

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

ANGÉLICA ALBUQUERQUE TOMILHERO FRIAS

Resistência genética na cultivar Jalo Pintado 2 de feijão comum ao
Colletotrichum lindemuthianum

MARINGÁ
PARANÁ-BRASIL
FEVEREIRO – 2014

ANGÉLICA ALBUQUERQUE TOMILHERO FRIAS

**Resistência genética na cultivar Jalo Pintado 2 de feijão comum ao
*Colletotrichum lindemuthianum***

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^a Dr^a Maria Celeste Gonçalves Vidigal.

MARINGÁ
PARANÁ – BRASIL
FEVEREIRO – 2014

À minha mãe, Maria de Albuquerque Tomilhero Frias.
À memória de meu pai, João Tomilhero Frias.
Ao meu irmão Diego de Albuquerque Tomilhero Frias.
Ao meu namorado Marcos Aurélio Ceron.

Dedico com muito amor.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por me amparar nos momentos difíceis, dar-me força interior para superar as dificuldades, mostrar-me o caminho nas horas incertas e suprir-me em todas as minhas necessidades.

À Universidade Estadual de Maringá (UEM), Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, pela oportunidade concedida à realização deste curso.

À Coordenação 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, dedicação, incentivo e amizade.

Ao professor doutor Pedro Soares Vidigal Filho, pela coorientação e pelos diversos conselhos sobre as possibilidades profissionais.

À professora doutora Claudete Rosa da Silva, pelos ensinamentos, ajuda e estímulo.

À doutora Giselly Figueiredo Lacanallo, pela coorientação, amizade e auxílio na realização deste trabalho.

Aos funcionários Francisco José da Cruz e Maria Valquíria Magro, pelos favores prestados e pela atenção dispensada.

Aos amigos Danielle Sayuri Yoshida Nanami, Gislayne Kelly Coimbra Gonçalves, Daiane de Oliveira Griezer, Sandra Aparecida de Lima Castro, Vanusa da Silva Ramos Martins, Rodrigo Chimenez Franzon, Júlio César Ferreira e Maria da Conceição Martiniano de Souza, pela convivência, amizade e presença constante durante o curso.

Aos colegas do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura, pela agradável convivência.

Aos funcionários da UEM, Edmilson Galacini, Rogério Gomes de Almeida e Engraci Pereira, pela ajuda e amizade.

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

BIOGRAFIA

ANGÉLICA ALBUQUERQUE TOMILHERO FRIAS, filha de Maria de Albuquerque Tomilhero Frias e João Tomilhero Frias, nasceu em 29 de setembro de 1989, na cidade de Apucarana, estado do Paraná, Brasil.

Iniciou sua vida escolar em 1996, na Escola Senador Marcos de Barros, na cidade de Apucarana – PR. Concluiu o Ensino Fundamental e Médio, no Colégio Cerávolo em 2000 e 2007, respectivamente, na cidade de Apucarana, Paraná.

Diplomou-se em Ciências Biológicas, em 2010, pela Faculdade de Apucarana, na cidade de Apucarana.

Concluiu o curso de Especialização em Biotecnologia pela Universidade Estadual de Maringá – UEM, em novembro de 2011.

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

SUMÁRIO

RESUMO	vii
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1. Origem e domesticação de <i>Phaseolus vulgaris</i> L.	3
2.2. Produtividade e importância nutricional do feijão comum	5
2.3. Antracnose no feijão comum.....	6
2.4. Epidemiologia e sintomatologia.....	8
2.5. Variabilidade genética e patogênica do <i>Colletotrichum</i>	9
2.6. Resistência genética do feijão comum à antracnose	13
2.7. Cultivar Jalo Pintado 2	17
3. MATERIAL E MÉTODOS	19
3.1. Local do experimento.....	19
3.2. Material vegetal.....	19
3.3. Semeadura das populações.....	20
3.4. Raças de <i>C. lindemuthianum</i> utilizadas	21
3.5. Preparo do inóculo.....	22
3.6. Inoculação e incubação	22
3.7. Teste de herança da resistência	23
3.8. Teste de alelismo	23
3.9. Avaliação dos sintomas.....	24
4.0. Análise estatística dos dados.....	25
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	26
4.1. Teste de herança da resistência	26
4.2. Teste de alelismo	27
5. CONCLUSÕES	34
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	35

RESUMO

FRIAS, Angélica Albuquerque Tomilhero, M. Sc. Universidade Estadual de Maringá, fevereiro de 2014. **Resistência genética na cultivar Jalo Pintado 2 de feijão comum ao *Colletotrichum lindemuthianum***. Professora orientadora: Maria Celeste Gonçalves Vidigal. Professores conselheiros: Pedro Soares Vidigal Filho e Giselly Figueiredo Lacanallo.

A antracnose, causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc.e Magnus) Briosi e Cavara, é a doença mais difundida e economicamente importante do feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.), e o uso de cultivares resistentes caracteriza-se como um dos métodos mais eficazes no controle desta doença. O presente estudo teve como objetivo caracterizar a resistência genética da cultivar Andina Jalo Pintado 2 ao *C. lindemuthianum*, por meio de teste de herança e alelismo. O experimento foi conduzido em casa de vegetação e no Laboratório de Melhoramento de Feijão Comum e de Biologia Molecular do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri). Os resultados de segregação do teste de herança da resistência na geração F₂ do cruzamento entre as cultivares Jalo Pintado 2 (R) × Cornell 49-242 (S) inoculada com a raça 73 de *C. lindemuthianum*, ajustou-se à razão de 3R:1S. Essa razão evidencia a ação de um gene dominante presente na cultivar Jalo Pintado 2. Os testes de alelismo demonstraram que o gene dominante presente na cultivar Jalo Pintado 2 é independente dos previamente caracterizados: Co-1, Co-2, Co-3, Co-3⁴, Co-4, Co-4², Co-4³, Co-5, Co-6, Co-11, Co-12, Co-13, Co-14, Co-15 e Co-16. Este gene é também independente dos genes ainda não nomeados presentes nas cultivares Paloma, Perla e Amendoim Cavalão. Os autores propõem o símbolo Co-18, para designar o novo gene de resistência à antracnose.

Palavras-Chave: Antracnose, herança da resistência, *Phaseolus vulgaris*.

ABSTRACT

FRIAS, Angélica Albuquerque Tomilhero, M. Sc. Universidade Estadual de Maringá, february 2014. **Genetic resistance in cultivar Jalo Pintado 2 of common bean to *Colletotrichum lindemuthianum***. Adviser: Maria Celeste Gonçalves Vidigal. Committee members: Pedro Soares Vidigal Filho and Giselly Figueiredo Lacanallo.

The anthracnose caused by fungus *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. and Magnus) Briosi and Cavara is the most widespread disease and economically important fungal disease of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). The use of resistant cultivars is characterized as one of the most effective methods in controlling this disease. The present study had as objective to characterize the genetic resistance of the Andean common bean cultivar Jalo Pintado 2 to the *C. lindemuthianum* through inheritance and allelism tests. The experiment was conducted under greenhouse conditions at the Common Bean Breeding and Molecular Biology Laboratory of Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri). The results of segregation of the inheritance test of resistance in the F₂ generation from the cross Jalo Pintado 2 (R) × Cornell 49-242 (S) inoculated with race 73 of *C. lindemuthianum*, adjusted the ratio of 3R: 1S. This ratio shows the action of a dominant gene in this cultivar Jalo Pintado 2. The allelism tests evidenced that the gene in of Jalo Pintado 2 is independent from the previously characterized: Co-1, Co-2, Co-3, Co-3⁴, Co-4, Co-4², Co-4³, Co-5, Co-6, Co-11, Co-12, Co-13, Co-14, Co-15 and Co-16. This gene is also independent those genes not yet named present in Paloma, Perla and Amendoim Cavalo cultivars. The authors propose the Co-18 symbol to designate the new gene for resistance to anthracnose.

Keywords: Anthracnose, inheritance of resistance, *Phaseolus vulgaris*.

1. INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma espécie de grande interesse econômico, mundialmente (Beebe et al., 2000). Domesticada há mais de sete mil anos, em dois centros independentes: Mesoamericano e Andino, essa leguminosa representa uma das principais fontes de carboidratos, proteínas, fibras, vitaminas e ferro para dieta humana (Ansari et al., 2004; Gioia et al., 2012).

A cultura do feijão possui ampla adaptação edafoclimática, o que permite seu cultivo ao longo do ano, em quase todas as unidades da federação brasileira, nas distintas épocas e safras de cultivo (Vieira et al. 2006). No entanto, essa ampla adaptabilidade favorece a ocorrência de pragas e doenças que afetam a produtividade da cultura (Gepts, 1988). Dentre as doenças que afetam o rendimento da cultura, a antracnose, causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magnus) Briosi e Cavara, está entre as principais que atingem as lavouras de feijão no Brasil e no mundo (Pastor-Corrales e Tu, 1989; Rava et al., 1994; Gonçalves-Vidigal et al., 2009; Gonçalves-Vidigal et al., 2012). Em condições favoráveis de sobrevivência e desenvolvimento, esse patógeno pode causar perdas de até 100% na produção de genótipos suscetíveis de feijão comum (Pastor-Corrales e Tu, 1989; Barcelos et al., 2011).

Várias estratégias têm sido utilizadas no controle da antracnose, no entanto, o uso de cultivares resistentes caracteriza-se como um dos métodos mais eficazes e econômicos (Mahuku et al., 2002; Sousa et al., 2014), uma vez que há redução no uso de produtos químicos, reduzindo os custos de produção, além de minimizar danos causados ao ambiente (Zaumeyer e Thomas, 1957; Vieira, 1983; Singh et al., 1991; Mahuku et al., 2002; Ishikawa et al., 2008). Diante das vantagens do uso de cultivares resistentes, há necessidade de uma busca constante por novas fontes de resistência genética ao *C. lindemuthianum* (Mahuku et al., 2002).

Atualmente, já foram identificados 20 genes de resistência à antracnose e quatro séries alélicas (Gonçalves-Vidigal et al., 2012). Cada um desses genes confere resistência a raças específicas de *C. lindemuthianum*. No entanto, certos genes possuem maior espectro de resistência, controlando múltiplas raças desse patógeno (Balardin e Kelly, 1998; Kelly e Vallejo, 2004). Estudos conduzidos por Vidigal Filho et al. (2007) destacaram que alguns genótipos coletados no estado do Paraná apresentavam espectro de resistência a múltiplas raças. Dentre tais

genótipos, a cultivar andina Jalo Pintado 2 apresentou índice de resistência de 50%, sendo resistente às raças 9, 31, 65, 73, 95 e 453 de *C. lindemuthianum*. Experimentos, previamente conduzidos no presente estudo, demonstraram que Jalo Pintado 2 apresentou resistência também às raças 2, 7 e 2047 deste patógeno. Esta cultivar ainda não possui informações sobre a herança da resistência à antracnose e das possíveis reações alélicas existentes.

Diante do exposto, o presente estudo teve como objetivo caracterizar a resistência genética da cultivar Andina de feijão comum Jalo Pintado 2 ao *C. lindemuthianum*.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Origem e domesticação de *Phaseolus vulgaris* L.

O gênero *Phaseolus* é composto por aproximadamente 76 espécies, das quais apenas cinco são cultivadas: *Phaseolus vulgaris* L., *P. lunatus* L., *P. coccineus* L., *P. acutifolius* A. Gray var. *latifolius* Freeman e *P. polyanthus* Greenman (Freytag e Debouck, 2002; Delgado-Salinas et al., 2006). Dentre estas espécies, o feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é a mais cultivada do gênero, sendo produzido em todo o mundo, contribuindo com 95% da produção mundial (Broughton et al., 2003; Barbosa e Gonzaga, 2012).

O feijão comum, assim como outras culturas de importância na alimentação humana, teve origem no Novo Mundo, sendo levada ao Velho mundo inicialmente como planta ornamental, logo após o descobrimento da América (Zimmerman et al., 1988). Os primeiros estudos sobre a origem e domesticação do feijão comum foram realizados por Harlan (1971), o qual classificou esta leguminosa como uma espécie não cêntrica, ou seja, não possuindo um centro específico de origem, mas sim centros independentes de domesticação.

Posteriormente, com base em restos arqueológicos encontrados na região Sudoeste dos Estados Unidos (Caverna Tularosa), no México (Vale Tehuacan) e no Peru (Caverna do Guitarrero), postulou-se como possível centro de origem do feijão o continente Americano (Kaplan et al., 1973; Voyset, 2000). A partir desses achados, várias teorias foram geradas na tentativa de explicar a origem Americana de *Phaseolus vulgaris* (Zimmerman et al., 1988).

