (Co-7)	158	0	-	-	-

R = resistente S = suscetibilidade

A falta de segregação, ou seja, a presença de alelismo, observada nestes testes, indicam que a resistência à raça 7 de *C. lindemuthianum* nessas cultivares é governada por alelos presentes em um mesmo locus gênico e não por diferentes genes. Também foi realizado o cruzamento entre a linhagem MSU 7.1, que possui o gene de resistência o Co-7 e a cultivar PI 207262, que possui o alelo Co-4³ e o gene Co-9. Todos os 158 indivíduos da geração F₂ do cruzamento entre MSU 7.1 e PI 207262 foram resistentes à raça 64 de *C. lindemuthianum*, sugerindo que os genes de resistência dessas duas cultivares estão localizados no mesmo locus sendo, portanto, alelos de um mesmo locus.

Resultados semelhantes foram obtidos com a geração F₂ do cruzamento entre México 222 e MSU 7.1, inoculada com a raça 8 do *C. lindemuthianum*. Através desses resultados foi possível inferir que Co-3 e Co-7 são de fato alelos de um mesmo locus.

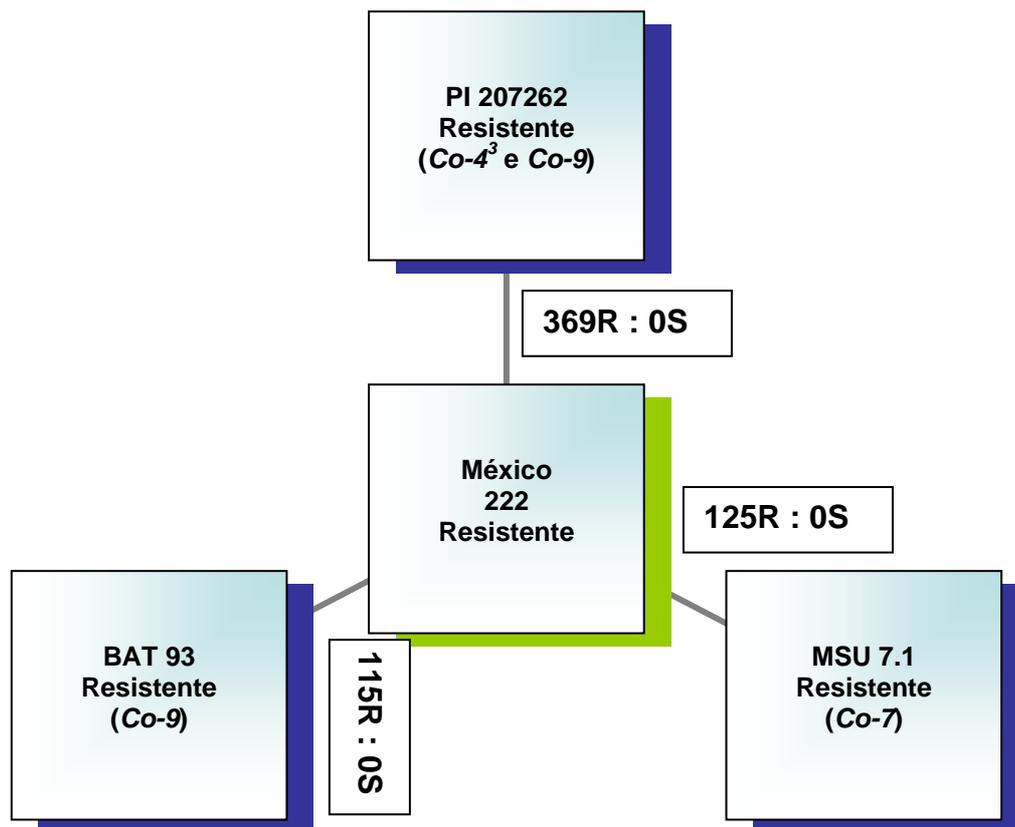


Figura 7 – Teste de alelismo entre cruzamentos de cultivares resistentes à raça 7 de *C. lindemuthianum*.

Uma vez que, México 222 apresenta um espectro de resistência diferente de BAT 93 e de PI 207262, os resultados dos testes de alelismos permitem concluir que o gene *Co-9* e o gene *Co-3* e/ou um segundo alelo em México 222 conferindo resistência à raça 7 de *C. lindemuthianum*, compartilham um mesmo locus ou encontram-se muito próximo em cluster gênico exibindo co-segregação. Ressalta-se também, que México 222 possui um novo alelo com espectro de resistência mais fraco, pois não confere resistência às raças 9, 23. O teste de alelismo demonstrou que a resistência à raça 7 do patógeno nas cultivares México 222, MSU 7.1, PI 207262 e BAT 93, é condicionado por alelos de um mesmo locus de resistência ou pertencentes a um cluster gênico. Diante do exposto, os autores propõem que o novo alelo que condiciona resistência à raça 7 do *Colletotrichum lindemuthianum* ao México 222 deva ser designado como *Co-3*³.

