

**ABRÃO FERRAZ DE MEDEIROS**

**CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA GENÉTICA AO *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. EM FEIJOEIRO COMUM CULTIVAR JALO DE LISTRAS PRETAS.**

**MARINGÁ  
PARANÁ-BRASIL  
FEVEREIRO – 2006**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**ABRÃO FERRAZ DE MEDEIROS**

**CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA GENÉTICA AO *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. EM FEIJOEIRO COMUM CULTIVAR JALO DE LISTRAS PRETAS.**

Tese apresentada à Universidade Estadual de Maringá, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Melhoramento Genético Vegetal, para a obtenção do título de Mestre.

**MARINGÁ  
PARANÁ-BRASIL  
FEVEREIRO – 2006**

**ABRÃO FERRAZ DE MEDEIROS**

**CARACTERIZAÇÃO DA RESISTÊNCIA GENÉTICA AO *Colletotrichum lindemuthianum* (Saac et Magn.) Srib EM FEIJOEIRO COMUM CULTIVAR JALO DE LISTRAS PRETAS.**

Tese apresentada à Universidade Estadual de Maringá, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Agronomia, área de concentração em Melhoramento Genético Vegetal para obtenção do título de Mestre.

Aprovada em 15 de fevereiro de 2006.

---

---

---

**Profª Drª Maria Celeste Gonçalves Vidigal**  
(Orientadora)

À minha esposa Reny e meus filhos André e Amanda, pelo carinho e incentivo.

A meu irmão Igindo, que me proporcionou a oportunidade de cursar e concluir o Ensino Superior.

Às minhas irmãs Débora e Maria Alice (*in memoriam*), pela hospitalidade e incentivo.

Ao meu cunhado João, pela hospitalidade e companheirismo.

Aos meus sobrinhos Lucas e David, pelo apoio em assuntos de informática.

Aos meus filhos Amanda e André, também pelo apoio em assuntos de informática

Dedico...

## **AGRADECIMENTOS**

À Fundação Universidade Estadual de Maringá, pela oportunidade a mim concedida na realização deste curso de Pós-Graduação.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Ensino Superior- CAPES que financiou o projeto de pesquisa.

À Professora Dra. Maria Celeste Gonçalves Vidigal, pela orientação, dedicação, ensinamentos, incentivo e a oportunidade da realização deste trabalho.

Ao Professor Dr. Pedro Soares Vidigal Filho, pela co-orientação, incentivo, ensinamentos e oportunidade de realização desta pesquisa.

Ao Professor Carlos Alberto Bastos pela co-orientação e ensinamentos.

Aos funcionários dos Programas de Pós-Graduação em Agronomia e em Genética e Melhoramento, Érica e Francisco, pela atenção e presteza de atendimento.

Aos funcionários do NUPAGRI, Rogério Hernandez e Vera Lúcia de Souza pela ajuda na condução dos trabalhos.

Aos funcionários da vigilância do NUPAGRI, pelo auxílio prestado nos trabalhos.

Às colegas Gisely, Claudete, Leandra, Eloíse e Susana pelo incentivo e favores prestados.

Ao colega e companheiro de estrada, Nardel Luiz Soares da Silva, pelos favores prestados e a oportunidade de acrescentar um novo amigo.

Aos amigos e colegas Franco, Osmério e Celso pela convivência, amizade e favores prestados.

Aos professores do Curso de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Estadual de Maringá, pelos ensinamentos transmitidos.

Aos colegas dos Cursos de Pós-Graduação em Agronomia e Genética e Melhoramento pela convivência agradável e harmoniosa.

A todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização desta pesquisa.

## **BIOGRAFIA**

ABRÃO FERRAZ DE MEDEIROS, filho de José Ferraz de Medeiros e Alice Ferreira de Camargo Medeiros, nasceu em Ibaiti, Estado do Paraná, aos 20 dias do mês de dezembro de 1952.

Graduou-se em Engenharia Agrônômica em 13 de janeiro de 1978, pela Universidade Federal do Paraná, em Curitiba-PR.

Exerceu a função de Engenheiro Agrônomo, atuando na extensão rural em diversas empresas, no período de janeiro de 1978 a maio de 1997. De maio de 1997 a janeiro de 2002, exerceu atividade profissional como autônomo.

Em fevereiro de 2002, iniciou a carreira de docente junto à Faculdade Assis Gurgacz-FAG, onde permanece até a presente.

Em 07 de agosto de 2003, especializou-se em Agronegócio pela Universidade Federal do Paraná, em Curitiba-PR.

Em março de 2004, iniciou o curso de Pós-Graduação a nível de Mestrado em Agronomia, área de concentração em Melhoramento Genético na Universidade Estadual de Maringá, Paraná.

## ÍNDICE

RESUMO.....	viii
ABSTRACT.....	x
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	5
2.1 A cultura do feijão.....	5
2.2 A antracnose em feijão.....	7
2.3 Diversidade fitopatogênica do <i>Colletotrichum lindemuthianum</i> (Sacc et Magn.) Scrib.....	9
2.4 Sistemas de denominação de <i>Colletotrichum lindemuthianum</i> (Sacc. et Magn.) Scrib.....	20
2.5 Fontes de resistência ao <i>Colletotrichum lindemuthianum</i> (Sacc. Et Magn.) Scrib em <i>Phaseolus vulgaris</i> L. ....	24
2.6 Estudo da herança da resistência em <i>Phaseolus vulgaris</i> L.....	34
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	48
3.1 Cultivares de feijão e raças fisiológicas de <i>Colletotrichum lindemuthianum</i> (Sacc. Et Magn.) Scrib.....	48
3.2 Obtenção das gerações F <sub>1</sub> .....	50
3.3 Plantio das gerações F <sub>1</sub> e F <sub>2</sub> , inoculação e incubação.....	52
3.3.1 Plantio das sementes das gerações F <sub>1</sub> e F <sub>2</sub> .....	52
3.3.2 Obtenção e Preparo do Inóculo.....	53
3.3.3 Inoculação e incubação.....	53

3.3.4 Avaliação dos sintomas. ....	54
3.4 Análise estatística dos dados.....	55
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	56
4.1 Herança da resistência às raças 64, 65 e 73 de <i>Colletotrichum lindemuthianum</i> .....	56
4.2 Teste de alelismo.....	58
5. CONCLUSÕES.....	64
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	65

## RESUMO

MEDEIROS, Abrão Ferraz de, MS,. Universidade Estadual de Maringá, fevereiro de 2006. **Caracterização da resistência genética ao *Colletotrichum lindemuthianum* (Saac. Et Magn.) Scrib em feijoeiro comum cultivar Jalo de Listras Pretas.** Professora Orientadora: Dra. Maria Celeste Gonçalves Vidigal. Professores Conselheiros: Dr. Pedro Soares Vidigal Filho e Dr. Carlos Alberto de Bastos Andrade.

O feijoeiro comum, predominantemente cultivado por médios e pequenos produtores no Brasil, tem destacada importância econômica e social nas diversas regiões. A produtividade média do País é baixa, principalmente por problemas de ordem fitossanitária, destacando-se a antracnose causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. Et Magn.), com perdas de até 100 %. Dentre os métodos de controle, à doença, a resistência genética é o mais efetivo, detectando-se genes de resistência em fontes provenientes dos conjuntos gênicos Andino e Mesoamericano, para posteriormente incluí-los nos programas de melhoramento, visando obterem-se cultivares resistentes. A maioria das fontes de resistência utilizadas nos programas de melhoramento são de origem Mesoamericana, com poucas fontes Andinas. Estudos recentes mostraram que a cultivar Andina Jalo de Listras Pretas, apresentou resistência à diversas raças de ocorrência comum no Paraná. Assim, o presente trabalho objetivou caracterizar os genes de resistência ao *C. lindemuthianum* (Sacc. Et Magn.), presentes na cultivar Jalo de Listras Pretas. Para tanto, populações segregantes foram obtidas em casa de vegetação no Núcleo de Pesquisas Aplicadas à Agricultura (Nupagri-UEM), oriundas dos cruzamentos entre a cultivar Jalo de Listras Pretas e as diferenciadoras Cornell 49-242, México 222, Michigan Dark Red Kidney, Kaboon, AB 136, Perry Marrow, Widusa, PI 207262 e as cultivares MSU 7, BAT 93 e Ouro Negro. Progenitores, geração F<sub>1</sub> e gerações segregantes, foram inoculados com as raças 64, 65 e 73 de *C. lindemuthianum* (Sacc. Et Magn.), quando as plantas apresentaram as primeiras folhas trifolioladas completamente desenvolvidas, utilizando-se uma concentração de esporos ajustada para 1,2 x 10<sup>6</sup> esporos.ml<sup>-1</sup>.

Dez dias após a inoculação, os sintomas foram avaliados com auxílio de uma escala de notas com amplitude de 1 a 9, sendo classificadas como resistentes as plantas cujos sintomas receberam notas de 1 a 3, enquanto aquelas com sintomas de 4 a 9 foram consideradas suscetíveis. Os resultados dos cruzamentos entre Jalo de Listras Pretas com Cornell 49-242 e com México 222, mostraram uma relação 3R:1S, indicando a presença de somente um gene resistente, presente na cultivar Jalo de Listras Pretas. Os testes de alelismo em nove populações F<sub>2</sub>, confirmaram que o gene dominante presente em Jalo de Listras Pretas é independente para os genes *Co-1*, *Co-1<sup>2</sup>*, *Co-1<sup>3</sup>*, *Co-1<sup>5</sup>*, *Co-4<sup>3</sup>*, *Co-6*, *Co-7*, *Co-9* e *Co-10*, previamente caracterizados. Os autores propõem o símbolo *Co-13*, para nomear o gene presente em Jalo de Listras Pretas, uma vez que os genes *Co-11* e *Co-12* já foram previamente encontrados, mas os dados ainda não se encontram publicados.

Palavras-chaves: Andino, Mesoamericano, Alelismo, Segregação, Independente.

## ABSTRACT

MEDEIROS, Abrão Ferraz de, MS. State University of Maringá, February of 2006.

**Characterization of genes of resistance to anthracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) (Saac. Et Magn.) Scrib of the common bean gifts in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in cultivating Jalo de Listras Pretas.**

Adviser: Dra. Maria Celeste Gonçalves Vidigal. Committee members: Dr. Pedro Soares Vidigal Filho and Dr. Carlos Alberto de Bastos Andrade.

Common bean, economic and social importance detached cultivated for medium and small conditions producers in Brazil, has economic and social detached importance in several regions. Productivity of the Country is low in average terms, mainly for phytosanitary problems, distinguished anthracnose disease caused by *Colletotrichum lindemuthianum*, fungus with losses of up to 100 %. Among the control methods, genetic resistance is the most effective, with the existence of genes in sources from Andean and Mesoamericano the gene pools, with later inclusion of them in common bean crop breeding objecthying to get resistant cultivars (genotypes),. The majority of resistance sources used in crop breeding programs has Middle American origin, with few Andean sources. Recent researches had shown that Jalo de Listras Pretas Andean Cultivars, presents resistance to the diverse races this fungus, common occurrence in the Parana State. Thus, the present study aimed with to characterize genes resistance *C. lindemuthianum*, in Jalo de Listras Pretas genotype. In this way, F<sub>2</sub>

segregants populations were obtained in greenhouse conditions, belonging to the Nucleos of Research Applied to Agriculture (Nupagri-UEM), from the crossings between Jalo de Listras Pretas and the differential cultivars: Cornell 49-242, Mexico 222, Michigan Dark Red Kidney, Kaboon, AB 136, Perry Marrow, Widusa and MSU 7 and Ouro Negro cultivars. Parentals, F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> generation were inoculated with 64, 65 and 73 races of *C. lindemuthianum*, when the plants had presented first trifoliolates, with a spore concentration adjusted for  $1,2 \cdot 10^6$  x esporos.ml<sup>-1</sup>. Ten day after the inoculation, the symptoms were evaluated with aid the of a note scale range from of 1 to 9, being considered resistant the plants whose symptoms had received notes from 1 to 3, while those with symptoms from 4 to 9 were considered susceptible. The results of the crossings in F<sub>2</sub> population between Jalo de Listras Pretas and Cornell 49-242 and Mexico 222, showed a segregation ratio of 3R:1S, indicating the presence of a resistant, gene present Jalo de Listras Pretas cultivar. Previously alielism tests in seven F<sub>2</sub> populations, confirmed that the dominant gene present in Jalo de Listras Pretas is independent of *Co-1*, *Co-1<sup>2</sup>*, *Co-1<sup>3</sup>*, *Co-1<sup>5</sup>*, *Co-4*, *Co-6*, *Co-7* and *Co-10* genes, previously characterized. The authors consider *Co-13* symbol, to nominate the present gene in Jalo de Listras Pretas.

Key words: Andean, Middle American, Alelism, Segregation, Independent.

## 1. INTRODUÇÃO

O feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.), é cultivado no Brasil todo, principalmente por pequenos produtores (Vieira, 1998); constituindo-se na principal fonte de proteína e de fibra alimentar para a classe economicamente menos favorecida, (Vieira et al., 1998). Seu cultivo pode ser realizado em mais de uma época, numa mesma região em sistema de cultivo solteiro ou em consórcio, caracterizando sua adaptação a uma ampla variabilidade de condições ambientais (Vieira, 1988).

No entanto este perfil vem sofrendo alterações expressivas nos últimos vinte anos, havendo atualmente produtores mais tecnificados que utilizam irrigação e colheita mecanizada (Yokoyama, 2003). Segundo Borém (1999), o feijão está mudando de “status”, passando de uma cultura apenas de subsistência praticada por pequenos produtores, para uma exploração de alta tecnologia, com colheita mecanizada, irrigação e insumos balanceados.

Segundo o IBGE (2004), seu cultivo é realizado tanto por pequenos, quanto por grandes produtores. Por sua vez, o consumo da população brasileira gira em torno de  $16 \text{ kg.pessoa.ano}^{-1}$ , havendo variações de preferência quanto à cor, tipo de grão e qualidade culinária desejada (Vieira, 1988).

Devido à diversidade de preferência dos consumidores e dos produtores, bem como as condições ambientais do seu cultivo, é grande a variabilidade genética do germoplasma nacional, acrescido das inúmeras introduções que têm sido efetuadas. Tal amplitude é fundamental para os programas de melhoramento vegetal de todos os caracteres de importância econômica (Ramalho et al., 1993).

A cultura do feijoeiro tem problemas fitossanitários graves, os quais ocasionam baixa produtividade (Sartorato et al, 1990). As condições climáticas também podem afetar o desempenho da cultura, pois podem favorecer o surgimento de pragas e doenças. Vieira (1988), relata várias doenças, tanto as de menor importância, como as mais severas, que podem afetar o rendimento do feijão. Neste contexto, destaca-se a antracnose, pois com temperatura e umidade favoráveis à disseminação da moléstia, as perdas podem chegar a 100%. O patógeno também ataca outras espécies de leguminosas, porém as perdas mais expressivas ocorrem na espécie *Phaseolus vulgaris* L. (Kimati, 1980).

O fungo *Colletotrichum lindemuthianum* L. é o agente causal da antracnose, possuindo ampla variabilidade genética e grande dispersão em várias regiões da Europa, América Central e América do sul. Cerca de 25 raças diferentes do fungo, já foram identificadas no Brasil (Rava et al., 1994).

Chaves, (1980), cita que umidade relativa elevada e temperatura entre 18 e 22°C, são condições favoráveis à antracnose. Nestas condições os prejuízos são elevados e podem chegar a 100%, principalmente se forem plantadas sementes infectadas. Além da redução no rendimento da cultura, a doença ainda causa manchas no grão, depreciando sua qualidade e atratividade para o comércio.

Diversas medidas são recomendadas para o seu controle, tais como rotação de culturas, plantio de sementes saudáveis, controle químico com fungicidas e uso de cultivares resistentes. Destas, a última é considerada como a mais eficiente e econômica (Zaumeyer e Thomas, 1957).

A incorporação de resistência é efetuada separadamente para cada cultivar (Zaumeyer e Meiners, 1975). Assim, a detecção de interações promissoras entre a planta hospedeira e seus agentes causais, em tempo o mais curto possível, beneficia os programas de melhoramento objetivando resistência às doenças, uma vez que coloca à disposição dos pesquisadores, novas fontes de resistência mais rapidamente. Entretanto, a existência de diversas raças fisiológicas do agente causador, torna mais difícil desenvolver cultivares resistentes (Paradela Filho et al., 1991).

O feijoeiro apresenta dois acervos genéticos denominados de conjuntos gênicos Andino e Mesoamericano (Gepts e Bliss, 1986), ambos com grande variabilidade genética (Singh et al., 1991). A existência de dois conjuntos gênicos, também tem sido demonstrada no feijoeiro comum por meio de características morfológicas, tipos de faseolina, isoenzimas e marcadores moleculares (Gepts, 1988; Singh et al.1991).

Por sua vez, os genes de resistência às raças de *C. lindemuthianum* são classificados como de origem Mesoamericana ou de origem Andina conforme o conjunto gênico a que pertence a cultivar hospedeira. Patótipos de *C. lindemuthianum* são virulentos para ambos os conjuntos gênicos, demonstrando grande diversidade fitopatogênica; entretanto, patótipos virulentos aos hospedeiros Andinos são mais patogênicos ao germoplasma deste conjunto gênico (Balardin et al.,1997; Melotto e Kelly, 2000). De modo geral, hospedeiros de origem Andina são mais resistentes às raças Mesoamericanas, enquanto que os Mesoamericanos são mais resistentes às raças Andinas.

