



Danuza Araújo de Souza

**QTLs DE FEIJÃO DE REAÇÃO AO MOFO
BRANCO E DE OUTROS CARACTERES
AGRONÔMICOS**

LAVRAS – MG

2014

DANUZA ARAÚJO DE SOUZA

**QTLs DE FEIJÃO DE REAÇÃO AO MOFO BRANCO E DE
OUTROS CARACTERES AGRONÔMICOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas para obtenção do título de Doutor.

Orientador

Dr. João Bosco dos Santos

LAVRAS – MG

2014

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Souza, Danuza Araújo de.

QTLs de feijão de reação ao mofo branco e de outros caracteres
agronômicos / Danuza Araújo de Souza. – Lavras: UFLA, 2015.
156 p.

Tese(doutorado)–Universidade Federal de Lavras, 2014.

Orientador(a): João Bosco dos Santos.

Bibliografia.

1. *Sclerotinia sclerotiorum*. 2. *Phaseolus vulgaris*. 3.
Marcadores moleculares. 4. Caracteres agronômicos. I.
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

DANUZA ARAÚJO DE SOUZA

**QTLs DE FEIJÃO DE REAÇÃO AO MOFO BRANCO E DE
OUTROS CARACTERES AGRONÔMICOS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas para obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 10 de Dezembro de 2014.

Dra. Ângela de Fátima Barbosa Abreu EMBRAPA Arroz e Feijão
Dra. Flávia Barbosa Silva Botelho UFLA
Dr. Márcio Balestre UFLA
Dr. José Eustáquio de Souza Carneiro UFV

Dr. João Bosco dos Santos
Orientador

**LAVRAS – MG
2014**

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Deus, por me dar forças para seguir sempre em frente. Sem Ele, esta jornada não seria cumprida.

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pelo conhecimento e formação e a CAPES pelo apoio financeiro e concessão de bolsa de estudos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. João Bosco, a quem devo a realização desta tese. Pela confiança que depositou no meu trabalho, paciência e constante disponibilidade. O seu exemplo de pessoa e mestre sempre me acompanhará como uma referência.

Agradeço ao professor Dr. Márcio Balestre, que foi fundamental em todas as etapas das análises estatísticas genotípicas e a Andrezza Pamplona, pela sua valiosa colaboração na condução destas análises.

Devo agradecimentos especiais à pesquisadora Dra. Ângela, por todo apoio durante a minha trajetória, compartilhando sua experiência em todas as minhas bancas de mestrado e doutorado.

Aos membros da banca, Dra. Flávia e Dr. José Eustáquio, por terem se disponibilizado prontamente a contribuir com este trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pelos conhecimentos e experiências valiosos compartilhados para minha formação.

Ao Lamartine, que durante esses quatro anos, se revelou muito mais que um laboratorista. Seu apoio foi essencial à realização deste trabalho, demonstrando uma generosidade e uma amizade inestimável.

Sou muito grata a todos os amigos do Laboratório de Genética Molecular (Paulinho, Lucas, Monik, Juliana Andrade, Filipe, Ana Cláudia, Izabel Guimarães, Izabel Figueiredo, Renato, Dyanna, Chadreque, Thaísa, Luciana) pois este trabalho reflete o esforço de uma equipe maravilhosa com a qual tive o enorme prazer em compartilhar muitos bons momentos!

Sou grata aos funcionários do departamento de Biologia, Lílian, Rafa, Zélia, Irondina e Du.

Às amigas de república, que compartilharam comigo a convivência do dia a dia longe da família, além de todo apoio nos momentos difíceis.

Agradeço e dedico esse trabalho à minha família. Aos meus queridos pais, Júlia e Claudemiro, por todos os valores, dedicação, paciência e amor. E as minhas amadas irmãs, Cleide, Márcia e Juliana, que se sempre me apoiaram em tudo que precisei.

Ao meu marido, Nilton, pelo seu apoio permanente, expresso ou silencioso, materializado em quatro anos de paciência pelas más disposições e nervosismo de tantas horas e pelo carinho com que sempre as suportou. Por tudo o que esse apoio representa e que não precisa de traduzir-se em palavras.

Obrigada a todos.

RESUMO

Os objetivos neste trabalho foram: estimar correlações e identificar marcadores SSR ligados a QTLs nos caracteres massa de 100 grãos (MCG) e comprimentos de vagem (CVA) e folha (CFO), e identificar marcadores SSR ligados a QTLs associados a resistência ao mofo branco, em população segregante proveniente do cruzamento entre as cultivares de feijão comum Jalo e Small White, nas condições do Sul do Estado de Minas Gerais. Os genitores foram cruzados e posteriormente foi obtida a geração F_2 com 190 plantas. Das plantas F_2 foram obtidas progênies $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$ que foram utilizadas para as avaliações fenotípicas. Foi extraído o DNA de 190 plantas F_2 e dos genitores, para a genotipagem com *primers* SSRs polimórficos entre os genitores. Na avaliação fenotípica pelo *straw test*, CFO, MCG e CVA, foram utilizadas 190 progênies $F_{2:3}$ e seis linhagens, em delineamento de látice triplo, 14 x 14. Para a fenotipagem pelo ácido oxálico, foram realizados nove experimentos, sendo avaliadas 177 progênies $F_{2:4}$, os dois genitores, e como tratamentos comuns as linhagens Jalo e Corujinha. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com três repetições. As médias ajustadas das avaliações referentes à geração $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$ foram utilizadas para identificação de QTLs pela análise *Moving away from the marker* com análise *bayesiana*. Os valores das frequências genotípicas foram submetidos ao teste χ^2 para verificar se houve segregação distorcida em relação à esperada. Foram detectadas diferenças genéticas significativas ($P < 0,05$) entre as progênies para todos os caracteres avaliados. As estimativas de herdabilidade foram 52% e 82,35% para resistência ao mofo branco pelo *straw test* e ácido oxálico respectivamente, e 58,89%, 79,39% e 50,37% para os caracteres CFO, MCG e CVA respectivamente. As correlações genéticas e fenotípicas foram significativas e variaram de 0,44 a 0,74, o que indica que os caracteres CFO, MCG e CVA possuem associação. Em relação a avaliação genotípica, somente quatorze de 70 locos segregaram como o esperado. Para o caráter resistência ao mofo branco, os marcadores GATS91, BM197 e X60000 se destacam com alta herdabilidade e com efeitos na redução da doença pelo *straw test*, sendo assim promissores para a SAM. Os marcadores BM183, BM189 e SSR-IAC143 estão associados a QTLs identificados pelo ácido oxálico, contribuindo com os maiores efeitos em aumentar a resistência ao mofo branco e com elevada herdabilidade. Considerando-se as metodologias de avaliação pelo ácido oxálico e *straw test* simultaneamente, o marcador que mais se destacou foi o PVBR189. Em relação aos caracteres morfo-agronômicos, para seleção assistida de cada caráter, individualmente, os marcadores considerados mais promissores são o BMD17, para o caráter CFO, o marcador BM143 para o caráter MCG e para o caráter CVA, os marcadores X57211 e PVBR118. Para seleção indireta dos três caracteres simultaneamente, os marcadores mais indicados são X57211 e BM197.

Palavras chave: *Sclerotinia sclerotiorum*. *Phaseolus vulgaris* Marcadores moleculares. Caracteres agronômicos.

ABSTRACT

The objectives of this study were: identifying SSR markers linked to QTLs of the weight of 100 grains (WG), of the leaf (LL) and pod length (PL) and of the resistance to white mold, in a common bean segregating population, under the conditions of the South of Minas Gerais State; estimating the correlation between those traits. The parents Jalo and Small White were crossed and subsequently obtained the F₂ generation with 190 plants and each one generated one F_{2:3} and one F_{2:4} progeny. DNA from 190 F₂ plants and parents was extracted, for the genotyping with polymorphic SSRs primers in the parents. There were used 190 F_{2:3} progenies for phenotypic evaluations and analysis: resistance to white mold by straw test, leaf and pod length and weight of 100 grains. It was used the triple lattice design, 14 x 14. For phenotyping by oxalic acid, nine experiments were set up, and evaluated 177 F_{2:4}, the parents, and using the Jalo and Corujinha lines as common treatments. The experiments were set up in a completely randomized design with three replicates. The adjusted means from the evaluations regarding the F_{2:3} and F_{2:4} generation were used to identify the QTLs using the *Moving away from the marker* with *Bayesian* analysis. The genotypic frequencies of the markers were submitted to the χ^2 test in order to verify the occurrence of a distorted segregation in relation to the expected. Significant genetic differences among the progenies were detected for all traits (P<0,05). Heritability estimates were 52% and 82,35% for resistance to white mold by straw test and oxalic acid, respectively, and 58,89%, 79,39% and 50,37% for LL, GW and PL, respectively. Only fourteen out of 70 loci segregated as expected. The GATS91, BM197 and X60000 markers stood out with high heritability and with effects on disease reduction by straw test thus promising for SAM. The BM183, BM189 and SSR-IAC143 markers are associated with QTLs identified by oxalic acid, contributing to increased resistance to white mold with high heritability. Considering simultaneously, oxalic acid and straw test, the marker that stood out for SAM is the PVBR189. For assisting selection of each morphological trait, the most promising markers are the BMD17 for the LL, the BM143 marker for WG and for the PL, the X57211 and PVBR118 markers. The most promising markers that may be used for indirect selection of the three traits simultaneously are X57211 and BM197. Among the morphological traits higher genetic correlation was observed between PL and WG, and common QTLs may explain this association.

Keywords: *Sclerotinia sclerotiorum*. *Phaseolus vulgaris*. Molecular markers. agronomic characteristics.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	10
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	12
2.1 A cultura do feijão no Brasil.....	12
2.2 Mofo branco (<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary).....	13
2.2.1 Avaliação para resistência ao mofo branco pelo método do <i>straw test</i>.....	16
2.2.2 Avaliação para resistência ao mofo branco pelo método do ácido oxálico.....	18
2.3 Caracteres morfo-agronômicos em feijoeiro.....	21
2.4 Marcadores moleculares no melhoramento de plantas.....	25
2.5 Mapeamento e identificação de QTLs.....	28
3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39
SEGUNDA PARTE – ARTIGOS.....	55
ARTIGO 1 IDENTIFICAÇÃO DE QTLs DE RESISTÊNCIA AO MOFO BRANCO EM POPULAÇÃO JALO x SMALL WHITE DE FEIJOEIRO COMUM.....	54
ARTIGO 2 IDENTIFICAÇÃO DE QTLs DE CARACTERES MORFO-AGRONÔMICOS EM POPULAÇÃO JALO x SMALL WHITE DE FEIJOEIRO COMUM.....	100
APÊNDICES.....	130

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

O feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) é a principal fonte de proteína de origem vegetal incluída na dieta do brasileiro. A média de produtividade do feijoeiro tem sido baixa e um dos principais fatores que contribuem para isso é a ocorrência de doenças. Entre as principais doenças que afetam o feijoeiro, destaca-se o mofo branco, causado pelo fungo *Sclerotinia sclerotiorum*. Surtos epidêmicos de mofo branco em feijão podem causar em média perdas de 30%. No entanto, sob condições ambientais favoráveis estas perdas podem chegar a 100% em cultivares suscetíveis (SINGH e SCHWARTZ, 2010; SCHWARTZ et al., 1987).

O controle dessa doença pode ser realizado pela integração de práticas culturais e pelo emprego de fungicidas, tanto no tratamento da semente como em aplicação na parte aérea da planta. No entanto, o uso de cultivares geneticamente resistentes contribui para reduzir o risco de epidemias. O principal problema é que nenhuma fonte de resistência completa está disponível no germoplasma de feijão (SOULE et al., 2011). Tem sido reportada apenas resistência fisiológica parcial em feijões de origem Andina como a cultivar Jalo, A195 e G122 por exemplo (GONÇALVES; SANTOS, 2010).

A resistência ao mofo branco está sob controle genético complexo, sendo de difícil manipulação e compreensão (ANTONIO et al., 2008; CARNEIRO; SANTOS; LEITE, 2011). Esse caráter é controlado por vários genes e as regiões do genoma onde eles ocorrem podem ser identificadas por marcadores sendo denominadas de locos controladores de caracteres quantitativos (QTLs).

Os avanços no melhoramento para a resistência ao mofo branco têm sido discretos, e isso se deve principalmente à baixa herdabilidade, à grande influência ambiental e a mecanismos de escape da planta que confundem a

expressão e detecção de resistência fisiológica, o que acabam dificultando a avaliação em campo (TERÁN; SINGH, 2010). Portanto, a utilização de marcadores de DNA podem auxiliar de forma indireta na identificação de genótipos superiores (RESENDE et al., 2008) uma vez que não são afetados pelo ambiente. Para que as informações fornecidas pelos marcadores moleculares sejam úteis no processo de seleção, é necessário identificar marcadores associados à QTLs envolvidos no controle do caráter de interesse.

As cultivares Jalo e Small White, por serem originários de diferentes centros de domesticação, contrastam em vários aspectos, entre eles a resistência ao mofo branco, o tamanho de folhas, grãos e vagens. Em relação aos caracteres morfológicos, há algumas hipóteses que levam a uma associação entre o tamanho das folhas, vagens e grãos. Segundo Collicchio et al. (1997), as inflorescências que darão origem aos grãos, são provenientes de uma modificação das folhas. Assim, cultivares com folhas pequenas irão produzir vagens e grãos pequenos, e vice-versa. No entanto, poucos estudos foram conduzidos para confirmar essa associação e, portanto, não se sabe se essa correlação é devida a ligação ou pleiotropia. Um estudo mais aprofundado nesses caracteres, como a correlação entre eles e a identificação de QTLs comuns, elucidaria melhor o entendimento da associação entre tais características e subsidiaria a utilização do genitor Jalo, fonte de resistência ao mofo branco, no melhoramento de cultivares com outros tipos de grãos.

Assim, os objetivos neste trabalho foram: estimar correlações e identificar marcadores SSR ligados a QTLs dos caracteres massa de 100 grãos e comprimentos de vagem e folha e identificar marcadores SSR ligados a QTLs associados a resistência ao mofo branco, em população segregante proveniente do cruzamento entre as cultivares Jalo e Small White, nas condições do Sul do Estado de Minas Gerais.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 A cultura do feijão no Brasil

O feijoeiro comum (*P. vulgaris* L.) é encontrado em todos os continentes, desde o nível do mar até altitudes de 3000 m (DIDONET, 2005). Esta espécie pertencente à família das leguminosas, é a mais cultivada entre as demais espécies do gênero *Phaseolus*, contribuindo com cerca de 95% da produção mundial deste gênero, sendo cultivado em aproximadamente 100 países (AIDAR et al., 2002).

No Brasil o feijoeiro é cultivado em todas as regiões do território nacional, submetido às mais variadas condições edafoclimáticas e cultivado por grande parcela de pequenos produtores, mas também pode ser encontrado em cultivos com alto nível de tecnologia (BARBOSA; GONZAGA, 2012). É uma leguminosa de grande importância na economia brasileira, pois a população tem como parte de sua cultura, consumi-la diariamente em suas refeições, visto que é um alimento rico em proteínas, energia e minerais.

Em termos mundiais, o feijão apresenta importância comercial relativamente baixa, pois o consumo é muito pequeno e até mesmo inexistente em alguns países mais desenvolvidos. Segundo as estatísticas da Food and Agriculture Organization of United Nations (FAO, 2013), de 2001 a 2011 a produção mundial manteve-se em torno de 18,2 a 23,2 milhões de toneladas. Sendo que o Brasil ocupa a terceira posição no ranking mundial, atrás da Myanmar e Índia.

Segundo dados da Companhia Nacional de Abastecimento - CONAB (2014), considerando as três safras, estima-se para a safra 2013/2014 que a área total de feijão possa chegar a 3,156 milhões de hectares e a produção a 3,31 milhões de toneladas. A estimativa para a produtividade média é de 1.049 kg/ha.

Conforme Aidar (2012), a preferência do consumidor é regionalizada e diferenciada principalmente quanto à cor, o tamanho e o brilho do grão. O feijão de tegumento preto é mais popular no Rio Grande do Sul, Santa Catarina, sul e leste do Paraná, Rio de Janeiro, sudeste de Minas Gerais e sul do Espírito Santo. No restante do país, este tipo de grão tem pouco valor comercial ou aceitação. Os feijões de grãos tipo carioca são aceitos em praticamente todo o Brasil, sendo que 53% da área cultivada é semeada com este tipo de grão. Outros tipos comerciais, embora de menor expressão nacional, tem preferências bem regionalizadas, como por exemplo o feijão vermelho na Zona da Mata de Minas Gerais e os feijões do grupo manteigão (Jalo, Branco), também encontrados nos supermercados.

O consumo per capita em 2010 situou-se na ordem de 17 kg (BARBOSA; GONZAGA, 2012). Além de seus benefícios para a saúde, o feijão desempenha um papel importante na sustentabilidade ambiental através da fixação biológica de nitrogênio e devido a sua capacidade de ser consorciado com outras culturas (BLISS, 1993; VANCE, 2001).

2.2 Mofo branco (*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary)

O mofo branco, causado por *S. sclerotiorum* (Lib.) de Bary, está entre as mais devastadoras doenças fúngicas de feijão, amplamente distribuída na América do Sul e do Norte, incluindo os Estados Unidos, Canadá, Argentina e Brasil. O mofo branco também é endêmico nas regiões montanhosas úmidas e frias do México e Guatemala (SCHWARTZ; SINGH, 2013).

S. sclerotiorum (Lib.) de Bary é um fungo pertencente à subdivisão Ascomycotina, Filo Ascomycota, classe Discomycetes, ordem Helotiales, família Sclerotiniaceae. Este patógeno é um fungo necrotrófico que infecta, geralmente, na junção do pecíolo com a haste da planta de feijão, aproximadamente 10 a 15 cm acima da linha do solo, onde flores, pétalas e folhas desprendidas geralmente ficam retidas (SCHWARTZ; SINGH, 2013).

Ataca uma ampla gama de hospedeiros, que inclui mais de 400 espécies, principalmente dicotiledôneas (BOLAND; HALL, 1994).

A ocorrência de epidemias de mofo branco é agravada devido às estruturas de resistência formadas por esse patógeno, os escleródios. Tais estruturas podem permanecer viáveis no solo mesmo sob condições desfavoráveis (STEADMAN, 1983). Os escleródios podem germinar carpogenicamente ou por meio do crescimento do micélio, dependendo das condições ambientais.

Na germinação miceliogênica, a infecção do tecido saudável ocorre a partir da produção de micélio hialino e septado, que penetra através da cutícula da planta utilizando enzimas, mecanismos de força via apressórios ou através dos estômatos (LUMSDEN, 1979;), sendo mais comum a penetração através da cutícula (TARIQ; JEFFRIES, 1986).

A germinação carpogênica ocorre devido a exposição dos escleródios a períodos prolongados de umidade do solo. Neste caso, ocorre a produção do apotécio onde ascos e ascósporos são produzidos. A infecção direta pela germinação de ascósporos em tecidos saudáveis intactos não é comum no feijão, no entanto, a infecção inicial ocorre quando ascósporos germinam em pétalas de flores senescentes, permitindo a formação de hifas de infecção e colonização de folhas, caules e vagem (LUMSDEN, 1976). Depois da colonização dos tecidos senescentes, o fungo invade tecidos verdes vivos em contato com as flores e espalham para outras partes da planta (HARIKRISHMAN; DEL RIO, 2006).

O solo não cultivado apresenta características supressivas evidenciadas pelo retardamento do aparecimento de estipes e formação mais lenta dos apotécios, em relação ao solo cultivado (COSTA; COSTA, 2006).

Os sintomas típicos aparecem como lesões encharcadas em hastes e vagens que se expandem rapidamente sob condições de umidade, resultando em uma massa aguada coberta pelo crescimento fúngico de cor branca, presença de escleródios no tecido infectado e morte da planta. Os tecidos infectados apresentam cor branca, devido ao branqueamento por ácido

oxálico produzido pelo fungo (KOLKMAN; KELLY, 2002; SCHWARTZ et al., 1989).

Surtos epidêmicos de mofo branco em feijão podem causar em média perdas de 30% (SCHWARTZ et al., 1987). No entanto, sob condições climáticas favoráveis estas perdas podem chegar a 100% em cultivares suscetíveis (SINGH; SCHWARTZ, 2010).

Em lavouras irrigadas por pivô central, deve-se diminuir o número de irrigações durante a floração, que é a fase de maior suscetibilidade da planta à infecção. É conveniente escolher menores densidades de semeadura (VIEIRA; PAULA JÚNIOR; TEIXEIRA, 2010) e espaçamentos maiores, de modo a permitir uma adequada aeração das plantas e diminuir as chances de contato de plantas doentes com plantas adjacentes. Essas práticas culturais reduzem a severidade da doença, no entanto, podem contribuir para menor rendimento quando a doença não estiver presente em alto nível de agressividade (SOULE et al., 2011). Aliado a essas medidas, o uso de cultivares geneticamente resistentes é o melhor método para reduzir o risco de epidemias.

A resistência ao mofo branco possui herança complexa em feijoeiro, com controle genético do tipo poligênico e herdabilidade de magnitude baixa a moderada (CARNEIRO; SANTOS; LEITE, 2010; FULLER et al., 1984; SOULE et al., 2011).

Linhagens de feijoeiro com resistência completa não foram identificadas, mas níveis moderados de resistência ao mofo branco foram identificados em diversos genótipos de feijão (KOLKMAN e KELLY, 2002; MAXWELL et al., 2007; MIKLAS; GRAFTON, 1992; MIKLAS et al., 2006; MKWAILA et al., 2011).

Há dois mecanismos envolvidos na resistência do feijoeiro a este patógeno: a resistência fisiológica e os mecanismos de escape. Os mecanismos de escape têm sido estudados como complementares a resistência fisiológica uma vez que evitam ou reduzem a doença no campo, por meio da limitação do inóculo inicial e da subsequente infecção do mofo branco. Dentre os caracteres

relacionados à resistência ao mofo branco, o porte ereto da planta e a porosidade do dossel têm sido relatados em alguns trabalhos (ENDER; KELLY, 2005; KOLKMAN; KELLY, 2002; MIKLAS et al., 2013; SOULE et al., 2011). Esses autores também estudaram dias para florescimento e maturidade, que também são caracteres importantes. A arquitetura da planta tem grande influência devido às condições microclimáticas dentro do dossel da planta que pode limitar o estabelecimento e desenvolvimento de fungos. Genótipos mais eretos têm maior capacidade de escapar da infecção inicial e a porosidade da copa tende a minimizar o desenvolvimento da doença. Contudo, apesar de tais caracteres influenciarem na resistência ao mofo branco, não levam a resistência fisiológica e são considerados apenas mecanismos de escape, sendo que cultivares resistentes e suscetíveis podem possuir porte ereto ou prostrado.

No estudo realizado por Miklas et al. (2013), foi analisado o papel de caracteres relacionados a arquitetura da planta na contribuição para a resistência ao mofo branco. Porosidade e altura do dossel e acamamento foram altamente correlacionados com a severidade da doença em ensaios de campo de 2000 a 2011, no entanto, sob alta pressão de doença essas características não foram eficazes na redução dos níveis de infecção do mofo branco. Por esta razão, o mais indicado é combinar cultivares que apresentem além de caracteres que auxiliem no escape à doença, a resistência fisiológica, que contribuirá para reduzir os níveis de infecção.

2.2.1 Avaliação para resistência ao mofo branco pelo método do *straw test*

Para identificação da resistência fisiológica ao mofo branco em feijoeiro, já existem algumas metodologias de avaliação por meio da inoculação artificial do patógeno (TOLÊDO-SOUZA; COSTA, 2003). Na maioria desses testes, utiliza-se o micélio nas avaliações, o que acaba influenciando os resultados devido à variabilidade dos isolados e

sensibilidade do patógeno a altas temperaturas. Quando se escolhe utilizar micélio, é de grande importância avaliar se há variação na agressividade do isolado, após sucessivas repicagens, para assegurar uma correta avaliação do nível de resistência dos genótipos. Assim, problemas relacionados à avaliação e ao melhoramento para resistência a doenças podem ser, em parte, devidos à desconsideração da variabilidade na agressividade do patógeno (SOUZA, 2009).

Entre os métodos que utilizam micélio nas avaliações, destaca-se o *straw test*. Este método é eficiente para auxiliar na identificação, caracterização e seleção de genótipos resistentes ao mofo branco, sendo o mais utilizado em programas de melhoramento (SINGH; TÉRAN, 2008). Possui como vantagem, o fato de ser um método não destrutivo, o que permite o avanço de programas de melhoramento para a obtenção de progênies resistentes.

Este método foi descrito por Petzoldt e Dickson (1996). As plantas são inoculadas três a cinco semanas após a semeadura. O inóculo do patógeno é crescido em meio de batata-dextrose-ágar (BDA) adicionado de cloranfenicol, na proporção de 1 gota do antibiótico/100 mL de meio, à temperatura de 20 ± 3 °C, permitindo um crescimento uniforme. Para se obter ativo crescimento, é necessário multiplicar o fungo duas vezes e a inoculação deve ser realizada três dias após a segunda repicagem. Nessa fase, a cultura apresenta-se com aspecto cotonoso. Ponteiras tipo Eppendorf são usadas para cortar e retirar o disco de ágar da placa, de modo que o micélio fique em contato com o ápice cortado da haste da planta. Seis a oito dias após a inoculação são realizadas as avaliações de acordo com a seguinte chave descritiva de notas: 1 – plantas sem infecção no caule ou ramo ao lado do ágar; 2 - invasão do primeiro internódio menor que 2,5 cm; 3 - invasão do primeiro internódio maior que 2,5 cm sem atingir o primeiro nó; 4 – infecção no caule ou ramo atinge o primeiro nó sem ultrapassar; 5- infecção ultrapassa o primeiro nó e invade o segundo internódio menor que 2,5 cm; 6 - invasão do segundo internódio maior que 2,5 cm sem atingir o segundo nó;

7 – infecção no caule atinge o segundo nó sem ultrapassá-lo; 8 - infecção ultrapassa o segundo nó e invade o terceiro internódio menor que 2,5 cm; 9 – invasão do terceiro internódio maior que 2,5 cm levando a planta a morte (TÉRAN et al., 2006).

De acordo com Milkas et al. (2001), a resistência fisiológica detectada pelo *straw test* é um dos componentes da resistência no campo. Assim, a resistência fisiológica e mecanismos de escape das plantas contribuem para resistência no campo. Combinar resistência fisiológica com mecanismos de escape da planta é uma estratégia moderna de melhoramento da cultura, visando minimizar as perdas na produção causadas pelo mofo branco.

