

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
DEPARTAMENTO DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

DANIELLE SAYURI YOSHIDA NANAMI

Caracterização da resistência genética na cultivar andina de feijão comum
Amendoim Cavalo ao *Colletotrichum lindemuthianum*

Maringá
2014

DANIELLE SAYURI YOSHIDA NANAMI

Caracterização da resistência genética na cultivar andina de feijão comum
Amendoim Cavalão ao *Colletotrichum lindemuthianum*

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia do Departamento de Agronomia, Centro de Ciências Agrárias da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Agronomia.

Área de concentração: Produção Vegetal.

Orientador: Prof^ª. Dr^ª. Maria Celeste Gonçalves Vidigal.

Coorientador: Prof. Dr. Pedro Soares Vidigal Filho.

Maringá
2014

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Central - UEM, Maringá, PR, Brasil

(Biblioteca

N175c Nanami, Danielle Sayuri Yoshida
Caracterização da resistência genética na
cultivar andina de feijão comum Amendoim Cavalo ao
Colletotrichum lindemuthianum / Danielle Sayuri
Yoshida Nanami. - Maringá, 2014.
40 f. : il. figs., tabs.

Orientadora: Profa. Dra. Maria Celeste Gonçalves
Vidigal.
Coorientador: Prof. Dr. Pedro Soares Vidigal
Filho.
Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de
Maringá, Centro de Ciências Agrárias, Departamento
de Agronomia, Programa de Pós-Graduação em
Agronomia, 2014.

1. Feijão. 2. Melhoramento genético. 3. Feijão -
Melhoramento genético. 4. Feijão - Cultura - Estudo
de resistência. 5. Feijão - Resistência genética. I.
Vidigal, Maria Celeste Gonçalves, orient. II.
Vidigal Filho, Pedro Soares, coorient. III.
Universidade Estadual de Maringá. Centro de Ciências
Agrárias. Departamento de Agronomia. Programa de
Pós-Graduação em Agronomia. IV. Título.

CDD 21. ed 635.652

MGC001732

DANIELLE SAYURI YOSHIDA NANAMI

Caracterização da resistência genética na cultivar andina de feijão comum
Amendoim Cavalo ao *Colletotrichum lindemuthianum*

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia do Departamento de Agronomia, Centro de Ciências Agrárias da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Agronomia.

APROVADA em 25 de fevereiro de 2014.

Prof^a. Dr^a. Maria Celeste Gonçalves Vidigal

Presidente

Prof^a. Dr^a. Marta Zulema Galván

Membro

Pesq. Dr^a Lorena Lopes Sousa

Membro

DEDICATÓRIA

A meus pais, Sergio Seigi Nanami e Alice Akemi Yoshida Nanami, pelo incentivo e apoio em todos os momentos.

Ao meu namorado Leonardo Monteiro Silva, pela paciência e compreensão.

Dedico com carinho este trabalho.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela presença constante em minha vida.

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

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

À professora doutora Maria Celeste Gonçalves Vidigal, pela dedicação na orientação, pelos ensinamentos e incentivo.

Ao professor doutor Pedro Soares Vidigal Filho, pela coorientação, ensinamentos e exemplo de profissionalismo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia (PGA) e aos professores, pelos ensinamentos transmitidos.

Aos funcionários Érika Cristina Sato e Reinaldo Bernardo, pelos inúmeros favores prestados e pela atenção dispensada.

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

Às amigas Sandra Aparecida de Lima Castro, Angélica Albuquerque Tomilhero Frias e Gislayne Kelly Coimbra Gonçalves pela amizade, companheirismo, conselhos e estímulo ao longo da realização deste trabalho.

À Vanusa da Silva Ramos Martins, Giselly Figueiredo Lacanallo, Rodrigo Franzon, Júlio César Ferreira Elias, Maria da Conceição Martiniano Souza, Lorenna Lopes de Sousa, Leonel Moiana, Noimilto Mindo, e a todos os colegas do Nupagri pelo apoio e agradável convivência.

Aos amigos do curso de Agronomia, Camila Pereira Croge, Lígia Mara Jung, Dryelli Bioni, Vinícius Bovo Cortinove, pelo carinho, amizade e incentivo.

Aos amigos, Daniele Mie Tsuzuki e Guilherme Hitoshi Kaneko pela amizade em todos os momentos.

À minha tia, Cleusa Tiekō Nanami, que indiretamente me ajudou nesta conquista.

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

Caracterização da resistência genética na cultivar andina de feijão comum
Amendoim Cavalo ao *Colletotrichum lindemuthianum*

RESUMO

A antracnose, causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magnus) Briosi e Cavara, é uma das doenças fúngicas mais importantes do feijão comum. A utilização de cultivares resistentes é um dos métodos mais eficazes para o controle desta doença. Deste modo, uma contínua busca por novas fontes de resistência faz-se necessária. Estudos prévios revelaram que a cultivar andina Amendoim Cavalo apresenta resistência às raças 2, 7, 65, 73, 89 e 2047 de *C. lindemuthianum*. O objetivo deste trabalho foi caracterizar a resistência genética ao *C. lindemuthianum* em Amendoim Cavalo, por meio de testes de herança e de 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 dos testes de herança na geração F₂ dos cruzamentos Amendoim Cavalo × México 222 e Amendoim Cavalo × PI 207262, inoculadas com as raças 73 e 2047, respectivamente, ajustaram-se à segregação de 3R:1S, revelando a ação de um único gene dominante presente na cultivar Amendoim Cavalo. Os testes de alelismo demonstraram que o gene dominante presente nesta cultivar é independente dos genes previamente caracterizados e dos genes presentes nas cultivares Paloma, Perla e Jalo Pintado 2. Os autores propõem o símbolo *Co-19* para designar o novo gene de resistência ao *C. lindemuthianum*. Os resultados obtidos apresentam elevada contribuição para os programas de melhoramento, já que a cultivar Amendoim Cavalo pode ser considerada uma importante fonte andina de resistência ao *C. lindemuthianum*.

Palavras-chave: Fontes de resistência. Gene dominante. *Phaseolus vulgaris* L.

Characterization of the genetic resistance in Andean cultivar Amendoim Cavalo of common bean to *Colletotrichum lindemuthianum*.

ABSTRACT

Anthrachnose, caused by *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. and Magnus) Briosi and Cavara, is one of the most important fungal disease of common bean an efficient method to control this disease is the use of resistant cultivars. Thus, a continuous search of new resistance sources is necessary. Previously studies conducted in our laboratory revealed that Andean cultivar Amendoim Cavalo is resistant to races to races 2, 7, 65, 73, 89 and 2047 of the anthracnose pathogen used in this study. The objective of this work was to characterize the genetic resistance to anthracnose in Amendoim Cavalo using inheritance and allelism tests. The experiment was conducted in green house and at Laboratório de Melhoramento de Feijão Comum e de Biologia Molecular do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri). The results of inheritance tests in F₂ generation os Amendoim Cavalo × México 222 and Amendoim Cavalo × PI 207262 crosses, inoculated with 73 and 2047 races, respectively, set the ratio 3R:1S, proving the action of a single dominant gene in Amendoim Cavalo cultivar. The allelism tests demonstrated that the dominant gene present in Amendoim Cavalo is independent from the genes previously characterized and from the genes present in the cultivars Paloma, Perla and Jalo Pintado 2. The authors propose the *Co-19* symbol to designate the new resistant gene to *C. lindemuthianum*. The results show high contribution to breeding programs, once Amendoim Cavalo cultivar can be considered an important Andean source of resistance to *C. lindemuthianum*.

Keywords: Resistance sources. Dominant gene. *Phaseolus vulgaris* L.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Cultivares diferenciadoras utilizadas na classificação de <i>C. lindemuthianum</i> em feijão comum, utilizando o sistema binário proposto por Habgood (1970).....	10
Tabela 2. Fontes de resistência genética à antracnose, seus respectivos símbolos e conjunto gênico	15
Tabela 3. Características da cultivar Andina de feijão comum Amendoim Cavalo	16
Tabela 4. Cruzamentos entre cultivares para utilização no teste de alelismo e seus respectivos comportamentos às raças de <i>C. lindemuthianum</i>	19
Tabela 5. Teste de herança da resistência entre Amendoim Cavalo × México 222 e Amendoim Cavalo × PI 207262.....	22
Tabela 6. Testes de alelismo para caracterização da resistência genética à antracnose em Amendoim Cavalo. Reação das populações F ₂ , proporções observadas e esperadas de plantas resistentes e suscetíveis à inoculação com diferentes raças de <i>C. lindemuthianum</i>	24

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Teste de alelismo utilizando a raça 2 de *C. lindemuthianum* na população F₂ do cruzamento entre Amendoim Cavalo e Michelite.....25
- Figura 2. Teste de alelismo entre as populações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavalo e as cultivares Cornell 49-242, TO, PI 207262, TU, AB 136 e Jalo Vermelho, inoculadas com a raça 65.25
- Figura 3. Teste de alelismo entre as populações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavalo e as cultivares Michigan Dark Red Kidney, Ouro Negro, Jalo Listras Pretas, inoculadas com a raça 73.26
- Figura 4. Teste de alelismo entre as populações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavalo e as cultivares G 2333, Pitanga, Corinthiano, Crioulo 159, Paloma, Perla e Jalo Pintado 2, inoculadas com a raça 2047.27

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1. Origem e domesticação do feijão comum (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.).....	3
2.2. Aspectos gerais e importância econômica da cultura	5
2.3. Antracnose	6
2.3.1. Agente causal e sintomas.....	6
2.3.2. Variabilidade patogênica do <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	8
2.4. Fontes de resistência	11
2.5. Cultivar andina Amendoim Cavalo	16
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	17
3.1. Local do experimento	17
3.2. Material vegetal	17
3.3. Obtenção de populações segregantes.....	17
3.4. Raças fisiológicas do <i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	18
3.5. Teste de herança da resistência	19
3.6. Teste de alelismo.....	19
3.7. Avaliação da suscetibilidade e resistência	20
3.7.1. Obtenção das populações segregantes	20
3.7.2. Preparo do inóculo.....	20
3.7.3. Inoculação.....	20
3.7.4. Método de avaliação dos sintomas induzidos por <i>C. lindemuthianum</i>	21
3.8. Análise estatística dos dados.....	21
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	22
4.1. Teste de herança da resistência	22
4.2. Teste de alelismo.....	23
5. CONCLUSÕES	29
6. REFERÊNCIAS	30

1. INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris*), espécie mais cultivada do gênero *Phaseolus*, é um dos constituintes mais importantes da dieta da população brasileira, por ser uma excelente fonte proteica, rica em lisina, e por possuir um conteúdo significativo de carboidratos, lipídios, cálcio e ferro (PIRES et al., 2005). Além de sua importância na dieta, o feijão é um dos produtos agrícolas de maior importância social, já que é cultivado em grandes áreas, em três safras anuais, e por empregar mão-de-obra durante o ciclo da cultura (VIEIRA et al., 2006).

O Brasil tem uma produção de feijão de aproximadamente 3.446,4 milhões toneladas, distribuída em uma área de 3.126,5 milhões de hectares e com uma produtividade de 1.102 Kg ha⁻¹ (CONAB, 2014), o que o torna um dos cinco maiores produtores de feijão do mundo, juntamente com Índia, Myanmar, China e Estados Unidos (FAO, 2014).

Esta produtividade, entretanto, vem sendo prejudicada pela incidência de várias doenças, entre elas a antracnose, que é causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magnus) Briosi e Cavara (PASTOR-CORRALES et al., 1994; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2012). A antracnose é uma das doenças mais importantes do feijão comum, uma vez que ocorre nas diferentes épocas de plantio, pode ser transmitida através de sementes e, além disso, deprecia a qualidade de vagens e grãos. As perdas e a diminuição da produção dependem de fatores ambientais que favorecem o desenvolvimento do patógeno, assim como a alta variabilidade genética do mesmo (ZAUMEYER e THOMAS, 1957; PASTOR-CORRALES, 1995; KIMATI et al., 1997; VIEIRA, 2006).

No Brasil, já foram identificadas 73 raças diferentes de *C. lindemuthianum*, e sabe-se que no estado do Paraná, as raças de maior incidência são: 64, 65, 73, 81, 87 e 89. (RAVA et al., 1994; ANDRADE et al., 1999; THOMAZELLA et al., 2002; ALZATE-MARIN e SARTORATO, 2004; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2008; SANSIGOLO et al., 2008; PADDER et al., 2010; NUNES et al., 2013).

Tendo em vista a ampla variabilidade e o alto número de raças deste patógeno, melhoristas e geneticistas vêm realizando inúmeras pesquisas para identificar novas fontes de resistência à antracnose. Atualmente, já foram identificados 20 genes de resistência e quatro séries alélicas. Dentre estes genes, onze são de origem Mesoamericana e 9 de origem Andina. A busca por novas fontes de resistência ao *C. lindemuthianum* é de extrema importância para o melhoramento genético do feijão comum.