Entre os genes de resistência ao *C. lindemuthianum*, os de origem Mesoamericana (*Co-2*; *Co-3*; *Co-4*; *Co-4<sup>2</sup>*; *Co-5*; *Co-6*; *Co-7* e *Co-9*), tem sido relatados na bibliografia (Mastenbroek, 1960; Foiulloux, 1979; Young e Kelly, 1996a; Mahuku et al., 2002); contudo, genes de resistência ao patógeno de origem Andina, não têm sido extensamente estudados (Melotto e Kelly, 2000; Mahuku et al., 2002).

Estudo recente efetuado por Vidigal Filho et al. (2004), para avaliação da reação de cultivares tradicionais de feijão coletados no Estado do Paraná às raças Andinas e Mesoamericanas de *C. lindemuthianum*, mostrou que a cultivar Jalo de Listras Pretas apresentou resistência às raças 9, 31, 65, 69 73, 89 e 95 de *C. lindemuthianum*, cuja ocorrência é comum no Estado (Thomazella et al., 2000).

Ao compararem o espectro de resistência da cultivar Andina Jalo de Listras Pretas, com o das diferenciadoras Michigan Dark Red Kidney (MDRK), kaboon, Perry Marrow e Widusa, Vidigal Filho et al. (2004), sugeriram que essa cultivar possui gene ou alelo, conferindo resistência às raças Andinas e Mesoamericanas de *C. lindemuthianum*, independente daqueles já previamente caracterizados.

A caracterização de genes de resistência ao *C. lindemuthianum* presentes na cultivar Andina Jalo de Listras Pretas pode resultar em inúmeros benefícios para os programas de melhoramento do feijoeiro comum, visando resistência à antracnose.

Assim, a presente pesquisa teve por objetivo, caracterizar os genes de resistência ao *C. lindemuthianum*, presentes na cultivar Andina de feijoeiro comum, Jalo de Listras Pretas.

## 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

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

Em termos botânicos, o feijão é classificado como pertencente à classe *Dicotyledonae*, subclasse *Archilchilamidae*, ordem *Rosales*, família *Leguminosae*, subfamília *Papilionidae*, tribo *Phaseoleae*, subtribo *Phaseolinae*, gênero *Phaseolus* L. e espécie *Phaseolus vulgaris* (Debouck, 1993). É uma planta herbácea, com ciclo vegetativo de 61 a 110 dias e o hábito de crescimento pode ser determinado ou indeterminado (Vieira et al., 1998).

Devido o feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris*), ser cultivado em uma diversidade grande de ambientes e em muitas regiões do mundo, é uma das espécies com maior variabilidade de caracteres agronômicos, como ciclo, hábito de crescimento, tamanho e cor de grãos (SANTOS; GAVILANES, 1988). De acordo com Vilhordo et al. (1996), a descrição de caracteres morfológicos tem por finalidade a identificação de cultivares para utilização em estudos genéticos e evolutivos, especialmente em bancos de germoplasma. Para o melhoramento, é fonte significativa de dados para cruzamentos, seleção e obtenção de novos genótipos promissores.

Segundo Emerson (1916) citado por Vilhordo et al. (1996), a planta de feijoeiro apresenta dois tipos de hábitos de crescimento: determinado e indeterminado. O primeiro é também conhecido com arbustivo, pelo fato da planta ser baixa, ereta e muito ramificada, e termina numa inflorescência (quando tiver de quatro a oito entrenós), não apresentando alongamento posterior mesmo sob

condições favoráveis de temperatura e umidade, ou quando as folhas forem removidas para impedir a produção dos frutos. Por sua vez, os feijoeiros de hábito indeterminado ou volúveis, têm a capacidade de se enrolar em um suporte, apresentam a primeira inflorescência do quinto ao oitavo nó do caule principal e as demais, progressivamente, nos nós que são acrescidos durante o desenvolvimento. Sob condições favoráveis, os feijoeiros de hábito indeterminado podem continuar se desenvolvendo por um longo tempo.

Vilhordo et al. (1980) citado por Vilhordo et al. (1996), propuseram a seguinte classificação para o feijoeiro, de acordo com dados obtidos em trabalho sobre hábito de crescimento, baseada no tipo de orientação das ramificações:

Tipo I – determinado arbustivo, com ramificação ereta e fechada;

Tipo II – indeterminado, com ramificação ereta e fechada;

Tipo III – indeterminado, com ramificação aberta;

Tipo IV – indeterminado, prostrado ou trepador.

Quanto à sua introdução no Brasil, há três hipóteses; as quais consideram o tamanho dos grãos, tendo em vista que ocorrem no País tanto sementes de tamanho pequeno como grande. A primeira refere-se aos materiais de grãos pequenos, pretos, marrons claros e mulatinhos, que seriam originários da América Central. A partir do México, seguiram para as ilhas do Caribe, Colômbia, Venezuela e finalmente chegaram ao Brasil. A segunda refere-se aos cultivares de sementes grandes, como Jalo, Pintado entre outros que seriam originários dos Andes (Gepts et al., 1988). A terceira hipótese vinda da Europa, com feijões trazidos por imigrantes (GEPTS et al., 1988 citado por ZIMMERMANN e TEIXEIRA, 1996).

Segundo a (FAO, 2003), o Brasil lidera a produção de feijão comum, sendo também o maior consumidor. Em 2003 a produção brasileira foi de cerca de cerca de três milhões de toneladas de feijão (IBGE, 2004), sendo que o Estado do Paraná destaca-se como o maior produtor nacional (IBGE, 2005).

Em face de sua ampla adaptabilidade às condições edafoclimáticas e práticas agrícolas, o feijão é cultivado em todo território nacional, participando da maioria dos sistemas produtivos de médios e pequenos produtores, incluindo cultivos solteiros, consorciados ou intercalado como outras espécies. Também pode ser cultivado em três épocas distintas, denominadas de safra das “águas” que vai de agosto a dezembro, da “seca”, cujo período seria de janeiro a abril e de “inverno”, que abrange o período de maio a julho (Yokoyama et al., 1996).

## **2.2. A antracnose em feijão**

O fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib., é o agente causal da antracnose na cultura do feijoeiro (Barrus, 1921). Zaumeyer e Thomas (1957), relatam que o patógeno foi descrito pela primeira vez por Saccardo e Magnus, em 1878, sendo denominado de *Gloeosporium lindemuthianum*. Posteriormente, Scriber, notando a presença de setas, transferiu sua classificação para o gênero *Colletotrichum*, passando o fungo ser então classificado como pertencente à classe dos Deuteromicetos e à ordem Melanconiales (Cardoso, 1978). Scriber (1888), citado por Barrus (1921), utilizou o termo antracnose em um grupo de doenças causadas pelo fungo *Gloeosporium ampelophagum* Sacc..

O patógeno recebe a denominação de *Colletotrichum lindemuthianum* na fase anamórfica. O mesmo é septado e ramificado e produz conídeos unicelulares cuja coloração varia de translúcida a quase negra à medida que envelhece (Walker, 1952).

O fungo sobrevive de uma estação a outra nas sementes infectadas ou nos restos culturais contaminados que ficam no solo. Sua sobrevivência nas sementes se dá em estado latente por meses ou até mesmo anos, constituindo-se esta, no veículo de sua disseminação à grandes distâncias ou para a geração seguinte (Vieira, 1988).

Ainda de acordo com o mesmo autor, a sua transmissão de uma planta para as demais se dá através de respingos de água da chuva, vento, animais, homem e implementos que entram em contacto com plantas infectadas úmidas pela chuva ou orvalho. A presença de insetos na lavoura transmite a doença das plantas doentes para as sadias, através dos esporos do fungo que aderem a seus corpos, facilitado pela presença de uma substância gelatinosa que cerca os esporos do fungo, aderindo a qualquer coisa que os toca.

Os sintomas são observados em qualquer órgão da parte aérea da planta, dependendo da intensidade da infecção e da fonte do inóculo. Cotilédones infectados apresentam-se com lesões marrom-escuras ou negras. No pecíolo e no caule, as lesões apresentam formato elíptico, deprimidas e escuras. Na face abaxial os sintomas surgem especificamente nas nervuras primárias e secundárias caracterizadas por lesões marrom-escuras, observando-se ainda cancrios ou necroses nas áreas adjacentes às nervuras. Quanto às vagens, as lesões são

deprimidas e escuras e, com o progresso da doença, geralmente murcham e secam (CIAT, 1981; Vieira et al., 1998).

No hipocótilo das plântulas recém-emergidas, podem aparecer pequenas lesões escuras que gradativamente se expandem ao longo e em volta do caule, chegando a atingir tamanho considerável, enfraquecendo o caule a ponto deste não suportar o topo da planta (Vieira, 1988).

### **2.3. Diversidade fitopatogênica do *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib.**

O primeiro estudo sobre a variabilidade patogênica do *C. lindemuthianum* foi realizado por Barrus (1911, 1918), nos Estados Unidos. Inoculando as cultivares diferenciadoras Michelite, Perry Marrow e Michigan Dark Red Kidney, o autor verificou comportamento diferente nestas cultivares, identificando no referido estudo, duas raças fisiológicas, as quais denominou de alfa e beta. Posteriormente, com as mesmos cultivares, Burkholder (1923) descreveu a raça gama, somando-se então três raças identificadas.

A quarta raça fisiológica identificada foi relatada por Andrus e Wade (1942), na Carolina do Norte, recebendo a denominação “delta”. As reações das cultivares diferenciadoras para as raças alfa, beta, gama e delta, estão demonstradas na Quadro 1.

Em um estudo sobre as diferenciadoras Michelite, Perry Marrow e Dark Red Kidney, no México, os pesquisadores Yerkes Jr. e Ortiz (1956), constataram a presença das raças alfa, beta e gama e três novos grupos de raças denominados

de Mexicano I, II e III (Quadro 2). Posteriormente, os mesmos autores utilizando cinco diferenciadoras mexicanas (Negro 150, Negro 152, Amarillo 155, Bayo 164 e Canário 101), conseguiram identificar dez raças locais, denominadas de MA-1 a MA-10. As raças MA-1 a MA-6 pertencentes ao grupo Mexicano I, a raça MA-7 no grupo Mexicano II e as raças MA-8 a MA-10 integrando o grupo Mexicano III (Quadro 3). Posteriormente, Yerkes Jr (1958), identificou as raças MA-11, MA-12 e MA-13, conforme mostrado no Quadro 4.

Quadro 1 – Reações de variedades diferenciadoras de feijão a quatro raças de *Colletotrichum lindemuthianum* (Goth e Zaumeyer, 1965)\*

Variedades	Reação à Raça (*)			
	Alfa	Beta	Gama	Delta
Michelite	S	R	R	S
Dark Redney Kidney	R	S	S	S
Perry Marrow	R	R	S	S
Sanilac	R	R	R	S
Cornel 49 242	R	R	R	R
Emerson 51-2	R	S	R	S

\* R=Resistente; S=Suscetível

Quadro 2 - Reações das cultivares diferenciadoras a três grupos Mexicanos de *Colletotrichum lindemuthianum*, e às raças alfa, beta e gama (Yerkes Jr. e Ortiz, 1956)\*

Cultivares	Raça ou Grupo					
				Grupos mexicanos		
	alfa	beta	gama	I	II	III
Michelite	S	R	R	R	S	R
Dark Red Kidney	R	S	S	R	S	R
Perry Marrow	R	R	S	R	R	S

\* R=Resistente; S=Suscetível.

Quadro 3 -Comportamento das cultivares diferenciadoras de feijão, americanas e mexicanas em relação às raças alfa, beta e gama e às dez raças mexicanas de *C. lindemuthianum* (Yerkes Jr. e Ortiz, 1956)\*

Cultivar	Raça ou Grupo (*)												
				Grupo I					Grupo II			Grupo III	
	alfa	beta	gama	MA-1	MA-2	MA-3	MA-4	MA-5	MA-6	MA-7	MA-8	MA-9	MA-10
Michelite	S	R	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	R
DRK**	R	S	S	R	R	R	R	R	R	S	R	R	R
Perry Marrow	R	R	S	R	R	R	R	R	R	R	S	S	S
Negro 150	S	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S	R	S
Negro 152	S	R	R	S	S	S	S	R	R	R	S	S	S
Amarillo 155	S	R	R	S	S	S	S	S	S	R	R	R	S
Bayo 164	S	R	R	S	R	R	S	R	S	R	R	R	R
Canário 101	S	S	S	R	R	R	R	R	R	S	R	R	R

\*R=Resistente; S=Suscetível; \*\*DRK= Dark Red Kidney

Quadro 4 - Reações das cultivares diferenciadoras de feijão, americanas e mexicanas às raças alfa e mexicanas MA-11, MA-12 e MA-13 de *C. lindemuthianum* (Yerkes Jr., 1958)\*

Cultivares	Raça			
	alfa	MA-11	MA-12	MA-13
Michelite	S	S	S	S
Dark Red Kidney	R	R	R	R
Perry Marrow	R	R	R	R
Negro 150	S	R	S	R
Negro 152	S	S	S	R
Amarillo 155	S	S	S	S
Bayo 164	S	S	S	R
Canário 101	S	R	R	R

\* R =Resistente; S =Suscetível.

As raças 1, 2 e 3, foram identificadas na Austrália por Cruickshank (1966) e Bannerot (1965), relatou as raças PV6, D10, E8b, I4, L1 e L5. Provavelmente as cinco primeiras correspondem às raças alfa, beta, gama, delta e ípsilon, respectivamente.

Blondet (1963), identificou a raça epsilon na França e Hubbeling (1974), relatou a raça lambda (Quadro 5). A raça ebnet foi identificada por Schnock et al. (1975), a qual foi posteriormente denominada de capa de acordo com Krüger et al. (1977).

Quadro 5 – Reações de cultivares diferenciadoras de feijão às raças

americanas e européias de *C. lindemuthianum* (Charrier e Bannerot, 1970; Hubbeling; 1976; Krüger et al., 1977) (\*)

Variedade	Raças						
	alfa	beta	gama	delta	epsilon	capa	lambda
Widusa	S	R	R	S	R	S	S
Dark Red Kidney	R	S	S	S	R	S	S
Kaboon	R	R	S	R	R	R	S**
Cornell 49242	R	R	R	R	R	S	R

\*R=Resistente; S=Suscetível.

\*\*Moderadamente Suscetível, segundo Krüger et al. (1997).

Hubbeling (1977), relatou a raça denominada de iota obtida através de isolados do patógeno em algumas plantas inoculadas com a raça capa e mantidas em casa de vegetação. Pastor-Corrales (1988), relatou ampla variabilidade de raças do fungo na América Latina, maior do que a encontrada nos Estados Unidos, Canadá, África, Europa e Austrália.

Em um estudo contemplando 333 isolados do fungo coletados em regiões Andinas e Mesoamericanas, Pastor-Corrales et al. (1993), constataram uma diversidade maior de patógenos em populações Mesoamericanas. Também verificaram que a maioria das raças que ocorria em uma região, não era encontrada na outra, levando a sugerir adaptação maior das raças às cultivares da mesma região geográfica.

Dez isolados provenientes da região I da Nicarágua foram estudados por Rava et al.(1993), sendo identificadas sete diferentes raças, das quais seis pertencentes ao grupo Alfa-Brasil e uma ao grupo Mexicano I, conforme

demonstrado no Quadro 6. Segundo os autores, isolados coletados em outros locais demonstraram capacidade de induzir reações de virulência nas variedades PI 207 262, TO, TU e AB 136, tidas como fontes de resistência na América do Sul e Europa. Por outro lado, com as variedades Michigan Dark Red Kidney, Perry Marrow, Widusa, Kaboon e G 2333, houve reação de avirulência.

De acordo com Pastor-Corrales et al. (1994), há diversidade de virulência do fungo e correlação entre patógeno e diversidade do hospedeiro, indicando que a diversidade do hospedeiro, influencia a variabilidade genotípica do patógeno. Análises de RAPD mostraram 45 novos marcadores moleculares, demonstrando que o fungo *C. lindemuthianum* tem uma ampla variabilidade fenotípica e genética, mesmo em sistemas naturais (Sicard et al., 1997).

Com o uso de marcadores moleculares, Balardin et al. (1997), Sicard et al. (1997) e González et al. (1998), relatam que as análises de divergência genética entre isolados de *C. lindemuthianum* revelaram que há um alto nível de variabilidade genética entre os isolados, bem como isolados de uma mesma região geográfica estão mais intimamente relacionados por origem genotípica, do que os isolados de diferentes regiões geográficas.

Segundo Hernández-Godinez et al. (1998), estudos conduzidos sobre variabilidade genética de *C. lindemuthianum* propiciaram a identificação de mais de 100 raças no mundo, das quais 41 raças foram encontradas no México.

A ocorrência de *C. lindemuthianum* no Brasil, foi primeiramente estudada por Kimati (1996), tendo sido demonstrada na ocasião, a existência das raças alfa, delta, grupo Mexicano II e uma quarta raça que poderia ser a delta, ou uma nova raça; dúvida que teve origem nas diferenciadoras americanas oriundas de locais diferentes.

Quadro 6 - Identificação de raças fisiológicas de *C. lindemuthianum*, Nicarágua, 1991 (Rava et al., 1993)

Isolados <sup>1</sup>	Número de ordem das diferenciadoras												raças
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
CI NIC – 1	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	713
CI NIC – 2	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	649
CI NIC – 3	+	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	1609
CI NIC – 4	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	1737
CI NIC – 5	+	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	1609
CI NIC – 6	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	1608
CI NIC – 7	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	1609
CI NIC – 8	+	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	1545
CI NIC – 9	+	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	1737
CI NIC - 10	+	-	-	+	-	-	+	-	+	+	+	-	1865

<sup>1</sup> Os isolados foram obtidos das seguintes cultivares e linhas: CI NCI – 1 e 2 de Santa Clara; CI NIC – 3, 9 e 10 de Estelí 90-B e CI NIC – 7 e 8 de ES-373.