Em relação aos procedimentos experimentais em campo, pelo menos oito plantas por parcela e três repetições são consideradas eficientes para a discriminação de genótipos utilizando o *straw test* (CARNEIRO et al., 2011).

2.2.2 Avaliação para resistência ao mofo branco pelo método do ácido oxálico

O envolvimento do ácido oxálico na patogenicidade de alguns fungos necrotróficos já é bem conhecido (DUTTON; EVANS, 1996). No entanto, apesar de sua estrutura simples e interações químicas limitadas, o ácido oxálico desempenha funções complexas e diversificadas no processo de infecção, por isso é considerado um fator de patogenicidade primário. Godoy et al. (1990) demonstraram que mutantes de *S. sclerotiorum* deficientes na produção de ácido oxálico eram não-patogênicos. Pesquisas recentes indicam que o ácido oxálico é um fator de virulência e que diferentes isolados de *S. sclerotiorum* produzem diferentes níveis de oxalatos (ROLLINS; DICKMAN, 2001). As provas para esse relacionamento são baseadas na recuperação de concentrações milimolares de ácido oxálico em tecidos infectados (GODOY et al., 1990; MARCIANO; DI LENNA;

MAGRO, 1983), derivados da injeção manual de ácido oxálico ou de cultura filtrada contendo oxalato, em plantas (NOYES; HANCOCK, 1981).

A hipótese de Bateman e Beer (1965) é de que o ácido oxálico exerce um efeito tóxico direto através da acidificação do ambiente no interior da lamela média, sequestrando o cálcio na forma de cristais insolúveis de oxalato e atuando na degradação da parede celular e na máxima atividade de enzimas que comprometem a integridade da parede. O ácido oxálico foi relatado também como agente na melhora direta da atividade de endopoligalacturonases em valores de pH muito baixos (FAVARON et al., 2004; HEGEDUS; RIMMER, 2005).

O ácido oxálico também foi indicado como supressor da explosão oxidativa, desativando um dos mecanismos mais importantes de resistência das plantas, por meio da liberação de oxigênio e peróxido de hidrogênio (CESSNA et al., 2000). A explosão oxidativa é necessária para várias respostas de defesa pós-induzidas.

Há uma grande dificuldade em se selecionar indivíduos exclusivamente para resistência fisiológica a partir de seleção realizada no campo, uma vez que a resistência fisiológica é bastante confusa. Já foram propostas várias metodologias para avaliação da reação de resistência do feijoeiro ao mofo branco. Uma delas consiste na avaliação da doença por intermédio de um método indireto, em que os genótipos são avaliados considerando-se a reação ao ácido oxálico. Este método foi desenvolvido graças às evidências de que *S. sclerotiorum* utiliza o ácido oxálico para invadir o feijoeiro, o que levou ao desenvolvimento de um método de avaliação indireto da resistência baseado na reação da planta, quando colocada em solução de ácido oxálico, sem raiz, com a vantagem de não sofrer interferência de outros mecanismos (KOLKMAN; KELLY, 2000). Algumas vantagens em se utilizar este teste são discutidas pelos autores: a) determinação da resistência fisiológica em experimentos em casa de vegetação; b) germoplasmas fotossensíveis não adaptados podem ser testados para a resistência fisiológica, já que as plantas são testadas ainda na

fase de plântula (segundo trifólio emergido) e, portanto, não são influenciadas por caracteres reprodutivos (florescimento); c) um grande número de linhas pode ser avaliado em um período relativamente curto; d) a imersão das mudas cortadas em uma solução comum de oxalato reduz a variabilidade que pode ser observada quando se usa micélio de *S. sclerotiorum*; e) a variabilidade inerente ao uso de um único isolado para o teste é reduzida.

Plântulas de feijão cortadas na base do caule, com cerca de 20 dias de idade (emergência da segunda folha trifoliolada), são imersas em uma solução de oxalato 20 mM, pH 4,0. Cerca de 20 horas depois, as plântulas são avaliadas para sintomas de murcha de acordo com uma chave descritiva proposta por Kolkman e Kelly (2000): 1: ausência de folhas murchas; 2: uma folha trifoliolada ou duas unifolioladas murcha; 3: duas folhas murchas; 4: mais de duas folhas murchas; 5: folhas e pecíolos murchos e 6: planta completamente murcha.

Temperaturas extremas podem limitar a capacidade de selecionar de forma eficaz, usando o fungo. No teste de oxalato, em temperaturas de até 40 °C, houve correlação entre os resultados em casa de vegetação e campo. A resposta diferencial de genótipos de feijão expostos a uma solução de oxalato tem, portanto, correlação significativa com a correspondente classificação da reação das plantas ao mofo branco em campo (KOLKMAN; KELLY, 2000):

Souza (2009) realizou um trabalho visando identificar práticas experimentais adequadas quando se usa solução de ácido oxálico como método para discriminar genótipos com resistência fisiológica do feijoeiro ao mofo branco. Esta autora detectou que o tamanho ótimo da parcela é de oito plantas e o número ideal de repetições é de, pelo menos, quatro.

Trabalhando com ambas as metodologias (*straw test* e ácido oxálico), Carvalho et al. (2013), concluíram que estas devem ser empregadas conjuntamente, pois podem selecionar progênies portadoras de diferentes mecanismos de resistência ao mofo branco, uma vez que em seu trabalho,

estes métodos foram eficientes em discriminar os genótipos, fornecendo resultados distintos. Portanto, podem ser selecionados mecanismos complementares de resistência.

2.3 Caracteres morfo-agronômicos em feijoeiro

A domesticação do feijão ocorreu independentemente em dois locais distintos, Meso-América (sementes pequenas) e Andes (sementes grandes), sendo o tamanho das sementes a principal característica que dividiu os dois grupos distintos de germoplasmas (HANNAH et al., 2000; McCLEAN et al., 1993; VIEIRA et al., 2005). O conjunto andino é caracterizado, principalmente, por feijões de grãos grandes e faseolina T, C, H e A, enquanto que os mesoamericanos possuem sementes pequenas e faseolina S (GEPTS; DEBOUCK, 1991).

Nas cultivares mais comuns, a semente tem forma de rim, cuja parte côncava corresponde ao hilo. A parte interna é constituída de embrião formado pela plúmula, duas folhas primárias, hipocótilo, dois cotilédones e radícula. Podem ter formas arredondada, elíptica, reniforme ou oblonga, e os tamanhos variam de muito pequenas (menor que 20g/100 sementes) a grandes (maior que 40g/100 sementes). As características externas da semente são utilizadas para diferenciar e classificar cultivares de feijão em alguns grupos ou tipos distintos, com base na cor e no tamanho das sementes. Os feijões de grupos especiais recebem esse nome por terem o peso relativo a 100 sementes superior a 30 gramas. No Brasil, o melhoramento genético dos feijões especiais (Jalo, Bolinha, Vermelho, Rajado, Brancos, Pintados, Canários, entre outros) ainda é considerado pequeno e recente quando comparados aos tipos carioca e preto, principalmente no estado de São Paulo (GONÇALVES, 2008).

Em algumas regiões de Minas Gerais há consumo expressivo de feijões do tipo Jalo. Há também preferência por grãos opacos em detrimento dos brilhantes, devido à associação do brilho com má qualidade,

principalmente maior tempo exigido para o cozimento (RAMALHO et al., 2004). No mercado de sementes, especialmente em relação às grandes culturas, a classificação de sementes por tamanho é sempre desejável. O tamanho da semente é um importante atributo no aspecto visual para a comercialização e essencial para a regulagem de semeadoras, proporcionando semeadura mais uniforme. Nos programas de melhoramento do feijoeiro, o tamanho de grãos é um dos caracteres de maior importância, pois é um dos componentes primários da produtividade de grãos e define a aceitação.

O rendimento de grãos é um caráter complexo, resultante da expressão e da associação de diferentes componentes, que são considerados pelo melhorista no processo de seleção de novos genótipos (AMORIM et al., 2008), como por exemplo, o número de sementes/vagem, número de vagens/planta, massa de 100 grãos e número de plantas/área. Entre esses componentes, a massa de 100 grãos é o caráter que mais contribui para o aumento do rendimento de grãos de feijoeiro (COIMBRA et al., 1999a; COIMBRA et al., 1999b). Os componentes primários de produção geralmente são de baixa herdabilidade e, portanto, difíceis de serem selecionados, o que torna necessário definir a relação ou associação dos caracteres morfo-agronômicos sobre os componentes primários e sobre a produtividade (KRAUSE et al., 2012).

Como comentado anteriormente, o tamanho da semente em feijoeiro varia com a região de domesticação. Cultivares de sementes grandes são predominantemente de origem andina, enquanto cultivares de sementes pequenas são originárias do México e América Central, ou também chamado de centro Mesoamericano (SINGH et al., 1991). Assim, a associação negativa observada entre rendimento e tamanho da semente pode ser em função de diferenças genotípicas decorrente de contrastes na origem e domesticação em vez de diferenças no tamanho das sementes per se (SEXTON et al., 1997).

Quanto às características da vagem, esta é um legume deiscente e sua cor é característica da cultivar, podendo ser uniforme ou apresentar estrias, variando de acordo com o grau de maturação (imaturo, maduro e completamente seco). A coloração pode ser verde, verde com estrias vermelhas ou roxas, vermelho, roxo, amarelo, amarelo com estrias vermelhas ou roxas, até marrom.

O número de vagens por unidade de área é determinado pela população de plantas, pela produção de flores por planta e pelo número de flores que efetivamente desenvolvem vagens, ou seja, do vingamento floral. Nesse último aspecto existem vários fatores que afetam o vingamento floral, entre eles: temperatura máxima e mínima muito extremas, baixa umidade relativa, nutrição mineral inadequada e ataque de insetos (FANCELLI, 2009; ZÍLIO et al., 2011).

Coelho et al. (2010) estudando características morfo-agronômicas de cultivares locais de feijão comum em dois anos de cultivo, concluíram que além do peso de 100 sementes, comprimento da vagem foi o caráter que mais contribuiu para a separação dos genótipos, em ambos anos de cultivo. Os autores ainda recomendam que esses caracteres devem ser utilizados em trabalhos de divergência genética e na identificação de duplicidade em bancos germoplasma.

As folhas do feijoeiro são de dois tipos, simples e compostas. As simples são apenas duas, também chamadas de primárias, que aparecem no segundo nó do caule, apresentam filotaxia oposta, formato cordiforme e acuminadas. Elas caem antes do completo desenvolvimento da planta. Já as demais folhas são compostas ou trifolioladas e ficam inseridas nos nós do caule e nas ramificações (SANTOS; GAVILANES, 2006).

A cor, o tamanho e a pilosidade das folhas variam de acordo com a idade da planta, a cultivar, a posição na planta e as condições ambientais (KELLY; ADAMS, 1987).

Há grande relação do tamanho das folhas para estudos de porte da planta do feijão. Durante a avaliação do porte, que é visual, a tendência é

identificar maior proporção de plantas com folhas pequenas (COLLICCHIO et al., 1997; SILVA, 2011).

Segundo Collicchio et al. (1997), as inflorescências que dão origem aos grãos, são provenientes de uma modificação das folhas. Assim, cultivares com folhas pequenas irão produzir vagens e grãos pequenos, e vice-versa. No entanto, poucos estudos foram conduzidos para confirmar essa associação. Entre eles, um trabalho conduzido por Duarte e Adams (1972) relata a correlação positiva entre o tamanho dos grãos e das folhas. Com relação ao comprimento de vagem e peso de 100 sementes, Aryeetey e Laing (1973) também estimaram correlações genotípicas significativas e de boa magnitude (0,95).

As correlações em geral, são explicadas pelo efeito aditivo dos genes, afetando dois caracteres simultaneamente (CARVALHO et al., 2004). Sendo assim, o conhecimento do grau de associação entre caracteres agrônômicos é de grande importância para os melhoristas, principalmente porque a seleção sobre determinado caráter adaptativo pode alterar o comportamento do outro.

Para Falconer (1989), a correlação entre caracteres tem duas causas principais, uma de origem genética e outra de origem ambiental. As causas genéticas são a pleiotropia e a ligação gênica. Quando a correlação genética advém do efeito pleiotrópico dos genes, ela é permanente e, segundo Falconer e Mackay (1996), esta correlação expressa a quantidade em que dois caracteres são influenciados pelos mesmos genes. Por outro lado, a correlação devido à ligação gênica é transitória e vai sendo perdida à medida que ocorrem permutas entre os genes ligados (recombinações), ou seja, a correlação será tanto maior quanto mais próximos estiverem os genes nos cromossomos (RAMALHO et al., 1993).

As relações existentes entre os caracteres são avaliadas, em geral, através das correlações fenotípicas, genotípicas e de ambiente. A correlação fenotípica é estimada diretamente de medidas fenotípicas, resultantes, portanto, de causas genéticas e ambientais. Segundo Falconer e Mackay

(1996), a correlação fenotípica tem pouco valor prático, podendo induzir ao erro e por isso é necessário o estudo das correlações fenotípicas, genotípicas e de ambiente separadamente. Para o melhoramento genético, as correlações de natureza genética são mais importantes, principalmente quando os caracteres envolvidos possuem herança complexa, ou seja, governada por vários genes, cada gene com pequeno efeito no caráter e grande participação do ambiente. O ambiente torna-se uma causa de correlação entre dois caracteres quando estes são influenciados pelas mesmas variações nas condições ambientais. Valores negativos desta correlação indicam que o ambiente favorece um caráter em detrimento do outro, e valores positivos indicam que os dois caracteres são beneficiados ou prejudicados pelas mesmas causas de variações ambientais (CRUZ; REGAZZI, 1994).

Como os programas de melhoramento visam obter cultivares superiores para um conjunto de caracteres, é de fundamental importância conhecer a natureza e magnitude das correlações entre esses caracteres.

Um estudo mais aprofundado nesses caracteres, como o conhecimento da correlação entre eles e a identificação de QTLs comuns, elucidaria melhor o entendimento da associação entre tais características.

2.4 Marcadores moleculares no melhoramento de plantas

Várias técnicas que permitem revelar variabilidade em DNA estão disponíveis. Fragmentos de DNA que diferenciam dois ou mais indivíduos e são herdados geneticamente são conhecidos como marcadores moleculares, os quais são ferramentas úteis para detectar variações no genoma, aumentando o poder da análise genética em plantas. Atualmente, existe grande variedade de marcadores moleculares disponíveis para diferentes espécies. Neste contexto, a tecnologia dos marcadores de DNA pode contribuir significativamente para o conhecimento básico da cultura e do caráter estudado, bem como para a geração e o desenvolvimento de produtos melhorados (BORÉM; CAIXETA, 2009).

O melhoramento genético, ao selecionar variedades mais produtivas, possibilita aumentar o rendimento agrícola e ainda reduzir o uso de insumos. No entanto, alguns caracteres agronômicos, especialmente os de herança quantitativa, apresentam dificuldades na seleção fenotípica. A biologia molecular disponibiliza ferramentas que podem reduzir essas dificuldades. Atualmente as biotecnologias moleculares estão sendo rapidamente absorvidas pelos programas de melhoramento.

Marcadores moleculares revelam polimorfismos de DNA entre indivíduos geneticamente relacionados. Um loco molecular que apresenta segregação mendeliana é considerado um marcador genético. Por isso, os marcadores de DNA se prestam para estudos de genética de populações, mapeamento e análises de similaridade e distância genética. Os marcadores moleculares incitaram o desenvolvimento de tecnologias que podem revelar variabilidades em nível genômico de uma forma rápida, simples e eficaz.

Mapas genéticos obtidos a partir de marcadores moleculares possibilitam a cobertura e análise completa do genoma, a decomposição de características genéticas complexas nos seus componentes mendelianos, a localização das regiões genômicas que controlam caracteres de importância, a quantificação do efeito destas regiões na característica estudada e a canalização de toda essa informação para o uso no melhoramento de plantas (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998).

Na década de 1990 a 2000, os marcadores de maior utilização foram o *Random Amplified Polymorphic DNA* (RAPD), o *Restriction Fragment Length Polymorphism* (RFLP), o *Amplified Fragment Length Polymorphisms* (AFLP) e os microssatélites ou *Simple Sequence Repeat* (SSRs) (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998). A partir do ano 2000 até o presente, o SSR e o AFLP continuam sendo muito utilizados, acrescido do *single nucleotide polymorphisms* (SNP), *Sequence-Related Amplified* (SRAP), *Expressed Sequence Tags* (EST), *Diversity Array Technology* (DArT) e a técnica *Genotyping by sequencing* (GBS).

O genoma dos eucariotos contém sequências repetitivas que podem ser utilizadas como marcadores de DNA. As sequências simples repetidas (SSR), ou microssatélites, são um dos marcadores mais polimórficos encontrados hoje nos genomas de animais e plantas. Marcadores SSR são caracterizados por uma sequência de 1 a 6 nucleotídeos de comprimento, que pode estar repetida em tandem. O polimorfismo alélico ocorre em um loco SSR, devido a mudanças no número de repetições (SALLES et al., 2003). Os marcadores SSR são úteis para uma variedade de aplicações em genética de plantas e melhoramento pela sua reprodutibilidade, natureza multialélica, alto grau de polimorfismo, herança co-dominante, relativa abundância e boa cobertura do genoma (POWELL et al., 1996).

As seqüências das regiões que flanqueiam os SSRs são conservadas em indivíduos da mesma espécie. Dessa maneira, os SSRs são amplamente distribuídos em todo genoma de eucariotos e podem ser amplificados por oligos específicos sintetizados a partir destas regiões flangeadoras (PONCET et al., 2004).

A variação encontrada nos microssatélites pode ser devida tanto ao “escorregamento” da DNA polimerase durante a replicação ou devido a recombinação desigual, durante a meiose, resultando em diferenças no número de cópias das sequências de nucleotídeos. Os SSRs polimórficos aumentam a possibilidade de detecção de diferenças alélicas entre espécies próximas, dentro de uma espécie, ou até mesmo entre indivíduos numa população (YU et al., 1999). O polimorfismo é detectado após a amplificação do DNA via PCR e separação dos produtos por eletroforese em gel de poliacrilamida ou agarose (WU; TANKSLEY, 1993).

Os SSR são distribuídos de maneira aleatória em genomas de organismos eucariotos (HEARNE et al., 1992). Tomadas em conjunto as qualidades citadas acima favorecem a utilização desses marcadores em estudos de mapeamento. Além do seu emprego em mapeamento de genomas, os microssatélites são ideais para identificar e discriminar genótipos e para estudos de genética de populações.

Para maior eficiência no emprego dos marcadores moleculares no melhoramento de plantas, devem ser considerados a herdabilidade, o esquema de seleção, a recombinação entre o alelo de interesse e o marcador e o custo.

A identificação de marcadores moleculares ligados a alelos de resistência a doenças vem sendo um dos principais objetivos dos programas de melhoramento genético.

Marcadores moleculares ligados aos locos de resistência podem reduzir a necessidade de fenotipagem na seleção de plantas resistentes, aumentando a eficiência do programa de melhoramento. Historicamente, o desenvolvimento de cultivares com resistência baseada na presença de um gene de efeito maior tem sido um dos mais importantes métodos para o controle de doenças, embora estratégias mais modernas façam uso de genes de efeito menor em conjunto com aqueles de efeito maior visando estabelecer uma resistência genética mais duradoura (CLAIR, 2010).

As cultivares comerciais geralmente são desenvolvidas por transferência de alelos de resistência, oriundas de fontes exóticas e, muitas vezes, não adaptadas. Se estreitamente ligados aos alelos de resistência, os marcadores moleculares podem ser usados na seleção assistida por marcadores (SAM), particularmente nas etapas iniciais e intermediárias do melhoramento. Nas etapas finais, as inoculações ou exposição da planta ao patógeno em condições de campo são imprescindíveis para confirmar a seleção indireta feita inicialmente por meio dos marcadores (ALZATE-MARIN et al., 2005).

2.5 Mapeamento e identificação de QTLs

Uma das aplicações de maior impacto da tecnologia de marcadores moleculares na análise genética de espécies e, potencialmente, no melhoramento de plantas tem sido o desenvolvimento de mapas genéticos. No contexto do melhoramento de plantas, os mapas genéticos possibilitam a

cobertura e análise completa de genomas, a decomposição de características genéticas complexas nos seus componentes mendelianos, a localização de regiões genômicas que controlam caracteres de importância, a quantificação do efeito dessas regiões na característica estudada e a canalização de toda essa informação para uso em programas de melhoramento (FALEIRO et al., 2003).

A construção de um mapa genético estimula a aquisição de informações importantes para o melhoramento genético de uma espécie. Tais informações variam desde a associação de marcadores com caracteres qualitativos e localização dos mesmos nos grupos de ligação, até a identificação de regiões genômicas associadas a caracteres quantitativos (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998).

O controle genético da variação quantitativa envolve muitos locos, os quais possuem efeitos variados sobre a característica controlada. Mather (1941) utilizou o termo poligenes para definir genes de pequeno efeito ou “genes menores”, e o termo oligogenes para os genes de grande efeito ou “genes maiores”. Porém, independente da magnitude de seu efeito, Geldermann (1975) sugeriu o termo QTL (*Quantitative Trait Loci*) para designar locos controladores de características quantitativas.

Diferentes características têm sido utilizadas na construção dos mapas genéticos. Até meados da década de 60, para obtenção de mapas genéticos, utilizavam-se marcadores morfológicos, em geral fenótipos de fácil identificação visual, como cor de pétalas, de semente e morfologia floral. Esses marcadores contribuíram significativamente para o desenvolvimento teórico da análise de ligação gênica e para a construção das primeiras versões de mapas genéticos. Entretanto, em razão do seu número limitado, a probabilidade de se encontrar associações significativas entre esses marcadores e caracteres de importância econômica era reduzida. Grandes mudanças neste cenário surgiram com o desenvolvimento de marcadores isoenzimáticos, os quais dobraram o número de marcadores genéticos disponíveis. Com o advento das técnicas modernas de biologia

molecular, surgiram diversos métodos de detecção de polimorfismo genético diretamente no DNA (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998).

Os trabalhos de mapeamento genético do feijoeiro-comum tiveram início com o primeiro mapa de ligação publicado por Lamprecht (1961). A partir de então, numerosos trabalhos de ligação entre genes marcadores têm sido gerados. Basset (1991) publicou um mapa de ligação revisado do feijoeiro-comum, constituído de 13 grupos de ligação incluindo genes que controlam características morfológicas e de pigmentação, tais como cor de flor e semente. Alguns marcadores isoenzimáticos também foram utilizados para o mapeamento (VALLEJOS; CHASE, 1991). O avanço das técnicas de biologia molecular e o desenvolvimento dos marcadores moleculares do DNA têm permitido a construção de mapas genéticos mais saturados para o feijoeiro-comum (MIKLAS et al., 1998).

A eficiência na detecção de QTLs depende do número de QTLs envolvidos no controle do caráter, da magnitude de seu efeito, da herdabilidade da característica, das interações entre os genes, do tipo e tamanho da população segregante utilizada nas análises, do tamanho do genoma, da frequência de recombinação entre o QTL e o marcador, da saturação do mapa e da eficiência da avaliação fenotípica (BORÉM; CAIXETA, 2009).

A principal dificuldade no mapeamento de QTLs é o fato de vários fatores genéticos e ambientais afetarem a expressão final do fenótipo. Assim, os delineamentos experimentais devem envolver a medição e genotipagem, com marcadores moleculares, de um grande número de indivíduos ou famílias para permitir a precisão necessária à identificação do QTL (FERREIRA; GRATTAPAGLIA, 1998). Outro fator que influencia na detecção de QTLs é a presença de interação genótipos por ambientes (GxE), a qual reduz a associação entre os valores fenotípicos e genotípicos, levando a distintos níveis de significância do efeito do QTL em diferentes ambientes (VIEIRA et al., 2006). O conhecimento da estabilidade dos efeitos genéticos dos QTL nos diferentes ambientes poderia aumentar a probabilidade de

sucesso da utilização das informações de mapeamento de QTL na seleção de genótipos superiores nos programas de melhoramento (BARRIOS, 2010; LIMA et al., 2006). Os QTL com efeitos variáveis entre os ambientes são aqueles que contribuem para o aumento da interação G x E, sendo responsáveis por adaptações específicas (MALOSETTI et al., 2008; YAN; TINKER, 2005).

Para realizar o mapeamento, a primeira etapa consiste na escolha dos genitores que maximizem a probabilidade de encontrar polimorfismo. A determinação de ligação gênica entre um QTL e um marcador molecular depende da existência de desequilíbrio de ligação entre seus alelos. Quanto maior esse desequilíbrio, maior será a ligação física dos locos e maior a capacidade de se mapear e caracterizar poligenes. Esse desequilíbrio é maior em populações segregantes F_2 , F_3 ou de retrocruzamentos (BURR; BURR, 1991). Para isso, linhagens divergentes são cruzadas obtendo-se populações segregantes, que poderão ser F_2 , retrocruzamentos (RCs) ou linhagens recombinantes. Em seguida, os indivíduos dessa população são avaliados quanto aos caracteres de interesse. Utilizando-se progênies F_2 , diferentes modelos podem ser ajustados de forma a estimar separadamente contribuições de efeitos aditivos e dominantes dos QTLs.

A metodologia proposta para mapeamento de QTLs baseia-se na hipótese de que se a segregação de um gene marcador pode ser usada para detectar e estimar o efeito de um poligene ligado e se genes marcadores estiverem espalhados ao longo do genoma de uma espécie, será possível mapear e caracterizar todos os poligenes que afetam um caráter (SCHUSTER; CRUZ, 2008).

Após a obtenção da população de interesse, os indivíduos da população devem ser genotipados e fenotipados. A fenotipagem é uma etapa importante, pois o sucesso do mapeamento dos genes depende em grande parte da eficiência do processo de avaliações fenotípicas (BORÉM; CAIXETA, 2009).

De posse das informações do caráter quantitativo de interesse e dados de marcadores moleculares pode-se realizar o mapeamento. Segundo Toledo et al. (2008), após a obtenção desses dados, deve-se: 1) distribuir os marcadores utilizados em grupos, chamados grupos de ligação; 2) ordená-los no grupo; e 3) dentro de cada grupo estimar a distância entre os marcadores adjacentes ou marcadores flanqueados. Um mapa é considerado completo quando o número de grupos de ligações (GLs) obtidos for igual ao número de cromossomos da espécie, ou quando todos os marcadores genéticos estiverem ligados, sugerindo assim que todas as regiões do genoma estejam representadas (LANZA et al., 2000).