Estudos realizados por Gonçalves-Vidigal et al. (2006), com a cultivar diferenciadora Widusa, obtiveram respostas similares ao presente trabalho. Devido às limitadas informações sobre os genes de resistência na cultivar Widusa, foram desenvolvidas pesquisas de herança de resistência e teste de alelismo. As gerações F₂ provenientes do cruzamento Widusa × Michigan Dark Red Kidney (MDRK), inoculadas com a raça 65 do *C. lindemuthianum*, obtiveram uma proporção de 200 resistentes para 0 suscetível, demonstrando a presença de alelismo. Com isso, os autores concluíram que a resistência da cultivar Widusa é condicionada por alelo pertencente ao locus *Co-1*, o qual foi designado como *Co-1⁵*.

A caracterização dos alelos de resistência tem relevada importância para os programas de melhoramento do feijoeiro comum. O conhecimento de novos alelos e de novas fontes de resistência propicia a condução de trabalhos de piramidação dos genes andinos e mesoamericanos para conferir resistência a distintas raças do *C. lindemuthianum*. A piramidação de genes é uma estratégia para desenvolver cultivares com maior tempo de resistência (Young e Kelly, 1996a). Além disso, o uso de cultivares contendo genes de maior efeito proporciona a atenuação do surgimento de novas raças do patógeno.

Segundo Van Der Plank (1984), a base para estabilidade da resistência é o declínio do vigor patogênico, obtido a partir de certo número de genes necessários para prevalecer sobre o hospedeiro resistente. Por conseguinte, a introgressão de diversos genes de resistência na mesma cultivar permitiria que a mesma tivesse um maior tempo de resistência ao patógeno.

Os genes previamente caracterizados nas cultivares México 222, MSU 7.1, BAT 93 e PI 207262 eram considerados como diferentes genes por não terem sido testados em relação ao alelismo.

Os resultados obtidos na presente pesquisa demonstram que estes genes são de fato alelos de um mesmo locus, uma vez que se detectou a presença de alelismo. Esta informação é de fundamental importância aos melhoristas de feijoeiro comum, a qual poderá facilitar a condução dos trabalhos de melhoramento visando resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum*.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos permitiram as seguintes conclusões:

- a) A segregação obtida na geração F_2 do cruzamento entre México 222 × Michigan Dark Red Kidney (MDRK), inoculados com a raça 7 de *C. lindemuthianum*, ajustou-se a razão 15:1, indicando a presença de dois genes dominantes presentes na cultivar mesoamericana México 222.
- b) A geração F_2 do cruzamento México 222 × Widusa, inoculado com a raça 23, gerou população segregante na proporção que se ajustou à razão de 3R:1S, indicando a presença de um gene dominante na cultivar México 222.
- c) Os testes de alelismo demonstraram que a resistência à raça 7 de *C. lindemuthianum* nas cultivares México 222, MSU 7.1, PI 207262 e BAT 93, foi condicionada por alelos de um mesmo locus.
- d) Os autores propõem que o segundo alelo presente em México 222 que confere resistência à raça 7 de *C. lindemuthianum* seja designado como *Co-3*³.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, A.F.B.; MARQUES JÚNIOR, O.G.; RAMALHO, M.A.P. Pesquisa em melhoramento genético do feijoeiro no período de 1990 a 1995 no Brasil e no mundo. Anais da V Reunião Nacional de Pesquisa de Feijão. 1996. **Resumos Expandidos**. Goiânia, 1:320-322, 1996.

AIDAR, H.; KLUTHCOUSKI, J.; STONE, L.F. **Feijão: produção do feijoeiro comum em várzeas tropicais**. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2002. 305 p.

ADAM-BLONDON, A.; SEVIGNAC, M.; BANNEROT, H.; DRON, M. SCAR, RAPD and RFLP markers linked to *ARE*, a simple dominant gene conferring resistance to *Colletotrichum lindemuthianum*, the causal agent of anthracnose in French bean. **Theoretical and Applied Genetics**, 88:865-870, 1994.

ALZATE-MARIN, A.L.; BAÍA, G.S.; PAULA-JÚNIOR., T.J.; CARVALHO, G.A.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Inheritance of anthracnose resistance in common bean differential cultivar AB 136. **Plant Disease**, 81:996-998, 1997.

ALZATE-MARIN, A.L.; MENARIM, H.; CHAGAS, J. M.; BARROS, E. G.; MOREIRA, M.A. Identification of RAPD marker linked to *Co-6* anthracnose resistance gene in common bean cultivar AB 136. **Genetics and Molecular Biology**, 23:633-637, 2000.

ALZATE-MARIN, A.L.; COSTA, M.R.; SARTORATO, A.; RAVA, C.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Use of markers as a tool to investigate the presence of disease resistance genes in common bean cultivars. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, 1:125-133, 2001.