1 = Michelite; 2 = Michigan Dark Red Kidney; 3 = Perry Marrow; 4 = Cornell 49-242; 5 = Widusa; 6 = Kaboon; 7 = México 222; 8 = PI 207262; 9 = TO; 10 = TU; 11 = AB 136 e 12 = G 2333.

(+) Reação de compatibilidade; (-) Reação de incompatibilidade.

No Brasil, foi identificado o grupo Brasileiro I (BA-4 e BA-5) por Oliveira et al. (1973), cujas reações eram diferentes daquelas provocadas pelos isolados americanos e mexicanos nas diferenciadoras americanas (Quadro 7).

Oliari et al. (1973) e Pio Ribeiro e Chaves (1975) inocularam com os grupos Alfa, Mexicano, Brasileiro e Delta, as cultivares Emerson 847, *Phaseolus aborigineus* 283 e Costa Rica 1031 além das quatro diferenciadoras americanas. As reações de compatibilidade e incompatibilidade das cultivares permitiram identificar as raças denominadas de BA-1 a BA-10. (Quadro 7).

A descrição do grupo Brasileiro I segundo Paradela Filho et al. (1991), esgotou a possibilidade de identificação de novos grupos de raças do patógeno, baseada somente nas diferenciadoras Michelite, Perry Marrow e Dark Red Kidney e apenas dois níveis de reação (resistente e suscetível). Assim, ficou evidenciada a necessidade do uso de um número maior de diferenciadoras em pesquisas desta natureza.

No Estado do Paraná, Menezes et al. (1982), utilizando as cultivares Michelite, Arguille Vert, MDRK, Sanilac, Imuna B022, Widusa, Kaboon, Cornell 49-242 e TO, verificaram a presença das raças alfa, delta, epsilon, capa e lambda e também observaram que a cultivar TO apresentou reação de compatibilidade às referidas raças.

Menezes e Dianese (1988), utilizando 12 cultivares diferenciadoras do feijoeiro e 201 isolados de *C. lindemuthianum*, constataram a ocorrência das raças alfa, delta, epsilon, capa e lambda no Brasil. Pela primeira vez, foi relatado o aparecimento de novas raças tais como, zeta, eta, teta, e mu (Quadro 8).

Rava et al. (1994) estudando a variabilidade de *C. lindemuthianum* entre isolados oriundos de diversas regiões brasileiras no período de 1989 a 1992, encontraram no Estado do Paraná as raças 55, 64, 65, 81, 89, 95,102, e 453 (nomeclatura binária).

Quadro 7 - Raças fisiológicas de *C. lindemuthianum* identificadas por Oliari et al. (1973) e Pio Ribeiro e Chaves (1975).

Cultivares	Grupos e raças*					
	Alfa	Brasil I	Brasil II	Mex. I	Mex. II	Delta

	BA-1	BA-2	BA-4	BA-5	BA-3	BA-9	BA-6	BA-7	BA-8	BA-10
Michelite	S	S	S	S	S	R	S	S	S	S
MDRK	R	R	R	R	R	R	S	S	S	S
Perry Marrow	R	R	S	S	R	R	R	R	R	S
Emerson 847	R	R	S	S	S	R	S	S	R	S
<i>P. aborigineus</i> 283	S	R	R	S	S	R	S	S	S	R
Costa Rica 1031	S	S	S	S	S	S	S	R	R	S
Cornell 49-242	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R

\*R=Resistente; S=Suscetível.

Quadro 8 - Distribuição das raças fisiológicas de *C. lindemuthianum* no Brasil (Menezes e Dianese, 1988)

Estado	Número de isolados de cada raça									Total	
	alfa	delta	epsilon	zeta	eta	teta	capa	lambda	mu		
RS	14	3								3	20
SC	16	3	3				1			2	25
PR	18	7	9	5	3		1				43
SP	12	2	4				1			1	20
RJ	2		1								3
ES	9	1	2	3							15
MG	15	5	2			3		1		1	27
MS	4	1									5
MT	3										3
GO	7	2			1						10
DF	14	1			6						21
BA	3	1	1								5

Também no Paraná, Thomazella et al. (2002), relataram a ocorrência das raças 7, 31, 65, 69, 73, 81, 87, 89 e 95. As raças 7, 31, 69, 73 e 87 foram constatadas pela primeira vez (Quadro 9).

Quadro 9 – Reação de cultivares diferenciadoras de *Phaseolus vulgaris* a 18 isolados de *Colletotrichum lindemuthianum* coletados no Paraná (Thomazella et al. 2002).

Isolados	Local	Raças	Cultivares diferenciadoras <sup>1/, 2/</sup>											
			A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
1	São João do Ivaí	69	S	R	S	R	R	R	S	R	R	R	R	R
2	São João do Ivaí	81	S	R	R	R	S	R	S	R	R	R	R	R
3	Paranavaí	73	S	R	R	S	R	R	S	R	R	R	R	R
4	São João do Ivaí	89	S	R	R	S	S	R	S	R	R	R	R	R
5	São João do Ivaí	95	S	S	S	S	S	R	S	R	R	R	R	R
6	Jandaia do Sul	89	S	R	R	S	S	R	S	R	R	R	R	R
7	Paranavaí	89	S	R	R	S	S	R	S	R	R	R	R	R
8	São João do Ivaí	89	S	R	R	S	S	R	S	R	R	R	R	R
9	Jandaia do Sul	65	S	R	R	R	R	R	S	R	R	R	R	R
10	Paranavaí	7	S	S	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R
11	Jandaia do Sul	81	S	R	R	R	S	R	S	R	R	R	R	R
12	Paranavaí	81	S	R	R	R	S	R	S	R	S	R	R	R
13	Jandaia do Sul	65	S	R	R	R	R	R	S	R	R	R	R	R
14	C. Leônidas Marques	31	S	S	S	S	S	R	R	R	R	R	R	R
15	São João do Ivaí	89	S	R	R	S	S	R	S	R	R	R	R	R
16	Lapa	89	S	R	R	S	S	R	S	R	R	R	R	R
17	Irati	87	S	S	S	R	S	R	S	R	R	R	R	R
18	Irati	89	S	R	R	S	S	R	S	R	R	R	R	R

<sup>1/</sup>Cultivares diferenciadoras e respectivo valor binário: A, Michelite:1; B, Michigan Dark Red Kidney:2; C, Perry Marrow: 4; D, Cornell 49-242: 8; E, Widusa: 16; F, Kaboon: 32; G, México 222: 64; H, PI 207262: 128; I, TO: 256; J, TU: 512; K, AB 136: 1024 e L, G 2333: 2048; <sup>2/</sup> S: suscetível e R: resistente.

Assim, os resultados dos diversos trabalhos permitem afirmar que o fungo *C. lindemuthianum* apresenta uma ampla variabilidade patogênica, bem como as raças podem variar de uma região para outra e, ainda, num mesmo local (Poletine, 1997).

#### **2.4. Sistemas de denominação de raças de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib**

A grande variabilidade fitopatogênica apresentada pelo patógeno, com as raças podendo variar tanto de um lugar para outro, quanto em uma mesma localidade, dificultava comparar-se os resultados obtidos em diferentes pesquisas.

Habgood (1970), procurando sugestões para a denominação de raças de *C. lindemuthianum*, propôs a adoção de um grupo de cultivares diferenciadoras, numa ordem pré-estabelecida e de um sistema binário. Por sua vez, Pio Ribeiro e Chaves (1975), sugeriram a identificação das raças, estabelecendo-se um sistema baseado na definição de uma série de cultivares diferenciadoras a serem utilizadas internacionalmente. Contudo, a utilização de diferentes variedades diferenciadoras e sistemas diferentes para denominar as raças pelos pesquisadores, levava a crer na possibilidade de alguns isolados relatados como sendo a mesma raça serem diferentes ou que raças denominadas diferentemente fossem as mesmas (Pio Ribeiro e Chaves, 1975), fazendo-se necessária uma metodologia padrão de identificação e denominação das raças.

Seguindo as especificações de Habgood (1970), o Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), em 1990 recomendou 12 cultivares diferenciadoras (Quadro 10). Conforme apresentado nos Quadros 10 e 11, a denominação das raças de *C. lindemuthianum*, utilizando o sistema binário de Habgood (1970), baseado nas 12 diferenciadoras foi proposta por Pastor-Corrales (1991). Neste sistema, cada cultivar recebe a designação numérica  $2^{i-1}$ , sendo 2 o número de classes de reações, ou seja, resistente ou suscetível, enquanto  $i$  é o número de ordem das diferenciadoras. Cultivares resistentes recebem o valor 0 e as

suscetíveis recebem o valor 1 (Rava et al, 1993). Desde então, diversos autores têm utilizado esta metodologia para identificação de raças e caracterização de genes de resistência (Rava et al., 1993; Rava et al., 1994; e Kelly et al.,1994; Poletine et al., 1997; Thomazella et al., 2000. Vidigal-Filho et al., 2004., Gonçalves-Vidigal et al., 2005), (Quadro 12).

Quadro 10 – Sistema de identificação de raças fisiológicas de *C. lindemuthianum* (Habgood, 1970)

Variedade	Valor numérico das variedades	
	Suscetível	Resistente
1. Michelite	1	0
2. Dark Red Kidney	2	0

3. Perry Marrow	4	0
4. Cornell 49 242	8	0
5. Widusa	16	0
6. Kaboon	32	0
7. México 222	64	0
8. PI 207262	128	0
9. TO	256	0
10. TU	512	0
11. AB 136	1024	0
12. G 2333	2048	0

Quadro 11 - Exemplo de nomenclatura de raças fisiológicas de *C. lindemuthianum* pelo sistema binário proposto por Pastor-Corrales (1991)

Cultivares	Valor no Sistema Binário	Isolados		
		A	B	C
Michelite	1	S	S	S
MDRK	2			
Perry Marrow	4		S	
Cornell 49-242	8	S		
Widusa	16			
Kaboon	32			

México 222	64			
PI 207262	128			
TO	256		S	S
TU	512	S		S
AB 136	1024			
G 2333	2048			S
Nomenclatura		521	261	2817

S = suscetível.

Quadro12 -Correspondência das denominações de diferentes raças de *C. lindemuthianum*, segundo o sistema de classificação binária das raças fisiológicas e grupos do sistema clássico de nomenclatura (Rava et al., 1994)

Grupo	Raça fisiológica	Raça
Alfa	alfa-Brasil	89
	alfa-Brasil – Widusa ( R )	73
	alfa-Brasil – Widusa ( R ); TU ( S )	585
	epsilon – México 222 ( S )	65
	epsilon – Kaboon ( S ); México 222 ( S )	97
	eta	81
Gama	gama	102

Delta	delta	23
	delta – Widusa ( R )	7
	lambda	55
	lambda – México 222 ( S )	119
	capa – Widusa ( R ) ; México 222 ( S )	79
	capa – México 222 ( S )	95
	mu	87
	mu – TO ( S )	343
Mexicano I	mexicana 1 – Cornell 49-242 ( S )	8
	mexicana 1 – México 222 ( S )	64
	mexicana 1 – Cornell 49-242( S ); México 222 ( S )	72
Mexicano II	mexicana 2	67
	mexicana 2 – Cornell 49-242( S )	75
	mexicana 2 – Widusa ( S )	83
	mexicana 2 – TO ( S )	339
Brasileiro	brasileira 1	101
	brasileira 1	117
	zeta – Widusa ( R ) ; México 222 ( S )	453

---

R = resistente; S = suscetível.

## **2.5. Fontes de resistência ao *C. lindemuthianum* (Saac. et Magn.) Scrib em *Phaseolus vulgaris* L.**

Segundo Tu (1983), a estratégia mais usada para o controle da antracnose em feijoeiro comum, é o emprego de cultivares resistentes. O desenvolvimento bem sucedido de uma cultivar resistente à doença, depende do entendimento do nível de variabilidade dentro e entre as populações do patógeno (Rodríguez-Guerra et al., 2003).

No caso do feijoeiro comum, seus patógenos possuem mecanismos de variabilidade genética muito eficientes, que aceleram o processo de adaptação às diferentes condições de cultivo (Burdon & Silk, 1997), postulando-se a existência

de interação patógeno-hospedeiro, através dos mecanismos de co-evolução (Araya, 1996; Guzmán et al., 1995; Pastor-Corrales & Jara, 1995).

O princípio da co-evolução fundamenta-se na teoria gene a gene, proposta por Flor (1971), cujo sistema se dá pela interação de genes que condicionam resistência no hospedeiro e seus genes correspondentes que regulam a patogenicidade no patógeno. Segundo interpretações mais recentes, a teoria gene a gene é definida como uma interação específica de polimorfismos de uma série de genes de resistência no hospedeiro e seus correspondentes genes de avirulência no patógeno (Thompson & Burdon, 1992; Leonard, 1994). O grau de variabilidade e frequência de genes de resistência e virulência em populações naturais, tanto dentro como entre as populações é grande. A pressão de seleção recíproca entre hospedeiro e patógeno, bem como a ação do ambiente, são mecanismos responsáveis pela frequência e variabilidade encontrada nos genes de resistência e avirulência (Anikster & Whal, 1979; Thompson & Burdon, 1992). Por outro lado, diversos resultados mostram que os genes de resistência ao *C. lindemuthianum*, freqüentemente são quebrados por populações do patógeno, indicando sua adaptação às populações locais, conforme proposto no sistema patógeno-hospedeiro (Kaltz & Shykoff, 1998). Assim, torna-se difícil conseguir a estabilidade da resistência à antracnose em diversas cultivares, pois no campo há uma relação direta entre a plasticidade genotípica do fungo e a estabilidade da resistência do hospedeiro (Araya, 2003).

Barrus (1915), efetuou os primeiros estudos relacionados à antracnose do feijoeiro, tendo constatado que a cultivar Well's Red Kidney era resistente às raças alfa e beta à qual era conferida pelo gene *A*, atualmente denominado de *Co-1*.

McRostie (1919), descreveu este gene como presente na cultivar MDRK, conferindo resistência à raça alfa.

O gene *Are*, também denominado *Co-2*, por sua vez foi descoberto por Mastebroek (1960), na cultivar Cornell 49-242, conferindo resistência às raças alfa, beta, gama e delta. Menezes e Dianese (1988) relataram posteriormente, que esse gene também conferia resistência às raças epsilon, zeta, eta, teta, lambda e mu.

Augustin e Costa (1971), buscaram genes de resistência em cultivares, seleções e linhagens com o objetivo de propiciar o acesso de fontes de resistência aos melhoristas da época, as quais foram usadas em programas de melhoramento. A conclusão dos autores, foi que a reação das diferenciadoras propiciou a identificação das raças alfa e beta e ainda constataram, que a maioria das diferenciadoras testadas era resistente à raça beta, mas não o era em relação à alfa.

As cultivares Widusa, Michigan Dark Red Kidney, Kaboon e Cornell 49-242 tiveram seu comportamento observado em relação às várias raças de *C. lindemuthianum* por Krüger et al. (1977) A cultivar Widusa inoculada com as raças alfa, beta, gama, delta e epsilon, mostrou-se compatível com as raças alfa e delta, segundo os autores. Já a cultivar Michigan Dark Red Kidney inoculada com as raças alfa, beta, gama, delta, epsilon, capa e lambda, apresentaram resistência somente às raças alfa e epsilon. Quanto a cultivar Kaboon, inoculada com as mesmas raças usadas em Michigan Dark Red Kidney, mostrou-se compatível à raça gama e lambda. Por sua vez, a cultivar Cornell 49-242, inoculada com as raças delta, capa e lambda, apresentou suscetibilidade somente à raça capa.

Um estudo desenvolvido por Ribeiro et al. (1981), avaliou a reação de 48 variedades de feijão. Foram utilizadas cultivares comerciais brasileiras e alguns de origem norte-americana e européia, com a finalidade de efetuar uma seleção de materiais mais aptos ao cultivo ou identificar possíveis fontes de resistência para melhoramento genético. De acordo com os autores, quase todas as cultivares comerciais, foram suscetíveis, demonstrando a necessidade da obtenção de cultivares mais resistentes. Alguns cultivares foram identificados como fontes de resistência para algumas raças; Kaboon (resistente às raças BA-1, BA-2, BA-3, BA-5 BA-6, BA-8 e BA-9), Widusa (resistente às raças BA-3, BA-8 e BA-9), Master Piece (resistente às raças BA-1, BA-2 e BA-6) e Cornell 49242 (resistente às raças BA-1 a BA-10).

Uma das fontes de resistência ao *C. lindemuthianum*, tem sido a cultivar AB 136, a qual foi avaliada em relação a isolados provenientes da Colômbia, tendo apresentado reação intermediária a um isolado e resistência a quatro isolados (Schwartz et al., 1982).

Segundo estudos conduzidos por Menezes e Dianese (1988), no estado do Paraná, as cultivares comerciais e as linhagens Rio Negro, Iapar 20, Tarumã, Evolutie, AB 136, A 321, A 373, A 381, G 2338, G 2641 e G 3367, são resistentes às raças alfa, delta, epsilon, zeta, eta, teta, capa, lambda e mu.

No Brasil, Menezes (1988) e Pompeu et al. (1993) enfatizaram que as cultivares FT 120, Rio Negro, Iapar 14, Iapar 20, Tarumã, PI 207262, AB 136, Pardo de Minas, Gordo Branco, Vermelhinho, Vaca Paleta 3, Preto Dom Feliciano, Alemão, Manteiguinha, Oito e Nove e Barriga Preta apresentam-se resistentes às raças alfa, delta e capa.