Os caracteres mapeados devem distribuir-se de acordo com um padrão de segregação mendeliana. Este padrão pode ser verificado através do teste do Qui-quadrado (χ^2) (BEARZOTI, 2000). Esta segregação mendeliana não é observada quando os locos apresentam distorção de segregação (DS).

Segundo Liu (1998), os locos que apresentam distorção de segregação afetam os testes estatísticos usados para detectar a ligação, podendo gerar falsos positivos. Porém, apesar da distorção de segregação de marcadores afetar a detecção de QTLs, ela é prejudicial apenas para mapeamento de QTLs pouco informativos e com efeito de dominância, não interferindo e agregando informações genéticas importantes para o mapeamento de QTLs com efeito aditivo (SHIZHONG, 2009; XU, 2008). Se a DS está presente, mas é ignorada em um mapeamento de QTLs, é esperada uma perda de locos informativos, mas a perda é insignificante se o genoma é coberto por marcadores altamente distribuídos (OLIVEIRA et al., 2004).

Há diversos métodos descritos para o mapeamento de QTLs. Um dos principais é o mapeamento por intervalo. Este método foi desenvolvido a partir das limitações do método para análise de marcas individuais (LANDER; BOTSTEIN, 1989). Marcadores moleculares ordenados em um mapa de ligação passam a ser a base para inferir a localização de possíveis QTLs. São considerados intervalos entre pares de marcadores adjacentes, e é testada a existência de um possível QTL dentro do intervalo em estudo. Esse

método permite obter estimativas mais precisas de efeito e posição dos QTL, além de aumentar o poder de detecção em relação à análise de marcas individuais. Nesse método, um modelo linear é usado para associar o fenótipo ao genótipo do QTL e as estimativas dos parâmetros são obtidas pelo método de máxima verossimilhança. O teste da razão de verossimilhanças, ou o LOD score, é usado para verificar a existência de ligação entre os marcadores e o QTL (LYNCH; WALSH, 1998).

O método de Mapeamento por intervalo composto (CIM) foi proposto, independentemente, por Jansen e Stam (1994) e Zeng (1994), os quais levaram em conta um modelo de regressão múltipla para QTLs fora do intervalo em questão, com o intuito de contornar as desvantagens do método de mapeamento por intervalo. No método CIM, os efeitos dos QTL fora do intervalo considerado são inseridos no modelo sob a forma de cofatores, sendo, assim eliminados do resíduo, diminuindo, consideravelmente, a detecção de QTLs "fantasmas".

A técnica de Mapeamento por Intervalos Múltiplos foi proposta por (KAO; ZENG; TEASDALE, 1999), sendo baseada no modelo de Cockerham (resultados não publicados) para interpretação de parâmetros genéticos e no método de máxima verossimilhança para estimação de parâmetros genéticos. Com o MIM, pode-se obter um aumento na precisão e no poder de detecção de QTL, além de permitir a estimação e análise dos efeitos de interação entre QTLs (epistasia).

Deve ser ressaltado que em situações em que o genoma é escassamente saturado de marcadores, a construção do mapa genético torna-se imprecisa e inviável, pois não se consegue reconstruir os grupos de ligação ou constroem-se mapas de ligação distorcidos do mapa físico. Dessa forma, torna-se necessário a utilização de um método de busca de QTLs ao longo do genoma que não exija a construção de um mapa.

O mapeamento por múltiplas marcas proposto por Xu (2003), não utiliza mapa de ligação. O autor aplicou a abordagem bayesiana com o objetivo de avaliar simultaneamente os efeitos dos QTLs associados com os

marcadores de todo o genoma, adotando um método de regressão bayesiano *shrinkage*. Nesta abordagem, cada marcador é assumido como um provável QTL, fazendo com que a matriz de incidência (determinada pelos genótipos dos marcadores) seja integralmente observável. A priori, cada QTL é uma variável aleatória proveniente de uma distribuição normal com média zero e variância individual. Assim, cada possível QTL é penalizado pela razão da sua variância com a variância residual e então aqueles QTLs de pequeno efeito e baixa variância têm seus efeitos "encolhidos" a valores próximos de zero; enquanto os de grande efeito tendem a apresentar variância genética alta e são menos penalizados (BALESTRE et al., 2012).

Em sequência, Wang et al. (2005), propuseram estender a estimação bayesiana *shrinkage* de Xu (2003) para mapeamento de QTLs em que as posições e os efeitos dos QTLs são estimados simultaneamente. Este método assume que cada intervalo definido pelos marcadores adjacentes possui um QTL. Alguns destes QTLs têm grandes efeitos, mas a maioria tem efeito zero, ou seja, não existe QTL naquele intervalo. Em vez de excluir QTLs com efeitos zero do modelo, este método inclui estes QTLs no modelo.

Outra técnica de mapeamento de QTL, com marcas simples, foi proposta por Doerge, Zeng e Weir (1997). Esta técnica foi, posteriormente, denominada por Wu, Ma e Casella (2007) como *Moving Away From The Marker* e permite a busca pivotal de QTL utilizando marcas individuais sem a necessidade de grupos de ligação. Essa técnica pode ser tratada sob a abordagem bayesiana permitindo a inclusão de múltiplas marcas e análise de múltiplos QTLs. A análise de múltiplos QTLs é possível quando se assume, a priori, que cada QTL é uma variável aleatória proveniente de uma distribuição normal com média zero e variância individual, onde cada possível QTL é penalizado pela razão da sua variância com a variância residual. Assim, QTLs de pequeno efeito e baixa variância têm seus efeitos "encolhidos" a valores próximos a zero, pois são penalizados pela variância residual do modelo. Por outro lado, QTLs de grande efeito tendem a apresentar destacada variância e são menos penalizados pela variância

residual (WANG et al., 2005). Abordagens semelhantes foram descritas por Xu (2003), no contexto de seleção genômica, e posteriormente adaptadas por Wang et al. (2005) para mapeamento por múltiplos intervalos.

A abordagem Bayesiana permite grande flexibilidade de análise em modelos complexos e também em situações onde o número de parâmetros a ser estimados (número de marcadores e intervalos) é maior que o número de observações (XU, 2003).

O método chamado encolhimento bayesiano (*bayesian shrinkage*), tem alcançado bons resultados com modelos de grandes dimensões. Neste método uma distribuição a priori é atribuída para os parâmetros de regressão, representando os efeitos do QTL associados aos marcadores (XU, 2003; WANG et al., 2005). De acordo com Che e Xu (2010), os mapeamentos por meio do *shrinkage* são mais eficientes em termos de avaliação do genoma inteiro, porque são estatisticamente fáceis de entender e também porque proporcionam uma oportunidade melhor de avaliar todo o genoma.

Os trabalhos sobre mapeamento de QTLs em feijão consideram, em sua maioria, caracteres como produtividade, tipo de grãos, florescimento e resistência a doenças (ANTONIO, 2011; CARNEIRO; SANTOS; LEITE, 2010; PEREIRA et al., 2007).

A presença de QTLs controlando o tamanho do grão do feijão foi identificada por alguns autores. Koinange et al. (1996) identificaram três QTLs associados ao tamanho de sementes de feijão, sendo dois deles inseridos nos grupo de ligação GL 7 e o terceiro, no grupo GL 1. Park et al. (2000) identificaram QTLs para o tamanho da semente e alocaram nos grupos GL 4 e GL 7; e Tar'na (2002) identificou dois QTLs para o peso de 100 sementes ligados a marcadores AFLP a 2 e 8 cM, inseridos nos grupos GL 2 e GL 10, explicando 8,6 e 14,6 % da variação fenotípica isoladamente e 17,8 % em conjunto. Teixeira (2004) identificou QTLs associados aos marcadores BM152 e BM210, relacionados ao peso de 100 sementes em população segregante de Jalo x Small White. Mkwaila (2013) identificou

QTLs associados ao peso de sementes nos grupos de ligação GL 3 e GL 9 em população de linhagem de retrocruzamento TW (Tacana x PI 318695).

Vários estudos de QTLs foram realizados utilizando diferentes sistemas de marcadores para identificar a resistência ao mofo branco em feijão proveniente de diferentes origens genéticas. As populações de RILs desenvolvidos para identificação de QTLs em feijoeiro foram extraídas de diversas fontes de resistência ao mofo branco, e entre elas: PC-50 (“pompador bean”), NY6020-4 (“snap bean”), Bunsi (“navy bean”) e G122 (“cranberry bean”).

Em uma população de RILs proveniente dos genitores PC-50 / XAN-159, Park et al. (2001) identificaram três QTL que explicam 26% da variância para a reação à infecção do mofo branco em grupos de ligação (GL) 4, 7 e 8, e um QTL que explica 24% da variância para a reação no *straw test*. Três QTLs foram também identificadas nos GL 4, 7, e 8, explicando 27% da reação ao mofo branco à campo no mesmo estudo.

Miklas et al. (2001) em uma população de RILs A 55/G 122, detectaram um QTL no GL 7 ligado ao locus faseolina (*phs*) explicando 38% e 26% da variância pelo *straw test* e resposta à resistência no campo, respectivamente, e outro QTL no GL 1, explicando 18% da variância da resposta de campo, foi associado ao gene *fin*, responsável pelo hábito de crescimento determinado. Nesse mesmo loco, foi identificado um QTL que explica 34% da variância para porosidade do dossel, sugerindo um papel importante deste loco nos mecanismos de escape à doença.

Em populações de RILs Bunsi/Newport e Huron/Newport, Kolkman e Kelly (2003) encontraram QTLs no GL 2 e GL 7 que representam 12% e 17% da variação na severidade da doença, respectivamente e ainda um QTL responsável por 16% da variação na resistência ao oxalato no GL 7.

Numa população de RILs Benton/NY6020-4, Miklas et al. (2003) identificaram QTLs nos GL 6 e 8, que explicam 12% e 38% da variação na resistência ao mofo branco pelo *straw test* e 13% e 26% pela reação à doença no campo, respectivamente.

Ender e Kelly (2005) detectaram QTLs nos GL 2, 5, 7, e 8 que responderam por 10,1%, 10,7%, 14,7%, 9,2% da variância da resistência à doença no campo, respectivamente, em uma população de RILs Bunsí/Corvo.

Miklas et al. (2007) no cruzamento “Pinto x Navy” também relataram QTLs significativos nos GL 2 e 3, explicando de 8,7-22,7% e 5,3-15,7% da variação da resposta ao mofo branco no campo, respectivamente,.

Alguns dos marcadores associados aos QTL foram validados em um estudo independente em feijão-vagem (CHUNG et al., 2008). Outras possíveis fontes de resistência a mofo branco no feijão são “scarlet runner bean” (*P. coccineus*) (MIKLAS et al., 1998) e um acesso mexicano selvagem (MKWAILA et al., 2011; TERPSTRA; KELLY, 2007). Com base nesses estudos de QTLs, o melhoramento assistido por marcadores tem sido implementado para QTLs associados à resistência de plantas e características de escape relacionadas à arquitetura (MIKLAS, 2007).

Pelo menos 21 QTLs para resistência ao mofo branco são relatados por Soule et al. (2011). No entanto, eles foram identificados em populações não adaptadas e em condições diferentes daquelas do Sul de Minas Gerais.

Quatro QTLs de resistência ao mofo branco foram identificados e mapeados por Antonio (2011), os quais se mostraram mais estáveis, sendo coincidentes em duas safras nas condições do Sul de Minas Gerais. A partir deste estudo, observou-se que a resistência do feijoeiro ao mofo branco possui herança quantitativa devido, pelo menos, aos quatro QTLs (WM2.1, WM2.2, WM2.3 e WM2.4). A identificação de QTLs mais estáveis às condições de cultivo poderá torná-los mais eficientes na seleção.

O QTL de resistência ao mofo branco no grupo de ligação B7 identificado por Miklas et al. (2001) não se expressou em trabalhos realizados no Sul de Minas Gerais (ANTONIO, 2011; CARNEIRO; SANTOS; LEITE, 2010), o que justifica a necessidade de se identificar novos QTLs que se expressam nas condições de cultivo da região.

Lara (2013) identificou os marcadores BM184, BM211, PV-gaat001 próximos a QTLs de resistência ao mofo branco pela análise com o ácido oxálico e Lara et al. (2014) identificaram os marcadores ME1 e BM211 próximos a QTLs de resistência ao mofo branco pelo *straw test* com alta herdabilidade.

Mkwaila (2013) identificou em populações de linhagens de retrocruzamentos, QTLs de resistência pelo *straw test* em casa de vegetação nos grupos de ligação GL 3, GL 7, GL 9 e GL 11. E em populações de RILs, sete novos QTLs de resistência ao mofo branco em GL 1, GL 4, GL 7 e GL8.

A busca por novas fontes de resistência e a identificação de novos marcadores ligados a locos já mapeados deverão ser contínuas, e o monitoramento desses genes será fundamental para o desenvolvimento de cultivares com resistência satisfatória.

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

AIDAR, H. **Cultivo do feijoeiro comum**: Características da cultura. <http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Feijao/CultivadoFeijoeiro/index>. Acesso em 09 maio de 2012.

ALZATE-MARIN, A. L.; CERVIGNI, G. D. L.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E.G. Seleção assistida por marcadores moleculares visando ao desenvolvimento de plantas resistentes a doenças, com ênfase em feijoeiro e soja. **Fitopatologia Brasileira** 30: 333- 342, 2005.

AMORIM, E. P.; RAMOS, N. P.; UNGARO, M. R. G.; KIIHL, T. A. M. Correlações e análise de trilha em girassol. **Bragantia**, Campinas, v. 67, n. 2, p. 307-316, 2008.

ANTÔNIO, R. P. Identificação de QTLs de resistência ao mofo branco e mecanismos bioquímicos envolvidos na resposta de defesa em feijoeiro. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, 154p. 2011.

ANTONIO, R. P.; SANTOS, J. B.; SOUZA, T. P.; CARNEIRO, F. F. Genetic control of the resistance of common beans to white mold using the reaction to oxalic acid, **Genetics and Molecular Research**, 7: 3: 733-740. 2008.

ARYEETAY, A.N.; LAING, E. Inheritance yield components and their correlation with yield in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). **Euphytica**, v.22, p. 386-392, 1973.

BALESTRE, M.; VON PINHO, R. G.; BRITO, A. H. Bayesian inference to study genetic control of resistance to gray leaf spot in maize. **Genetics and Molecular Research** 11 (1): 17-29, 2012.

BARBOSA, F. R.; GONZAGA, A. C. O. **Informações técnicas para o cultivo do feijoeiro-comum na Região Central-Brasileira: 2012-2014.** Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 247 p. (Documento/Embrapa Arroz e Feijão, ISSN 1516-7518; 272), 2012.

BARRIOS, S. C. L. **Interação QTL por ambientes para produção de grãos e seus componentes em uma população de milho tropical.** 2010. 90p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2010.

BATEMAN, D. F.; BEER, S. V. Simultaneous production and synergistic action of oxalic acid and polygalacturonase using pathogenesis by *Sclerotinia rolfsii*. **Phytopathology**. Saint Paul, v. 55, n. 2, p. 204-211, Feb. 1965.

BASSET, M. J. Revised linkage map of common bean. **HortScience**, Alexandria, v. 26, n. 7, p. 834-836, July 1991.

BEAN IMPROVEMENT COOPERATIVE. **Genetics:** bean SSR primers. Washington, 2007. Disponível em: <http://www.css.msu.edu/bic/PDF/Bean_SSR_Primer_2007.pdf>. Acesso em: 20 dez. 2011.

BEARZOTI, E. Mapeamento de QTL. In: JORNADA EM GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS, 2, 2000, Goiânia. **Anais...** Goiânia: UFG, 2000. p. 63-223.

BLISS, F.A. Breeding common bean for improved biological nitrogen fixation. **Plant Soil**. 152:71–79, 1993.

BOLAND, G.J; HALL, R. Index of plant hosts to *Sclerotinia sclerotiorum*. **Canadian Journal of Plant Pathology**, v. 16, p. 93-108, 1994.

BORÉM, A.; CAIXETA, E. T. (Ed) **Marcadores Moleculares**. 2 ed. Viçosa: Ed. UFV, 2009. 532 p.

BURR, B.; BURR, F. A. Recombinant inbreds for molecular mapping in maize: theoretical and practical considerations. **Trends in Genetics**, Oxford, v. 7, n. 2, p. 55-60, Feb. 1991.

CARNEIRO, F. F.; SANTOS, J. B.; GONÇALVES, P. R. C.; ANTONIO, R. P.; SOUZA, T. P. Genetics of common bean resistance to white mold. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, 11:165-173, 2011.
doi.org/10.1590/S1984-70332011000200009

CARNEIRO, F. F.; SANTOS, J. B.; LEITE, M. E. Marker-assisted backcrossing using microsatellites and validation of SCAR *Phs* marker for resistance to white mold in common bean. **Electronic Journal of Biotechnology**, Santiago, v. 13, n. 6, p. 9, 2010.

CARVALHO, F.I.F. et al. **Estimativas e implicações da correlação no melhoramento vegetal. Pelotas**: Ed. Universitária da UFPel, 2004. 142 p.

CARVALHO, R. S. B; LIMA, I. A.; ALVES, F. C.; SANTOS, J. B. Selection of carioca common bean progenies resistant to white mold. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.13, p.172-177, 2013.

CESSNA, S. G. et al. Oxalic acid, a pathogenicity factor for *Sclerotinia sclerotiorum*, suppresses the oxidative burst of the host plant. **Plant Cell**, Rockville, v. 12, n. 11, p. 2191-2199, Nov. 2000.

CHE, X.; XU, S. Significance test and genome selection in bayesian shrinkage analysis. **International Journal of Plant Genomics**, v. 10, 11p. 2010.

CHUNG, Y.S.; M.E. SASS; J. NIENHUIS. Validation of RAPD markers for white mold resistance in two snap bean populations based on field and greenhouse evaluations. **Crop Science**. 48:2265-2273, 2008.

CLAIR, D. A. S. Quantitative disease resistance and quantitative resistance loci in breeding. **Annual Review Phytopathology**, Palo Alto, v. 48, p. 12.1-12.22, 2010.

COELHO, C. M.; COELHO, M. M.; ZILIO, M.; SOUZA, C. A. GUIDOLIN, A. F.; MIQUELLUTI, D. J. Características morfo-agronômicas de cultivares crioulas de feijão comum em dois anos de cultivo. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 31, suplemento 1, p. 1177-1186, 2010.

COIMBRA, J. L. M.; GUIDOLIN, A. F.; CARVALHO, F. I. F. Parâmetros genéticos do rendimento de grãos e seus componentes na seleção indireta em genótipos de feijão. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 29, n. 1, p. 1-6, 1999a.

COIMBRA, J. L. M.; GUIDOLIN, A. F.; CARVALHO, F. I. F. et al. Análise de trilha I: análise do rendimento de grãos e seus componentes. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 29, n. 2, p. 213-218, 1999b.

COLLICCHIO, E.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Associação entre porte da planta e o tamanho dos grãos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.32, n. 3, p.297-304, 1997.

CONAB (2014). **Custos de Produção** – Safra 2013/ 2014. Disponível em: http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/14_01_10_10_12_36_boletim_portugues_dezembro_2013.pdf. Acesso em Janeiro de 2014.

COSTA, G. R.; COSTA, J. L. S. Influência do solo e de substratos para a produção de escleródios na germinação carpopogênica de *Sclerotinia sclerotiorum*. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 36, n. 2, p. 83-87, 2006.

CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**: Correlações genotípica, fenotípica e de ambiente. Viçosa, UFV, Imprensa Universitária, Cap.3, p.73-101, 1994.

DIDONET, A. D. **Ecofisiologia e rendimento potencial do feijoeiro**. In: DEL PELOSO, M. J.; MELO, L. C (Ed.). **Potencial de rendimento da cultura do feijoeiro**. 1. ed. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, 2005. p. 9-37.

DOERGE, R.W.; ZENG, Z. B.; WEIR, B. S. Statistical issues in the search for genes affecting quantitative traits in experimental populations. **Statistical Science**. 12(3):195-219, 1997.

DUTTON, M. V.; EVANS, C. S. Oxalate production by fungi: its role in pathogenicity and ecology in the soil environment. **Canadian Journal of Microbiology**, Ottawa, v. 42, n. 9, p. 881-895, Sept. 1996.

ENDER, M.; KELLY, J. D. Identification of QTL associated with white mold resistance in common bean. **Crop Science**. v. 45: 2482-2490, 2005.

FALCONER, D. S. **Introduction to quantitative genetics**. 3ª Ed., New York, Longman Scientific & Technical, 1989. 438p.

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4.ed. Londres: Longman, 1996. 463 p.

FALEIRO, R.G.; SCHUSTER, I.; RAGAGNIN, V. A.; CRUZ, C. D.; CORRÊA, R. X.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Caracterização de linhagens endogâmicas recombinantes e mapeamento de locos de características quantitativas associados a ciclo e produtividade do feijoeiro-comum. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 38, n. 12, p. 1387-1397, dez. 2003.

FANCELLI, A. L. **Feijão: Tópicos Especiais de Manejo**. Piracicaba: ESALQ/USP/LPV, 2009. 208 p.

FAO. Food and Agriculture Organization. **FAOSTAT**. Disponível em: <<http://faostat.fao.org/site/567/DesktopDefault.aspx?PageID=567#ancor>>. Acesso em: 15/04/13.

FAVARON, F. et al. Relationships among endo-polygalacturonase, oxalate, pH, and plant polygalacturonase-inhibiting protein (PGIP) in the interaction between *Sclerotinia sclerotiorum* and soybean. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, Saint Paul, v. 17, n. 12, p. 1402-1409, Dec. 2004.

FERREIRA, M. E.; GRATTAPAGLIA, D. **Introdução ao uso de marcadores moleculares em análise genética**. Brasília: EMBRAPA-CENARGEN, 1998, 220 p.

FULLER, P. A.; COYNE, D. P.; STEADMAN, J. R. Inheritance of resistance to white mold disease in a diallel cross of dry beans. **Crop Science** 24:929-933, 1984.

GELDERMANN, H. Investigations on inheritance of quantitative characters in animals by gene markers I. Methods. **Tag Theoretical and Applied Genetics**, v. 46, n. 7, p. 319-330, 1975.

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

GODOY, G. et al. Use of mutants to demonstrate the role of oxalic-acid in pathogenicity of sclerotinia-sclerotiorum on *Phaseolus-vulgaris*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, London, v. 37, n. 3, p. 179-191, Sept. 1990.

GONÇALVES, J. G. R. **Estabilidade fenotípica do feijoeiro com o uso de genótipos suplementares em análise AMMI**. Dissertação (Mestrado em Agricultura Tropical e Subtropical) – Instituto Agrônomo, Campinas-SP, 2008.

GONÇALVES, P. R. C.; SANTOS, J. B. dos. Physiological resistance of common bean cultivars and lines to white mold based on oxalic acid reaction. **Annual Report of Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 53, p. 236-237, Mar. 2010. Available from: <http://www.css.msu.edu/bic/PDF/Reports/BIC_2010_Volume_53.pdf>. Accessed: Feb. 01, 2012.

HANNAH, M. A.; IQBAL, M. J.; SANDERS, F. E. The DL gene system in common bean: a possible mechanism for control of root-shoot partitioning. **New Phytologist**, Lancaster, v. 147, p. 487-496, 2000.

HARIKRISHMAN, R.; DEL RIO, L. E. Influence of temperature, relative humidity, ascospore concentration, and length of drying of colonized dry bean flowers on white mold development. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 90, n. 7, p. 946-950, July 2006.

HEARNE, C. M.; GHOSH, S.; TODD, J. A. Microsatellites for linkage analysis of genetic traits. **Trends in Genetics**, 8:288- 294, 1992.

HEGEDUS, D. D.; RIMMEER, S. R. *Sclerotinia sclerotiorum*: when “to be or not to be” a pathogen? **FEMS Microbiology Letters**, Amsterdam, v. 251, n. 2, p. 177-184, Jan. 2005.

JANSEN, R.C.; STAM, P. High resolution of quantitative traits into multiple loci via interval mapping. **Genetics**, Austin, v.136, p.1447-1455, 1994.

KAO, C. H.; ZENG, Z. B.; TEASDALE, R. D. Multiple interval mapping for quantitative trait loci. **Genetics**, Baltimore, v. 152, n. 3, p. 1203-1216, 1999.

KELLY, J. D.; ADAMS, M. W. Phenotypic recurrent selection in ideotype breeding of pinto beans. **Euphytica**, Wageningen, v. 36, n. 1, p. 69-80, 1987.

KOINANGE, E. M. K.; SINGH, S.P.; GEPTS, P. Genetic control of the domestication syndrome in common-bean. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 4, p. 1037-1045, July/Aug. 1996.

KOLKMAN, J. M.; KELLY, J. D. An indirect test using oxalate to determine physiological resistance to white mold in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 40, n. 1, p. 281-285, Jan./Feb. 2000.

_____. Agronomic traits affecting resistance to White Mold in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 3, p. 693-699, May/June 2002.

_____. QTL conferring resistance and avoidance to white mold in common bean. **Crop Science**. 43:539-548, 2003.

KRAUSE, W.; RODRIGUES, R.; LEAL, N. R. Capacidade combinatória para características agronômicas em feijão-de-vagem. **Revista Ciência Agronômica**, v. 43, n. 3, p. 522-531, 2012.

LAMPRECHT, H. Weitere kopplungsstudien an *Phaseolus vulgaris* mit einer übersicht über die Koppelungsgruppen. **Agri Hortique Genetica**, Landskrona, v. 19, p. 319-332, 1961.

LANDER, E. S.; BOTSTEIN, D. Mapping Mendelian factors underlying quantitative traits using RFLP linkage maps. **Genetics**, Bethesda, v. 121, n. 1, p. 185-199, 1989.

LANZA, M. A.; GUIMARAES, C. T.; SCHUSTER, I. Aplicação de marcadores moleculares no melhoramento genético. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 21, n. 204, p. 97-108, Maio/Jun. 2000.

LARA, L. A. C. **QTLs de feijão para resistência ao mofo branco de cultivares adaptadas**. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas). Lavras: UFLA, 2013.91 p.

LARA, L. A. C.; SANTOS, J. B.; VELOSO, J. S.; BALESTRE, M.; ALVES, F. C.; LEITE, M. E. Identification of QTLs for Resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in Carioca Common Bean by the *Moving Away* Method. **ISRN Molecular Biology** Volume 2014, ID 828102. <http://dx.doi.org/10.1155/2014/828102>.