ALZATE-MARIN, A.L.; ARRUDA, K.M.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Allelism studies for anthracnose resistance genes of common bean cultivar AND 277. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 46:173-174, 2003a.

ALZATE-MARIN, A.L.; COSTA, M.R.; MENARIM, H.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Herança da resistência à antracnose na cultivar de feijoeiro comum Cornell 49-242. **Fitopatologia Brasileira**, 28:302-306, 2003b.

ALZATE-MARIN, A.L.; COSTA, M.R.; ARRUDA, K.M.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Characterization of the anthracnose resistance gene present in Ouro Negro (Honduras 35) common bean cultivar. **Euphytica**, 133:165-169, 2003c.

ALZATE-MARIN, A.L.; SARTORATO, A. Analysis of the pathogenic variability of *Colletotrichum lindemuthianum* in Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 47:241-242, 2004.

ALZATE-MARIN, A.L.; DE SOUZA, K.A.; SOLA, M.G. M; OLIVEIRA, E.J.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Genetic characterization of anthracnose resistance genes *Co-4³* and *Co-9* in common bean cultivar Tlanepantla 64 (PI 207262). **Euphytica**, 154:1-8, 2007.

ANDRADE, E.M.; COSTA, J.G.C.; RAVA, C.A. Variabilidade patogênica de isolados de *Colletotrichum lindemuthianum* de algumas regiões brasileiras. In: Reunião Nacional de Pesquisa de Feijão. Salvador, 1999. **Resumos Expandidos**, Salvador, Embrapa Arroz e Feijão, 1999. p.242-244.

ANSARI, K.I.; PALACIOS, N.; ARAYA, C.; LANGIN, T.; EGAN, D.; DOOHAN, F.M. Pathogenic and genetic variability among *Colletotrichum lindemuthianum* isolates of different geographic origins. **Plant Pathology**, 53:635-642, 2004.

ARAYA, C.M. Coevolución de interacciones hospedante-patógeno en frijol común. **Fitopatologia Brasileira**. 28: 221-228, 2003.

AUGUSTIN, E.; COSTA, J.G.C. Fontes de Resistência a duas raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* no melhoramento do feijoeiro no Sul do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 6:265-272, 1971.

AWALE, H.E.; KELLY, J.D. Development of SCAR markers linked to *Co-4²* gene in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 44:119-120, 2001.

BALARDIN, R.S.; JAROSZ, M.; KELLY, J.D. Virulence and molecular diversity in *Colletotrichum lindemuthianum* from South, Central, and North America. **Phytopathology**, 87:1184-1191, 1997.

BANNEROT, H. Résultats de l' infection d'une collection de haricots par six races physiologiques d'antracnose. **Annual de Amélioration des Plantes**, 15:201-222, 1965.

BARRUS, M.F. Variation of varieties of beans in their susceptibility to anthracnose. **Phytopathology**, 1:190-199, 1911.

BEAVER, J.S.; ROSAS, J.C.; MYER, J.; ACOSTA, J.; KELLY, J.D.; NCHIMBI-MSOLLA, S.; MISANGU, J.; BOSOKI, J.; TEMPLE, S.; COYNE, D.P. Contributions of bean/cowpea CRSP to cultivar and germoplasm development in common bean, **Field Crops Research**, 82: 87–102, 2003.

BEEBE, S.E.; SKROCH, P.W.; TOHME, J.; DUQUE, M.C.; PEDRAZA, F.; NIENHUIS, J. Structure of genetic diversity among common bean landraces of

Middle American origin based on correspondence analysis of RAPD. **Crop Science**, 40:264-273, 2000.

BIANCHINI, A.; MENEZES, J.R, de; MARINGONI, A.C. Doenças e seu controle. In: CARVALHO, S.M. de. **O feijão no Paraná**. Londrina: Fundação Instituto Agrônômico do Paraná, 1989, 303p.

BIGIRIMANA, J.; HÖFTE, M. Bean anthracnose: Inoculation methods and influence of plant stage on resistance of *Phaseolus vulgaris* cultivars. **Journal Phytopatology**, 149:403-408, 2001.

BORÉM, A.; CARNEIRO, J.E.S. A cultura. In: VIEIRA, C.; PAULA Jr., T.J.; BORÉM, A. (eds.). **Feijão: Aspectos gerais e cultura no Estado de Minas**, p.14-53, 1998.

BORÉM, A. **Melhoramento de Plantas**. Viçosa : UFV, 2001, 500p.

BROUGHTON, W. J.; HERNADEZ, G.; BAIR, M.; BEEDE, S.; GEPTS, P.; VANDERLEYDEN, J. Beans(*Phaseolus vulgaris*) – model food legumes. **Plant and Soil**, 252:55-128, 2003.

BURKHOLDER, W.H. The production of an anthracnose-resistant white marrow bean. **Phytopathology**, 8:353-359, 1918.