Linhagens melhoradas e cultivares comerciais inoculadas com as raças alfa, alfa-Brasil, teta, capa, lambda, delta, zeta, C 236 e epsilon kenia, foram observadas por Balardin e Pastor-Corrales (1990). Estes observaram que Cornell 49-242 foi suscetível às raças alfa-Brasil e capa; Kaboon mostrou-se suscetível à raça lambda e as variedades PI 207262 e TO demonstraram resistência intermediária à raça zeta. Por sua vez, as linhagens TU, AB 136 e G 2333 foram resistentes a todas as raças inoculadas.

Bolanós (1984), relatou a quebra da resistência de AB 136, que até então era tida como resistente a todas as raças de *C. lindemuthianum*, por isolados mexicanos. Os estudos realizados por Balardin e Pastor-Corrales (1990), acerca do comportamento das cultivares Cornell 49-242, México 222, PI 207262, TO, TU, AB 136 e G 2333, inoculadas com 25 isolados de várias localidades do Brasil; demonstraram que oito isolados quebraram a resistência de Cornell 49-242; 21 dos isolados foram virulentos à México 222; um quebrou a resistência de PI 207262; três, de TO; e um, de TU. Porém, nenhum isolado mostrou reação de compatibilidade com as cultivares AB 136 e G 2333. Rava et al. (1994) observaram que AB 136 mostrou-se resistente a 25 raças de *C. lindemuthianum* coletadas no Brasil.

O elevado espectro de resistência à antracnose apresentado pela cultivar G 2333, tem sido demonstrado por vários autores. Pastor-Corrales et al. (1994) ao estudarem a herança da resistência de G 2333 em relação a 380 isolados de *C. lindemuthianum*, notaram uma ampla resistência. Em estudos efetuados por Pastor-Corrales e Tu (1989), Balardin e Pastor-Corrales (1990), Balardin et al. (1990) e CIAT (1990), a cultivar G 2333 mostrou ampla resistência a todos os

isolados brasileiros, bem como a todas as raças encontradas na Europa e América do Norte.

Faleiro et al. (2000), demonstraram a resistência da cultivar Ouro Negro às raças 73, 81 e 89 de *C. lindemuthianum*. Faleiro et al. (2003), utilizando uma população de 154 linhas endogâmicas recombinantes (RILs), objetivando complementar os estudos sobre a organização dos diferentes genes da cultivar Ouro Negro, constataram herança monogênica para as raças 73, 81 e 89 de *C. lindemuthianum* quando cruzada com a cultivar Rudá, suscetível a essas três raças. Esta cultivar, por sua vez, é tida como resistente a várias raças fisiológicas dos patógenos causadores da ferrugem, da antracnose e da mancha angular. Alzate-Marin et al. (2003a) constataram que esta cultivar apresenta amplo espectro de resistência, tendo em vista que os estudos realizados através de inoculações em Ouro Negro com 19 raças de *C. lindemuthianum*, mostraram resistência a 17 raças e suscetibilidade somente às raças 65 e 2047, de acordo com o Quadro 13.

Tendo em vista que a utilização de cultivares resistentes é a medida de controle mais eficaz e econômica; a diferenciação das cultivares em Andinas e Mesoamericanas, tem importância fundamental nos programas de melhoramento genético do feijoeiro (Mahuku et al., 2002). Assim, o uso de diferentes fontes de resistência genética tem sido buscado constantemente pelos melhoristas (Paradela Filho et al., 1981; Menezes e Dianese, 1988).

A classificação do feijoeiro em dois centros de origem, Mesoamericano e Andino foi determinado em face de suas características morfológicas diferentes tais como, tamanho, coloração de sementes, tipo de crescimento, tipos de faseolina (Tipo R e T) e isoenzimas. (Sicard *et al.*, 1997). O Jalo de Listras Pretas apresenta sementes graúdas. O tamanho das sementes é uma das principais características

que diferenciam os centros de origem, sendo as sementes graúdas, típicas dos feijões Andinos, possuindo também faseolina do tipo T.

Via de regra, hospedeiros andinos resistem melhor às raças mesoamericanas, enquanto os mesoamericanos são mais resistentes à raças andinas de *C. lindemuthianum*. Segundo Young e Kelly (1997) e Melotto e Kelly (2000), o gene *Co-1* de origem Andina é resistente à raça 73 de origem Mesoamericana, enquanto o gene *Co-2*, de origem Mesoamericana é resistente à raça 7, cuja origem é Andina. A combinação dos genes *Co-1* e *Co-2* em uma mesma cultivar é a melhor estratégia para o desenvolvimento de uma cultivar resistente a essas duas raças (Young e Kelly, 1997). Assim, a piramidação de genes de origem Andina e Mesoamericana, num mesmo cultivar, tem sido recomendada para se obter cultivares com ampla base genética de resistência (Young e Kelly, 1996a, 1996b).

Atualmente foram relatados onze genes que determinam resistência à antracnose no feijoeiro comum, dos quais apenas um é de origem andina. Esse gene existe na cultivar Michigan Dark Red Kidney e foi denominado por Burkholder, 1918, como A. Essa cultivar ainda apresenta uma série alélica, que permitiu a caracterização de diferentes alelos de resistência presentes nas cultivares andinas Kaboon (*Co-1*<sup>2</sup>), Perry Marrow (*Co-1*<sup>3</sup>), AND 277 (*Co-1*<sup>4</sup>) e Widusa (*Co-1*<sup>5</sup>) (Melotto e Kelly, 2000; Alzate-Marin et al., 2003a; Gonçalves-Vidigal et al., 2003; Vallejo et al., 2003). Portanto, encontrar fontes de resistência à antracnose em cultivares de origem Andina, é uma grande contribuição para os programas de melhoramento genético do feijoeiro.

Vidigal Filho et al., (2004), estudaram as reações de suscetibilidade e resistência de 26 cultivares regionais das classes Carioca, Preto, Navy, Rosinha e

Manteigão nas regiões Norte, Noroeste e Oeste do Paraná. Todas as cultivares foram inoculadas com as raças Andinas 7, 19 e 55 e as raças Mesoamericanas 9, 31, 65, 69, 73, 81, 89 e 453 de *C. lindemuthianum*. Os resultados mostraram que Jalo Vermelho, Jalo de Listras Pretas e Roxinho, foram os mais resistentes do grupo Andino, enquanto que as cultivares Carioca Pintado 2, Carioca Pintado 1, Carioca 6 e Iapar 31 mostraram resistência mais elevada no grupo Mesoamericano, conforme mostrado no Quadro 14.

Quadro 13 - Resposta da cultivar Ouro Negro em inoculações com raças de *Colletotrichum lindemuthianum* (Alzate-Marin et al., 2003a)

Raça (nomenclatura binária)	Grupo/Raça (nomenclatura clássica)	País de Origem	Resposta de Ouro Negro
23 <sup>a</sup>	Delta / delta	Brasil	R
64 <sup>a</sup>	Mexicano I / mexicano I	Brasil	R
65 <sup>a</sup>	Alfa / epsilon	Brasil	S
67 <sup>a</sup>	Mexicano II / mexicano II	Brasil	R
73 <sub>a</sub>	Alfa / alfa - Brasil	Brasil	R
81 <sup>b</sup>	Alfa / eta	Brasil	R
83 <sup>a</sup>	Mexicano II / mexicano II	Brasil	R
87 <sup>a</sup>	Delta / mu	Brasil	R
89 <sup>b</sup>	Alfa / alfa - Brasil	Brasil	R
95 <sup>a</sup>	Delta / capa	Brasil	R
102 <sup>a</sup>	Gama / gama	Brasil	R
117 <sup>a</sup>	Brasileiro I / brasileiro I	Brasil	R
119 <sup>a</sup>	Delta / lambda	Brasil	R
343 <sup>a</sup>	Delta / mu	Brasil	R
453 <sup>a</sup>	Brasileiro I / zeta	Brasil	R
1033 <sup>c</sup>	-	Honduras	R
1545 <sup>c</sup>	-	Honduras	R
1600 <sup>c</sup>	-	México	R
2047 <sup>c</sup>	-	Costa Rica	S

<sup>a</sup> Patótipos classificados por Rava et al. (1994);

<sup>b</sup> Patótipos classificados na UFV;

<sup>c</sup> Patótipos classificados por Balardin et al. (1997).

Quadro 14 – Reação de nove genótipos Andinos e 17 Mesoamericanos de feijão comum, sua virulência e resistência para raças Andinas e Mesoamericanas de *C. lindemuthianum* (Vidigal Filho et al., 2003)<sup>1</sup>.

Cultivares Andinos	Raças												Índice de Resistência (%) ***
	Mesoamericanas									Andinas			
	9	31	65	69	73	81	89	95	453	7	19	55	
JLP <sup>2</sup>	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	S	S	67
JLV <sup>3</sup>	R	R	R	S	S	R	S	S	R	S	S	S	42
Jalo pardo	S	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	8
Jalo pintado 1	S	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	8
Jalo pintado 2	R	R	R	S	R	S	S	R	R	S	S	S	50
Jalo vermelho	R	R	R	S	S	R	R	R	R	S	S	R	67
Jalo mulato	R	R	R	S	S	S	S	R	R	S	S	S	42
Bolinha	S	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	8
Roxinho	R	R	R	S	R	S	S	R	R	S	S	S	50
<b>Índice de virulência Andino*(%)</b>	<b>33</b>	<b>0</b>	<b>33</b>	<b>89</b>	<b>67</b>	<b>67</b>	<b>78</b>	<b>44</b>	<b>44</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>89</b>	
Cultivares Mesoamericanos	Raças												Índice de Resistência (%) ***
	Mesoamericanas									Andinas			
	9	31	65	69	73	81	89	95	453	7	19	55	
Carioca 1	S	R	S	R	S	S	S	S	R	S	R	R	42
Carioca 2	S	R	S	R	S	S	S	S	R	S	R	R	42
Carioca 3	S	S	S	R	S	S	S	S	R	S	R	R	33
Carioca 4	R	R	S	R	S	S	S	S	R	S	R	R	50
Carioca 5	R	R	S	S	S	R	S	S	S	S	R	R	42
Carioca 6	S	R	S	R	S	R	S	S	R	R	R	R	58
Carioca claro	R	R	S	S	S	R	S	S	R	S	R	R	50
Carioca pintado 1	R	R	S	S	S	R	R	R	R	R	R	R	75
Carioca pintado 2	R	R	R	S	R	R	S	R	R	R	R	R	83
Carioca pitoko	S	R	S	R	S	S	S	S	R	S	R	R	42
Iapar 31	R	R	S	S	S	S	R	R	R	S	R	R	58
Preto 1	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	R	R	17
Preto 2	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	R	R	25
Preto 3	S	R	S	S	S	R	S	S	S	S	R	R	33
Preto 4	S	R	S	S	S	S	S	S	R	R	R	R	42
Rosinha	R	R	S	R	S	S	S	S	R	S	R	S	42
Navy-UEM	S	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	R	17
<b>Índice de Virulência Mesoamericanos*(%)</b>	<b>53</b>	<b>18</b>	<b>94</b>	<b>59</b>	<b>94</b>	<b>65</b>	<b>88</b>	<b>82</b>	<b>29</b>	<b>76</b>	<b>5,9</b>	<b>5,9</b>	
<b>Índice Geral médio de virulência** (%)</b>	<b>46</b>	<b>12</b>	<b>73</b>	<b>69</b>	<b>85</b>	<b>65</b>	<b>85</b>	<b>69</b>	<b>35</b>	<b>85</b>	<b>38</b>	<b>35</b>	

<sup>1</sup>R = Resistente, S = suscetível; \* Índice de virulência = número de genótipos com reação de suscetibilidade/ número total de genótipos; \*\*Índice Geral médio de virulência = número total de genótipos com reação de suscetibilidade/26 ( número total de genótipos); \*\*\*Índice de Resistência = número total de genótipos com reação de resistência/12, ( total de raças usadas para inoculação); JLP<sup>2</sup>= Jalo de Listras Pretas; JLV<sup>3</sup>= Jalo de Listras Vermelhas.

Comprando-se o espectro de resistência da cultivar Andina Jalo de Listras Pretas ao patógeno, com Michigan Dark Red Kidney, Kaboon, Perry Marrow e Widusa, os autores sugeriram a hipótese de um gene ou alelo naquele cultivar diferente dos já demonstrados, conforme observado no Quadro 15.

Quadro 15 – Reação à antracnose em Jalo Vermelho, Jalo de Listras Pretas e as diferenciadoras MDRK (Co-1), Perry Marrow (Co-1<sup>3</sup>), Kaboon (Co-1<sup>2</sup>) e Widusa (Co-1<sup>5</sup>) para várias raças de *C. lindemuthianum* ( Vidigal - Filho et al., 2004)\*.

Raças	Cultivares					
	Jalo Vermelho	J LP**	MDRK	Perry Marrow	Kaboon	Widusa
7	S	S	S	S	R	R
9	R	R	R	R	R	R
19	S	S	S	R	R	S
31	R	R	S	S	R	S
55	R	S	S	S	S	S
65	R	R	R	R	R	R
69	S	R	R	S	R	R
73	S	R	R	R	R	R
81	R	R	R	R	R	S
89	R	R	R	R	R	S
95	R	R	S	S	R	S
453	R	S	R	S	R	R

\*R=Resistente, S= Suscetível; \*\*JLP= Jalo de Listras Pretas

## 2.6. Estudo da herança da resistência em *Phaseolus vulgaris*

O primeiro pesquisador a estudar a herança da resistência à antracnose no feijoeiro, foi Burkholder em 1918, sendo esta a primeira contribuição acerca da herança da resistência à algumas raças do patógeno na cultura do feijão. Ao efetuar cruzamentos entre as cultivares Dark Red Kidney, resistente às raças alfa e beta, com Perry Marrow, resistente apenas à alfa; o autor observou na geração F<sub>2</sub>, inoculada com uma raça por vez, que a resistência era governada por um único

gene dominante, denominado então de fator A. Este gene, que é conhecido atualmente por *Co-1*, teve sua confirmação por McRostie (1919).

Sreiber (1932), trabalhando com uma mistura de 37 isolados de *C. indemuthianum* pertencentes aos grupos alfa, beta e gama, verificou que a herança da resistência a essas raças foi conferida por três genes dominantes, sendo um para cada grupo. Nos cruzamentos entre Dry Shell nº 22 e Konserva e entre Dry Shell nº 22 e Wachs Best Von Allen, o autor observou na geração F<sub>2</sub> razão de segregação de 3R:1S, quando as progênies foram inoculadas com isolados pertencentes a uma raça. Porém, ao inocular estas mesmas progênies com isolados de duas raças, a razão de segregação foi de 9R:7S, indicando dois fatores complementares de resistência. Em outra inoculação, desta vez levada a efeito com isolados das três raças, correspondendo aos 37 isolados juntos, o referido autor observou que a resistência foi condicionada por três pares de genes dominantes. Tais resultados permitiram concluir que cada um dos três genes de resistência estava localizado em cromossomos diferentes. O mesmo autor, também relatou que ao realizar inoculações de progênies dos mesmos cruzamentos com uma mistura de outras raças fisiológicas, observava-se que pelo menos oito genes eram dominantes responsáveis pela resistência.

A herança da resistência das cultivares do feijoeiro às raças beta, gama e delta foi estudada por Andrus e Wade (1942), os quais observaram que em cruzamentos entre plantas resistentes x tolerantes e resistentes x suscetíveis, a resistência foi sempre dominante. Em contrapartida, quando os cruzamentos envolviam tolerante x suscetível, a suscetibilidade era dominante. Foi constatado pelos autores razões de segregação monohíbridas e dihíbridas em populações inoculadas com as três raças já citadas. Na geração F<sub>2</sub> inoculada com as raças

beta e gama, foram observadas razões de segregação triíbridas. Para explicar a resistência às raças beta e gama os autores propuseram a existência de um sistema de 10 genes em três series alélicas, envolvendo genes duplicados e complementares de resistência, um gene dominante de suscetibilidade e interações gênicas em três pontos. De acordo com os autores, a herança da resistência para a raça delta, era devida à presença de três pares de genes independentes. A resistência à antracnose, de acordo com Zaumeyer e Meiners (1975), variava de simples a complexa e poderia envolver pelo menos dez locos gênicos.

O estudo da herança da resistência às raças alfa, beta e gama em cruzamentos envolvendo nove cultivares de feijão, foi realizado por Cárdenas et al. (1964), tendo sido constatado que o cruzamento Michelite (S) x MDRK (R) apresentou segregação 152R:48S, ajustando-se a uma proporção esperada de 3R:1S, quando as plantas foram inoculadas com a raça alfa. Os autores observaram que a resistência era condicionada por fatores duplicados, sem a presença de genes complementares e alelismo múltiplo, com dominância de um dos fatores presente em Michigan Dark Red Kidney. Quanto à população  $F_2$  do cruzamento Michelite (R) x Michigan Dark Red Kidney (S), inoculada com a raça beta, mostrou segregação de 57R:143S, ajustando-se à proporção de 1R:3S. A segregação de 1R:3S, foi explicada pela ação de fatores duplicados e fatores complementares com alelismo múltiplo sendo que o fator recessivo  $d^2d^2$  presente em Michelite era dominante.