De acordo com a teoria de Berglund-Brucher e Brucher (1976), o feijão possui uma única origem sul-americana, o qual relata que o mesmo teria sido levado para o México e Guatemala apenas após sua domesticação. Kaplan (1981) mencionou que as diferenças em relação à coloração e tamanho das sementes, indicam que os feijões não foram transportados ou trocados entre América Central e América do Sul, sugerindo um centro de origem disperso e de domesticação independente, com ocorrência nas duas regiões.

Recentemente, dados obtidos por meio de análises estruturais, filogenéticas e marcadores moleculares evidenciaram uma possível origem Mesoamericana para

P. vulgaris, provavelmente localizada na parte central do México (Rossi et al., 2009; Bitocchi et al., 2012; Bitocchi et al., 2013).

A expansão desta leguminosa para América do Sul deu origem a dois conjuntos gênicos distintos: Mesoamericano e Andino (Bitocchi et al., 2012). Os genótipos dos dois centros podem ser distinguidos de acordo com tamanho da semente, coloração e tipo de faseolina. Os genótipos Mesoamericanos possuem sementes pequenas, de coloração preta, marrom-clara, tipo mulatinho com faseolina do tipo “S”. Os feijões do grupo Andino apresentam sementes graúdas, de tipos variados, semelhantes à cultivar Jalo, e com faseolina do tipo “T”, “C”, “H” e “A”.

A subdivisão destes conjuntos gênicos resultou no surgimento de raças (Quadro 1), as quais foram definidas por meio de análises morfológicas, agronômicas, padrões eletroforéticos da faseolina, isoenzimas e marcadores moleculares (Delgado-Salinas et al., 1984; Gepts, 1988; Singh et al., 1991; Haley et al., 1994).

O conjunto gênico Mesoamericano foi dividido nas raças: Mesoamerica, Durango e Jalisco, enquanto que o conjunto gênico Andino inclui as raças: Nova Granada, Chile e Peru (Singh et al., 1991).

Apesar do Brasil não ser o centro de domesticação do feijão comum, abriga em seu território uma ampla diversidade de genótipos domesticados (Burle et al., 2010). Estudos de diversidade genética em variedades crioulas do feijão, baseados no tipo de faseolina realizados no Brasil, evidenciaram a presença de dois tipos de faseolina, “S” e “T”, com predomínio de feijões Mesoamericanos com faseolina do tipo “S” (Pereira e Souza, 1992).

A existência desses tipos de faseolina no Brasil sugere que o feijão comum tenha sido introduzido por meio de, pelo menos, duas rotas para o País. A primeira rota, levando a introdução de sementes pequenas, variedade preta, castanho-claro e Mulatinho de origem mesoamericana, teria início no México, seguindo para Caribe, Colômbia, Venezuela e posteriormente para o Brasil. A segunda rota sugerida, teria introduzido feijões grandes, com faseolina do tipo “T”, como cultivar Jalo, as quais podem ter sido introduzidas a partir dos Andes (Peru) (Gepts et al., 1988).

No Brasil, os colonizadores utilizaram tanto os feijões do conjunto Andino como o do Mesoamericano e, portanto, os mesmos coexistem aqui há muitos anos. O processo de utilização de misturas de feijão pelos agricultores propiciou uma variabilidade genética muito ampla, com grande variedade de cores, textura e

tamanho de grãos (Aidar et al., 2002). Essa variabilidade genética contribui muito para o sucesso dos programas de melhoramento de grande parte dos caracteres de importância econômica.

Quadro 1 - Algumas características das raças de feijão comum (*Phaseolus vulgaris*) cultivado, relação com conjuntos de genes e distribuição nos centros de domesticação das Américas (adaptado de Singh et al., 1991)

Raça	Semente		Faseolina	Hábito de Crescimento	Distribuição
	Tamanho ^a	Forma			
Mesoamericano					
Mesoamerica	Pequeno	Cilíndrico, rim, oval	S, Sb, B	Determinado, indeterminado II, III e IV	Planícies da América Latina
Durango	Médio	Oval	S, Sd	Indeterminado III	Planalto Semi-árido do México
Jalisco	Médio	Oval, redondo, cilíndrico	S	Indeterminado IV	Planalto úmido do México
Andino					
Nova Granada	Médio e Grande	Cilíndrico, rim	T	Determinado, indeterminado II e III	Altitudes intermediárias dos Andes
Chile	Médio	Oval, redondo	C, H	Indeterminado III	Sul dos Andes
Peru	Médio e Grande	Oval, redondo	T, C, H	Indeterminado IV ou determinado	Planalto Andino (>2000 m)

^aPeso de 100 sementes (considerando-se o tamanho) pequeno <25 g, médio variando entre 25 e 40 g, grande >40 g.

2.2. Produtividade e importância nutricional do feijão comum

O feijão é uma das leguminosas de maior importância na alimentação humana, especialmente em países da América e África (Gioia et al., 2012; Beebe et al., 2013). Do ponto de vista nutricional, apresenta compostos bioativos, micronutrientes, proteínas e carboidratos fundamentais na composição da dieta alimentar (Bouchenak e Lamri-Senhadji, 2013; Rosales et al., 2013). Estudos

demonstram que seu consumo pode prevenir doenças como diabetes e obesidade, haja vista, ser rico em fibras, possuir baixo teor de gordura e baixos índices glicêmicos (Anderson et al., 1999; Siddiq e Uebersax, 2013).

Além de sua importância nutricional, o feijão é um dos produtos agrícolas de maior importância socioeconômica. Seu cultivo é realizado por pequenos, médios e grandes produtores, em diversos sistemas de produção, empregando grande gama de trabalhadores durante o ciclo da cultura (Gonçalves et al., 2010b). Este fato insere o Brasil no cenário mundial como um dos principais produtores e consumidores dessa leguminosa.

Na safra 2012/13, a produção foi de 2,83 milhões de toneladas, em uma área de 3,11 milhões de hectares, com produtividade média de 910 Kg ha⁻¹ (FAO, 2013; CONAB, 2013). Atualmente, o consumo anual *per capita* de feijão é em torno de 14,94 Kg hab ano⁻¹. Dentre os principais produtores nacionais destacam-se: o Paraná que contribui com 23% da produção nacional, seguido dos estados de Minas Gerais com 19,94% e Mato Grosso com 10,39% (CONAB, 2013).

Apesar do Brasil se destacar entre os principais produtores, sua produtividade é considerada baixa. Com base nos dados da FAO (2013), quando comparado aos Estados Unidos, o qual possui uma área plantada 34,92% inferior, o Brasil apresenta-se com produtividade 51,07% inferior a desse país. Essa baixa produtividade pode ser atribuída a vários fatores, como a ocorrência de pragas, deficiências nutricionais, períodos de estiagens, acidez elevada, uso de sementes de baixa qualidade e incidência de doenças (Marcondes et al., 2010).

Dentre esses fatores a ocorrência de doenças tem se destacado por ocasionar perdas significativas nas lavouras de feijão chegando muitas vezes a inviabilizar a cultura em determinadas regiões (Marcondes et al., 2010; Porch et al., 2013). Nesse sentido a antracnose destaca-se como uma das doenças fúngicas mais severas para a cultura do feijão no Brasil e no mundo (Adam-Blondon et al., 1994; Rey et al., 2005, Gonçalves-Vidigal et al., 2007; Gonçalves-Vidigal et al., 2012).

2.3. Antracnose no feijão comum

A antracnose do feijão comum, é uma doença causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magn.) Briosi e Cavara (Pastor-Corrales e

Tu, 1989; Gonçalves-Vidigal et al., 2009; Gillard et al., 2012). Caracteriza-se como uma das doenças fúngicas de maior importância da cultura do feijão, especialmente quando a infecção ocorre no início do ciclo da leguminosa (Rosada et al., 2010; Freitas e Stadnik, 2012; Gillard e Ranatunga, 2013).

A antracnose tem sido amplamente distribuída nos países produtores de feijão comum. O patógeno já foi encontrado em 28 países dos quatro continentes (Nunes et al., 2013). No Brasil, a antracnose é encontrada nos principais estados produtores, tais como: Paraná, Minas Gerais, Mato Grosso, Bahia, Ceará, São Paulo, Goiás e Santa Catarina (Thomazella et al., 2002; Pria et al., 2003; Talamini et al., 2006, Sansigolo et al., 2008, Felipin-Azevedo et al., 2014).

O agente causal da antracnose foi descrito inicialmente por Saccardo e Magnus, em 1878, como *Gloesporium lindemuthianum*, na Alemanha (Zaumeyer e Thomas, 1957; Sutton, 1992). Em estudos posteriores, Scribner, ao notar a presença de setas, transferiu-o para o gênero *Colletotrichum*.

O fungo deste gênero possui duas formas reprodutivas: assexuada (imperfeita) e sexuada (perfeita) (Kimati, 1980). Atualmente a nomenclatura empregada para fase imperfeita ou assexuada do patógeno causador da antracnose no feijão comum é *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magn.) Briosi e Cavara (Zaumeyer e Thomas, 1957; Gonçalves-Vidigal et al., 2009).

Em sua fase assexuada *C. lindemuthianum* pertence à classe dos Deuteromicetos (fungos imperfeitos), ordem Melanconiales, família Melanconiaceae (Kimati, 1980; Rava et al., 1994).

Nesta fase, o fungo é caracterizado pela produção de conídios em um corpo de frutificação denominado acérvulo (Sutton, 1992). Os conídios são hialinos, unicelulares, oblongos, cilíndrico, com pontas arredondadas ou pontiagudas, com coloração salmão ou mel. As dimensões dos conídios podem variar entre 4,4 a 5,3 μ x 12 a 22 μ . Após a germinação, um conídio pode gerar de 1 a 4 tubos germinativos (Roca et al., 2003), onde em condições favoráveis, a esporulação ocorre em níveis elevados, formando uma massa de conídios de coloração rosada (Chaves, 1980).

Na fase sexuada ou perfeita, pertence à classe dos Ascomicetos, ordem Diaportales, o qual é denominado como *Glomerella cingulata* f. (Stonem Spauld. e V. Schrenk sp. *phaseoli*), sendo esta, considerada rara na natureza (Mahuku e Riascos, 2004), havendo apenas um único relato desta fase em ambiente natural (Damasceno e Silva et al., 2007).

2.4. Epidemiologia e sintomatologia

O *C. lindemuthianum*, é considerado um patógeno hemibiotrófico, sendo capaz de sobreviver na forma de micélio dormente no interior de sementes, nos cotilédones na forma de esporos, ou micélios em restos culturais, facilitando dessa forma, sua disseminação a longas distâncias (O'Connell et al., 2012). A disseminação também pode ocorrer a curtas distâncias, por meio do vento, chuva, insetos, animais e maquinários agrícolas (Kimati, 1980; Menezes, 2006).

A sobrevivência e desenvolvimento do patógeno são favorecidos em ambientes úmidos com temperaturas altas variando entre 18 e 24°C (Chaves, 1980; Gonçalves-Vidigal et al., 2007; Barcelos et al., 2011). Temperaturas superiores a 25°C e inferiores a 18°C limitam tanto a infecção como o desenvolvimento do fungo (Zaumeyer e Thomas, 1957).

Em plantas suscetíveis, os sintomas podem ser visualizados em toda parte aérea da planta, sendo, mais facilmente reconhecidos nas vagens, onde os sintomas são mais definidos (Goswami et al., 2011). As lesões são arredondadas, deprimidas, de tamanho variável (1 – 10 mm), apresentando o centro claro, delimitado por um anel negro, pouco saliente, geralmente rodeado por um bordo ligeiramente avermelhado (Figura 1A). As lesões podem sobrepor-se e cobrir parcialmente as vagens (Chaves, 1980; Kimati, 1980; Gillard et al., 2012).

Nas folhas, as lesões são inicialmente visualizadas na face abaxial, surgindo ao longo das nervuras primárias e secundárias, caracterizadas por lesões necróticas de coloração pardo-avermelhada (Figura 1B). Posteriormente, estas manchas tornam-se café-escuras a negra, causando ressecamento das folhas, diminuindo a região foliar responsável pela fotossíntese (Kimati, 1980; Barbosa e Gonzaga, 2012).

No caule e no pecíolo, as lesões são ovaladas, deprimidas e de coloração escura (Figura 1C e D). Sob condições favoráveis de desenvolvimento, as lesões da base do caule se desenvolvem, causando enfraquecimento e tornando-o incapaz de suportar a copa da planta (Zambolim e Chaves, 1978; Abreu, 2007; Barbosa e Gonzaga, 2012). O fungo possui também a capacidade de infectar as sementes, e ao atravessar o tegumento, produz lesões nos tecidos cotiledonares. As sementes infectadas apresentam coloração que varia de amarela, café-escura a negra. As lesões são cancrios ligeiramente deprimidos e de tamanho variado. A visualização do

sintoma é dificultada quando as sementes apresentam tegumento de coloração escura (Zaumeyer e Thomas, 1957; Chaves, 1980).