CARBONELL, S.A.M. A cultura do feijão no Brasil: tendências do melhoramento. In: **Feijão irrigado: estratégias básicas de manejo**. Fancelli, A.L. e Dourado Neto, D. (Eds.). Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”. Piracicaba, São Paulo, 1999, p. 9-23.

CARNEIRO, S.M. Physiological races *Colletotrichum lindemuthianum* in Paraná State, Brazil. **Summa Phytopathologica**, 25:275-278, 1999.

CÁRDENAS, F.; ADAMS, M.W.; ANDERSEN, A. The genetic system for reaction of field beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to infection by three physiologic races of *Colletotrichum lindemuthianum*. **Euphytica**, 13:178-186, 1964.

CASTANHEIRA, A.L.M.; SANTOS, J.B.; FERREIRA, D.F.; MELO, L.C. Identification of common bean alleles resistant to anthracnose using RAPD. **Genetics and Molecular Biology**, 22:565-569, 1999.

CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL – CIAT, **Annual Report Bean Program**. Cali:CIAT, 1974.

CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL – CIAT, **Annual Report Bean Program**. Cali:CIAT, 1990. p.70-125.

CHAVES, G. La Antracnosis. In: SCHWARTZ, H.F.; GALVEZ, G.E. (eds.). **Problemas de producción del frijol: enfermedades, insectos, limitaciones edáficas y climáticas de *Phaseolus vulgaris***. Cali, 1980.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO – CONAB. Disponível em: <http://www.conab.gov.br/conabweb/download/safra/3levsaf.pdf>. Acesso em 12 dezembro, 2006.

CRUZ, C.D. **Aplicativo computacional em genética e estatística**. Viçosa: UFV, 2006, 175p.

DAMASCENO E SILVA, K.J.; SOUZA, E.A.; ISHIKAWA, F.H. Characterization of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from the State of Minas Gerais, Brazil. **Journal of Phytopathology**, 155:241-247, 2007.

DE ARRUDA, M.C.C.; ALZATE-MARIN, A.L.; CHAGAS, J.M.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Identification of random amplified polymorphic DNA markers linked to the *Co-4* resistance gene to *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean. **Phytopathology**, 90:758-761, 2000.

DEBOUCK, D. Systematics and Morphology. In: SCHOONHOVEN, A. VAN; VOYSEST, O. (Eds.). **Common beans: research for crop improvement**. Cali: CIAT, 1991. p. 55-117.

DEBOUCK, D.G. *Phaseolus* germplasm exploration. In: GEPTS, P (ed.). **Genetic resources of *Phaseolus* beans**. Dordrecht: Kluwer, 1988, p. 3-29.

DEL PELOSO, M.J.; COSTA, J.G.C.; RAVA, C.A.; FARIA, L.C. de. **Cultivo do feijoeiro comum**. 2003. Disponível em <http://www.cnaf.embrapa.br/>. Acesso em: 24, novembro, 2004.

FALEIRO, F.G.; RAGAGNIN, V.A.; SCHUSTER, I.; CORRÊA, R.X.; GOOD-GOD, P. I.; BROMMONSHENKEL, S.H.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Mapeamento de genes de resistência do feijoeiro à ferrugem, antracnose, mancha-angular usando marcadores RAPD. **Fitopatologia Brasileira**, 28:59-66, 2003a.

FAO. **Faostat database gateway**. Disponível em <http://apps.fao.org/lim500/nph-sdqwrap.pl>. 2008. Acesso em: 20, novembro, 2007.

FLOR, H.H. Current status of the gene-for-gene concept. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, 19:125-188, 1971.

FOUILLLOUX, G. Bean anthracnose. New genes of resistance. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 19:36-37, 1976.

FOUILLLOUX, G. New races of bean anthracnose and consequences on our breeding programs. In: **Proceedings of the International Symposium on Diseases of Tropical Food Crops**. Louvain-la-Neuve, 1978. Louvain-la-Neuve: Universite Catholique de Louvain, Belgium, 1979. p.221-235.

GEFFROY, V.; DELPHINE, S.; OLIVEIRA, J.C.F.; SÉVIGNAC, M.; COHEN, S.; GEPTS, P.; NEEMA, C.; LANGIN, T.; DRON, M. Identification of an ancestral resistance gene cluster involved in the coevolution process between *Phaseolus vulgaris* and its fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*. **Molecular Plant Microbe Interactions**, 12:774-784, 1999.

GEPTS, P. Enhanced available methionine concentration associated with higher phaseolin levels in common bean seeds. **Theoretical Applied Genetics**, 69: 47-53, 1984.

GEPTS, P.; BLISS, F.A. Phaseolin variability among wild and cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*) from Colombia. **Economic Botany**, 40:469-478, 1986.

GEPTS, P.L.; OSBORN, T.C.; RASHKA, K. Phaseolin seed proteins variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.): evidence for multiple centers of domestications. New York. **Economic Botany**, 40: 451-456, 1986.