Estudos preliminares desenvolvidos no Nupagri (Núcleo de Pesquisa Aplicado a Agricultura), pertencente à Universidade Estadual de Maringá (UEM), com diversas cultivares tradicionais de feijão comum, mostraram que a cultivar andina Amendoim Cavalo, coletada no estado de Santa Catarina, é resistente às raças 2, 7, 65, 73, 89 e 2047 de *C. lindemuthianum*, sugerindo que esta possui gene ou alelo diferente daqueles previamente caracterizados. Diante disso, o presente trabalho teve como objetivo caracterizar a resistência genética da cultivar andina de feijão comum Amendoim Cavalo ao *Colletotrichum lindemuthianum*.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Origem e domesticação do feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.)

A origem geográfica do feijão comum, assim como sua domesticação, vem sendo estudados por muitos anos (KAPLAN e LYNCH, 1999). Inúmeros pesquisadores, ao analisarem as características evolucionárias da espécie, formularam diferentes hipóteses com o objetivo de ilustrar a distribuição do *Phaseolus vulgaris* a partir do seu centro de origem (GEPTS e BLISS, 1986; KOENIG e GEPTS, 1989; KOENIG et al., 1990; SCHIMIT et al., 1993; BECERRA VELASQUEZ e GEPTS, 1994; KAMI et al., 1995; FREYRE, 1996; GEPTS et al., 1999; DELGADO-SALINAS et al., 2006; CHACÓN et al., 2007; ROSSI et al., 2009; BITOCCHI et al., 2012; 2013).

Uma das hipóteses mais antigas para a origem do feijão comum é baseada nas observações de espécies silvestres próximas ao *P. vulgaris* distribuídos pela Mesoamérica (SCHIMIT et al., 1993; DELGADO-SALINAS et al., 2006). Esta hipótese apoia a origem mesoamericana do feijão comum e é sustentada pelo fato de uma maior diversidade genética ser encontrada no conjunto gênico Mesoamericano do que no Andino. Os tipos de faseolina, estudos com aloenzimas e marcadores moleculares (GEPTS et al., 1986; KOENIG e GEPTS, 1989; BECERRA VELASQUEZ e GEPTS, 1994; KOENIG et al., 1990) também dão sustentação à origem mesoamericana do feijão comum.

Outros relatos do final do século XX consideram uma hipótese alternativa de que o feijão comum havia se originado na região do Norte do Peru e Equador (FREYRE et al., 1996; KAMI et al., 1995; GEPTS et al., 1999). Por meio de análises da faseolina em acessos destas regiões, Kami et al. (1995), concluíram que o tipo de faseolina encontrado nos feijões silvestres eram ancestrais a outras faseolinas em *P. vulgaris*. Deste modo, sugeriram que iniciando da região Central das encostas ocidentais dos Andes, no Norte do Peru e Equador, o feijão silvestre se dispersou para o Norte (Colômbia, América Central e México) e Sul (Sul do Peru, Bolívia e Argentina), dando origem aos diferentes centros de domesticação do feijão comum.

Entretanto, estudos mais recentes que utilizaram marcadores moleculares, sugerem que, antes do início da domesticação, houve um gargalo nas populações andinas; então, os autores repropuseram a origem mesoamericana do feijão comum, afirmando, também, que há

quinhentos mil anos ocorreu a separação em dois conjuntos gênicos, originando os centros de domesticação Mesoamericano e Andino (GEPTS et al., 1999; CHACÓN et al., 2007; ROSSI et al., 2009; BITOCCHI et al., 2012; 2013).

Os relatos do início da domesticação do feijão datam de sete mil anos e evidências baseadas em proteínas de sementes (GEPTS e BLISS, 1986; GEPTS, 1988), características morfológicas (SINGH et al., 1991), e marcadores moleculares (NODARI et al., 1992; BECERRA VELASQUEZ e GEPTS, 1994) indicam que a disseminação teve início a partir de, pelo menos, dois eventos de domesticação independentes nos dois hemisférios.

Segundo Bittochi et al. (2012), enquanto esses eventos de domesticação deram origem a dois principais centros de feijão comum cultivado, (GEPTS e BLISS, 1986; GEPTS et al., 1993; BEEBE et al., 2000), na população de feijão comum silvestre, há relatos de um terceiro conjunto gênico adicional. Papa e Gepts (2003), estudando populações silvestres colombianas, descobriram que nos acessos desta região foram encontradas características intermediárias aos centros Mesoamericano e Andino, comprovando, assim, a existência de um terceiro conjunto gênico para o feijão silvestre, localizado na região entre o Peru e o Equador (DEBOUCK, 1993).

O primeiro conjunto gênico, denominado Mesoamericano, abrange as regiões da Colômbia, América Central e México. Os feijões domesticados nesta área apresentam sementes pequenas, com faseolina dos tipos “S” e “M” (GEPTS e BLISS, 1986) e são mais adaptados a planícies quentes. Quanto ao hábito de crescimento, a maioria dos feijões deste conjunto gênico possuem os tipos II e III, que correspondem, respectivamente, aos hábitos indeterminado e arbustivo, com porte de planta ereto e caule pouco ramificado e indeterminado e prostrado, com ramificação bem desenvolvida (BEEBE et al., 2000; SINGH, 1989). Os genótipos de origem mesoamericana predominam nas regiões do México, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicarágua, Costa Rica e Brasil (BEEBE et al., 2000).

Já o centro de domesticação Andino, está localizado na região dos Andes, mais precisamente, abrangendo o Sul do Peru, Bolívia e Argentina, e as cultivares desta região possuem sementes graúdas e faseolina do tipo “T” (GEPTS, 1988). Estudos sugerem que o conjunto gênico Andino apresenta plantas menos diferenciadas e diversificadas do que o Mesoamericano, pois acredita-se que foi submetido a um gargalo antes da domesticação (ROSSI et al., 2009).

No Brasil, as rotas de introdução do feijão comum podem ser explicadas por duas hipóteses. A primeira delas sugere que os feijões com sementes pequenas e faseolina dos tipos

“S” e “T” foram trazidas a partir do centro Mesoamericano, iniciando no México, passando pelo Caribe, Colômbia e Venezuela (GEPTS, 1988). A segunda hipótese, que considera a presença de feijões com sementes graúdas e faseolina do tipo “T”, tem como base a possibilidade de introdução das plantas a partir dos Andes (GEPTS, 1988). Ao analisar a diversidade genética de feijão comum no Brasil, é possível confirmar ambas as hipóteses, já que tanto genótipos Andinos como Mesoamericanos são encontrados e cultivados no país, conferindo à espécie uma ampla importância social e econômica.

2.2. Aspectos gerais e importância econômica da cultura

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.), espécie da família das leguminosas, é uma planta herbácea, com hábito de crescimento determinado ou indeterminado. Espécie autógama, cujas flores apresentam o mecanismo de cleistogamia, com apenas 5% de fecundação cruzada e seu ciclo vegetativo varia de 61 a 110 dias (VIEIRA et al., 2005).

O feijão, por ser uma fonte proteica rica em lisina, ferro, cálcio e carboidratos (PIRES et al., 2005), é um dos produtos agrícolas de maior importância socioeconômica, principalmente para as classes de menor renda. Além disso, seu cultivo é realizado em grandes áreas por três safras anuais e durante o ciclo da cultura há uma alta demanda por mão-de-obra.

No Brasil, devido à ampla adaptação edafoclimática do feijão comum, o cultivo é difundido por todo o território nacional, em várias épocas do ano, em sistemas de monocultivo ou consórcio. A produção é proveniente, principalmente, das safras das “águas” e da “seca”, sendo que na safra das águas o cultivo ocorre no período de agosto a novembro, enquanto que na safra da seca, ocorre de janeiro a março. Ambas as épocas podem apresentar riscos que prejudicam a produção, já que na primeira, a colheita coincide com o período chuvoso, e no segundo caso, pode ocorrer deficiência hídrica em fases críticas da cultura, como na floração, formação de vagens e enchimento de grãos (VIEIRA et al, 2006).

Dentre os estados brasileiros que cultivam *Phaseolus vulgaris*, o Paraná destaca-se como principal produtor, com aproximadamente 28% da produção do país, atingindo, no ano agrícola de 2013/2014, um total de 955,3 mil toneladas em uma área de 515 mil hectares, perfazendo uma produtividade de 1.855 Kg ha⁻¹ (CONAB, 2014).

Embora o país seja um dos maiores produtores de feijão do mundo, a produtividade vem sendo prejudicada por inúmeros fatores, como a incidência de pragas e doenças,

deficiências nutricionais, e períodos de estiagem (SCHWARTZ e PASTOR-CORRALES, 2005). Dentre estes fatores, destaca-se a ocorrência de doenças, sendo a antracnose uma das enfermidades de maior importância da cultura.

Como medida de controle eficiente e econômica temos a utilização de cultivares resistentes, entretanto, o *C. lindemuthianum* apresenta uma alta variabilidade e existem relatos de sua constante coevolução com o feijão comum (CHIORATO et al., 2007), limitando a utilização deste recurso. Devido a isso, o melhoramento busca constantemente a identificação de novos genes e alelos que conferem a resistência ao patógeno.

2.3. Antracnose

2.3.1. Agente causal e sintomas

A antracnose, uma das doenças de maior relevância na cultura do feijão comum (*Phaseolus vulgaris*), tem como agente causal o fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magn.) Briosi e Cavara, em sua fase anamórfica. Nesta fase, o fungo é classificado como pertencente à ordem Melanconiales e família Melanconiaceae, sua fase perfeita ou teleomórfica corresponde ao ascomiceto *Glomerella cingulata* f sp. *phaseoli* (SUTTON, 1992; KIMATI et al., 1997)

O *C. lindemuthianum* produz micélio de coloração hialina a negra (WALKER, 1959), septado e ramificado. Na fase assexuada há a produção de conídios, que são unicelulares, oblongos com ambas as extremidades arredondadas, de coloração hialina e com tamanho variável de 11 µm a 20 µm por 2,5 a 5,5 µm. Formados no interior de acérvulos, os conidióforos são eretos e ramificados, também hialinos. Em condições ambientais favoráveis para o desenvolvimento do fungo, há a formação de uma massa de coloração rosada ou salmão, que corresponde aos conidióforos e conídios do *C. lindemuthianum* (CHAVES, 1980). Nos meios de cultura, pode ocorrer a formação de setas, estruturas de coloração marrom, rígidas e pontiagudas.

A antracnose é uma doença cosmopolita; sua ocorrência é favorecida por temperaturas amenas, de 18 a 24°C, alta umidade relativa do ar e chuvas moderadas em intervalos frequentes. Esta doença está presente nas principais épocas de cultivo do feijão, é mais severa quando detectada no início do plantio, e as perdas podem chegar a 100% (ZAUMEYER e THOMAS,

1957; PASTOR-CORRALES, 1995; KIMATI et al., 1997; VIEIRA et al., 2006; SINGH e SCHWARTZ, 2010; OBLESSUC et al., 2012).

A transmissão da doença é realizada a curtas e longas distâncias. No primeiro caso, a disseminação dos esporos do patógeno é favorecida pela ocorrência de chuvas acompanhadas de vento, respingos de água de chuva e irrigação. Já no segundo caso, como o patógeno é capaz de sobreviver no interior de sementes, o transporte de material contaminado contribui para a transmissão da doença a outras áreas, mesmo aquelas situadas a longas distâncias (KIMATI et al., 1997; VIEIRA et al., 2006).

Os sintomas da antracnose podem ser visualizados em todos os estádios de desenvolvimento da planta e em qualquer órgão da parte aérea. Segundo Vieira et al. (2006), além de diminuir drasticamente a produtividade, a doença também deprecia a qualidade dos grãos e vagens, tornando-os impróprios para o consumo, reduzindo o valor comercial dos mesmos.

Após a infecção, segundo Kimati et al. (1997), em ambiente favorável, os conídios germinam de seis a nove horas, logo depois do contato com o hospedeiro e é possível observar o aparecimento de sintomas a partir do sexto dia após a infecção. Nas plântulas, em decorrência da transmissão da antracnose pelas sementes, os sintomas podem ser observados nos cotilédones, na forma de lesões marrom-escuras ou negras. No caule e pecíolo, normalmente as lesões são alongadas, em forma de elipse, deprimidas e escuras, e podem se aprofundar no tecido infectado quando existirem condições favoráveis. Nas folhas, os sintomas típicos da antracnose são as lesões necróticas, de coloração marrom-escura localizadas nas nervuras da face abaxial das folhas. Esporadicamente, os sintomas podem ser visualizados na face superior das folhas; neste caso, as lesões surgem como uma região clorótica, desenvolvendo-se ao lado das manchas necróticas. Nos casos mais severos, ocorre a necrose do tecido foliar.