Figura 1 - Sintomas de antracnose do feijão comum. A) Cancros presentes nas vagens; B) Lesões na nervura principal e secundária das folhas; C) Lesões alongadas no caule e D) Lesões alongadas escuras no pecíolo.
Fonte: Nupagri, 2013.

O controle da antracnose inclui o uso de sementes sadias, tratamentos químicos e práticas culturais como rotação de cultura (Barbosa e Gonzaga, 2012). No entanto, a utilização de cultivares resistentes é o método mais eficiente e econômico, pois com a diminuição do uso de produtos químicos, conseqüentemente há redução nos custos de produção, atenuando os danos causados ao ambiente (Zaumeyer e Thomas, 1957; Vieira, 1983; Singh et al., 1991; Mahuku et al., 2002; Ishikawa et al., 2008). Por outro lado, a ampla variabilidade patogênica dificulta a obtenção de cultivares resistentes (Marcondes et al., 2010; Madakbas et al., 2013).

2.5. Variabilidade genética e patogênica do *Colletotrichum*

A variabilidade genética nos fungos pode ser obtida por meio de vários mecanismos, dentre estes: mutação, recombinação sexual, heterocariose, ciclo parassexual e transposons (Souza et al., 2007).

Os primeiros estudos sobre a existência de variação fisiológica de *C. lindemuthianum*, foi realizada por Barrus (1911) nos Estados Unidos. Posteriormente, Barrus (1918), comprovou a existência de duas raças deste patógeno, sendo denominadas com letras do alfabeto grego: alfa e beta, baseadas na reação das cultivares Michelite, Perry Marrow e Dark Red Kidney (Barrus, 1918). A terceira raça foi identificada e denominada como gama por Burkholder (1923), ao realizar o isolamento proveniente da variedade White Imperial, a qual apresentava resistência à raça alfa e suscetibilidade a raça beta.

Após esses trabalhos, várias raças fisiológicas foram descritas em todo o mundo. Andrus e Wade (1942) identificaram a raça delta na Carolina do Norte; no México, Yerkes Junior e Ortiz (1956), descreveram as raças México I, II e III; na Uganda as raças alfa, beta, gama, epsilon, delta e lambda (Leakey e Simbwa-Bunnya, 1972) no Chile as raças alfa, beta e gama foram descritas por Mujica (1952).

No Brasil, o primeiro estudo de identificação de variabilidade do *C. lindemuthianum* foi realizado por Kimati (1966) no estado de São Paulo, sendo descrita a ocorrência das raças alfa, delta, Mexicano II. Em 1973, foi relatada a ocorrência da raça Alfa no estado do Paraná (Araújo, 1973). Raças pertencentes ao grupo Alfa, Mexicano II, Brasileiro I e II foram identificadas no estado de Minas Gerais (Oliveira et al., 1973). No mesmo ano, Oliveira et al. (1973), ao realizarem coletas de materiais vegetais com sintomas de antracnose nos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, relataram a identificação de raças dos Grupos Alfa, Beta, Mexicano I e Brasileiro I. Menezes e Dianese (1988), identificaram a ocorrência de nove raças (alfa, delta, epsilon, zeta, eta, teta, kapa, lambda e mu) de *C. lindemuthianum* em isolados provenientes de 16 estados do Brasil.

Conflitos de informações sobre caracterização de raças do *C. lindemuthianum*, gerados em decorrência das diversas metodologias e nomenclaturas utilizadas, ocasionou dificuldades na troca de informações entre os pesquisadores (Alzate-Marin et al., 2001). Diante desse fato, houve a necessidade da padronização das metodologias para caracterização das raças de *C. lindemuthianum*.

Pastor-Corrales (1991), propôs a utilização de um grupo de 12 cultivares diferenciadoras, em ordem pré-estabelecida, e do sistema binário de Habgood (1970), com objetivo de padronizar a nomenclatura e facilitar a classificação das

raças do *C. lindemuthianum*, De acordo com este sistema, cada variedade possui um valor 2^{n-1} , onde o numeral “2” representa o número de classes de reações consideradas (resistente e suscetível), e o “n”, a função da ordem das diferenciadoras (Quadro 2).

Quadro 2 - Sistema de identificação e padronização das raças fisiológicas do *Colletotrichum lindemuthianum* (Habgood, 1970)

Ordem	Cultivares diferenciadoras	Valor binário (2^{n-1})	Valor numérico
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	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	G2333	2^{11}	2048

A padronização da metodologia da nomenclatura possibilitou a comparação de resultados entre diferentes grupos de pesquisa de várias partes do mundo com maior precisão (Mahuku e Riascos, 2004). Rava et al. (1994), demonstraram a equivalência entre as raças identificadas com base no sistema binário e através do sistema de denominação clássico de nomenclatura (Quadro 3).

O sistema binário facilitou a identificação de novas raças do *C. lindemuthianum*, sendo possível reportar a ampla variabilidade de raças do patógeno em diversos países onde o feijão é cultivado (Young et al. 1998). Mundialmente, cerca de 247 raças do fungo já foram caracterizadas seguindo o novo padrão de nomenclatura (Nunes et al. 2013). No Brasil, atualmente, contabiliza-se a ocorrência de cerca de 73 raças do patógeno, sendo as de maior frequência a 65, 73 e 81 (Rava et al., 1994; Balardin et al., 1997; Talamini et al., 2006; Damasceno e Silva et al., 2007).

No estado do Paraná, Thomazella et al. (2002), por meio da reação das 12 cultivares diferenciadoras caracterizaram nove raças do patógeno causador da antracnose, sendo estas: 7, 31, 65, 69, 73, 81, 87, 89 e 95, com predomínio da raça 89. Talamini et al. (2004), analisando 43 isolados coletados no estado de Minas

Gerais, identificaram 11 raças fisiológicas de *C. lindemuthianum* (65, 81, 337, 87, 73, 64, 0, 593, 83, 89, 8), com prevalência das raças 65 e 81.

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

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

*R= Resistente; S = Suscetível.

Sansigolo et al. (2008), em seus estudos, identificaram 14 raças distintas, das quais seis não haviam sido relatadas anteriormente no estado do Paraná, sendo estas: 10, 11, 17, 26, 27, 75 e 83. Felipin-Azevedo et al. (2014), estudando isolados coletados em lavouras de feijão comum de regiões produtoras de feijão do estado de Mato Grosso, caracterizou a ocorrência de dez raças de *C. lindemuthianum*, tendo

identificado pela primeira vez nesse estado, a ocorrência das raças: 1, 8, 9, 10, 24, 64, 72 e 73.

2.6. Resistência genética do feijão comum à antracnose

O uso de cultivares resistentes é uma das maneiras mais eficazes para o controle da antracnose na cultura de feijão. No entanto, devido à quebra de resistência causada pela adaptação do patógeno, o estudo de novas fontes de resistência é de extrema importância, uma vez que, a inserção de vários genes em uma cultivar, torna a resistência mais estável (Mahuku et al., 2002).

A resistência genética do feijão ao *C. lindemuthianum*, pode ser governada por um ou vários genes independentes, os quais possuem um ou mais alelos de resistência às diferentes raças do patógeno (Rava et al., 1994; Young e Kelly, 1996).

Atualmente, já foram identificados 20 genes (*Co-1*, *Co-2*, *Co-3*, *Co-4*, *Co-5*, *Co-6*, *co-8*, *Co-11*, *Co-12*, *Co-13*, *Co-14*, *Co-15*, *Co-16*, *Co-17*, *Co-u*, *Co-v*, *Co-w*, *Co-x*, *Co-y*, *Co-z*) e quatro séries alélicas *Co-1* (*Co-1²*, *Co-1³*, *Co-1⁴*, *Co-1⁵*), *Co-3* (*Co-3²*, *Co-3³*, *Co-3⁴*, *Co-3⁵*), *Co-4* (*Co-4²*, *Co-4³*) e *Co-5* (*Co-5²*), os quais condicionam resistência ao feijão comum a *C. lindemuthianum*. Dentre estes, nove genes de resistência pertencem ao conjunto gênico Andino, e onze, ao conjunto gênico Mesoamericano (Quadro 4).

O *locus Co-1*, originalmente conhecido como gene “A”, foi descrito na cultivar andina Michigan Dark Red Kidney por McRostie (1919), sendo este, o primeiro gene de resistência à antracnose de origem Andina descrito em feijão comum. Posteriormente, foram identificados neste *locus* os alelos *Co-1²* (Melotto e Kelly, 2000), *Co-1³* (Melotto e Kelly, 2000), *Co-1⁴* (Alzate-Marin et al., 2003a; Gonçalves-Vidigal et al., 2011) e *Co-1⁵* (Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006), nas cultivares Kaboon, Perry Marrow, AND 277 e Widusa, respectivamente.

Pesquisas conduzidas por Campa et al. (2009) revelaram a existência de um segundo gene que confere resistência às raças 449 e 1545 de *C. lindemuthianum*, identificado na cultivar Michigan Dark Red Kidney, este gene está localizado no grupo de ligação Pv04, no entanto, ainda não foi nomeado.

O *locus Co-2*, inicialmente denominado como “Are”, foi descrito por Mastenbroek (1960), na cultivar Cornell 49-242 originária da Venezuela. Em seus estudos, o pesquisador constatou que esta cultivar possuía um gene dominante, o

qual conferia resistência a todas as raças já conhecidas (alfa, beta, gama e delta). Durante muitos anos, esse gene representou umas das principais fontes de resistência em regiões tropicais (Adam-Blondon et al., 1994).

Quadro 4 - Fontes genéticas de resistência à antracnose e seus respectivos símbolos novos e originais e conjunto gênico (Adaptado e modificado de Kelly e Vallejo, 2004)

Símbolo dos genes		Cultivares	Origem
Atual	Original		
Co-1	A	MDRK*	Andino
Co-1 ²		Kaboon	Mesoamericano
Co-1 ³		Perry Marrow	Mesoamericano
Co-1 ⁴		AND 277	Andino
Co-1 ⁵		Widusa	Mesoamericano
Co-2	Are	Cornell 49-242	Mesoamericano
Co-3	Mexique 1	Mexico 222	Mesoamericano
Co-3 ²		Mexico 227	Mesoamericano
Co-3 ³	Co-9	BAT 93 / PI 207262	Mesoamericano
Co-3 ⁴	Co-10	Ouro Negro	Mesoamericano
Co-3 ⁵	Co-7	G 2333 / MSU 7-1 /Linhagem H1	Mesoamericano
Co-4	Mexique 2	TO	Mesoamericano
Co-4 ²		G2333 / SEL 1308	Mesoamericano
Co-4 ³		PI 207262	Mesoamericano
Co-5	Mexique 3	TU / SEL 1360	Mesoamericano
Co-5 ²	Co-5	G 2333/ MSU7-1	Mesoamericano
Co-6	Q	AB 136	Mesoamericano
co-8		AB 136	Mesoamericano
Co-11		Michelite	Mesoamericano
Co-12		Jalo Vermelho	Andino
Co-13		Jalo Listras Pretas	Andino
Co-14		Pitanga	Andino
Co-15		Corinthiano	Andino
Co-16		Crioulo 159	Mesoamericano
Co-17		SEL 1308	Mesoamericano
Co-u		BAT 93	Mesoamericano
Co-v		BAT 93	Mesoamericano
Co-w		Jalo EEP 558	Andino
Co-x		Jalo EEP 558	Andino
Co-y		Jalo EEP 558	Andino
Co-z		Jalo EEP 558	Andino

MDRK* = Michigan Dark Red Kidney.

No entanto, atualmente, o gene *Co-2* não é um gene valioso para os programas de melhoramento de muitos países, devido à falta de durabilidade da resistência quando introduzido isoladamente em cultivares de feijão (Kelly e Vallejo, 2004).

O *locus Co-3* foi intitulado originalmente como “*Mexique 1*”, em razão da cultivar México 222, na qual o referido gene foi caracterizado (Bannerot, 1965). Kelly e Vallejo (2004), descreveram que esta cultivar, pode apresentar até dois genes para algumas raças andinas, como as raças 2 e 7 de *C. lindemuthianum*. Três alelos no *locus Co-3* foram relatados, sendo estes: *Co-3²* presente na cultivar México 222 (Fouilloux, 1979), *Co-3³* presente nas cultivares BAT 93 e PI 207262 (Geffroy et al., 1999; Rodríguez-Suárez et al., 2004; Méndez- Vigo et al., 2005), e *Co-3⁴* na cultivar Ouro Negro (Alzate-Marin et al., 2003b; Gonçalves-Vidigal et al., 2013).

