

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

**SANDRA APARECIDA DE LIMA CASTRO**

**Identificação de gene de resistência ao *Colletotrichum  
lindemuthianum* cultivar andina de feijão comum Paloma**

**MARINGÁ  
PARANÁ – BRASIL  
FEVEREIRO – 2014**

**SANDRA APARECIDA DE LIMA CASTRO**

**Identificação de gene de resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum*na cultivar andina de feijão comum Paloma**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Maringá, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do Título de Mestre.

Orientadora: Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Maria Celeste Gonçalves Vidigal.

MARINGÁ  
PARANÁ – BRASIL  
FEVEREIRO – 2014

Ao meu esposo Cesar Ribeiro de Castro pelo amor, apoio, incentivo, ajuda e  
compreensão.

Aos meus pais Nelson Sebastião de Lima e Valdeci Marques de Lima pelo amor,  
apoio, ajuda e incentivo.

À minha irmã Adriana Glória de Lima pelo amor, incentivo e apoio.

**Com muito amor, dedico, este trabalho.**

## AGRADECIMENTOS

A Deus, pois sem a Sua graça nada teria sido realizado.

À Universidade Estadual de Maringá, pela oportunidade de realização do Curso de Mestrado em Genética e Melhoramento.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior (Capes), pela concessão da bolsa de estudos durante o curso.

À professora doutora Maria Celeste Gonçalves Vidigal, pela orientação, ensinamentos, confiança e amizade.

Ao professor doutor Pedro Soares Vidigal Filho, pela coorientação, apoio e incentivo.

À professora doutora Juliana Parisotto Poletine, pela ajuda dispensada.

À doutora Giselly Figueiredo Lacanallo, pela coorientação, ensinamentos, dedicação e amizade.

Aos amigos – Angélica Albuquerque Tomilhero Frias, Danielle Sayuri Yoshida Nanami, Vanusa da Silva Ramos Martins, Giseli Valentini, Gislayne Kelly Coimbra Gonçalves, Maria Conceição Martiniano de Souza, Maria Paula Barion Alves Nunes, Marilda Pereira Caixeta, Julio Cesar Ferreira Elias, Raphael Felipin e Rodrigo Chimenez Franzon –, por não medirem esforços para a realização deste experimento, minha imensa gratidão.

Aos demais amigos do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri), pela amizade e pelo companheirismo, pois todos colaboraram de alguma forma com este trabalho.

Aos funcionários Edmilson Galacini, Engraci Pereira e Rogério Gomes de Almeida pelos favores prestados.

Aos secretários do Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento, Francisco José da Cruz e a Maria Valquíria Magro, pela atenção e pelos favores prestados.

Aos amigos – Cleber Tadeu Yamada, Ione Leonço Cirqueira Yamada, Leandro Massucato, Anamélia Rodrigues Marquis Massucato, Salete Regina Saldanha Moraes, Edson Ronaldo Moraes, Sônia da Silva Kessa, Wilson Braz Kessa, Neide Bassicheti Casteline e Constante Casteline Junior –, pelas orações, pelo incentivo e pelo apoio.

A todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho.

## **BIOGRAFIA**

SANDRA APARECIDA DE LIMA CASTRO, filha de Valdeci Marques de Lima e Nelson Sebastião de Lima, nasceu em 09 de março de 1969, na cidade de Maringá, estado do Paraná, Brasil.

Iniciou sua vida escolar em 1976, na Escola Estadual Dirce de Aguiar Maia, na cidade de Maringá – PR. Concluiu o Ensino Fundamental em 1983, na Escola Estadual Gerardo Braga, na cidade de Maringá e o Ensino Médio no ano de 1986, no Colégio Santa Cruz, na cidade de Maringá, Paraná.

Diplomou-se em Ciências Contábeis, em 1995, pela Universidade Estadual de Maringá, e em Ciências Biológicas, em 2008, pela Universidade Estadual de Maringá.

Em 2012, ingressou no curso de Mestrado em Genética e Melhoramento, área de concentração em Melhoramento Genético Vegetal, oferecido pela Universidade Estadual de Maringá.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO</b> .....	<b>vii</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>viii</b>
<b>1.INTRODUÇÃO</b> .....	<b>1</b>
<b>2.REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	<b>3</b>
2.1. A cultura do feijão comum ( <i>Phaseolus vulgaris</i> L.).....	3
2.2. Origem e domesticação do feijão comum .....	4
2.3. Produção de feijão comum.....	6
2.4. Antracnose do feijão comum.....	7
2.5. Variabilidade do patógeno <i>C. lindemuthianum</i> .....	10
2.6. Fontes de resistência genética à antracnose .....	12
2.7. Coevolução patógeno hospedeiro.....	21
2.8. Cultivar andina Paloma .....	22
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>25</b>
3.1. Local do experimento .....	25
3.2. Obtenção de populações segregantes.....	25
3.3. Teste de herança da resistência .....	27
3.4. Teste de alelismo e análise molecular .....	27
3.5. Avaliação das populações segregantes .....	28
3.5.1. Semeadura.....	28
3.5.2. Preparo do inóculo.....	28
3.5.3. Inoculação e incubação .....	29
3.5.4. Método de avaliação dos sintomas .....	29
3.5.5. Análise estatística .....	30
<b>4. RESULTADOS E DISCUSSÃO</b> .....	<b>31</b>
4.1. Teste de herança da resistência .....	31
4.2. Teste de alelismo .....	33
<b>5. CONCLUSÕES</b> .....	<b>43</b>
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>44</b>

## RESUMO

CASTRO, Sandra Aparecida de Lima, M.Sc. Universidade Estadual de Maringá, fevereiro de 2014. **Identificação de gene de resistência ao *Colletotrichum lindemuthianum* na cultivar andina de feijão comum Paloma.** Professora orientadora: Maria Celeste Gonçalves Vidigal. Professores conselheiros: Marta Zulema Galván e Giselly Figueiredo Lacanallo.

A antracnose, causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum*, é uma das mais importantes doenças foliares do feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.). A resistência genética é o método mais eficaz para o controle desta doença. Até o momento, 20 genes de resistência já foram caracterizados, dentre os quais nove são de origem andina. Neste sentido, a busca de novas fontes andinas de resistência é de extrema importância. Diante disso, o presente trabalho teve como objetivo caracterizar a resistência genética da cultivar andina Paloma, por meio de testes de herança, testes de alelismo e análise molecular. Os testes de herança foram realizados nas populações F<sub>2</sub> do cruzamento entre as cultivares Paloma (resistente) e Cornell 49-242 (suscetível), com as raças 73 e 2047 de *C. lindemuthianum*. Os testes de alelismo foram realizados em 16 populações F<sub>2</sub> derivadas dos cruzamentos entre Paloma (R) e cultivares (R) com genes previamente caracterizados, utilizando as raças 65, 73 e 2047 do patógeno. A análise molecular, nos parentais Paloma (R) e Michelite (R), foi realizada utilizando-se o marcador RAPD AZ04. Os testes de herança indicaram a presença de um gene dominante de resistência à antracnose em Paloma. Os testes de alelismo demonstraram que o gene presente em Paloma é independente dos genes e alelos: *Co-1*, *Co-2*, *Co-3<sup>A</sup>*, *Co-3<sup>B</sup>*, *Co-4*, *Co-4<sup>2</sup>*, *Co-4<sup>3</sup>*, *Co-5*, *Co-6*, *Co-12*, *Co-13*, *Co-14*, *Co-15* e *Co-16*. Similarmente, a análise molecular evidenciou que o gene presente em Paloma é independente do gene *Co-11*. A cultivar Paloma tem demonstrado ser uma importante fonte de resistência à antracnose, pois possui um novo gene andino que permite a sua utilização em programas de melhoramento genético de feijão comum. Assim, os autores propõem o símbolo *Co-20* para nomear o referido gene presente na cultivar Paloma.

**Palavras-chave:** Análise molecular, antracnose, *Phaseolus vulgaris* L.

## ABSTRACT

CASTRO, Sandra Aparecida de Lima, M.Sc. Universidade Estadual de Maringá, february 2014. **Characterization of genetic resistance in andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Paloma cultivar *Colletotrichum lindemuthianum*.** Adviser: Maria Celeste GonçalvesVidigal. Committee members: Marta Zulema Galván and Giselly Figueiredo Lacanallo.

Anthrachnose, caused by *Colletotrichumlindemuthianum*, is one of the most important leaf diseases of the common bean (*Phaseolusvulgaris* L.) and genetic resistance is the most effective method to control this disease. To date, 20 resistance genes have been characterized, of which nine are Andean. Thus, the search for new sources of Andean resistance is necessary. Therefore, the study aimed to characterize the genetic resistance of Andean cultivar Paloma, through inheritance and allelism tests and also molecular analysis. Inheritance tests were conducted in F<sub>2</sub> populations of crosses between the cultivars Paloma (resistant) and Cornell 49-242 (susceptible), with races 73 and 2047 of *C.lindemuthianum*. The allelism tests were performed on 16 F<sub>2</sub> populations derived from crosses between Paloma (R) and cultivars (R) with previously characterized genes using the races 65, 73 and 2047 of the pathogen. Visual assessment of symptoms was performed ten days after inoculation using a scale of 1 to 9. Genetic analysis of F<sub>2</sub> population were performed using the chi-square test ( $\chi^2$ ). Molecular analysis in parental Paloma (R) and Michelite (R) was performed using RAPD marker AZ04. Inheritance tests indicated the presence of a dominant resistance gene in Paloma. Allelism tests showed that this gene present in Paloma is independent of the genes and alleles *Co-1*, *Co-2*, *Co-3<sup>A</sup>*, *Co-3<sup>B</sup>*, *Co 4*, *Co-4<sup>2</sup>*, *Co-4<sup>3</sup>*, *Co-5*, *Co 6*, *Co-12*, *Co-13*, *Co-14*, *Co-15* and *Co-16*. Likewise, molecular analysis revealed that this gene present in Paloma is independent of *Co-11* gene. The cultivar Paloma has proved to be a major source of resistance to anthracnose because it has a new Andean gene that allows its use in breeding programs of common beans. Thus, the authors propose the *Co-20* symbol to name the gene present in the cultivar Paloma.

**Keywords:** Molecular analysis, anthracnose, *Phaseolus vulgaris* L.

## 1. INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) se destaca como uma das principais culturas no Brasil e no mundo. A sua importância excede o aspecto econômico, devido à sua relevância no fator de segurança alimentar e nutricional (Barbosa e Gonzaga, 2012). O Brasil detém o posto de maior consumidor dessa leguminosa e se encontra entre os maiores produtores mundiais, juntamente com Myanmar, Índia, China e Estados Unidos da América (FAO, 2013).

Mesmo se destacando entre os principais produtores mundiais, a produtividade do Brasil ainda é considerada baixa. Quando comparado aos Estados Unidos da América que apresenta uma área plantada 25% inferior, o Brasil apresenta uma produtividade 49% menor que a desse país (FAO, 2013). Diversos fatores contribuem para essa baixa produtividade, tais como: ocorrência de pragas; deficiências nutricionais; períodos de estiagens; acidez elevada; uso de sementes de baixa qualidade e incidência de doenças. Dentre tais fatores, a ocorrência de doenças destaca-se como principal por ocasionar perdas significativas nas lavouras de feijão, chegando, muitas vezes, a inviabilizar a cultura em determinadas regiões.

A antracnose, causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum*, é considerada uma das doenças mais importantes, pois ocasiona redução na produtividade e na qualidade dos grãos (Pastor-Corrales e Tu 1989, Chiorato et al., 2006). O controle da antracnose inclui o emprego de sementes livres da doença, o uso de cultivares resistentes, os tratamentos químicos e as práticas culturais. A utilização de cultivares resistentes se destaca por ser a maneira mais eficiente e econômica, todavia a ampla variabilidade de *C. lindemuthianum* dificulta o controle desta doença.

No mundo já foram descritas cerca de 247 raças de *C. lindemuthianum*, das quais 73 foram identificadas no Brasil, todas catalogadas por meio de um sistema de identificação que envolve o uso de um conjunto universal de cultivares diferenciadoras de feijão comum para antracnose (Pastor-Corrales, 1991).

As raças de *C. lindemuthianum* são virulentas tanto para os hospedeiros mesoamericanos quanto os andinos, demonstrando ampla diversidade patogênica. Entretanto, hospedeiros de origem Andina são mais resistentes às raças Mesoamericanas e hospedeiros mesoamericanos são mais resistentes às raças Andinas do *C. lindemuthianum* (Balardin et al., 1997; Balardin e Kelly, 1998; Melotto

e Kelly, 2000). Assim, para a obtenção de cultivares que apresentem ampla base genética de resistência ao fungo *C. lindemuthianum*, deve-se efetuar a piramidação dos genes de origem andina e de origem mesoamericana em uma mesma cultivar (Young e Kelly, 1996).

Neste sentido, o Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri) da Universidade Estadual de Maringá (UEM) vem mantendo um Banco Ativo de Germoplasma (BAG) de Feijão Comum constituído de cultivares tradicionais coletadas em diversas regiões do Brasil e de outros países. Dentre tais acessos, a cultivar andina Paloma (coletada na Argentina) apresenta resistência às raças 23, 31, 55, 65, 73, 1545, 2047 e 3481 de *C. lindemuthianum*, configurando, assim, um espectro de resistência diferenciado quando comparado às demais fontes andinas já caracterizadas. Porém, esta cultivar ainda não possui informações sobre a herança da resistência à antracnose e das possíveis reações alélicas existentes.

Desta forma, a caracterização genética dessa cultivar se faz necessária, pois possibilitará a sua utilização em programas de melhoramento de feijão comum. Diante disso, o presente trabalho teve por objetivo caracterizar o gene de resistência ao *C. lindemuthianum* presente na cultivar andina Paloma.

## 2. REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1. A cultura do feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.)

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma importante cultura nativa do continente americano e é uma das leguminosas mais consumidas na dieta humana (Galván et al., 2001; Broughton et al., 2003; Beebe et al., 2013). Sua constituição nutricional reduz o risco de doenças cardiovasculares e diabetes, pois fornece proteínas, fibras, carboidratos, vitaminas e micronutrientes (CIAT, 2014).

No cenário agrícola mundial, considerando todos os gêneros e as espécies classificadas como feijão nas estatísticas da FAO (2014), existem aproximadamente 123 países produtores desta cultura.

O gênero *Phaseolus* possui em torno de 76 espécies, das quais apenas cinco são cultivadas: *Phaseolus vulgaris* L. (feijão comum), *Phaseolus lunatus* L. (feijão fava ou feijão de lima), *Phaseolus coccineus* L. (feijão-da-espanha ou feijão Ayocote), *Phaseolus acutifolius* A. Gray var. *latifolius* Freeman (feijão tepari) e *Phaseolus polyanthus*.

O feijão comum se destaca por ser uma das leguminosas mais cultivadas. A espécie *Phaseolus vulgaris*, pertence à classe Dicotyledoneae, subclasse Rosidae, ordem Fabales e família Fabaceae (Leguminosae) (Cronquist, 1988), é uma planta anual herbácea, diploide ( $2n=2x=22$ ) e, predominantemente, autógama.

A espécie *P. vulgaris* é cultivada em uma grande variedade de ambientes, o que ocasiona uma substancial variação fenotípica, especialmente para hábito de crescimento, tipo de semente, variedade de cores, textura e tamanho de sementes, resultando em aproximadamente 40.000 variedades (Jones, 1999). Esta variabilidade genética contribui muito para o sucesso dos programas de melhoramento de grande parte dos caracteres de importância econômica (Ramalho et al., 1993).

Essa ampla diversidade morfológica e fisiológica apresentada pela espécie, juntamente com a distribuição geográfica abrangente, até recentemente havia dificultado o estabelecimento das formas e locais de domesticação, bem como o parentesco genético entre cultivares. Cultivares similares fenotipicamente podem

não estar intimamente relacionadas, enquanto cultivares distintas fenotipicamente podem se mostrar geneticamente relacionadas (Velasquez e Gepts, 1994).

## **2.2. Origem e domesticação do feijão comum**

A origem da espécie *Phaseolus vulgaris* L. é uma forma silvestre (Bücher, 1988) nativa do continente americano. Evans (1976) foi o primeiro a reconhecer a existência de dois acervos gênicos: o Andino e o Mesoamericano. A partir de dados arqueológicos, botânicos e históricos, Gepts e Debouck (1991) concluíram que o feijão comum se originou na América, entre o norte do México e o noroeste da Argentina.