A população  $F_2$  do cruzamento Michelite (R) x Michigan Dark Red Kidney (S) ajustou-se a uma razão de 3R:1S, mostrando segregação de 142R:58S, para a raça gama. A resistência foi explicada conforme os mesmos autores anteriores, pela presença de fatores duplicados, mas sem alelismo múltiplo, com a

predominância do alelo dominante presente em Michelite. Os autores propuseram a seguinte ordem de dominância e a resistência e, ou suscetibilidade seriam conferidas por fatores duplicados (locos **c** e **d**) e fatores complementares (**e** e **f**):

$$c^5, d^5, e^5, f^5 > c^4, d^4, e^4, f^4 > c^3, d^3, e^3, f^3 > c^2, d^2, e^2, f^2 > c^1, d^1, e^1, f^1$$

( S )                      ( R )                      ( S )                      ( R )                      ( S )

> significa dominante sobre; S = suscetível; R = resistente.

Cárdenas et al. (1964), propuseram os genótipos para as nove cultivares envolvidas no estudo, conforme apresentado no Quadro 16.

A herança da resistência às raças beta, gama e delta foi estudada por Muhalet et al. (1981). Quanto à raça beta, verificou-se que a resistência foi conferida por quatro locos independentes, dentre os quais os genes *Are* e *B* funcionaram como fatores duplicados, ao passo que, *C* e *D*, seriam complementares. Para o fator *B*, verificou-se uma série alélica, com a seguinte ordem de dominância:  $B_3 > B_2 > B_1$ , sendo  $B_2$  o fator que confere resistência e  $B_1$  e  $B_3$ , a suscetibilidade. Segundo os autores, a resistência à raça gama dependeu do gene *Are* ou do alelo dominante dos locos independentes *G* e *H*. Também constataram a existência de genes complementares dominantes *IJ* ou *KL*.

Quanto à raça delta, Muhalet et al. (1981) ainda propuseram um sistema genético semelhante ao da raça beta, mas sem alelismo múltiplo. Deste modo, os alelos dominantes dos locos duplicados que condicionam resistência, receberam a designação de *Are* e *M* e os genes complementares dominantes de *N* e *P*, que também condicionam resistência.

Quadro 16 - Genótipos de nove cultivares de feijão e reações às raças alfa, beta e gama de *Colletotrichum lindemuthianum* (Cárdenas et al., 1964).

Cultivares	alfa		beta			gama		
	Fatores	reação	Fatores	Fatores	reação	Fatores	Fatores	reação
	Duplicados	(*)	Duplicados	Complementares	(*)	Duplicados	complementares	(*)
Algarrobo	AAbb	R	c <sup>4</sup> c <sup>4</sup> d <sup>4</sup> d <sup>4</sup>	e <sup>1</sup> e <sup>1</sup> f <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	R	ggHH	jjKK	R
Emerson 847	AAbb	R	c <sup>1</sup> c <sup>1</sup> d <sup>1</sup> d <sup>1</sup>	e <sup>2</sup> e <sup>2</sup> f <sup>2</sup> f <sup>2</sup>	R	GGhh	JJkk	R
Emerson 51-2	AAbb	R	c <sup>1</sup> c <sup>1</sup> d <sup>1</sup> d <sup>1</sup>	e <sup>3</sup> e <sup>3</sup> f <sup>3</sup> f <sup>3</sup>	S	GGhh	JJkk	R
Perry Marrow	AAbb	R	c <sup>4</sup> c <sup>4</sup> d <sup>4</sup> d <sup>4</sup>	e <sup>4</sup> e <sup>4</sup> f <sup>4</sup> f <sup>4</sup>	R	gghh	jjKK(***)	S
MDRK	AAbb	R	c <sup>1</sup> c <sup>1</sup> (d <sup>3</sup> d <sup>3</sup> ) **	e <sup>1</sup> e <sup>1</sup> f <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	S	gghh	jjkk	S
Cornell 64-23	aaBB	R	c <sup>1</sup> c <sup>1</sup> d <sup>5</sup> d <sup>5</sup>	e <sup>1</sup> e <sup>1</sup> f <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	S	gghh	jjkk	S
Michelite	aabb	S	c <sup>1</sup> c <sup>1</sup> d <sup>2</sup> d <sup>2</sup>	e <sup>1</sup> e <sup>1</sup> f <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	R	GGhh	jjkk	R
Red Mexican	aabb	S	c <sup>4</sup> c <sup>4</sup> d <sup>4</sup> d <sup>4</sup>	e <sup>4</sup> e <sup>4</sup> f <sup>4</sup> f <sup>4</sup>	R	GGhh	jjkk	R
Brazilian Red	aabb	S	c <sup>1</sup> c <sup>1</sup> d <sup>2</sup> d <sup>2</sup>	e <sup>1</sup> e <sup>1</sup> f <sup>1</sup> f <sup>1</sup>	R	gghh	jjkk	S

R = resistente; S = suscetível.

(\*\*) Indicam que o alelo de Michigan Dark Red Kidney está sendo, preliminarmente, colocado no loco d.

(\*\*\*) A cultivar Perry Marrow possui outro fator complementar, cuja natureza ainda não está determinada.

Del Peloso et al. (1989), estudaram a herança da resistência à antracnose das cultivares Cornell 49-242, Emerson 847, Perry Marrow, *Phaseolus aborigineus* 283 e Michigan Dark Red Kidney, resistentes à raça BA-2 (grupo alfa), e as cultivares Michelite e Costa Rica 1031 (suscetíveis) à citada raça. Todos os cruzamentos possíveis entre as cultivares foram realizados e as gerações F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub>, foram inoculadas com a raça BA-2 (grupo alfa). Os resultados obtidos, que indicaram uma transmissão independente de genes de resistência localizados em quatro locos, dois dos quais o *Are* e o *A*, atuando como fatores duplicados e os outros dois, *X* e *Y*, seriam fatores de ação complementar. Em face dos resultados obtidos, foram propostos os genótipos a seguir: Cornell 49-242 (*AreAreaaxxyy*); Emerson 847 (*areareAAxxyy*); Perry Marrow (*areareaaXXYY*); *Phaseolus aborigineus* 283 (*areareaaXXYY*); Michigan Dark Red Kidney (*areareAAxxYY*); Michelite (*areareaaxxYY*) e Costa Rica 1031 (*areareaaxxYY*) respectivamente. Os resultados encontrados pelos autores estão no Quadro 17.

A herança da resistência das cultivares de feijão Michelite, Michigan Dark Red Kidney, Perry Marrow, suscetíveis à raça capa e Cornell 49-242, AB 136 e PI 207262 resistentes à referida raça, foi estudada por Vidigal et al. (1993). Todos os cruzamentos em todas as combinações possíveis foram realizados e as gerações F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub> foram inoculadas com a raça citada. Os autores verificaram que a resistência era conferida por um gene dominante, que foi denominado de *Q*.

A herança da resistência do feijoeiro às raças 69 e 453 de *C. lindemuthianum* foi estudada por Poletine (1997). Através da utilização das cultivares diferenciadoras Michelite, Dark Red Kidney, Perry Marrow, Cornell 49-

242, PI 207262, AB 136 e G 2333, a autora observou razão de segregação de 3R:1S, na população F<sub>2</sub> do cruzamento entre as cultivares Michelite x AB 136, tanto para a raça 69 quanto para a raça 453, caracterizando a ação de um gene dominante presente em AB 136. Tais resultados foram similares aos realizados por Gonçalves-Vidigal (1994), que observou a presença de um gene dominante em AB 136.

Quadro 17 – Genótipos propostos para sete cultivares de feijão baseados em sua reação à raça BA-2 (alfa) de *C. lindemuthianum* (Del Peloso et al., 1989).

Cultivar	Fatores duplicados	Fatores complementares	Reação (* )
Michelite	<i>areareaa</i>	<i>xxYY</i>	S
MDRK	<i>areareAA</i>	<i>xxYY</i>	R
Perry Marrow	<i>areareaa</i>	<i>XXYY</i>	R
Emerson 847	<i>areareAA</i>	<i>xxYY</i>	R
<i>P. aborigineus</i>	<i>areareaa</i>	<i>XXYY</i>	R
Costa Rica 1031	<i>areareaa</i>	<i>xxYY</i>	S
Cornell 49-242	<i>AreAreaa</i>	<i>xxyy</i>	R

R = Resistente, S = Suscetível

Através da utilização do marcador OPZO4<sub>560</sub>, identificado por Alzate-Marin et al. (1999), Alzate-Marin et al. (2000) confirmaram que este marcador estava ligado ao gene *Co-6*, presente em AB 136, que também conferiu resistência às raças 64, 73, 81 e 89 de *C. lindemuthianum*. No entanto, um segundo gene recessivo *co-8*, descrito pela primeira vez como presente na cultivar AB 136 por

Alzate-Marin et al., (1997), o qual seria independente do gene Co-6, anteriormente relatado por Gonçalves-Vidigal et al. (1994) e Young e Kelly (1996), não tiveram a sua presença confirmada através dos marcadores moleculares (Alzate-Marin et al., 1999).

Resultados obtidos por Gonçalves-Vidigal e Kelly (2005) mostram que a população F<sub>2</sub> do cruzamento de Widusa (R) x AB 136 (R) inoculada com a raça 7, apresentou razão de segregação de 15R:1S, indicando a presença de dois genes segregantes, um presente na cultivar Widusa e o outro em AB 136.

Diversos estudos acerca da herança da resistência na cultivar G 2333, têm evidenciado a presença de três genes dominantes de resistência (Young et al., 1998). Pastor-Corrales et al. (1994), relatam evidências de que a resistência de um dos genes existente em G 2333, é subjugado pela raça 521. Os autores observaram apenas dois genes dominantes de resistência, presentes nesta cultivar. Poletine (1997), inoculando duas populações F<sub>2</sub> referentes aos cruzamentos G 2333 x Michelite e G 2333 x Perry Marrow com a raça 69, observou resultados similares. A segregação ajustou-se à razão de 15R:1S, levando a autora a concluir que a resistência da cultivar G 2333 à raça 69 foi condicionada pela presença de dois genes dominantes.

Silvério et al. (2002) inocularam a população F<sub>2</sub> do cruzamento G 2333 x TU com a raça 2047 e verificaram uma razão de segregação de 3R:1S; tais dados, evidenciam que a resistência à raça 2047 é conferida por apenas um gene dominante, presente na cultivar G 2333

Resultados obtidos por diversos autores (Pastor-Corrales et al., 1994; Poletine, 1997; Young et al., 1998; Silvério et al., 2002), indicam que a resistência

de um gene presente na cultivar G 2333 é vencida pela raça 521 e que a raça 2047, é virulenta a dois genes presentes nessa diferenciadora.

A herança da resistência das cultivares Andinas Kaboon e Perry Marrow, bem como sua relação com outras fontes de resistência do feijoeiro comum, foi estudada por Melotto e Kelly (2000), os quais cruzaram Cardinal x Kaboon e encontraram segregação de 3R:1S na população F<sub>2</sub>. Tal resultado indica que Kaboon apresenta um gene dominante conferindo resistência a raça 7 de *C. lindemuthianum*. Os autores também misturaram as raças 7 e 73, observando a mesma proporção de 3R:1S, evidenciando que a resistência às duas raças deve-se a um único gene dominante. Progenies F<sub>2</sub> resultantes dos cruzamentos Cardinal x Kaboon e Perry Marrow x Kaboon, também foram inoculadas, ajustando-se a uma razão de 57R:7S, indicando que a resistência é governada por um gene dominante e dois genes dominantes complementares.

Estudos de revisão bibliográfica sobre a cultivar G 2333, relatam que esta apresenta três genes de resistência, que seriam o *Co-4*<sup>2</sup>, identificado por Young et al. (1998) e Silvério et al. (2002); o gene *Co-5*, descrito por Young e Kelly (1996a) e ainda, o gene *Co-7* relatado por Young et al. (1998) e Poletine et al. (2000).

Segundo Kelly e Vallejo (2004), as diferenciadoras Cornell 49-242, México 222, TO e TU, possuem, respectivamente, os genes *Are*, *Mexique 1*, *Mexique 2* e *Mexique 3*, os quais, conforme a nova nomenclatura foram assim designados: *Co-2*, *Co-3*, *Co-4* e *Co-5*, respectivamente.

Alzate-Marin et al. (2003b), estudando a cultivar AND 277, verificaram que esta apresentou resistência às raças 64, 65, 73, 81, 87, 89, 119 e 453 de *C.*

*lindemuthianum*, e mostrou-se suscetível às raças 7 e 55. Estudos de alelismo envolvendo AND 277 x Kaboon e AND 277 x Michigan Dark Red Kidney não apresentaram segregação, mostrando que AND 277 possui um alelo do gene *Co-1*, que foi denominado de *Co-1*<sup>4</sup>. O Quadro 18, mostra a comparação do espectro de resistência entre as cultivares AND 277, Michigan Dark Red Kidney (*Co-1*), Kaboon (*Co-1*<sup>2</sup>) e Perry Marrow (*Co-1*<sup>3</sup>).

Quadro 18 - Reações de resistência (R) e suscetibilidade (S) da cultivar AND 277 a diferentes raças de *C. lindemuthianum* e a comparação do espectro de resistência das cultivares Michigan Dark Red Kidney (MDRK), Kaboon e Perry Marrow (Alzate-Marin et al., 2003b)\*

Raça (nomenclatura binária)	Grupo / Raça (nomenclatura clássica)	AND 277	MDRK	Kaboon	PM**
7	Delta / delta	S	S	R	S
55	Mexicano I / mexicano I	S	S	S	S
64	Mexicano I / mexicano I	R	R	R	R
65	Alfa / epsilon	R	R	R	R
73	Alfa / alfa - Brasil	R	R	R	R
81	Alfa / eta	R	R	R	R
87	Delta / mu	R	S	R	S
89	Alfa / alfa - Brasil	R	R	R	R
119	Delta / lambda	R	S	S	S
453	Brasileiro I / eta	R	R	R	S

\*R = resistente; S = suscetível.

\*\* PM=Perry Marrow

Alzate-Marin et al. (2003c), cruzando as cultivares Cornell 49-242 e as cultivares suscetíveis Rudá e Ouro Negro, estudaram a herança da resistência às

raças 81 e 65. Para o cruzamento entre Cornell 49-242 x Rudá, foi encontrada segregação na razão de 57R:7S na população F<sub>2</sub> e nas famílias F<sub>3</sub> inoculadas com a raça 81, evidenciando a ação de três genes dominantes, dois deles de ação complementar e um dominante.

A população F<sub>2</sub> do mesmo cruzamento, inoculada com a raça 65, mostrou ajustada à razão de 1R:3S. Inoculando-se a mesma raça na população F<sub>2</sub> do cruzamento Cornell 49-242 x Ouro Negro, a segregação foi de 3R:1S. A conclusão dos autores, foi que a cultivar Cornell 49-242 possui dois genes conferindo resistência à raça 81 de *C. lindemuthianum*, e o primeiro gene não apresenta relação de epistasia. O segundo gene de Cornell 49-242 e o gene presente em Rudá conferem resistência se ambos estão presentes. O alelo recessivo presente em Rudá mostra-se epistático sobre o alelo dominante em Cornell 49-242, resultando em suscetibilidade. Assim, a razão de 1R:3S e 3R:1S demonstraram a presença de um gene recessivo e um dominante, envolvidos na resistência da variedade Cornell 49-242 para a raça 65.

Segundo Kelly e Vallejo (2004), nove genes dominantes conferindo resistência à antracnose no feijoeiro comum, já foram identificados atualmente, designados pelos símbolos *Co-1*, *Co-2*, *Co-3*, *Co-4*, *Co-5*, *Co-6*, *Co-7*, *Co-9* e *Co-10*, presentes respectivamente, nas diferenciadoras Michigan Dark Red Kidney, Cornell 49-242, México 222, TO, TU, AB 136, MSU 7, BAT 93 e Ouro Negro. Também foi constatado multialelismo nos locos *Co-1*, *Co-3* e *Co-4*, cujos alelos foram denominados de *Co-1*<sup>2</sup>, *Co-1*<sup>3</sup>, *Co-1*<sup>4</sup>, *Co-1*<sup>5</sup>, *Co-3*<sup>2</sup>, *Co-4*<sup>2</sup> e *Co-4*<sup>3</sup>, estando presentes nas cultivares Kaboon, Perry Marrow, AND 277, Widusa (Gonçalves-Vidigal, 2003 et al.), México 227, SEL 1308 e PI 207262, respectivamente.

Também foi relatada a existência do gene recessivo *co-8*, em AB 136 (Alzate Marin et al., 1997; Alzate-Marin et al., 2001b), conforme mostra o Quadro 19.

Embora a resistência condicionada por gene recessivo em antracnose seja rara, os mesmos autores afirmam que ela já foi relatada em estudos anteriores, no loco *Co-1* por (Andrus e Wade, 1942; Cárdenas et al., 1964; Muhalet et al., 1981).

Muito embora a cultivar Michelite seja tida como suscetível universal, tem apresentado reação de resistência à raça beta e gama (Yerkes e Ortiz, 1956 ; Tu, 1988) e à raça 38 (Ferreira et al., 2003).

Em um estudo recente, foi relatada a existência do gene *Co-11*, presente na cultivar Michelite, perfazendo um total de onze genes, que conferem resistência à antracnose até o momento (Gonçalves-Vidigal et al. 2005, no prelo).

Nesta pesquisa, os autores inocularam com a raça 64, as gerações F<sub>2</sub> dos cruzamentos entre a cultivar Michelite (resistente à raça 64) e as cultivares México 222, MDRK, Perry Marrow, Cornell 49-242, Widusa, Kaboon, PI 207262, TO, TU, AB 136, BAT 93, Ouro Negro e AND 277. Com exceção de México 222 que é suscetível, todas as demais foram resistentes à referida raça.