Nas vagens, o sintoma é bem característico e as lesões que aparecem são circulares e deprimidas. Inicialmente, apresentam coloração marrom-clara, evoluindo posteriormente para tons mais escuros e bordas salientes, com o centro claro, ou rosado quando ocorre a formação de uma massa, decorrente da esporulação do fungo. Com o progresso da doença, as vagens podem murchar e secar. As sementes infectadas pelo *C. lindemuthianum* apresentam-se descoloridas e com lesões levemente deprimidas, de coloração marrom, e de tamanhos variáveis (KIMATI et al., 1997; VIEIRA et al., 2006). Dentre as medidas de controle destacam-se as aplicações de fungicidas e a utilização de sementes sadias ou tratadas. Entretanto, uma

estratégia que se mostra eficaz e econômica é a utilização de cultivares resistentes, pois reduz o consumo de insumos agrícolas, assim como traz menos riscos ao agricultor e minimiza danos ao ambiente (ZAUMEYER e THOMAS, 1957; SINGH et al., 1991; MAHUKU et al., 2002; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2013). Tal procedimento é dificultado pela ampla variabilidade patogênica do *C. lindemuthianum*, sendo assim, a identificação de raças novas é fundamental para o progresso das pesquisas nos programas de melhoramento genético (PASTOR-CORRALES, 1992; MAHUKU et al., 2002; MENDÉZ-VIGO et al., 2005; GENCHEV et al., 2010)

2.3.2. Variabilidade patogênica do *Colletotrichum lindemuthianum*

Zaumeyer e Thomas (1957) relatam algumas formas eficazes para o controle da antracnose e dentre elas incluem: o tratamento químico, a utilização de cultivares resistentes, o uso de sementes livres de contaminantes, rotação de culturas e eliminação de restos culturais. Dentre essas opções, a utilização de cultivares resistentes pode ser caracterizada como o método mais eficaz e econômico para o controle da doença.

Apesar das cultivares resistentes contribuírem para uma menor utilização de insumos agrícolas e, conseqüentemente, para a redução de danos ambientais e do custo de produção, este método de controle é restringido pela ampla variabilidade genética do fungo *C. lindemuthianum*, o que resulta nas contínuas quebras de resistência das cultivares comerciais de feijão comum (MAHUKU e RIASCOS, 2004).

Os estudos de variabilidade genética de *C. lindemuthianum* iniciaram com Barrus, em 1918, nos Estados Unidos. Em seu trabalho, observou a existência de cultivares resistentes e suscetíveis a antracnose, constatando posteriormente que o fungo causador desta doença apresentava variabilidade patogênica. Assim, foi possível caracterizar os primeiros isolados em duas raças fisiológicas distintas, as quais foram denominadas de Alfa e Beta.

Em 1923, Burkholder descreveu a terceira raça, que foi nomeada Gama, a fim de continuar a nomenclatura que utilizava letras gregas. A quarta raça caracterizada foi descoberta por Andrus e Wade (1942), na Carolina do Norte e foi denominada raça Delta.

Estudos de variabilidade genética de *C. lindemuthianum* também foram conduzidos em outros continentes, por exemplo, na França, Blondet em 1963, identificou a raça Épsilon. Fouilloux (1975), utilizando um isolado de origem brasileira encontrou uma nova raça que

denominou Alfa-Brasil. Hubbeling, no ano seguinte, estudou um mutante da raça Alfa (Alfa-5N) que foi nomeado posteriormente de Lambda. Schnock et al. (1975) relatou uma nova estirpe do fungo denominada Ebnet, que, subsequentemente, foi renomeada como raça Kapa.

No México, Yerkes Junior e Ortiz (1956), relataram a ocorrência das raças dos Grupos Mexicanos I, II e III, além de outras dez raças locais, nomeadas de MA-1 a MA-6, pertencentes ao Grupo Mexicano I; MA-7, pertencente ao Grupo Mexicano II; e MA-8 a MA-10, pertencentes ao Grupo Mexicano III. Posteriormente, Yerkes Junior (1958) relatou a existência das raças MA-11, MA-12 e MA-13.

No Brasil, os primeiros estudos relataram a ocorrência de *C. lindemuthianum*, que foram realizados por Kimati (1966), em São Paulo, onde foi constatada a presença das raças Alfa, Delta e Grupo Mexicano II. Outras pesquisas, realizadas a partir de isolados do Rio Grande do Sul, descreveram a ocorrência das raças Alfa e Beta (AUGUSTIN e COSTA, 1971).

No Paraná, Araújo iniciou os estudos de identificação de raças de *C. lindemuthianum* no ano de 1973, quando demonstrou a ocorrência da raça Alfa no estado. Na mesma época, outros pesquisadores realizavam pesquisas similares nos diferentes estados brasileiros. Oliveira et al. (1973), no Rio Grande do Sul, identificou um novo grupo de raças, denominado Grupo Brasileiro I, enquanto que, em Minas Gerais, os estudos eram conduzidos por Oliari et al. (1973) e em São Paulo por Paradela Filho e Pompeu (1975).

Menezes (1985), estudando 201 isolados provenientes de 16 estados brasileiros, identificou nove raças: Alfa, Delta, Épsilon, Eta, Mu, Teta, Lambda, Capa e Zeta. Em um estudo posterior, Paradela Filho et al. (1991), a partir de 112 isolados, identificaram 17 raças fisiológicas de *C. lindemuthianum*, das quais BA-1 e BA-2 (Grupo Alfa), BA-4 (Grupo Brasileiro) e BA-9 (Grupo Mexicano I) já eram conhecidas, enquanto as demais raças foram descritas pela primeira vez. Foram identificadas cinco raças do Grupo Alfa (Alfa-4, Alfa-5, Alfa-6, Alfa-7 e Alfa-8), cinco do Grupo Brasileiro (BA-11, BA-12, BA-13, BA-14 e BA-15), duas do Grupo Mexicano I e uma do Grupo Delta.

Através destes dados, sabe-se que inúmeras pesquisas têm sido realizadas no mundo, para identificar as raças predominantes e a distribuição de raças específicas nos diferentes países (BARRUS, 1911; 1918; BURKHOLDER, 1923; ANDRUS e WADE, 1942; YERKES JUNIOR e ORTIZ, 1956; BLONDET, 1963; KIMATI, 1966; AUGUSTIN e COSTA, 1971; OLIARI et al., 1973; OLIVEIRA et al., 1973; FOUILLOUX, 1975; PARADELA FILHO e POMPEU, 1975; SCHNOCK, 1975; MENEZES, 1985; PARADELA FILHO et al., 1991;

BALARDIN et al., 1997; MAHUKU e RIASCOS, 2004; NUNES et al., 2013). Os resultados indicam que há uma alta variabilidade patogênica de *C. lindemuthianum* em todos os continentes.

Em decorrência desses diferentes estudos, em diversas regiões, houve uma necessidade de padronizar a identificação e a denominação das raças, para que houvesse uma facilidade maior na troca de informações entre os pesquisadores em nível mundial (PASTOR-CORRALES, 1991; RAVA et al., 1993; KELLY et al., 1994; PASTOR-CORRALES, 1995; SICARD et al., 1997; GONZÁLEZ et al., 1998; MESQUITA et al., 1998; BALARDIN e KELLY, 1998).

Sendo assim, Pastor-Corrales (1991) propôs a utilização de cultivares diferenciadoras pré-estabelecidas, ordenadas por meio do sistema binário de Habgood (1970), a fim de padronizar a nomenclatura das raças. De acordo com este modelo, cada cultivar diferenciadora recebeu um valor numérico representado por “ 2^{n-1} ”, sendo “2” o número de classes fenotípicas (resistente ou suscetível), e “n” representa a ordem das cultivares diferenciadoras. As raças seriam, então, denominadas de acordo com a soma dos valores binários (2^{n-1}) das cultivares suscetíveis, como se pode observar na Tabela 1.

Tabela 1. Cultivares diferenciadoras utilizadas na classificação de *C. lindemuthianum* em feijão comum, utilizando o sistema binário proposto por HABGOOD (1970)

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

Até o momento, foram descritas cerca de 247 raças de *C. lindemuthianum* no mundo (BALARDIN et al., 1997; MAHUKU e RIASCOS, 2004; NUNES et al., 2013). Somente no Brasil, existem relatos da presença de 73 raças (RAVA et al., 1994; ANDRADE et al., 1999; THOMAZELLA et al., 2002; ALZATE-MARIN e SARTORATO, 2004; DAMASCENO e SILVA et al., 2007; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2008; SANSIGOLO et al., 2008), sendo que as raças 65, 73, 81 são as mais frequentes no País (RAVA et al., 1994; BALARDIN et al., 1997; TALAMINI et al., 2004; TALAMINI et al., 2006; DAMASCENO E SILVA et al., 2007). Por meio dessas pesquisas, pode-se verificar que existe uma ampla variabilidade patogênica dentro da espécie *C. lindemuthianum*. Sabendo que a existência de muitas raças do patógeno representa um grande obstáculo para o controle da doença, faz-se necessário identificar novas fontes de resistência, bem como novos genes e/ou alelos de resistência.

2.4. Fontes de resistência

Inúmeras pesquisas vêm sendo realizadas para verificar a existência de genes que conferem resistência à antracnose do feijão comum, já que esta é a estratégia mais eficaz e econômica para o controle da doença (TU, 1983; MAHUKU et al., 2002), uma vez que o *C. lindemuthianum* possui ampla variabilidade patogênica.

Até o momento, foram caracterizados 20 genes de resistência à antracnose do feijão comum (Tabela 2). Os genes e seus alelos foram denominados: *Co-1* (McROSTIE, 1919), *Co-1²* (MELOTTO e KELLY, 2000), *Co-1³* (MELOTTO e KELLY, 2000), *Co-1⁴* (ALZATE-MARIN et al., 2003a), *Co-1⁵* (GONÇALVES-VIDIGAL e KELLY, 2006), *Co-2* (MASTENBROEK, 1960), *Co-3* (BANNEROT et al., 1971), *Co-3²* (FOUILLOUX, 1976, 1979), *Co-3³* (GEFFROY et al., 1999; RODRÍGUES-SUÁREZ et al., 2004; MÉNDEZ-VIGO et al., 2005; ALZATE-MARIN et al., 2007); *Co-3⁴* (ALZATE-MARIN et al., 2003b; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2013) *Co-3⁵* (PASTOR-CORRALES, et al., 1994; YOUNG et al., 1998; SOUSA et al., 2014); *Co-4* (FOUILLOUX, 1976; 1979); *Co-4²* (YOUNG et al., 1998); *Co-4³* (ALZATE-MARIN et al., 2007), *Co-5* (YOUNG et al., 1998; ALZATE-MARIN et al., 2007), *Co-5²* (YOUNG e KELLY, 1996; VALLEJO e KELLY, 2009), *Co-6* (SCHWARTZ et al., 1982; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2001; KELLY e YOUNG, 1996), *Co-7* (renomeado *Co-3⁵*, PASTOR-CORRALES et al., 1994; YOUNG et al., 1998, SOUSA et al., 2014), *co-8* (ALZATE-MARIN et al., 1997), *Co-9* (renomeado *Co-3³*, GEFFROY et al.,

1999; MENDÉZ-VIGO et al., 2005; ALZATE-MARIN et al., 2007), *Co-10* (renomeado de *Co-3*⁴, ALZATE-MARIN et al. 2003b; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2013); *Co-11* (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2007), *Co-12* (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2008), *Co-13* (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2009, LACANALLO e GONÇALVES-VIDIGAL, 2015), *Co-14* (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2012), *Co-15* (GONÇALVES et al., 2010), *Co-16* (COELHO et al., 2013, COIMBRA-GONÇALVES et al., 2016), *Co-17* (TRABANCO et al., 2015), *Co-u* (GEFFROY et al., 2008), *Co-v* (GEFFROY, 1997) e *Co-x*, *Co-w*, *Co-y* e *Co-z* (GEFFROY et al., 1999; GEFFROY et al., 2008; RICHARD et al., 2014).

O primeiro gene de resistência à antracnose do feijão comum foi descoberto por Burkholder, em 1918. Este gene dominante “A”, que confere resistência à raça alfa, foi identificado primeiramente na cultivar Wells Red Kidney. Atualmente, sabe-se que também foi encontrado na cultivar Michigan Dark Red Kidney, por McRostie, em 1919, e recebe o nome de *Co-1*. Formas alélicas deste mesmo gene estão presentes nas cultivares Kaboon e Perry Marrow (MELOTTO e KELLY, 2000), sendo denominados de *Co-1*² e *Co-1*³, respectivamente. Já a forma alélica *Co-1*⁴ foi identificada por Alzate-Marin et al. (2003a) e está presente na cultivar AND 277, enquanto que o *Co-1*⁵, identificado por Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006) é encontrado na cultivar Widusa. Outro gene presente em Michigan Dark Red Kidney, não nomeado, foi relatado por Campa et al. (2009), e confere resistência às raças 449 e 1545 de *C. lindemuthianum*.