LIMA, M. L. A.; SOUZA JÚNIOR, C. L.; BENTO, D. A. V.; SOUZA, A. P.; CARLINI-GARCIA, L. A. Mapping QTL for grain yield and plant traits in a tropical maize population. **Molecular breeding**, Dordrecht, v. 17, n. 3, p. 227-239, 2006.

LUMSDEN, R. D. Pectolytic enzymes of *Sclerotinia sclerotiorum* and their localization in infected bean. **Canadian Journal of Botany**, v. 54, p. 2630-2641, 1976.

LUMSDEN, R. D. Histology and physiology of pathogenesis in plant diseases caused by *Sclerotinia* species. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 69, n. 8, p. 890-896, 1979.

LIU, H. B. **Statistical Genomics, linkage, mapping and QTL analysis**. Boca Raton: CRC Press, 1998, 611p.

LYNCH, M.; WALSH, J. B. **Genetics and Analysis of Quantitative Traits**. Sunderland: Sinauer Associates, 1998. 980 p.

MALOSETTI, M.; RIBAUT, J. M.; VARGAS, M.; CROSSA, J.; EEUWIJK, F. A. van. A multi-trait multi-environment QTL mixed model with an application to drought and nitrogen stress trials in maize (*Zea mays* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 161, n. 1-2, p. 241-257, 2008.

MARCIANO, P.; DI LENNA, P.; MAGRO, P. Oxalic acid, cell wall-degradind enzymes and pH in pathogenesis and their significance in the virulence of two *Sclerotinia sclerotiorum* isolates on sunflower. **Physiology Plant Pathology**, London, v. 22, n. 3, p. 339-345, 1983.

MATHER, K. Variation and selection of polygenetic characters. **Journal of Genetics**, v. 41, n. 2-3, p. 159-193, 1941.

MAXWELL, J. J.; BRICK, M. A.; BYRNE, P. E.; SCHWARTZ, H. F.; SHAN, X.; OGG, J. B.; HENSEN, R. A. Quantitative trait loci linked to white mold resistance in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 47, p. 2285-2296, 2007.

McCLEAN, P.E.; MYRES, J.M.; HAMMOND, J.J. Coefficient of parentage and cluster analysis of north American dry bean cultivars. **Crop Science**, Madison, v.33, n.1, p.190-193, 1993.

MIKLAS, P. N.; GRAFTON, K. F. Inheritance of partial resistance to white mold in inbred populations of dry bean. **Crop Science**, v. 32, p. 943-948, 1992.

MIKLAS, P. N.; GRAFTON, K. F.; KELLY, J. D.; SCHWARTZ, H. F.; STEADMAN, J. R. Registration of four white mold resistant dry bean germplasm lines: I9365-3, I9365-5, I9365-31, and 92BG-7. **Crop Science**, v. 38, p.1728-1728, 1998.

MIKLAS, P. N. et al. QTL conditioning physiological resistance and avoidance to White mold in dry bean. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 2, p. 309-315, Mar. 2001.

MIKLAS, P. N.; DELORME, R.; RILEY, R. Identification of QTL conditioning resistance to white mold in snap bean. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 128, p.564-570, 2003.

MIKLAS, P. N.; GRAFTON, K. E.; HAUF, D.; KELLY, J. D.: Registration of partial white Mold resistant pinto bean germplasm line USPT-WM-1. **Crop Science**, v. 46, p.2339-2339. 2006.

MIKLAS, P. N.; LARSEN, K. M.; TERPSTRA, K. A.; HAUF, D. C.; GRAFTON, K. F.; KELLY, J. D. QTL Analysis of ICA Bunsu-derived resistance to white mold in a pinto x navy bean cross. **Crop Science**, v. 47, p.174-179, 2007.

MIKLAS, P.N., PORTER, L. D.; KELLY, J. D.; MYERS, J. R. Characterization of white mold disease avoidance in common bean. **European Journal of Plant Pathology**, v. 135, p.525–543. 2013.

MKWAILA, W.; TERPSTRA, K. A.; ENDER, M.; KELLY, J. D. Identification of QTL for agronomic traits and resistance to white mold in wild and landrace germplasm of common bean. **Plant Breeding**, v. 130, p. 665–672, 2011.

MKWAILA, W. E. **Quantitative Trait Loci Analysis of Resistance to White Mold (*Sclerotinia sclerotiorum*) in Common Bean (*Phaseolus vulgaris*)**. 2013. 148p. Dissertação - Universidade do Estado de Michigan, Michigan, 2013.

NOYES, R. D.; HANCOCK, J. G. Role of oxalic acid in the *Sclerotinia* wilt of sunflower. **Physiology plant Pathology**, London, v. 18, n. 2, p. 123-132, 1981.

OLIVEIRA, R. P. et al. Skewed RAPD markers in linkage maps of *Citrus*. **Genetics and Molecular Biology**, São Paulo, v. 27, n. 3, Sept, 2004.

PARK, S. O.; COYNE, D. P.; JUNG, G.; SKROCH, P. W.; ARNAUD-SANTANA, E.; SETADMEN, J. R.; ARIYARATHNE, H. M.; NIENHUIS,

J. Mapping of QTL for seed size and shape traits in common bean. **Journal American Society of Horticultural Science**, Alexandria, v. 125, n. 2, p. 466- 475, Mar, 2000.

PARK, S.O.; COYNE, D. P.; STEADMAN, J.R.; SKROCH, P. W. Mapping of QTL for resistance to white mold disease in common bean. **Crop Science**, v. 41, p. 1253-1262, 2001.

PEREIRA, H. S. et al. Informações fenotípicas e marcadores microssatélites de QTL na escolha de populações segregantes de feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 5, p. 707-713, maio 2007.

PETZOLDT, R.; DIXKSON, D. M. H. Straw test for white mold in beans. **Annual Report Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 39, p. 142-143, 1996.

PONCET, V.; HAMON, P.; MINIER, J.; CARASCO, C.; HAMON, S.; NOIROT, M. SSR cross- amplification and variation within coffee trees (*Coffea* spp.). **Genome**, v. 47, p.1071-1081, 2004.

POWELL, W.; MACHRAY, G. C.; PROVAN, J. Polymorphism revealed by simple sequence repeats. **Trends Plant Science**, v.1, p.215-222, 1996.

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

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B.; CARNEIRO, J. E. de S. **Cultivares**. Informe Agropecuário, Belo Horizonte, v. 25, n. 223, p. 21-32, 2004.

ROLLINS, J. A.; DICKMAN, M. B. pH signaling in *Sclerotinia sclerotiorum*: identification of a pacC/RIM1 homolog. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 67, n. 1, p. 75-81, 2001.

SALLES, G. **Protocolo para desenvolvimento de marcadores microssatélites**. São Paulo: EDUSP, 2003. 11 p.

SANTOS, J. B.; GAVILANES M. L. Botânica. In: VIEIRA, C.; PAULA JR., T. J.; BORÉM, A. (Ed.). **Feijão**. 2 ed. Viçosa: UFV, 2006. 41-65 p.

SCHUSTER, I.; CRUZ, C.D. **Estatística genômica aplicada a populações derivadas de cruzamentos controlados**. 2 ed. rev. Viçosa: Ed. UFV, 2008. 568p.

SCHWARTZ, H. F. et al. Field measurement of white effects upon dry beans with genetic resistance or upright plant architecture. **Crop Science**, Madison, v. 27, p. 699-702, 1987.

SCHWARTZ, H. F.; STEADMAN, J. R. White mold. In: SCHWARTZ, H. F.; PASTOR CORRALES, M. A. **Bean production problems in the tropics**. 2nd ed. CIAT, Cali, Colombia, p.211–230, 1989.

SCHWARTZ H. F, SINGH, S. P. Breeding Common Bean for Resistance to White Mold: A Review. **Crop Science**, v. 53, p. 1832-1844, 2013.

SEXTON, P.J.; PETERSON, C.M.; BOOTE, K.J.; WHITE, J.W. Early-season growth in relation to region of domestication, seed size, and leaf traits in common bean. **Field Crops Research**, Amsterdam, v.52, p.69-78, 1997.

SHIZHONG, X.; ZHIQIU, H. Mapping quantitative trait loci using distorted markers. **International Journal of Plant Genomics**, v. 2009, Article ID 410825, 11p., 2009.

SILVA, V. M. P. **Melhoramento genético do Porte do feijoeiro**. 2011. 73 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento). Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, 2011.

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

SINGH, S. P.; PASTOR-CORRALES, M. A.; MOLINA, A.; URREA, C.; CAJIAO, C. Independent, alternate, and simultaneous selection for resistance to anthracnose and angular leaf spot and effects on seed yield in

common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Plant Breeding**, Berlin, v. 106, p. 312-318, 1991.

SINGH, S. P.; SCHWARTZ, H. F. Breeding common bean for resistance to diseases: A review. **Crop Science**, v. 50, p. 2199–2223, 2010.
doi:10.2135/cropsci2009.03.0163

SINGH, S. P.; TÉRAN, H. Evolution of screening methods for detection of physiological resistance to white mold in common bean. **Annual Report Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 51, p. 40-41, 2008.

SOULE, M. et al. Comparative QTL Map for white mold resistance in common bean, and characterization of partial resistance in dry bean lines VA19 and I9365-31. **Crop Science**, Madison, v. 51, n. 1, p. 123-139, Jan. 2011.

SOUZA, T. P. **Procedimentos experimentais para a avaliação da reação feijoeiro ao mofo branco**. 2009. 25 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.

STEADMAN, J.R. White mold - a serious yield-limiting disease of bean. **Plant Disease**, v. 67, p. 346-350, 1983.

TARIQ, V. N.; JEFFRIES, P. Ultrastructure of penetration of *Phaseolus spp* by *Sclerotinia-sclerotiorum*. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 64, n. 12, p. 2909-2915, Dec. 1986.

TAR'AN, B.; MICHAELS, T. E.; PAULS, K. P. Genetic mapping of agronomic traits in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 2, p. 544-556, Mar/Apr. 2002.

TERÁN, H. et al. Modified petzoldt and dickson scale for white mold rating of Common bean. **Annual Reports Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 49, p. 115-116, 2006.

TERÁN, H.; SINGH, S. P. Recurrent selection for physiological resistance to white mold in dry bean. **Plant Breed**, v. 129. p. 327–333, 2010. doi:10.1111/j.1439-0523.2009.01679.x

TEIXEIRA, F. F. **Mapeamento de QTLs para caracteres do feijoeiro por meio de Microssatélites**. 2004. 189p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2004.

TERPSTRA, K. A.; KELLY, J. D. QTL analysis of white mold resistance in an inbred backcross mapping population derived from a wild Mexican bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v. 51, p. 220-221. 2007.

TOLÊDO-SOUZA, E. D. de; COSTA, J. L. da S. Métodos de inoculação de plântulas de feijoeiro para avaliação de germoplasma quanto à resistência a *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) De Bary. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 33, n. 2, p. 57-63, jul./dez, 2003.

TOLEDO, E. R.; LEANDRO, R. A.; SOUZA JUNIOR, C. L.; SOUZA, A. P. Mapeamento de QTLs: uma abordagem bayesiana. **Revista Brasileira de Biometria**, São Paulo, v. 26, n. 2, p. 107-114, 2008.

VALLEJOS, C. E.; CHASE, C. D. Extended linkage map for the phaseolin linkage group of *Phaseolus vulgaris* L. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, v. 82, p. 353-357, 1991.

VANCE, C.P. Symbiotic nitrogen fixation and phosphorus acquisition: plant nutrition in a world of declining renewable resources. **Plant Physiology**, v. 127, p. 390-397, 2001.

VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, M. A. P.; CARNEIRO, J. E. de S. Melhoramento do feijão. In: Borém, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. 2. ed. Viçosa: UFV, 2005. p. 301-391.

VIEIRA, E. A.; NODARI, R. O.; CARVALHO, F. I. F. DE; FIALHO, J. DE F. Mapeamento Genético de Caracteres Quantitativos e sua Interação com o Ambiente. **Documentos /Embrapa Cerrados**, ISSN 1517-5111; 170, p. 28P., 2006.

VIEIRA, R. F.; PAULA JÚNIOR, T. P.; TEIXEIRA, H. White mold management in common bean by increasing within-row distance between plants. **Plant Disease**, Quebec, v. 94, n. 3, p. 361-367, Mar, 2010.

WU, K-S.; TANKSLEY, S. D. Abundance, polymorphism and genetic mapping of microsatellites in rice. **Molecular Genetics and Genomics**, v.241, p.225-235, 1993.

WU, R.; MA, C. X.; CASELLA, G. **Statistical genetics of quantitative traits: linkage, maps and QTL**. Berlin: Springer-Verlag, 2007. 361 p.

WANG, H.; ZHANG, Y. M.; LI, X.; MASINDE, G. L.; MOHAN, S.; BAYLINK, D. J.; XU, S. Bayesian shrinkage estimation of quantitative trait loci parameters. **Genetics**, v. 170, n. 1, p. 465-480, May 2005.

XU, S. Estimating polygenic effects using markers of the entire genome. **Genetics**, v. 163, n. 2, p. 789-801, Feb. 2003.

XU, S. QTL Mapping Can Benefit from Segregation Distortion. **Genetics**, Baltimore, v. 180, n. 4, p. 2201-2208, Dec. 2008.

YAN, W.; TINKER, N. A. A biplot approach for investigating QTL-by-environment patterns. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 15, n. 1, p. 31-43, 2005.

YU, K.; PARK, S. J.; POYSA, V. Abundance and variation of microsatellite DNA sequences in beans (*Phaseolus* and *Vigna*). **Genome**, v.42, p.27-34, 1999.

ZENG, Z. B. Precision mapping of quantitative trait loci. **Genetics**, Austin, v.136, p.1457-1468, 1994.

ZILIO, M. et al. Contribuição dos componentes de rendimento na produtividade de genótipos crioulos de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.). **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v. 42, n. 2, p. 429-438, 2011.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

ARTIGO 1

IDENTIFICAÇÃO DE QTLs DE RESTÊNCIA AO MOFO BRANCO EM POPULAÇÃO JALO x SMALL WHITE DE FEIJOEIRO COMUM

RESUMO

O objetivo neste trabalho foi identificar marcadores SSR ligados a *Quantitative trait loci* (QTLs) associados à resistência ao mofo branco, em população segregante proveniente do cruzamento entre as cultivares de feijoeiro comum Jalo e Small White, nas condições do Sul do Estado de Minas Gerais. Os genitores foram cruzados e posteriormente foi obtida a geração F_2 com 190 plantas. Das plantas F_2 foram obtidas progênies $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$ que foram utilizadas para as avaliações fenotípicas. Foi extraído o DNA de 190 plantas F_2 e dos genitores, para a genotipagem com *primers* SSRs polimórficos entre os genitores. Na avaliação fenotípica pelo *straw test* foram utilizadas 190 progênies $F_{2:3}$ e seis linhagens, em delineamento de látice triplo, 14 x 14. Para a fenotipagem pelo ácido oxálico foram realizados nove experimentos, sendo avaliadas 177 progênies $F_{2:4}$, os dois genitores, e como tratamentos comuns as linhagens Jalo e Corujinha. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com três repetições. As médias ajustadas das avaliações referentes à geração $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$ foram utilizadas para identificação de QTLs pelo método *Moving away from the marker* com análise *bayesiana*. Os valores das frequências genotípicas foram submetidos ao teste χ^2 para verificar se houve segregação distorcida em relação à esperada. Foram detectadas diferenças genéticas significativas ($P < 0,05$) entre as progênies pelo *straw test* e pelo ácido oxálico. As estimativas de herdabilidade foram moderadas, 52% e 82,35%, para as progênies $F_{2:3}$ e $F_{2:4}$ respectivamente. Somente quatorze dos 70 locos segregaram como o esperado. Os marcadores GATS91, BM197 e X60000 se destacaram com alta herdabilidade e com efeitos na redução da doença pelo *straw test* sendo assim promissores para a SAM. Os marcadores BM183, BM189 e SSR-IAC143 estão associados a QTLs identificados pelo ácido oxálico, contribuindo com os maiores efeitos em aumentar a resistência ao mofo branco com elevada herdabilidade. Considerando-se as metodologias de avaliação pelo ácido oxálico e *straw test* simultaneamente, o marcador que mais se destacou foi o PVBR189.

Palavras-chave: *Sclerotinia sclerotiorum*. SSR. *Phaseolus vulgaris*.

ABSTRACT

The objective of this study was to identify SSR markers linked to *Quantitative trait loci* (QTLs) associated with resistance to white mold in segregating population derived from the cross between Jalo and Small White common bean cultivars, under the conditions of the South of Minas Gerais State. The parents were crossed and subsequently obtained the F₂ generation with 190 plants. It was also obtained the F_{2:3} and F_{2:4} progenies derived from F₂ plants, and they were used for phenotypic evaluations. DNA from 190 F₂ plants and parents was extracted, for the genotyping with polymorphic SSRs primers in the parents. There were used 190 F_{2:3} progenies for phenotypic evaluation by the straw test in the field, through the triple lattice design 14 x 14. For phenotyping by oxalic acid, nine experiments were set up, and evaluated 177 F_{2:4} progenies, the parents, and the Jalo and Corujinha lines were used as common treatments. The experiments were set up in a completely randomized design with three replicates. The adjusted means from the evaluations regarding the F_{2:3} and F_{2:4} generations were used to identify the QTLs through the Moving away from the marker with Bayesian analysis. The genotypic frequencies of the markers were submitted to the χ^2 test in order to verify the occurrence of a distorted segregation in relation to the expected. It was detected significant genetic differences of resistance levels ($P < 0,05$) among the progenies based on the straw test and the oxalic acid. Heritability estimates for progenies F_{2:3} and F_{2:4} were 52% and 82,35%, respectively. Only fourteen out of the 70 loci segregated as expected. The GATS91, BM197 and X6000 markers stood out with high heritability and with effects on disease reduction by straw test, thus promising for SAM. The BM183, BM189 and SSR-IAC143 markers are associated with QTLs identified by oxalic acid, contributing to increased resistance to white mold with high heritability. Considering oxalic acid and straw test simultaneously, the marker that stood out for SAM was the PVBR189.

Keywords: *Sclerotinia sclerotiorum*. SSR. *Phaseolus vulgaris*.

INTRODUÇÃO

A ocorrência de doenças, de modo geral, reduz a produtividade, promove instabilidade na produção e aumenta o risco de implantação da cultura do feijão. Entre as principais doenças que afetam o feijoeiro, destaca-se o mofo branco, causado pelo fungo *Sclerotinia sclerotiorum*.

Esta doença está entre as mais devastadoras doenças fúngicas de feijão, amplamente distribuída na América do Sul e Norte, incluindo os Estados Unidos, Canadá, Argentina e Brasil. O mofo branco também é endêmico nas regiões montanhosas úmidas e frias do México e Guatemala (SCHWARTZ; SINGH, 2013). A ocorrência de epidemias de mofo branco é agravada devido às estruturas de resistência formadas por esse patógeno, os escleródios. Tais estruturas podem permanecer viáveis no solo mesmo sob condições desfavoráveis (STEADMAN, 1983).

A ocorrência de mofo branco tem aumentado nos últimos anos, provocando grandes perdas em plantios comerciais. Surto epidêmicos podem causar em média perdas de 30%. No entanto, sob condições climáticas favoráveis estas perdas podem chegar a 100% em cultivares suscetíveis (SCHWARTZ et al., 1987; SINGH; SCHWARTZ, 2010). Essa situação vem exigindo respostas rápidas da pesquisa para desenvolvimento e aplicação de técnicas de controle.

O controle pode ser realizado pela integração de práticas culturais e pelo emprego de fungicidas, tanto no tratamento da semente como em aplicação na parte aérea. No entanto, a medida de controle mais eficiente é a resistência de genótipos ao fitopatógeno, sendo esta a melhor alternativa para reduzir o risco de epidemias. O principal problema é que nenhuma fonte de resistência completa está disponível no germoplasma de feijão (SOULE et al., 2011). Tem sido reportada apenas resistência fisiológica parcial em feijões de origem Andina como a cultivar Jalo, A195 e G122, por exemplo (GONÇALVES; SANTOS, 2010).

A resistência ao mofo branco está sob controle genético complexo, sendo de difícil manipulação e compreensão. O sucesso no melhoramento para a resistência ao mofo branco tem sido limitado, e isso se deve principalmente aos baixos níveis de resistência das linhagens, a herança complexa do caráter (ANTONIO et al., 2008; CARNEIRO; SANTOS; LEITE, 2010) e a grande influência ambiental, que em conjunto reduzem a herdabilidade. Outro fator está relacionado aos mecanismos de escape da planta que confundem a expressão e detecção de resistência fisiológica em campo (TERÁN; SINGH, 2010).

Os recursos aplicados em um programa de melhoramento genético, são relativamente altos, devido principalmente ao grande número de avaliações dos genótipos, o que torna necessário a criação de estratégias para melhorar a sua eficiência. Metodologias de seleção que permitam identificar genótipos superiores na fase inicial dos programas de melhoramento são de grande interesse. A identificação de marcadores moleculares ligados a alelos que conferem resistência à patógenos permite monitorar e acelerar a introdução deles no germoplasma cultivado.

Portanto, a utilização de ferramentas biotecnológicas como marcadores de DNA, podem auxiliar de forma indireta na identificação de genótipos superiores (RESENDE et al., 2008) uma vez que não são afetados pelo ambiente. Para que as informações fornecidas pelos marcadores moleculares sejam úteis no processo de seleção, é necessário identificar marcadores associados à QTLs envolvidos no controle do caráter de interesse.

Assim, o objetivo neste trabalho foi identificar marcadores SSR ligados a QTLs que controlem a resistência ao mofo branco, em população segregante proveniente do cruzamento entre as cultivares Jalo e Small White, nas condições do Sul do Estado de Minas Gerais.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido em campo e casa de vegetação, no Departamento de Biologia (DBI) da Universidade Federal de Lavras (UFLA). O município de Lavras situa-se na região sul do estado de Minas Gerais, a 918 metros de altitude, 21°58' de latitude Sul e 42°22' de longitude Oeste.

Foram utilizados como genitores as linhagens Jalo e Small White (Tabela 1). Sementes dos genitores foram semeadas em vasos plásticos de 3,5 litros, contendo o substrato terra: areia: esterco bovino (3:1:1). Após a emergência, foram mantidas em cada vaso três plantas de feijão. Os genitores foram cruzados sob telado, e as sementes F₁ obtidas foram semeadas no campo experimental da UFLA para obtenção da geração F₂. A partir de planta individual F₂, foram obtidas 190 progênies F_{2,3} e F_{2,4} que foram utilizadas na condução dos experimentos.

Tabela 1. Características das cultivares de feijão Jalo e Small White.

Características	Jalo EEP558	Small White
Grupo gênico	Andino	Mesoamericano
Genótipo de incompatibilidade	dl1dl1Dl2Dl2	dl1dl1dl2dl2
Tamanho de grãos / peso médio de 100 grãos (g)	Grande / acima de 40	Pequeno / abaixo de 20
Cor de grão	Amarelo	Branco
Porte	Planta tipo III, com guias longas e tendência prostrada	Planta tipo IV, com entrenós longos e muito prostrada
Reação ao Mofo Branco	Resistência Moderada	Suscetível

Fonte: Adaptado de TEIXEIRA (2004)

Extração de DNA

O DNA das 190 plantas F₂ juntamente com os dois genitores foi extraído de acordo com o procedimento usado por Pereira et al. (2007).

Foram utilizadas amostras de cerca de 2 g de folhas jovens de cada planta, trituradas com 10 mL de tampão de extração e 20µL de β-mercaptoetanol, em almofariz com nitrogênio líquido. O tampão de extração é constituído de 2% de CTAB, 100 mM de TRIS (pH 8,0), 20 mM EDTA (pH 8,0), 1,4 M de NaCl e 1% de polivinilpirrolidona (PVP). O material triturado permaneceu incubado, por 30 minutos, em tubos de centrífuga, em banho-maria, a 65°C, sob agitação leve. Após o banho-maria, os ácidos nucleicos foram extraídos com 10 mL da solução clorofórmio:álcool isoamil (24:1) e, depois de centrifugados para separar a fase orgânica da aquosa, o sobrenadante, que contém os ácidos nucleicos, foi coletado. Estes foram precipitados pela adição de 30 mL da mistura de etanol 95%:acetato de amônio 7,5M (6:1) e mantidos em um freezer, a -20 °C, por uma noite. Após a precipitação, os ácidos nucleicos foram transferidos para tubos de microcentrífuga Eppendorf, centrifugados e secos. Em seguida, os ácidos nucleicos foram reidratados em tampão TE (1 mM de TRIS e 0,1 mM de EDTA). Foi realizada a segunda extração com clorofórmio:fenol:isoamílico (24:25:1) e os ácidos nucleicos do sobrenadante foram novamente precipitados pela adição de, pelo menos, três volumes de uma mistura de acetato de sódio 3M: etanol 95% (1:20). Os ácidos nucleicos precipitados foram reidratados em tampão TE. Alíquotas de DNA obtidas de cada linhagem foram quantificadas em gel de agarose 1%, ao lado de um padrão de concentração de DNA, construído a partir de DNA de fago λ, nas concentrações de 100, 200 e 300 ng/µL. Mediante comparação visual da intensidade das bandas do DNA das amostras e dos padrões, a concentração de cada amostra foi estimada e, posteriormente, diluída para a concentração de, aproximadamente, 10 ng/µL, utilizada nas reações.

Reação com marcadores microssatélites e pré-seleção dos pares de primers para genotipagem da população F₂.

Cada reação foi preparada em um volume de 12 µL, misturando-se os seguintes reagentes com as respectivas concentrações (Pereira et al., 2007): 20 ng de DNA genômico; 100 µM de cada um dos desoxirribonucleotídeos (dATP, dGTP, dCTP e dTTP); uma unidade da enzima Taq DNA polimerase; 2,25 µL do par de *primers*; 2,0 µL de tampão de reação (50 mM tris pH 8,3; 2,0 mM MgCl₂; 20 mM de KCl; 10 µg de BSA; 0,25% de ficoll 400; 10 mM de tartrazina) e água bidestilada, até totalizar 12 µL. As amplificações foram realizadas em tubos de 0,2 mL, em termociclador modelo Mastercycler Eppendorf, por meio do seguinte programa: uma etapa de dois minutos, a 94°C (desnaturação inicial), seguida de 40 ciclos, sendo cada um de 15 segundos (desnaturação), a 94°C; 30 segundos (anelamento dos *primers*) em temperatura variável de 55°C a 60°C e 30 segundos (extensão) a 72°C. Finalmente, uma etapa de dois minutos, a 72°C (extensão final). Os produtos da amplificação foram separados por eletroforese, em gel de poliacrilamida 6%, em tampão TBE (0,045 M tris-borato e 0,001 M EDTA), a 80V, por três horas e meia. Posteriormente, foram corados em nitrato de prata e fotografados em câmera digital.