Gepts e Debouck (1991) propuseram um centro de domesticação de menor importância, localizado na Colômbia, que poderia também ser uma região de fluxo gênico entre feijão silvestre e domesticado (Gepts e Bliss 1986; Beebe et al., 1997). Os ancestrais silvestres ainda podem ser encontrados na região do Centro Oeste do México até o Noroeste da Argentina (Becerra et al., 2011).

A determinação dos dois centros de origem baseou-se em características morfológicas e fisiológicas, tais como: tamanho das sementes; hábito de crescimento (Evans, 1976); tipo de faseolina (Gepts et al., 1986; Gepts e Bliss, 1986); diversidade de isoenzimas (Koenig e Gepts, 1989; Singh et al., 1991a; Paredes e Gepts, 1995); adaptação ambiental (Kelly et al., 1987); barreiras de infertilidade (Singh e Gutiérrez, 1984; Gepts e Bliss, 1985); resistência à doença (Gepts e Bliss, 1985) e várias técnicas utilizando marcadores moleculares (Gepts, 1988; Singh et al., 1991a; Haley et al., 1994; Velasquez e Gepts, 1994; Becerra e Gepts, 1994; Vera et al., 1999; Tohme et al., 1996; Becerra et al., 2010).

Os acervos gênicos (Andino e Mesoamericano) foram divididos em raças, dentro de cada *pool* gênico, de acordo com as diferenças existentes na morfologia das plantas e com as características das sementes. O germoplasma disponível foi agrupado em seis raças, visto que três são mesoamericanas (Durango, Jalisco e Mesoamérica) e três são andinas (Peru, Nova Granada e Chile) (Singh, 1991a; Tohme et al., 1996; Cortés et al., 2011; Beebe et al., 2013). Dentre os critérios utilizados para a distinção das raças, estão o tipo de faseolina (“B”, “C”, “H”, “S”, “Sb”, “Sd” e “T”), o hábito de crescimento (determinado - I, e indeterminado - II, III e IV) e as características da semente (tamanho e a forma), conforme descrito no Quadro 1.

Beebe e colaboradores (2000) sugeriram a existência de uma quarta raça mesoamericana que foi denominada Guatemala. Essa raça apresentou um padrão diferenciado no DNA do cloroplasto, em relação às demais raças mesoamericanas (Chacón et al., 2005).

Quadro 1- Principais características de raças de feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.)

Centro de domesticação	Raça	Faseolina	Hábito de crescimento	Características da semente
Mesoamericano	Mesoamérica	S, Sb, B	I, II, III e IV	Pequena, oval, cilíndrica
	Durango	S, Sd	III	Média, romboédrica
	Jalisco	S	IV	Média, redonda, cilíndrica, oval
Andino	Nova Granada	T	I, II, III	Média e grande, cilíndrica
	Chile	C, H	III	Média, redonda, oval
	Peru	T, C, H	IV	Média e grande, redonda

Fonte: Adaptado de Singh et al., 1991a.

A maioria das pesquisas indica que o feijão comum foi domesticado independentemente no sul dos Andes e na América Central (Heiser, 1965; Harlan, 1971; Evans, 1976; Gepts, 1998; Gepts et al., 1986; Gepts e Bliss, 1986; Gepts et al., 2008; McClean et al., 2008; Kwak e Gepts, 2009; Becerra et al., 2011). Desta forma, o feijão comum apresenta dois centros de origem: a América Central ou centro Mesoamericano e a região andina ou centro Andino (Gepts, 1988; Gepts e Debouck, 1991; Ansari et al., 2004, Gepts et al., 2008).

O *pool* gênico Mesoamericano estende-se pelo México e pela América Central, onde predominam germoplasmas de sementes pequenas (< 25g/100 sementes) e faseolina do tipo “S” (Sanilac). Enquanto que o *pool* gênico andino se estende desde o Sul dos Andes até o Noroeste da Argentina (Beebe et al., 2013), neste encontram-se feijões de sementes graúdas (> 40g/100 sementes), faseolina do tipo “T” (Tendergreen) e os tipos “A” (Ayacucho), “C” (Contender) e “H” (Huevo de huanchaco) (Gepts e Bliss, 1985 e 1986).

Quanto à diversidade genética presente nos *pools* gênicos, estudos realizados por Singh et al. (1991b) e Beebe et al. (2000) evidenciaram que o

*pool*gênico Mesoamericano apresenta maior variabilidade genética quando comparado ao Andino.

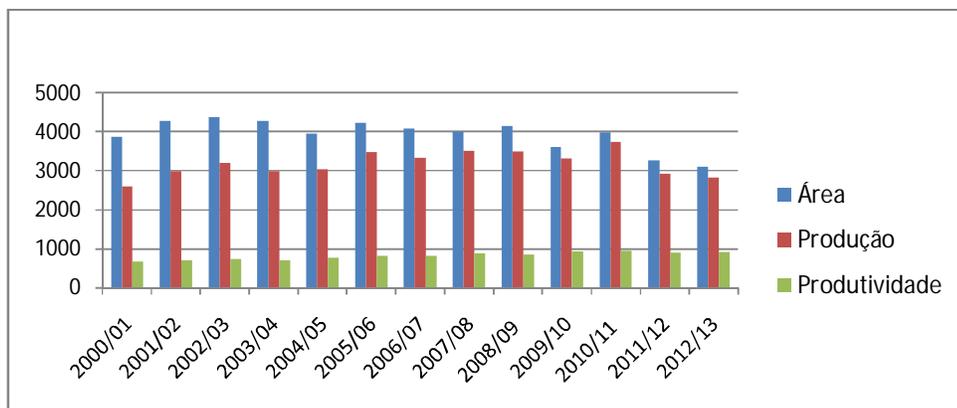
Apesar de o Brasil não ser um centro principal da domesticação de feijão comum, possui uma grande diversidade de genótipos domesticados de ambos os acervos gênicos (Burle et al., 2010). Em estudos conduzidos por Pereira e Souza (1992), nos quais avaliaram a diversidade genética de faseolina em variedades landraces de feijão no Brasil, foi evidenciada a presença dos dois tipos de faseolina, “S” e “T”, características dos centros Mesomericano e Andino, respectivamente.

### **2.3. Produção de feijão comum**

O feijão comum é cultivado em muitos países, distribuídos nos cinco continentes, demonstrando a sua alta capacidade de se adaptar a diferentes condições edafoclimáticas e em diversos sistemas de cultivo (Becerra et al., 2011; Beebe et al., 2013).

Dentre os continentes, o asiático contribui com 45,17% e o americano com 35,37% (FAO, 2014). Nesses continentes, encontram-se os principais produtores de feijão comum, sendo eles: Índia; Myanmar; Brasil; Estados Unidos da América; México e China (FAO, 2016). Dentre os produtores da América Latina (continente americano), merecem destaque os países que compõem o Mercosul, dentre os quais o Brasil destaca-se como maior consumidor e terceiro maior produtor. No ano de 2014, a produção de feijão comum no Brasil foi de 3,294 milhões de toneladas (FAO, 2016).

Nos últimos 12 anos, a produção de feijão no Brasil teve variação de 2,592 (2000/01) a 2,832 (2012/13) milhões de toneladas numa área que, em 2000/01, foi de 3,87 milhões de hectares, e a safra 2012/13 apresentou 3,11 milhões de hectares. Entretanto, embora tenha havido redução na área plantada, a produtividade tem aumentado nas últimas décadas, na safra 2000/01 a produtividade brasileira de feijão foi de 668 kg ha<sup>-1</sup> e, em 2012/13, chegou a 910 kg ha<sup>-1</sup>, já que a estimativa para a safra 2013/14 é de 1.016 kg ha<sup>-1</sup> (Figura 1).



Fonte: CONAB, 2013.

Figura 1 - Produção, área de cultivo e produtividade de feijão no Brasil.

O Brasil se destaca entre os maiores produtores mundiais de feijão comum (FAO, 2016). Cerca de 30% da produção nacional de feijão comum concentra-se nos estados do Sul do Brasil. Na safra 2012/13, a região Sul produziu 877,8 mil toneladas, contribuindo com 31% da produção nacional. A produção do estado do Paraná foi de 658,4 mil toneladas, perfazendo um percentual de 23,5% da produção do país e 75% da produção da região Sul. Assim, o Paraná destaca-se como maior produtor nacional.

Mesmo o Brasil se destacando no cenário internacional como um dos maiores produtores, sua produtividade ainda é considerada baixa (Assis, 2005), pois o país ainda necessita realizar importações para suprir sua necessidade de consumo. A baixa produtividade é creditada a vários fatores, tais como: incidência de doenças; ocorrência de pragas; deficiências nutricionais e períodos de estiagem (Schwartz e Pastor-Corrales, 1989). Dentre estes fatores, destaca-se a incidência de doenças como principal fator de perdas e de danos na cultura de feijão comum.

## 2.4. Antracnose do feijão comum

Ao longo do ciclo, o feijão comum pode ser afetado por várias doenças causadas por fungos, bactérias, vírus e nematoides, cuja distribuição, no Brasil, varia conforme as condições ambientais e as características do sistema de produção praticado nas diversas regiões produtoras (Lobo Junior, 2005). Dentre os agentes patogênicos à cultura de feijão comum, alguns podem ocasionar perdas econômicas consideráveis. Entre as principais doenças fúngicas, destacam-se a antracnose,

mancha angular e ferrugem(Vieira, 1983; Paula-Júnior e Zambolin, 2006; Galván et al., 2010).

A antracnose, causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum*, constitui uma das mais importantes doenças do feijão comum, uma vez que afeta drasticamente a cultura, prejudicando a qualidade dos grãos e até inviabilizando a colheita. Pastor-Corrales (1985) evidenciou a ocorrência desta doença em regiões frias e úmidas dos trópicos e subtropicais, bem como destacou regiões nas quais o patógeno é endêmico, quais sejam: regiões Sul e Central do Brasil; Peru; Equador; Colômbia; Costa Rica; Nicarágua; Honduras; Guatemala; México; África Central e África Oriental. As condições ambientais, como temperatura amena (entre 15 e 22°C) e elevada umidade relativa do ar (acima de 90%), favorecem o desenvolvimento do patógeno.

O fungo causador da antracnose inicialmente foi descrito por Saccardo e Magnus em 1878, como *Gloeosporium lindemuthianum* (Zaumeyer e Thomas, 1957). Em 1888, Scribner classificou o fungo causador da antracnose como *Colletotrichum lindemuthianum* (Barrus, 1921), assim permanecendo até o momento.

O ciclo de vida do patógeno apresenta diferentes fases de desenvolvimento. Em sua fase anamórfica, a reprodução assexuada ocorre num corpo de frutificação chamado acérvulo, dentro dele são produzidos os conídios ou esporos assexuais (Sutton, 1992). A fase teleomórfica (*Glomerella cyngulata* f. sp. *phaseoli*) produz peritécios e ascos, dentro dos quais são encontrados de um a oito ascósporos, hialinos, de forma alatoide (Kimati, 1980; Roca et al., 2003). Damasceno e Silva et al. (2007) identificaram pela primeira vez na natureza, em material coletado no estado de Minas Gerais, isolados da fase sexual do fungo (*Glomerella cingulata* f. sp. *phaseoli*). Kimati e Galli (1970) foram os primeiros a observarem a forma sexuada em laboratório por indução.No entanto, esta pode ser obtida facilmente, pelo seu desenvolvimento espontâneo, em cultivos de laboratório (Camargo Junior et al., 2007).

O patógeno sobrevive no interior das sementes e em restos de cultura de um cultivo a outro, por até dois anos, pois o micélio permanece dormente na semente, na forma de esporos (Pastor-Corrales e Tu, 1994). Pode ser disseminado, em curta ou longa distância, por ventos acompanhados de respingos de água e por meio de sementes infectadas, respectivamente (Vieira, 1983, Costa e Rava, 2004).

Os sintomas da antracnose são visualizados em todas as partes aéreas da planta (Sartorato, 2003). Nas folhas, principalmente na face abaxial, ocorre escurecimento ao longo das nervuras, podendo também ocorrer necrose nas áreas adjacentes às nervuras (Figura 2A). Posteriormente, estas manchas tornam-se de cor café-escuras a negras, causando ressecamento das folhas, diminuindo a região foliar responsável pela fotossíntese (Kimati, 1980; Barbosa e Gonzaga, 2012).

Nos cotilédones podem ser observadas lesões marrom-escuras ou negras, devido à presença do fungo nas sementes. No caule e no pecíolo, são visíveis lesões com formato elíptico, deprimidas e escuras (Figura 2B).

Nas vagens, ocorrem lesões arredondadas, de coloração escura com o centro mais claro, deprimidas e de tamanho variável. No centro das lesões, em condições favoráveis, pode aparecer uma massa de coloração rósea ocasionada pela produção de esporos do fungo (Figura 2C). As sementes infectadas apresentam lesões escuras e deprimidas (Kimati, 1980; Paula Júnior et al., 2010).



Fonte: Nupagri, 2013.

Figura 2- Sintomas da antracnose do feijão comum. A) Lesões na nervura principal e secundárias das folhas; B) Lesões alongadas escuras no caule; C) lesões alongadas escuras nas vagens.

As perdas ocasionadas pela antracnose podem chegar a 100%, principalmente sob condições favoráveis em cultivares suscetíveis (Zaumeyer e Thomas, 1957; Alzate-Marin et al., 2003a). A doença torna-se mais severa quando ocorre no início do ciclo da cultura, provocando maiores perdas (Rava et al., 1994; Alzate-Marin et al., 2003a; Paula Júnior et al., 2006). Como alternativas para o

controle da antracnose, destacam-se a rotação de culturas, o uso de sementes de boa qualidade (fisiológica e sanitária) e, principalmente, o uso de cultivar resistente (Paula Júnior et al., 2010).

A utilização de cultivares resistentes é o método mais eficaz, uma vez que reduz o uso de insumos agrícolas, proporcionando menor custo final de produção (Santana e Mahuku, 2002; Costa e Rava, 2003). Além disso, as cultivares resistentes de feijão comum são facilmente adotadas por agricultores e também não geram riscos ambientais. Entretanto, a resistência genética à antracnose tem sido dificultada devido à ampla variabilidade patogênica, uma vez que leva a contínuas quebras de resistência nas cultivares comerciais (Mahuku e Riascos, 2004). Isso ocorre devido ao fato de muitas cultivares apresentarem um único gene de resistência a apenas algumas raças.

## **2.5. Variabilidade do patógeno *C. lindemuthianum***

Um dos fatores limitantes para o controle da antracnose do feijão comum é a existência de um grande número de raças fisiológicas. A variabilidade do patógeno foi primeiramente estudada por Barrus (1911, 1918), nos Estados Unidos. Este autor verificou que as cultivares diferenciadoras americanas do feijão Michelite, Perry Marrow e Dark Red Kidney se comportavam de maneira distinta quando inoculadas com isolados de diferentes origens. Assim, identificaram-se duas raças fisiológicas, as quais foram denominadas alfa e beta (Rava et al., 1993)

Em 1923, Burkholder identificou a terceira raça denominada gama, utilizando as mesmas cultivares anteriormente citadas inoculadas com isolados provenientes da variedade White Imperial. Andrus e Wade, em 1942, na Carolina do Norte, identificaram a quarta raça, denominada delta. No Brasil, Kimati (1966), no estado de São Paulo, foi pioneiro no estudo da variabilidade de *C. lindemuthianum*.

Após vários anos de estudo por diferentes autores, demonstrou-se a ampla variabilidade patogênica. A identificação de raças utilizava diferentes grupos de cultivares diferenciadoras e eram nomeadas por meio das letras gregas. Este sistema de nomenclatura clássica dificultava a comparação dos resultados obtidos por diferentes pesquisadores e em diferentes localidades, fazendo-se necessária a utilização de uma metodologia padrão para identificação e denominação de raças.

Em 1988, um novo sistema de classificação, utilizando valor binário foi proposto na primeira Reunião Latino Americana de Antracnose do Feijoeiro

(Carbonell et al. 1999). Desta forma, pesquisadores do Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) definiram um grupo de 12 cultivares diferenciadoras defeijão comum, para serem utilizadas internacionalmente na identificação de raças de *C. lindemuthianum*.