O segundo gene foi caracterizado por Mastenbroek (1960), na cultivar Cornell 49-242. Esta cultivar venezuelana possuía o gene dominante Mesoamericano denominado “Are”, que conferia resistência a todas as raças de *C. lindemuthianum* conhecidas na época do estudo (Alfa, Beta, Gama e Delta). Alguns anos depois, Menezes e Dianese (1988), descobriram que este gene também conferia resistência às raças Épsilon, Zeta, Eta, Teta, Lambda e Mu. Este gene, posteriormente, foi denominado de *Co-2* e foi amplamente utilizado nos programas de melhoramento genético.

O terceiro gene *Co-3*, estudado anteriormente na Europa por Bannerot (1965), foi identificado na cultivar México 222 e recebeu inicialmente o nome de *Mexique 1*. Este gene mostrou ser independente dos genes *Co-1* (YOUNG e KELLY, 1997) e *Co-2* (BANNEROT et al., 1971; FOUILLOUX, 1976), os dois únicos *loci* independentes descritos na época. Três alelos pertencentes a este *locus* foram reportados, sendo estes: *Co-3*² encontrado no genótipo de México 227 (FOUILLOUX, 1979); *Co-3*³ encontrado nas cultivares BAT 93 e PI 207262

(GEFFROY et al., 1999; RODRÍGUES-SUARÉZ et al., 2004; ALZATE-MARIN et al., 2007) e *Co-3⁴* na cultivar Ouro Negro (ALZATE-MARIN et al. 2003b; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2013).

Em 1979, Fouilloux descobriu que a cultivar TO possuía um gene dominante independente dos demais genes conhecidos anteriormente, denominado como *Mexique 2*. Este gene foi posteriormente renomeado como *Co-4* e possui duas séries alélicas. A primeira é o *Co-4²* encontrado por Young et al. (1998) em SEL 1308 e presente também na cultivar G 2333, este alelo fornece uma resistência maior que o gene *Co-4*, já que é o responsável pela resistência à raça 2047, uma das raças mais virulentas já conhecidas (SILVERIO et al., 2002). O outro alelo que se conhece é o *Co-4³*, encontrado na cultivar diferenciadora PI 207262 (AWALE e KELLY, 2001; YOUNG et al., 1998; ALZATE-MARIN et al., 2002).

O quinto gene, originalmente conhecido como “*Mexique 3*”, é atualmente nomeado como *Co-5* e foi descrito pela primeira vez na cultivar diferenciadora TU (FOUILLOUX, 1976). Algum tempo depois, o mesmo gene foi identificado na cultivar diferenciadora G 2333 e nas cultivares SEL 1360 e G 2338 (FOUILLOUX, 1976; YOUNG et al., 1998, ALZATE-MARIN et al., 2007). Em 2009, um novo alelo deste gene, o *Co-5²*, foi caracterizado na cultivar G 2333, por Vallejo e Kelly, e na cultivar MSU 7-1 (SOUSA et al., 2014)

O gene *Co-6* foi previamente caracterizado na cultivar Catrachita, derivada do cruzamento entre BAT 1225 × AB 136 (YOUNG e KELLY, 1996). Também foi confirmada a presença do gene *Co-6* na cultivar AB 136 (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2001; POLETINE et al., 2000) condicionando resistência às raças 23, 31, 69 e 453 (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 1997; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2001). O símbolo *Co-6* foi utilizado em substituição ao símbolo *Q* e foi proposto em 1994, por Gonçalves-Vidigal para o gene que condicionava resistência à raça 31 em AB 136.

O gene *Co-7* foi descrito por Young et al. (1998), como sendo o terceiro gene independente para resistência à antracnose, presente na cultivar diferenciadora G 2333. O mesmo gene foi identificado na cultivar MSU 7-1 e na linhagem H1 (YOUNG et al., 1998; KELLY e VALLEJO, 2004; PEREIRA e SANTOS, 2004), porém, estudos mais recentes indicam que o gene *Co-7* é um alelo do gene *Co-3*, renomeado como *Co-3⁵* (SOUSA et al., 2014). O gene *co-8*, identificado por Alzate-Marin et al. (1997), na cultivar AB 136, é o primeiro e único gene recessivo de resistência ao *C. lindemuthianum* descrito na literatura.

O gene *Co-9* foi descrito pela primeira vez no genótipo BAT 93 por Geffroy (1997). Posteriormente, esse gene foi renomeado como *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 gene *Co-10*, descrito por Alzate-Marin et al. (2003b), confere resistência às raças 23, 64, 67, 73, 81, 83, 87, 89, 95, 102, 117, 119, 343, 453, 1033, 1545 e 1600 e está presente na cultivar Ouro Negro, anteriormente denominada Honduras 35. Atualmente, o gene é identificado como *Co-3⁴* (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2013). Outro gene, nomeado de *Co-11*, foi identificado por Gonçalves-Vidigal e colaboradores (2007) na cultivar diferenciadora Michelite.

O gene *Co-12*, caracterizado por Gonçalves-Vidigal et al. (2008), foi identificado como a segunda fonte andina de resistência à antracnose, e está presente na cultivar Jalo Vermelho.

O terceiro gene Andino, nomeado *Co-13*, foi identificado em 2009, por Gonçalves-Vidigal e colaboradores na cultivar Jalo Listras Pretas, sendo considerado o terceiro gene Andino de resistência à antracnose. Em 2015, Lacanallo e Gonçalves Vidigal identificaram o marcador molecular OV20₆₈₀ ligado ao gene *Co-13* a uma distância de 1,8cM, em fase de acoplamento, no grupo de ligação Pv03.

O gene dominante *Co-14*, que confere resistência às raças 23, 64, 65, 73 e 2047 da antracnose, foi identificado por Gonçalves-Vidigal et al. (2012) na cultivar Pitanga. Outro gene Andino foi identificado por Gonçalves et al. (2010) na cultivar Corinthiano e foi denominado de *Co-15*.

Já o gene *Co-16* é Mesoamericano, o qual foi identificado na cultivar Crioulo 159 por Coelho et al. (2013). Coimbra-Gonçalves et al. (2016), através de análises moleculares, identificaram que o marcador g2467_{900/800} está ligado em fase de acoplamento a uma distância de 4,9cM do *locus Co-16*, localizado no cromossomo Pv04. Outro gene Mesoamericano, o *Co-17* foi caracterizado e mapeado na cultivar SEL 1308 por Trabanco et al. (2015).

O gene *Co-u*, identificado por Geffroy et al. (2008), foi identificado na cultivar BAT 93. Na mesma cultivar, também foi caracterizado o gene *Co-v* (GEFFROY, 1997). Na cultivar Jalo EEP558 foram identificados quatro genes: *Co-w*, *Co-x*, *Co-y* e *Co-z*, (GEFFROY, 1997; GEFFROY et al., 2008; GEFFROY et al., 1999; RICHARD et al., 2014).

Tabela 2. Fontes de resistência genética à antracnose, seus respectivos símbolos e conjunto gênico

Fontes genéticas	Símbolos dos genes		Conjunto gênico	Referências
	Novo	Original		
MDRK	<i>Co-1</i>	A	Andino	McRostie (1919)
Kaboon	<i>Co-1²</i>		Andino	Melotto e Kelly (2000)
Perry Marrow	<i>Co-1³</i>		Andino	Melotto e Kelly (2000)
AND 277	<i>Co-1⁴</i>		Andino	Alzate-Marin et al. (2003a)
Widusa	<i>Co-1⁵</i>		Andino	Gonçalves-Vidigal et al. (2011)
				Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006)
Cornell 49-242	<i>Co-2</i>	<i>Are</i>	MA*	Mastenbroek (1960)
				Adam-Blondon et al. (1994)
				Young e Kelly (1996)
México 222	<i>Co-3</i>	<i>Mexique 1</i>	MA	Bannerot (1965)
México 227	<i>Co-3²</i>			Fouilloux (1979)
BAT 93	<i>Co-3³</i>		MA	Geffroy et al. (1999)
				Rodríguez-Suárez et al. (2004)
Ouro Negro	<i>Co-3⁴</i>	<i>Co-10</i>	MA	Alzate-Marin et al. (2003b)
TO	<i>Co-4</i>	<i>Mexique 2</i>	MA	Gonçalves-Vidigal et al. (2013)
SEL1308	<i>Co-4²</i>		MA	Fouilloux (1979)
	<i>Co-4³</i>		MA	Young et al. (1998)
PI 207262	<i>Co-3³</i>		MA	Awale e Kelly (2001)
				Young et al. (1998)
				Young e Kelly (1996)
TU	<i>Co-5</i>	<i>Mexique 3</i>	MA	Kelly e Vallejo (2004)
				Fouilloux (1979)
				Alzate-Marin et al. (2007)
	<i>Co-3⁵</i>			
G 2333	<i>Co-4²</i>		MA	Young et al. (1998)
	<i>Co-5²</i>			Sousa et al. (2014)
MSU 7-1	<i>Co-3⁵</i>	<i>Co-7</i>	MA	Young et al. (1998)
				Sousa et al. (2014)
				Gonçalves-Vidigal (1994)
				Young e Kelly (1996)
AB 136	<i>Co-6</i>	Q	MA	Young e Kelly (1997)
				Kelly et al. (2003)
				Alzate-Marin et al. (2001)
AB 136	<i>co-8</i>		MA	Alzate-Marin et al. (1997)
Michelite	<i>Co-11</i>		MA	Gonçalves-Vidigal et al. (2007)
Jalo Vermelho	<i>Co-12</i>		Andino	Gonçalves-Vidigal et al. (2008a)
Jalo Listras Pretas	<i>Co-13</i>		Andino	Gonçalves-Vidigal et al. (2009)
				Lacanallo e Gonçalves-Vidigal (2015)
Pitanga	<i>Co-14</i>		Andino	Gonçalves-Vidigal et al. (2012)
Corinthiano	<i>Co-15</i>		Andino	Gonçalves et al. (2010)
Crioulo 159	<i>Co-16</i>		MA	Coelho et al. (2013)
SEL 1308	<i>Co-17</i>		MA	Coimbra-Gonçalves et al. (2016)
				Trabanco et al. (2015)
BAT 93	<i>Co-u</i>		MA	
	<i>Co-v</i>		MA	Geffroy (1997)
	<i>Co-w</i>		Andino	
Jalo EEP558	<i>Co-x</i>		Andino	Geffroy et al. (1999)
	<i>Co-y</i>		Andino	Geffroy et al. (2008)
	<i>Co-z</i>		Andino	Richard et al. (2014)

*Mesoamericano

De todos genes citados, onze são de origem Mesoamericana (*Co-2, Co-3, Co-3², Co-3³, Co-3⁴, Co-3⁵, Co-4, Co-4², Co-4³, Co-5, Co-6, Co-8, Co-11, Co-16, Co-u e Co-v*) e nove de origem Andina (*Co-1, Co-1⁴, Co-12, Co-13, Co-14, Co-15, Co-w, Co-x, Co-y e Co-z*).

2.5. Cultivar andina Amendoim Cavalo

A cultivar Andina de feijão comum, Amendoim Cavalo, representada por BGF 114, no Banco de Germoplasma do Nupagri (Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura), é uma cultivar do estado de Santa Catarina, e foi cedida pela Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (Epagri).

Pertencente ao grupo comercial Manteigão, a cultivar Amendoim Cavalo apresenta sementes opacas, com tamanho médio de 1,3 cm de comprimento, 0,8 cm de largura e 0,5 cm de altura, e coloração vermelha escura, com listras cor de rosa. O peso médio de 100 sementes corresponde a 34,15 g (Tabela 3).

Tabela 3. Características da cultivar Andina de feijão comum Amendoim Cavalo

Características	Cultivar Amendoim Cavalo
Cor de flor	Rosa
Cor da semente	Vinho com manchas rosadas
Brilho da semente	Intermediário
Cor de vagem	Verde
Hábito de crescimento	Indeterminado, tipo IV
Época de florescimento	30 a 35 dias após o plantio
Peso médio de 100 sementes	34,15g
Resistência	7, 65, 73, 89 e 2047

O feijão Amendoim Cavalo possui hábito de crescimento indeterminado, trepador, do tipo IV. As vagens em maturação apresentam coloração verde e o início do florescimento ocorre de 30 a 35 dias após o plantio, com um ciclo de 81 dias. Através de inoculações, comprovou-se que a cultivar estudada apresenta resistência às raças 2, 7, 65, 73, 89 e 2047 de *C. lindemuthianum*.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Local do experimento

Os experimentos foram realizados no Laboratório de Melhoramento de Feijão Comum e de Biologia Molecular e casa de vegetação do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (NUPAGRI), pertencente à Universidade Estadual de Maringá (UEM), no período de março de 2012 a novembro de 2013.