Ainda segundo Gonçalves-Vidigal et al. (2005, no prelo), o estudo da herança, entre as cultivares Michelite e México 222, resultou em uma razão de segregação de 3:1, indicando a presença de um gene dominante em Michelite, conferindo resistência à raça 64. Os testes de alelismo, dos cruzamentos de Michelite com Michigan Dark Red Kidney, Perry Marrow, Cornell 49-242, Widusa, Kaboon, TO , TU, AB 136, BAT 93, Ouro Negro e AND 277, mostraram razão de 15R:1S, indicando a ação de dois genes dominantes para resistência à

antracnose. A pesquisa de alelismo entre Michelite e PI 207 262, ajustou-se a uma razão de 63:1, evidenciando a ação de três genes dominantes conferindo resistência a raça do patógeno. Os autores concluíram então que o gene presente em Michelite, é independente dos genes *Co-1*, *Co-1<sup>2</sup>*, *Co-1<sup>3</sup>*, *Co-1<sup>4</sup>*, *Co-1<sup>5</sup>*, *Co-2*, *Co-4*, *Co-4<sup>3</sup>*, *Co-5*, *Co-6*, *Co-9* e *Co-10* e propuseram o símbolo *Co-11*, para designar o gene presente na cultivar Michelite.

Quadro 19 - Genes e seus respectivos símbolos novos e originais, fontes genéticas, grupo gênico dos principais genes de resistência, marcadores moleculares, mapeamento dos genes maiores que condicionam resistência à antracnose (adaptada de Kelly e Vallejo, 2004)

Símbolos dos genes		Fontes dos genes	Conjunto gênico	Marcadores genéticos	Localização no mapa	Referências
Novos	Original					
<i>Co-1</i>	A	MDRK	Andino	OF10 <sub>530</sub>	B1	McRostie (1919), Vallejo and Kelly (2002)
<i>Co-1</i> <sup>2</sup>		Kaboon		SE <sub>ACT</sub> /M <sub>CCA</sub>		
<i>Co-1</i> <sup>3</sup>		Perry Marrow				Melotto e Kelly (2000)
<i>Co-1</i> <sup>4</sup>		AND 277				Alzate-Marin et al. (2003)
<i>Co-1</i> <sup>5</sup>		Widusa				Gonçalves-Vidigal et al. (2003)
<i>Co-2</i>	Are	Cornell 49-242	MA	OQ4 <sub>1440</sub> OH20 <sub>450</sub> B355 <sub>1000</sub>	B11	Mastenbroek (1960) Adam-Blondon et al. (1994) Young e Kelly (1996)
<i>Co-3</i>	<i>Mexique 1</i>	México 222	MA	NA	NA	Bannerot (1965)
<i>Co-3</i> <sup>2</sup>		México 227				Fouilloux (1979)
<i>Co-4</i>	<i>Mexique 2</i>	TO	MA	SAS13, SH18	B8	Fouilloux (1979), Awale and Kelly (2001),
<i>Co-4</i> <sup>2</sup>		SEL1308		SBB14, OC8		Young et al. (1998)
<i>Co-4</i> <sup>3</sup>		PI 207262 <sup>y</sup>		OY20		de Arruda et al. (2000)
<i>Co-5</i>	<i>Mexique 3</i>	TU	MA	OAB3 <sub>450</sub> SAB3	NA	Young et al. (1998), Vallejo e Kelly (2001), Young e Kelly (1996)
<i>Co-6</i>	Q	AB 136	MA	OAH1 <sub>780</sub> OAK20 <sub>890</sub>	B7	Gonçalves-Vidigal (1994) Young e Kelly (1996, 1997)
<i>Co-7</i>	NA <sup>z</sup>	MSU-7 G 2333 <sup>y</sup>	MA	NA	NA	Young et al. (1998)
<i>co-8</i>	NA	AB 136	MA	OPAZ20	NA	Alzate-Marin et al. (2001)
<i>Co-9</i>	NA	BAT 93	MA	SB12	B4	Geffroy et al. (1999)
<i>Co-10</i>	NA	Ouro Negro	MA	F10	B4	Alzate-Marin et al. (2003)
<i>Co-11</i>	NA	Michelite	MA			Gonçalves-Vidigal et al. (2005, no prelo)

MDRK = Michigan Dark Red Kidney; MA = Mesoamericano; <sup>y</sup> = Possui dois genes; G 2333 possui três genes.

<sup>z</sup>NA = Não nomeados anteriormente

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 3.1. Cultivares de feijão e raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib.

O experimento foi realizado nas dependências do Nupagri (Núcleo de Pesquisa Aplicado à Agricultura), extensão do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Estadual de Maringá – UEM, no período de março de 2004 a outubro de 2005. No estudo da herança, foram utilizadas oito das cultivares diferenciadoras do sistema binário, proposto por Pastor-Corrales (1991) para o estudo da herança da resistência à antracnose em *Phaseolus vulgaris* L., bem como as cultivares BAT 93 (resistente à raça 73), MSU 7 e Ouro Negro (resistentes à raça 64). As diferenciadoras selecionadas foram as cultivares MDRK e PI 207 262 (resistentes à raça 73), Kaboon, Perry Marrow, Widusa e Ab 136 (resistentes à raça 65). Todas as cultivares foram cruzadas com a cultivar tradicional Andina de feijoeiro comum, Jalo de Listras Pretas. As informações sobre seus respectivos centros de origem e o valor binário, estão apresentadas no Quadro 20.

As sementes de linhas puras das cultivares utilizadas no presente estudo, foram obtidas junto ao Banco de Germoplasma do Nupagri.

As raças fisiológicas de *C. lindemuthianum* utilizadas no experimento foram as raças 64, 65 e 73, cedidas pelo Pesquisador Aloísio Sartorato – Embrapa – CNPAF (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Centro Nacional de Pesquisa de Arroz e Feijão- Goiânia).

Quadro 20 – Cultivares utilizadas, valor binário e conjunto gênico.

Cultivares	Valor binário	Conjunto Gênico
MDRK	2	Andino
Perry Marrow	4	Andino
Cornell 49-242	8	Mesoamericano
Widusa	16	Andino
Kaboon	32	Andino
México 222	64	Mesoamericano
AB 136	1024	Mesoamericano
MSU 7	-	
Ouro Negro	-	Mesoamericano
JLP*	-	Andino
BAT 93	-	

\*JLP=Jalo de Listras Pretas

As culturas monospóricas das raças 64, 65 e 73 de *C. lindemuthianum*, utilizadas no presente estudo, foram transferidas para tubos de ensaio com meio de cultura proposto por Mathur et al. (1950). A incubação procedeu-se a uma temperatura de 20°C, em um período de oito a dez dias. Iniciada a esporulação, as culturas do patógeno foram transferidas para geladeira a 5°C, servindo de cultura estoque para os ensaios posteriores.

### 3.2. Obtenção das gerações F<sub>1</sub>.

Os progenitores foram semeados em vasos de polietileno com capacidade de 5 dm<sup>3</sup>, contendo solo adubado com a fórmula 04-14-08, equivalendo a 200 Kg.ha<sup>-1</sup> e matéria orgânica na proporção de 3:1, previamente esterilizado com brometo de metila e deixados em casa de

vegetação. Logo após a emergência das plantas, procedeu-se a adubação líquida para estimular o desenvolvimento das plantas e também adubação potássica, pouco antes da floração, importante para o enchimento dos grãos. Para as adubações nitrogenadas na forma líquida, usou-se 50 g de sulfato de amônio.2 litros de água<sup>-1</sup> (2,5%), aplicando-se 250 mg de N em 50 ml de água.vaso<sup>-1</sup>. A adubação potássica foi realizada na forma de Cloreto de Potássio (14g K<sub>2</sub>O.2 litros H<sub>2</sub>O<sup>-1</sup>). O experimento foi irrigado diariamente, com a finalidade de manter o solo próximo da capacidade de campo e foram realizados tratamentos fitossanitários, sendo duas aplicações do inseticida Tameron Br, na dosagem de 10 ml do produto para cada 10 litros de calda de pulverização para controle de vaquinha (*Diabrotica speciosa*) e ainda, duas aplicações do fungicida Folicur 200 CE, para controle de oídio (*Blumeria graminis f. sp.tritici*) na dosagem de 0,25 % ou 25 ml para cada 10 litros de calda de pulverização.

Por ocasião do florescimento procedeu-se a hibridação artificial, usando-se o método de esfregação de Buishand (1956), entre a cultivar Andina JLP e as cultivares MDRK, Perry Marrow, Cornell 49-242, Widusa, Kaboon, México 222, AB 136, MSU 7, PI 207262, BAT 93 e Ouro Negro. Os cruzamentos com seus respectivos progenitores e reações de resistência ou suscetibilidade as raças 64, 65 e 73 são mostradas no Quadro 21.

Quadro 21 - Esquema dos cruzamentos das cultivares para obtenção dos híbridos e a reação de resistência (R) e suscetibilidade (S) à raça 64, 65 e 73 de *C. lindemuthianum*.

Cruzamentos	Raças	Reação à raça
JLP* x Cornell 49 242	73	R x S
JLP x México 222	64	R x S
JLP x MDRK**	73	R x R
JLP x Kaboon	65	R x R
JLP x AB 136	65	R x R
JLP x Perry Marrow	65	R x R
JLP x Widusa	65	R x R
JLP x MSU 7	64	R x R
JLP x Ouro Negro	64	R x R
JLP x PI 207262	73	R x R
JLP x BAT 93	73	R x R

\* JLP = Jalo de Listra Pretas; \*\* MDRK = Michigan Dark Red Kidney.

### 3.3. Plantio das gerações F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub>, inoculação e incubação.

#### 3.3.1. Plantio das sementes das gerações F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub>.

As sementes F<sub>1</sub> foram colocadas em vasos contendo mistura de solo previamente adubado e esterilizado, os quais foram mantidos em casa de vegetação até a maturação e colheita das vagens. As sementes provenientes de cada população F<sub>1</sub> foram semeadas para a obtenção da geração F<sub>2</sub>, em bandejas contendo substrato a base de turfa e mantidas em casa de vegetação até as plantas apresentarem as primeiras folhas trifolioladas completamente desenvolvidas.

### **3.3.2. Obtenção e preparo do inóculo.**

Na obtenção dos esporos destinados à inoculação, procedeu-se a multiplicação do patógeno em vagens contidas em tubos de ensaio, imersas parcialmente em meio de cultura ágar-água, conforme a metodologia proposta por Cárdenas et al. (1964). Posteriormente, realizou-se a incubação após o fungo ter sido repicado para a vagem, por 14 dias a 20°C. Decorrido este período, procedeu-se à extração do fungo da vagem de cada tubo com uma pinça, transferindo-o para um becker contendo água destilada e esterilizada para obter-se uma solução de esporos. Posteriormente, tal suspensão foi filtrada através de uma camada dupla de gaze, com a finalidade de se obter uma suspensão contendo somente esporos. Efetuou-se a contagem dos esporos com o auxílio da câmara de Neubauer-Preciss (hematocitômetro). Ajustou-se a suspensão da concentração de esporos para aproximadamente  $1,2 \times 10^6$  esporos.ml<sup>-1</sup> em água destilada e esterilizada, por meio de diluições.

### **3.3.3. Inoculação e incubação**

Quando as plantas da geração F<sub>2</sub> apresentaram as primeiras folhas trifolioladas totalmente desenvolvidas, foram transferidas para uma câmara de nevoeiro com temperatura de aproximadamente  $22 \pm 2^\circ$  C, umidade relativa de 100% e luminosidade controlada (12 horas de iluminação de 680 lux/12 horas de escuro). A inoculação com as raças 64, 65 e 73, foi realizada em plântulas de progenitores e nas gerações F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub> de cada um dos onze cruzamentos, utilizando-se um compressor de ar tipo De Vilbiss número 15, acoplado a um

compressor elétrico, segundo adaptação de Cárdenas et al. (1964), contendo a suspensão de esporos.

Após a inoculação as plantas foram mantidas na mesma câmara por 96 horas, a uma temperatura de  $20 \pm 2$  °C, com luminosidade controlada (12 horas de iluminação de 680 lux.12 horas de escuro<sup>-1</sup>) e aproximadamente 100% de umidade relativa. Decorrido o período de incubação, as plantas foram transferidas para mesas, com temperatura  $22 \pm 2$ ° C, sob luz artificial, onde permaneceram até as avaliações.

Também foram realizados testes de resistência e suscetibilidade em plântulas de parentais e cruzamentos F<sub>1</sub> e F<sub>2</sub>.

#### **3.3.4. Avaliação dos sintomas.**

Segundo a escala proposta por Balardin (1990) as plantas foram avaliadas visualmente, decorridos sete dias após a inoculação. As avaliações basearam-se numa escala de severidade de 1 a 9. A reação da planta à doença era considerada resistente (escala de 1 a 3), quando não havia sintomas visíveis da doença ou somente poucas lesões pequenas, principalmente nas nervuras da folha primária. Plantas com numerosas lesões ou com cancrios aprofundados nas folhas ou hipocótilo foram consideradas suscetíveis (escala de 4 a 9).

### **3.4. Análise estatística dos dados**

Os dados obtidos foram submetidos à análise genético-estatística por meio do teste do qui-quadrado ( $\chi^2$ ), cujos desvios foram transformados num único valor de  $\chi^2$ , que vem a ser uma medida padronizada dos desvios. A análise genético-estatística das segregações obtidas nas populações F<sub>2</sub> foi realizada utilizando-se os recursos computacionais do programa Genes (Cruz, 2001), através da aplicação do teste do qui-Quadrado ( $\chi^2$ ).

## 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 4.1. Herança da resistência às raças 64, 65 e 73 de *Colletotrichum lindemuthianum*

Os resultados das segregações das onze populações F<sub>2</sub> oriundas do cruzamento de JLP com as cultivares MDRK, Kaboon, Perry Marrow, México 222, Widusa, Cornell 49-242, AB 136, MSU 7, PI 207262, BAT 93 e Ouro Negro, são apresentados no Quadro 22.

A cultivar Cornell 49-242, é uma das mais tradicionais fontes de resistência à antracnose do feijoeiro comum, cujo gene *Co-2*, inicialmente denominado de *Are*, foi identificado por Mastebroek (1987).

No estudo da herança, observou-se que o cruzamento entre JLP x Cornell 49-242, inoculado com a raça 73, virulenta para Cornell 49-242, mostrou na geração F<sub>2</sub>, uma razão de segregação ajustada à razão de 3R:1S, demonstrando que a resistência à raça 64 é conferida por apenas um gene dominante, presente na cultivar JLP. O resultado da pesquisa confirma a virulência da raça 73 para a cultivar Cornell 49-242 (Thomazella et al., 2002), demonstra a resistência da cultivar Andina JLP à referida raça (Vidigal - Filho et al., 2004) e a razão de segregação 3R:1S, evidencia a presença de um gene dominante de resistência presente na cultivar Andina JLP, diferente do gene *Co-2*, existente na cultivar diferenciadora Cornell 49-242.

O cruzamento entre JLP x México 222, inoculado com a raça 64, virulenta para México 222 (Pastor – Corrales, 1991; Rava et al., 1994; Gonçalves – Vidigal, 2005, no prelo), apresentou razão de segregação de 3R:

1S, indicando que a resistência para a raça em questão é conferida somente por um gene dominante, presente na cultivar JLP (Vidigal – Filho et al., 2004), diferente do gene *Co-3*, existente em México 222.

Quadro 22 – Teste de herança e de alelismo para caracterização genética da resistência em Jalo de Listras Pretas (JLP). Reação de onze populações F2 observadas e relação esperada de plantas resistentes (R) e suscetíveis (S) inoculadas com as raças 64, 65 e 73 de *C. lindemuthianum*.

Cruzamentos	Raça	Gene*	Relação Observada		Relação Esperada R:S	$\chi^2$	Valor de $\rho$
			R	S			
JLP x Cornell 49-242	73	<i>Co-2</i>	174	55	3:1	0,117	0,73
JLP*x México	64	<i>Co-3</i>	38	12	3:1	0,026	0,87
JLP x MDRK	73	<i>Co-1</i>	155	12	15:1	0,249	0,62
JLP x Kaboon	65	<i>Co-1</i> <sup>2</sup>	84	5	15:1	0,060	0,81
JLP x AB 136	65	<i>Co-6</i>	126	10	15:1	0,282	0,59
JLP x PM**	65	<i>Co-1</i> <sup>3</sup>	93	8	15:1	0,481	0,48
JLP x Widusa	65	<i>Co-1</i> <sup>5</sup>	167	12	15:1	0,062	0,80
JLP x MSU-7	64	<i>Co-7</i>	143	9	15:1	0,028	0,86
JLP x Ouro Negro	64	<i>Co-10</i>	97	6	15:1	0,031	0,85
JLP x BAT 93	73	<i>Co-9</i>	111	6	15:1	0,251	0,620
JLP x PI 207262	73	<i>Co-4</i> <sup>3</sup> <i>Co-9</i>	229	4	63:1	0,036	0,85

JLP=Jalo de Listras Pretas; PM=Perry Marrow; \*Gene Resistente.

Assim, ambos os cruzamentos para estudo da herança da resistência, evidenciam a presença de um gene dominante de resistência presente na cultivar Andina JLP, diferente dos genes *Co-2* e *Co-3*, presentes em Cornell 49-242 e México 222, respectivamente, conforme demonstrado na figura 1.

A análise genético-estatística permite afirmar que as relações observadas ajustam-se às relações esperadas, tanto para os testes de herança da resistência, quanto para os testes de alelismo, sendo os desvios observados obra do acaso.