GEPTS, P.A Middle American and an Andean common bean gene pool. In: P. GEPTS (Ed.). **Genetic resources of *Phaseolus* beans, their maintenance, domestication and utilization**. London: Kluwer, 1988. p. 375-390.

GEPTS, P.L. Biochemical evidence bearing on the domestication of *Phaseolus* (*Fabaceae*) beans. **Economic Botany**, New York, 44: 28-38 (Supplement), 1990.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C. **Herança da resistência às raças alfa, delta e capa de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.)**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 1994. 52p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento).

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; KELLY, J.D. Inheritance of anthracnose resistance in the common bean cultivar Widusa. **Euphytica**, 151: 411-419, 2006.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; SILVA, C.R.; VIDIGAL FILHO, P.S.; GONELA, A.; KVITSCHAL, M.V. Allelic relationships of anthracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) resistance in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivar Michelite and the proposal of a new anthracnose resistance gene, *Co-11*. **Genetics and Molecular Biology**, 30:589-593, 2007.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; LACANALLO, G.F.; VIDIGAL FILHO; P.S. A new gene conferring resistance to anthracnose in Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivar Jalo Vermelho. **Plant Breeding**, 127:592-596, 2008a.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; THOMAZELLA, C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; KVITSCHAL, M.V.; ELIAS, H. T. Characterization of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates using differential cultivars of common bean in Santa Catarina State, Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 51:883-888, 2008b.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO; P.S.; MEDEIROS, A.F.; PASTOR-CORRALES, M.A. Common bean landrace Jalo Listras Pretas is the source of a new Andean anthracnose resistance gene. **Crop Science**, 49:133-138, 2009.

GONZÁLES, M.; RODRIGUEZ, R.; ZAVALA, M. E.; KACOBO, J.L.; HERNANDEZ, F.; ACOSTA, J.; MATINEZ, O.; SIMPSON, J. Characterization of Mexican isolates of *Colletotrichum lindemutianum* by using differential cultivars and molecular markers. **Phytopathology**, 88:292-299, 1998.

GONZALES-CHAVITA, M.R.; RODRIGUES GUERRA, R.; HERNANDEZ-GODINEZ, F.; ACOSTA-GALLEGOS, J. A.; MARTINEZ DE LA VEGA, O.; SIMPSON, J. Analisis of pathotypes of *Colletotrichum lindemuthianum* found in the central region of Mexico and resistance in elite germ plasm of *Phaseolus vulgaris*. **Plant Disease Report**, 88:152 -156, 2004.

HABGOOD, H. Designation of physiological races of plant pathogens. **Nature**, 227:1267-1269, 1970.

HALEY, S.D.; MIKLAS, P.N.; AFANADOR, L.; KELLY, J.D. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) marker variability between and within gene pools of common bean. **Journal of American Society for Horticultural Science**, 119:122-125, 1994.

HALLARD, J.; TREBUCHET, G. Bean anthracnose in Western Europe. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 19:44-46, 1976.

IBGE (2005). **Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Sistema IBGE de recuperação automática**. Disponível em <http://www.sidra.ibge.gov.br>. Acesso em: 09, novembro, 2007.

INSTITUTO BIOLÓGICO. **Instituto Biológico**. Disponível em: www.biológico.sp.gov.br/vegetais/feijao/feijao_vagem.htm. Acesso em: 05, novembro, 2005.

ISHIKAWA, F.H.; SILVA, K.J.D.; SOUZA, E.A.; DAVIDE, L.M.C.; FREIRE, C.N. S. Levantamento de raças de *Colletotrichum lindemuthianum* de regiões produtoras de feijão. In Congresso Nacional de Pesquisa de feijão, 2005, Goiânia. **VIII Congresso Nacional de Pesquisa de Feijão**. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2005, p. 501-504.

ITO, M.F.; CARBONELL, S.A. M.; POMPEU, A.S.; LOT, R.C. Resistência do feijoeiro a *Colletotrichum lindemuthianum* e variabilidade fisiológica do patógeno. **Resumos da V Reunião Nacional de Pesquisa de Feijão**, Goiânia, EMBRAPA/CNPAF, 1996, p.236-238.

KELLY, J.D.; AFANADOR, L.; CAMERON, L.S. New races of *Colletotrichum lindemuthianum* in Michigan and implications in dry bean resistance breeding. **Plant Disease**, 78:892-894, 1994.

KELLY, J.D.; YOUNG, R.A. Proposed symbols for anthracnose resistance genes. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 39:20-24, 1996.

KELLY, J.D.; MIKLAS, P.N. The role of RAPD markers in breeding for disease in common bean. **Molecular Breeding**, 4:1-11, 1998.

KELLY, J.D.; GEPTS, P.; MIKLAS, P.N.; COYNE, D.P. Tagging and mapping of genes and QTL and molecular marker-assisted selection for traits of economic importance in bean and cowpea. **Field Crops Research**, 82: 135–154, 2003.