3.2. Material vegetal

Com o objetivo de caracterizar os genes de resistência ao *C. lindemuthianum* presentes em Amendoim Cavalo, foram utilizadas populações segregantes F₂ e famílias F_{2:3} obtidas dos cruzamentos de Amendoim Cavalo com nove diferenciadoras propostas por Pastor-Corrales et al. (1995): Michelite, Michigan Dark Red Kidney (MDRK), Cornell 49-242, México 222, PI 207262, TO, TU, AB 136, G 2333.

Além dos cruzamentos com as cultivares diferenciadoras, foram realizados cruzamentos com outras cultivares que apresentam genes de resistência ao *C. lindemuthianum* já identificados: Ouro Negro, Jalo Vermelho, Jalo Listras Pretas, Pitanga, Corinthiano, Crioulo 159, Paloma, Jalo Pintado 2 e Perla.

As sementes utilizadas foram obtidas no Banco de Germoplasma do Feijão do Nupagri, Departamento de Agronomia da Universidade Estadual de Maringá e foram escolhidas por possuírem genes de resistência ao *C. lindemuthianum*, sendo significativamente importantes para os programas de melhoramento genético do feijão.

3.3. Obtenção de populações segregantes

Para a realização dos cruzamentos, as sementes das cultivares e das diferenciadoras foram semeadas em vasos de polietileno com capacidade de 5dm³, contendo substrato à base de turfa previamente esterilizado e adubado com fertilizantes à base de NPK. Com a finalidade de manter o solo próximo à sua capacidade de campo, as plantas foram irrigadas diariamente.

Foram realizadas adubações nitrogenadas via líquida na ocasião da emergência e adubação potássica antes do florescimento, com o objetivo de favorecer o desenvolvimento de plantas. Utilizou-se sulfato de amônio (50g de sulfato de amônio, 2 L de água⁻¹), aplicando-se 250mg de N em 50 mL de água vaso⁻¹ e cloreto de potássio (14g K₂O, 2 L de água⁻¹).

Os cruzamentos foram realizados durante o período de floração, principalmente no período da manhã (07 às 08h30min) e final da tarde (16 às 18h30min), com a utilização de pinças esterilizadas e identificando sempre quais os parentais dos cruzamentos, sendo que a cultivar Amendoim Cavalo foi tanto utilizada como genitor masculino, como feminino.

A partir dos cruzamentos, foram obtidas as populações F₁. As sementes híbridas foram semeadas e, por meio de autofecundação, geraram as famílias F₂, que posteriormente, foram inoculadas com as raças do *C. lindemuthianum*.

3.4. Raças fisiológicas do *Colletotrichum lindemuthianum*

Neste trabalho, foram utilizadas as raças fisiológicas 2, 65, 73 e 2047 de *C. lindemuthianum*, cujos inóculos foram obtidos da micoteca pertencente ao Nupagri.

A raça 2 foi utilizada na inoculação da população F₂ do cruzamento entre as cultivares resistentes Amendoim Cavalo × Michelite. Já a raça 65 foi utilizada nos cruzamentos entre Amendoim Cavalo × Cornell 49-242, Amendoim Cavalo × PI 207262, Amendoim Cavalo × TO, Amendoim Cavalo × TU, Amendoim Cavalo × AB 136 e Amendoim Cavalo × Jalo Vermelho, sendo que estas cultivares são resistentes à raça 65.

A raça 73 foi inoculada no cruzamento entre a cultivar resistente Amendoim Cavalo com México 222, sendo esta suscetível a tal raça. Além desta população, a mesma raça foi utilizada na inoculação dos cruzamentos entre as cultivares resistentes Amendoim Cavalo × Michigan Dark Red Kidney, Amendoim Cavalo × Jalo Listras Pretas e Amendoim Cavalo × Ouro Negro. Já a raça 2047 foi utilizada nos cruzamentos entre Amendoim Cavalo × G 2333, Amendoim Cavalo × Corinthiano, Amendoim Cavalo × Crioulo 159 e Amendoim Cavalo × Pitanga, Amendoim Cavalo × Perla, Amendoim Cavalo × Paloma e Amendoim Cavalo × Jalo Pintado 2, sendo todas resistentes a raça.

Por meio dos testes de alelismo, com ambas as cultivares resistentes e do teste de herança, onde o cruzamento apresenta reação de resistência e suscetibilidade entre as cultivares, foi possível comprovar a veracidade dos dados coletados.

3.5. Teste de herança da resistência

Os testes de herança da resistência foram realizados utilizando as raças 73, inoculada na geração F₂ do cruzamento entre Amendoim Cavalo × México 222, e a raça 2047 nfoi inoculada na geração F₂ derivada do cruzamento Amendoim Cavalo × PI 207262, onde a cultivar Amendoim Cavalo apresenta reações de resistência aos patótipos, enquanto que as cultivares México 222 e PI 207262 apresentam reações de suscetibilidade às raças 73 e 2047, respectivamente. Estes testes objetivaram identificar a quantidade de genes atuantes na reação de resistência da cultivar Amendoim Cavalo às raças 73 e 2047 de *C. lindemuthianum*.

3.6. Teste de alelismo

O teste de alelismo foi conduzido naqueles cruzamentos (R × R) em que ambas as cultivares apresentavam reação de resistência às raças 2, 65, 73 e 2047 (Tabela 4). Por meio deste teste, avaliou-se a independência do gene presente na cultivar Amendoim Cavalo dos demais genes previamente caracterizados.

Tabela 4. Cruzamentos entre cultivares para utilização no teste de alelismo e seus respectivos comportamentos às raças de *C. lindemuthianum*

Cruzamentos	Reação	Raça
Amendoim Cavalo × Michelite	R × R	2
Amendoim Cavalo × Cornell 49-242	R × R	65
Amendoim Cavalo × PI 207262	R × R	65
Amendoim Cavalo × TO	R × R	65
Amendoim Cavalo × TU	R × R	65
Amendoim Cavalo × AB 136	R × R	65
Amendoim Cavalo × Jalo Vermelho	R × R	65
Amendoim Cavalo × MDRK	R × R	73
Amendoim Cavalo × Jalo Listras Pretas	R × R	73
Amendoim Cavalo × Ouro Negro	R × R	73
Amendoim Cavalo × G 2333	R × R	2047
Amendoim Cavalo × Corinthiano	R × R	2047
Amendoim Cavalo × Crioulo 159	R × R	2047
Amendoim Cavalo × Pitanga	R × R	2047
Amendoim Cavalo × Perla	R × R	2047
Amendoim Cavalo × Jalo Pintado 2	R × R	2047
Amendoim Cavalo × Paloma	R × R	2047

3.7. Avaliação da suscetibilidade e resistência

3.7.1. Obtenção das populações segregantes

As sementes F₂, obtidas das autofecundações das sementes da geração F₁, foram semeadas em bandejas plásticas contendo substrato à base de turfa. Foram semeadas aproximadamente 100 sementes de cada cruzamento para a realização dos testes, exceto do cruzamento Amendoim Cavalo × G 2333, onde foram utilizadas 254 sementes.

As bandejas foram mantidas sob o ambiente da casa de vegetação até a total expansão do primeiro trifólio. Posteriormente, as plantas foram aclimatadas por 1 hora em ambiente com temperatura e iluminação controladas e, em seguida, foi realizada a inoculação.

3.7.2. Preparo do inóculo

Segundo a metodologia proposta por Cárdenas et al. (1964), o inóculo foi obtido através da repicagem dos fungos para as vagens parcialmente imersas em meio ágar-água, contidas em tubos de ensaio, previamente esterilizadas na autoclave por duas vezes de 20 minutos a 120°C.

Após a repicagem do patógeno, em câmara de fluxo laminar devidamente esterilizado, as vagens passaram por um período de incubação de 14 dias aproximadamente, em BOD (Biochemical Oxygen Demand) a 20°C.

3.7.3. Inoculação

Logo após o período de incubação, necessário para o pleno desenvolvimento do fungo, as vagens foram retiradas dos tubos de ensaio com o auxílio de uma pinça esterilizada e foram transferidas para um bécker com água destilada autoclavada. Essa mistura foi filtrada com uma dupla camada de gaze, dando origem a uma suspensão de esporos. Para cada raça de *C. lindemuthianum*, foram realizadas cinco contagens com o auxílio da Câmara de Neubauer-Preciss ou hematocitômetro. Após a contagem, a suspensão de esporos foi ajustada para a concentração de $1,2 \times 10^6$ esporos mL⁻¹ de água destilada esterilizada. Para cada 100 mL de

solução obtida, adicionou-se uma gota de Tween 20, com o objetivo de auxiliar na fixação da solução nas folhas durante o processo de inoculação.

A inoculação das plantas com a suspensão de esporos foi realizada por meio da utilização de um compressor elétrico de ar tipo De Vilbiss, número 15, a partir da adaptação do método proposto por Cárdenas et al. (1964).

As plantas inoculadas foram mantidas na câmara de nevoeiro por 72 horas, a uma temperatura de $20 \pm 2^\circ\text{C}$, controlando-se a luminosidade (12 horas de iluminação de 680 lux / 12 horas de escuro) e com aproximadamente 100% de umidade relativa. Após o período de incubação, as bandejas de plantas foram transferidas para mesas, em um ambiente com temperatura de $22 \pm 2^\circ\text{C}$, sob luz artificial, onde permaneceram até que as avaliações fossem realizadas.

3.7.4. Método de avaliação dos sintomas induzidos por *C. lindemuthianum*

As avaliações visuais dos sintomas foram realizados no sétimo e décimo dia após a inoculação, utilizando-se a escala proposta por Pastor-Corrales et al. (1995). As notas foram atribuídas de acordo com a severidade da doença nas primeiras folhas trifolioladas, cujos valores podem variar de 1 a 9 em plantas individuais. Plantas que não apresentavam sintomas ou com poucas lesões nas nervuras, principal e secundárias, receberam notas de 1 a 3 e foram consideradas resistentes e, aquelas que apresentaram notas de 4 a 9, foram consideradas suscetíveis.

3.8. Análise estatística dos dados

A partir dos dados obtidos pelas segregações mendelianas, utilizando os fenótipos resistentes e suscetíveis, a análise genético-estatística foi realizada por meio do teste qui-quadrado, com o auxílio do Programa Genes (Cruz, 2013).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Teste de herança da resistência

Os resultados do teste de herança, com a segregação das populações F₂, obtidas dos cruzamentos entre Amendoim Cavallo × México 222 e Amendoim Cavallo × PI 207262, assim como os resultados dos testes de qui-quadrado, estão presentes na Tabela 5.

Neste estudo foi observado que a segregação da população F₂ do cruzamento entre Amendoim Cavallo × México 222 ($\chi^2 = 2,299$; $p = 0,129$) ajustou-se à proporção 3R:1S, demonstrando que a resistência à raça 73 de *C. lindemuthianum* é conferida por um único gene dominante presente em Amendoim Cavallo.

Tabela 5. Teste de herança da resistência entre Amendoim Cavallo × México 222 e Amendoim Cavallo × PI 207262

Cruzamentos	Proporção Observada		Proporção Esperada	χ^2	P Valor
	R ^a	S ^b	R:S		
AC* × México 222	80	18	3:1	2,299	0,129
AC × PI 207262	87	31	3:1	0,102	0,749

*AC: Amendoim Cavallo; ^a=Resistente; ^b=Suscetível

A cultivar mesoamericana México 222 apresenta o gene *Co-3* (BANNEROT, 1965); no entanto, este gene não atua no mecanismo de resistência à raça 73, uma vez que a cultivar México 222 é suscetível a esta raça fisiológica de *C. lindemuthianum*. Sendo assim, os resultados indicam que, neste cruzamento, a resistência à raça 73 é conferida por um único gene dominante presente na cultivar Amendoim Cavallo.

Resultados similares, utilizando a mesma raça de *C. lindemuthianum* foram observados por Frias et al. (2013), inoculando a população F₂ do cruzamento entre Jalo Pintado 2 × Cornell 49-242 e observaram uma segregação que se ajustou à razão de 3R:1S. Gonçalves-Vidigal e Kelly (2006) também observaram a mesma proporção, quando inocularam com a raça 73 a população F₂ proveniente do cruzamento entre Widusa × Cornell 49-242.

A inoculação com a raça 2047 na geração F₂ do cruzamento entre Amendoim Cavallo × PI 207262 ($\chi^2 = 0,102$; $p = 0,749$) propiciou uma segregação que se ajustou à razão 3R:1S,

indicando a presença de um único gene dominante controlando a resistência à raça 2047 neste cruzamento. A cultivar PI 207262 apresenta os genes *Co-4³* (ARRUDA et al., 2000) e *Co-9* (GEFFROY et al., 1999) renomeado como *Co-3³*, mas os mesmos não atuam no processo de resistência à raça 2047, já que esta cultivar é suscetível à raça utilizada. Portanto, pode-se concluir que este gene dominante está presente na cultivar Amendoim Cavallo.