O *locus Co-4*, anteriormente denominado como “*Mexique 2*”, foi descrito inicialmente na cultivar diferenciadora TO. O gene dominante identificado nesta diferenciadora mostrou-se ser independente dos *locus* anteriormente descritos (Fouilloux, 1976; 1979).

Posteriormente, dois alelos foram identificados, sendo estes, *Co-4²*, presente na cultivar G 2333 e na linhagem SEL 1308, e o *Co-4³*, presente na cultivar PI 207262 (Alzate-Marin et al., 2007).

O alelo *Co-4²* é reconhecido como uma fonte valiosa de resistência ao *C. lindemuthianum*, pois possui capacidade de controlar até 97% das raças já identificadas do patógeno causador da antracnose no feijão (Young et al., 1998).

O *locus Co-5*, designado inicialmente como “*Mexique 3*”, foi identificado por Fouilloux (1979), na cultivar TU, resultante do cruzamento entre Tenderette × México. Em estudos posteriores, Young et al. (1998) demonstraram a presença do mesmo *locus Co-5* na cultivar SEL 1360. O alelo *Co-5²* foi descrito na cultivar G 2333 (Vallejo e Kelly, 2009), e na cultivar MSU 7-1 (Sousa et al., 2014).

O *locus Co-6* foi relatado inicialmente na cultivar Catrachita, proveniente do cruzamento entre cultivares BAT 1225 × AB 136 (Schwartz et al., 1982; Young e Kelly, 1996). A herança da cultivar AB 136, foi descrita por Gonçalves-Vidigal (1994). Neste estudo, foi constatada a presença de dois genes, os quais foram designados “Q” e “B”, controlando a resistência às raças 31 e 69 do *C. lindemuthianum*, respectivamente. Em trabalhos posteriores, Gonçalves-Vidigal et al. (2001), concluíram que um único gene dominante controla a resistência da cultivar AB 136

para raças 31 e 69. Desse modo, o símbolo *Co-6* foi proposto para designar o referido gene (Kelly e Young, 1996).

O *locus Co-7* foi descrito primeiramente na cultivar diferenciadora G 2333 por Young et al. (1998) como o terceiro gene independente presente nesta cultivar diferenciadora. Em seguida, foi caracterizado nas linhagens MSU 7-1 e H1 (Young et al. 1998; Pereira et al., 2004; Vallejo e Kelly, 2009). Recentemente, o gene *Co-7*, presente na cultivar G 2333 e nas linhagens MSU 7-1 e H1, foi renomeado de *Co-3⁵* por Sousa et al. (2014).

O *locus co-8*, caracteriza-se como primeiro e único gene recessivo identificado até os dias atuais. Classificado por Alzate-Marin et al. (1997), como o segundo gene independente presente na cultivar diferenciadora AB 136.

O *locus Co-9* foi descrito pela primeira vez no genótipo BAT 93 por Geffroy (1997). Em estudos posteriores, esse gene foi renomeado como um alelo pertencente ao *locus Co-3*, atualmente denominado *Co-3³*, presente nas cultivares BAT 93 e PI 207262 (Rodríguez-Suárez et al., 2004; Méndez-Vigo et al., 2005; Alzate-Marin et al., 2007).

O *locus Co-10* foi relatado inicialmente por Alzate-Marin et al. (2003b), na cultivar Mesoamericana Ouro Negro, designada anteriormente como Honduras 35. No entanto, atualmente este gene foi renomeado por Gonçalves-Vidigal et al. (2013), como um alelo do *locus Co-3*, designado como *Co-3⁴*. O referido gene, confere resistência às raças 23, 64, 67, 73, 81, 83, 87, 89, 95 do *C. lindemuthianum*, comuns no Brasil (Kelly e Vallejo, 2004).

O *locus Co-11* foi identificado na cultivar Michelite (Gonçalves-Vidigal et al., 2007), como um gene dominante independente, conferindo resistência à raça 64 do patógeno causador da antracnose.

O *locus Co-12* foi classificado por Gonçalves-Vidigal et al. (2008), na cultivar Andina Jalo Vermelho, procedente do estado do Paraná. Este gene condiciona resistência às raças 23, 55, 89 e 453 do *C. lindemuthianum*.

O *locus Co-13* foi descrito na cultivar Jalo Listras Pretas, por Gonçalves-Vidigal et al. (2009), como o terceiro gene Andino de resistência à antracnose, sendo este independente dos genes Andinos *Co-1* e *Co-12*, e dos demais nove genes Mesoamericanos caracterizados. No ano de 2015, Lacanallo e Gonçalves-Vidigal identificaram o marcador molecular OV20₆₈₀ ligado ao gene *Co-13* em fase de acoplamento a uma distância de 1,8cM, no grupo de ligação Pv03.

O *locus Co-14* foi identificado por Gonçalves-Vidigal et al. (2012), na cultivar Andina Pitanga. Esse gene confere resistência às raças 23, 64, 65, 73 e 2047 de *C. lindemuthianum*.

O *locus Co-15* está presente na cultivar Corinthiano. Esta nova fonte de resistência Andina apresenta resistência às raças 8, 89 e 2047 (Gonçalves et al., 2010a).

O gene *Co-16* foi descrito por Coelho et al. (2013) na cultivar Crioulo 159. Por meio de testes de herança e alelismo, os autores concluíram que essa cultivar Mesoamericana, coletada no estado de Santa Catarina, apresenta um gene dominante independente dos anteriormente descritos, o qual confere resistência às raças 73 e 2047. Por conseguinte, Coimbra-Gonçalves et al. (2016) mapearam esse *locus* por meio de análises moleculares, as quais evidenciaram que o marcador STS g2467_{900/800} encontra-se ligado em fase de acoplamento a 4,8 cM do *locus Co-16* no cromossomo Pv04.

O gene *Co-17* foi identificado e mapeado por Trabanco et al. (2015) na cultivar Mesoamericana SEL 1308. Esse gene que confere resistência às raças 3 e 7 de *C. lindemuthianum*, está localizado no grupo de ligação Pv03.

O gene *Co-u* foi identificado por Geffroy et al. (2008) na cultivar BAT 93. Na mesma cultivar, caracterizou-se o gene de resistência *Co-v* (Geffroy, 1997). Além destes, foram mapeados quatro genes de resistência na cultivar andina Jalo EEP 558, sendo estes: *Co-x*, *Co-w*, *Co-y* e *Co-z* (Geffroy et al., 1999; Geffroy et al., 2008; Richard et al., 2014).

2.7. Cultivar Jalo Pintado 2

Em estudos realizados por Vidigal Filho (2007), a cultivar Jalo Pintado 2 destacou-se entre os genótipos Andinos mais resistentes, apresentando índice de resistência de 50% às raças estudadas. Dentre as 12 raças de *C. lindemuthianum* testadas, a cultivar andina Jalo Pintado 2 apresentou resistência a seis delas: 9, 31, 5, 73, 95 e 453.

Em estudos posteriores, realizados no Laboratório de Melhoramento do Feijão Comum e de Biologia Molecular do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri), a referida cultivar também demonstrou resistência às raças 2, 7 e 2047 de *C. lindemuthianum*.

Conforme mostra a Figura 2 (A, B, C), a cultivar Jalo Pintado 2 é classificada como pertencente ao grupo gênico Andino, possui hábito de crescimento tipo I, sementes grandes ($<40 \text{ g}/100 \text{ sementes}^{-1}$), com formato cilíndrico, e coloração bege com listras vermelhas.



Figura 2 - Cultivar Jalo Pintado 2: A- Sementes grandes, coloração creme com listras vermelhas; B- Flor Pink e C- Vagens verdes com estrias vermelhas.

Com base nessas características, a referida cultivar, se enquadra como pertencente ao conjunto de raças de Nova Granada (Singh et al., 1991). Estes genótipos podem ser encontrados na Cordilheira dos Andes, Norte da Colômbia, Equador, Peru, Argentina, Brasil, Panamá, entre outros (Lioi et al., 1990).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Local do experimento

O presente trabalho foi conduzido no Laboratório de Melhoramento de Feijão Comum e Biologia Molecular do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri) – (latitude 23° 26'8"S e longitude 51° 53'42"), do Centro de Ciências Agrárias, Universidade Estadual de Maringá (UEM), Maringá, Paraná/Brasil, no período de março de 2012 a dezembro de 2013.

3.2. Material vegetal

Com o objetivo de caracterizar os genes de resistência à antracnose, presentes na cultivar Jalo Pintado 2, foram desenvolvidas populações segregantes F₂ derivadas dos cruzamentos entre a cultivar Jalo Pintado 2 e as diferenciadoras: Michigan Dark Red Kidney (MDRK), Cornell 49-242, México 222, PI 207262, TO, TU, AB 136, G 2333, Michelite (Quadro 5).

Além destes cruzamentos, também foram realizadas hibridações entre Jalo Pintado 2 e outras cultivares que apresentam genes de resistência ao *C. lindemuthianum*, sendo elas: Ouro Negro, Jalo Vermelho, Jalo Listras Pretas, Pitanga, Corinthiano, Crioulo 159, Amendoim Cavallo, Paloma e Perla. Todas as cultivares utilizadas neste estudo foram obtidas do Banco de Germoplasma de Feijão (BGF) do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri).

Sementes das cultivares e diferenciadoras foram semeadas em vasos de polietileno (com capacidade de 5 dm³), contendo substrato à base de turfa + fertilizantes (NPK) em condições de casa de vegetação, com irrigações diárias. Adubações nitrogenadas, via líquida, foram efetuadas no período fenológico V₁, utilizando-se sulfato de amônia (50g de sulfato de amônio 2 litros de água⁻¹), aplicando-se 250mg de N em 50 mL de água vaso⁻¹. A adubação potássica foi efetuada no período R₅, na forma de cloreto de potássio (14g K₂O 2 litros de água⁻¹), a fim de favorecer o desenvolvimento das plantas.

Durante o período de floração, foram efetuadas as hibridações, principalmente no horário da manhã, das 7:00 às 8:30h e final da tarde, com uso de

pinças esterilizadas, com a cultivar Jalo Pintado 2 utilizada tanto como progenitor feminino como masculino, sendo posteriormente identificado cada cruzamento.

Quadro 5 - Características de cultivares diferenciadoras e demais cultivares de *P. vulgaris* utilizadas no presente estudo (Maringá/PR, 2013)

Cultivares	Valor Binário ²	Pool Gênico	Hábito de Crescimento	Tamanho das Sementes	Cor das Sementes	Cor da Flor	Genes de Resistência
Michelite	1	MA ¹	Indeterminado	Pequena	Branca	Branca	Co-11
MDRK	2	Andina	Determinado	Graúda	Vermelha	Rósea	Co-1
Cornell 49-242	8	MA	Indeterminado	Pequena	Preta	Violeta	Co-2
México 222	64	MA	Determinado	Intermediária	Branca	Branca	Co-3
PI 207262	128	MA	Indeterminado	Pequena	Bege	Branca	Co-3 ³ , Co-4 ³
TO	256	MA	Determinado	Intermediária	Marrom c/ listras escuras	Branca	Co-4
TU	512	MA	Indeterminado	Pequena	Preta	Violeta	Co-5
AB 136	1024	MA	Indeterminado	Pequena	Vermelha	Branca	Co-6
G 2333	2048	MA	Indeterminado	Pequena	Vermelha	Branca	Co-3 ⁵ , Co-4 ² , Co-5 ²
Ouro Negro	-	MA	Indeterminado	Pequena	Preta	Violeta	Co-3 ⁴
JV	-	Andino	Determinado	Graúda	Vermelha	Rósea	Co-12
JLP	-	Andino	Indeterminado	Graúda	Bege e preto	Violeta	Co-13
Pitanga	-	Andino	Indeterminado	Graúda	Vermelha	Rósea	Co-14
Corinthiano	-	Andino	Indeterminado	Graúda	Preta e branca	Rósea	Co-15
Crioulo 159	-	MA	Indeterminado	Pequena	Preta	Violeta	Co-16
A. Cavalo		Andino	Indeterminado	Graúda	Vinho c/ manchas rosadas	Rósea	-
Paloma		Andino	Indeterminado	Graúda	Branca	Branca	-
Perla		Andino	Indeterminado	Graúda	Branca	Branca	-

¹MA = Mesoamericano; ²Valor binário utilizado para classificar as raças de *C. lindemuthianum* (Pastor-Corrales, 1991); JV = Jalo Vermelho; JLP = Jalo Listras Pretas; A. Cavalo = Amendoim Cavalo.