Primeiramente, foi verificada a existência de polimorfismo entre os genitores com 600 pares de *primers* amplificadores de regiões microssatélites (SSR) aleatórios de *Phaseolus vulgaris*, cujas sequências estão disponíveis em Bean Improvement Cooperative - BIC (2007). Após a verificação dos polimorfismos nos genitores, os 70 *primers* considerados polimórficos foram utilizados para genotipar a população F₂ de 190 plantas. Os fragmentos de DNA amplificados por cada par de *primers* foram identificados na progênie como 0 (zero) para a banda proveniente do genitor Jalo, 2 (dois) para a banda proveniente do genitor Small White e 1(um) quando presente banda dos dois genitores.

Teste da alteração das frequências genotípicas na população segregante

Para todos os marcadores foi considerado como A¹ o fragmento de DNA (alelo) proveniente do genitor Jalo e A² o alelo proveniente do genitor Small White. Em cada loco foi testada a alteração das frequências alélicas, utilizando o teste χ^2 , que permite verificar se as frequências se desviam casualmente ou não das esperadas. A expressão geral é representada por $\chi^2 = \sum_i (FO - FE)^2 / FE$, em que FO é a frequência observada na classe i e FE, a frequência esperada na ausência de seleção da classe i. A hipótese de segregação foi 1:2:1 e locos com o teste significativo ao nível de 5% de confiança foram considerados com distorção de segregação.

Avaliação da resistência ao mofo branco por meio do *straw test* ou teste do canudo

A avaliação fenotípica foi realizada em campo utilizando-se progênies F_{2:3} na safra de “inverno”. O delineamento experimental utilizado nas avaliações foi o látice triplo 14 x 14, sendo os tratamentos as 190 progênies e como testemunhas, os dois genitores (linhagens Jalo e Small White) e ainda as linhagens, Cornell 605, G-122, Corujinha e CNFC 9506. A parcela experimental foi constituída de uma linha de um metro com espaçamento entre linhas de 0,60 m e a densidade de semeadura de quinze sementes por metro linear. Foi realizada adubação na semeadura, com 300 kg/ha da fórmula 8-28-16 (N-P₂O₅-K₂O) com posterior aplicação de 150 kg/ha de sulfato de amônio em cobertura, aproximadamente vinte dias após a emergência. A irrigação foi realizada normalmente por aspersão sempre que necessário.

Para avaliar a reação a *S. sclerotiorum* das progênies e testemunhas, foi utilizado o método *straw test* (teste do canudo). O inóculo de *S. sclerotiorum* foi obtido a partir de um isolado agressivo identificado em ensaios experimentais conduzidos na UFLA. O inóculo foi multiplicado duas

vezes, a fim de obter maior uniformidade em meio BDA a $20\pm 3^{\circ}\text{C}$, em BOD, por três dias e fotoperíodo de 12 horas. Três dias após a segunda multiplicação, foram utilizadas ponteiras Eppendorf com disco de ágar contendo micélio para inocular plantas com aproximadamente 28 dias de idade. Para a inoculação, o ápice do caule principal da planta foi seccionado a cerca de 2,5 cm do nó e a ponteira com o disco de meio e micélio foi encaixada. Foram inoculadas 10 plantas competitivas por parcela. Oito dias após a inoculação, realizou-se a avaliação de cada planta quanto à reação ao mofo branco, por meio de uma escala diagramática proposta por Terán et al. (2006), cuja descrição é: 1 plantas sem infecção no caule ou ramo ao lado do ágar; 2 - invasão do primeiro internódio menor que 2,5 cm; 3 - invasão do primeiro internódio maior que 2,5 cm sem atingir o primeiro nó; 4 - infecção no caule ou ramo atinge o primeiro nó sem ultrapassar; 5- infecção ultrapassa o primeiro nó e invade o segundo internódio menor que 2,5 cm; 6 - invasão do segundo internódio maior que 2,5 cm sem atingir o segundo nó; 7 - infecção no caule atinge o segundo nó sem ultrapassá-lo; 8 - infecção ultrapassa o segundo nó e invade o terceiro internódio menor que 2,5 cm; 9 - invasão do terceiro internódio maior que 2,5 cm levando a planta a morte. Foi realizada a avaliação por planta e utilizada a média da parcela para as análises dos dados.

Avaliação indireta das progênies por meio da reação ao ácido oxálico

Foram avaliadas 177 progênies $F_{2,4}$ e os genitores Jalo e Small White. Foram semeadas 60 sementes de cada um dos 179 genótipos em bandejas de isopor contendo substrato comercial Plantmax®, para a obtenção de plantas de feijão. Após o surgimento da segunda folha trifoliolada, por volta de 20 dias após a semeadura, as 30 plantas mais uniformes foram selecionadas.

Devido à limitação de espaço no laboratório, foram conduzidos 9 experimentos. Além dos 179 genótipos, foram utilizadas duas testemunhas

comuns em cada experimento, a cultivar suscetível Corujinha e a cultivar Jalo. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com três repetições, sendo cada parcela representada por 10 plantas.

As plantas selecionadas foram cortadas na base do caule, à tarde e a parte inferior do caule (2 cm) foi imersa em solução de ácido oxálico 20mM, mantida em recipiente plástico, por um período de 20 horas durante a noite em ambiente protegido. A solução teve o pH ajustado para 4 com hidróxido de sódio (NaOH). O controle (tratamento sem ácido oxálico) consistiu em recipiente com água destilada (pH 4), no qual foi colocada imersa a testemunha.

A reação de cada planta foi determinada por meio da chave descritiva proposta Kolkman e Kelly (2000): 1. ausência de folhas murchas; 2. uma folha trifoliolada ou as duas unifolioladas murchas; 3. duas folhas murchas; 4. mais de duas folhas murchas; 5. folhas e pecíolos murchos e 6. planta completamente murcha. Foi atribuída uma nota por planta. Os sintomas de murcha abrangem desde o enrolamento da ponta da folha até a perda total de turgidez da folha inteira.

Análises Estatísticas

Para realizar as análises de variância, foi utilizada uma única nota por parcela, obtida a partir da média das notas atribuídas em 10 plantas, para ambos os experimentos. As médias obtidas nos experimentos do ácido oxálico foram submetidas às análises de variância individual e agrupada.

Utilizou-se o Procedimento PROC MIXED do software SAS (STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM INSTITUTE – SAS INSTITUTE, 2000) para as análises de variância.

As estimativas de herdabilidade foram obtidas por meio das expressões:

$$h_a^2 = \sigma_G^2 / \sigma_F^2$$

Em que:

h_a^2 : Herdabilidade no sentido amplo;

σ^2_G : Variância genética entre progênies;

σ^2_F : Variância fenotípica entre progênies.

Para cada experimento foi calculada a acurácia seletiva (r_{gg}) (RESENDE; DUARTE, 2007), pela expressão:

$$r_{gg} = (1-1/F)^{1/2}$$

em que F é o valor do teste F de Snedecor para o efeito de tratamentos da análise de variância.

Moving away from the marker com análise bayesiana

A técnica apresentada por Doerge, Zeng e Weir (1997) foi utilizada sob abordagem bayesiana, incluindo uma adaptação da análise em múltiplos marcadores de Xu (2003) e da análise de múltiplos QTLs de Wang et al. (2005), como descrito por Pamplona (2014). Esta técnica adaptada permite que o QTL assuma posições variando dentro de um intervalo (distância) definido pela fração de recombinação entre o QTL e o marcador, em vez de fixo entre duas marcas, como no mapeamento por múltiplos QTLs, adotando-se uma busca mais restrita. Neste trabalho, utilizou-se o intervalo definido pelas frações de recombinação zero a 0,25, adotando uma busca de QTLs referenciada pela marca, dentro deste intervalo. Assim, assume-se que a marca está ligada ao QTL e, então, caminha-se dentro do intervalo escolhido, afastando-se da marca que está sendo utilizada como pivô. Portanto, o provável QTL poderá localizar-se em alguma posição dentro deste intervalo.

No método apresentado, utilizou-se uma distribuição uniforme como função auxiliar, onde se amostra uma nova posição através da função de

Haldane (HALDANE, 1919), sob um intervalo delimitado, utilizando uma constante que define o quanto se deve caminhar dentro do intervalo, normalmente valor de 1 ou 2 cM.

Como muitos intervalos, na realidade, não contém QTLs, então eles são penalizados e encolhidos para zero pela metodologia bayesiana *shrinkage*. Para isso, neste trabalho utilizou-se o método denominado Bayes B, proposto por Meuwissen, Hayes e Goddard (2001), que considera a existência de muitos locos sem variância genética e poucos com variância genética. Assim, este método utiliza uma priori com alta densidade, π , em $\sigma_g^2 = 0$, sendo σ_g^2 a variância genética, e com uma distribuição Qui-quadrado inversa escalada para $\sigma_g^2 > 0$, ou seja, a distribuição a priori é:

$$\begin{array}{ll} \sigma_g^2 = 0 & \text{com probabilidade } \pi \\ \sigma_g^2 \sim \chi^2(\nu, S) & \text{com probabilidade } 1 - \pi \end{array}$$

sendo ν o número de graus de liberdade, S o parâmetro de escala e π um valor conhecido e arbitrariamente especificado (neste trabalho, considerou-se $\pi = 0,95$).

O perfil da intensidade do QTL é representado por Yang e Xu (2007) como uma função da posição $f(\lambda)$. No entanto, $f(\lambda)$ pode não ser suficientemente informativa para inferência acerca do QTL na análise bayesiana *shrinkage*. Baseado nisto, Yang e Xu (2007), propuseram a descrição dos efeitos dos QTLs de acordo com suas formas quadráticas e ponderadas pela intensidade da posição:

$$\begin{aligned} g(\lambda) &= W(\lambda)f(\lambda) \\ W(\lambda) &= \mathbf{b}'\mathbf{V}_b^{-1}\mathbf{b} + \mathbf{d}'\mathbf{V}_d^{-1}\mathbf{d} \end{aligned}$$

sendo \mathbf{b} e \mathbf{d} os vetores de efeitos aditivos e dominantes, respectivamente, dos QTLs, \mathbf{V}_b^{-1} e \mathbf{V}_d^{-1} as inversas das variâncias dos efeitos dos QTLs dadas por $\left(\sum_{i=1}^n x_{ij}^2 + \frac{\sigma_0^2}{\sigma_{b_j}^2} \right)^{-1} \sigma_0^2$, que corresponde à inversa da matriz de informação do efeito aditivo e $\left(\sum_{i=1}^n w_{ij}^2 + \frac{\sigma_0^2}{\sigma_{d_j}^2} \right)^{-1} \sigma_0^2$, que corresponde à inversa da matriz de informação do efeito dominante.

Esse teste equivale a um Teste de Wald ($W(\lambda)$) e segue aproximadamente uma distribuição qui-quadrado com dois graus de liberdade (YANG; XU, 2007). Neste trabalho, as marcas consideradas significativas, para esta população, foram aquelas com valor de $g(\lambda) = W(\lambda)f(\lambda)$ maior que $\chi_{(0,95;2)}^2 = 5,99$.

No método de identificação de QTLs apresentado por Pamplona (2014) pode ocorrer identificação de um mesmo QTL por diversas marcas, já que as distâncias percorridas para a busca de QTL (intervalos pré-determinados pela fração de recombinação) podem se sobrepor. Assim, para tentar identificar e eliminar QTLs considerados iguais, estimados por diferentes marcas, utilizou-se o desequilíbrio de ligação entre os QTLs estimados como descrito abaixo, sendo usualmente chamado de desequilíbrio de ligação normalizado (D'). Os QTLs considerados com alto desequilíbrio de ligação podem ser considerados o mesmo QTL.

$$D'_{AB} = \begin{cases} \frac{D_{AB}}{\min(p_A p_B, p_a p_b)} & D_{AB} < 0 \\ \frac{D_{AB}}{\min(p_A p_b, p_a p_B)} & D_{AB} > 0 \end{cases}$$

Sendo:

p_A a frequência do alelo A;

p_B a frequência do alelo B;

$p_a = 1 - p_A$ a frequência do alelo a;

$p_b = 1 - p_B$ a frequência do alelo b;

$$D_{AB} = p_{AB} - p_A p_B.$$

Após identificar os prováveis QTLs, as distâncias entre marca e QTL foram calculadas em centiMorgans (cM) com a função de Kosambi, que assume a presença de interferência nos eventos de recombinação (KOSAMBI, 1944; LIU, 1998). Portanto, a fórmula utilizada foi:

$$x = 0,25 \cdot \ln \left(\frac{1+2r}{1-2r} \right)$$

sendo r a fração de recombinação.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Avaliação da resistência ao mofo branco de progênies F_{2:3} pelo *straw test*

O resumo da análise de variância, relativo às notas da reação das progênies à *S. sclerotiorum* pelo método do *straw test* está apresentado na Tabela 2. O experimento foi conduzido com boa precisão experimental, devido ao elevado valor de acurácia seletiva ($r_{gg}\%$), que segundo Resende e Duarte (2007), quando acima de 70% pode ser considerado alto.

Tabela 2. Resumo da análise de variância para reação de genótipos de feijão ao *straw test* e estimativas da média, acurácia seletiva (\hat{r}_{gg}), herdabilidade no sentido amplo (h_a^2), com seus limites inferior (LI) e superior (LS).

Fontes de variação	GL	QM
Rep	2	1,43 ^{ns}
Bloco(rep)	39	0,75 [*]
Genótipos	195	0,94 ^{**}
Entre progênies F _{2:3}	189	1,00 ^{**}
Entre genitores	1	0,48 ^{ns}
Progênies vs. genitores	1	0,01 ^{ns}
Entre testemunhas	3	2,74 ^{**}
Progênies e genitores vs. testemunhas	1	0,55 ^{ns}
Erro	351	0,48
<i>Média Jalo</i>		4,13
<i>Média Progênies</i>		4,42 (2,78-6,36)
<i>Média S. White</i>		4,71
<i>Média Cornell 605</i>		3,58
<i>Média Corujinha</i>		5,40
h_a^2 %		52,00
$(h_{LI}^2 - h_{LS}^2)$ (%)		(38,03 – 62,46)
\hat{r}_{gg} (%)		72,11

^{*}, ^{**}, ^{ns}: significativo a 5% e a 1% de probabilidade e não significativo, respectivamente, pelo teste F.

Pode-se observar que houve diferença significativa ($P < 0,05$) entre os genótipos de feijão avaliados, indicando que os diferentes genótipos possuem níveis diferentes de resistência ao mofo branco.

Nota-se que as progênies, não foram diferentes dos genitores e nem estes diferiram entre si. Comparando-se as médias dos genitores, com as médias do Corujinha, que é suscetível e Cornell 605 que é resistente, nota-se que esses foram mais extremos do que os genitores, indicando que as cultivares Jalo e Small White possuem resistências parciais. Além disso, analisando-se individualmente as médias das progênies (Tabela 1, APÊNDICE A), pode-se perceber a ocorrência de segregação transgressiva, que diz respeito ao aparecimento, em gerações segregantes, de indivíduos que estão fora do intervalo dos genitores no que se refere à dada característica. A segregação transgressiva para resistência e para suscetibilidade é um indicativo de que a resistência parcial é governada por vários genes de pequeno efeito (HAUTEA et al., 1987). Estudos em feijoeiro já foram realizados e comprovaram que a resistência ao mofo branco possui herança complexa com controle genético do tipo poligênico (FULLER et al., 1984; CARNEIRO; SANTOS; LEITE, 2010; SOULE et al., 2011). A segregação transgressiva é só mais um indício da natureza poligênica da resistência parcial ao mofo branco em feijoeiro

Esse tipo de segregação sugere ainda, a ação de genes complementares, e quando presente, deve-se presumir que o genitor suscetível contribui com algum gene de resistência detectável (ZHANG et al., 2001). No presente estudo, ocorreram diferenças genéticas significativas ($P < 0,05$) entre as progênies, mesmo a partir de cruzamento envolvendo genitores com médias semelhantes, o que deve ter ocorrido provavelmente, pela existência de genes complementares de resistência entre as cultivares Jalo e Small White. A presença de variabilidade genética entre as progênies indica a possibilidade de identificação de QTLs.

A estimativa de herdabilidade foi de 52% e seu limite inferior positivo indica que a estimativa obtida, com 95% de probabilidade, deve ser diferente de zero. Este valor é semelhante ao encontrado em outros estudos com mofo branco utilizando o método do *straw test* para inoculação. Lara (2013) obteve herdabilidade de 40,38% para este caráter com avaliação em

campo. Park et al. (2001), também encontraram baixas estimativas de herdabilidade (24 e 23% em duas avaliações em casa de vegetação). Miklas et al. (2001) e Miklas e Delorme e Riley (2003) obtiveram herdabilidades de 75 e 73% em avaliações em casa de vegetação. Antônio (2011), encontrou herdabilidade de 55,81% avaliando progênies $F_{2:3}$ do cruzamento entre M20 e Ex Rico 23 utilizando o *straw test* no campo. É importante ressaltar que experimentos conduzidos em casa de vegetação, apresentam maior herdabilidade para resistência fisiológica ao mofo branco que avaliações de campo, com baixas correlações entre os dois testes (CHUNG et al., 2007; CHUNG et al., 2008; MKWAILA et al., 2011 e SOULE et al., 2011).

Avaliação da resistência ao mofo branco de progênies $F_{2:4}$ pelo ácido oxálico

Após a permanência por 20 horas em solução de ácido oxálico, foram observados sintomas de murcha e escurecimento das nervuras foliares. Não foi observado sintoma de murcha nas plantas utilizadas no controle (solução sem ácido oxálico), o que indica que a murcha das plantas imersas em solução foi devido à reação ao ácido oxálico.

O resumo da análise de variância agrupada quanto à avaliação da reação do feijoeiro ao mofo branco pelo método da absorção do ácido oxálico das progênies $F_{2:4}$ está apresentado na Tabela 3.

A alta estimativa de herdabilidade (82,35%) e a elevada acurácia (90,75%), mostram a existência de alta variabilidade genética para o caráter resistência ao mofo branco pela reação ao ácido oxálico, maior confiança na avaliação dos indivíduos pela alta precisão experimental, e ainda apontam o potencial da população para a identificação de QTLs.

Tabela 3. Resumo da análise de variância agrupada para reação de genótipos de feijoeiro ao ácido oxálico e estimativas da média, acurácia seletiva (\hat{r}_{gg}), herdabilidade no sentido amplo (h_a^2), com seus limites inferior (LI) e superior (LS).

Fontes de variação	GL	QM
Experimento	8	0,31**
Experimento x Trat. Comum	8	0,20*
Genótipos	179	0,45**
Entre progênies	176	0,34**
Entre genitores	1	10,10**
Progênies vs genitores	1	0,09 ^{ns}
Entre Tratamentos comuns	1	10,61**
Erro	392	0,06
<hr/>		
<i>Média Jalo</i>		2,31
<i>Média Progênies</i>		3,20 (2,30-4,23)
<i>Média S, White</i>		4,24
h_a^2 %		82,35
$(h_{LI}^2 - h_{LS}^2)$ (%)		(77,15 – 86,20)
\hat{r}_{gg} (%)		90,75

*, **, ^{ns}: significativo a 5% e a 1% de probabilidade e não significativo, respectivamente, pelo teste F.

A significância ($P < 0,05$) encontrada entre os experimentos e a presença da interação entre experimentos e tratamentos comuns (Tabela 3) pode ser atribuída à desuniformidade entre as plantas dos diferentes experimentos. Apesar dos experimentos serem conduzidos numa reduzida faixa de tempo (janeiro a março), e com condições de temperatura controlada em laboratório, o desenvolvimento das plantas em casa de vegetação é diferenciado dependendo da época de plantio, o que leva à uma desuniformidade das plantas. A significância entre os experimentos tem sido também detectada em outros estudos com avaliações de reação ao ácido

oxálico (CARVALHO et al., 2013; GONÇALVES, 2012; LARA, 2013; SOUZA et al., 2014).

Assim como no *straw test*, as progênies não diferiram significativamente dos genitores, no entanto diferiram entre elas, indicando a presença de variabilidade genética e possibilidade de identificação de QTLs de resistência ao mofo branco pelo mecanismo de reação ao ácido oxálico.

O valor estimado da correlação de *Spearman* entre as notas das progênies para os dois métodos de avaliação da reação ao mofo branco, ácido oxálico e *straw test* foi de apenas 2,06% e não significativo, pelo teste *t* (Student). Resultados similares foram observados por Kolkman e Kelly (2003) nas populações Bunsii/Newport e Huron / Newport. Lara (2013) encontrou correlação significativa entre essas duas estimativas, mais ainda assim de baixa magnitude (14,31%). Carvalho et al. (2013), Haggard (2006) e Souza (2012) também observaram correlações não significativas entre as médias obtidas por ambos métodos.

A falta de correlação entre as notas médias de reação ao mofo branco pela absorção do ácido oxálico e o teste em campo (*straw test*) sugere que esses resultados podem estar associados a diferentes componentes da resistência ao mofo branco. Assim, a seleção baseada na resistência ao ácido oxálico pode não resultar em resposta correlacionada esperada para resistência em campo, porém, implica que ambas avaliações devem ser realizadas ou utilizar QTLs identificados com as duas avaliações para se selecionar genótipos com maiores níveis de resistência.

Avaliação genotípica

Segregação dos marcadores nas progênies

Entre os 600 pares de *primers* testados, foram identificados 70 pares de *primers* polimórficos nos parentais (Tabela 2, APÊNDICE A). Segundo Blair et al. (2006), o feijão é uma espécie na qual, naturalmente, não se

encontra grande polimorfismo molecular, mesmo quando são utilizados genitores muito contrastantes. Dos 70 *primers* polimórficos encontrados, 35 possuem posição conhecida em 10 dos 11 cromossomos em feijão. Para os outros 35 *primers*, não se conhece a posição no genoma ou esta ainda não foi publicada.

Os valores das frequências genótípicas foram submetidos ao teste χ^2 para verificar se houve segregação distorcida em relação à esperada e os resultados encontram-se na Tabela 4.

A análise de segregação Mendeliana revelou somente quatorze dos 70 locos segregando como o esperado (ATA244, BM139, BM200, BM212, BMD33, BMD36, M75856, PVBR67, PVBR93, PVESTBR_71, PVESTBR_73, PVESTBR_204, PVESTBR_279 E PVM03). Sendo assim, 57 locos SSR (81,42%) apresentaram segregação distorcida ($P < 0,05$).

Marcadores com distorções de segregação em estudos com feijão tem sido detectados. Blair et al. (2003), encontraram 23% e 9% de distorção de segregação em locos SSR em duas diferentes populações. Galeano et al. (2009) e Garcia et al. (2011) detectaram 19% e 28,9% de locos com distorção de segregação significativa, respectivamente. Em trabalho conduzido por Kouto et al. (2010), os oito marcadores SSR testados apresentaram χ^2 significativo. Lara (2013) e Antônio (2011) detectaram 76,47% e 72,50% de locos SSR com distorção de segregação, respectivamente.

Segundo Tanksley et al. (1992), a distorção da segregação mendeliana ao longo do genoma, pode ser causada por rearranjos cromossômicos e seleção gamética, zigótica ou pós-zigótica. O efeito de amostragem e erros de genotipagem também podem contribuir. Provavelmente, algum desses fatores tenha contribuído para a alta porcentagem de locos com segregação distorcida neste trabalho.

Tabela 4. Teste χ^2 para distorção de segregação para frequências genotípicas de marcadores SSR.

Primer	Frquência Genotípica Observada				χ^2
	A ¹ A ¹	A ¹ A ²	A ² A ²	-	
ATA7	65	100	24	1	18,43*
ATA9	84	63	28	15	49,56*
ATA145	61	111	16	2	27,69*
ATA150	51	92	34	13	3,54 ^{ns}
ATA244	74	103	10	3	45,74*
ATA247	64	91	32	3	11,09*
ATA269	48	111	18	13	21,61*
AZ301561.1	32	114	32	12	14,05*
BM139	45	83	44	18	0,22 ^{ns}
BM140	77	75	37	1	24,98*
BM143	84	68	18	20	58,05*
BM152	60	96	33	1	7,76*
BM156	15	139	34	2	46,93*
BM157	3	168	18	1	116,71*
BM160	50	120	20	0	22,63*
BM172	44	96	22	28	11,53*
BM175	53	117	16	4	27,11*
BM183	152	26	8	4	319,51*
BM185	21	77	76	16	37,07*
BM189	117	12	45	16	188,90*
BM187	71	92	27	0	20,57*
BM197	62	105	0	23	57,11*
BM201	40	109	35	6	6,55*
BM200	29	87	33	41	4,40 ^{ns}
BM212	39	49	36	66	5,60 ^{ns}
BMc5	59	109	12	10	32,57*
BMc32	28	114	44	4	12,24*
BMc68	164	15	2	9	415,96*
BMc88	32	132	26	0	29,20*
BMc112	27	120	40	3	16,83*
BMD17	138	0	48	4	273,10*
BMD33	42	103	45	0	1,44 ^{ns}
BMc34	17	110	31	32	26,81*
BMD36	39	106	43	2	3,23 ^{ns}
BMD45	19	159	12	0	86,75*
BN	35	119	36	0	12,14*
GATS91	61	112	5	12	47,12*
ME1	51	100	26	13	10,05*
M75856	43	80	48	19	1,00 ^{ns}
PV-at004	16	83	91	0	62,24*
PV-at006	45	96	27	22	7,29*

“Tabela 4, conclusão”

Primer	Frequência Genotípica Observada				χ^2
	A ¹ A ¹	A ¹ A ²	A ² A ²	-	
PV-at008	32	94	61	3	9,00*
PVBR35	67	90	31	2	14,13*
PVBR67	52	93	45	0	0,60 ^{ns}
PVBR93	2	86	99	3	0,93 ^{ns}
PVBR118	25	94	62	9	15,40*
PVBR144	103	53	24	10	99,77*
PVBR185	35	126	29	0	20,61*
PVBR189	140	19	19	12	274,62*
PVESTBR_10	64	95	19	12	23,56*
PVESTBR_17	41	111	29	9	10,88*
PVESTBR_65	34	72	77	7	28,52*
PVESTBR_71	45	82	51	12	1,51 ^{ns}
PVESTBR_73	40	107	42	1	3,35 ^{ns}
PVESTBR_76	31	54	77	28	44,12
PVESTBR_95	49	114	27	0	12,70*
PVESTBR_158	18	113	36	23	24,73*
PVESTBR_204	48	104	37	1	3,19 ^{ns}
PVESTBR_232	45	71	64	10	12,03*
PVESTBR_279	34	104	49	3	4,77 ^{ns}
PVgccacc001	66	102	21	1	22,62
PVM03	34	82	32	42	1,78 ^{ns}
PVM40	38	128	24	0	24,99*
PVM45	24	48	101	17	102,82*
SSR-IAC 134	28	92	57	13	9,78*
SSR-IAC 143	176	7	7	0	463,67*
SSR-IAC144	101	82	7	0	96,57*
X57211	129	0	61	0	238,67*
X60000	63	87	32	8	10,91*
9	90	65	25	10	60,83*

A¹A¹ homozigoto semelhante ao genitor Jalo; A¹A² heterozigoto com alelos do genitor Jalo e Small White; A²A² homozigoto semelhante ao genitor Small White. χ^2 das frequências genotípicas, onde * : Significativo a 95% e ns: Não significativo; - Dado perdido.