A padronização do conjunto de diferenciadoras e a adoção do sistema binário de Habgood (1970) proporcionou o aumento da eficiência no estudo da variabilidade do fungo (Pastor-Corrales, 1991). Desta forma, cada cultivar diferenciadora possui um valor numérico representado por “ $2^{n-1}$ ”, sendo “2” o número

Ordem	Cultivares diferenciadoras	Valor binário	Valor numérico ( $2^{n-1}$ )
-------	----------------------------	---------------	------------------------------

de classes fenotípicas (resistente ou suscetível) e “n” a função da ordem das cultivares diferenciadoras(Quadro 2).Cada raça é designada pela somatória dos valores binários das cultivares diferenciadoras suscetíveis (Pastor-Corrales, 1991). A adoção desse processo de padronização permitiu a comparação dos dados de diferentes grupos de pesquisa (Mahuku e Riascos, 2004). No mundo, já foram catalogadas 247 raças de *C. lindemuthianum*, no Brasil, foram identificadas mais de 73 raças desse patógeno (Nunes et al., 2013). Este fato classifica o Brasil como o país com maior índice de diversidade de *C. lindemuthianum*, evidenciado pelo elevado número de raças (29,55% do total de raças identificadas) identificado no país.

Quadro 2 - Conjunto de cultivares diferenciadoras de feijão comum para a identificação de raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum*

1	Michelite	$2^0$	1
2	Michigan Dark Red Kidney	$2^1$	2
3	Perry Marrow	$2^2$	4
4	Cornell 49-242	$2^3$	8
5	Widusa	$2^4$	16
6	Kaboon	$2^5$	32
7	México 222	$2^6$	64
8	PI 207262	$2^7$	128
9	TO	$2^8$	256
10	TU	$2^9$	512
11	AB 136	$2^{10}$	1024
12	G 2333	$2^{11}$	2048

Fonte: Pastor-Corrales (1991).

A diversidade genética do *C. lindemuthianum* é o principal fator limitante no controle da antracnose do feijão comum, de forma que a determinação da variabilidade deste patógeno é necessária a fim de que se possa identificar fontes de resistência e a fim de que se possa disponibilizá-las para utilização em programas de melhoramento genético ou para cultivo pelos agricultores.

## 2.6. Fontes de resistência genética à antracnose

A busca por novas fontes de resistência tem sido objetivo de muitos programas de melhoramento genético do feijão comum. A identificação de novos genes e/ou alelos, que poderão ser incorporados nas cultivares, propicia a ampliação do espectro de resistência das novas cultivares, resultando, assim, em maior estabilidade de produção desta cultura. A piramidação, objetivando a resistência múltipla, pode contemplar genes provenientes dos dois centros de origem, Mesoamericano e Andino, o que dificulta a quebra da resistência (Young e Kelly, 1997). Quanto maior a diversidade dos genes de resistência presentes em uma cultivar, maior a durabilidade da sua resistência à doença (Padder et al., 2010).

Portanto, faz-se necessária a busca constante por cultivares detentoras de genes de resistência ao *C. lindemuthianum*, especialmente de fontes andinas, uma vez que há um número menor de genes andinos identificados. Até o momento já foram identificados 20 genes (Gonçalves-Vidigal et al., 2012), que conferem

resistência à antracnose do feijão comum, sendo os mesmos designados pelo símbolo *Co*, seguidos por letras ou números. Estes genes e seus alelos são: *Co-1* (McRostie, 1919); *Co-1<sup>2</sup>* (Melotto e Kelly, 2000); *Co-1<sup>3</sup>* (Melotto e Kelly, 2000); *Co-1<sup>4</sup>*, *Co-1<sup>4</sup>/Phg-1* (Alzate-Marin et al., 2003a; Gonçalves-Vidigal et al., 2011); *Co-1<sup>5</sup>* (Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006); *Co-2* (Mastenbroek, 1960); *Co-3* (Bannerot, 1965); *Co-3<sup>2</sup>* (Fouilloux, 1976, 1979); *Co-3<sup>3</sup>* (Geffroy et al., 1999; Méndez-Vigo et al., 2005; Alzate-Marin et al., 2007; Rodrigues-Suárez et al., 2008; David et al., 2008, 2009; Geffroy et al., 2009; Campa et al., 2011); *Co-3<sup>4</sup>* (Alzate-Marin et al., 2003b; Gonçalves-Vidigal et al., 2013); *Co-3<sup>5</sup>* (Pastor-Corrales, et al., 1994; Young et al., 1998; Sousa et al., 2014); *Co-4* (Fouilloux, 1976, 1979); *Co-4<sup>2</sup>* (Young et al., 1998); *Co-4<sup>3</sup>* (Alzate-Marin et al., 2007); *Co-5* (Young e Kelly, 1996; Young et al., 1998; Alzate-Marin et al., 2007); *Co-5<sup>2</sup>* (Vallejo e Kelly, 2009; Sousa et al., 2014); *Co-6* (Schwartz et al., 1982; Gonçalves-Vidigal, 1994; Kelly e Young, 1996; Young e Kelly, 1996); *Co-8* (Alzate-Marin et al., 1997); *Co-11* (Gonçalves-Vidigal et al., 2007); *Co-12* (Gonçalves-Vidigal et al., 2008a); *Co-13* (Gonçalves-Vidigal et al., 2009); *Co-14* (Gonçalves-Vidigal et al., 2012; Gonçalves-Vidigal et al., 2016); *Co-15* (Sousa et al., 2015); *Co-16* (Coelho et al., 2013; Coimbra et al., 2014); *Co-17* (Trabanco et al., 2015); *Co-u* (Geffroy, 1997; Geffroy et al., 2008); *Co-v* (Geffroy, 1997); *Co-w* e *Co-x* (Geffroy, 1997; Geffroy et al., 2008); *Co-y* e *Co-z* (Geffroy et al., 1999). As cultivares e os respectivos genes de resistência ao *C. lindemuthianum*, já identificados, são apresentados no Quadro 3.

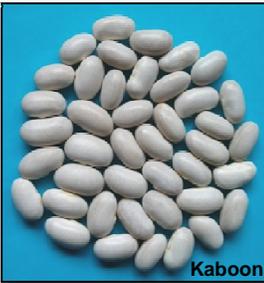
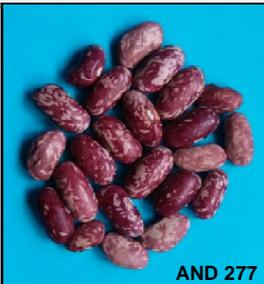
O locus *Co-1*, anteriormente denominado gene "A", está presente na cultivar andina Michigan Dark Red Kidney (MDRK) e foi identificado por McRostie (1919). Por muito tempo, foi considerado como a única fonte de resistência de origem andina (Kelly e Vallejo, 2004). Este gene está localizado no grupo de ligação Pv01 (Freyre et al. 1998; Kelly et al. 2003). Apresenta a série alélica: *Co-1<sup>2</sup>*, presente na cultivar Kaboon (Melotto e Kelly, 2000); *Co-1<sup>3</sup>*, encontrado na cultivar Perry Marrow (PM) (Melotto e Kelly, 2000); *Co-1<sup>4</sup>* (Alzate-Marin et al., 2003a; Gonçalves-Vidigal et al., 2011) identificado na cultivar AND 277, o qual foi mapeado no cromossomo Pv01. Por sua vez, o alelo *Co-1<sup>5</sup>* foi identificado na cultivar Widusa (Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006). Campa et al. (2009) verificaram a existência de um segundo gene presente na cultivar Michigan Dark Red Kidney, uma vez que este confere resistência às raças 449 e 1545 de *C. lindemuthianum*.

O *locusCo-2*, anteriormente denominado “*Are*”, está presente na cultivar diferenciadora mesoamericana Cornell 49-242. Foi primeiramente encontrado por Mastenbroek (1960) (Bassett, 1996; Kelly e Vallejo, 2004). Este gene representa uma das maiores fontes de resistência à antracnose nas áreas tropicais (Adam-Blondon et al., 1994). Este gene foi mapeado (Adam-Blondon et al., 1994) no grupo de ligação Pv11 (Freyre et al., 1998). No Brasil, a cultivar Cornell 49-242 foi amplamente utilizada em programas de melhoramento para transferência do, então, gene *Are*, desta forma integra o pedigree de muitas cultivares e linhagens desenvolvidas (Gonçalves-Vidigal, 1997).

O *locusCo-3* descoberto por Bannerot (1965) foi encontrado na cultivar mesoamericana, México 222, fato que justifica a antiga denominação, “*Mexique 1*”. Segundo Rodríguez-Suárez et al., (2008), esse gene está localizado no grupo de ligação Pv04 e apresenta a seguinte série alélica: *Co-3<sup>2</sup>* – encontrado na cultivar México 227 (Fouilloux, 1979) –, *Co-3<sup>3</sup>* – presente nas cultivares BAT 93 e PI 207262 (Geffroy et al., 1999; Rodríguez-Suárez et al., 2008; Méndez- Vigo et al., 2005) – e *Co-3<sup>4</sup>* – presente na cultivar Ouro Negro (Alzate-Marin et al., 2003b; Gonçalves-Vidigal et al., 2013). Anteriormente, o alelo *Co-3<sup>3</sup>* era denominado como gene *Co-9* (Rodríguez-Suárez et al., 2008; Méndez-Vigo et al., 2005). O gene *Co-10* (Alzate-Marin et al., 2003b) foi renomeado de *Co-3<sup>4</sup>* (Gonçalves-Vidigal et al., 2013). Sousa e colaboradores (2014) verificaram que o gene *Co-7* (Pastor-Corrales et al., 1994, Young et al., 1998), presente em MSU 7-1 e em G 2333, é um alelo do *locus Co-3*, o qual passou a ser denominado como *Co-3<sup>5</sup>*. A cultivar diferenciadora G 2333 apresenta mais dois genes independentes (*Co-4<sup>2</sup>*, *Co-5<sup>2</sup>*) (Young et al., 1998, Vallejo e Kelly, 2009); o *locus Co-4*, anteriormente denominado “*Mexique 2*”, foi descoberto em 1996, por Bannerot na cultivar TO (Fouilloux, 1976, 1979). Esse gene está localizado (Kelly et al., 2003) no grupo de ligação Pv08 (Freyre et al., 1998) e apresenta a seguinte série alélica: *Co-4<sup>2</sup>*, encontrado nas cultivares SEL 1308 (Young et al., 1998; Vallejo e Kelly, 2009) e G 2333 (Young et al., 1998); *Co-4<sup>3</sup>*, presente na cultivar PI 207262 (Alzate-Marin et al., 2007).

Quadro 3-Cultivares em que foram identificados genes de resistência ao *C. lindemuthianum* em feijão comum, seus respectivos *pools* gênicos e genes de resistência identificados

Fontes gênicas	Genes/alelos	Pool	Referência
----------------	--------------	------	------------

	de resistência	gênico	
	Co-1	Andino	Mc Rostie (1919) Young e Kelly (1997)
	Co-1 <sup>2</sup>	Andino	Melotto e Kelly (2000)
	Co-1 <sup>3</sup>	Andino	Melotto e Kelly (2000)
	Co-1 <sup>4</sup>	Andino	Alzate-Marin et al. (2003a) Gonçalves-Vidigal et al. (2011)
Quadro 3, Cont.			
	Co-1 <sup>5</sup>	Andino	Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006)



Co-2

MA<sup>b</sup>

Mastenbroek (1960)  
 Adam-Blondon et al. (1994)  
 Bassett (1996)  
 Kelly e Vallejo (2004)



Co-3

MA

Bannerot (1965)

México 227

Co-3<sup>2</sup>

MA

Fouilloux (1979)



Co-3<sup>3</sup>  
 Co-u  
 Co-v

MA

Geffroy et al. (1999); Méndez-Vigo et al. (2005); Alzate-Marín et al. (2007);  
 Rodríguez-Suárez et al. (2008); David et al. (2008, 2009); Geffroy et al. (2009); Campa et al. (2011); Geffroy (1997); Geffroy et al. (2008); Rodríguez-Suárez et al. (2004)

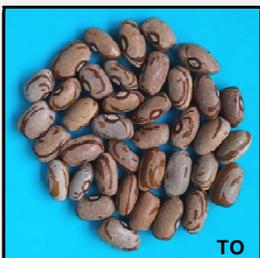


Co-3<sup>3</sup>  
 Co-4<sup>3</sup>

MA

Young et al. (1998)  
 Awale e Kelly (2001)  
 Alzate-Marín et al. (2007)

Quadro 3, Cont.



Co-4

MA

Fouilloux (1976, 1979)  
 Alzate-Marín et al. (1999a)



Co-4<sup>2</sup>  
Co-17

MA

Young et al. (1998)  
Vallejo e Kelly (2009)  
Trabanco et al. (2015)



Co-3<sup>5</sup>  
Co-5<sup>2</sup>

MA

Young et al. (1998)  
Kelly e Vallejo (2004)  
Sousa et al.(2014)



Co-3<sup>5</sup>  
Co-4<sup>2</sup>  
Co-5<sup>2</sup>

MA

Young et al. (1998)  
Alzate-Marin et al. (1999b)  
Vallejo e Kelly (2009)  
Sousa et al. (2013)  
Kelly e Vallejo (2004)  
Sousa et al. (2014)



Co-5

MA

Fouilloux (1976, 1979)  
Young e Kelly (1996)  
Young et al. (1998)  
Alzate-Marin et al. (2007)

Quadro 3, Cont.



Co-5<sup>2</sup>

MA

Vallejo e Kelly (2009)

 <p>AB 136</p>	<p>Co-6 co-8</p>	<p>MA</p>	<p>Schwartz et al. (1982) Gonçalves-Vidigal (1994) Kelly et al (2003) Alzate-Marin et al. (1997)</p>
 <p>Ouro Negro</p>	<p>Co-3<sup>4</sup></p>	<p>MA</p>	<p>Alzate-Marin et al. (2003b) Gonçalves-Vidigal et al. (2013)</p>
 <p>Michelite</p>	<p>Co-11</p>	<p>MA</p>	<p>Gonçalves-Vidigal et al. (2007)</p>
 <p>Jalo Vermelho</p>	<p>Co-12</p>	<p>Andino</p>	<p>Gonçalves-Vidigal et al. (2008a)</p>
 <p>JLP<sup>c</sup></p>	<p>Co-13</p>	<p>Andino</p>	<p>Gonçalves-Vidigal et al. (2009) Lacanallo e Gonçalves-Vidigal (2015)</p>

Quadro 3, Cont.

 <p>Pitanga</p>	Co-14	Andino	Gonçalves-Vidigal et al. (2012) Gonçalves-Vidigal et al. (2016)
 <p>Corinthiano</p>	Co-15	Andino	Sousa et al. (2015)
 <p>Crioulo 159</p>	Co-16	MA	Coelho et al. (2013) Coimbra et al., 2014
 <p>Jalo EEP 558</p>	Co-w Co-x Co-y Co-z	Andino	Geffroy (1997) Geffroy et al.(2008) Geffroy et al.(1999)

<sup>a</sup>= Michigan Dark Red Kidney; <sup>b</sup> = mesoamericano; <sup>c</sup> = Jalo Listras Pretas.

O alelo *Co-4*<sup>2</sup> é reconhecido por ser uma excelente fonte de resistência ao *C. lindemuthianum*, uma vez que é capaz de controlar até 97% das raças já identificadas (Young et al., 1998).

O *locus Co-5*, anteriormente designado “*Mexique 3*”, foi descrito por Bannerot em 1969 (Fouilloux, 1976; 1979) e está presente nas cultivares diferenciadoras mesoamericanas TU e G 2333 e na linhagem SEL 1360 (Young et al., 1998). Vallejo

e Kelly (2009) concluíram que o alelo presente na cultivar G 2333, bem como em SEL 1360 é um alelo diferente, designado *Co-5*<sup>2</sup>. Em estudos posteriores, Sousa e colaboradores (2014) também comprovaram a presença do alelo *Co-5*<sup>2</sup> em MSU 7-1, bem como evidenciaram a localização desse alelo no grupo de ligação Pv07.

O *locusCo-6* foi descoberto por Schwartz et al. (1982) e está presente na cultivar AB 136 (Gonçalves-Vidigal, 1994; Kelly et al., 2003). Esse gene está localizado (Kelly et al., 2003; Mendéz-Vigo, 2002) no grupo de ligação Pv07 (Alzate-Marin, et al., 1999a). Dentre os genes de resistência identificados, o *locus co-8* é o único recessivo e está presente na cultivar mesoamericana AB136 (Alzate-Marin et al., 1997; 2001).

O *locus Co-11* foi identificado na cultivar diferenciadora Michelite (Gonçalves-Vidigal et al., 2007). Os *locusCo-12, Co-13 Co-14* e *Co-15* são de origem andina e estão presentes nas cultivares – Jalo Vermelho (Gonçalves-Vidigal et al. 2008a); Jalo Listras Pretas (Gonçalves-Vidigal et al., 2009); Pitanga (Gonçalves-Vidigal et al., 2012; Gonçalves-Vidigal et al., 2016) e Corinthiano (Sousa et al., 2015), respectivamente.