3.3. Semeadura das populações

As sementes da geração F₁, provenientes dos cruzamentos entre as cultivares, foram semeadas em vasos contendo mistura de solo previamente adubado e esterilizado. As plantas F₁ foram mantidas em condições de casa de vegetação até a colheita das sementes F₂ que, posteriormente, ao serem semeadas, propiciaram a obtenção das gerações F₂. As sementes F₂ foram semeadas em

bandejas plásticas (0,45 × 0,30 × 0,08 metros) contendo substrato à base de turfa. Foram semeadas cerca de 100 sementes de cada cruzamento, a fim de se obter maior segurança dos resultados, exceto o cruzamento entre as cultivares Jalo Pintado 2 × PI 207262; Jalo Pintado 2 × TO; Jalo Pintado 2 × G 2333; Jalo Pintado 2 × Perla, nos quais foram utilizadas 103, 112, 157 e 103 sementes, respectivamente.

As bandejas foram mantidas em casa de vegetação até o surgimento completo do primeiro trifólio. Posteriormente, foram aclimatadas em ambiente controlado por aproximadamente uma hora e, em seguida, procedeu-se à inoculação.

3.4. Raças de *C. lindemuthianum* utilizadas

As raças de *C. lindemuthianum*, utilizadas no estudo, foram: 2, 65, 73 e 2047, todas obtidas da micoteca do Nupagri e os inóculos preparados no Laboratório de Melhoramento de Feijão Comum e de Biologia Molecular. A raça 2 de origem Andina foi inoculada nas gerações F₂, provenientes dos cruzamentos entre as cultivares Jalo Pintado 2 × Michelite e Jalo Pintado 2 × México 222.

A raça 65 foi utilizada nas inoculações das populações F₂ dos cruzamentos entre a cultivar Jalo Pintado 2 e as cultivares: Cornell 49-242, PI 207262, TO, TU e Jalo Vermelho. A raça 65 foi descrita por Rava et al. (1994), sua ocorrência é ampla, sendo considerada uma das raças mais frequentes nos estados produtores de feijão no Brasil.

A raça 73 de *C. lindemuthianum* foi utilizada na inoculação de populações F₂ provenientes dos cruzamentos de Jalo Pintado 2 × Michigan Dark Red Kidney; Jalo Pintado 2 × AB136; Jalo Pintado 2 × Ouro Negro; Jalo Pintado 2 × Jalo Listras Pretas e Jalo Pintado 2 × Pitanga. Todas as cultivares envolvidas apresentam resistência a essa raça do patógeno. No entanto, essa raça também foi utilizada, para inoculação do cruzamento entre Jalo Pintado 2 × Cornell 49-242, sendo que essa cultivar é suscetível à referida raça. Esta raça apresenta elevada frequência no estado do Paraná (Thomazella et al., 2002).

A raça 2047 foi utilizada nas populações F₂ resultantes dos cruzamentos entre a cultivares Jalo Pintado 2 × G 2333, Jalo Pintado 2 × Corinthiano, Jalo Pintado 2 × Crioulo 159; Jalo Pintado 2 × Amendoim Cavalos; Jalo Pintado 2 × Paloma e Jalo

Pintado 2 x Perla. Todas as cultivares envolvidas apresentam resistência à raça 2047.

3.5. Preparo do inóculo

O preparo do inóculo seguiu a metodologia proposta por Cárdenas et al. (1964), que consiste na multiplicação dos esporos de cada raça do *C. lindemuthianum* em tubos de ensaio contendo vagens esterilizadas (autoclavadas duas vezes por 20 minutos a 120°C) parcialmente imersas em meio com ágar-água). A repicagem do fungo nas vagens foi feita em câmara de fluxo laminar devidamente esterilizada e incubadas em BOD (Biochemical Oxygen Demand) a $\pm 20^{\circ}\text{C}$ por 14 dias, para posterior inoculação (Figura 3 A, B, C, D).

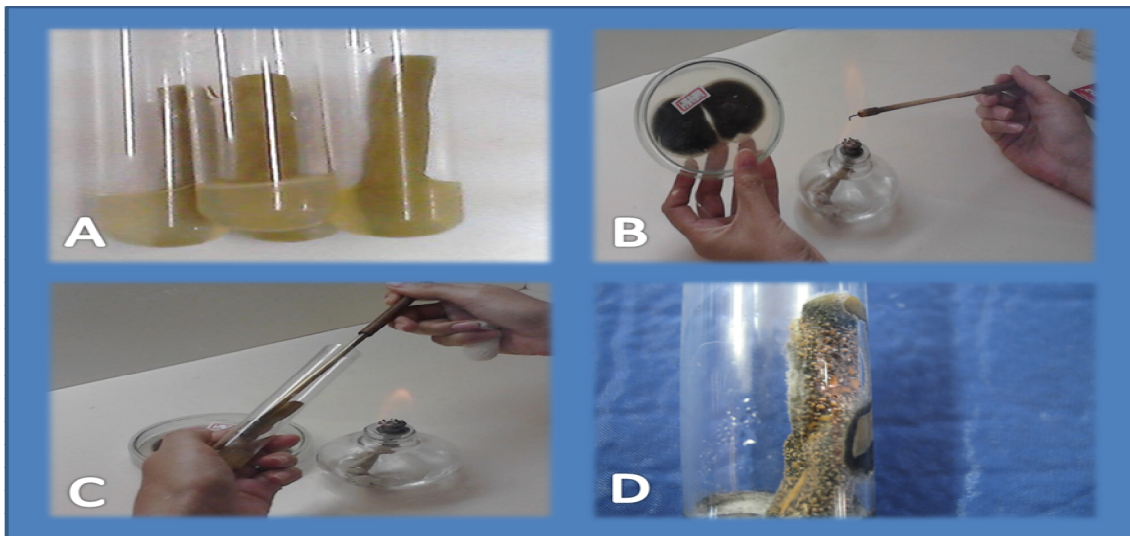


Figura 3 - A) Tubos de ensaio contendo vagens esterilizadas parcialmente imersas em meio com ágar-água; B) Placa de Petri contendo a colônia de *C. lindemuthianum*; C) Transferência do fungo para vagem esterilizada; D) Esporulação do fungo na vagem após 14 dias de incubação em BOD.

3.6. Inoculação e incubação

Decorrido o período necessário para o desenvolvimento do fungo, retirou-se das vagens de cada tubo, com o auxílio de uma pinça esterilizada, para um Becker contendo água destilada autoclavada que, logo em seguida, foi filtrada através de uma dupla camada de gaze, dando origem a uma suspensão de esporos.

Para cada raça do patógeno, foram realizadas cinco contagens com o auxílio do hematocitômetro (câmara de Neubauer-Preciss). Após a contagem, a suspensão de esporos foi ajustada à concentração de $1,2 \times 10^6$ esporos mL^{-1} de água destilada autoclavada.

A inoculação da suspensão de esporos nas plantas procedeu-se com um compressor elétrico de ar tipo De Vilbiss, número 15, a partir da adaptação do método empregado por Cárdenas et al. (1964).

As plantas inoculadas foram mantidas em câmara de nevoeiro por 72 horas, a $20 \pm 2^\circ\text{C}$, com luminosidade controlada (12 horas de iluminação de 680 lux 12 horas de escuro⁻¹). Após o período de incubação, as bandejas foram transferidas para mesas com temperatura $22 \pm 2^\circ\text{C}$, sob luz artificial, onde permaneceram até as avaliações.

Essa metodologia foi primeiramente utilizada nas 12 cultivares diferenciadoras para antracnose, a fim de confirmar os fenótipos de virulência das raças 2, 65, 73 e 2047 (Pastor-Corrales, 1988; Mahuku e Riascos, 2004). Após a confirmação, as raças foram inoculadas nas respectivas populações F_2 de cada cruzamento, para posterior avaliação dos resultados.

3.7. Teste de herança da resistência

O teste de herança da resistência foi aplicado na população F_2 oriunda do cruzamento entre as cultivares Jalo Pintado 2 \times Cornell 49-242, com o objetivo de verificar quantos genes atuam na reação de resistência.

Nesse cruzamento, a cultivar Jalo Pintado 2 apresenta resistência à raça 73 de *C. lindemuthianum*, enquanto a cultivar diferenciadora Cornell 49-242, suscetibilidade. Para a determinação da herança da resistência, é imprescindível que o caráter considerado apresente expressões contrastantes entre os parentais.

3.8. Teste de alelismo

O teste de alelismo foi realizado nos cruzamentos onde ambas as cultivares envolvidas apresentam reação de resistência às raças 2, 65, 73 e 2047 (Quadro 6). Com este teste foi possível avaliar a independência do gene presente na cultivar Jalo Pintado 2 dos genes previamente caracterizados.

Quadro 6 - Cruzamento das cultivares para obtenção dos híbridos, e comportamento em relação à raça fisiológica do *C. lindemuthianum* (Maringá, PR/2013)

Cruzamentos	Reação ^c	Raça inoculada
JP 2 x Michelite	R x R	2
JP 2 x México 222	R x R	2
JP 2 x Cornell 49-242	R x R	65
JP 2 x PI 207262	R x R	65
JP 2 x TO	R x R	65
JP 2 x TU	R x R	65
JP 2 x Jalo Vermelho	R x R	65
JP 2 x MDRK ^a	R x R	73
JP 2 x AB136	R x R	73
JP 2 x Ouro Negro	R x R	73
JP 2 x JLP ^b	R x R	73
JP 2 x Pitanga	R x R	73
JP 2 x G 2333	R x R	2047
JP 2 x Corinthiano	R x R	2047
JP 2 x Crioulo 159	R x R	2047
JP 2 x A. Cavalo	R x R	2047
JP 2 x Paloma	R x R	2047
JP 2 x Perla	R x R	2047

^a= Michigan Dark Red Kidney; ^b=Jalo Listras Pretas; ^c= Resistente.

3.9. Avaliação dos sintomas

A avaliação visual dos sintomas em cada plântula foi realizada, aproximadamente dez dias após a inoculação, utilizando-se a escala de severidade proposta por Pastor-Corrales et al. (1995).

As notas foram atribuídas às primeiras folhas trifolioladas, cujos valores variaram de 1 a 9 em plantas individuais, a fim de que os sintomas induzidos pelas raças fisiológicas fossem avaliados. Plantas que apresentaram notas de 1 a 3 (sem sintomas ou somente com poucas lesões na nervura principal das folhas) foram consideradas resistentes (R) e, com notas de 4 a 9, foram consideradas suscetíveis (S).

4.0. Análise estatística dos dados

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

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Teste de herança da resistência

Neste estudo, 100 plantas da geração F₂ derivadas do cruzamento entre as cultivares Jalo Pintado 2 × Cornell 49-242 foram inoculadas com a raça 73 de *C. lindemuthianum*.

A análise da segregação de 73 plantas resistentes e 27 suscetíveis na população F₂ ajustou-se à razão de 3R:1S (Quadro 7), indicando a ação de um gene dominante presente na cultivar Jalo Pintado 2, uma vez que o gene da cultivar mesoamericana Cornell 49-242 (*Co-2*) não atua nessa reação, pois é suscetível a raça em estudo.

Quadro 7 - Herança da resistência da cultivar Jalo Pintado 2 inoculada com a raça 73 de *C. lindemuthianum* (Maringá/PR, 2013)

Cruzamento	Raça	Geração F ₂		χ^2	P valor
		Relação observada	Relação esperada		
		R:S	R:S		
Jalo Pintado 2 × Cornell 49-242	73	73:27	3:1	0,213	0,644

Resultados similares foram obtidos por Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006), ao inocularem a raça 73 de *C. lindemuthianum* em populações F₂ provenientes do cruzamento entre as cultivares Widusa × Cornell 49-242. Os autores observaram uma razão de segregação de 3R:1S ($\chi^2= 0,002$; $p= 0,96$), concluindo que a cultivar Widusa possui um alelo dominante, o qual confere resistência à raça 73 do *C. lindemuthianum*, sendo este denominado *Co-1*⁵.

De forma análoga, Gonçalves-Vidigal et al. (2009), avaliando a população F₂ do cruzamento entre as cultivares Jalo Listras Pretas × Cornell 49-242, obtiveram razão de segregação de 3R:1S ($\chi^2= 0,023$; $p = 0,88$), indicando que a resistência à raça 73 é conferida por um gene dominante independente, presente na cultivar Jalo Listras Pretas, designado *Co-13*.

O estudo da herança da resistência com a raça 73 de *C. lindemuthianum* é muito importante para os programas de melhoramento, uma vez que esta raça

possui elevada ocorrência no Brasil e principalmente no estado do Paraná (Thomazella et al., 2002). Ao comparar-se o resultado obtido para a cultivar Jalo Pintado 2 com as demais cultivares andinas (Michigan Dark Red Kidney, Perry Marrow, Kaboon, Widusa, Jalo Vermelho, Jalo Listras Pretas, Corinthiano e Pitanga), as quais possuem genes de resistência à antracnose identificados, evidencia-se que apenas a cultivar Jalo Vermelho apresenta suscetibilidade à raça 73 de *C. lindemuthianum* (Vidigal Filho et al., 2007).