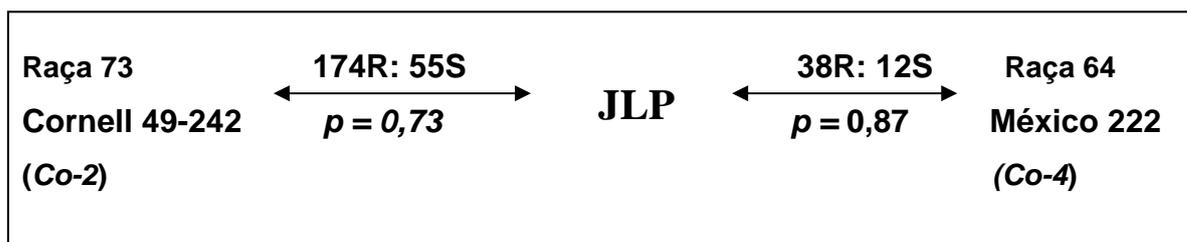


Figura 1- Herança da resistência – segregação 3R:1S na população F2 do cruzamento entre JLP x Cornell 49-242 (raça 73) e JLP x México 222 (raça 64).

#### 4.2. Teste de alelismo

Os estudos de alelismo, conforme as Figuras 2, 3 e 4, mostraram segregações ajustadas à razão de 15R:1S, nos cruzamentos envolvendo a cultivar JLP com as cultivares MDRK, Kaboon, AB 136, Perry Marrow, Widusa, MSU 7, BAT 93 e Ouro Negro, indicando a ação de dois genes dominantes para a resistência à antracnose, estando um deles presente em cada uma das cultivares testadas e o outro gene dominante presente em JLP.

<b>BAT 93</b> Co-9	<b><u>(111R:6S)</u></b> <i>p = 0,62</i>	<b>Raça 73</b> <b>JLP</b>	<b><u>(155R:12S)</u></b> <i>p = 0,62</i>	<b>MDRK</b> Co-1
-----------------------	--	------------------------------	---	---------------------

Figura 2 – Teste de alelismo entre o gene de resistência presente em JLP e os genes de México 222 e BAT 93 inoculado com a raça 73.

Os cruzamentos entre JLP x MDRK e JLP x BAT 93, inoculado com a raça 73, mostrou uma razão de segregação 15R:1S na população F<sub>2</sub>, indicando a ação de dois genes dominantes conferindo resistência àquela raça. A resistência presente em MDRK à raça 73, foi relatada por alguns pesquisadores, (Balardin et al., 1997; Thomazela, 1999; Kelly et al., 1994).

Por sua vez, a resistência na cultivar JLP à raça 73, foi demonstrada por Vidigal Filho et al., (2004). Assim, a resistência foi conferida por dois genes, sendo um deles o *Co-1* (Meloto & Kelly, 2000), presente em MDRK e outro gene, presente na cultivar Andina JLP. Quanto ao cruzamento entre JLP x BAT 93, inoculado também com a raça 73, o mesmo mostrou uma razão de segregação de 15R:1S, indicando a ação de dois genes dominantes de resistência, sendo um o *Co-9*, presente em BAT 93 (Kelly e Vallejo, 2004) e o outro estando presente em JLP.

O resultado do cruzamento entre JLP x MSU, inoculado com a raça 64, ajustou-se a uma razão de 15R:1S na geração F<sub>2</sub>, demonstrando a existência de dois genes dominantes, condicionando a resistência à antracnose. A cultivar MSU 7 carrega o gene *Co-7* (Young et al., 1998; Kelly e Vallejo, 2004), que seria um dos genes a conferir resistência, além de outro gene, presente em Jalo de Listra Pretas.

O cruzamento entre JLP x Ouro Negro, inoculado com a raça 64, exibiu uma razão de segregação do tipo 15R:1S, demonstrando a existência de dois genes dominantes, conferindo resistência ao patógeno. A cultivar Ouro Negro teve sua resistência demonstrada a diversas raças de antracnose, entre elas a raça 64, por Alzate-Marin et al. (2003a). Na oportunidade os autores verificaram a presença de um gene dominante de resistência, independente dos genes *Co-1*, *Co-2*, *Co-3*, *Co-4* e *Co-5*, denominado-o de *Co-10*. Assim, no presente estudo, a resistência foi conferida pelo gene *Co-10*, presente em Ouro Negro e o gene presente em Jalo de Listra Pretas.

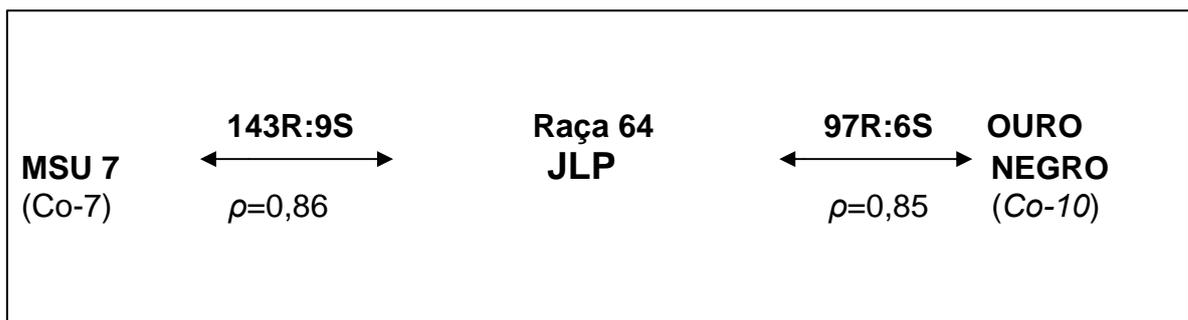


Figura 3 – Teste de alelismo nas populações F<sub>2</sub> dos cruzamentos entre JLP x MSU e JLP x Ouro Negro, utilizando-se a raça 64 de *C. lindemuthianum*.

O cruzamento entre JLP e a cultivar Kaboon, inoculado com a raça 65, apresentou uma segregação à razão de 15R:1S na população F<sub>2</sub>, explicada pela ação de dois genes dominantes de resistência, cada um deles presente em uma das cultivares. A resistência da cultivar Kaboon à raça 65 foi relatada por Balardin et al. (1997) e Thomazela et al.,(2000). Quanto a cultivar JLP, sua resistência à raça 65 foi relatada por Vidigal Filho et al., (2004). Os resultados

indicam que a resistência é conferida por dois genes dominantes, sendo um deles o alelo *Co-1*<sup>2</sup>, existente na cultivar Kaboon conforme Kelly e Vallejo (2004) e o outro, um gene presente na cultivar Jalo de Listras Pretas.

O resultado do cruzamento entre Jalo de Listras Pretas x AB 136, resistente à raça 65 (Balardin et al., 1997), inoculado com a referida raça, mostrou uma razão de segregação de 15R:1S, que indica a presença de dois genes dominantes conferindo resistência, um para cada cultivar. Neste caso, a resistência é condicionada por dois genes, sendo um o gene *Co-6*, presente na cultivar AB 136, (Kelly e Young, 1996; Meloto et al., 2000; Kelly e Vallejo 2004) e um gene presente na cultivar Jalo de Listras Pretas.

O cruzamento entre Jalo de Listra Pretas x Perry Marrow, resistente à raça 65 (Thomazella, 2000), inoculado com a raça citada, resultou em uma segregação à razão de 15R:1S, na população F<sub>2</sub>, indicando a presença de dois genes dominantes de resistência, sendo a resistência conferida pelo alelo *Co-1*<sup>3</sup>, presente na variedade Perry Marrow (Melotto et al., 2000; Kelly e Vallejo 2004) e um gene existente na cultivar Jalo de Listras Pretas.

O cruzamento entre JLP x Widusa, resistente à raça 65 (Thomazella et al., 2002; Gonçalves Vidigal et al., 2003), inoculado com a mesma raça, mostrou uma segregação de 15R:1S, evidenciando a presença de dois genes dominantes conferindo resistência à raça 65. Neste cruzamento, a resistência seria governada por dois genes dominantes, sendo um deles o alelo *Co-1*<sup>5</sup>, presente na cultivar Widusa (Gonçalves Vidigal et al., 2003) e o outro um gene presente em JLP.

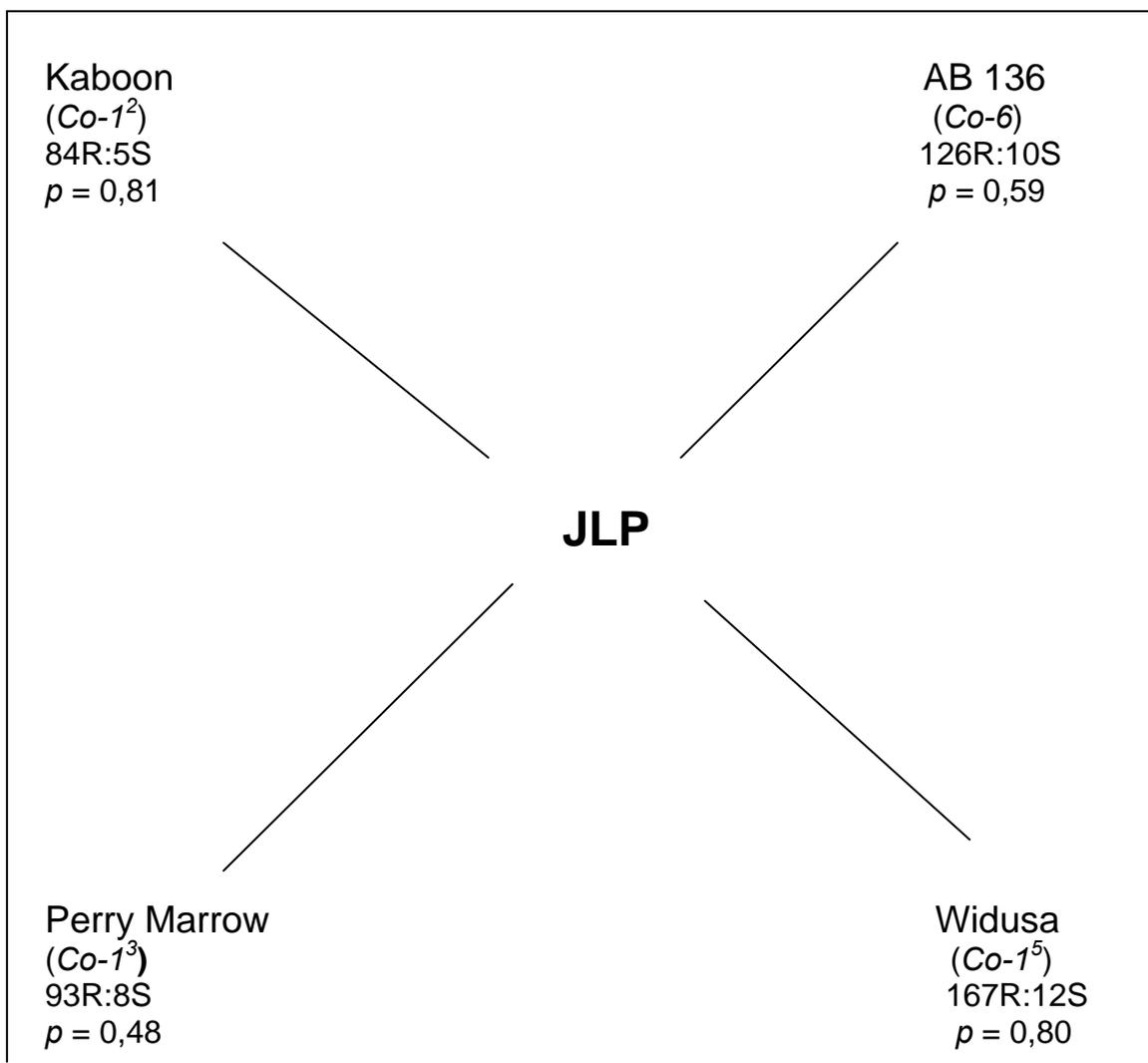


Figura 4 – Teste de alelismo nas populações F<sub>2</sub> dos cruzamentos: JLP x Kaboon, JLP x AB 136, JLP x PM, JLP x Widusa, inoculados com a raça 65 de *C. Lindemuthianum*.

O cruzamento entre PI 207262, resistente à raça 73 (Sharma et al., 1998) e JLP, resistente à raça 73, resultou numa razão de segregação de 63R:1S, indicando a presença de três genes dominantes, conferindo resistência à referida raça, dois deles presentes em PI 207262 e um presente em JLP.

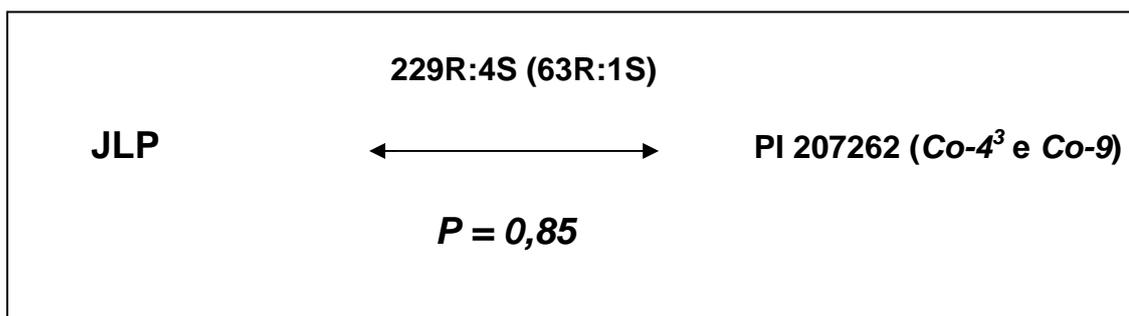


Figura 5 – Teste de alelismo entre JLP e PI 207262, indicando a presença de três genes dominantes de resistência, sendo dois deles presentes em PI 207262 e um existente em JLP.

Dessa forma, verificou-se que o gene presente Jalo de Listras Pretas é independente dos genes dominantes previamente caracterizados, *Co-1*, *Co-1<sup>2</sup>*, *Co-1<sup>3</sup>*, *Co-1<sup>5</sup>*, *Co-4<sup>3</sup>*, *Co-6*, *Co-7*, *Co-9* e *Co-10*, respectivamente (Kelly e Vallejo, 2004).

Fundamentados nas análises efetuadas no presente estudo, que atestam a independência do gene presente na cultivar Jalo de Listras Pretas, os autores propõem que o gene de resistência presente na cultivar referida seja designado com o símbolo *Co-13*, tendo-se em vista que os genes *Co-11* e *Co-12*, já foram encontrados, mas os dados ainda não estão publicados.

## 5. CONCLUSÕES

As análises levadas a efeito na presente pesquisa, permitem concluir:

1. A segregação obtida na geração  $F_2$  dos cruzamentos entre Jalo de Listras Pretas e México 222 e JLP e Cornell 49-242, ajustaram-se à razão de 3R:1S, indicando a presença de um gene dominante na cultivar Andina JLP.
2. Os testes de alelismo indicaram independência do gene presente em JLP dos genes *Co-1*, *Co-1<sup>2</sup>*, *Co-1<sup>3</sup>*, *Co-1<sup>5</sup>*, *Co-4<sup>3</sup>*, *Co-6*, *Co-7*, *Co-9* e *Co-10*, previamente caracterizados.
3. A herança monogênica observada na cultivar JLP, quando a população  $F_2$  foi inoculada com as raças 64, 65 e 73, bem como os testes de alelismo permitiram concluir que a cultivar Andina possui um gene dominante em loco diferente dos já caracterizados. Embasados nos resultados aqui relatados, os autores propõem o símbolo *Co-13* para designar o gene presente em Jalo de Listras Pretas.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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. **Theor. Appl. Genet.**, v. 88, p.865-870, 1994.

ALZATE-MARIN, A.L.; BAIA, G.S.; PAULA Jr., 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.; MENARIN, H.; CARVALHO, G.A.; PAULA Jr., J.T.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Improved selection with newly identified RAPD markers linked to resistance gene to four pathotypes of *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean. **Phytopathology**, v.89, p.281-285, 1999.

ALZATE-MARIN, A.L., MENARIM, H., CHAGAS, J.M., BARROS, E.G., MOREIRA, M.A. Identification of a RAPD marker linked to the Co-6 anthracnose resistant gene in common bean cultivar AB 136. **Genetics and Molecular Biology**, v.23, n.3, p.633-637, 2000.

ALZATE-MARIN, A.L., ALMEIDA, K.S., BARROS, E.G., MORREIRA, M.A. Preliminary results of allelism studies for anthracnose resistance genes of common bean cultivar PI 207262. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.44, p.113 -114, 2001b.

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, 2003a.

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, 2003b.

ALZATE-MARIN, A.L.; COSTA, M.R.; MENARIN, H.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Herança da Resistência à Antracnose na Cultivar de Feijoeiro Comum Cornell 49-242. **Fitopatologia Brasileira.**, v.28, n.3, p.302-306, 2003c.

ANDRUS, C.F.; WADE, B.L. **The factorial interpretation of anthracnose resistance in beans**. Washington: U.S.D.A., 1942. 29p.

ANIKSTER, Y. & WHAL, I. Coevolution of the rust fungi on gramineae and liliaceae and their hosts. *Annual Review of Phytopathology* 17:367-403. 1979.

ARAYA, C. M. **Pathogenic and molecular variability and telia production of *Uromyces appendiculatos* isolates from the Andean and Middle American centres of domesticacion of commom bean**. (PhD thesis). University of Nebraska-Lincoln. 1996.

ARAYA, C.M. Coevolución de interacciones hospedante – patógeno en frijol común. **Fitopatologia Brasileira**, v.28, n.3, p.221-228, 2003.

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. da. Fontes de resistência a duas raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* na melhoria do feijoeiro no Sul do Brasil. **Pesquisa Agropecuária brasileira**, v.6, p.265-272, 1971.