O *locusCo-16* está presente na cultivar mesoamericana Crioulo 159 (Coelho et al., 2013; Coimbra et al., 2014). Essa cultivar foi coletada no estado de Santa Catarina, apresenta um gene dominante independente dos anteriormente descritos.

Trabanco et al. (2015) identificaram e mapearam mais um gene de resistência na cultivar mesoamericana SEL 1308, *locusCo-17*, localizado no grupo de ligação Pv03, que confere resistência às raças 3 e 7.

Os *locus Co-w, Co-x, Co-y* e *Co-z* foram identificados na cultivar andina Jalo EEP 558 por Geffroy (1997) e Geffroy et al. (1999; 2008). Os *locusCo-u* e *Co-v* são fontes mesoamericanas de resistência à antracnose e estão presentes na cultivar BAT 93 (Geffroy, 1997).

Desta forma, observa-se que a maioria dos genes de resistência já identificada é de origem mesoamericana (*Co-2, Co-3, Co-4, Co-5, Co-6, co-8, Co-11, Co-16, Co-17, Co-u* e *Co-v*), totalizando 11 genes, visto que alguns desses possuem séries alélicas descritas. Contudo, foram identificados apenas nove genes de origem andina, quais sejam: *Co-1, Co-12, Co-13, Co-14, Co-15, Co-w, Co-x, Co-y* e *Co-z*. Mas apenas o *locusCo-1* possui série alélica identificada. Neste sentido, a identificação de novas fontes andinas de resistência à antracnose é de grande interesse para os programas de melhoramento genético do feijão comum.

## 2.7. Coevolução patógeno hospedeiro

Os genes de resistência (R) são considerados componentes do mecanismo de resistência gene-a-gene proposto por Flor (1955). De acordo com esse mecanismo, para cada gene que condiciona uma reação de resistência no hospedeiro, há um gene complementar no patógeno que condiciona a avirulência. A teoria gene a gene é aplicável para a maioria dos sistemas patógeno-hospedeiro no qual a resistência é condicionada pelos genes maiores (resistência vertical) e a virulência aumenta de forma gradual (Flor, 1971).

Na interação incompatível, é fundamental uma interação gene a gene entre a planta e o patógeno (Flor, 1947), para ocorrer a ativação rápida do mecanismo de defesa e a resistência da planta. Este mecanismo é específico, ou seja, uma mesma planta pode reconhecer um determinado patógeno "A" e não reconhecer o patógeno "B" (Cordeiro e Sá, 1999). Flor foi o primeiro patologista de plantas que analisou a interação da genética de resistência simultaneamente na planta e no patógeno. Além disso, Flor estudou a interação entre o linho (*Linum usitatissimum*) e a ferrugem do linho (Keller et al, 1996) e, a partir desses estudos, foi formulada a hipótese gene-a-gene como a explicação mais plausível para os fenômenos observados.

Mudanças coevolutivas podem ocorrer nos *pools* gênicos do hospedeiro e do patógeno quando cada uma das espécies envolvidas tem um grande impacto no valor adaptativo da outra. Devido à necessidade de pressões de seleção recíprocas, a coevolução tem maior impacto entre plantas e fungos biotróficos, que se nutrem do hospedeiro vivo, do que na relação saprofítica, na qual o fungo obtém sua nutrição de organismos mortos (Barbieri e Carvalho, 2001).

A atuação das forças evolutivas no processo de coevolução é de grande importância, pois gera variabilidade tanto nas populações de plantas como na de fungos. Neste sentido, o entendimento das interações existentes entre as plantas e seus patógenos é de suma importância, pois, a partir do conhecimento dessas interações, se torna mais fácil trabalhar com a resistência genética do hospedeiro, para, assim, amenizar ou até evitar perdas nas produções agrícolas.

Na cultura do feijão comum, genes de resistência de origem mesoamericana são muito eficazes quando transferidos para genótipos andinos e introduzidos em regiões em que prevalecem patógenos andinos; assim também os genes de origem

andina são muito eficazes quando transferidos para o feijão de origem mesoamericana e implantados em regiões com prevalência de patógenos de origem mesoamericana (Miklas et al., 2006). Desta forma, a combinação de genes de resistência de origem andina e mesoamericana confere resistência mais durável à cultivar (Balardin e Kelly, 1998; Pastor-Corrales et al, 1995; Miklas et al., 2006).

Young e Kelly (1997) e Melotto e Kelly (2000) evidenciaram que 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, de origem Andina. A combinação dos genes *Co-1* e *Co-2*, em uma mesma cultivar, é a melhor estratégia para ampliar o espectro de resistência e desenvolver uma cultivar resistente às raças 7 e 73 de *C. lindemuthianum* (Young e Kelly, 1997).

Um dos sistemas de controle mais eficientes para a antracnose é a resistência genética e tal resistência tem sido estudada para a identificação de fontes de resistência entre os *pools* gênicos, andino e mesoamericano, de feijão comum (Rodiño et al., 2009). Desta forma, é preciso diversificar as fontes de resistência à antracnose. A identificação de novas fontes de resistência faz-se necessária, em especial em genótipos andinos, uma vez que, dos 20 genes identificados, apenas nove pertencem a este *pool* gênico.

## **2.8. Cultivar andina Paloma**

O Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri) da Universidade Estadual de Maringá (UEM) vem mantendo um Banco Ativo de Germoplasma (BAG) de Feijão Comum. Este BAG é constituído de cultivares tradicionais coletadas em diversas regiões do país e no exterior, além de genótipos elites (linhagens e cultivares) desenvolvidos pelo Programa de Melhoramento Genético de Feijão do Departamento de Agronomia da UEM.

Um dos objetivos deste programa é identificar acessos tradicionais de feijão comum que apresentem genes de interesse, principalmente ligados à resistência à antracnose, que possam ser transferidos para cultivares comerciais, bem como identificar marcadores moleculares ligados a tais genes.

Desta forma, um acesso andino denominado Paloma apresentou um espectro de resistência diferenciado a *C. lindemuthianum* quando comparado às demais fontes andinas identificadas (Quadro 4). Conforme se pode observar, a

cultivar Paloma exibiu resistência às raças 23, 31, 55, 65, 73, 1545,2047 e 3481 do referido patógeno.

Quadro 4- Espectro de resistência das cultivares andinas a diferentes raças de *C. lindemuthianum*

Raças	Cultivares									
	MDRK <sup>a</sup> Co-1	Kaboon Co-1 <sup>2</sup>	PM <sup>b</sup> Co-1 <sup>3</sup>	AND 277 Co-1 <sup>4</sup>	Widusa Co-1 <sup>5</sup>	JV <sup>c</sup> Co-12	JLP <sup>d</sup> Co-13	Pitanga Co-14	Corint. Co-15	Paloma NN <sup>e</sup>
7	S	R	S	S	R	S	S	S	S	S
9	R	R	R	R	R	R	R	S	S	S
23	S	R	R	R	S	R	S	R	R	R
31	S	R	S	NA	S	R	R	NA	NA	R
55	S	S	S	R	S	R	S	R	S	R
64	R	R	R	R	R	R	R	R	R	NA
65	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R
73	R	R	R	R	R	S	R	R	R	R
89	R	R	R	R	S	R	R	NA	R	S
453	R	R	S	R	R	R	S	S	S	S
2047	S	S	S	R	S	S	NA	R	R	R
3481	R	R	R	R	S	S	R	S	S	R

<sup>a</sup>MDRK = Michigan Dark Red Kidney; <sup>b</sup>PM= Perry Marrow, <sup>c</sup>JV= Jalo Vermelho, <sup>d</sup>JLP = Jalo Listras Pretas; <sup>e</sup>NN = não nomeado e <sup>f</sup> NA = não avaliado.

A cultivar Paloma foi desenvolvida na Estación Experimental Agropecuaria de Salta (EEA – SALTA), pelo Instituto Nacional de Tecnologia Agropecuária (INTA), na Argentina. Paloma foi lançada como cultivar no ano de 1994, tendo a linhagem Alule 91 em sua genealogia, assim, pertence à classe comercial tipo Alubia, exportada principalmente para a Europa (Espanha e Itália). A cultivar em estudo apresenta sementes graúdas de coloração branca, alongadas e com extremidades agudas; hábito de crescimento determinado; flores brancas (Figura 3); ciclo de 90 dias; rendimento de 1.800 kg ha<sup>-1</sup> e peso médio de 100 sementes de 54 a 60g (Galván et al., 2001).



Fonte: Nupagri, 2013.

Figura 3- Cultivar andina Paloma: A) Hábito de crescimento determinado; B) Flores brancas; C) Sementes brancas lustrosas, graúdas, alongadas e com extremidades agudas.

A cultivar Paloma está entre as 10 cultivares comerciais mais importantes de feijão comum cultivadas na região Norte da Argentina (Galván et al., 2001). Essa cultivar, também denominada Paloma INTA, se encontra no mercado internacional e compõe um dos grupos comerciais com potencial de ser produzido no Brasil (Thung et al., 2008).

A cultivar Paloma não possui ainda informações sobre a herança da resistência à antracnose, bem como das possíveis reações alélicas existentes. A caracterização genética dessa cultivar é de elevada importância, visto que possibilitará a ampliação do espectro de resistência de cultivares comerciais e sua utilização em programas de melhoramento de feijão comum.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Local do experimento

O presente trabalho foi realizado no Núcleo de Pesquisa Aplicada a Agricultura (Nupagri), pertencente à Universidade Estadual de Maringá (UEM), Maringá, Paraná, no período de março de 2012 a dezembro de 2013. Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação e no laboratório de melhoramento do Feijão Comum e de Biologia Molecular do Nupagri.

#### 3.2. Obtenção de populações segregantes

Com o objetivo de caracterizar o gene e/ou alelo de resistência à antracnose presente na cultivar Andina Paloma, foram desenvolvidas 16 populações segregantes derivadas dos cruzamentos da mesma com as cultivares que apresentam genes de resistência identificados. As cultivares utilizadas neste estudo foram obtidas do Banco de Germoplasma de Feijão (BAG) do Nupagri e suas características estão relacionadas no Quadro 5.

Quadro 5- Características das cultivares de feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.), utilizadas neste estudo

Cultivares e linhagens	Gene	Origem <sup>1</sup>	Hábito de crescimento	Tamanho das sementes	Cor das sementes	Cor da flor
MDRK	Co-1	A	Determinado	Graúda	Vermelha	Rósea
Cornell 49-242	Co-2	MA	Indeterminado	Pequena	Preta	Violeta
PI 207262	Co-3 <sup>3</sup> Co-4 <sup>3</sup>	MA	Indeterminado	Pequena	Bege	Branca
TO	Co-4	MA	Determinado	Intermediária	Marrom c/ listras escuras	Branca
TU	Co-5	MA	Indeterminado	Pequena	Preta	Violeta
AB 136	Co-6	MA	Indeterminado	Pequena	Vermelha	Branca
G 2333	Co-3 <sup>5</sup> Co-4 <sup>2</sup> Co-5 <sup>2</sup>	MA	Indeterminado	Pequena	Vermelha	Branca
Ouro Negro	Co-3 <sup>5</sup>	MA	Indeterminado	Pequena	Preta	Violeta
Jalo Vermelho	Co-12	A	Determinado	Graúda	Vermelha	Rósea
Jalo Listras Pretas	Co-13	A	Indeterminado	Graúda	Bege e preto	Violeta
Pitanga	Co-14	A	Indeterminado	Graúda	Vermelha	Rósea
Corinthiano	Co-15	A	Indeterminado	Graúda	Preta e branca	Rósea

Quadro 5, Cont.

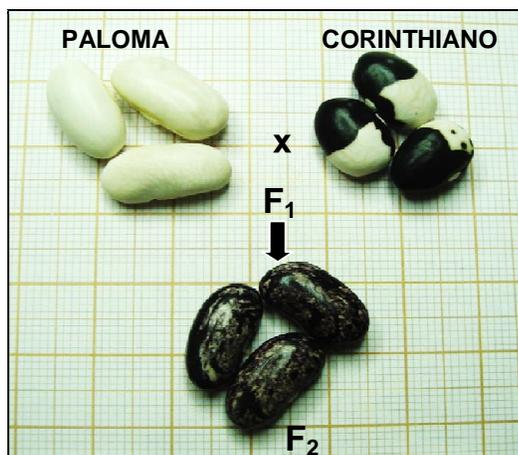
Crioulo 159	Co-16	MA	Indeterminado	Pequena	Preta	Violeta
Amendoim Cavalo	NN	A	Indeterminado	Graúda	Vinho c/ manchas rosadas	Rósea
Jalo Pintado 2	NN	A	Determinado	Graúda	Bege com vermelho	Pink
Perla	NN	A	Indeterminado	Graúda	Branca	Branca

<sup>1</sup>A= Andino; MA= Mesoamericano; NN= não nomeado.

As sementes das cultivares, utilizadas neste trabalho, foram semeadas em vasos de polietileno (capacidade de 5 L), contendo 5 kg do substrato constituído de uma mistura a base de turfa (nome comercial Humusfértil<sup>®</sup>).

A adubação foi realizada de acordo com a recomendação para a cultura do feijão comum. Antes da semeadura, realizou-se a adubação de base, adicionando-se uma adubação mineral do formulado 04-14-08 (NPK; nitrogênio, fósforo e potássio, respectivamente), na quantidade de 1,3 g vaso<sup>-1</sup>. Posteriormente, em cobertura, foram realizadas adubações periódicas, a partir do aparecimento da primeira folha trifoliolada (estádio V<sub>3</sub>). A adubação, realizada quinzenalmente, foi à base de Sulfato de Amônia ((NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) e Cloreto de Potássio (KCl), na quantidade de 1,25 g e 0,375g, respectivamente, diluído em 0,05 L de água, para cada vaso, até que as plantas atingissem a fase de enchimento de vagens (estádio R<sub>8</sub>).

No período de florescimento, foram efetuadas as hibridações entre Paloma e as demais cultivares. Essas hibridações foram realizadas principalmente no início da manhã (7h às 9h) e final da tarde (16h às 18h), com o auxílio de pinças esterilizadas (Figura 4).



Fonte: Nupagri, 2013.

Figura 4- Esquema de obtenção das gerações F<sub>1</sub>, F<sub>2</sub>, a partir dos parentais Paloma e Corinthiano.

A partir desses cruzamentos, foram obtidos os híbridos F<sub>1</sub>. As sementes da geração F<sub>1</sub>, provenientes dos cruzamentos entre as cultivares, foram semeadas em vasos, os quais continham mistura de solo previamente adubado e esterilizado. Esses vasos foram mantidos em condições de casa de vegetação e, por meio de autofecundações, originaram-se as gerações F<sub>2</sub>.

### 3.3. Teste de herança da resistência

O teste de herança da resistência visa mostrar quantos genes atuam na reação de resistência ao patógeno *C. lindemuthianum*. Para atingir tal objetivo, o teste de herança da resistência foi conduzido na população F<sub>2</sub> derivada do cruzamento entre as cultivares Paloma (R) × Cornell 49-242 (S) com as raças 73 e 2047 de *C. lindemuthianum*.

### 3.4. Teste de alelismo e análise molecular

O teste de alelismo foi utilizado para evidenciar a independência do gene que condiciona resistência a cultivar Paloma. Para tanto, os testes foram realizados entre a cultivar Paloma e as cultivares que apresentam resistência às raças 65, 73 e 2047 de *C. lindemuthianum* (Quadro 6).

Quadro 6 - Cruzamento das cultivares para obtenção dos híbridos, e comportamento em relação às raças fisiológicas de *C. lindemuthianum*

Cruzamentos	Reação	Raça inoculada
Paloma × Cornell 49-242	R × R	65
Paloma × PI 207262	R × R	65
Paloma × TO	R × R	65
Paloma × TU	R × R	65
Paloma × Jalo Vermelho	R × R	65
Paloma × AB 136	R × R	65
Paloma × Jalo Listras Pretas	R × R	65
Paloma × Perla	R × R	65
Paloma × MDRK	R × R	73
Paloma × Ouro Negro	R × R	73
Paloma × Pitanga	R × R	73

#### Quadro 6, Cont.

Paloma x G 2333	R x R	2047
Paloma x Corinthiano	R x R	2047
Paloma x Crioulo 159	R x R	2047
Paloma x Amendoim Cavalo	R x R	2047
Paloma x Jalo Pintado 2	R x R	2047

R: Resistente.