Com base nos dados obtidos, o teste de qui-quadrado revelou que a resistência da cultivar Jalo Pintado 2 ao *Colletotrichum lindemuthianum* é monogênica.

4.2. Teste de alelismo

O estudo das relações alélicas entre o gene de resistência à antracnose presente na cultivar Jalo Pintado 2 e os demais genes de resistência previamente caracterizados em oito cultivares andinas, quais sejam: Michigan Dark Red Kidney, Jalo Vermelho, Jalo Listras Pretas, Pitanga, Corinthiano, Amendoim Cavallo, Paloma e Perla; e com as dez cultivares mesoamericanas México 222, Michelite, Cornell 49-242, TO, PI 207262, TU, AB 136, Ouro Negro, G 2333, Crioulo 159 de feijão comum, estão apresentados no Quadro 8.

No estudo de alelismo conduzido em indivíduos F_2 do cruzamento entre Jalo Pintado 2 x Michelite, a segregação se ajustou à razão de 15R:1S ($p = 0,978$), quando inoculados com a raça 2 (Figura 4). Esse resultado evidencia a ação de dois genes dominantes independentes para a resistência à antracnose, estando um deles presente em Michelite (*Co-11*) e outro na cultivar Jalo Pintado 2.

A herança monogênica da cultivar diferenciadora Michelite foi caracterizada por Gonçalves-Vidigal et al. (2007), ao inocularem as raças 8 e 64 de *C. lindemuthianum* em 14 populações F_2 , oriundas do cruzamento com a cultivar Michelite. Os autores constataram a presença de um gene dominante independente dos previamente caracterizados *Co-1*, *Co-2*, *Co-3*, *Co-4*, *Co-5*, *Co-6*, *Co-7* (renomeado *Co-3⁵*), *Co-9* (renomeado *Co-3³*) e alelo *Co-3⁴*, sendo este denominado *Co-11*.

A segregação obtida no cruzamento entre as cultivares Jalo Pintado 2 x México 222, inoculado com a raça 2 de *C. lindemuthianum*, foi de 98R:2S,

ajustando-se à razão de 63R:1S, com probabilidade de 0,724 (Figura 4). Essa segregação indica a ação de três genes dominantes para reação de resistência à referida raça, estando dois deles presentes na cultivar México 222 (*Co-3* e *Co-?*) e outro na cultivar Jalo Pintado 2.

A evidência da presença de dois genes de resistência na cultivar México 222, também foi constatada por Coelho et al. (2013), ao inocularem a raça 2 de *C. lindemuthianum* em uma população F₂ derivada do cruzamento entre Crioulo 159 x México 222, com probabilidade de 0,83.

Quadro 8 - Teste de alelismo na população F₂ dos cruzamentos entre as cultivares de feijão comum inoculadas com as raças 2, 65, 73 e 2047 de *C. lindemuthianum* (Maringá/PR,2013)

Cruzamentos	Raças	Gene de Resistência	Geração F ₂				P Valor
			Plantas Observadas		Relação Esperada		
			R	S	R:S	χ^2	
JP 2 x México 222	2	<i>Co-3, Co-?</i>	98	2	63:1	0,124	0,724
JP 2 x Michelite	2	<i>Co-11</i>	89	6	15:1	0,001	0,978
JP 2 x Cornell 49-242	65	<i>Co-2</i>	61	4	15:1	0,001	0,974
JP 2 x TO	65	<i>Co-4</i>	105	7	15:1	0,000	1,000
JP 2 x PI 207262	65	<i>Co-4</i> ³	97	6	15:1	0,031	0,858
JP 2 x TU	65	<i>Co-5</i>	94	5	15:1	0,243	0,621
JP 2 x AB 136	65	<i>Co-6</i>	108	7	15:1	0,005	0,942
JP 2 x Jalo Vermelho	65	<i>Co-12</i>	94	5	15:1	0,010	0,917
JP 2 x MDRK ^a	73	<i>Co-1</i>	91	6	15:1	0,001	0,979
JP 2 x Ouro Negro	73	<i>Co-3</i> ⁴	94	6	15:1	0,010	0,917
JP 2 x JLP ^b	73	<i>Co-13</i>	80	5	15:1	0,019	0,888
JP 2 x G 2333	2047	<i>Co-4</i> ²	147	10	15:1	0,003	0,950
JP 2 x Pitanga	2047	<i>Co-14</i>	111	7	15:1	0,020	0,886
JP 2 x Corinthiano	2047	<i>Co-15</i>	87	6	15:1	0,006	0,936
JP 2 x Crioulo 159	2047	<i>Co-16</i>	93	5	15:1	0,220	0,638
JP 2 x A. Cavalo ^c	2047	NN ^d	94	6	15:1	0,010	0,917
JP 2 x Paloma	2047	NN ^d	90	6	15:1	0,000	1,000
JP 2 x Perla	2047	NN ^d	97	6	15:1	0,031	0,858

^a=Michigan Dark Red Kidney; ^b= Jalo Listras Pretas; ^c=Amendoim Cavalo; ^d= Gene não nomeado.

Nas gerações F₂ derivadas do cruzamento entre a cultivar Jalo Pintado 2 e as cultivares Cornell 49-242 ($p = 0,974$), TO ($p = 1$), PI 207262 ($p = 0,858$), TU ($p =$

0,621), AB 136 ($p = 0,942$) e Jalo Vermelho ($p = 0,917$), inoculadas com a raça 65, as segregações ajustaram-se à razão de 15R:1S.



Figura 4 - Teste de alelismo nas populações F_2 dos cruzamentos entre Jalo Pintado 2 e as cultivares Michelite, e México 222, inoculadas com a raça 2 de *C. lindemuthianum*.

Conforme apresentado na Figura 5, pode-se verificar que a razão de segregação indica a ação de dois genes dominantes independentes, atuando na resistência à antracnose em cada cruzamento. Portanto, observa-se que o gene dominante presente em Jalo Pintado 2 difere do *Co-2*, *Co-4*, *Co-4³*, *Co-5*, *Co-6* e *Co-12*, respectivamente.

Esses resultados corroboram com os obtidos por Gonçalves-Vidigal et al. (2012), os quais também observaram segregação de 15R:1S, em estudos de alelismo nas populações derivadas dos cruzamentos entre Pitanga e as cultivares Cornell 49-242 ($p = 0,96$), TU ($p = 1$), AB136 ($p = 0,92$) e Jalo Vermelho ($p = 0,59$), ao inocularem as raças 64 e 65 de *C. lindemuthianum*. No entanto, ao inocularem a raça 64 no cruzamento entre Pitanga x PI 207262, observaram uma segregação de 63R:1S ($p = 0,77$), em virtude da atuação de três genes de resistência, sendo dois deles presentes em PI 207262 e outro em Pitanga. Apesar desta cultivar apresentar dois alelos de resistência: *Co-3³* e *Co-4³*, apenas o *Co-4³* confere resistência à raça 65 de *C. lindemuthianum*. Esse fato explica a razão de 15R:1S, caracterizada na população F_2 , derivar do cruzamento entre as cultivares Jalo Pintado 2 x PI 207262.

A razão de 15R:1S ($p = 0,979$), apresentada na geração F_2 do cruzamento de Jalo Pintado 2 x Michigan Dark Red Kidney, quando inoculado com a raça 73, indica a segregação de dois genes dominantes independentes entre si (Figura 6).

Em estudos com a cultivar Michigan Dark Red Kidney, Gonçalves-Vidigal et al. (2009) também obtiveram segregação de 15R:1S ao inocularem a raça 73 em

populações F₂ do cruzamento entre as cultivares Jalo Listras Pretas x MDRK, com probabilidade de 0,62.

A resistência à raça 73 de *C. lindemuthianum* na cultivar andina Michigan Dark Red Kidney é conferida pelo gene *Co-1* (McRostie, 1919), sendo este um dos primeiros genes de resistência à antracnose caracterizada.

A raça 73 de *C. lindemuthianum* também foi utilizada na inoculação de populações F₂ dos cruzamentos entre Jalo Pintado 2 x Ouro Negro e Jalo Pintado 2 x Jalo Listras Pretas.

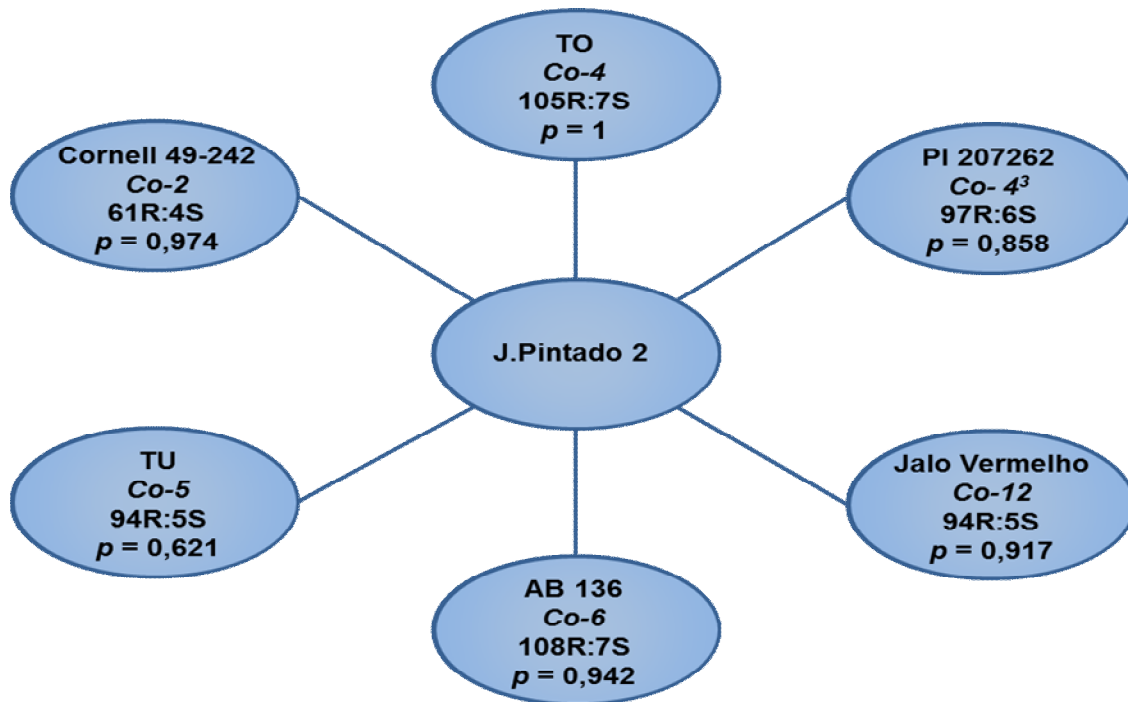


Figura 5 - Teste de alelismo nas populações F₂ dos cruzamentos entre Jalo Pintado 2 e as cultivares Cornell 49-242, TO, PI 207262, TU, AB 136 e Jalo Vermelho, inoculadas com a raça 65 de *C. lindemuthianum*.

A segregação de 15R:1S ($p = 0,917$), obtida no cruzamento entre Jalo Pintado 2 x Ouro Negro, indica interação monogênica de resistência na cultivar Jalo Pintado 2 (Figura 6). Essa interação foi também observada no cruzamento entre as cultivares Jalo Pintado 2 x Jalo Listras Pretas com probabilidade de 0,888. Desse modo, reforça-se a hipótese de que o gene existente na cultivar Jalo Pintado 2 é independente dos genes previamente identificados nas cultivares Ouro Negro (*Co-3⁴*) e Jalo Listras Pretas (*Co-13*).

As gerações F₂, provenientes do cruzamento entre Jalo Pintado 2 e as cultivares G 2333 e Pitanga, apresentaram segregação ajustada, à razão de 15R:1S, indicando a atuação de dois genes dominantes de resistência à raça 2047 de *C. lindemuthianum*, em cada cruzamento (Figura 7).