KELLY, J.D.; VALLEJO, V. A comprehensive review of the major genes conditioning resistance to anthracnose in common bean. **HortScience**, 39:1196-1207, 2004.

KIMATI, H. Doenças do feijoeiro – *Phaseolus vulgaris*. In: GALLI, F. (Ed.). **Manual de Fitopatologia: Doenças de Plantas Cultivadas**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1980, p.297-318.

KIMATI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L. E. A.; REZENDE, J. A. M. **Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas**. 3. ed. São Paulo: Ceres, 1997, 774p.

MAHUKU, G.S.; JARA, C.E.; CAJIAO, C.; BEEBE, S. Sources of resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in the secondary gene pool of *Phaseolus vulgaris* and in crosses of primary and secondary gene pools. **Plant Disease**, 86:1383-1387, 2002.

MAHUKU, G.S.; RIASCOS, J.J. Virulence and molecular diversity within *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Andean and Mesoamerican bean varieties and regions. **European Journal of Plant Pathology**, 110:253-263, 2004.

MASTENBROEK, C. A breeding programme for resistance to anthracnose in dry shell haricot beans, based on a new gene. **Euphytica**, 9:177-184, 1960.

McROSTIE, G.P. Inheritance of anthracnose resistance as indicated by a cross between a resistant and a susceptible bean. **Phytopathology**, 9:141-148, 1919.

MELOTTO, M.; KELLY, J.D. An allelic series at the *Co-1* locus for anthracnose in common bean of Andean origin. **Euphytica**, 116:143-149, 2000.

MENDÉZ-VIGO, B.; RODRIGUEZ, C.; PAÑEDA, A.; GIRALDEZ, R.; FERREIRA, J. J. Development of a SCAR marked linked to *Co-9* in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 45:116-117, 2002.

MENDÉZ-VIGO, B.; RODRÍGUEZ SUÁRES, C.; PAÑEDA, A.; FERREIRA, J.J.; GIRALDEZ, R. Molecular markers and allelic relationships of anthracnose resistance gene cluster B4 in common bean. **Euphytica**, 141: 237 – 245, 2005.

MENEZES, J.R. **Variabilidade patogênica de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. em *Phaseolus vulgaris* L.** Brasília: Universidade de Brasília, 1985. 65p. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia).

MENEZES, J.R.; DIANESE, J.C. Race characterization of Brazilian isolates of *Colletotrichum lindemuthianum* and detection of resistance to anthracnose in *Phaseolus vulgaris*. **Phytopathology**, 78:650-655, 1988.

MICHEREFF, S.J. **Doenças causam sérios prejuízos na safra de feijão em Pernambuco.** Disponível em: www.ufrpe.br/artigos/artigo-22.html. Acesso em: 05, novembro, 2007.

MIKLAS, P.N.; AFANADOR, L.; KELLY, J.D. Recombinations facilitated marker assisted selection for disease resistance in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 39: 54, 1996.

MUNDT, C.C. Probability of mutation to multiple virulence and durability of resistance gene pyramids. **Phytopathology**, 80:221-223, 1990.

NIETSCHKE, S.; BORÉM, A.; CARVALHO, G.A.; OCHA, R.C.; PAULA-JÚNIOR, T.J.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. RAPD and SCAR markers linked to gene conferring resistance to angular leaf spot in common bean. **Journal Phytopathology**, 148:117-121, 2000.

PARADELA FILHO, O.; ITO, M.F.; POMPEU, A.S. Novas raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. **Summa Phytopathologica**, 7:20, 1981.

PASTOR-CORRALES, M.A. Variación patogênica de *Colletotrichum lindemuthianum*, el agente causal de la antracnosis del frijol y una propuesta para su estandarización. In: PASTOR-CORRALES, M.A. (ed). **La antracnosis del frijól común, *Phaseolus vulgaris*, en América Latina**, Documento de Trabajo nº 113, Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colômbia, 1988. p.212-239.

PASTOR-CORRALES, M.A.; OTOYA, M.M.; CASTELLANOS, G.; AFANADOR, L. La antracnosis del frijol y objetivos del taller de trabajo. In: PASTOR-CORRALES, M.A. (ed.). **La antracnosis del frijol común *Phaseolus vulgaris* in América Latina**. Cali: CIAT, 1988. p.1-25. (Documento de Trabajo, 113)

PASTOR-CORRALES, M.A. Estandarización de cultivares diferenciales y de designación de razas de *Colletotrichum lindemuthianum*. **Phytopathology**, 81:694, 1991.

PASTOR-CORRALES, M.A.; ERAZO, O.A.; ESTRADA, E.I.; SINGH, S.P. Inheritance of anthracnose resistance in common bean accession G 2333. **Plant Disease**, 78:959-962, 1994.