### 3.5. Avaliação das populações segregantes

#### 3.5.1. Semeadura

Para realização dos testes de herança da resistência e do alelismo, as sementes  $F_2$  foram semeadas em bandejas plásticas (0,45 x 0,30 x 0,08 metros), contendo substrato à base de turfa. Foram semeadas cerca de 100 sementes de cada cruzamento, a fim de se obter precisão dos resultados.

As bandejas com as populações  $F_2$  permaneceram em casa de vegetação até o surgimento e o desenvolvimento total da primeira folha trifoliolada (estádio  $V_3$ ). Posteriormente, foram aclimatadas em ambiente controlado por aproximadamente uma hora e, em seguida, procedeu-se à inoculação.

#### 3.5.2. Preparo do inóculo

As raças de *C. lindemuthianum*, utilizadas neste estudo, foram: 65, 73 e 2047, todas obtidas da micoteca do Nupagri e os inóculos foram preparados no Laboratório de Melhoramento de Feijão Comum e de Biologia Molecular.

O preparo do inóculo foi realizado segundo a metodologia proposta por Cárdenas et al. (1964), que consiste na multiplicação dos esporos de cada patógeno do *C. lindemuthianum* em tubos de ensaio contendo vagens esterilizadas (autoclavadas 2 vezes por 20 minutos a 120°C) e, parcialmente, imersas em meio com ágar-água.

A repicagem do fungo nas vagens foi feita na câmara de fluxo laminar previamente esterilizada e, em seguida, o material foi incubado em BOD (Biochemical Oxygen Demand) por 14 dias, sob a temperatura de 20°C.

### **3.5.3. Inoculação e incubação**

Após o período necessário para o desenvolvimento do fungo, as vagens foram retiradas dos tubos com o auxílio de uma pinça esterilizada e colocadas em um bécker contendo água destilada autoclavada. Em seguida, a solução foi filtrada por meio de uma dupla camada de gaze, resultando, assim, em uma suspensão de esporos. Foram realizadas cinco contagens, com o auxílio do hematócômetro (câmara de Neubauer- Preciss). Após as contagens, a suspensão de esporos foi ajustada à concentração de  $1,2 \times 10^6$  esporos  $\text{mL}^{-1}$  de água destilada autoclavada.

A inoculação da suspensão de esporos nas plantas seguiu a metodologia proposta por Cárdenas et al. (1964), utilizando um compressor de ar elétrico tipo De Vilbiss, número 15.

Cada raça do patógeno foi primeiramente inoculada nas 12 cultivares diferenciadoras para antracnose, a fim de confirmar os fenótipos de virulência das raças em estudo (Pastor-Corrales, 1988; Mahuku e Riascos, 2004). Após a confirmação dos patógenos, por volta do 14º dia (após a emergência completa da primeira folha trifoliolada), as bandejas contendo os genitores e as gerações segregantes foram transferidas para uma câmara de nevoeiro com temperatura de aproximadamente  $20 \pm 2^\circ\text{C}$ , para a inoculação do patógeno previamente confirmado. As populações foram inoculadas com suspensões de cada patógeno, separadamente, para evitar contaminações.

Após a inoculação, as plantas foram mantidas na câmara de nevoeiro por 72 horas, sob a temperatura de  $20 \pm 2^\circ\text{C}$ , com luminosidade controlada (12 horas de iluminação de 680 lux/12 horas de escuro) para a incubação do fungo. Decorrido este período, as bandejas contendo as plantas foram retiradas da câmara e mantidas à temperatura de  $20 \pm 2^\circ\text{C}$  e luz artificial, até a ocasião das avaliações.

### **3.5.4. Método de avaliação dos sintomas**

As avaliações visuais dos sintomas em cada plântula foram realizadas dez dias após a inoculação do patógeno. Para tanto, foi utilizada a escala de severidade proposta por Pastor-Corrales et al. (1995), com notas variando de 1 a 9. Plantas com notas de 1 a 3 foram consideradas resistentes, enquanto as que apresentavam notas de 4 a 9 suscetíveis.

### **3.5.5. Análise estatística**

Com base nos dados obtidos a partir das avaliações fenotípicas de resistência e de suscetibilidade, com auxílio do recurso computacional do Programa Genes (Cruz, 2013), foi realizada a análise genético-estatística, utilizando o teste do qui-quadrado ( $\chi^2$ ).

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Teste de herança da resistência

Os resultados dos testes de herança realizados com as cultivares Paloma e Cornell 49-242, dos testes qui-quadrado ( $\chi^2$ ) e das análises das probabilidades da hipótese da presença do gene, estão apresentados no Quadro 7.

Quadro 7- Teste de herança em populações F<sub>2</sub> derivadas do cruzamento entre as cultivares de feijão comum Paloma x Cornell 49-242 utilizando as raças 73 e 2047 de *Colletotrichum lindemuthianum*

População F <sub>2</sub>	Raça	Segregação observada		Segregação esperada		$\chi^2$	Pvalor
		R <sup>a</sup>	S <sup>b</sup>	R	S		
Paloma x Cornell 49-242	73	68	27	3	1	0,5929	0,44
Paloma x Cornell 49-242	2047	73	26	3	1	0,0841	0,77

<sup>a</sup> = Resistente; <sup>b</sup> = Suscetível.

Neste estudo, a razão de segregação observada ajustou-se à razão de 3R:1S, conforme o esperado para as duas populações F<sub>2</sub> do cruzamento entre Paloma (R) x Cornell 49-242 (S), inoculadas com as raças 73 ( $p=0,44$ ) e 2047 ( $p=0,77$ ) de *C. lindemuthianum*. Esta segregação demonstra a ação de um único gene dominante, presente na cultivar andina Paloma, que confere resistência às raças 73 e 2047 de *C. lindemuthianum*, uma vez que a cultivar mesoamericana Cornell 49-242 não possui resistência às raças utilizadas.

Os resultados dos testes de qui-quadrado, obtidos nos testes de herança da resistência, comprovaram a hipótese de herança monogênica dominante presente na cultivar Paloma, evidenciada pela segregação 3R:1S em ambas as populações (Figura 5).

Esse padrão de herança monogênica dominante tem sido relatado por diversos autores, dentre eles: Alzate-Marin et al. (1997); Gonçalves-Vidigal (1994); Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006); Gonçalves-Vidigal et al. (2009) e Gonçalves-Vidigal et al. (2012).

A cultivar Cornell 49-242 possui o gene *Co-2* (Mastenbroek, 1960). No entanto, esse gene não atua no processo de resistência à antracnose às raças 73 e

2047 de *Colletotrichum lindemuthianum*, já que é suscetível a essas raças fisiológicas. Logo, esse resultado indica que um único gene dominante presente na cultivar andina Paloma é responsável pela resistência às raças 73 e 2047 de *C. lindemuthianum*.



Figura 5- Herança da resistência nas populações F<sub>2</sub> dos cruzamentos entre Paloma x Cornell 49-242 utilizando as raças 73 e 2047 de *C. lindemuthianum*.

Resultados similares foram obtidos por Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006), no cruzamento entre Widusa x Cornell 49-242, quando, ao inocularem a respectiva população F<sub>2</sub> com a raça 73 de *C. lindemuthianum*, verificaram a presença de um alelo de resistência, presente na cultivar Widusa, nomeado como Co-1<sup>5</sup>. Do mesmo modo, Gonçalves-Vidigal et al. (2009), ao testar a geração F<sub>2</sub> do cruzamento Jalo Listras Pretas (JLP) (R) x Cornell 49-242 (S), inoculada com a raça 73 de *C. lindemuthianum*, obtiveram uma segregação que se ajustou à razão de 3:1, evidenciando que a cultivar JLP apresenta um gene dominante de resistência à antracnose, identificado como Co-13.

Analogamente, em 2015, Sousa e colaboradores, ao estudarem a cultivar andina Corinthiano, resistente à raça 2047 de *C. lindemuthianum*, constataram que a resistência nessa cultivar é condicionada por um único gene dominante (Co-15), conforme evidenciado pelo teste de herança realizado entre as cultivares Corinthiano e Cornell 49-242.

A raça 73 de *C. lindemuthianum* foi utilizada neste estudo por sua grande ocorrência no mundo, neste sentido há relatos nos seguintes países: Brasil; Honduras; México; Estados Unidos; Costa Rica; Guatemala; Porto Rico; Índia e Canadá (Nunes et al., 2013). Esta raça foi descrita, inicialmente, por Pastor-Corrales et al. (1994) e, posteriormente, por vários outros autores, entre eles: Rava et al. (1994), Balardin e Kelly (1998), Thomazella et al. (2002), Mahuku e Riascos (2004),

Gonçalves-Vidigal et al. (2008b) e Sansigolo et al. (2008). No Brasil, ocorre com alta frequência nas regiões Central e Sul (Nunes et al., 2013).

Por sua vez, a raça 2047 foi, inicialmente, identificada por Pastor-Corrales et al. (1994) em isolados da Costa Rica e, posteriormente, reportada por Balardin e Kelly (1998) e Mahuku e Riascos (2004). Essa raça apresenta-se como virulenta a 11 das 12 cultivares diferenciadoras de feijão comum para antracnose, com índice de virulência igual a 91,7% (Nunes et al., 2013). Assim, as raças 73 e 2047 foram utilizadas neste teste de herança devido ao fato de a cultivar andina Paloma apresentar resistência a ambas raças.

#### 4.2. Teste de alelismo

O teste de alelismo avaliou a independência do gene presente na cultivar Paloma em relação aos demais genes previamente caracterizados e descritos na literatura. Os testes de alelismo foram conduzidos em populações F<sub>2</sub> nas quais ambas as cultivares envolvidas apresentam reação de resistência. Para tanto, as raças utilizadas foram: 65, 73 e 2047 de *C. lindemuthianum* (Quadro 8).

Quadro 8- Teste de alelismo para as raças 65, 73 e 2047 de *Colletotrichum lindemuthianum* em populações F<sub>2</sub> de feijão comum

Cruzamentos	Raça	Gene de Resistência	Proporção Observada		Proporção Esperada R:S	$\chi^2$	P valor
			R <sup>a</sup>	S <sup>b</sup>			
Paloma x Cornell 49-242	65	Co-2	84	6	15:1	0,027	0,87
Paloma x TO	65	Co-4	83	6	15:1	0,037	0,85
Paloma x PI 207262	65	Co-4 <sup>3</sup>	120	9	15:1	0,116	0,73
Paloma x TU	65	Co-5	109	6	15:1	0,209	0,65
Paloma x AB 136	65	Co-6	88	6	15:1	0,003	0,96
Paloma x Jalo Vermelho	65	Co-12	107	7	15:1	0,002	0,96
Paloma x Jalo Listras Pretas	65	Co-13	92	6	15:1	0,003	0,96
Paloma x Perla	65	*	111	19	15:1	0,320	0,57
Paloma x MDRK <sup>c</sup>	73	Co-1	92	8	15:1	0,523	0,47
Paloma x Ouro Negro	73	Co-3 <sup>d</sup>	118	9	15:1	0,152	0,70
Paloma x Pitanga	73	Co-14	56	4	15:1	0,018	0,89
Paloma x G 2333	2047	Co-4 <sup>2</sup>	155	13	15:1	0,635	0,43
Paloma x Corinthiano	2047	Co-15	94	6	15:1	0,011	0,92
Paloma x Crioulo 159	2047	Co-16	94	6	15:1	0,011	0,92

Paloma x AC <sup>d</sup>	2047	*	109	7	15:1	0,009	0,92
Paloma x Jalo Pintado 2	2047	*	90	6	15:1	0,001	0,99

\* = gene não nomeado; <sup>a</sup>= resistente; <sup>b</sup>= suscetível; <sup>c</sup>MDRK= Michigan Dark Red Kidney; <sup>d</sup>AC= Amendoim Cavallo.

Os resultados dos testes de alelismo nas 16 populações F<sub>2</sub> dos cruzamentos (R×R), envolvendo Paloma e as cultivares: Michigan Dark (MDRK); Cornell 49-242; PI 207262; TO; TU; AB 136; G 2333; Ouro Negro; Jalo Vermelho; Jalo Listras Pretas; Pitanga; Corinthiano; Crioulo 159; Jalo Pintado 2; Perla e Amendoim Cavallo ajustaram-se a uma razão de 15R:1S.

As populações F<sub>2</sub> dos cruzamentos realizados entre a cultivar Paloma e as cultivares Cornell 49-242, TO, PI 207262, TU, AB 136, Jalo Vermelho, Jalo Listras Pretas e Perla foram inoculadas com a raça 65 (Figura 6), e a segregação observada indica a ação de dois genes dominantes, ou seja, um gene presente na cultivar Paloma e outro nas cultivares já caracterizadas.

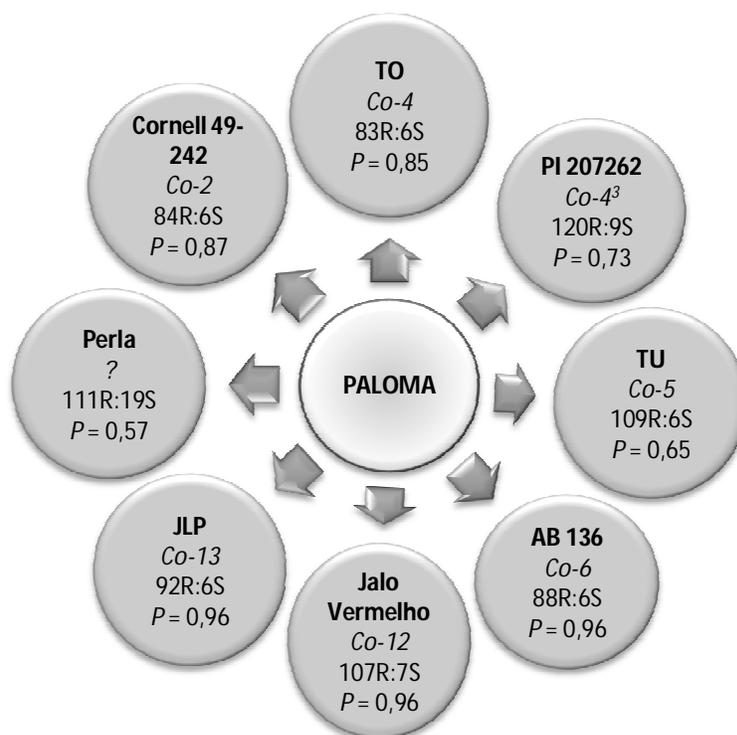


Figura 6- Teste de alelismo com as populações F<sub>2</sub> dos cruzamentos entre Paloma e as cultivares Cornell 49-242, TO, PI 207262, TU, AB 136, Jalo Vermelho, Jalo Listras Pretas e Perla, inoculadas com a raça 65 de *C. lindemuthianum*.

As populações F<sub>2</sub> de Paloma x Cornell 49-242 ( $\chi^2 = 0,027$ ;  $p = 0,87$ ) e Paloma x TO ( $\chi^2 = 0,037$ ;  $p = 0,85$ ), inoculadas com a raça 65, apresentaram

segregação 15R:1S, assim denotam ausência de alelismo entre as cultivares envolvidas nos cruzamentos, o que evidencia a independência do gene presente em Paloma, dos genes já caracterizados *Co-2* e *Co-4*, respectivamente.

Méndez-Vigo et al. (2005) obtiveram resultados similares com as populações  $F_2$  derivadas dos cruzamentos, A1220 x Cornell 49-242 e A1231 x TO, inoculadas com a raça 38. Os resultados ajustaram-se à razão de 15R:1S, indicando que o único gene dominante presente nas linhagens A1220 e A1231 segrega independentemente dos genes presentes em Cornell 49-242 e TO, respectivamente. Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006) observaram segregação 15R:1S na população  $F_2$  de Widusa x TO ( $\chi^2 = 0,387$ ;  $p = 0,53$ ), inoculada com a raça 73, evidenciando a presença de um gene de resistência em TO (*Co-4*) e outro em Widusa (*Co-1<sup>5</sup>*).

A população derivada do cruzamento entre as cultivares Paloma x PI 207262, inoculadas com a raça 65, apresentou uma razão de segregação de 15R:1S ( $\chi^2 = 0,116$ ;  $p = 0,73$ ). Este resultado evidencia a ação de dois genes dominantes independentes, um presente em PI 207262 e outro na cultivar Paloma. A cultivar PI 207262 apresenta dois alelos de resistência, *Co-3<sup>3</sup>* e *Co-4<sup>3</sup>* (Kelly e Vallejo, 2004; Alzate-Marin et al., 2007) quando inoculada com a raça 73. Porém, quando inoculada com a raça 65, somente o alelo *Co-4<sup>3</sup>* confere a resistência (Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006). Similarmente, Sousa et al. (2015), com a população Corinthiano e PI 207262, obtiveram a segregação de 15R:1S ( $\chi^2 = 0,114$ ;  $p = 0,74$ ), ao inocularem com a raça 8 de *C. lindemuthianum*, evidenciando a presença de dois genes de resistência, um presente em Corinthiano e outro em PI 207262.