Os estudos com as raças 73 e 2047 são de extrema importância para os programas de melhoramento, já que a primeira é uma das raças mais frequentes no Brasil (THOMAZELLA et al., 2002) e a segunda é considerada a raça de *C. lindemuthianum* mais virulenta, apesar de ainda não ter sido encontrada no País.

Os resultados dos testes de qui-quadrado comprovaram a hipótese da presença de um único gene dominante presente na cultivar Amendoim Cavallo.

4.2. Teste de alelismo

A Tabela 6 apresenta os resultados das segregações das populações F₂ obtidos dos cruzamentos (R × R) nos testes de alelismo. Pode-se observar que os testes de alelismo realizados nas gerações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavallo e as cultivares Michigan Dark Red Kidney, Cornell 49-242, PI 207262, TO, TU, AB 136, G 2333, Ouro Negro, Michelite, Jalo Vermelho, Jalo Listras Pretas, Pitanga, Corinthiano, Crioulo 159, Paloma, Perla e Jalo Pintado 2, ajustaram-se à uma razão de 15R:1S, indicando a ação de dois genes dominantes para a resistência à antracnose, estando um, presente em cada uma das cultivares citadas e, o outro, na cultivar Amendoim Cavallo.

No estudo de alelismo realizado na população F₂, do cruzamento entre Amendoim Cavallo × Michelite ($\chi^2 = 0,005$; $p = 0,941$), inoculada com a raça 2, obteve-se uma segregação de 15R:1S (Figura 1), indicando a presença de dois genes dominantes independentes, sendo um deles o *Co-11* (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2007), presente na cultivar Michelite e o outro presente em Amendoim Cavallo.

A mesma proporção de 15R:1S (Figura 2) foi obtida utilizando a raça 65 nos cruzamentos entre Amendoim Cavallo × Cornell 49-242 ($\chi^2 = 0,028$; $p = 0,867$), indicando a ação de dois genes dominantes. Neste caso, tem-se que o gene presente em Amendoim Cavallo é independente do gene *Co-2* (MASTENBROEK, 1960) presente em Cornell 49-242. Ainda utilizando a raça 65, obteve-se a razão de 15R:1S (Figura 2) nos cruzamentos entre Amendoim

Cavalo × PI 207262 ($\chi^2 = 0$; $p = 1$) e, apesar da cultivar PI 207262 apresentar dois alelos de resistência à antracnose, sendo eles, *Co-4³* e *Co-3³*, apenas o alelo *Co-4³* (ALZATE-MARÍN et al., 2007) atua no processo de resistência à raça 65; sendo assim, justifica-se a razão de 15R:1S encontrada neste teste.

Tabela 6. Testes de alelismo para caracterização da resistência genética à antracnose em Amendoim Cavalo. Reação das populações F₂, proporções observadas e esperadas de plantas resistentes e suscetíveis à inoculação com diferentes raças de *C. lindemuthianum*

Cruzamentos	Raça	Gene de resistência	Proporção Observada		Proporção esperada	χ^2	P Valor
			R ^a	S ^b			
AC × Michelite	2	<i>Co-11</i>	102	7	15:1	0,005	0,941
AC × Cornell 49-242	65	<i>Co-2</i>	81	5	15:1	0,028	0,867
AC × TO	65	<i>Co-4</i>	65	6	15:1	0,587	0,444
AC × PI 207262	65	<i>Co-4³</i>	105	7	15:1	0	1
AC × TU	65	<i>Co-5</i>	73	5	15:1	0,003	0,953
AC × AB 136	65	<i>Co-6</i>	106	5	15:1	0,557	0,447
AC × Jalo Vermelho	65	<i>Co-12</i>	92	6	15:1	0,003	0,958
AC × MDRK**	73	<i>Co-1</i>	53	3	15:1	0,761	0,783
AC × Ouro Negro	73	<i>Co-3⁴</i>	81	5	15:1	0,028	0,867
AC × Jalo Listras Pretas	73	<i>Co-13</i>	81	5	15:1	0,028	0,867
AC × G 2333	2047	<i>Co-4²</i>	237	17	15:1	0,085	0,771
AC × Pitanga	2047	<i>Co-14</i>	103	4	15:1	1,152	0,283
AC × Corinthiano	2047	<i>Co-15</i>	77	5	15:1	0,003	0,955
AC × Crioulo 159	2047	<i>Co-16</i>	89	7	15:1	0,178	0,673
AC × Paloma	2047	NN	109	7	15:1	0,009	0,924
AC × Perla	2047	NN	73	6	15:1	0,244	0,621
AC × Jalo Pintado 2	2047	NN	94	6	15:1	0,011	0,918

*Amendoim Cavalo; **Michigan Dark Red Kidney; ^aPlantas resistentes; ^bPlantas suscetíveis; NN: Gene não nomeado

Os resultados obtidos no teste de alelismo realizado na população F₂ de Amendoim Cavalo × TO ($\chi^2 = 0,587$; $p = 0,444$), inoculadas com a raça 65, são semelhantes aos resultados obtidos por Alzate-Marin et al. (2002), onde inocularam a população F₂ de Widusa × TO, utilizando a mesma raça, e obtiveram a mesma segregação, que corresponde a uma proporção de 15R:1S (Figura 2). Sendo assim, aceita-se a hipótese de independência do gene de resistência à raça 65 de *C. lindemuthianum* presente em Amendoim Cavalo do gene *Co-4* presente em TO.

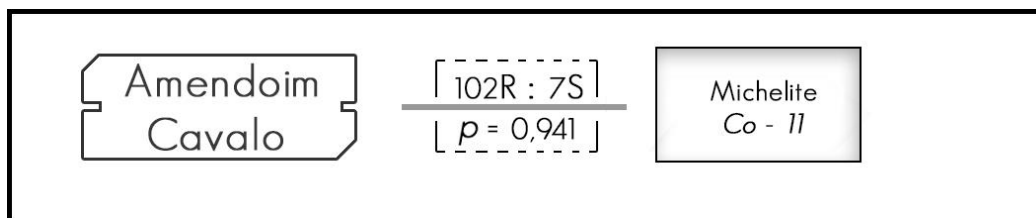


Figura 1. Teste de alelismo utilizando a raça 2 de *C. lindemuthianum* na população F₂ do cruzamento entre Amendoim Cavalo e Michelite.

Também foram testadas, com a raça 65, as populações originadas de Amendoim Cavalo \times TU ($\chi^2 = 0,003$; $p = 0,953$), Amendoim Cavalo \times AB 136 ($\chi^2 = 0,557$; $p = 0,447$) e Amendoim Cavalo \times Jalo vermelho ($\chi^2 = 0,003$; $p = 0,958$) e, como é possível observar na Tabela 6, todos os testes chegaram a uma proporção de 15R:1S (Figura 2), indicando que o gene localizado na cultivar Amendoim Cavalo é diferente de Co-5 (YOUNG et al., 1998; ALZATE-MARÍN et al., 2007), Co-6 (SCHWARTZ et al., 1982; GONÇALVES-VIDIGAL, 1994; KELLY; YOUNG, 1996) e Co-12 (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2008), respectivamente.

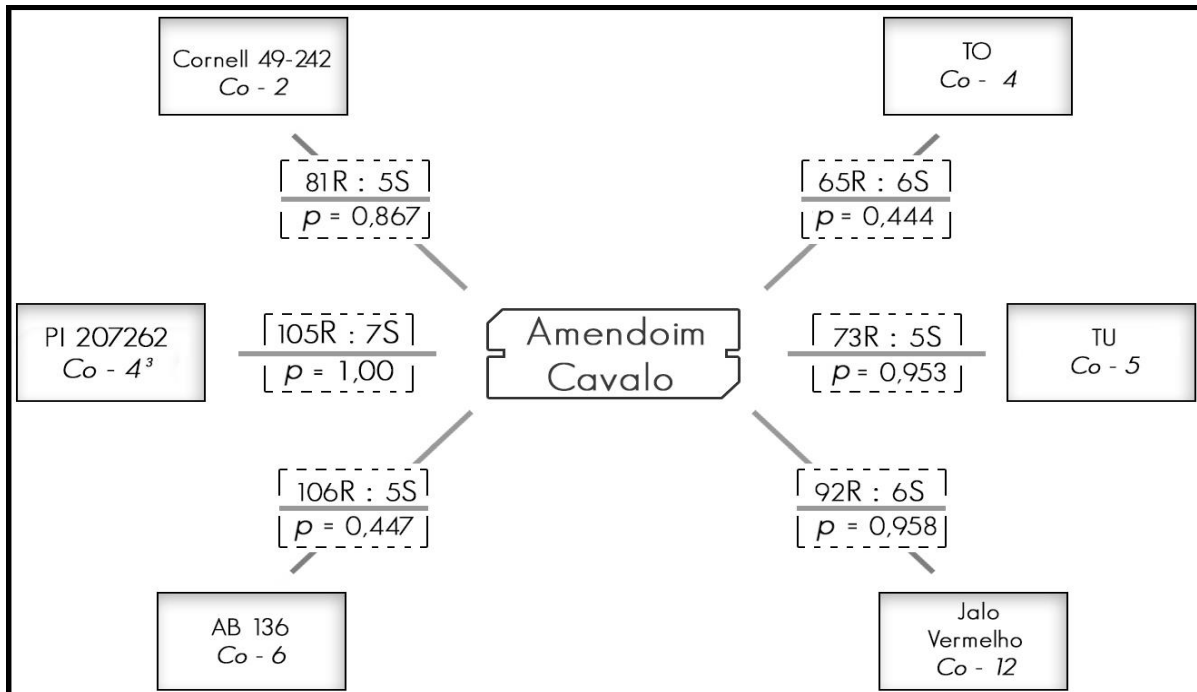


Figura 2. Teste de alelismo entre as populações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavalo e as cultivares Cornell 49-242, TO, PI 207262, TU, AB 136 e Jalo Vermelho, inoculadas com a raça 65.

Na população F₂ inoculada com a raça 73, do cruzamento entre Amendoim Cavalo × Michigan Dark Red Kidney ($\chi^2 = 0,761$; $p = 0,783$), obteve-se uma segregação na razão de 15R:1S (Figura 3); portanto, pode-se afirmar que o gene presente em Amendoim Cavalo é independente do gene *Co-1* (McROSTIE, 1919). Vale ressaltar que o gene *Co-1*, presente em Michigan Dark Red Kidney, foi o primeiro gene de origem andina a ser identificado. Uma proporção de 15R:1S também foi encontrada por Alzate-Marin et al. (2003a), utilizando a população F₂ originada do cruzamento de Ouro Negro × Michigan Dark Red Kidney, inoculada com a raça 73.

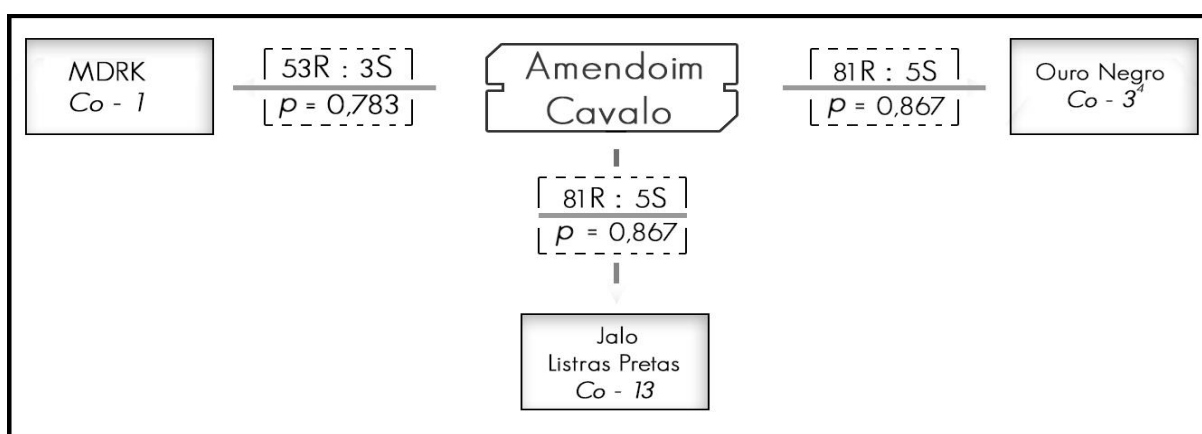


Figura 3. Teste de alelismo entre as populações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavalo e as cultivares Michigan Dark Red Kidney, Ouro Negro, Jalo Listras Pretas, inoculadas com a raça 73.