Embora não se conheça exatamente qual a causa da distorção de segregação, alguns trabalhos mostram a importância desses locos na identificação de QTL a partir de mapas genéticos. Xu (2008) estabelece uma teoria para o surgimento de locos com desvio de segregação, e afirma que o poder de detecção de QTL pode ser sutilmente reduzido quando se faz as análises ignorando os locos com desvio, mas também ressalta que se o mapa for bem saturado, e tais locos apresentarem distribuição randômica no genoma, as perdas são insignificantes. O autor defende que estes locos com

desvio de segregação sejam utilizados na obtenção de mapa genético e identificação de QTL, pois segundo ele, quando o marcador está intimamente ligado ao QTL, a identificação feita pelo marcador não é prejudicada.

Identificação de QTLs pelo método do ácido oxálico e *straw test*

Antes de descrever os resultados, é importante relatar que a primeira tentativa para identificação de QTLs, foi a partir de um mapeamento, utilizando o método de mapeamento por intervalo composto. No entanto, os resultados não foram viáveis, visto que o mapa bem como os grupos de ligação se mostraram distorcidos dos resultados encontrados na literatura. Deve ser ressaltado que em situações em que o genoma é escassamente saturado de marcadores, a construção do mapa genético torna-se imprecisa e inviável, pois não se consegue reconstruir os grupos de ligação ou constroem-se mapas de ligação distorcidos do mapa físico. Um agravante para esse resultado pode ser também a presença da alta porcentagem de locos com distorção de segregação neste trabalho. Em situações como essa, e ainda com a utilização de um baixo número de marcas, torna-se necessário a utilização de um método de busca de QTLs ao longo do genoma que não exija a construção de um mapa. Por isso, foi utilizada a técnica adaptada *Moving away from the marker* com análise bayesiana, já que esta técnica não exige mapa de ligação para identificação de QTLs.

As informações a respeito da detecção dos QTLs associados à resistência ao mofo branco pela avaliação no ácido oxálico encontram-se na Tabela 1, APÊNDICE C.

Entre os 70 marcadores testados, 62 identificaram QTLs significativos para a expressão da resistência ao mofo branco pelo mecanismo de reação ao ácido oxálico. A significância foi verificada pelo teste de Wald, e também considerando-se a frequência relativa (FR) de cada um. Assim, foram considerados significativos todos os QTLs com o valor da

$FR \times Wald > 6$. Analisando-se a Figura 1, pode-se identificar essas marcas. Nas abscissas estão representados os marcadores e nas ordenadas os valores de $FR \times Wald$.

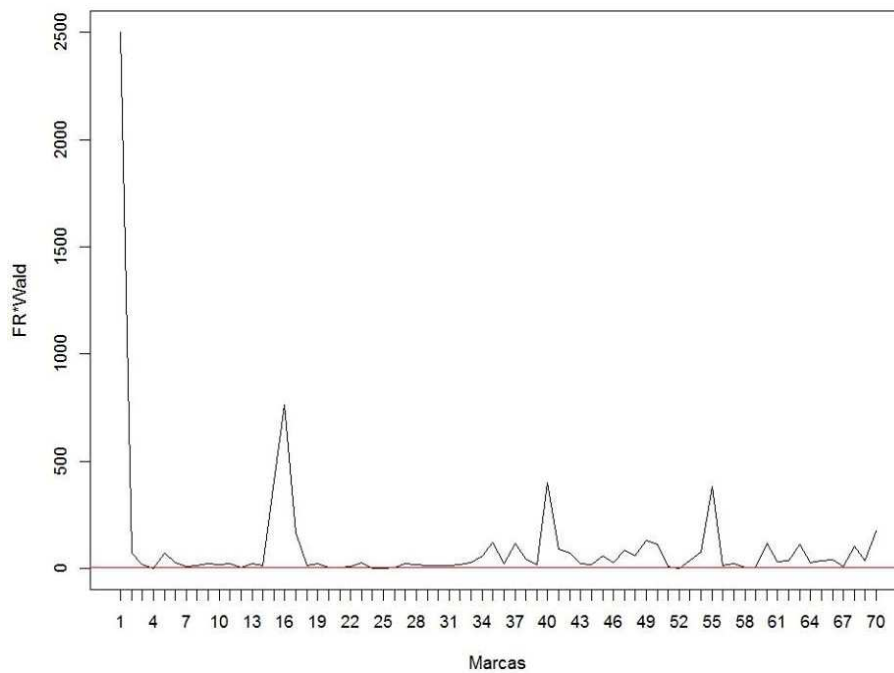


Figura 1. Identificação dos QTLs de resistência ao mofo branco pelo método do ácido oxálico, por marcadores SSR, utilizando o método *moving away from the marker* com análise *bayesiana*.

Entre os 62 marcadores significativos, somente 10 apresentaram herdabilidade superior a 50% (Figura 2).

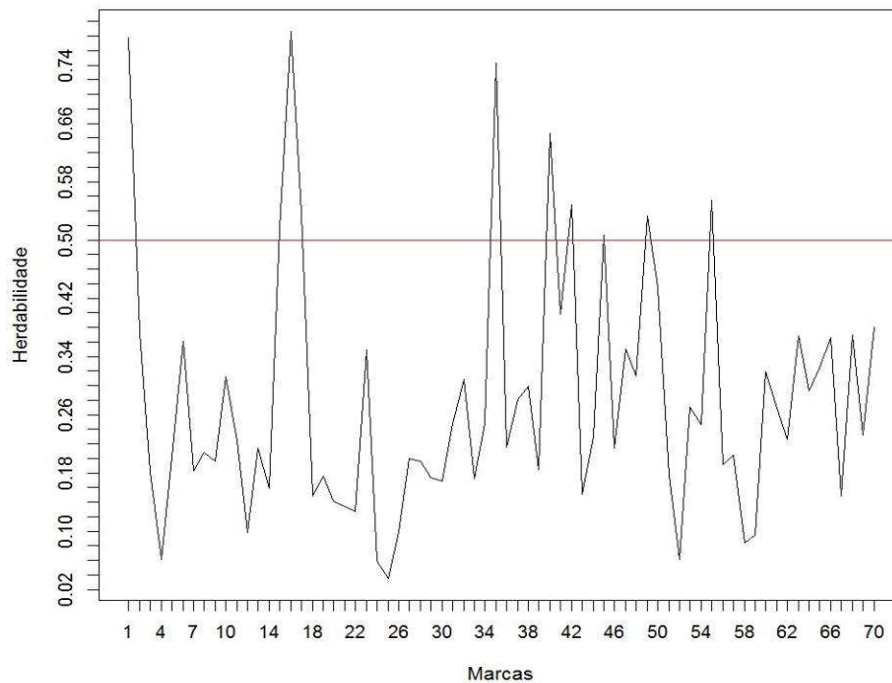


Figura 2. Herdabilidades dos QTLs de resistência ao mofo branco pelo método do ácido oxálico, por marcadores SSR, utilizando o método *moving away from the marker* com análise *bayesiana*.

Esta herdabilidade mede a confiabilidade da seleção assistida por marcadores (SAM), uma vez que determina a porcentagem de variação genética que será herdada. Não há na literatura para este tipo de análise, um padrão que defina intervalos de herdabilidades que podem ser consideradas, baixa, média ou alta. Por isso, neste trabalho, convencionou-se que a partir de 50%, a herdabilidade seria considerada aceitável para utilização de determinada marca para seleção assistida. Porém, quanto maior o valor da herdabilidade, mais útil e confiável a marca se torna.

A aceitação de que o QTL e marcadores estão ligados neste trabalho, parte do princípio que estes devem estar a uma distância máxima de 10cM, que seria o limite considerável para não ocorrência de permutas. Assim, das 10 marcas significativas e com herdabilidade maior que 50%, oito estão ligadas ao QTL (X57211, BM183, PVBR189, BM189, BMD45, BM160, PVBR35, SSR-IAC143)(Figura 3).

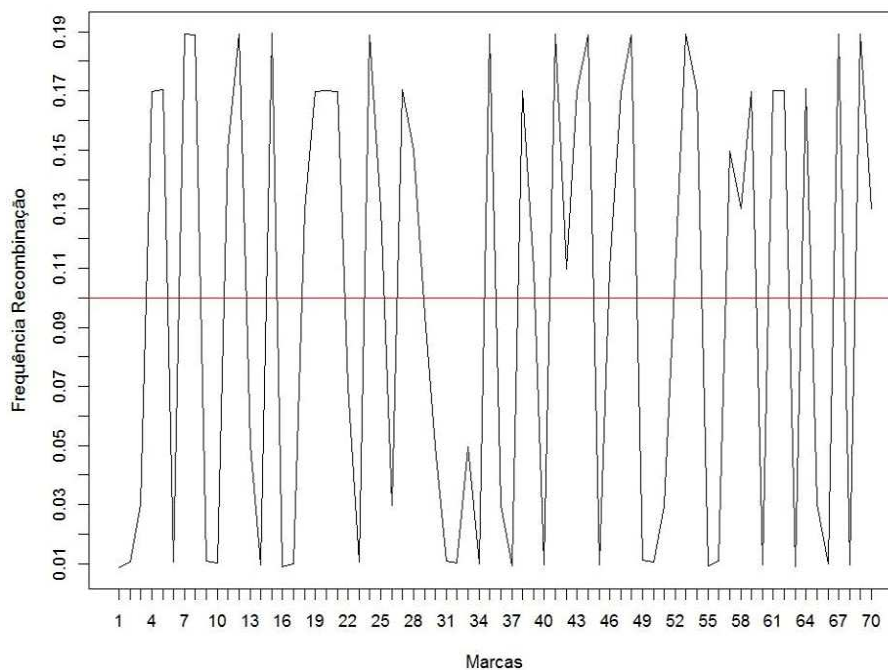


Figura 3. Frequência de recombinação entre os marcadores e os QTLs de resistência ao mofo branco pelo método do ácido oxálico, por marcadores SSR, utilizando o método *moving away from the marker* com análise bayesiana.

O efeito aditivo refere-se ao efeito da substituição dos alelos do genitor suscetível pelos alelos do genitor resistente. Os sinais negativos dos efeitos aditivos indicam que os alelos da linhagem resistente, que possui a menor média, diminuem o valor do caráter. Como a avaliação fenotípica foi realizada por meio de escala de notas, sendo a menor nota indicadora da maior resistência, a diminuição no valor do caráter leva a resistência à doença. Assim, os efeitos aditivos negativos para os QTLs relacionados à característica indicam que os alelos provenientes da linhagem parental Jalo, que foi a linhagem caracterizada como resistente, influenciam essa característica, diminuindo a doença. Esse fato é de extrema importância no melhoramento genético de plantas já que apenas os efeitos aditivos são transmitidos por descendência na ausência do agente de seleção (JULIATTI et al., 2013). Os efeitos de dominância negativos indicam que os indivíduos

heterozigotos obtiveram uma menor média para essas características do que a média dos homozigotos e contribuem para maior resistência. Assim como no caso da herdabilidade, também não há um padrão para definir quando o efeito é considerado baixo, médio ou alto. O que se sabe é que quanto menor o seu valor (considerando-se como favoráveis os efeitos negativos), mais contribuirá para redução da doença.

As informações a respeito da detecção dos QTLs associados à resistência ao mofo branco pelo *straw test* encontram-se na Tabela 2, APÊNDICE C.

Entre os 70 marcadores utilizados, 54 identificaram QTLs significativos ($FR \times Wald > 6$) (Figura 4).

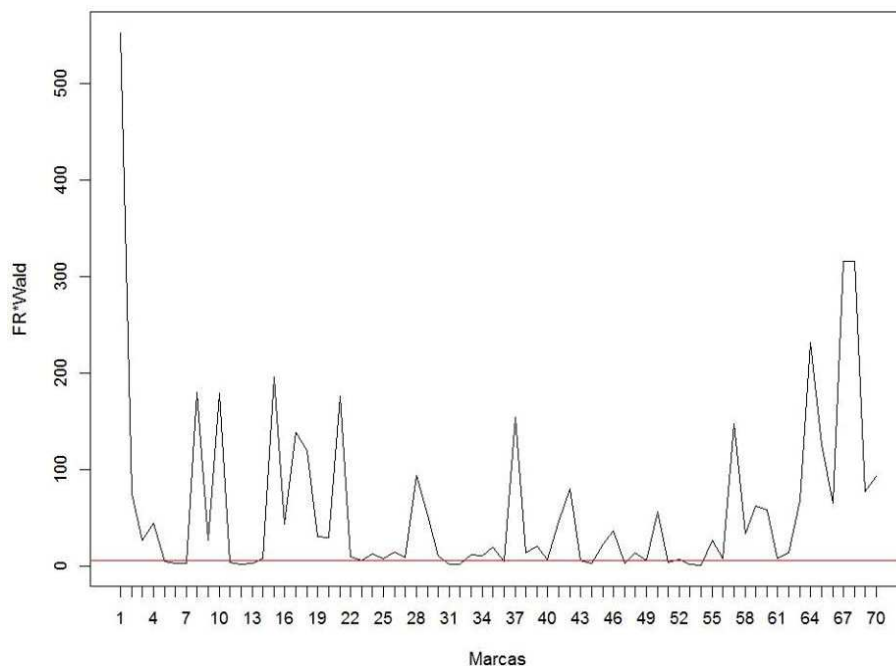


Figura 4. Identificação dos QTLs de resistência ao mofo branco pelo método *straw test*, por marcadores SSR, utilizando o método *moving away from the marker* com análise *bayesiana*.

Entre os 54 marcadores, seis apresentaram herdabilidade de pelo menos 50% (X57211, PVBR144, PVBR189, X60000, GATS91 e BM197)

(Figura 5), todos distantes até 10cM do QTL. A frequência de recombinação está representada na Figura 6.

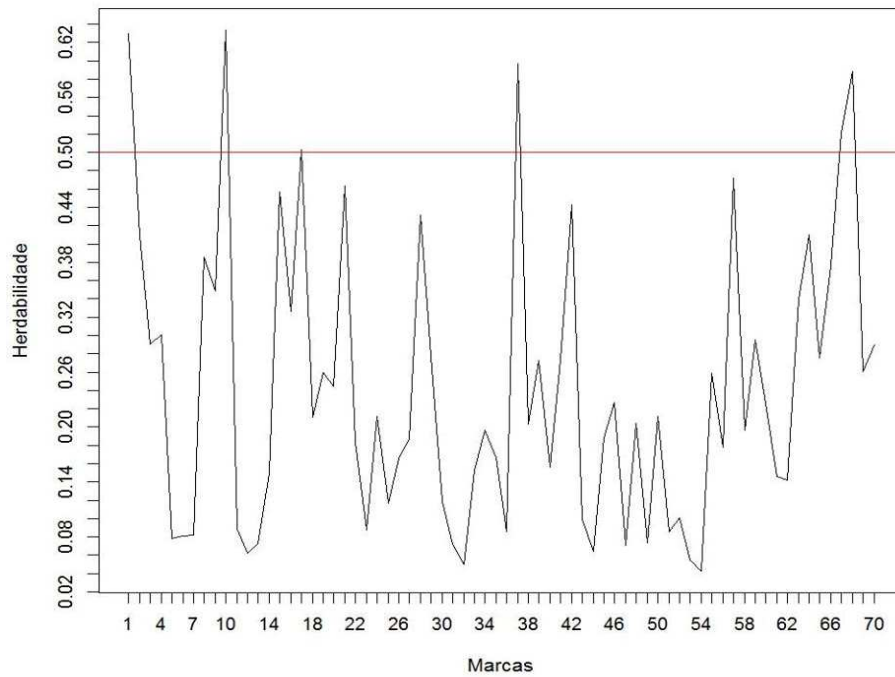


Figura 5. Herdabilidades dos QTLs de resistência ao mofo branco pelo método *straw test*, por marcadores SSR, utilizando o método *moving away from the marker* com análise bayesiana.

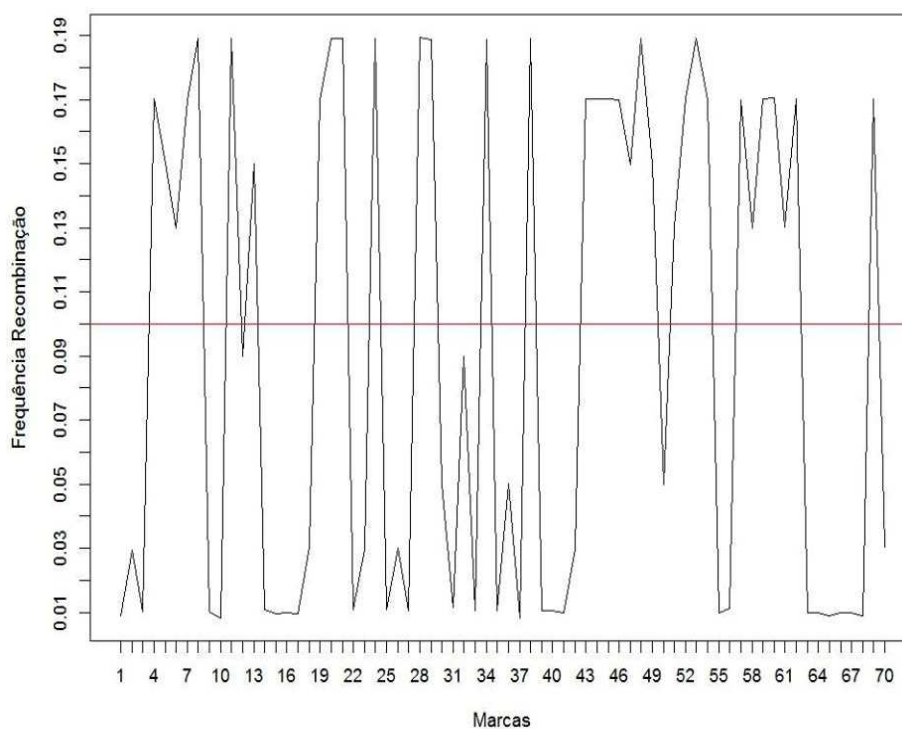


Figura 6. Frequência de recombinação entre os marcadores e os QTLs de resistência ao mofo branco pelo método *straw test*, por marcadores SSR, utilizando o método *moving away from the marker* com análise *bayesiana*.

O marcador BM157 foi mapeado por Mkwaila (2013) no GL1, ligado ao QTL WM1.3^{AP630} que explica 19,9% da variação na resistência ao mofo branco avaliado pela incidência no campo. Neste estudo, este marcador identifica QTL significativo para ambos métodos utilizados (ácido oxálico e *straw test*). Pode-se observar que o marcador BM157 se encontra 19,919cM distante do QTL identificado pelo ácido oxálico e próximo do QTL identificado pelo *straw test* (1,051cM), no entanto apresenta baixa herdabilidade.

Ainda no GL1, Blair et al. (2003), mapearam o marcador BMD45. Este marcador não foi eficiente em identificar QTLs de resistência ao mofo branco, já que segrega independentemente do QTL identificado pelo ácido e apresenta baixa herdabilidade pelo método do *straw test*.

O QTL WM2.4 foi mapeado no GL2 por Antônio (2011) em população segregante derivada de M20 e Ex Rico 23, avaliadas pelo *straw test*, e se encontra flanqueado pelos marcadores ATA9 e BM175 a 3,8cM. Neste trabalho, os marcadores ATA9 e BM175 apesar de identificarem QTLs significativos que atuam na redução da doença (efeitos de dominância negativos) por ambas metodologias, não são considerados úteis para seleção assistida, uma vez que apresentaram uma baixa herdabilidade, e no caso do marcador BM175 na avaliação pelo ácido, apesar de herdabilidade superior a 50%, se encontra distante do QTL.

Em estudo conduzido por Haggard (2006), no GL2, encontram-se os marcadores BM139 que apresentou forte associação com a resistência de campo ao mofo branco e o GATS91, que apresentou associação com a resistência tanto de campo como pelo *straw test*.

Ainda no grupo GL2, foram encontrados outros marcadores, como o BMD17 (BLAIR et al., 2003), BMc34 (BLAIR et al., 2010), novamente o BM139 e BM143 (BLAIR; IRIARTE; BEEBE, 2006). Mkwaila (2013) identificou um QTL pelo *straw test* utilizando a população TW (Tacana x PI 318695) neste grupo de ligação próximo ao marcador BM143. A autora sugere que este é o mesmo QTL anteriormente detectado em populações Bunsu/Raven (ENDER; KELLY, 2005) e G122/CO72548 (MAXWELL et al., 2007) e o designou WM2.3^{BR,GC,TW}. Segundo Soule et al. (2011) este é o décimo QTL identificado nesta região, a qual também contém genes de defesa da planta, como as Proteínas inibidoras de Poligalacturonases (PGIPs) e a Chalcona sintase (CHS) que são proteínas associadas à resposta de defesa das plantas.

Entre os marcadores já identificados na literatura no GL2, o BMc34 neste estudo, apesar de identificar QTL significativo pelo ácido oxálico e pelo *straw test*, apresentou baixa herdabilidade (20,840% e 38,515%, respectivamente). No entanto, o marcador BM143, que no trabalho de Mkwaila (2013) se encontra mais próximo ao QTL WM2.3^{BR,GC,TW}, neste estudo só identificou QTL significativo pelo ácido oxálico, que apesar de

apresentar efeito de dominância negativo, possui uma baixa herdabilidade. O marcador BM139 identificou QTL por ambas metodologias, no entanto com baixa herdabilidade. O GATS91 identificou QTL por ambas metodologias, sendo mais promissor para SAM na avaliação pelo *straw test*, pois atua na redução da doença (efeito aditivo e de dominância de -0,284 e -0,011 respectivamente) e 52,058% de herdabilidade.

Com base nestes vários QTLs encontrados nesta região, tanto neste trabalho, como na literatura citada, é provável que variações alélicas nos genes PGIP ou CHS no GL2 podem contribuir para a resistência ao mofo branco (MKWAILA, 2013).

A saturação do GL2 por marcadores SSR tem sido observada em trabalhos anteriores, indicando que pode haver alguma preferência por microssatélites neste grupo de ligação (BLAIR et al., 2003; 2008).

O marcador BMD33 foi primeiramente localizado no GL11 por Blair et al. (2003) e por López-Marín et al. (2009) próximo ao QTL TRL11.2, que controla o comprimento total de raízes de feijão em experimentos conduzidos na presença de alumínio. Em 2013, foi mapeado por Mkwaila também no GL11, próximo ao QTL WM11.1^{TL} que explica 15,4% da variação na expressão da resistência ao mofo branco pelo *straw test*. Encontra-se também próximo a um QTL que é responsável por 18% na variação do número de dias para o florescimento. Ainda neste trabalho, a autora encontrou correlação positiva e significativa entre dias para o florescimento e dias para maturidade, o que já era esperado. E principalmente, correlação positiva entre o número de dias para maturidade e ocorrência de mofo branco, detectada tanto pelo *straw test* como pela incidência no campo.

Cultivares que têm um florescimento mais longo, normalmente são mais vulneráveis a ocorrência e aumento de mofo branco, pois a infecção inicial ocorre quando ascósporos germinam em pétalas de flores senescentes, permitindo a formação de hifas de infecção e colonização de folhas, caules e vagens (LUMSDEN, 1976). Assim, quanto maior o período do

florescimento até a formação das vagens, maior quantidade de flores senescentes e mais favorável se torna o ambiente para a infecção do patógeno.

O marcador BMD36 foi mapeado primeiramente por Blair et al. (2003) no GL3. Em 2013, Mkwaila mapeou este marcador também no GL3, a 15cM de um QTL que explica 23,5% da variação fenotípica no número de dias para maturidade, com efeito aditivo negativo.

Grisi et al. (2007) mapearam o marcador PVBR93 no GL7. Posteriormente, Mkwaila (2013) identificou este marcador no GL5, próximo a um QTL que explica 15-21% da variação no número de dias para a maturidade.

Neste estudo, o marcador BMD33 e BMD36 identificaram QTLs significativos pelo ácido oxálico, que atuam reduzindo a doença, porém, com baixa herdabilidade (15,120% e 36,134% respectivamente) O marcador PVBR93 também se encontram próximo a um QTL identificado pelo ácido *straw test*, no entanto com herdabilidade de 28,952%. Este QTL atua aumentando a resistência ao mofo branco (efeito de dominância de -0,169). Como comentado anteriormente, em condições naturais de infecção, o florescimento é determinado como momento crítico para o aparecimento dos primeiros sintomas e desenvolvimento do patógeno. E quanto maior o seu período, mais longo também o número de dias para a maturidade e assim, mais exposta está a cultura à infecção. Como estes marcadores estão reportados na literatura próximos à regiões que controlam o número de dias para a maturidade, isso explica por que neste estudo eles identificaram QTLs associados à resistência ao mofo branco.

No mapa de Haggard (2006), o GL3 possui ainda o marcador BM172 associado à resistência ao mofo branco no campo e pelo *straw test*. Este marcador identificou QTL por ambas metodologias, com efeitos na redução da doença, no entanto apresentou baixa herdabilidade (39,753% e 27,731% pelo ácido oxálico e *staw test* respectivamente).