Na população do cruzamento entre as cultivares Paloma x TU, inoculada com a raça 65, foi obtida a segregação 15R:1S ( $\chi^2 = 0,209$ ;  $p = 0,65$ ), constatando, deste modo, a presença de dois genes de resistência, um presente em TU (*Co-5*) e outro em Paloma. Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006) corroboram com este resultado ao avaliarem o alelismo entre as cultivares Widusa x TU. Tais autores obtiveram, como resultado, a segregação 15:1 ( $\chi^2 = 0,199$ ;  $p = 0,66$ ), o que evidencia a presença de dois genes que conferem resistência à raça 73.

A segregação da geração  $F_2$  do cruzamento entre Paloma e AB 136 inoculada com a raça 65, ajustou-se a uma razão de 15R:1S ( $\chi^2 = 0,003$ ,  $p = 0,96$ ), revelando a existência de uma segregação simultânea e independente em dois *loci* diferentes, um presente em Paloma e o outro em AB 136 (Figura 6). Trabalhos conduzidos por

Gonçalves-Vidigal et al. (2012) obtiveram a mesma segregação na população Pitanga x AB 136, com a raça 65. A cultivar AB 136 possui o gene dominante *Co-6* (Gonçalves-Vidigal, 1994; Kelly e Young, 1996) e tem apresentado reação de incompatibilidade a diversas raças do *C. lindemuthianum* detectadas no Brasil (Rava et al., 1994).

As populações  $F_2$ , derivadas dos cruzamentos entre as cultivares andinas Paloma x Jalo Vermelho ( $\chi^2 = 0,002$ ;  $p = 0,96$ ), Paloma x Jalo Listras Pretas ( $\chi^2 = 0,003$ ;  $p = 0,96$ ) e Paloma x Perla ( $\chi^2 = 0,320$ ;  $p = 0,57$ ), foram inoculadas com a raça 65 de *C. lindemuthianum* e segregaram a uma razão de 15R:1S. Essa segregação evidencia a ação de dois genes dominantes independentes conferindo a resistência à referida raça.

Gonçalves-Vidigal e colaboradores (2008a) inocularam a população  $F_2$  de JV x MDRK e obtiveram a segregação 15R:1S ( $\chi^2 = 0,054$ ;  $p = 0,82$ ). Este resultado evidencia a ação de dois genes independentes de resistência, visto que um deles está presente em JV (*Co-12*) e o outro em MDRK (*Co-1*). De forma análoga, Gonçalves-Vidigal e colaboradores (2009) observaram a segregação 15R:1S ( $\chi^2 = 0,264$ ;  $p = 0,61$ ) na população  $F_2$ , derivada das cultivares andinas JLP e JV, inoculadas com a raça 65, o que evidencia a presença de dois genes independentes condicionando a resistência, *Co-13* e *Co-12*, respectivamente.

Desse modo, observou-se que o gene presente na cultivar Paloma, que confere resistência à raça 65 de *C. lindemuthianum*, é independente dos genes *Co-12* (Gonçalves-Vidigal et al., 2008a) e *Co-13* (Gonçalves-Vidigal et al., 2009), bem como do gene ainda não nomeado presente na cultivar andina Perla (Figura 6).

Desta forma, o gene presente na cultivar Paloma é independente dos genes: *Co-2* (Mastenbroek, 1960); *Co-4* (Fouilloux 1976, 1979); *Co-4<sup>3</sup>* (Alzate-Marin et al., 2007); *Co-5* (Young e Kelly, 1996; Young et al., 1998; Alzate-Marin et al., 2007); *Co-6* (Schwartz et al., 1982; Gonçalves-Vidigal, 1994; Kelly e Young, 1996); *Co-12* (Gonçalves-Vidigal et al., 2008a); *Co-13* (Gonçalves-Vidigal et al., 2009) e *Co-Perla* (não nomeado; Taboada et al., 2016), presentes em Cornell 49-242, TO, PI 207262, TU, AB 136, Jalo Vermelho, Jalo Listras Pretas e Perla, respectivamente.

As populações  $F_2$  dos cruzamentos realizados entre a cultivar Paloma e as cultivares Michigan Dark Red Kidney, Ouro Negro e Pitanga, apresentaram uma razão de segregação de 15R:1S, evidenciando a presença de dois genes

independentes entre si, quando inoculadas com a raça 73 de *C. lindemuthianum* (Figura 7). As cultivares Michigan Dark Red Kidney e Pitanga, apresentam os genes de resistência, *Co-1* (McRostie,1919)e *Co-14* (Gonçalves-Vidigal et al., 2012; Gonçalves-Vidigal et al., 2016), respectivamente; enquanto a cultivar Ouro Negro apresenta o alelo de resistência *Co-3<sup>4</sup>* (Gonçalves-Vidigal et al., 2013).

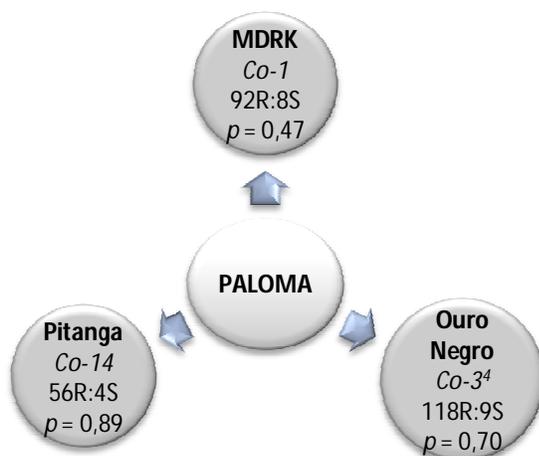


Figura 7- Teste de alelismo com as populações F<sub>2</sub> dos cruzamentos entre Paloma e as cultivares Michigan Dark Red Kidney, Ouro Negro e Pitanga, inoculadas com a raça 73 de *C. lindemuthianum*.

A cultivar andina Michigan Dark Red Kidney, além do gene *Co-1*, possui um segundo gene que confere resistência às raças 449 e 1545 de *C. lindemuthianum* (Campa et al., 2009). Porém, apenas o gene *Co-1* confere resistência para a raça 73 do patógeno. Portanto, a segregação de 15R:1S, obtida no presente trabalho, comprova a ação de dois genes de resistência independentes, um presente na cultivar andina MDRK (*Co-1*) e o outro na cultivar Paloma.

A população F<sub>2</sub> resultante do cruzamento entre a cultivar Paloma e Ouro Negro, também foi inoculada com a raça 73 do patógeno. A cultivar mesoamericana Ouro Negro apresenta amplo espectro de resistência (Alzate-Marin et al., 2003b). A população inoculada apresentou uma segregação de 15R:1S ( $\chi^2 = 0,152$ ;  $p = 0,70$ ), assim confirmando a presença de dois genes de resistência independentes entre si, um presente na cultivar mesoamericana Ouro Negro e outro presente na cultivar andina Paloma (Figura 7). O gene presente na cultivar Ouro Negro inicialmente foi designado *Co-10* (Alzate-Marin et al., 2003b), e recentemente, renomeado como um alelo adicional denominado *Co-3<sup>4</sup>* (Gonçalves-Vidigal, 2013).

Alzate-Marin et al. (2003b) inocularam com a raça 73, de *C. lindemuthianum*, a população F<sub>2</sub> resultante do cruzamento entre Ouro Negro e SEL 1308 e observaram a segregação de 15R:1S ( $\chi^2 = 0,07$ ), comprovando a ação de dois genes independentes, Co-3<sup>4</sup> e Co-4<sup>2</sup>, respectivamente.

Os resultados obtidos neste trabalho corroboram a hipótese de independência do gene presente em Paloma em relação ao gene presente na cultivar Ouro Negro, uma vez que não ocorreu alelismo na população F<sub>2</sub>.

A razão de segregação 15R:1S observada na população F<sub>2</sub>, Paloma x Pitanga ( $\chi^2 = 0,018$ ;  $p = 0,89$ ), indicando a presença de dois genes dominantes independentes, estando um presente na cultivar Paloma e o outro em Pitanga (Co-14).

Gonçalves-Vidigal et al. (2012) ao inocularem a população F<sub>2</sub>(Pitanga x Ouro Negro) com a raça 23 de *C. lindemuthianum*, observaram a segregação de 15:1 ( $\chi^2 = 0,003$  e  $p = 0,96$ ). Os resultados obtidos pelos autores demonstraram a presença de dois genes de resistência ao patógeno, corroborando com a hipótese de que o gene que confere resistência para a raça 23 deste patógeno é independente do gene anteriormente caracterizado presente na cultivar Ouro Negro (Co-10/Co-3<sup>4</sup>).

Desta forma verifica-se a independência do gene de resistência presente na cultivar Paloma em relação aos genes já caracterizados Co-1, Co-3<sup>4</sup> e Co-14, presentes em MDRK (McRostie, 1919), Ouro Negro (Gonçalves-Vidigal et al., 2013) e Pitanga (Gonçalves-Vidigal et al., 2012), respectivamente.

As populações F<sub>2</sub> resultantes dos cruzamentos realizados entre a cultivar Paloma e as cultivares G 2333 ( $\chi^2 = 0,635$ ;  $p = 0,43$ ), Corinthiano ( $\chi^2 = 0,011$ ;  $p = 0,92$ ), Crioulo 159 ( $\chi^2 = 0,011$ ;  $p = 0,92$ ), Amendoim Cavallo ( $\chi^2 = 0,009$ ;  $p = 0,92$ ) e Jalo Pintado 2 ( $\chi^2 = 0,001$ ;  $p = 0,99$ ), inoculadas com a raça 2047 (Figura 12), apresentaram segregação de 15R:1S. Esta segregação indica a ação de dois genes dominantes, portanto, um gene presente na cultivar Paloma e o outro nas cultivares já caracterizados (Quadro 8). Vale ressaltar que a cultivar mesoamericana G 2333 apresenta três genes de resistência ao *C. lindemuthianum* (Co-4<sup>2</sup>, Co-3<sup>5</sup> e Co-5<sup>2</sup>) (Young et al., 1998; Vallejo e Kelly, 2009; Sousa et al., 2014), entretanto somente Co-4<sup>2</sup> confere resistência à raça 2047 do patógeno (Silvério et al., 2002).

As segregações das populações F<sub>2</sub> entre Paloma x G 2333 e Paloma x Crioulo 159 evidenciaram que a cultivar Paloma possui um gene independente do alelo *Co-4*<sup>2</sup> (Young et al., 1998) e do gene *Co-16* (Coelho et al., 2013; Coimbra et al., 2014), que conferem resistência à raça 2047, nas respectivas cultivares (Figura 8). Portanto, constata-se a presença de uma importante fonte de resistência na cultivar Paloma, uma vez que a raça 2047 é a mais virulenta já identificada. Gonçalves-Vidigal e colaboradores (2012) avaliaram uma população F<sub>2</sub> oriunda de Pitanga x G2333 e obtiveram segregação 15R:1S ( $\chi^2 = 0,010$ ;  $p = 0,92$ ), comprovando a independência dos genes, *Co-14* e *Co-4*<sup>2</sup>, presentes nas respectivas cultivares.

De forma similar, Coelho et al. (2013) verificaram a independência dos genes *Co-16* e *Co-4*<sup>2</sup>, presentes nas cultivares Crioulo 159 e G 2333, ao inocularem a população F<sub>2</sub>, com a raça 2047 do patógeno e obtiveram a segregação 15R:1S ( $\chi^2 = 0,486$ ;  $p = 0,49$ ).

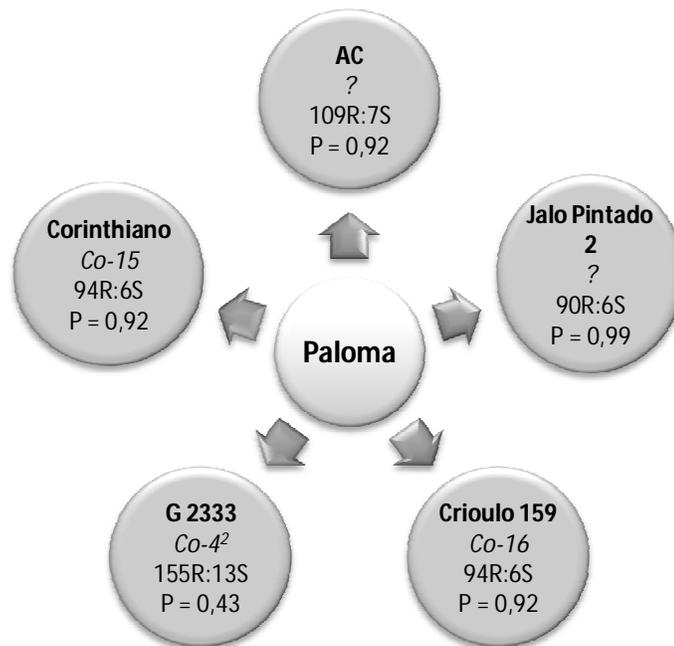


Figura 8 -Teste de alelismo com as populações F<sub>2</sub> dos cruzamentos entre Paloma e as cultivares andinas Corinthiano, Amendoim Cavallo (AC) e Jalo Pintado 2; e entre as cultivares mesoamericanas G 2333 e Crioulo 159, inoculadas com a raça 2047 de *C. lindemuthianum*.

As populações F<sub>2</sub>, dos cruzamentos entre a cultivar Paloma e as cultivares andinas Corinthiano, Amendoim Cavalo e Jalo Pintado 2, inoculadas com a raça 2047 de *C. lindemuthianum*, apresentaram segregação 15R:1S, indicando que a cultivar Paloma possui um gene independente do gene *Co-15* (Sousa et al., 2015), bem como dos genes ainda não nomeados das cultivares andinas Amendoim Cavalo e Jalo Pintado 2 (Figura 8).

Coelho e colaboradores (2013) observaram a segregação 15R:1S ( $\chi^2 = 0,711$ ;  $p = 0,40$ ) na população F<sub>2</sub> de Crioulo 159 x Corinthiano, inoculada com a raça 2047, e confirmaram a presença de dois genes de resistência segregando independentemente, um presente na cultivar Mesoamericana Crioulo 159 (*Co-16*) e outro na cultivar Andina Corinthiano (*Co-15*).

Os resultados obtidos neste trabalho indicam a ação de dois genes dominantes de resistência em cada população testada, um deles presente na cultivar Paloma e outros nas respectivas cultivares, Corinthiano (*Co-15*), Amendoim Cavalo e Jalo Pintado 2 (genes não nomeados).

Desta forma, verifica-se a independência do gene de resistência presente na cultivar Paloma em relação ao alelo/genos já caracterizados *Co-4<sup>2</sup>*, *Co-15* e *Co-16*, presentes em G2333 (Pastor-Corrales et al., 1994; Young et al., 1998), Corinthiano (Sousa et al., 2015) e Crioulo 159 (Coelho et al., 2013; Coimbra et al., 2014), respectivamente. A cultivar Paloma, também, apresentou independência em relação aos genes não nomeados presentes nas cultivares andinas, Amendoim Cavalo e Jalo Pintado 2.

Os resultados dos testes de alelismo evidenciaram que a cultivar andina Paloma possui um gene dominante segregando independentemente dos genes andinos *Co-1*, *Co-12*, *Co-13*, *Co-14* e *Co-15*, e dos genes/alelos mesoamericanos *Co-2*, *Co-3<sup>4</sup>*, *Co-4*, *Co-4<sup>2</sup>*, *Co-4<sup>3</sup>*, *Co-5*, *Co-6*, e *Co-16* previamente caracterizados, bem como dos genes não nomeados presentes em Amendoim Cavalo, Jalo Pintado 2 e Perla.

Da mesma forma, a análise molecular utilizando RAPD em relação à cultivar Michelite evidenciou que o gene presente na cultivar Paloma é independente do gene *Co-11*, presente na cultivar mesoamericana Michelite. O marcador OPAZ04<sub>565</sub>, ligado ao gene de resistência mesoamericano *Co-11*, em fase de repulsão, a uma distância de 4,8 cM (Silva et al., 2009), não está ligado ao gene presente na cultivar

andina Paloma. Desta forma, a cultivar Paloma apresenta independência em relação a todos os genes andinos e mesoamericanos já identificados.