PASTOR-CORRALES, M.A.; OTOYA, M.M.; MOLINA, A.; SINGH, S.P. Resistance to *Colletotricum lindemuthianum* isolates from Middle America and Andean South America in different common bean races. **Plant Disease**, 79:63-67, 1995.

PAULA-JÚNIOR, T.J.; ZAMBOLIM, L. Doenças. In: VIEIRA, C.; PAULA-JÚNIOR, T.J.; BORÉM, A. (eds). **Feijão: aspectos gerais e cultura no Estado de Minas**. Viçosa: Editora UFV, 1998. p 375-433.

PEREIRA, P.A.A. Evidências de domesticação e disseminação do feijoeiro comum e conseqüências para o melhoramento genético da espécie. Brasília. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 25:19-23, 1990.

POLETINE, J.P.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; SCAPIM, C. A.; SILVÉRIO, L.; THOMAZELLA, C. Inheritance of resistance to races 69 and 453 of *Colletotrichum lindemuthianum* in the Common bean. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 43:479-485, 2000.

QUEIROZ, V.T.; SOUSA, C.S.; COSTA, M.R.; SANGLARD, D.A.; ARRUDA, K.M.A.; SOUZA, T.L.P.O.; RAGAGNIN, V.A.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Development of SCAR markers linked to common bean anthracnose resistance genes *Co-4* and *Co-6*. **Reports of the Bean Improvement Cooperative**, 47: 249-250, 2004.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; PINTO, C.B. **Genética quantitativa em plantas autógamas**: aplicações ao melhoramento do feijoeiro. Goiânia: Editora UFG, 1993. 271p.

RAVA, C.A.; MOLINA, J.; KAUFFMANN, M.; BRIONES, I. Determinacion de razas fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* en Nicaragua. **Fitopatologia Brasileira**, 18:388-391, 1993.

RAVA, C.; PURCHIO, A.; SARTORATO, A. Caracterização de patótipos de *Colletotrichum lindemuthianum* que ocorrem em algumas regiões produtoras de feijoeiro comum. **Fitopatologia Brasileira**, 19:167-172, 1994.

REYS, M.S.; BALARDIN, R.S.; PIEROBOM, C.R. Reação de cultivares de feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris*) a patótipos de *Colletotrichum lindemuthianum*. **Revista Brasileira de Agrociência**, 11:113-116, 2005.

RODRÍGUEZ-GUERRA, R.; RAMIREZ-RUEDA, M.T.; MARTINEZ DE LA VEGA, O.; SIMPSON, J. Variation in genotype, pathotype and anastomosis groups of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Mexico. **Plant Pathology**, 52:228-235, 2003.

ROYER, M.R.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; SCAPIM, C. A.; VIDIGAL FILHO, P.S. Outcrossing in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars in Maringá, northwest of Paraná State. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, 2: 49-54, 2002.

SARTORATO, A.; RAVA, C.A.; RIOS, G.P. Doenças fúngicas e bacterianas da parte aérea. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L..F.; ZIMMERMANN, M.J.O. (eds). **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: Potafós, 1996. p.669-700.

SARTORATO, A. Identification of *Phaeoisariopsis griseola* pathotypes from five States of Brazil. **Fitopatologia Brasileira**, 27:78-81, 2002.

SARTORATO, A. Pathogenic variability and genetic diversity of *Phaeoisariopsis griseola* isolates from two countries in the state of Goiás, Brazil. **Journal Phytopathology**, 152:385-390, 2004

SARTORATO, A. **Principais doenças do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 2003. Disponível em: www.agromil.com.br/doe_fej.html. Acesso em: 23, outubro, 2005.

SCHOONHOVEN, A.V.; VOYSEST, O. Common bean: research for crop improvement. Cali: CIAT; **CAB Internacional**, 1991. 980 p.

SCHWARTZ, H.F.; PASTOR-CORRALES, M.A.; SINGH, S.P. New sources of resistance to anthracnose and angular leaf spot of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, 31:741-754, 1982.

SCHWARTZ, H.F. Fungal diseases of aerial parts – anthracnose. In: Compendium of Bean Diseases. **The American Phytopathological Society**, p. 16-17. 1994.

SICARD, D.; MICHALAKIS, Y.; DRON, M.; NEEMA, C. Genetic diversity and pathogenic variation of *Colletotrichum lindemuthianum* in the three centers of diversity of its host *Phaseolus vulgaris*. **Phytopathology**, 87:807-813, 1997.

SILVÉRIO, L.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; BARELLI, M.A.A.; THOMAZELLA, C.; NUNES, W.M.C. Genetic resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* race 2047 in G 2333. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 45:74-75, 2002.

SINGH, S.P.; GEPTS, P.; DEBOUCK, D.G., Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). **Economic Botany**, 45:379-396, 1991.

SONNANTE, G.; STOCCKTON, T.; NODARI, R. O.; BECERRA-VELASQUES, V. L.; GEPTS, P. Evolution of genetic diversity during the domestication of common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Theoretical and Applied Genetics**, 89:629-635, 1994.