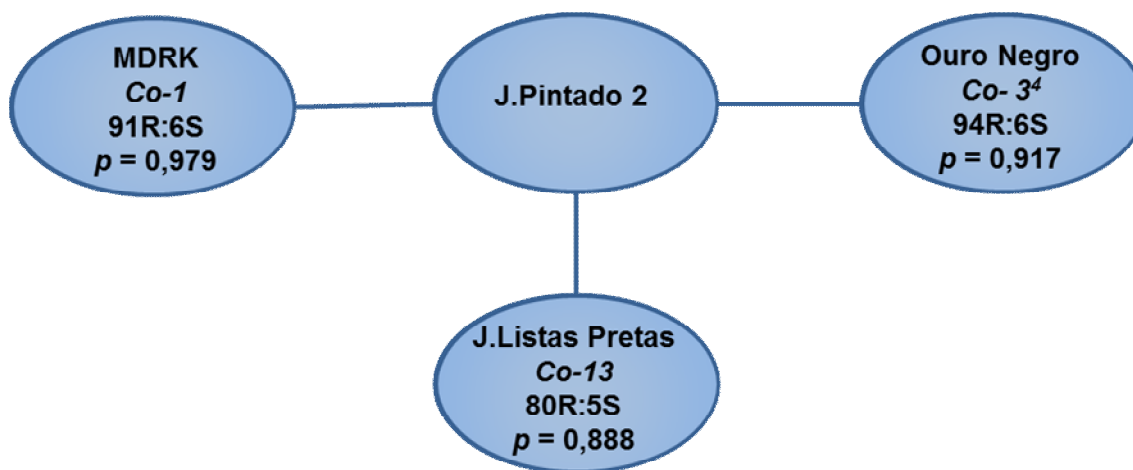


Figura 6 - Teste de alelismo nas populações F₂ dos cruzamentos entre Jalo Pintado 2 e as cultivares Michigan Dark Red Kidney, Ouro Negro e Jalo Listras Pretas, inoculadas com a raça 73 de *C. lindemuthianum*.

Este fato, evidencia a independência do gene presente na cultivar Jalo Pintado 2 em relação aos genes *Co-4²*, presente em G 2333 e *Co-14*, presente em Pitanga, com probabilidade de 0,950 e 0,886, respectivamente (Figura 7). Embora a cultivar G 2333 apresente três genes de resistência (*Co-4²*, *Co-5²*, *Co-3⁵*) à antracnose (Young et al., 1998; Vallejo e Kelly, 2009), apenas o gene *Co-4²* propicia resistência à raça 2047 de *C. lindemuthianum*.

O estudo de alelismo das populações F₂, oriundas dos cruzamentos entre as cultivares: Jalo Pintado 2 × Corinthiano e Jalo Pintado 2 × Crioulo 159, demonstraram segregação de 15R:1S, com probabilidade de 0,936 e 0,638, respectivamente (Figura 7). Essa segregação aponta novamente a independência do gene de Jalo Pintado 2, o qual difere do gene *Co-15* presente na cultivar Corinthiano (Gonçalves et al., 2010a; Sousa et al., 2015) e *Co-16* presente na cultivar Crioulo 159 (Coelho et al., 2013; Coimbra-Gonçalves et al., 2016).

Por fim, a raça 2047 também foi utilizada no teste de alelismo, sendo inoculada nas gerações F₂ derivadas dos cruzamentos entre as cultivares Jalo

Pintado 2 x Amendoim Cavalo, Jalo Pintado 2 x Paloma e Jalo Pintado 2 x Perla. Os dados obtidos nos testes de qui-quadrado ajustaram-se à razão de 15R:1S. Esses resultados indicam que a resistência em Jalo Pintado 2 é condicionada por um gene dominante, o qual segrega independentemente dos genes presentes nas cultivares Amendoim Cavalo, Paloma e Perla, sendo estes, até o momento identificados, porém ainda não nomeados (Castro et al., 2014; Nanami et al., 2014; Taboada et al., 2016).

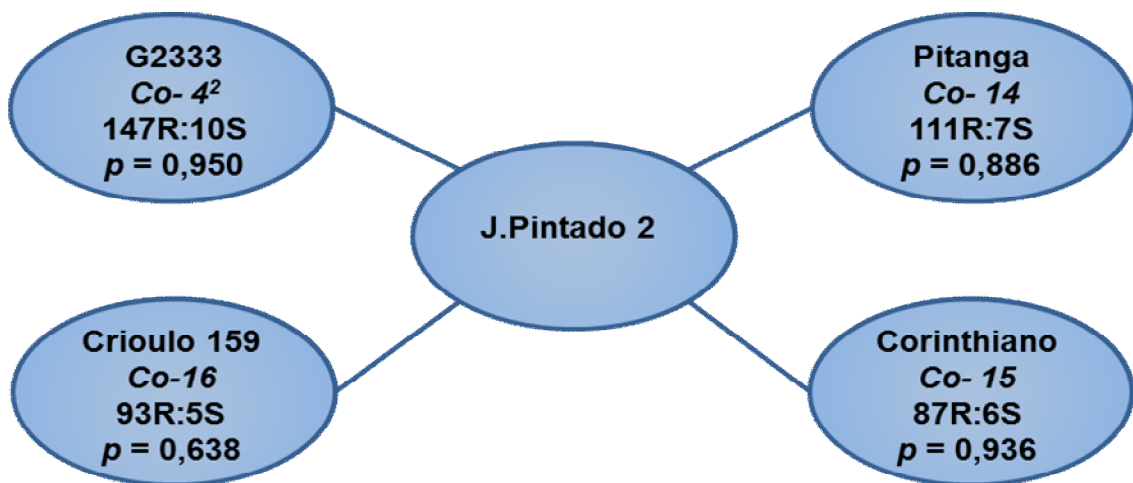


Figura 7 - Teste de alelismo nas populações F₂ dos cruzamentos entre Jalo Pintado 2 e as cultivares G 2333, Pitanga, Corinthiano e Crioulo 159, inoculadas com a raça 2047 de *C. lindemuthianum*.

A cultivar Andina Jalo Pintado 2 é uma importante fonte de resistência à antracnose, por condicionar resistência a várias raças de *C. lindemuthianum*, dentre as quais destaca-se a raça mais virulenta já reportada (raça 2047). Quando comparada às demais fontes andinas, somente as cultivares AND 277, Pitanga e Corinthiano apresentam gene de resistência à raça 2047 (Co-1⁴, Co-14 e Co-15, respectivamente). Porém, o espectro de resistência da cultivar Jalo Pintado 2 é diferenciado dessas cultivares, uma vez que confere resistência às raças comumente encontradas no Brasil, como 2, 7, 9, 31, 64, 65, 95 e 453 de *C. lindemuthianum*. As segregações observadas nos testes de alelismo demonstraram que a cultivar Jalo Pintado 2 apresenta um gene dominante independente dos previamente caracterizados: Co-1, Co-2, Co-3, Co-3⁴, Co-4, Co-4², Co-4³, Co-5, Co-

6, *Co-11*, *Co-12*, *Co-13*, *Co-14*, *Co-15* e *Co-16*, além dos genes presentes nas cultivares Paloma, Perla e Amendoim Cavallo.

Os autores propõem o símbolo *Co-18* para nomear o gene de resistência à antracnose, presente em Jalo Pintado 2. Este gene pode contribuir em futuros programas de melhoramento genético do feijão comum, podendo ser transferido para cultivares comerciais, com propósito de aumentar o espectro de resistência à antracnose.

5. CONCLUSÕES

Os resultados obtidos permitiram as seguintes conclusões:

- 1 - O teste de herança da resistência revelou a presença de um gene dominante presente na cultivar Jalo Pintado 2.
- 2 - Os testes de alelismo demonstraram que o gene dominante, presente na cultivar Jalo Pintado 2, é independente dos genes presentes nas cultivares Paloma, Perla e Amendoim Cavalo (não nomeados), e dos genes previamente caracterizados: *Co-1*, *Co-2*, *Co-3*, *Co-3⁴*, *Co-4*, *Co-4²*, *Co-4³*, *Co-5*, *Co-6*, *Co-11*, *Co-12*, *Co-13*, *Co-14*, *Co-15*, *Co-16*.
- 3 - Os autores propõem o símbolo *Co-18* para nomear o novo gene presente na cultivar andina Jalo Pintado 2.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABREU, A.F.B. **Cultivo feijão na região sul de Minas Gerais-2007**. Disponível em: <http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/fonteshtml/Feijao/FeijaoPrimSegSafraSulMG/index.htm>. Acesso em: 10, novembro, 2013.

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

AIDAR, H.; KLUTHCOUSKI, J.; STONE, L.F. Aspectos conjunturais da produção de feijão. In: AIDAR, H.; KLUTHCOUSKI, J.; STONE, L.F. **Produção do feijoeiro comum em várzeas tropicais**. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e feijão, 2002. p. 272-287.

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.; 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**, 1:25-133, 2001.

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

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

- ANDERSON, J.W.; SMITH, B.M.; WASHNOCK, C.S. Cardiovascular and renal benefits of dry bean and soybean intake. **The American Journal of Clinical Nutrition**, 70:464-474, 1999.
- ANDRUS, C.F.; WADE, B.L. **The factorial interpretation of anthracnose resistance in beans**. Washington: U.S.D.A., 1942. p. 1-29.
- 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.
- ARAÚJO, I.D. Identificação da raça alfa do *Colletotrichum lindemuthianum* e a reação de cultivares de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 8:59-162, 1973.
- BALARDIN, R.S.; JAROSZ, A.M.; KELLY, J.D. Virulence and Molecular Diversity in *Colletotrichum lindemuthianum* from South, Central, and North America. **Phytopathology**, 12:1184-1191, 1997.
- BALARDIN, R.S.; KELLY, J.D. Interaction between *Colletotrichum lindemuthianum* races and gene pool diversity in *Phaseolus vulgaris*. **Journal of American Society for Horticultural 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.
- 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).
- BARCELOS, Q.L.; SOUZA, E.A.; DAMASCENO E SILVA, K.J. Vegetative compatibility and genetic analysis of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Brazil. **Genetics and Molecular Research**, 10:230-242, 2011.
- 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.) B.&C. **Phytopathology**, 8:589-614, 1918.

BEEBE, S.; SKROCH, P.W.; TOHME, J.; PEDRAZA, F.; NIENHUIS, J. Structure of genetic diversity among common bean landraces of Middle American origin based on correspondence analysis of RAPD. **Crop Science**, 40:264–273, 2000.

BEEBE, S.; RAO, I.M.; BLAIR, M.; ACOSTA-GALLEGOS, J. Phenotyping common beans for adaptation to drought. **Frontiers Physiology**, 4:35, 2013.

BERGLUND-BRUCHER, O. E; BRUCHER, H. The South American wild bean (*Phaseolus vulgaris*) as ancestor of the common bean. **Economic Botany**, 30:257-72, 1976.

BITOCCHI, E.; NANNI, L.; BELLUCCI, E.; ROSSI, M.; GIARDINIA, A.; ZEULIB, P.S.; LOGOZZO, G.; STOUGAARD, J.; McCLEAN, P.; ATTENE, G.; PAPA, R. Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. **Proceedings of the National Academy of Science**, 109:788-796, 2012.

BITOCCHI, E.; BELLUCCI, E.; GIARDINI, A.; RAU, D.; RODRIGUEZ, M.; BIAGETTI, E.; SANTILOCCHI, R.; ZEULI, P.S.; GIOIA, T.; LOGOZZO, G.; ATTENE, G.; NANNI, L.; PAPA, R. Molecular analysis of the parallel domestication of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) in Mesoamerica and the Andes. **New Phytologist**, 197:300-313, 2013.

BOUCHENAK, M.; LAMRI-SENHADJI, M. Nutritional Quality of Legumes, and their role in cardiometabolic risk prevention: A review. **Journal of Medicinal Food**, 16:1-14, 2013.

BROUGHTON, W.J.; HERNANDEZ, G.; BLAIR, M.; BEEBE, S.; GEPTS, P.; VANDERLEYDEN, J. Beans (*Phaseolus vulgaris* L. spp.) - model food legumes. **Plant Soil**, 252:55–128, 2003.

BURKHOLDER, W.H. The gamma strain of *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc.e Magn.) Brit. e 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.

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.

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.

CASTRO, S.A.L.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; NANAMI, D.S.Y.; FRIAS, A.A.T.; FRANZON, R.C.; POLETINE, J.P.; LACANALLO, G.F.; GALVÁN, M.Z. Inheritance and allelic relationships of anthracnose resistance in common bean Paloma cultivar. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 57:163-164, 2014.

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

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-GONÇALVES, G.K.; GONCALVES-VIDIGAL, M.C.; VALENTINI, G.; COELHO, R.T.; VIDIGAL FILHO, P.S.; LACANALLO, G.F.; SOUSA, L.L.; ELIAS, H.T. Characterization and mapping of anthracnose resistance gene in Mesoamerican common bean cultivar Crioulo 159. **Crop Science**, doi:10.2135, 2016.

CONAB. **Companhia nacional de abastecimento**. Acompanhamento da safra brasileira de grãos, safra 2013/2014. Disponível em: <http://www.conab.gov.br>. Acesso em: 27, dezembro, 2013.

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.

DELGADO-SALINAS, A.; BONET, A.A.; GEPTS, P. The wild relative of *Phaseolus vulgaris* in Middle America. In: GEPTS, P. **Genetics Resources of *Phaseolus Beans.***, Dordrecht: Kluwer, 1988. p.163-1984.