Assim, a cultivar andina Paloma demonstrou uma importante fonte de resistência à antracnose, pois possui um novo gene andino que condiciona resistência às raças 23, 31, 55, 65, 73, 1545, 2047 e 3481 de *C. lindemuthianum*.

Além de ser uma importante fonte de resistência a ser transferida para outras cultivares, o conhecimento do espectro de resistência da cultivar andina Paloma, cultivada na Argentina, é de grande importância para os produtores e consumidores desse país, pois esta cultivar possui resistência às raças 65 e 3481 de ocorrência na Argentina (Mahuku e Riascos, 2004).

Quanto ao espectro de resistência de Paloma, destaca-se também a raça 2047. Dentre as fontes andinas, há somente dois genes de resistência à raça 2047, *Co-14* em Pitanga (Gonçalves-Vidigal et al., 2012) e *Co-15* em Corinthiano (Sousa et al., 2015), além do alelo *Co-1<sup>4</sup>* (Alzate-Marin et al., 2003a, Gonçalves-Vidigal et al., 2011), presente em AND 277.

Vale ressaltar também que o gene presente em Paloma confere resistência à raça 3481, que quebra a resistência de sete das 12 cultivares diferenciadoras, conforme o sistema de identificação que envolve o uso de um conjunto universal de 12 cultivares diferenciadoras (Pastor-Corrales, 1991).

Ademais, a resistência de Paloma às raças 23, 31, 55, 65 e 73 é de grande importância para o melhoramento genético, principalmente no Brasil, pois estas raças são de elevada ocorrência no país. Em 14 estados avaliados, as raças 73 e 65 foram as mais frequentes (Nunes et al., 2013). Cumpre destacar a resistência de Paloma à raça 73 de *C. lindemuthianum*, uma vez que esta ocorre mundialmente e está relatada nos seguintes países: Brasil; Honduras; México; Estados Unidos; Costa Rica; Guatemala; Porto Rico; Índia e Canadá (Nunes et al., 2013).

A resistência à raça 55 merece ser destacada também por ser de origem andina (Vidigal Filho et al., 2007), ou seja, em geral, quebra a resistência dos genes de resistência de mesma origem, pois as raças andinas são mais patogênicas ao germoplasma do mesmo *pool* gênico (Balardin e Kelly, 1998).

Diante do espectro de resistência de Paloma, deve-se enfatizar que até o momento, dentre as fontes andinas de resistência, apenas o alelo *Co-1<sup>4</sup>* e os genes *Co-12* e *Co-14*, presentes em AND 277 (Gonçalves-Vidigal et al., 2011), Jalo

Vermelho (Gonçalves-Vidigal et al., 2008) e Pitanga, respectivamente, são fontes de resistência à raça 55.

Portanto, a cultivar Paloma possui um gene de resistência à antracnose com amplo e diferenciado espectro de resistência, assim indicando que esta cultivar andina pode ser usada como fonte de resistência na transferência do gene de interesse para outra cultivar que apresente suscetibilidade a uma ou mais raças, 23, 31, 55, 65, 73, 1545, 2047 e 3481.

O gene de resistência presente em Paloma pode ser utilizado em programas de melhoramento a serem desenvolvidos que tenham como objetivo a piramidação de genes andinos e mesoamericanos que conferem resistência às diferentes raças de *C. lindemuthianum*. Assim, o gene andino, presente em Paloma, pode ser transferido para cultivares comerciais, com o intuito de ampliar o espectro de resistência ao *C. lindemuthianum*. A fim de nomear o gene de resistência à antracnose, presente na cultivar Paloma, os autores sugerem o símbolo *Co-20*.

## 5. CONCLUSÕES

Diante dos resultados obtidos conclui-se que:

1-A cultivar andina Paloma evidenciou o padrão de herança monogênica, indicando a presença de um gene de resistência dominante.

2- Os testes de alelismo e molecular demonstraram que o gene dominante presente na cultivar Paloma é independente dos genes previamente caracterizados: *Co-1*, *Co-2*, *Co-3<sup>4</sup>*, *Co-4*, *Co-4<sup>2</sup>*, *Co-4<sup>3</sup>*, *Co-5*, *Co-6*, *Co-11*, *Co-12*, *Co-13*, *Co-14*, *Co-15* e *Co-16*, bem como dos genes presentes nas cultivares Amendoim Cavalo, Jalo Pintado 2 e Perla (não nomeados).

3- Para nomear o gene presente na cultivar andina Paloma, os autores propõem o símbolo *Co-20*.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAM-BLONDON, A.F.; SÉVIGNAC, H.; BANNEROT, H.; DRON, M. SCAR, RAPD and RFLP markers linked to dominant gene (*ARE*) conferring resistance to anthracnose in common bean. **Theoretical and Applied Genetics**, 88:865-870, 1994.

AFANADOR, L.K.; HALEY, S.D.; KELLY, J.D. Adoption of a 'mini-prep' DNA extraction protocol for RAPD marker analysis in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 36:10-11, 1993.

ALZATE-MARIN, A.L.; ARRUDA, M.C.C.; MENARIM, H.; CHAGAS, J.M.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Identification of RAPD markers linked to resistance genes to anthracnose in common bean cultivars AB136, TO and G2333. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 42:13-14, 1999a.

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.; MENARIM, H.; CARVALHO, G.A.; PAULA JÚNIOR, T.J.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Improved selection with newly identified RAPD markers linked to resistance gene to four pathotypes of *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean. **Phytopathology**, 89:281-285, 1999b.

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.; BAIA, 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.; 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, 2003b.

ALZATE-MARIN, A.L.; SOUZA, K.A.; SILVA, M.G.; OLIVEIRA, E.J.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Genetic characterization of anthracnose resistance genes *Co-4*<sup>3</sup> and

Co-9 in common bean cultivar Tlalnepantla 64 (PI 207262). **Euphytica**, 154:1-8, 2007.

ANDRUS, C.F.; WADE, B.L. **The factorial interpretation of anthracnose resistance in beans**. Washington: United States Department of Agriculture, 1942. 29p.

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.

ASSIS, O.B.G. Tratamentos de silanização em grãos de feijão por hexametildessilazana: resultados preliminares. **Ciência Rural**, 35:219-222, 2005.

AWALE, H.E.; KELLY, J.D. Development of SCAR markers linked to *Co-4<sup>2</sup>* gene in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 44:119-120, 2001.

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

BALARDIN, R.S.; KELLY, J.D. Interaction between *Colletotrichum lindemuthianum* races and gene pool diversity in *Phaseolus vulgaris*. **Journal of the American Society Horticulture Science**, 123:1038-1047, 1998.

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

BARBIERI, R.L.; CARVALHO, F.I.F. Coevolução de plantas e fungos patogênicos. **Revista Brasileira de Agrociência**, 7:79-83, 2001.

BARBOSA, F.R.; GONZAGA, A.C.O. Informações técnicas para o cultivo do feijoeiro-comum na região central-brasileira. In: 19ª REUNIÃO DA COMISSÃO TÉCNICA CENTRAL-BRASILEIRA DE FEIJÃO. Santo Antônio de Goiás, 2012. **Anais da 19ª Reunião Da Comissão Técnica Central-Brasileira De Feijão**. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2012. (Documentos, 272).

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

- BARRUS, M.F. Varietal susceptibility of beans to strains of *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.). **Phytopathology**, 8:589-614, 1918.
- BARRUS, M.F. **Bean anthracnose**. Ithaca: Cornell University Agricultural Experiment Station, 42:101-215, 1921.
- BASSETT, M.J. List of genes-*Phaseolus vulgaris*. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 39:1-9, 1996.
- BECERRA, V.; GEPTS, P. RFLP diversity of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) in its centres of origin. **Genome**, 37:256-263, 1994.
- BECERRA, V.; PAREDES, M.; ROJO, C.; DÍAZ, L.M.; BLAIR, M.W. Microsatellite marker characterization of Chilean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm. **Crop Science**, 50:1932-1941, 2010.
- BECERRA, V.; PAREDES, M.C.; DEBOUCK, D. Genetic relationships of common bean (*Phaseolus vulgaris*L.) race Chile with wild Andean and Mesoamerican germplasm. **Chilean Journal of Agricultural Research**, 71:3-15, 2011.
- BEEBE, S.; SKROCH, P.W.; TOHME, J.; DUQUE, M.C.; PEDRAZA, F.; NIENHUIS, J. Sctructure of genetic diversity among common bean landraces of middle american origin based on correspondence analysis of RAPD. **Crop Science**,40:264-273, 2000.
- BEEBE, S.; TORO, O.; GONZÁLEZ, A.V.; CHACÓN, M.I.; DEBOUCK, D.G. Wild-weed crop complexes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae) in the Andes of Peru and Colombia, and their implications for conservation and breeding. **Genetic Resources and Crop Evolution**, 44:73-91, 1997.
- BEEBE, S.E.; RAO, I.M.; BLAIR, M.W.; ACOSTA-GALLEGOS, J.A. Phenotyping common beans for adaptation to drought. **Frontiers in Plant Physiology**,4:1-20, 2013.
- BROUGHTON, W.J.; HERNANDEZ, G.; BLAIR, M.; BEEBE, S.; GEPTS, P.; VANDERLEYDEN, J. Beans (*Phaseolus spp.*): model food legumes. **Plant and Soil**, 252:55-128, 2003.
- BRÜCHER, H. The wild ancestor of *Phaseolus vulgaris*. In: GEPTS, P. (ed.). Genetics resources of *Phaseolus* beans: their maintenance, domestication, evolution and utilization. **Kluwer Academic Publishers**, 185-214, 1988.

- BURKHOLDER, W.H. The gamma strain of *Colletotrichum lindemuthianum*(Sacc. et Magn.) Bri. et Cav. **Phytopathology**, 13:316-323, 1923.
- BURLE, M.L.; FONSECA, J.R.; KAMI, J.A.; GEPTS, P. Microsatellite diversity and genetic structure among common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) landraces in Brazil, a secondary center of diversity. **Theoretical and Applied Genetics**, 121:801-813, 2010.
- CAMARGO JUNIOR, O.A.; SOUZA, E.A.; MENDES-COSTA, M.C.; SANTOS, J.B.; SOARES, M.A. Identification of *Glomerella cingulata* f. sp. *phaseoli* recombinants by RAPD markers. **Genetics and Molecular Research**, 6:607-615, 2007.
- CAMPA, A.; GIRALDEZ, R.; FERREIRA, J. J. Genetic Analysis of the Resistance to Eight Anthracnose Races in the Common Bean Differential Cultivar Kaboon. **Phytopathology**, 101:757-764, 2011.
- CAMPA, A.; GIRALDEZ, R.; FERREIRA, J.J. Genetic dissection of the resistance to nine anthracnose races in the common bean differential cultivars MDRK and TU. **Theoretical and Applied Genetics**, 119:1-11, 2009.
- CARBONELL, S.M.; ITO, M.F.; POMPEU, A.S.; FRANCISCO, F.; RAVAGNANI, S.; ALMEIDA, A.L.L. Raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* e reação de cultivares e linhagens de feijoeiro no Estado de São Paulo. **Fitopatologia Brasileira**, 24:60-65, 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.
- CIAT. **Centro Internacional de Agricultura Tropical**. Disponível em: <http://ciat.cgiar.org/es/investigacion-en-frijol?lang=es>. Acesso em: 17, janeiro, 2014.
- CHACÓN, M.I.; PICKERSGILL, S.B.; DEBOUCK, D.G. Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. **Theoretical and Applied Genetics**, 110:432-444, 2005.
- CHIORATO, A.F.; CARBONELL, S.A.M.; RAMOS, R.R.; ITO, M.F.; COLOMBO, C.A. Co-evolução entre raças fisiológica de *Colletotrichum lindemuthianum* e feijoeiro. **Bragantia**, 65:381-388, 2006.

COELHO, R.T.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; LACANALLO, G.F.; DARBEN, L.M.; SILVA, C.R.; SOUSA, L.L.; CRUZ, A.S. Characterization of the anthracnose resistance gene in the mesoamerican common bean cultivar Crioulo 159. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 56:43-44, 2013.

COIMBRA, G.K.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; TESSARO, R.; SOUSA, L.L.; LACANALLO, G.F.; MARTINS, V.S.R. Mapping of the *Co-16* resistance gene to *Colletotrichum lindemuthianum* in the Crioulo 159 cultivar. IX CONGRESSO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO. Londrina, 2014. **Resumos Expandidos...** Londrina: Conafe, 2014. p. 1-4.

CONAB. **Companhia Nacional de Abastecimento**. Acompanhamento de safra brasileira: grãos, décimo levantamento, julho/2013. Disponível em: [http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/13\\_07\\_09\\_09\\_04\\_53\\_boletim\\_graos\\_junho\\_\\_2013.pdf](http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/13_07_09_09_04_53_boletim_graos_junho__2013.pdf). Acesso em: 17, julho, 2013.

CORDEIRO, M.C.R.; SÁ, M.F.G. **Biotecnologia e resistência a patógenos**. Disponível em: <http://www.biotecnologia.com.br>. Acesso em: 20, outubro, 2014.

CORTÉS, A.J.; CHAVARRO, M.C.; BLAIR, M.W. SNP marker diversity in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, 123:827-845, 2011.

COSTA, J.G.C.; RAVA, C.A. Reação de acessos de feijoeiro comum à antracnose, mancha-angular e cretamento bacteriano comum. **Fitopatologia Brasileira**, 29:63-63, 2004.

COSTA, J.G.C.; RAVA, C.A. Linhagens de feijoeiro comum com fenótipos agrônômicos favoráveis e resistência ao cretamento bacteriano comum e antracnose. **Ciência e Agrotecnologia**, 27:1176-1182, 2003.

CRONQUIST, A. **Devolution and classification of flowering plants**, 1988. 555p.

CRUZ, C.D. GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum Agronomy**, 35:271-276, 2013.

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.

DAVID, P.; CHEN, N.W.G.; PEDROSA-HARAND, A.; THAREAU, V.; SÉVIGNAC, M.; CANNON, S.B.; DEBOUCK, D.; LANGIN, T.; GEFFROY, V. A nomadic subtelomeric disease resistance gene cluster in common bean. **Plant Physiology**, 15:1048-1065, 2009.

DAVID, P.; SÉVIGNAC, M.; THAREAU, V.; CATILLON, Y.; KAMI, J., GEPTS, P.; LANGIN, T.; GEFFROY, V. BAC end sequences corresponding to the B4 resistance gene cluster in common bean: a resource for markers and synteny analyses. **Molecular Genetics and Genomics**, 280:521-533, 2008.

EVANS, A.M. Beans (*Phaseolus* spp. Leguminosae-Papilionatae). In: SIMMONDS, N.W. **Evolution of crop plants**. London: Longmans, 1976. p.168-172.

FAO. **Faostat database gateway**. Disponível em: <http://www.fao.org>. Acesso em: 10, novembro, 2013.

FAO. **Faostat database gateway**. Disponível em: <http://www.fao.org>. Acesso em: 10, fevereiro, 2014.

FAO. **Faostat database gateway**. Disponível em: <http://www.fao.org>. Acesso em: 15, fevereiro, 2016.

FLOR, H.H. Inheritance of reaction to rust in flax. **Journal of Agricultural Research**, 74:241-262, 1947.

FLOR, H.H. Host-parasite interaction in flax rust-its genetics and other implications. **Phytopathology**, 45:680-685, 1955.

FLOR, H.H. Current status of the gene-for-gene concept. **Annual Report of the Phytopathology**, 9:275-296, 1971.

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

FOUILLOUX, G. New races of bean anthracnose and consequences on our breeding programs. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON DISEASES OF TROPICAL FOODCROPS. Louvain la Neuve, 1979. **Proceedings...** Louvain la Neuve: Université Catholique de Louvain, 1979. p. 221-235.

FREYRE, R.; SKROCH, P.W.; GEFFROY, V.; ADAM-BLONDON, A.F.; SHIRMOHAMADALI, A.; JOHNSON, W.C.; LLACA, V.; NODARI, R.O.; PEREIRA,

P.A.; TSAI, S.M.; TOHME, J.; DRON, M.; NIENHUIS, J.; VALLEJOS, C.E.; GEPTS, P. Towards an integrated linkage map of common bean. 4. Development of a core linkage map and alignment of RFLP maps. **Theoretical and Applied Genetics**, 97:847-856, 1998.

GALVÁN, M.Z.; AULICINO, M.B.; MEDINA, S.G.; BALATTI, P.A. Genetic diversity among Northwestern Argentinian cultivars of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as revealed by RAPD markers. **Genetic Resources and Crop Evolution**, 48:251-260, 2001.