O marcador BM187 foi mapeado no GL 6, identificando o QTL WM6.1^{B60,R31}, a partir de populações RIL Benton/NY6020-4 (MIKLAS; DELORME; RILEY, 2003) e RIL Raven/I9365- 31 (SOULE et al., 2011). Este marcador flanqueia QTLs para dias para o florescimento, altura da planta, largura da planta, número de sementes por planta e para o gene V, referente à cor da flor (BLAIR; IRIARTE; BEEBE, 2006). Haggard (2006), identificou este marcador associado à resistência ao mofo branco pelo *straw test* no GL6. Neste trabalho, apesar do marcador BM187 estar ligado ao QTL (9,101cM) e possuir efeito no sentido de reduzir a doença, apresenta baixa herdabilidade (30,864%) pelo ácido oxálico. Lara (2013), utilizou a população de mapeamento obtida do cruzamento entre CNFC 9506 e RP-2, e identificou o marcador BM187 associado ao seu QTL mais significativo, com alta herdabilidade, no entanto, contribui para reduzir a resistência e estão distantes entre si 43,840 cM e 4,470 cM pelo ácido oxálico e *straw test*, respectivamente.

No GL7, foram identificados os QTLs ATR14, que confere resistência a raça 4 de antracnose e está a 8cM do marcador PVM40 e o QTL ATR15 de resistência a raça 55, que está a 3cM deste marcador (BARONI, 2010). Neste trabalho, este marcador identificou um QTL pelo ácido oxálico, com efeito aditivo negativo, porém, apresenta baixa herdabilidade e se encontra distante do QTL (19,900cM).

Ainda no GL7, foram mapeados os marcadores BM201 e BM183 por Gaitan-Solisa et al. (2002). O BM201 identificou QTL pelo ácido oxálico, no entanto, este QTL atua reduzindo a resistência das plantas ao mofo branco, possui baixa herdabilidade e segrega independentemente do marcador. Já o marcador BM183, se mostrou eficiente ao identificar um QTL por ambas metodologias, que atua reduzindo a doença, pois os efeitos aditivos e dominância são negativos. Este marcador seria mais promissor na seleção pelo ácido oxálico, por apresentar uma herdabilidade de 78,591%.

O marcador ME1 foi primeiramente mapeado no GL 1 por Blair et al. (2008) e posteriormente, Blair et al. (2010) e Galeano et al. (2009) o

mapearam no GL 9. No trabalho de Lara (2013), o ME1 se encontra a 2,290cM de um QTL com 0,550% de herdabilidade pela avaliação no ácido oxálico, e a 0,820cM de um QTL com 71,370% de herdabilidade identificado pelo *straw test*, tendo estes QTLs efeito em aumentar a resistência ao mofo branco. Neste trabalho, o ME1 também identificou QTL pelos dois métodos de avaliação. No entanto, a herdabilidade obtida foi baixa, 17,314% quando utilizado o ácido oxálico e 27,702% quando utilizado o *straw test*.

Analisando-se a Tabela 5, percebe-se que houve uma baixa coincidência entre os marcadores identificando QTLs entre as duas metodologias de avaliação de resistência ao mofo branco (ácido oxálico e *straw test*). Entre os 70 marcadores utilizados, somente 2 marcadores significativos, com herdabilidade superior a 50%, identificaram QTLs pelo *straw test* e também pelo ácido oxálico, com variação nos efeitos de redução ou aumento da resistência.

Tabela 5. Coincidência entre marcadores próximos a QTLs pela análise do ácido oxálico (progênies F_{2:4}) e pelo *straw test* (progênies F_{2:3}) em feijoeiro.

Marcador	D ^a	E.ad ^b	E. Dom ^b	h ² (%) ^c	FRxWald ^d
<i>Ácido oxálico</i>					
X57211	0,862	+	+	77,765	2500,330
PVBR189	0,983	-	-	53,671	166,489
<i>Straw test</i>					
X57211	0,890	+	+	63,004	551,893
PVBR189	0,956	-	-	50,284	138,647

^aDistância em cM entre o marcador e o QTL; ^b Efeito do QTL: E. ad (efeito aditivo); E.dom (efeito de dominância); - Aumentar a resistência; + Reduzir a resistência; ^c Herdabilidade do QTL; ^d Frequência relativa (em 10000 iterações) x valor de Wald.

De acordo com a Tabela 5, nota-se a coincidência principalmente do QTL identificado pelo marcador PVBR189, que atua com efeitos em aumentar a resistência. Esse marcador seria portanto, importante para seleção simultânea da resistência tanto pelo ácido oxálico como pelo *straw*

test. O marcador X57211, apesar de identificar QTL significativo, atua reduzindo a resistência à doença.

Este baixo número de marcadores coincidentes entre as duas metodologias de avaliação já era esperado, uma vez que a correlação entre as médias das progênies avaliadas por ambas metodologias foi baixa e não significativa. No entanto, a coincidência entre os dois QTLs citados, indica a princípio a possibilidade de tais marcadores identificarem o mesmo QTL para os dois mecanismos de resistência. Porém, a comprovação desta hipótese somente é possível com o mapeamento destes QTLs e análise da população com maior número de marcadores, não sendo, portanto, conclusiva neste trabalho.

Aliado a observação da falta de correlação entre as avaliações fenotípicas pelo teste do ácido oxálico e pelo *straw test*, estes resultados sugerem a possibilidade da presença de múltiplos fatores ligados, um ou mais condicionando maior tolerância ao ácido oxálico, enquanto outros impactando negativamente em outros componentes da resistência ao mofo branco.

Outros QTLs relacionados com a resistência ao mofo branco foram encontrados na literatura, sendo identificados por outros marcadores, o que impede de relacioná-los aos identificados no presente estudo. Assim como alguns marcadores se associaram com a resistência ao mofo branco neste trabalho, no entanto, sem referências na literatura. É importante destacá-los, já que ainda não foram encontrados resultados semelhantes em outros trabalhos.

Utilizando-se a metodologia do ácido oxálico, os marcadores que ainda não foram citados e que merecem destaque, são principalmente o BM189 e o SSR-IAC143, pois apresentaram maiores valores de FR x Wald, associados a elevadas herdabilidades e ainda efeitos na redução do mofo branco.

Utilizando-se o método do *straw test*, destacaram-se com herdabilidade superior a 50% e efeito no aumento da resistência os

marcadores X60000, BM197. O marcador BM197 foi mapeado no GL3 por Checa e Blair (2008). A análise neste estudo indica que este marcador está a 0,903cM de distância do QTL. Já o X6000 se encontra 0,822cM distante do QTL identificado. Estes marcadores apresentaram os menores efeitos aditivos (BM197) e de dominância (X60000), ou seja, maior poder de redução do mofo branco na população e são considerados promissores na seleção assistida.

O elevado número de marcas significativas encontrado poderia a princípio ser questionado. E o primeiro questionamento seria como saber que duas ou mais dessas marcas significativas não estejam identificando um mesmo QTL. O resultado das estimativas do desequilíbrio de ligação, podem solucionar tal dúvida.

O conceito de desequilíbrio de ligação (DL) refere-se à associação não aleatória entre dois genes, entre um QTL e um loco marcador, ou entre QTLs. Com a ligação gênica, dois genes apresentam uma associação que não se dá ao acaso, configurando o chamado DL.

A análise revelou um baixo DL entre os QTLs identificados, seja na avaliação pelo ácido oxálico ou pelo *straw test*. Os valores de D' variaram de 0,013 (entre os QTLs identificados pelos marcadores X57211 e BM189) a 0,276 (entre os QTLs identificados pelos marcadores SSR-IAC143 e SSR-IAC144) pelo método do ácido oxálico. Na avaliação pelo *straw test*, D' variou de 0,0002 (entre os QTLs identificados pelos marcadores PVBR67 e BM152) a 0,2572 (entre os QTLs identificados pelos marcadores SSR-IAC143 e SSR-IAC144). Quanto mais próximo de 1 o valor de D' , maior o DL. Portanto, estas baixas estimativas de D' encontradas, levam a concluir que a ligação gênica, uma das principais causas que ocasionam o DL não está presente, e que cada marca está relacionada a diferentes QTLs.

Segundo Yue et al. (2000), mesmo quando um único gene controla a característica, não há garantia de que os marcadores de DNA identificados em uma população serão úteis em diferentes populações, principalmente quando as populações são originadas de germoplasma pouco relacionados,

que é o caso do presente estudo, em que a população é derivada de genitores bastante contrastantes. Para que estes marcadores sejam considerados eficientes nos programas de melhoramento, devem revelar polimorfismos em diferentes populações derivadas de uma ampla variação de genótipos parentais.

Uma recomendação para sequência desta pesquisa, seria verificar a eficiência destes marcadores por meio de validação destas marcas em outras populações, ou ainda, a verificação por meio da validação cruzada, que busca estimar o quão preciso é este modelo na prática, ou seja, o seu desempenho para um novo conjunto de dados.

CONCLUSÕES

Os marcadores GATS91, BM197 e X6000 se destacaram com alta herdabilidade e com os maiores efeitos na redução da doença pelo *straw test* sendo assim promissores para a SAM.

Os marcadores BM183, BM189 e SSR-IAC143 estão associados a QTLs identificados pelo ácido oxálico, contribuindo com os maiores efeitos em aumentar a resistência ao mofo branco com elevada herdabilidade.

Considerando-se as metodologias de avaliação pelo ácido oxálico e *straw test* simultaneamente, o marcador que mais se destacou foi o PVBR189.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANTONIO, R. P.; SANTOS, J. B.; SOUZA, T. P.; CARNEIRO, F. F. Genetic control of the resistance of common beans to white mold using the reaction to oxalic acid, *Genetics and Molecular Research*, v. 7, n. 3, p. 733-740, 2008.

ANTÔNIO, R. P. **Identificação de QTLs de resistência ao mofo branco e mecanismos bioquímicos envolvidos na resposta de defesa em feijoeiro.** 2011. 154p. Tese (Doutorado e Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2011.

BARONI, R. M. **Mapeamento de locos de resistência à antracnose em feijoeiro.** Campinas, 2010. 79P. Dissertação (Mestrado em Concentração em Genética, Melhoramento Vegetal e Biotecnologia) – Instituto Agrônomo de Campinas – Campinas, 2010.

BEAN IMPROVEMENT COOPERATIVE. **Genetics:** bean SSR primers. Washington, 2007. Disponível em: <http://www.css.msu.edu/bic/PDF/Bean_SSR_Primer_2007.pdf>. Acesso em: 20 dez. 2011.

BLAIR et al. Development of a genome-wide anchored microsatellite map for common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 107, n. 8, p. 1362-1374, Nov. 2003.

BLAIR, M.W.; GIRALDO, M. C.; BUENDIA, H. F.; TOVAR, E.; DUQUE, M. C.; BEEBE, S. E. Microsatellite marker diversity in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 113, p. 100-109, 2006.

BLAIR, M. W.; IRIARTE, G.; BEEBE, S. QTL analysis of yield traits in an advanced backcross population derived from a cultivated Andean x wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cross. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 112, n. 6, p. 1149-1163, Apr. 2006.

BLAIR, M. W.; BUENDÍA, H. F.; GIRALDO, M. C.; MÉTIAS, I.; PELTIER, D. Characterization of AT-rich microsatellites in common bean

(*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 118, p. 91–103, 2008.

BLAIR, M. W.; MEDINA, J. I.; ASTUDILLO, C.; RENGIFO, J.; BEEBE, S. E.; MACHADO, G.; GRAHAM, R. QTL for seed iron and zinc concentration and content in a Mesoamerican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) population. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 121, p. 1059–1070, 2010. DOI 10.1007/s00122-010-1371-0

CARNEIRO, F. F.; SANTOS, J. B.; LEITE, M. E. Marker-assisted backcrossing using microsatellites and validation of SCAR *Phs* marker for resistance to white mold in common bean. **Electronic Journal of Biotechnology**, Santiago, v. 13, n. 6, p. 9, 2010.

CARVALHO, R. S. B.; LIMA, I. A.; ALVES, F. C.; SANTOS, J. B. Selection of carioca common bean progenies resistant to white mold. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.13, p.172-177, 2013.

CHECA, O. E.; BLAIR, M. W. Mapping QTL for climbing ability and component traits in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Molecular Breeding**, v. 22, p. 201–215, 2008. DOI 10.1007/s11032-008-9167-5.

CHUNG, Y. S.; MICHEL, E. S.; NIENHUIS, J. Correlations of White Mold Resistance in Snap Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Among Field Evaluations, Oxalic Acid Test, and Straw Test. **Annual Report of Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 50, p. 129-130, Mar. 2007. Disponível em: http://bic.css.msu.edu/_pdf/Reports/BIC_2007_volume_50.pdf. Acessado: Fevereiro. 01, 2014.

CHUNG, Y. S.; SASS, M. E.; NIENHUIS, J. Validation of RAPD markers for white mold resistance in two snap bean populations based on field and greenhouse evaluations. **Crop Science**, v. 48, p. 2265-2273, 2008.

DOERGE, R. W.; ZENG, Z-B.; WEIR, B. S. Statistical issues in the search for genes affecting quantitative traits in experimental populations. **Statistical Science**, v.12, n. 3, p. 195-219, 1997.

ENDER, M.; J.D. KELLY. Identification of QTL associated with white mold resistance in common bean. **Crop Science**. 45:2482–2490, 2005. doi:10.2135/cropsci2005.0064.

FULLER, P. A.; COYNE, D. P.; STEADMAN, J. R. Inheritance of resistance to white mold disease in a diallel cross of dry beans. **Crop Science**, v. 24, p. 929-933, 1984.

GAITÁN-SOLÍSA, E.; DUQUEA, M. C.; EDWARDSB, K. J.; J. THOME. Microsatellite repeats in common bean (*Phaseolus vulgaris*) isolation, characterization, and cross-species amplification in *Phaseolus* ssp. **Crop Science**, v. 42, n. 6, p. 2128-2136, 2002.

GALEANO, C. H. et al. Single strand conformation polymorphism based SNP and Indel markers for genetic mapping and synteny analysis of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **BMC Genomics**, London, v. 10, p. 629-630, 2009.

GARCIA, R. A. V. et al. The characterization of a new set of EST-derived simple sequence repeat (SSR) markers as a resource for the genetic analysis of *Phaseolus vulgaris*. **BMC Genetics**, London, v. 12, n. 41, p. 1-7, 2011.

GONÇALVES, P. R. C.; SANTOS, J. B. dos. Physiological resistance of common bean cultivars and lines to white mold based on oxalic acid reaction. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 53, p. 236-237, Mar. 2010. Available from: <http://www.css.msu.edu/bic/PDF/Reports/BIC_2010_Volume_53.pdf>. Accessed: Feb. 01, 2012.

GONÇALVES, P. R. C. **Reação de progênies de feijão, derivadas de seleção recorrente para mofo branco, ao ácido oxálico**. 2012. 56 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

GRISI, C. M.; BLAIR, M. W.; GEPTS, P.; BRONDANI, C.; PEREIRA, P. A. A.; BRONDANI, R.P.V. Genetic mapping of a new set of microsatellite markers in a reference common bean (*Phaseolus vulgaris*) population BAT93 x Jalo EEP558. **Genetics Molecular Research**, v. 6, n. 3, p. 691-706, 2007.

HAGGARD, J. E. **Characterization of Physiological Resistance to White Mold and Search for Molecular Markers Linked to Resistance via Advanced Backcross QTL Analysis in an Interspecific Cross between *Phaseolus coccineus* and *P. vulgaris***. 2006. 87p. Dissertação (Mestrado em Ciência e Horticultura) – Universidade do Estado de Oregon, 2006.

HALDANE, J. B. S. The combination of linkage values and the calculation of distance between the loci of linked factors. **Journal of Genetics**, Bangalore, v. 8, p. 299-309, 1919.

HAUTEA, R. A.; COFFMAN, W. R.; SORRELLS, M. E.; BERGSTROM, G. C. Inheritance of partial resistance to powdery mildew in spring wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 73, p. 609-615, 1987.

JULIATTI, F. C.; PEDROSA, M G.; JULIATTI, B. C. M.; BELOTI, I. F.; FIGUEIRÓ, A. A. Identificação de Qtls Associado à Resistência Parcial á Mancha Branca do Milho. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 29, n. 5, p. 1163 -1178, Sept/Oct. 2013.

KOLKMAN, J. M.; KELLY, J. D. An indirect test using oxalate to determine physiological resistance to white mold in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 40, n. 1, p. 281-285, Jan/Feb, 2000.

_____. QTL conferring resistance and avoidance to white mold in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 43, n. 2, p. 539-548, Mar. 2003.

KOSAMBI, D. D. The estimation of map distances from recombination values. **Annals of Eugenics**, London, v. 12, p. 172-175, 1944.

KOUTO, K. R.; SANTOS, J. B.; RAMALHO, M. A. P.; SILVA, G. S. Identificação de marcadores microssatélites relacionados ao escurecimento de grãos em feijão. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília, v.45, n.11, p.1268-1274, nov. 2010.

LARA, L. A. C. **QTLs de feijão para resistência ao mofo branco de cultivares adaptadas**. 2013. 91 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2013.

LÓPEZ-MARÍN, H.;RAO, I. M.; BLAIR, M. W. Quantitative trait loci for root morphology traits under aluminum stress in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, v. 119, p.449–458, 2009. DOI 10.1007/s00122-009-1051-0.

LIU, H. B. **Statistical Genomics, linkage, mapping and QTL analysis**. Boca Raton: CRC Press, 611p., 1998.

LUMSDEN, R. D. Pectolytic enzymes of *Sclerotinia sclerotiorum* and their localization in infected bean. **Canadian Journal of Botany**. v. 54, p. 2630-2641, 1976.

MAXWELL, J.J.; BRICK, M.A.; BYRNE, P.F.; SCHWARTZ, H. F.; SHAN, X. J. B.; HENSEN, R. A. Quantitative trait loci linked to white mold resistance in common bean. **Crop Science**. 47:2285–2294, 2007. doi:10.2135/cropsci2007.01.0022

MEUWISSEN, T.H.E.; HAYES, B.J. GODDARD, M.E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. **Genetics**, Baltimore, v. 157, n. 4, p. 1819-1829, 2001.

MIKLAS, P. N. et al. QTL conditioning physiological resistance and avoidance to White mold in dry bean. **Crop Science**, Madison, v. 41, n. 2, p. 309-315, Mar. 2001.

MIKLAS, P. N.; DELORME, R.; RILEY, R. Identification of QTL conditioning resistance to white mold in snap bean. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 128, p. 564-570, 2003.

MKWAILA, W.; TERPSTRA, K. A.; ENDER, M.; KELLY, J. D. Identification of QTL for agronomic traits and resistance to white mold in wild and landrace germplasm of common bean. **Plant Breeding**, v. 130, p. 665–672, 2011.

MKWAILA, W. E. **Quantitative Trait Loci Analysis of Resistance to White Mold (*Sclerotinia sclerotiorum*) in Common Bean (*Phaseolus***

vulgaris). 2013. 148p. Dissertação - Universidade do Estado de Michigan, Michigan, 2013.

PAMPLONA, A. K. A. **Eficiência de um novo método de identificação de QTLs sob altos níveis de perdas de marcadores**. 2014. 112p. Dissertação (Mestrado em Estatística e Experimentação Agropecuária) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2014.

PARK, S.O.; COYNE, D. P.; STEADMAN, J. R.; SKROCH, P. W. Mapping of QTL for resistance to white mold disease in common bean. **Crop Science**, v. 41, p. 1253-1262, 2001.

PEREIRA, H. S. et al. Informações fenotípicas e marcadores microssatélites de QTL na escolha de populações segregantes de feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 5, p. 707-713, maio 2007.

RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 37, n. 3, p. 182-194, 2007.

RESENDE, M. D. V.; LOPES, P. S.; SILVA, R. L.; PIRES, I. E. Seleção genômica ampla (GWS) e maximização da eficiência do melhoramento genético. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 1, n. 56, p. 63–77, 2008.

SCHWARTZ, H. F. et al. Field measurement of white effects upon dry beans with genetic resistance or upright plant architecture. **Crop Science**, Madison, v. 27, p. 699-702, 1987.

SCHWARTZ, H. F.; SINGH, S. P. Breeding Common Bean for Resistance to White Mold: A Review. **Crop Science**, v. 53, p. 1832-1844, 2013.

SINGH, S. P.; SCHWARTZ, H. F. Breeding common bean for resistance to diseases: A review. **Crop Science**, v. 50, p. 2199–2223, 2010. doi:10.2135/cropsci2009.03.0163

SOULE, M. et al. Comparative QTL Map for white mold resistance in common bean, and characterization of partial resistance in dry bean lines

VA19 and I9365-31. **Crop Science**, Madison, v. 51, n. 1, p. 123-139, Jan. 2011.

SOUZA, D. A. **Efeito da seleção recorrente para resistência à mancha angular na reação ao mofo branco e em alelos SSR de progênies de feijão**. 2012. 98 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM INSTITUTE. **SAS/STATS user's guide**. Version 8. Cary, 2000. 842 p.

STEADMAN, J.R. White mold - a serious yield-limiting disease of bean. **Plant Disease**, v. 67, p. 346-350, 1983.

TANKSLEY, S.D.; GANAL, M.W.; PRINCE, J.P.; DE VICENTE, M.C.; BONIERBALE, M.W.; BROUN, P.; FULTON, T.M.; GIOVANNONI, J.J.; GRANDULLO, S.; MARTIN, G.B.; MESSEGUER, R.; MILLER, J.C.; MILLER, L.; PATERSON, A.H.; PINEDA, O.; RODER, M.S.; WING, R.A.; WU, W.; YOUNG, N.D. High density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes. **Genetics**, v.132, p.1141-1160, 1992.

TEIXEIRA, F. F. **Mapeamento de QTLs para caracteres do feijoeiro por meio de Microssatélites**. 2004. 189p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2004.

TERÁN, H. et al. Modified petzoldt and dickson scale for white mold rating of Common bean. **Annual Reports of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 49, p. 115-116, 2006.

TERÁN, H.; SINGH, S. P. Recurrent selection for physiological resistance to white mold in dry bean. **Plant Breed**, v. 129, p. 327-333, 2010. doi:10.1111/j.1439-0523.2009.01679.x

XU, S. Estimating polygenic effects using markers of the entire genome. **Genetics**, v. 163, n. 2, p. 789-801, Feb. 2003.

XU, S. QTL Mapping Can Benefit from Segregation Distortion. **Genetics**, Baltimore, v. 180, n. 4, p. 2201-2208, Dec. 2008.

ZHANG, Z. J.; YANG, G. H.; LI, G. H.; JIN, S. L.; YANG, X. B. Transgressive segregation, heritability, and number of genes controlling durable resistance to stripe rust in one Chinese and two Italian wheat cultivars. **Phytopathology**, v. 91, p. 680-686, 2001.

YANG, R.; XU, S. Bayesian shrinkage analysis of quantitative trait loci for dynamic traits. **Genetics**, Baltimore, v. 176, n. 2, p. 1169-1185, 2007.

YUE, P.; SLEPER, D.A.; ARELLI, P.R. Mapping resistance to multiple races of *Heterodera glycines* in soybean PI 89772. **Crop Science**, v. 41, p. 1587-1595, 2001.

WANG, H.; ZHANG, Y. M.; LI, X.; MASINDE, G. L.; MOHAN, S.; BAYLINK, D. J.; XU, S. Bayesian shrinkage estimation of quantitative trait loci parameters. **Genetics**, v. 170, n. 1, p. 465-480, May 2005.

ARTIGO 2

IDENTIFICAÇÃO DE QTLs DE CARACTERES MORFO- AGRONÔMICOS EM POPULAÇÃO JALO x SMALL WHITE DE FEIJOEIRO COMUM

RESUMO

O objetivo neste trabalho foi estimar a correlação entre os caracteres massa de 100 grãos (MCG) e comprimentos de vagem (CVA) e folha (CFO), e identificar QTLs que controlem esses caracteres, em população segregante proveniente do cruzamento entre as cultivares de feijão comum Jalo e Small White, nas condições do Sul do Estado de Minas Gerais. Os genitores foram cruzados e posteriormente foi obtida a geração F_2 com 190 plantas. Das plantas F_2 foram obtidas 190 progênies $F_{2:3}$ que foram utilizadas para as avaliações fenotípicas, onde foram tomadas medidas do comprimento foliar e da vagem, e a massa de 100 grãos. Foi extraído o DNA de 190 plantas F_2 e dos genitores, para a genotipagem com *primers* SSRs polimórficos entre os genitores. Na avaliação fenotípica foram utilizadas 190 progênies $F_{2:3}$ e seis linhagens, em delineamento de látice triplo, 14 x 14. As médias ajustadas das avaliações referentes à geração $F_{2:3}$ foram utilizadas para identificação de QTLs pela análise *Moving away from the marker* com análise *bayesiana*. Foram detectadas diferenças genéticas significativas ($P < 0,05$) entre os genitores e entre as progênies para todos os caracteres. As estimativas de herdabilidade foram 58,89%, 79,39% e 50,37% para CFO, MCG e CVA, respectivamente. As correlações genéticas e fenotípicas foram significativas e variaram de 0,44 a 0,74, o que indica que os caracteres CFO, MCG e CVA possuem associação. A significância das correlações genéticas entre os três caracteres morfo-agronômicos, são em parte, resultados das associações entre QTLs para os diferentes caracteres. Para seleção assistida de cada caráter, individualmente, os marcadores considerados mais promissores são o BMD17, para o caráter CFO; o marcador BM143 para o caráter MCG e para o caráter CVA, os marcadores X57211 e PVBR118. Os marcadores mais promissores e que podem ser utilizados na seleção indireta dos três caracteres simultaneamente são X57211 e BM197.

Palavras-chave: Comprimento foliar. Massa de 100 grãos. Comprimento de vagem. SSR. *Phaseolus vulgaris*.

ABSTRACT

The objectives of this study were: estimating correlations between the weight of 100 grains (WG), the leaf (LL) and the pod length (PL); and to identify SSR markers linked to *Quantitative trait loci* (QTLs) associated with these traits, in segregating population of common bean cultivars under the conditions of the South of Minas Gerais State. The parents Jalo and Small White were crossed and subsequently obtained the F₂ generation with 190 plants, and each one derived the F_{2:3} progeny. DNA from 190 F₂ plants and parents was extracted, for the genotyping with polymorphic SSRs primers in the parents. Phenotypic evaluations and analysis were set up using data of the 190 F_{2:3} progenies. The traits evaluated were: leaf and pod length, and weight of 100 grains. It was used the triple lattice design, 14 x 14. The adjusted means of the F_{2:3} progenies were used to identify the QTLs with the *Moving away from the marker with Bayesian analysis*. It was detected significant genetic differences (P<0,05) between the parents and among the progenies for all traits. Heritability estimates were 58,89%, 79,39% and 50,37% for (LL), (WG) and (PL) respectively. The genetic and phenotypic correlations were significant and ranged from 0,44 to 0,74, indicating that there is associations among the (LL), (GW) and (PL). The significance of the genetic correlations between the morphological traits is the result of associations between QTLs, or common QTLs for different characters. For assisted selection individually, the most promising markers are the BMD17 for LL, the BM143 marker for GW, and for PL the X57211 and PVBR118 markers. The most promising markers that may be used for indirect selection of the three traits simultaneously are X57211 and BM197.