Na Figura 3, pode-se observar os resultados dos testes de alelismo, cuja proporção de 15R:1S foi encontrada nas gerações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavalo × Ouro Negro ($\chi^2 = 0,028$; $p = 0,867$) e Amendoim Cavalo × Jalo Listras Pretas ($\chi^2 = 0,028$; $p = 0,867$), utilizando a raça 73. Os resultados revelaram a independência do gene presente em Amendoim Cavalo dos genes *Co-3⁴* (ALZATE-MARIN et al., 2003b; GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2013) e *Co-13* (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2009; LACANALLO e GONÇALVES-VIDIGAL, 2015), presentes em Ouro Negro e Jalo Listras Pretas, respectivamente.

Nos testes de alelismo envolvendo a raça 2047 (Figura 4) inoculada nas populações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavalo × G 2333 ($\chi^2 = 0,085$; $p = 0,771$), Amendoim Cavalo × Pitanga ($\chi^2 = 1,152$; $p = 0,283$), Amendoim Cavalo × Corinthiano ($\chi^2 = 0,003$; $p = 0,955$) e Amendoim Cavalo × Crioulo 159 ($\chi^2 = 0,178$; $p = 0,673$), obteve-se a proporção de 15R:1S, o que demonstra a presença de dois genes dominantes de resistência à raça 2047. Dessa forma,

pode-se afirmar que o gene presente em Amendoim Cavalo é independente do alelo *Co-4²* (YOUNG et al., 1998; AWALE; KELLY, 2001) e dos genes *Co-14* (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2012), *Co-15* (GONÇALVES et al., 2010), *Co-16* (COELHO et al., 2013; COIMBRA-GONÇALVES et al., 2016).

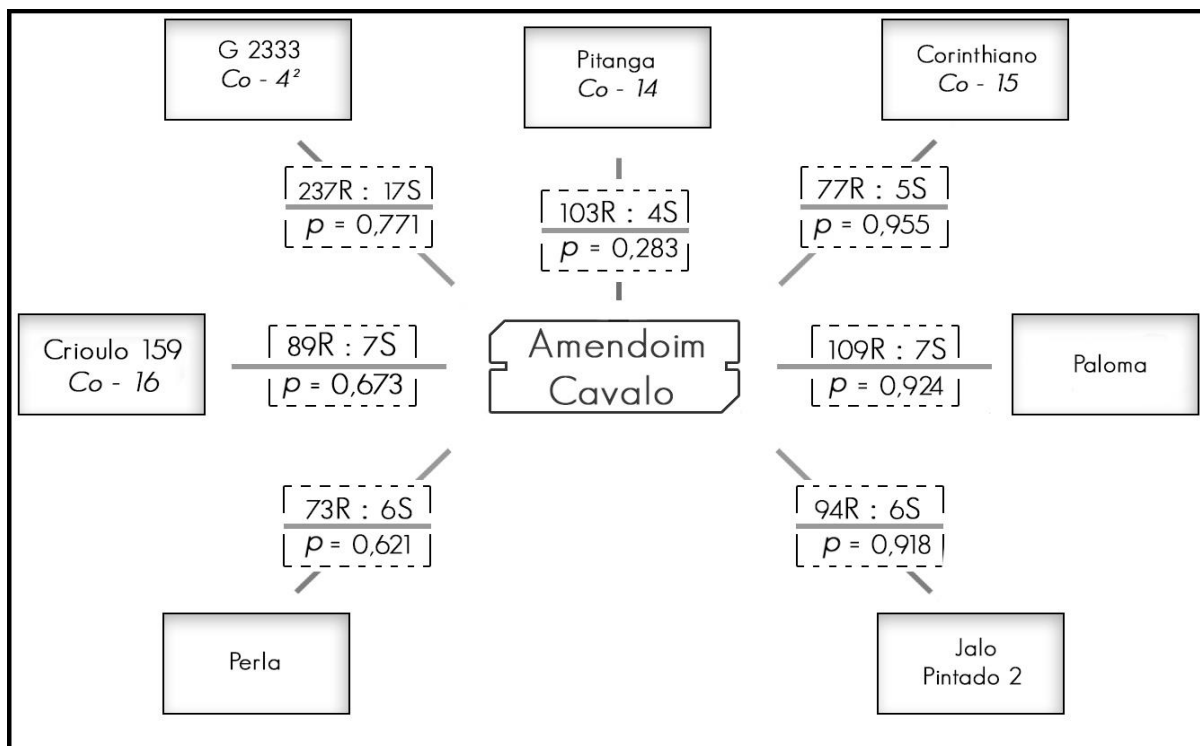


Figura 4. Teste de alélismo entre as populações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavalo e as cultivares G 2333, Pitanga, Corinthiano, Crioulo 159, Paloma, Perla e Jalo Pintado 2, inoculadas com a raça 2047.

Nas gerações F₂ dos cruzamentos entre Amendoim Cavalo × Paloma ($\chi^2 = 0,009$; $p = 0,924$), Amendoim Cavalo × Perla ($\chi^2 = 0,244$; $p = 0,621$) e Amendoim Cavalo × Jalo Pintado 2 ($\chi^2 = 0,011$; $p = 0,918$), também foram obtidas segregações que se ajustaram à razão de 15R:1S. Neste caso, as cultivares utilizadas não possuem genes identificados até o momento, porém sabe-se que possuem, pelo menos, um gene de resistência à antracnose, e pelos testes de alélismo, foi possível comprovar a independência destes genes das cultivares Paloma, Perla e Jalo Pintado 2, do gene presente em Amendoim Cavalo.

Os testes de herança revelaram que a cultivar Amendoim Cavalo possui apenas um gene dominante que confere resistência às raças 2, 65, 73 e 2047 de *C. lindemuthianum*; e os

testes de alelismo demonstraram que este gene é independente dos outros genes Mesoamericanos e Andinos previamente identificados.

Sendo assim, a cultivar Amendoim Cavalo é considerada uma importante fonte de resistência à antracnose, uma vez que é portadora de um gene Andino, o qual poderá ser utilizado nos programas de melhoramento de feijão comum, que possuam como objetivo a utilização de estratégias para o desenvolvimento de cultivares com resistência durável, como a piramidação de genes que conferem resistência a diferentes raças de *C. lindemuthianum*.

5. CONCLUSÕES

A segregação obtida na geração F₂ do cruzamento entre Amendoim Cavalo × México 222, inoculada com a raça 73 de *C. lindemuthianum*, ajustou-se à razão 3R:1S. Similar segregação foi obtida na geração F₂ do cruzamento entre Amendoim Cavalo × PI 207262, inoculada com a raça 2047 de *C. lindemuthianum*, revelando a presença de um gene dominante na cultivar Andina Amendoim Cavalo.

Os testes de alelismo indicaram independência do gene presente em Amendoim Cavalo dos genes previamente caracterizados e dos genes presentes nas cultivares Paloma, Perla e Jalo Pintado 2.

Os autores sugerem o símbolo *Co-19* para nomear o gene dominante de resistência ao *C. lindemuthianum* presente na cultivar Amendoim Cavalo.

6. REFERÊNCIAS

- 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**, v.88, p.865-870, 1994.
- 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**, v.81, p.996-998, 1997.
- ALZATE-MARIN, A.L.; DE ALMEIDA, K.S.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Identification of a recessive gene conferring resistance to anthracnose in common bean lines derived from the differential cultivar AB 136. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.44, p.117-118, 2001.
- ALZATE-MARIN, A.L.; MORAIS SILVA, M.G.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Inheritance of anthracnose resistance genes of common bean cultivar PI 207262. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.45, p.112-113, 2002.
- 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**, v.46, p.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**, v.133, p.165-169, 2003b.
- ALZATE-MARIN, A.L.; SARTORATO, A. Analysis of the pathogenic variability of *Colletotrichum lindemuthianum* in Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.47, p.241-242, 2004.
- ALZATE-MARIN, A.L.; SOUZA, K.A.; SILVA, M.G.M.; OLIVEIRA, E.J.; MOREIRA M.A.; BARROS, E.G. Genetic characterization of anthracnose resistance genes *Co-4³* and *Co-9* in common bean cultivar Tlalnepantla 64 (PI 207262). **Euphytica**, v. 154, p.1-8, 2007.
- ANDRADE, E.M.; COSTA, J.G.C.; RAVA, C.A. Variabilidade patogênica de isolados de *Colletotrichum lindemuthianum* de algumas regiões brasileiras. In: VI REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO. Salvador, 1999. **Resumos Expandidos...** Salvador: Embrapa Arroz e Feijão, 1999, p.242-244.
- ANDRUS, C.F.; WADE, B.L. **The factorial interpretation of anthracnose resistance in beans**. Washington: USDA, 1942. p.1-29.
- ARAÚJO, I.D. Identificação da raça alfa do *Colletotrichum lindemuthianum* e a reação de cultivares de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.8, p.159-162, 1973.

- ARRUDA, M.C.; ALZATE-MARIN, A.L.; CHAGAS, J.M.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Identification of random amplified polymorphic DNA markers linked to the *Co-4* resistance gene to *Colletotrichum lindemuthianum* in Common bean. **Phytopathology**, v.90, p.758-761, 2000.
- AUGUSTIN, E.; COSTA, J.G.C. Fontes de resistência a duas raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* no melhoramento do feijoeiro no Sul do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.6, p.265-272, 1971.
- AWALE, H.E.; KELLY, J.D. Development of SCAR markers linked to *Co-4²* gene in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.44, p.119-120, 2001.
- BALARDIN, R.S.; JAROSZ, A.M.; KELLY, J.D. Virulence and molecular diversity in *Colletotrichum lindemuthianum* from South, Central, and North America. **Phytopathology**, v.87, p.1184-1191, 1997.
- BALARDIN, R.S.; KELLY, J.D. Interaction between *Colletotrichum lindemuthianum* races and gene pool diversity in *Phaseolus vulgaris*. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.123, p.1038-1047, 1998.
- BANNEROT, H. Résultats de l' infection d'une collection de haricots par six races physiologiques d'antracnose. **Annales de l'Amélioration des Plantes**, v.15, p.201-222, 1965.
- BANNEROT, H.; DERIEUX, M.; FOUILLOUX, G. Mise en evidence d'un second gène de résistance total eal'antracnose chez le haricot. **Annales de l'Amélioration des Plantes**, v.21, p.83-85, 1971.
- BARRUS, M.F. Variation of varieties of beans in their susceptibility to anthracnose. **Phytopathology**, v.1, p.190-199, 1911.
- BARRUS, M.F. Varietal susceptibility of beans to strains of *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Brit et Cav. **Phytopathology**, v.8, p. 589- 614, 1918.
- BECERRA VELASQUEZ, V.L.; GEPTS, P. RFLP diversity of common bean (*Phaseolus vulgaris*) in its centers of origin. **Genome**, v.37, p.256-263, 1994.
- BEEBE, S.E.; SKROCH, P.W.; TOHME, J.; DUQUE, M.C.; PEDRAZA, F.; NIENHUIS, J. Structure of genetic diversity among common bean landraces of Middle American origin based on correspondence analysis of RAPD. **Crop Science**, v.40, p.264-273, 2000.
- BITOCCHI, E.; NANNI, L.; BELLUCCI, E.; ROSSI, M.; GIARDINI, A.; ZEULI, 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 Sciences**, v.109, p.778-796, 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**, v.197, p.300-313, 2013.

- BLONDET, A. **L'antracnose du haricot: Etudé des races physiologiques du *Colletotrichum lindemuthianum***. Paris: Faculty of Science, 1963. 160p. PhD thesis.
- BURKHOLDER, W.H. The production of an anthracnose resistant White Marrow bean. **Phytopathology**, v.8, p.353-359, 1918.
- BURKHOLDER, W.H. The gamma strain of *Colletotrichum lindemuthianum*(Sacc. et Magn.) Brit et Cav. **Phytopathology**, v.13, p.316-323, 1923.
- 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**, v.119, p.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**, v.13, p.178-186, 1964.
- CHACÓN, M.I.; PICKERSGILL, B.; DEBOUCK, D.G.; ARIAS, J.S. Phylogeographic analysis of the chloroplast DNA variation in wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in the Americas. **Plant Systematics and Evolution**, v.266, p.175-195, 2007.
- 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.
- CHIORATO, A.F.; CARBONELL, S.A.M.; BENCHIMOL, L.L.; CHIAVEGATO, M.B.; DIAS, L.A.S.; COLOMBO, C.A. Genetic diversity in common bean accessions evaluated by means of morpho-agronomical and RAPD data. **Scientia Agricola**, v.64, p.256-262, 2007.
- COIMBRA-GONÇALVES, G.K.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; COELHO, R.T.; VALENTINI, G.; 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**, v.56, p.1-12, 2016.
- COELHO, R.T.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; LACANALLO, G.F.; DARBEN, L.M.; SILVA, C.R. Characterization of the anthracnose resistance gene in the Mesoamerican common bean cultivar Crioulo 159. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.56, p.43-44, 2013.
- CONAB. **Companhia nacional de abastecimento**. Levantamento de safra, 2013/2014. Disponível em: <http://www.conab.gov.br> Acesso em: 08, janeiro, 2014.
- CRUZ, C.D. GENES - a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum Agronomy**, v.35, p. 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**, v.155, p.241-247, 2007.