BALARDIN, R.S.; PASTOR-CORRALES, M.A. Reação de germoplasma de *Phaseolus vulgaris* a nove raças de *Colletotrichum lindemuthianum*. **Fitopatologia Brasileira**, v.15, p.269-273, 1990.

BALARDIN, R.S.; PASTOR-CORRALES, M.A.; OTOYA, M.M. Variabilidade patogênica de *Colletotrichum lindemuthianum* no Estado de Santa Catarina. **Fitopatologia Brasileira**, v.15, p.243-245, 1990.

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

BANNEROT, H. Résultats de l' infection d'une collection de haricots par six races physiologiques d'antracnose. **Ann. de Amélior. des Plantes**, v.15, p. 201-222, 1965.

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

BARRUS, M.F. An anthracnose resistant Red Kidney bean. **Phytopathology**, v.5, p.303-311, 1915.

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.

BARRUS, M.F. **Bean anthracnose**. Ithaca: Cornell University Agricultural Experiment Station, 1921. 215 p.

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.

BLONDET, A. L'antracnose du haricot: Etudé des races physiologiques du *Colletotrichum lindemuthianum* Ph.D. thesis. Faculté de Science, Paris, 1963.

BOLANOS, J. J. Variación patogênica de aislamientos mexicanos de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. & Magn.) Scrib. Agente causal de la antracnosis del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). Palmira, Univ. Nac. Colômbia, Fac. Cienc. Agropec., 1984. 70 p. (Tesis de Grado-Ingº. Agrônomo).

BORÉM, A. Melhoramento do feijoeiro. In: BORÉM, A. (ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa: UFV, p. 377-397, 1999.

BUISHAND, T. J. The crossing of bean (*Phaseolus spp.*). **Euphytica**, 5:41-50, 1956.

BURDON, J. J. & SILK, J. sources and patterns of diversity in plant-pathogenic fungi. *Phytopathology* 87:664-669. 1997

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.

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. 178-86, 1964.

CARDOSO, C.O.N. Fungos. In: GALLI, F.; TOKESHI; CARVALHO, P.C.T.; BALMER, E.; KIMATI, H.; CARDOSO, C.O.N.; SALGADO, C.L.; KRUGNER, T. L.; CARDOSO, E.J.B.N.; BERGAMIN F°, A. **Manual de Fitopatologia**. São Paulo, Ceres, 1978. p. 58-123.

CENTRO INTERNACIONAL DE AGRICULTURA TROPICAL – CIAT. **La antracnosis del frijol y su control**. Cali, 1981, 27p. (CIAT. Guia de estudio. Série 04SB-06.08).

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

CHARRIER, A.; BANNEROT, H. Contribution a l'etude des races physiologiques de l'antracnose du haricot. Versailles. **Annales de Phytopathologie**, v.2, p.489-506,1970.

CHAVES, G. La Antracnosis. In: SCHWARTZ, H. F. GALVEZ, G. E. (eds.). **Problemas de production del frijol; enfermedades, insectos, limitaciones edáficas y climáticas de *Phaseolus vulgaris* L.** Cali: CIAT, 1980. p.37-53.

CRUICKSHANK, I.A.M. Strain of *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) in Eastern Australia. **J. Aust. Inst. Agr. Sci.**,v. 32, p. 134-135, 1966.

CRUZ, C. D. **Aplicativo computacional em genética e estatística**. Viçosa: UFV, 2001, 648p.

DEBOUCK, D. Systematic and morphology. In: SCHOOVEN, A.; VOYSET, O. (Eds.). **Common beans: research for crop improvement**. Cali, Colômbia: CIAT. P.55-118, 1993.

DEL PELOSO, M.J.; CARDOSO, A.A.; VIEIRA, C.; SARAIVA, L.S.; ZIMMERMANN, M. J. de O. Genetic system for the reaction of *Phaseolus vulgaris* to the BA-2 (alfa) race of *Colletotrichum lindemuthianum*. **Revista Brasileira de Genética**, v. 12, p. 313-318, 1989.

FALEIRO, F.G.; RAGAGNIN, V.A.; CORRÊA, R.X.; VINHADELLI, W.S.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Ligação gênica da resistência à ferrugem e à antracnose na variedade de feijão Ouro Negro. **Revista Ceres**, v.47, p.375-382, 2000.

FALEIRO, F.G.; RAGAGNIN, V.A.; SCHUSTER, I.; CORRÊA, R. X.; GOODGOD, P. I.; BROMMONSHENKEL, S. H.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Mapeamento de genes de resistência do feijoeiro à ferrugem, antracnose e mancha angular usando marcadores RAPD. **Fitopatologia Brasileira**, v.28, n.1, p.59-66, 2003.

FAO. Faostat data-base gateway. Disponível [http://apps.fao.org/lim500/nph-sdgwrap.pl?Production.Crops.Primary & Domain=SU](http://apps.fao.org/lim500/nph-sdgwrap.pl?Production.Crops.Primary&Domain=SU). Acessado em 14 de outubro, 2003.

FERNÁNDEZ, M.; CASARES, A.; RODRIGUEZ, R.; FUEYO, M. Bean germplasm evolution for anthracnose resistance and characterization of agronomic traits: A new physiological strain of *Colletotrichum lindemuthianum* infecting *Phaseolus vulgaris* L. in Spain. **Euphytica**, v.114, p.143-149, 2000.

FERREIRA, J.J.; RODRÍGUEZ, C.; PAÑEDA, A.; GIRALDEZ, R. Allelism test for resistance to race 38 of anthracnose in common bean differential cultivar, Widusa. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v. 46, p. 169-170, 2003.

FLOR, H. H. Current status of the gene-for-gene concept. **Ann. Rev. Phytopathology** 9:275-296.1971.

FOUILLoux, G. New races of bean anthracnose and consequences on our breeding programs. In: H. Marañón, J. A. Meyer, (eds). **Diseases of Tropical Food Crops**. Louvain-la-Neuve, Belgium, p. 221-235, 1979.

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.; KMIĘCIK, K.; PEREIRA, P.; BLISS, F.A. Dissemination pathways of common bean (*Phaseolus vulgaris*, *Fabaceae*) deduced from phaseolin allelopathetic variability. **Economic Botany**, v.42, p.73-85, 1988.

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

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

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VALLEJO, V.; KELLY, J. D. Characterization of the anthracnose resistance in the differential cultivar Widusa. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v. 46, p.175-176, 2003.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C., KELLY, J.D. Inheritance of anthracnose resistance in common bean cultivar Widusa. **Euphytica**, 2005 (no prelo).

GONZALEZ, 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.

GOTH, R.W.; ZAUMEYER, W.J. Reaction of bean varieties to four races of anthracnose. **Plant Disease Reporter**, v.49,p.815-818, 1965.

GUZMÁN, O., GILBERTSON, R. L. NODARI, R., JOHNSON, W. C., TEMPLE, D., MANDALA, D., MKANDAWIRE, A. B. C. & GEPTS, P. Characterization of variability in the fungus *Phaseoisariopsis griseola* suggests coevolution with the common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Phytopathology** 85:600-607. 1995.

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

HERNÁNDEZ-GODINEZ, F.; GONZÁLES-CHAVIRA, M.; RODRÍGUES-GUERRA, R.; ACOSTA-GALLEGOS, J.; SIMPSON, J. La variación patogénica de *Colletotrichum lindemuthianum* y su importancia en los programas de mejoramiento genético del frijol. **Revista Mexicana de Fitopatología**, v.16, n.1, p. 63, 1998.

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

HUBBELING, N. The new iota race of *Colletotrichum lindemuthianum*. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v.20, p.58, 1977.

HUBBELING, N. Resistance in beans to the lambda race of *Colletotrichum lindemuthianum*. **Proceeding 19th hort. Congr.** 1A: 293, 1974.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Sistema IBGE de recuperação automática, Disponível em <http://www.sidra.ibge.gov.br/>. Acesso em 14 de junho de 2003.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Sistema IBGE de recuperação automática, Disponível em <http://www.sidra.ibge.gov.br/>. Acesso em 31 de dezembro de 2004.

IBGE. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, Sistema IBGE de recuperação automática, Disponível em <http://www.sidra.ibge.gov.br>, acessado em 09 de junho de 2005.

KALTZ, O. & SHYKOFF, J. A. Local adaptation in host-parasite systems. **Heredity**, v.81:361-370. 1998.

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. **HortScience**, v. 39, p. 1196-1207, 2004.

KIMATI, H. **Algumas raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Saac. et Magn.) Scrib que ocorrem no Estado de São Paulo.** Piracicaba: Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 1966. 28p. (Dissertação – Mestrado em genética e Melhoramento).

KIMATI, H. Doenças do Feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) In: GALLI, F.(ed.). **Manual de Fitopatologia.** 2 ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 1980. p. 297-302.

KRÜGER, J.; HOFFMANN, G.M.; HUBBELING, N. The Kappa race of *Colletotrichum lindemuthianum* and sources of resistance to anthracnose in *Phaseolus* beans. **Euphytica**, v. 26, p.23-25, 1977.

LEONARD, K. L. Stability of equilibria in a gene-for-gene coevolution models of host-parasite interactions. **Phytopathology** v.84:70-77. 1994

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

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

MATHUR, R.S.; BARNETT, H.L.; LILLY, V.G. Sporulation of *Colletotrichum lindemuthianum* in culture. **Phytopatology**, v. 40, p.104-114, 1950.

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 conditioning resistance to anthracnose in common bean of Andean origin. **Euphytica**, v.116, p.143-149, 2000.

MELOTTO, M.; KELLY, J.D. Fine mapping of the *Co-4* locus of common bean reveals a resistance gene candidate, *COK-4*, that encodes for a protein kinase. **Theor. and Applied Genetic**. v.103, p.508-517, 2001.

MENEZES, J. R. *Phaseolus vulgaris* L. e *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. no Estado do Paraná. In: PASTOR-CORRALES, M. A. **La antracnosis del frijol común, *Phaseolus vulgaris*, en América Latina**. Cali, CIAT, 1988. p. 41-56. (Documento de Trabajo, 113).

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.

MENEZES, J.R.; MOHAN, S.K.; BIANCHINI, A. Identificação de raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. no Estado do Paraná. In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 1., 1982, Goiânia. **Anais...** Goiânia: CNPAF, 1982, p. 297-299.

MUHALET, C. S.; ADAMS, M. W.; SAETTLER, A. W.; GHADERI, A. Genetic system for reaction of field beans to beta, gamma and delta races of *Colletotrichum lindemuthianum*. **Journal of American Society for Horticultural Science**, v. 106, p. 601-604, 1981.

OLIARI, L.; VIEIRA, C.; WILKINSON, R. E. Physiologic races of *Colletotrichum lindemuthianum* in the state of Minas Gerais, Brazil. **Plant Disease Reporter**, 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.

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

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.

PASTOR-CORRALES, M.A. Variación patogênica de *Colletotrichum lindemuthianum*, el agente causal de la antracnosis del frijol y una propuesta para su estandarización. In: PASTOR-CORRALES, M. A. (ed). **La antracnosis del frijol común, *Phaseolus vulgaris*, en América Latina**. Cali: CIAT, 1988. p. 212-239. (Documento de Trabajo, 113)

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

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

PASTOR-CORRALES, M.A.; OTOYA, M.A.M.; MAYA, M.M. Diversidad de la virulencia de *Colletotrichum lindemuthianum* en Mesoamérica y la región Andina. **Fitopatología Colombiana**, v. 17, p.31-38, 1993.

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., OTOYA, M. M. MOLINA, A. & SINGH, S. P. Resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Middle American and Andean South América in different common bean races. **Plant Disease** 79:63-67.1995.

PIO-RIBEIRO, G.; CHAVES, G.M. Raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. que ocorrem em alguns municípios de Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro. **Experientiae**, v. 19, p. 95-118, 1975.

POLETINE, J.P. **Herança da resistência do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) às raças 69 (epsilon) e 453 (zeta) de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn. ) Scrib.** Maringá: Universidade Estadual de Maringá, 1997. 72 p. (Dissertação de Mestrado).

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.

POMPEU, A.S.; ITO, M.F.; DUDIENAS, C. Localização de novas fontes de resistência no feijoeiro ao fungo da antracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*). In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 4., 1993, Londrina, **Anais...** Londrina: IAPAR, 1993. Resumo nº 41.

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

RAMALHO, M.A.P. **Genética na agropecuária.** 3. ed. rev. - - Lavras:UFLA, 2004, p.162.

RAVA, C.A.; MOLINA, J.; KAUFFMANN, M.; BRIONES, I. Determinación de razas fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* en Nicaragua. **Fitopatologia Brasileira**, v.18, n.3, p. 388-391, 1993.

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

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

RIBEIRO, S.R.; CHAVES, G.M.; THIEBAUT, J.T.L. Reação de cultivares de feijão a nove raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. Et Magn.) Scrib. **Revista Ceres**, v. 28, p. 342-350, 1981.

SANTOS, M.L.; BRAGA, M.J. Aspectos econômicos. In: VIEIRA, C.; PAULA JÚNIOR, T.J.; BORÉM, A. **Feijão: aspectos gerais e cultura no estado de Minas**. Viçosa: UFV, 1998. p. 19-53.

SARTORATO, A. COSTA, J.G.C.; RAVA, C.A.; PURÍSSIMO, J.D. **Catálogo de linhagens do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) do CNPAF: reação às principais doenças e avaliação de características agronômicas**. Goiânia: Embrapa-CNPAF, 1990. 31p.

SCHREIBER, F. Resistenzzüchtung bei *Phaseolus vulgaris* L. **Phytopathology**, v.4, p.415-454, 1932.

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, 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. 31, p. 741-754, 1982.

SHARMA, P.N.; KUMAR, A.; SHARMA, D.; TYAGI, P.D. Pathogenic variability in *Colletotrichum lindemuthianum* and evaluation of resistance in *Phaseolus vulgaris* in the North-Western Himalayan Region of India. **J. Phytopathology**, 147, p. 41-45, 1999.

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

SILVA, C.R. **Herança da resistência da cultivar Michelite (*Phaseolus vulgaris* L.) à raça 64 de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.)** **Scrib.** Maringá: Universidade Estadual de Maringá, 2005. Dissertação 74p. (Mestrado em Genética e Melhoramento)

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

THOMAZELLA, C.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDA, J.B.; VIDIGAL-FILHO, P.S.; RIMOLDI, F. Identification of *Colletotrichum lindemuthianum* races in *Phaseolus vulgaris* L. **Bean Improvement Cooperative**, 43: 82-83, 2000

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

THOMPSON, J. N. & BURDON, J. J. Gene-for-gene coevolution between plants and parasites. **Nature** 360:121-125. 1992.

TU, J.C. Epidemiology of anthracnose caused by *Colletotrichum lindemuthianum* on white bean (*Phaseolus vulgaris*) in southern Ontario: survival of the pathogen. **Plant Disease**, v.67, p.402-404, 1983.

TU, J.C. Occurrence and characterization of the Epsilon race of bean anthracnose in Ontario. **Plant Disease**, v. 68, p. 69-70, 1984.

TU, J.C. Control of bean anthracnose caused by the delta and lambda races of *Colletotrichum lindemuthianum* in Canada. **Plant Disease**, v. 72, p. 5-8, 1988.

VIDIGAL FILHO, P.S.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; KELLY, J.D.; KIRK, W.W. Sources of resistance to *C. lindemuthianum* in traditional cultivars of common bean from Paraná, Brasil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Michigan, USA, v. 47 p.53, 2004.

VIDIGAL, M.C.G.; CARDOSO, A.A.; VIEIRA, C.; ZAMBOLIM, L.; SARAIVA, L. S.; CRUZ, C.D.; VIDIGAL- FILHO, P.S. Resistance inheritance of beans to race Kappa of *C. lindemuthianum*. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF GENETICS, 17.,1993, Birmingham. **Proceddings...** Birmingham: SCHOOL OF PLANT SCIENCES, 1993. p.119.

VIEIRA, C. **Doenças e pragas do feijoeiro**. Viçosa: Imprensa Universitária, 1988, 231p.

VIEIRA, C.; PAULA JR., T. J.; BORÉM, A. **Feijão: aspectos gerais e cultura no estado de Minas Gerais**. Viçosa: UFV, 1998. 596p.

VILHORDO, B.W.; MIKUSINSKI, O.M.F.; BURIN, M.E.; GANDOLFI, V.H. Morfologia. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; ZIMMERMANN, M.J.O. **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: POTAFOS, 1996. p.71-99.

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

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

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

YOKOYAMA, L. P. Cultivo do feijoeiro comum: Importância econômica – Sistemas de produção 2. **Embrapa Arroz e Feijão**, Sistemas de produção 2, 2003.

YOKOYAMA, L. P.; BANNO, K.; KLUTHCOUSKI, J. Aspectos socioeconômicos da cultura. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; ZIMMERMANN, M.J.O. **Cultura do feijoeiro comum no Brasil**. Piracicaba: POTAFOS, 1996. p. 1-21.

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, 1996a.

YOUNG, R.A.; KELLY, J.D. RAPD markers flanking the Are gene for anthracnose resistance in common bean. **J. Amer. Soc. Sci.**, v. 121, p. 37-41, 1996b.

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

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

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

ZAUMEYER, W.J.; MEINERS, J.P. Disease resistance in beans. **Annual Review of Phytopathology**, v. 13, p. 313-335, 1975.

ZIMMERMANN, M.J.O.; TEIXEIRA, M.G. Origem e evolução. In: ARAÚJO, R.S.; RAVA, C.A.; STONE, L.F.; ZIMMERMANN, M.J.O. **Cultura do feijoeiro comum no Brasil.** Piracicaba: POTAFOS, 1996. p. 57-70.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)