SUTTON, B.C. The genus *Glomerella* and its anamorph *Colletotrichum*. In: BAILEY, J.A.E; JEGER, M.J, (eds.), **Colletotricum – biology, pathology and control**. Wallingford: CAB International. 1992. p.1-26.

TALAMINI, V.; SOUZA, E.A.; POZZA, E.A.; FERNANDES, F.R.; ISHIKAWA, F.H. Identificação de raças de *Colletotrichum lindemuthianum* de regiões produtoras de feijão comum em Minas Gerais. **Resumos do VII Congresso Nacional de Feijão**, Viçosa, 1:187-189, 2002.

TALAMINI, V.; SOUZA, E.A.; POZZA, E.A.; CARRIJO, F.R.F.; ISHIKAWA, F.H.; SILVA, K.J.D.; OLIVEIRA, F.A. Identificação de raças patogênicas de *Colletotrichum lindemuthianum* a partir de isolados provenientes de regiões produtoras de feijoeiro comum. **Summa Phytopathologica**, 30: 371-375, 2004.

THOMAZELLA, C.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; SAKIYAMA, N.S.; BARELLI, M.A.A.; SILVÉRIO, L. Genetic variability among *Colletotrichum lindemuthianum* races using RAPD markers. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 45:44-45, 2002a.

THOMAZELLA, C.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL-FILHO, P.S.; NUNES, W.M.C.; VIDA, J.B. Characterization of *Colletotrichum lindemuthianum* races in Paraná State, Brazil. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, 2:55-60, 2002b.

TU, J.C. Occurrence and characterization of the epsilon race of bean anthracnose in Ontário. **Plant Disease**, 68:69-70, 1984.

VALLEJO, V.; KELLY, J.D. Development of a SCAR marker linked to the *Co-5* locus in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 44:121-122, 2001.

VALLEJO, V.; KELLY, J.D. Unexpected resistance genes for anthracnose uncovered. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 48:74-75, 2005.

VALLEJO, V.A.; KELLY, J.D. Molecular tagging and characterization of alleles at the *Co-1* anthracnose resistance locus in common. **Journal of Genetics and Evolution**, 1:7-20, 2008.

VAN DER PLANK, J. E. **Disease resistance in plants**. New York: Academia Press, 1984.

VIEIRA, C. **O feijoeiro comum: cultura, doenças e melhoramento**. Viçosa: Imprensa Universitária, 1967. 220p.

VIEIRA, C. **Doenças e pragas do feijoeiro**. Viçosa: Imprensa Universitária, 1983. 231p.

VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, M.A.P. Melhoramento do feijão. In: BORÉM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: UFV, 1999, p. 273-349.

VIDIGAL FILHO, P.S. Sources of resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in traditional cultivars of common bean from Paraná State, Brazil. 47:53-54, 2004.

VIDIGAL FILHO, P.S.; Gonçalves-Vidigal, M.C.; Kelly, J.D.; Kirk, W. W. Sources of resistance to anthracnose in traditional common bean cultivars from Paraná, Brazil. **Journal of Phytopathology**, 155: 108-113, 2007

ZIMMERMAN, M.J.O.; TEIXEIRA, M.G. Bancos de Germoplasma. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; ZIMMERMAM, M.J.O. (eds). **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: Potafos, p.65-66, 1996.

WALKER, J. C. **Enfermedades de lãs hortalizas**. Barcelona: Salvat, 1959. 624p.

YOKOYAMA, L.P.; BANNO, K.; KLUTHCOUSKI, J. Aspectos socioeconômicos da cultura. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; ZIMMERMANN, M.J.O. (Eds.). **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: Potafos, 1996. p.515-654.

YOUNG, R.A.; KELLY, J.D. Characterization of the genetic resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean differential cultivars. **Plant Disease**, 80:650-654, 1996a.

YOUNG, R.A.; KELLY, J.D. RAPD markers flanking the *Are* gene for anthracnose resistance in common bean. **Journal of American Society for Horticultural Science**, 121:37-41, 1996b.

YOUNG, R.A.; KELLY, J.D. Tests of allelism for the anthracnose resistance *Co-1* gene. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 40:128-129, 1997.

YOUNG, R.A.; MELOTTO, M.; NODARI, R.O.; KELLY, J.D. Marker-assisted dissection of the oligogenic anthracnose resistance in the common bean cultivar, "G 2333". **Theoretical and Applied Genetics**, 96:87-94, 1998.

ZAUMEYER, W.J.; THOMAS, H.R. **A monographic study of bean diseases and methods for their control**. Washington, USDA, 1957. p. 5-15 (Technical Bulletin, 868).

WORTMANN, C.S.; KIRKBY, R.A.; ELEDU, C.A.; ALLEN, D.J. Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa. CIAT, Pan-African Bean Research Alliance, v. 133, 1998.