GALVÁN, M.Z.; STENGLEIN, S.A.; BALATTI, P.A. Common Bean Germplasm Molecular Analysis: A Biotechnological Approach for Breeding. **The Americas Journal of Plant Science and Biotechnology**, 60-69, 2010.

GEFFROY, V. **Dissection génétique de la résistance à *Colletotrichum lindemuthianum*, agente de l'antracnose, chez deux génotypes représentatifs des pool géniques de *Phaseolus vulgaris***. Paris: Institut National Agronomique, 1997. 263p. (Ph.D.dissertation).

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.

GEFFROY, V.; SEVIGNAC, M.; BILLANT, P.; DRON, M.; LANGIN, T. Resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in *Phaseolus vulgaris*: a case study for mapping two independent genes. **Theoretical and Applied Genetics**, 116:407-415, 2008.

GEFFROY, V.; MACADRE, C.; DAVID, P.; PEDROSA-HARAND, A.; SEVIGNAC, M.; DAUGA, C.; LANGIN, T.; Molecular analysis of a large subtelomeric Nucleotide-Binding-Site-Leucine-Rich-Repeat family in two representative genotypes of the major gene pools of *Phaseolus vulgaris*. **Genetics**, 181:405-419, 2009.

GEPTS, P. Phaseolin as an evolutionary marker. In: GEPTS, P. (ed.). **Genetic resources of *Phaseolus* beans**. New York: Springer, 1988. p. 215-241.

GEPTS, P. Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. **Horticultural Science**, 33:1124-1130, 1998.

GEPTS, P.; ARAGÃO, F.J.L.; BARROS, E.; BLAIR, M.W.; BRONDANI, R.; BROUGHTON, W.; GALASSO, I.; HERNÁNDEZ, G.; KAMI, J.; LARIGUET, P.; MCCLEAN, P.; MELOTTO, M.; MIKLAS, P.; PAULS, P.; PEDROSA-HARAND, A.; PORCH, T.; SÁNCHEZ, F.; SPARVOLI, F.; YU, K. Genomics of *Phaseolus* beans, a major source of dietary protein and micronutrients in the tropics. **Genomics of Tropical Crop Plants**, 1:113-142, 2008.

GEPTS, P.; BLISS, F.A. F1 hybrid weakness in the common bean: differential geographic origin suggests two gene *pools* in cultivated bean germplasm. **The Journal of Heredity**, 76:447-450, 1985.

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

GEPTS P.; DEBOUCK D.G. Origin, domestication, and evolution of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. In: VOYSEST, O.; VAN SCHOONHOVEN, A. (eds.). **Common beans: research for crop improvement**, 1991. p. 7-53.

GEPTS, P.; OSBORN, T.C.; RASHKA, K.; BLISS, F.A. Phaseolin-protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris*): Evidence for multiple centers of domestication. **Economic Botany**, 40:451-468, 1986.

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.; CARDOSO, A.A.; VIEIRA, C.; SARAIVA, L.S. Inheritance of anthracnose resistance in common bean genotypes P.I. 207262 and AB 136. **Brazilian Journal of Genetics**, 20:59-62, 1997.

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 biology and technology**, 5:883-888, 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.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; CRUZ, A.S.; GARCIA, A.; KAMI, J.; VIDIGAL FILHO, P.S.; SOUSA, L.L.; MCCLEAN, P.; GEPTS, P.; PASTOR-CORRALES, M.A. Linkage mapping of the *Phg-1* and *Co-14* genes for resistance to angular leaf spot and anthracnose in the common bean cultivar AND 277. **Theoretical and Applied Genetics**, 122:893-903, 2011.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; MEIRELLES, A.C.; POLETINE, J.P.; SOUSA, L.L.; CRUZ, A.S.; NUNES, M.P.; LACANALLO, G.F.; VIDIGAL FILHO, P.S. Genetic analysis of anthracnose resistance in 'Pitanga' dry bean cultivar. **Plant Breeding**, 131:423-429, 2012.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; CRUZ, A.S.; LACANALLO, G.F.; VIDIGAL FILHO, P.S.; SOUSA, L.L.; PACHECO, C.M.N.A.; MCCLEAN, P.; GEPTS, P.; PASTOR-CORRALES, M.A. Co-segregation analysis and mapping of the anthracnose *Co-10* and angular leaf spot *Phg-ON* disease-resistance genes in the common bean cultivar Ouro Negro. **Theoretical and Applied Genetics**, 126:2245-2255, 2013.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; PACHECO, C.M.N.A.; VIDIGAL FILHO, P.S.; LACANALLO, G.F.; SOUSA, L.L.; MARTINS, V.S.R. Genetic mapping of the anthracnose resistance gene *Co-14* in the common bean cultivar Pitanga. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 59:55-56, 2016.

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.
- HARLAN, J.R. Agricultural origins: Centers and Noncenters. **Science**, 174:468-474, 1971.
- HEISER, C.B. Cultivated plants and cultural diffusion in nuclear America. **American Anthropologist**, 67:930-949, 1965.
- JONES, A.L. **Phaseolus bean: Post-harvest Operations**. FAO. Disponível em: [http://www.fao.org/fileadmin/user\\_upload/inpho/docs/Post\\_Harvest\\_Compendium\\_-\\_Phaesolus\\_beans.pdf](http://www.fao.org/fileadmin/user_upload/inpho/docs/Post_Harvest_Compendium_-_Phaesolus_beans.pdf), 1999. Acesso em: 28, dezembro, 2013.
- KELLER, H.; BLEIN, J.P.; BONNET, P. RICCI, P. Physiological and molecular characteristics of elicitor-induced systemic acquired resistance in tobacco. **Plant Physiology**, 110:365-375, 1996.
- KELLY, J.D.; ADAMS, M.W; VARNER, G.V. Yield stability of determinate and indeterminate dry bean cultivars. **Theoretical and Applied Genetics**. 74:516-521, 1987.
- 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.; VALLEJO, V.A. A comprehensive review of the major genes conditioning resistance to anthracnose in common bean. **Hort Science**, 39:1196-1207, 2004.
- KIMATI, H. Algumas raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. que ocorrem no estado de São Paulo. **Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz**, 23:247-264, 1966.
- 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.; GALLI, F. *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld e Scherenk. f. sp. *phaseoli*, fase ascógena do agente causal da antracnose no feijoeiro. **Escola Superior de Agronomia Luiz de Queiroz**, 27:411-437, 1970.

KOENING, R.L.; GEPTS, P. Segregation and linkage of genes for seed proteins, isozimas, and morphological traits in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **The Journal Heredity**, 80:455-459, 1989.

KWAK, M.; GEPTS, P. Structure of genetic diversity in the two major gene *pools* of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). **Theoretical and Applied Genetics**, 118:979-992, 2009.

LACANALLO, G.F.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C. Mapping of an andean gene for anthracnose resistance (*Co-13*) in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Jalo Listras Pretas landrace. **Australian Journal of Crop Science**, 9:394-400, 2015.

LOBO JUNIOR, M. **Cultivo do feijão irrigado na região noroeste de Minas Gerais**. Embrapa Arroz e Feijão, sistemas de produção número 5. Disponível em: <http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Feijao/FeijaoIrrigadoNoroesteMG/doencas.htm>. Acesso em: 15, janeiro, 2014.

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

McCLEAN, P.E.; LAVIN, M.; GEPTS, P.; JACKSON, S.A. *Phaseolus vulgaris*: a diploid model for soybean. In: STACEY, G. (ed.). **Genetics and genomics of soybean**. New York: Springer, 2008. p. 55-76.

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.

MÉNDEZ-VIGO, B.; RODRÍGUEZ-SUÁREZ, 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.

MIKLAS, P.N.; KELLY, J.D.; BEEBE, S.E.; BLAIR, M.W. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stress: from classical to MAS breeding. **Euphytica**, 147:105-131, 2006.

NUNES, M.P.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; LACANALLO, G.F.; COIMBRA, G.K. Comprehension of Genetic Variability and Virulence of *Colletotrichum lindemuthianum* in Common Bean. **Biennial Meeting of the Bean Improvement Cooperative**, 2013. 13p.

PADDER, B.A.; SHARMA, P.N.; SHARMA, O.P. Distribution of *Colletotrichum lindemuthianum* race flora and its implication in deployment of resistant sources across himachal pradesh. **Research Journal of Agricultural Sciences**, 1:1-6, 2010.

PAREDES, O.M.; GEPTS, P. Extensive introgression of Middle American germplasm into Chilean common bean cultivars. **Genetic Resources and Crop Evolution**, 42:29-41, 1995.

PASTOR-CORRALES, M.A. Enfermedades del frijol causadas por hongos. In: LÓPEZ, M.; FERNÁNDEZ, F.; SCHOONHOVEN, A. (eds.). **Frijol: Investigación y Producción**. Cali: CIAT, 1985. p. 172-180.

PASTOR-CORRALES, M.A. Variación patogénica 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 frijol común, *Phaseolus vulgaris*, en América Latina**. Cali: CIAT, 1988. p. 212-239.

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 *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Middle America and Andean South America in different common bean races. **Plant Disease**, 79:63-67, 1995.

PASTOR-CORRALES, M.A.; TU, J.C. Anthracnose. In: SCHWARTZ, H.F.; PASTOR-CORRALES, M.A. (eds.). **Bean production problems in the tropics**. Cali: CIAT, 1989. p. 77-104.

PASTOR-CORRALES, M.A.; TU, J.C. Antracnosis. In: PASTOR-CORRALES, M.A.; SCHWARTZ, H.F.(eds.).**Problemas de producción del frijol em los trópicos**.Cali:

CIAT, 1994.p. 87-119.

PAULA JÚNIOR, T.J.; SANGLARD, D.A; ARRUDA, K.M.A.; SANGLARD, N.A.;RIBEIRO, C.A.G.; QUEIROZ, T.F.N.; TEIXEIRA, H; VIEIRA, R.F.; CARNEIRO, J.E.S.;Manejo da antracnose do feijoeiro.**EPAMIG(Boletim Técnico n. 81)**, Zona da Mata, MG. 2010.

PAULA JÚNIOR, T.J.; ZAMBOLIM, L. Doenças. In: VIEIRA, C.; PAULA JÚNIOR, T.J.; BORÉM, A. (eds.). **Feijão**. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, 2006. p.359-414.

PEREIRA, P.A.; SOUZA, C.R.B. Tipos de faseolina em raças “crioulas” de feijão no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 27:1219-1221, 1992.

RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A.F.B.; MENDONÇA, H.A. Melhoramento visando a obtenção de cultivares de feijão resistentes à antracnose. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, Londrina, 1993. **Resumos Expandidos...** Londrina: IAPAR, 1993.111p.

RAVA, C.A.; MOLINA, J.; KAUFFMANN, M.; BRIONES, I. Determinación 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.

ROCA, M.G., DAVIDE, L.C., MENDES-COSTA, M.C. Cytogenetics of *Colletotrichum lindemuthianum* (*Glomerella cingulata* f. sp. *phaseoli*). **Fitopatologia Brasileira**, 28:367-373, 2003.

RODIÑO, A.P.; MONTEAGUDO, A.B.; DE RON, A.M.; SANTALLA, M. Ancestral Landraces of Common Bean from the South of Europe and Their Agronomical Value for Breeding Programs. **Crop Science**,49:2087-2099, 2009.

RODRÍGUEZ-SUÁREZ, C.; FERREIRA, J.J.; CAMPA, A.; PAÑEDA, A.; GIRALDEZ, R. Molecular mapping and intra-cluster recombination between anthracnose race-specific resistance genes in the common bean differential cultivars Mexico 222 and Widusa. **Theoretical and Applied Genetics**, 116:807-814, 2008.

SANSIGOLO, A.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P. S.; GONELA, A.; KVITSCHAL, M V. New races of *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Paraná state, Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 51:192-193, 2008.

SANTANA, G.E.; MAHUKU, G. Diversidad de razas de *Colletotrichum lindemuthianum* en Antioquia y evaluación de germoplasma de frijol crema-rojo por resistencia a antracnosis. **Agronomia Mesoamericana**, 13:95-103, 2002.

SARTORATO, A. **Principais doenças do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.)**. 2003. Disponível em: [www.agromil.com.br/doe\\_fej.html](http://www.agromil.com.br/doe_fej.html). Acesso em: 23, outubro, 2013.

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, A.F.; PASTOR-CORRALES, M.A. (eds.). **Bean production problems in the tropics**. Cali: CIAT, 1989. p. 77-104.

SILVA, C.R.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; GARCIA, A.; VIDIGAL FILHO, P.S.; GONELA, A. Identification of a molecular marker linked to *Co-11* anthracnose resistance gene in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 52:46-47, 2009.

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, 1991a.

SINGH, S.P.; GUTIERREZ, J.A. Geographical distribution of the *DL1* and *DL2* genes causing hybrid dwarfism in *Phaseolus vulgaris* L., their association with seed size, and their significance to breeding. **Euphytica**, 33:337-345, 1984.

SINGH, S.P.; GUTIERREZ, J.A.; MOLINA, A.; URREA, C.; GEPTS, P. Genetic diversity in cultivated common bean. II. Marker-based analysis of morphological and agronomic traits. **Crop science**, 31:23-29, 1991b.

- SOUSA, L.L.; CRUZ, A.S., VIDIGAL FILHO, P.S.; VALLEJO, V.A.; KELLY, J.D.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C. Genetic mapping of the resistance allele *Co-5<sup>2</sup>* to *Colletotrichum lindemuthianum* in the common bean MSU 7-1 line. **Australian Journal of Crop Science**, 8:317-323, 2014.
- SOUSA, L.L.; GONÇALVES, A.M.O.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; LACANALLO, G.F.; AWALE, H.; FERNANDEZ, A.C.; KELLY, J.D. Genetic Characterization and Mapping of Anthracnose Resistance of Corinthiano Common Bean Landrace Cultivar. **Crop Science**, 55:1025, 2015.
- SUTTON, B.C. The genus *Glomerella* and its anamorph *Colletotrichum*. In: BAILEY, J.A.; JEGER, M.J. (eds.). **Colletotricum - biology, pathology and control**. Wallingford: CAB International, 1992. p.1-26.
- TABOADA, G.; GALVÁN, M.Z.; CASTRO, S.A.L.; LACANALLO, G.F.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C. Characterization of the anthracnose resistance gene present in the andean cultivar Perla. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 59:85-86, 2016.
- 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, 2002.
- THUNG, M.; AIDAR, H.; SOARES, D.M.; KLUTCHOSKI, J. Qualidade de grãos de feijão para exportação. **IAC (Boletim Técnico n. 85)**, Campinas, SP. 2008.
- TOHME, J.; GONZALEZ, D.O.; BEEBE, S.; DUQUE, M.C. AFLP analysis of gene pools of a wild bean core collection. **Crop Science**, 36:1375-1384, 1996.
- TRABANCO, N.; CAMPA, A.; FERREIRA, J.J. Identification of a New Chromosomal Region Involved in the Genetic Control of Resistance to Anthracnose in Common Bean. **The Plant Genome**, 8:1-11, 2015.
- VALLEJO, V.A.; KELLY, J.D. New insights into the anthracnose resistance of common bean landrace G 2333. **Open Horticulture Journal**, 2:29-33, 2009.
- VELASQUEZ, V.L.B.; GEPTS, P. RFLP diversity of common bean (*Phaseolus vulgaris*) in its centres of origin. **Genome**, 37:256-263, 1994.

- VERA, C.M.; PAREDES, M.C.; BECERRA, V.V. Estudio comparativo de diversidad morfológica, isoenzimática y RAPDs dentro y entre clases comerciales de frijol chileno (*Phaseolus vulgaris* L.). **Agricultura Técnica**, 59:247-259, 1999.
- VIEIRA, C. **Doenças e pragas do Feijoeiro**. Viçosa: UFV, 1983. 231p.
- 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.
- YOUNG, R.A.; MELOTTO, M.; NODARI, R.O.; KELLY, J.D. Marker-assisted dissection of the oligogenic anthracnose resistance in the common bean cultivar, G2333. **Theoretical and Applied Genetics**, 96:87-94, 1998.
- YOUNG, R.A.; KELLY, J.D. Characterization of the genetic resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean differential cultivars. **Plant Disease**, 80:650-654, 1996.
- YOUNG, R.A.; KELLY, J.D. RAPD Markers linked to three major anthracnose resistance genes in common bean. **Crop Science**, 7:940-946, 1997.
- ZAUMEYER, W.J.; THOMAS, H.R. **A monographic study of bean diseases and methods for their control**. Washington: USDA, 1957. p. 5-15.