DEBOUCK, D. Systematic and morphology. In: SCHOOVEN, A.; VOYSET, O. (eds.). **Common Beans: Research for Crop Improvement**, Cali: CIAT, 1993. p.55-118.

DELGADO-SALINAS, A.; BIBLER, R.; LAVIN, M. Phylogeny of the Genus *Phaseolus* (Leguminosae): A recent diversification in an ancient landscape. **Systematic Botany**, v.31, p.779-791, 2006.

FAO. **Faostat data base gateway**. Disponível em: www.faostat.fao.org. Acesso em : 08, janeiro, 2014.

FOUILLOUX, G. L'anthracnose du haricot: etude des relations entre les pathotypes anciens et nouveaux. Etude de nouvel les sources de resistance totale. In: REUNION EUCARPIA HARICOT. Versailles, 1975. **Proceedings...** Versailles: Centre National de Recherches Agronomiques, 1975. p.81-92.

FOUILLOUX, G. Bean anthracnose. New genes of resistance. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.19, p.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, 1979. **Proceedings...** Louvain la Neuve: Universite Catholique de Louvain, 1979. p.221-235.

FREYRE, R.; RÍOS, R.; GUZMÁN, L.; DEBOUCK, D.G.; GEPTS, P. Ecogeographic distribution of *Phaseolus* spp. (Fabaceae) in Bolivia. **Economic Botany**, v.50. p.195-215, 1996,

FRIAS, A.A.T.; CASTRO, S.A.L.; NANAMI, D.S.Y.; SOUZA, M.C.M.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; GALVÁN, M.Z. Genetic Analysis of Anthracnose Resistance in Jalo Pintado 2 Dry Bean Cultivar. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.57, p.165-166, 2013.

GEFFROY, V. **Dissection génétique de la résistance à *Colletotrichum lindemuthianum*, agent de l'anthracnose, chez deux génotypes représentatifs des pools géniques de *Phaseolus vulgaris***. Paris. Institute National Agronomique, Grignon, 1997. PhD thesis.

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 co evolution process between *Phaseolus vulgaris* and its fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v.12, p.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**, v.116, p.407-415, 2008.

GENCHEV, D.; CHRISTOVA, P.; KIRYAKOV, I.; BELEYA, M.; BATCHVAROVA, R. Breeding of common bean for resistance to physiological races of anthracnose identified in Bulgaria. **Biotechnology and Biotechnological Equipment**, v.24, p.1814-1823, 2010.

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

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

GEPTS, P.; NODARI, R.; TSAI, S.M.; KOINANGE, E.M.K.; LLACA, V.; GILBERTSON, R.; GUZMAN, P. Linkage mapping in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.36, p.24-26, 1993.

GEPTS, P.; PAPA, R.; COULIBALY, S.; GONZALES-MEJIA, A.; PASQUET, R. Wild Legume Diversity and Domestication - Insights from Molecular Methods. In: INTERNATIONAL WORKSHOP ON GENETIC RESOURCES. Japan, 1999. **Proceedings...** Japan: Institute of Agrobiological Resources, 1999. p.19-36.

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

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.)**. 52p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento). Departamento de Agronomia, UFV, Viçosa, MG, 1994.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; CARDOSO, A.A.; VIEIRA, C.; SARAIVA, L.S. Inheritance of anthracnose resistance in common bean genotypes PI 207262 and AB 136. **Brazilian Journal of Genetics**, v.20, p.59-62, 1997.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; SAKIYAMA, N.S.; VIDIGAL FILHO, P.S.; AMARAL JUNIOR, A.T.; POLETINE, 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**, v.1, p.99-104, 2001.

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

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

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; LACANALLO, G.F.; VIDIGAL FILHO, P.S. A new Andean gene conferring resistance to anthracnose in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivar Jalo Vermelho. **Plant Breeding**, v.127, p.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**, v.49, p.133-138, 2009.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; MEIRELLES, A.C.; POLETINE, J.P.; SOUSA, L.L.; CRUZ, A.S.; NUNES, M.P.; LACANALLO, G.F.; VIDIGAL FILHO, P.S. Genetic analysis of anthracnose resistance in 'Pitanga' dry bean cultivar. **Plant Breeding**, v.131, p.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**, v.126, p.2245-2255, 2013.

GONZÁLEZ, M.; RODRÍGUEZ, R.; ZAVALA, M.E.; JACOBO, J.L.; HERNÁNDEZ, F.; ACOSTA, J.; MARTINEZ, O.; SIMPSON, J. Characterization of Mexican isolates of *Colletotrichum lindemuthianum* by using differential cultivars and molecular markers. **Phytopathology**, v.88, p.292-299, 1998.

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

HUBBELING, N. Selection for resistance to anthracnose particularly in respect to the "ebnet" race of *Colletotrichum lindemuthianum*. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.19, p.49-50, 1976.

KAMI, J.A.; VELASQUEZ, V.B.; DEBOUCK, D.G.; GEPTS, P. Identification of presumed ancestral DNA sequences of phaseolin in *Phaseolus vulgaris*. **Proceedings of National Academy of Sciences**, v.92, p.1101-1104, 1995.

KAPLAN, L.; LYNCH, T.F. *Phaseolus (Fabaceae)* in archaeology: AMS radiocarbon dates and their significance for pre-Colombian agriculture. **Economic Botany**, v.53, p.261-272, 1999.

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

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

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

KIMATI, H. **Algumas raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. que ocorrem no estado de São Paulo.** 1996. 28p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas). Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 1966.

KIMATI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L.E.A.; REZENDE, J.A.M. **Manual de Fitopatologia – Doenças de Plantas Cultivadas**. 3ª Edição. São Paulo: Editora Agronômica Ceres Ltda, 1997. 774p.

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

KOENIG, R.L.; SINGH, S.P.; GEPTS, P. Novel phaseolin types in wild and cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). **Economic Botany**, v.22, p.50-60, 1990.

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**, v.9, p.394-400, 2015.

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**, v.86, p.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**, v.110, p.253-263, 2004.

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

McROSTIE, G.P. Inheritance of anthracnose resistance as indicated by a cross between a resistant and a susceptible bean. **Phytopathology**, v.9, p.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**, v.116, p.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**, v.141, p.237-245, 2005.

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

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

MESQUITA, A.G.G.; FALEIRO, F.G.; PAULA JÚNIOR, T.J.; RAGAGIN, V.A.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Use of molecular markers to differentiate *Colletotrichum lindemuthianum* races 69 and 89. **Fitopatologia Brasileira**, v.23, p.58-61, 1998.

- NODARI, R.O.; KOINANGE, E.M.K.; KELLY, J.D.; GEPTS, P. Towards an integrated linkage map of common bean. Development of genomic DNA probes and levels of restriction fragment length polymorphism. **Theoretical and Applied Genetics**, v.84, p.186-192, 1992.
- 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**, p.13, 2013.
- OBLESSUC, P.R.; BORGES, A.; CHOWDHURY, B.; CALDAS, D.G.G.; TSAI, S.M.; CAMARGO, L.E.A.; MELOTTO, M. Dissecting *Phaseolus vulgaris* innate immune system against *Colletotrichum lindemuthianum* infection. **PLoS One**, v.7, p.1-14, 2012.
- OLIARI, L.; VIEIRA, C.; WILKINSON, R.E. Physiologic races of *Colletotrichum lindemuthianum* in the state of Minas Gerais, Brazil. **Plant Disease**, v.57, p.870-872, 1973.
- OLIVEIRA, E.A.; ANTUNES, I.F.; COSTA, J.G.C. da. Bean anthracnose race survey in South Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.16, p.42-43, 1973.
- PAPA, R.; GEPTS, P. Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris*) from Mesoamerica. **Theoretical and Applied Genetics**, v.106, p.239-250, 2003.
- PARADELA FILHO, O.; POMPEU, A.S. Ocorrência do Grupo Brasileiro I de *Colletotrichum lindemuthianum* da antracnose do feijoeiro no Estado de São Paulo. **Summa Phytopathologica**, v.1, p.195-198, 1975.
- PARADELA FILHO, O.; ITO, M.F.; POMPEU, A.S. Raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* no Estado de São Paulo. **Summa Phytopathologica**, v.17, p.181-187, 1991
- PADDER, B.A.; SHARMA, P.N.; SHARMA, O.P. Distribution of *Colletotrichum lindemuthianum* Race Flora and its implication in deployment of resistant sources across Himachal Pradesh. **Research Journal of Agricultural Sciences**, v.1, p.1-6, 2010.
- PASTOR-CORRALES, M.A. Estandarización de cultivares diferenciales y de designación de razas de *Colletotrichum lindemuthianum*. **Phytopathology**, v.81, p.694, 1991.
- PASTOR-CORRALES, M.A. Recomendaciones y acuerdos del primer taller de antracnosis en América Latina. In: PASTOR-CORRALES, M.A. (ed.), **La antracnosis del frijol común, *Phaseolus vulgaris*, en América Latina**. CIAT: Colombia, 1992. p.240-250.
- PASTOR-CORRALES, M.A.; ERAZO, O.A.; ESTRADA, E.I.; SINGH, S.P. Inheritance of anthracnose resistance in common bean accession G 2333. **Plant Disease**, v.78, p.959-962, 1994.
- PASTOR-CORRALES, M.A. Resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Middle America and Andean South America in different common bean races. **Plant Disease**, v.7, p.63-67, 1995.
- PEREIRA, H.S.; SANTOS, J.B. Genetic constitution of anthracnose resistance in common bean lines. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.4, p.422-426, 2004.

PIRES, C.V.; OLIVEIRA, M.G.A.; CRUZ, G.A.D.G.; MENDES, F.Q.; REZENDE, S.T.; MOREIRA, M.A. Composição físico-química de diferentes cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). **Alimentos e Nutrição**, v.16, p.157-162, 2005.

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

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

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

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**, v.127, p.1653-1666, 2014.

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**, v.47, p.145-146, 2004.

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**, p.504-522, 2009.

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

SCHMIT, V.; JARDIN, P.; BAUDOIN, J.P.; DEBOUCK, D.G. Use of chloroplast DNA polymorphisms for the phylogenetic study of seven *Phaseolus* taxa including *P. vulgaris* and *P. coccineus*. **Theoretical and Applied Genetics**, v.87, p.506–516, 1993.

SCHNOCK, M.G.; HOFFMANN, G.M.; KRÜGER, J. A new physiological strain of *Colletotrichum lindemuthianum* infecting *Phaseolus vulgaris* L. **Horticultural Science**, v.10, p.140-140, 1975.

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**, v.3, p.741-754, 1982.

SCHWARTZ, H.F.; PASTOR-CORRALES, M.A. Anthracnose. In: SCHWARTZ, H.F.; STEADMAN, J.R.; HALL, R.; FORSTER, R.L. (eds.). **Compendium of bean diseases**. APS: Press St. Paul Minnesota, 2005. p.25-27.

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

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

SINGH, S.P., Patterns of variation in cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) **Economic Botany**, v.43, p.39-57, 1989.

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

SINGH, S.P.; SCHWARTZ, F. Breeding common bean for resistance to diseases: a review. **Crop Science**, v.50, p.2199-2223, 2010.

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**, v.8, p.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**, v.55, p.1-11, 2015

SUTTON, B.C. The genus *Glomerella* and its anamorph *Colletotrichum*. In: BAYLEY, J.A.; JEGER, M.J. (eds.). **Colletotrichum, Biology, Pathology and Control**. Wallingford: CAB International, 1992. p.1-26.

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**, v.30, p.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**, v.31, p.545-550, 2006.

THOMAZELLA, C.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; NUNES, W.M.C.; VIDA, J.B. Characterization of *Colletotrichum lindemuthianum* in Paraná state, Brazil. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.2, p.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**, v.8, p.1-11, 2015.

TU, J.C. Occurrence and characterization of the epsilon race of bean anthracnose in Ontario. **Plant Disease**, v. 68, p.69-70, 1983.

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

VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, M.A.P.; CARNEIRO, J.E.S. Melhoramento do Feijão. In: Borém, A. (ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**, Viçosa: UFV, 2005, p.225-274.

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

WALKER, J.C. Diseases of bean and lima bean. In: WALKER, J. C. **Diseases Vegetable Crops**. New York: Macgraw-Hill, 1952, p.10-56.

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

YERKES JUNIOR, W.D. Additional new races of *Colletotrichum lindemuthianum* in Mexico. **Plant Disease**, v.42, p.329, 1958.

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

YOUNG, R.A.; KELLY, J.D. RAPD Markers linked to three major anthracnose resistance genes in common bean. **Crop Science**, v.37, p.940-946, 1997.

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

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