DELGADO-SALINAS, A.; BIBLER, R.; LAVIN, M. Phylogeny of the Genus *Phaseolus* (Leguminosae): A Recent Diversification in an Ancient Landscape. **Systematic Botany**, 31:779-791, 2006.

FAO, **Faostat database gateway**. Disponível em: www.faostat.fao.org. Acesso em: 27, dezembro, 2013.

FELIPIN-AZEVEDO, R.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; LACANALLO, G.F.; SOUZA, M.C.M.; CASTRO, S.A.L.; CAIXETA, M.P.; VIDIGAL FILHO, P.S. Analysis of diverse *Colletotrichum lindemuthianum* isolates of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from Mato Grosso state, Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 57:143-144, 2014.

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 FOOD CROPS. Louvain la Neuve, 1978. **Proceedings...** Louvain la Neuve: Université Catholique de Louvain, 1979. p. 221-235.

FREITAS, M.B.; STADNIK, M.J. Race-specific and ulvan-induced defense responses in bean (*Phaseolus vulgaris*) against *Colletotrichum lindemuthianum*. Physiological and Molecular. **Plant Pathology**, 78:8-13, 2012.

FREYTAG, G.F.; DEBOUCK, D.G. **Taxonomy, distribution and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae-Papilionoideae) in North America, Mexico and Central America.** Fort Worth: BRIT, 2002. 300p.

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.

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

GEPTS, P.; KMIĘCIK, K.; PEREIRA, P.; BLISS, F.A. Dissemination pathways of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) deduced from phaseolin electrophoretic variability in the Americas. **Economic Botany**, 42:73-85, 1988.

GILLARD, C.L.; RANATUNGA, N.K.; CONNER, R.L. Incidence du moment de l'application d'un fongicide foliaire sur la lutte contre l'antracnose du haricot. **Canadian Journal of Plant Science**, 92:109-118, 2012.

GILLARD, C.L.; RANATUNGA, N.K. Interaction between seed treatments, surfactants and foliar fungicides on controlling dry bean anthracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*). **Crop Protection**, 45:22-28, 2013.

GIOIA, T.; LOGOZZO, G.; KAMI, J.; ZEULI, P.S.; GEPTS, P. Identification and characterization of a homologue to the Arabidopsis INDEHISCENT gene in common bean. **Journal of Heredity**, 104:273-86, 2012.

GONÇALVES, A.M.O.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO P.S.; POLETINE, J.P.; LACANALLO, G.F.; COIMBRA, G.K. Characterization of the anthracnose resistance gene in Andean common bean Corinthiano cultivar. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 53:220-221, 2010a.

GONÇALVES, J.G.R.; CHIORATO, A.F.; MORAIS L.K.; PERINA E.F.; FARIAS F.L.; CARBONELL, S.A.M. Study of the phenotypical stability of common bean plants with special grains. **Ciência e Agrotecnologia**, 34:922-931, 2010b.

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.; SAKIYAMA, N.S.; VIDIGAL FILHO, P.S.; AMARAL JÚNIOR, A.T.; POLETINI, J.P.; OLIVEIRA, V.R. Resistance of common bean cultivar AB 136 to races 31 and 69 of *Colletotrichum lindemuthianum*: the Co-6 locus. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, 2:99-104, 2001.

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.; SILA, 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, 2008.

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.; MC CLEAN, 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.; 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.; 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.

GOSWAMI, R.S.; RIO-MENDOZA, L.E.D; LAMPPA, R.S. *Colletotrichum lindemuthianum* races prevalent on dry beans in north Dakota and potential sources of resistance. **Plant Disease**, 408-412, 2011.

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 non-centers. **Science**, 174:468-474, 1971.

IBGE. **Instituto brasileiro de geografia e estatística**. Levantamento sistemático da produção agrícola. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br>. Acesso em: 05, dezembro, 2013.

ISHIKAWA, F.H.; SOUZA, E.A.; DAVIDE, L.M.C. Genetic variability within isolates of *Colletotrichum lindemuthianum* belonging to race 65 from the state of Minas Gerais, Brazil. **Biologia**, 63: 156-161, 2008.

KAPLAN, L.; LYNCH, T.F.; SMITH, C.E. Early cultivated beans (*Phaseolus vulgaris*) from the intermontane Peruvian valley. **Science** 179:76-77, 1973.

KAPLAN, L. What is the Origin of the Common Bean? **Economic Botany**, 35:240-254, 1981.

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. **HortScience**, 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.

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.

LEAKEY, C.L.A.; SIMBWA-BUNNYA, M. Races of *Colletotrichum lindemuthianum* and implications for bean breeding in Uganda. **Annals of Applied Biology**, 70:25-34, 1972.

LIOI, L.; ESQUIVEL, M.; CASTIFIEIRAS, L.; HAMMER, K. Phaseolin variation among common bean landraces from Cuba. **Biologisches Zentralblatt**, 109:231-233, 1990.

MADAKBAS, S.Y.; KÜÇÜKYAN, S.; SAYAR, M.T. Transfer of *Co-1* gene locus for anthracnose disease resistance to fresh bean (*Phaseolus vulgaris* L.) through hybridization and molecular marker-assisted selection (MAS). **Journal of Agricultural Science**, 5:94-102, 2013.

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

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

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

MARCONDES, E.H.K.; SANTOS, J.B.; PEREIRA, H.S. Selection of common bean strains with carioca grain type, and with the alleles *Co-4* and *Co-5* for anthracnose resistance. **Ciência e Agrotecnologia**, 34:975-982, 2010.

- 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.
- MENEZES, J.R.; DIANESE, J.C. Race characterization of Brazilian isolates of *Colletotrichum lindemuthianum* and detection of resistance to anthracnose in *Phaseolus vulgaris*. **Phytopathology**, 78:650-655, 1988.
- MENEZES, M. Aspectos biológicos e taxonômicos de espécies do gênero *Colletotrichum*. In: Academia Pernambucana de Ciência Agronômica. Recife, 2006. **Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica**. Recife: Academia Pernambucana de Ciência Agronômica, 2006. p. 170-179.
- MUJICA, R.F. Razas fisiológicas y susceptibilidad de los frijoles chilenos a la antracnosis. **Agricultura Técnica**, 12:37-45, 1952.
- NANAMI, D.S.Y.; FRIAS, A.A.T.; CASTRO, S.A.L.; ELIAS, J.C.F.; LACANALLO, G.F.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C. Inheritance and allelic relationships of anthracnose resistance in common bean Amendoim Cavalão. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 57:165-166, 2014.
- 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.
- O'CONNELL, R. J. et al. Lifestyle transitions in plant pathogenic *Colletotrichum* fungi deciphered by genome and transcriptome analyses. **Nature Genetics**, 44: 1060-1067, 2012.
- OLIARI, L.; VIEIRA, C.; WILKINSON, R.E. Physiologic races of *Colletotrichum lindemuthianum* in the state of Minas Gerais, Brazil. **Plant Disease Reporter**, 57:870-872, 1973.

OLIVEIRA, E.A.; ANTUNES, I.F.; COSTA, J.G.C. Bean anthracnose race survey in South Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 16:42-43, 1973.

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

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

PASTOR-CORRALES, M.A.; OTOYA, M.A.; 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.

PEREIRA, H.S.; SANTOS, J.B.; ABREU, A.F.B. Linhagens de feijoeiro com resistência à antracnose selecionadas quanto a características agronômicas desejáveis. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 39:209-215, 2004.

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

PORCH, T.G.; BEAVER, J.S.; DEBOUCK, D.G.; JACKSON, S.A.; KELLY, J.D.; DEMPEWOLF, H. Use of wild relatives and closely related species to adapt common bean to climate change. **Agronomy**, 3:433-461, 2013.

PRIA, M.D.; AMORIM, L.; BERGAMIM FILHO, A. Quantificação de Componentes Monocíclicos da Antracnose do Feijoeiro. **Fitopatologia Brasileira**, 28:401-407, 2003.

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.

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

RICHARD, M.M.S.; PFLIEGER, S.; SEVIGNAC, M.; THAREAU, V.; BLANCHET, S.; LI, Y.; JACKSON, S.A.; GEFFROY, V. Fine mapping of *Co-x*, an anthracnose resistance gene to a highly virulent strain of *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean. **Theoretical and Applied Genetics**, 127:1653-1666, 2014.

ROCA, M.G.; DAVIDE, L.C.; MENDEZ-COSTA, M.C.; WHWALS, A. Conidial anastomosis tubes in *Colletotrichum*. **Fungal Genetics and Biology**, 40:138-145, 2003.

RODRÍGUEZ-SUÁREZ, C.; PAÑEDA, A.; FERREIRA, J.J.; GIRALDEZ, R. Allelic relationships of anthracnose resistance gene cluster *B4* in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, 47:145-146, 2004.

ROSADA, L.J.; FRANCO, C.S.; SANT'ANNA J.R.; KANESHIMA E.N.; GONÇALVES-VIDIGAL M.C.; CASTRO-PRADO M. A. A. Parasexuality in Race 65 *Colletotrichum lindemuthianum* Isolates. **Journal of Eukaryotic Microbiology**, 57:383-384, 2010.

ROSALES, M.A.; CUELLAR-ORTIZ, S.M.; ARRIETA-MONTIEL, M.P.; ACOSTA-GALLEGOS, J.; COVARRUBIAS, A.A. Physiological traits related to terminal drought resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Journal of the Science of Food and Agriculture**, 93:324-331, 2013.

ROSSI, M.; BITOCCHI, E.; BELLUCCI, E.; NANNI, L.; RAU, D.; ATTENE, G.; PAPA, R. Linkage disequilibrium and population structure in wild and domesticated populations of *Phaseolus vulgaris* L. **Evolutionary Applications**, 2:504-522, 2009.

SANSIGOLO, A.L.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; GONELA, A.; KVITSCHAL, M.V.; SOUZA, L.L. 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.

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.

- SIDDIQ, M.; UEBERSAX, M.A. Dry beans and pulses production, processing, and nutrition. **Wiley-Blackwell**, 1:379-398, 2013.
- SINGH, S.P.; GEPTS, P.; DEBOUCK, D.G., Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). **Economic Botany**, 45:379-396, 1991.
- 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-5²* 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.; FERNANDEZ, A.C.; AWALE, H.; KELLY, J.D. Genetic characterization and mapping of anthracnose resistance of common bean landrace Cultivar Corinthiano. **Australian Journal of Crop Science**, 55: 1-11, 2015.
- SOUZA, B.O.; SOUZA, E.A.; MENDEZ-COSTA, M.C. Determination of variability in isolates of *Colletotrichum lindemuthianum* based on morphological and cultural markers. **Ciência e Agrotecnologia**, 31:1000-1006, 2007.
- 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.
- TALAMINI, V.; SOUZA, E.A.; POZZA, E.A.; CARRIJO, F.R.F. Identificação de raças patogênicas de *Colletotrichum lindemuthianum* a partir de isolados provenientes de regiões produtoras de feijão comum. **Summa Phytopathologica**, 30:371-375, 2004.
- TALAMINI, V.; SOUZA, E.A.; POZZA, E.A.; SILVA, G.F.; ISHIKAWA, F.H.; JÚNIOR, O.A.C. Genetic Divergence Among and Within *Colletotrichum lindemuthianum* Races Assessed by RAPD. **Fitopatologia Brasileira**, 31:545-550, 2006.
- THOMAZELLA, C.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; CARVALHO NUNES, W.M.; VIDA, J.B. Characterization of *Colletotrichum*

lindemuthianum races in Paraná state, Brazil. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, 2:55-60, 2002.

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.; KELLY, J.D. New insights into the anthracnose resistance of common bean landrace G 2333. **The Open Horticulture Journal**, 2:29-33, 2009.

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.

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

VIEIRA, C.; PAULA JÚNIOR, J.R.; BORÉM, A. **Feijão**. Viçosa: UFV, 2006. 600p.

VOYSET, O.V. **Mejoramiento genético del frijol (*Phaseolus vulgaris*) legado de variedades de América Latina (1930-1999)**. Cali Colombia: CIAT, 2000. (Documentos, 321).

YERKES JUNIOR, W.D.; ORTIZ, M.T. New races of *Colletotrichum lindemuthianum* in Mexico. **Phytopathology**, 46:564-567, 1956.

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

ZAMBOLIM, L.; CHAVES, G.M. Doenças do Feijoeiro e seu Controle. In: **Informe Agropecuário**, 4:50-52, 1978.

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

ZIMMERMAN, M.J.O.; ROCHA, M.; YAMADA, T. Cultura do feijoeiro. In: ZIMMERMAN, M.J.O.; TEIXEIRA, M.G. (eds.). **Origem e evolução**. Piracicaba: Potafos, 1988. p. 79-123.