Keywords: Leaf length. Weight of 100 grains. Pod length. SSR.

INTRODUÇÃO

A domesticação do feijão ocorreu independentemente em dois locais distintos, Meso-América (sementes pequenas) e Andes (sementes grandes), sendo o tamanho das sementes a principal característica que distingue os dois grupos de germoplasmas (HANNAH et al., 2000; McCLEAN et al., 1993; VIEIRA et al., 2005). O conjunto andino é caracterizado, principalmente, por feijões de grãos grandes e faseolina T, C, H e A, enquanto que os mesoamericanos possuem sementes pequenas e faseolina S (GEPTS; DEBOUCK, 1991). O tamanho da semente varia de pequenas (menor que 20g/100 sementes, como a cultivar Small White) a grandes (maior que 40g/100 sementes, como a cultivar Jalo).

Algumas cultivares por serem originárias de diferentes centros de domesticação, como as cultivares Jalo e Small White, por exemplo, contrastam em vários aspectos além do tamanho da semente, como o tamanho de folhas e vagens. Há uma hipótese que leva a uma associação entre o tamanho das folhas, vagens e grãos. Segundo Collicchio et al. (1997), as inflorescências que darão origem aos grãos, são provenientes de uma modificação das folhas. Assim, cultivares com folhas pequenas irão produzir vagens e grãos pequenos, e vice-versa. No entanto, poucos estudos foram conduzidos para confirmar essa associação. Entre eles, um trabalho conduzido por Duarte e Adams (1972) relata a correlação positiva entre o tamanho dos grãos e das folhas. Com relação ao comprimento de vagem e peso de 100 sementes, Aryeetey & Laing (1973) estimaram em feijão caupi correlações genóticas significativas e de alta magnitude (0,95). O que não se sabe, é se essa correlação é devida a ligação ou pleiotropia. Um estudo mais aprofundado nesses caracteres, como a identificação de QTLs comuns entre eles, elucidaria melhor o entendimento da associação entre tais características.

Assim, o objetivo neste trabalho foi estimar a correlação entre os caracteres massa de 100 grãos e comprimentos de vagem e folha e identificar

QTLs que controlem esses caracteres em população segregante proveniente do cruzamento entre as cultivares Jalo e Small White, nas condições do Sul do Estado de Minas Gerais.

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido na área experimental do Departamento de Biologia (DBI) da Universidade Federal de Lavras (UFLA). O município de Lavras situa-se na região sul do estado de Minas Gerais, a 918 metros de altitude, 21°58' de latitude Sul e 42°22' de longitude Oeste.

Foram utilizados como genitores as linhagens Jalo e Small White. Sementes dos genitores foram semeadas em vasos plásticos de 3,5 litros, contendo o substrato terra: areia: esterco bovino (3:1:1). Após a emergência, foram mantidas em cada vaso três plantas de feijão. Os genitores foram cruzados sob telado, e as sementes F₁ obtidas foram semeadas no campo experimental da UFLA para obtenção da geração F₂. A partir de planta individual F₂, foi obtida uma progênie F_{2,3}, totalizando 190 progênies, que foram utilizadas no estudo.

As avaliações fenotípicas foram realizadas na safra de inverno, em Lavras-MG. O delineamento experimental utilizado foi o látice triplo 14 x 14, sendo os tratamentos as 190 progênies e como testemunhas, os dois genitores (linhagens Jalo e Small White) e ainda as linhagens, Cornell 605, G-122, Corujinha e CNFC 9506. A parcela experimental foi constituída de uma linha de um metro com espaçamento entre linhas de 0,60 m e a densidade de semeadura de quinze sementes por metro linear. Foi realizada adubação na semeadura, com 300 kg/ha da fórmula 8-28-16 (N-P₂O₅-K₂O) com posterior aplicação de 150 kg/ha de sulfato de amônio em cobertura, aproximadamente vinte dias após a emergência. A irrigação foi realizada normalmente por aspersão sempre que necessário.

Após o término do florescimento das plantas, foram tomadas medidas (cm) do maior comprimento do folíolo central de uma folha por

planta do terço médio da planta (CFO). Para medir o comprimento da vagem (CVA), foi tomada a medida longitudinal (cm) entre a base e o ápice de uma vagem por planta, coletada no terço médio da planta. As medições foram realizadas em 10 plantas por parcela. As vagens foram coletadas no fim do ciclo da cultura, após completa maturação. A massa (g) de 100 grãos (MCG) foi obtida pela pesagem em balança de precisão de uma amostra aleatória de 100 grãos.

Extração de DNA

O DNA das 190 plantas F₂ juntamente com os dois genitores foi extraído de acordo com o procedimento usado por Pereira et al. (2007).

Foram utilizadas amostras de cerca de 2 g de folhas jovens de cada planta, trituradas com 10 mL de tampão de extração e 20µL de β-mercaptoetanol, em almofariz com nitrogênio líquido. O tampão de extração é constituído de 2% de CTAB, 100 mM de TRIS (pH 8,0), 20 mM EDTA (pH 8,0), 1,4 M de NaCl e 1% de polivinilpirrolidona (PVP). O material triturado permaneceu incubado, por 30 minutos, em tubos de centrifuga, em banho-maria, a 65°C, sob agitação leve. Após o banho-maria, os ácidos nucleicos foram extraídos com 10 mL da solução clorofórmio: álcool isoamil (24:1) e, depois de centrifugados para separar a fase orgânica da aquosa, o sobrenadante, que contém os ácidos nucleicos, foi coletado. Estes foram precipitados pela adição de 30 mL da mistura de etanol 95%: acetato de amônio 7,5M (6:1) e mantidos em um freezer, a -20°C, por uma noite. Após a precipitação, os ácidos nucleicos foram transferidos para tubos de microcentrifuga Eppendorf, centrifugados e secos. Em seguida, os ácidos nucleicos foram reidratados em tampão TE (1 mM de TRIS e 0,1 mM de EDTA). Foi realizada a segunda extração com clorofórmio:fenol:álcool isoamílico (24:25:1) e os ácidos nucleicos do sobrenadante foram novamente precipitados pela adição de, pelo menos, três volumes de uma mistura de acetato de sódio 3M: etanol 95% (1:20). Os ácidos nucleicos precipitados

foram reidratados em tampão TE. Alíquotas de DNA obtidas de cada linhagem foram quantificadas em gel de agarose 1%, ao lado de um padrão de concentração de DNA, construído a partir de DNA de fago λ , nas concentrações de 100, 200 e 300 ng/ μ L. Mediante comparação visual da intensidade das bandas do DNA das amostras e dos padrões, a concentração de cada amostra foi estimada e, posteriormente, diluída para a concentração de, aproximadamente, 10 ng/ μ L, utilizada nas reações.

Reação com marcadores microssatélites e pré-seleção dos pares de primers para genotipagem da população F₂.

Cada reação foi preparada em um volume de 12 μ L, misturando-se os seguintes reagentes com as respectivas concentrações (Pereira et al., 2007): 20 ng de DNA genômico; 100 μ M de cada um dos desoxirribonucleotídeos (dATP, dGTP, dCTP e dTTP); uma unidade da enzima Taq DNA polimerase; 2,25 μ L do par de *primers*; 2,0 μ l de tampão de reação (50 mM tris pH 8,3; 2,0 mM MgCl₂; 20 mM de KCl; 10 μ g de BSA; 0,25% de ficoll 400; 10 mM de tartrazine) e água bidestilada, até totalizar 12 μ L. As amplificações foram realizadas em tubos de 0,2 mL, em termociclador modelo Mastercycler Eppendorf, por meio do seguinte programa: uma etapa de dois minutos, a 94°C (desnaturação inicial), seguida de 40 ciclos, sendo cada um de 15 segundos (desnaturação), a 94°C; 30 segundos (anelamento dos *primers*) em temperatura variável de 55°C a 60°C e 30 segundos (extensão) a 72°C. Finalmente, uma etapa de dois minutos, a 72°C (extensão final). Os produtos da amplificação foram separados por eletroforese, em gel de poliacrilamida 6%, em tampão TBE (0,045 M trisborato e 0,001 M EDTA), a 80V, por três horas e meia. Posteriormente, foram corados com nitrato de prata e fotografados em câmera digital.

Primeiramente, foi verificada a existência de polimorfismo entre os genitores com 600 pares de *primers* amplificadores de regiões microssatélites (SSR) aleatórios de *Phaseolus vulgaris*, cujas sequências

estão disponíveis em Bean Improvement Cooperative - BIC (2007). Após a verificação dos polimorfismos nos genitores, os 70 primers considerados polimórficos foram utilizados para genotipar a população F₂ de 190 plantas. Os fragmentos de DNA amplificados por cada par de *primers* foram identificados na progênie como 0 (zero) para a banda proveniente do genitor Jalo, 2 (dois) para a banda proveniente do genitor Small White e 1(um) quando presente banda dos dois genitores.

Análises estatísticas

Para realizar as análises de variância, foi utilizada uma única nota por parcela, obtida a partir da média das notas atribuídas em 10 plantas.

Utilizou-se o Procedimento PROC MIXED do software SAS (STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM INSTITUTE – SAS INSTITUTE, 2000) para as análises de variância.

As estimativas de herdabilidade foram obtidas por meio das expressões:

$$h_a^2 = \sigma_G^2 / \sigma_F^2$$

Em que:

h_a^2 : Herdabilidade no sentido amplo;

σ_G^2 : Variância Genética entre progênies;

σ_F^2 : Variância Fenotípica entre progênies.

Para cada experimento foi calculada a acurácia seletiva (r_{gg}) (RESENDE; DUARTE, 2007), pela expressão:

$$r_{gg} = (1-1/F)^{1/2}$$

em que F é o valor do teste F de Snedecor para o efeito de tratamentos da análise de variância.

As correlações (Genética e Fenotípica) entre os pares de caracteres bem como os respectivos erros padrões, foram obtidos por procedimento análogo ao apresentado por Holland (2006) e Piepho e Möhring (2011), através do PROC MIXED do software SAS (STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM INSTITUTE – SAS INSTITUTE, 2000).

Moving away from the marker com análise bayesiana

A técnica apresentada por Doerge, Zeng e Weir (1997) foi utilizada sob abordagem bayesiana, incluindo uma adaptação da análise em múltiplos marcadores de Xu (2003) e da análise de múltiplos QTLs de Wang et al. (2005), como descrito por Pamplona (2014). Esta técnica adaptada permite que o QTL assuma posições variando dentro de um intervalo (distância) definido pela fração de recombinação entre o QTL e o marcador, em vez de fixo entre duas marcas, como no mapeamento por múltiplos QTLs, adotando-se uma busca mais restrita. Neste trabalho, utilizou-se o intervalo definido pelas frações de recombinação zero e 0,2, adotando uma busca de QTLs referenciada pela marca, dentro deste intervalo. Assim, assume-se que a marca está ligada ao QTL e, então, caminha-se dentro do intervalo escolhido, afastando-se da marca que está sendo utilizada como pivô. Portanto, o provável QTL poderá localizar-se em alguma posição dentro deste intervalo.

No método apresentado, utilizou-se uma distribuição uniforme como função auxiliar, onde se amostra uma nova posição através da função de Haldane (HALDANE, 1919), sob um intervalo delimitado, utilizando uma constante que define o quanto se deve caminhar dentro do intervalo, normalmente valor de 1 ou 2 cM.

Como muitos intervalos, na realidade, não contém QTLs, então eles são penalizados e encolhidos para zero pela metodologia bayesiana *shrinkage*. Para isso, neste trabalho utilizou-se o método denominado Bayes

B, proposto por Meuwissen, Hayes e Goddard (2001), que considera a existência de muitos locos sem variância genética e poucos com variância genética. Assim, este método utiliza uma priori com alta densidade, π , em $\sigma_g^2 = 0$, sendo σ_g^2 a variância genética, e com uma distribuição Qui-quadrado inversa escalada para $\sigma_g^2 > 0$, ou seja, a distribuição a priori é:

$$\begin{array}{ll} \sigma_{\xi}^2 = 0 & \text{com probabilidade } \pi \\ \sigma_{\xi}^2 \sim \chi^2(\nu, S) & \text{com probabilidade } 1 - \pi \end{array}$$

sendo ν o número de graus de liberdade, S o parâmetro de escala e π um valor conhecido e arbitrariamente especificado (neste trabalho, considerou-se $\pi=0,95$).

O perfil da intensidade do QTL é representado por Yang e Xu (2007) como uma função da posição $f(\lambda)$. No entanto, $f(\lambda)$ pode não ser suficientemente informativa para inferência acerca do QTL na análise bayesiana *shrinkage*. Baseado nisto, Yang e Xu (2007), propuseram a descrição dos efeitos dos QTLs de acordo com suas formas quadráticas e ponderadas pela intensidade da posição:

$$g(\lambda) = W(\lambda)f(\lambda)$$

$$W(\lambda) = \mathbf{b}\mathbf{V}_b^{-1}\mathbf{b} + \mathbf{d}\mathbf{V}_d^{-1}\mathbf{d}$$

sendo \mathbf{b} e \mathbf{d} os vetores de efeitos aditivos e dominantes, respectivamente, dos QTLs, \mathbf{V}_b^{-1} e \mathbf{V}_d^{-1} as inversas das variâncias dos efeitos dos QTLs dadas

por $\left(\sum_{i=1}^n x_{ij}^2 + \frac{\sigma_0^2}{\sigma_{b_j}^2} \right)^{-1} \sigma_0^2$, que corresponde à inversa da matriz de

informação do efeito aditivo e $\left(\sum_{i=1}^n w_{ij}^2 + \frac{\sigma_0^2}{\sigma_{d_j}^2} \right)^{-1} \sigma_0^2$, que corresponde à

inversa da matriz de informação do efeito dominante.

Esse teste equivale a um Teste de Wald ($W(\lambda)$) e segue aproximadamente uma distribuição qui-quadrado com dois graus de liberdade (YANG; XU, 2007). Neste trabalho, as marcas consideradas significativas, para esta população, foram aquelas com valor de $g(\lambda) = W(\lambda)f(\lambda)$ maior que $\chi^2_{(0,95;2)} = 5,99$.

No método de identificação de QTLs apresentado por Pamplona (2014) pode ocorrer identificação de um mesmo QTL por diversas marcas, já que as distâncias percorridas para a busca de QTL (intervalos pré-determinados pela fração de recombinação) podem se sobrepor. Assim, para tentar identificar e eliminar QTLs considerados iguais, estimados por diferentes marcas, utilizou-se o desequilíbrio de ligação entre os QTLs estimados como descrito abaixo, sendo usualmente chamado de desequilíbrio de ligação normalizado (D'). Os QTLs considerados com alto desequilíbrio de ligação podem ser considerados o mesmo QTL.

$$D'_{AB} = \begin{cases} \frac{D_{AB}}{\min(p_A p_B, p_a p_b)} & D_{AB} < 0 \\ \frac{D_{AB}}{\min(p_A p_b, p_a p_B)} & D_{AB} > 0 \end{cases}$$

sendo

p_A a frequência do alelo A;

p_B a frequência do alelo B;

$p_a = 1 - p_A$ a frequência do alelo a;

$p_b = 1 - p_B$ a frequência do alelo b;

$D_{AB} = p_{AB} - p_A p_B$.

Após identificar os prováveis QTLs, as distâncias entre marca e QTL foram calculadas em centiMorgans (cM) com a função de Kosambi,

que assume a presença de interferência nos eventos de recombinação (KOSAMBI, 1944; LIU, 1998). Portanto, a fórmula utilizada foi:

$$x = 0,25 \cdot \ln\left(\frac{1+2r}{1-2r}\right)$$

sendo r a fração de recombinação.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Avaliação fenotípica dos caracteres morfológicos

O resumo da análise de variância para os caracteres avaliados está apresentado na Tabela 1.

As estimativas da acurácia seletiva variaram entre os caracteres avaliados. A acurácia seletiva refere-se à correlação entre o valor genotípico verdadeiro do tratamento genético e aquele estimado a partir das informações dos experimentos (COSTA et al., 2005). E conforme Resende e Duarte (2007), os valores entre 70 e 90% são considerados altos. As estimativas obtidas neste estudo podem então serem consideradas, de grande magnitude, indicando que os caracteres foram avaliados com boa precisão.

Foram observadas diferenças significativas ($P < 0,05$) entre os genótipos, e principalmente entre progênies para todos os caracteres avaliados. A variabilidade entre as progênies é de grande interesse nos programas de melhoramento, sendo a sua presença uma condição necessária para identificação dos QTLs.

A diferença significativa entre genitores reforça a importância da escolha das cultivares Jalo e Small White para este estudo. As estimativas das médias comprovam o quanto os pais diferem na expressão dos caracteres avaliados. A cultivar Jalo apresentou em média, MCG 2,85 vezes maior que a Small White. Este resultado é semelhante ao encontrado por Teixeira (2004), em que essa relação (MCG Jalo / MCG Small White), foi de 2,82 vezes. Em relação ao comprimento de folha (CFO) e vagem (CVA), a cultivar Jalo apresentou em média, CFO e CVA de 1,30 e 1,37 vezes maior que a cultivar Small White, respectivamente.

Comparando-se a média entre os genitores e as progênies $F_{2:3}$ (Tabela 1), nota-se a semelhança entre estas, principalmente para os caracteres CFO e CVA. Esta semelhança entre as médias pode indicar interação alélica principalmente aditiva. Este tipo de interação facilita a

seleção porque um indivíduo ou grupo de indivíduos quando selecionados produzirão uma descendência com média semelhante à dos indivíduos que a originaram.

Tabela 1. Resumo da análise de variância para os caracteres CFO=Comprimento foliar; MCG= Massa de 100 grãos; CVA= comprimento de vagem em genótipos de feijoeiro na safra de inverno (Progênes F_{2:3}). Estimativas de herdabilidade no sentido amplo (h_a^2), com seus limites inferiores e superiores (LI e LS) e acurácia seletiva(r_{gg}).

Fontes de variação	GL	QM		
		CFO	MCG	CVA
Rep	2	260,93**	13,88 ^{ns}	2,75 ^{ns}
Bloco(rep)	39	2,33**	9,94 ^{ns}	2,30**
Genótipos	195	1,67**	46,09**	2,72**
Entre progênes	189	1,40**	32,15**	2,39**
Entre genitores	1	9,12**	1,248,98**	20,63**
Entre testemunhas	3	7,80**	448,09**	3,89*
Entre tipos	2	16,89**	449,88**	26,34**
Progênes vs genitores	1	1,25 ^{ns}	116,77**	1,94 ^{ns}
Prog, e genit, vs test,	1	18,50**	378,26**	32,18**
Erro	348	0,72	9,54	1,35
<i>Média Jalo</i>		10,57	41,68	12,94
<i>Média Progênes</i>		8,80	23,26	10,52
<i>Média S, White</i>		7,98	13,36	9,14
h_a^2 %		56,89	79,39	50,37
h_{LI}^2 (%)		44,48	73,34	36,08
h_{LS}^2 (%)		66,23	83,79	61,12
r_{gg} (%)		75,42	89,05	70,97

*, **, ^{ns}: significativo a 5% e a 1% de probabilidade e não significativo, respectivamente, pelo teste F.

As estimativas das herdabilidades (h_a^2) podem ser consideradas intermediárias, pois foram superiores a 50%, com destaque para MCG que alcançou herdabilidade de 79,39%. Estas estimativas são semelhantes às obtidas em outros trabalhos. Singh (1991) encontrou estimativas de herdabilidades para CVA, variando de 0,53 a 0,91. Coelho et al. (2002) estimaram as herdabilidades para peso médio de 100 grãos; em diferentes populações F₂ e obtiveram valores entre 0,19 e 0,33, nas épocas de cultivo primavera-verão e verão-outono, respectivamente, que são ainda inferiores

às obtidas neste trabalho. Lana et al. (2003), Andrade et al. (2005) e Almeida et al. (2013), estudando diferentes populações de feijoeiro, obtiveram estimativas de herdabilidade para massa de 100 grãos com valores menores que um até 96% e para CVA, a herdabilidade atingiu valores acima de 90%. Melo, Santos e Ferreira (2003) encontraram herdabilidades para MCG em uma população de linhagens recombinantes proveniente do cruzamento entre as cultivares Carioca e Flor de Mayo de 60,37% e 86,86%. É importante ressaltar que existe uma grande faixa de variação nas estimativas da herdabilidade de um mesmo caráter e a comparação entre essas estimativas normalmente é dificultada devido às diferenças nas metodologias utilizadas e também das condições ambientais, já que a herdabilidade não é uma propriedade imutável.

Correlação entre os caracteres

Todas as correlações estimadas foram significativas. Conforme Steel, Torrie e Dickey (1997), na medida em que o erro-padrão é, pelo menos, 50% inferior à estimativa, pode-se inferir que essa correlação é significativamente não nula ($P < 0,05$) (Tabela 2). As correlações foram positivas, o que indica que os mesmos mecanismos fisiológicos influenciaram as causas da variação genética e fenotípica para estes caracteres.

Tabela 3. Estimativas de Coeficientes de Correlação Genotípica (r_g) e Fenotípica (r_f) entre os caracteres CFO=Comprimento foliar; MCG= Massa de 100 grãos; CVA= comprimento de vagem entre progênies $F_{2:3}$ do cruzamento Jalo x Small White, em Lavras=MG.

Caracteres	Correlações	
	r_g	r_f
CFOxCVA	0,54 (0,11)	0,44 (0,07)
CFOxMCG	0,58 (0,08)	0,42 (0,07)
CVAxMCG	0,74 (0,08)	0,51 (0,06)

Obs: Os valores entre parênteses referem-se aos erros associados às estimativas de correlação.

Com relação às magnitudes, os valores variaram de 0,42 a 0,74, sendo que todas as correlações genóticas foram superiores às fenotípicas, demonstrando uma maior contribuição dos fatores genéticos na associação desses caracteres. A correlação genética é responsável pela fração herdável dos genitores para a progênie (COIMBRA et al., 2000), e pode ser causada, principalmente, pela pleiotropia ou genes ligados. A correlação genética entre CFO e MCG foi 0,58. Entre os caracteres CFO e CVA foi 0,54, e entre CVA e MCG, foi um pouco maior, 0,74. Ao contrário do observado neste estudo, Andrade et al. (2005) encontraram correlação genética negativa, entre CVA e MCG avaliando a produção de feijão-verde em 14 genótipos de feijão-caupi, mostrando que a seleção para o aumento do CVA pode diminuir a MCG. Já Awan et al. (2014), avaliando 13 genótipos de feijoeiro, obtiveram correlação fenotípica de 0,44. Aryeetey e Laing (1973) também estimaram em feijão caupi, correlações genóticas significativas e de alta magnitude (0,95) entre CVA e MCG. A significância das correlações obtidas neste estudo, indica que estes caracteres possuem associação, como comentado por Collicchio et al. (1997), podendo compartilhar um ou mais genes responsáveis pela expressão destes caracteres. Isso aponta para a possibilidade de ocorrência de identificação de QTLs comuns entre os caracteres.

A magnitude intermediária das correlações aponta a possibilidade de seleção de linhagens que associem caracteres de interesse em feijoeiro, como folhas menores e vagens e grãos de tamanhos intermediários.

Identificação de QTLs para os caracteres morfológicos

Os dados relacionados à identificação dos QTLs associados ao comprimento de folha (CFO), comprimento de vagem (CVA) e massa de 100 grãos (MCG), encontram-se nas Tabelas 3, 4, e 5, APÊNDICE C.

Entre as 70 marcas utilizadas na genotipagem, 55 foram significativas ($FRxWald > 6$) para o caráter CFO. Destas, 11, apresentaram-

se ligadas ao QTL e com herdabilidade superior a 50% (X57211, PV-at004, ATA9, PVBR67, X60000, PVgccacc001, BM160, ATA244, BMD17, GATS91 e BM197).

Para o caráter MCG, entre as 70 marcas, 64 foram significativas ($FR \times Wald > 6$). Entre estas, 20 apresentaram herdabilidade superior a 50% (X57211, PV-at004, ATA9, BM185, PVM45, PVBR189, PVESTBR_279, ATA269, BM143, BM212, BMD45, PVBR11, PVESTBR_71, BMc32, BMc5, BMc68, BMc88, GATS91, BM197 e PVBR93). Os QTLs identificados por estas marcas se encontram também distanciados em até 10cM.

Para o caráter CVA, 58 marcas foram significativas ($FR * Wald > 6$), e destas, 14 apresentaram herdabilidade superior a 50 % e distância máxima de 10cM entre marcador e QTL (X57211, PV-at008, BMc34, BM185, BM175, BM187, BM140, PVBR118, PVBR185, BN, BMc68, BMD17, BM197e PVBR93).

O alto número de QTL significativos para os três caracteres, pode ser devido à alta variação na população, pois o intervalo entre as médias máxima e mínima foi bem amplo: CFO 6,953 cm a 11,060 cm; CVA 8,790 cm a 16,420 cm e MCG:15,193 g a 31,828 g. Deve-se lembrar que neste trabalho foi utilizada uma população obtida de um cruzamento Andino x Mesoamericano. Blair et al. (2010), comentam em seu trabalho que encontraram poucos QTLs para concentração de Fe e Zn em semente de feijoeiro, e atribui a isso, o fato de utilizar um cruzamento *intrapool* gênico. Ele explica que em cruzamentos *interpool* gênico (Andino x Mesoamericano por exemplo), há maior número de genes envolvidos na herança de determinadas características. Por isso também é que há maior número de QTLs identificados quando se utiliza este tipo de população.

Em relação ao CFO não foram encontrados na literatura relatos referentes à identificação de QTLs para este caráter, o que destaca a importância dos resultados aqui encontrados.

O marcador BM164 foi mapeado no GL2 ligado a um QTL que atua na expressão do comprimento de vagem (CVA) por Davis et al. (2006), sendo flanqueado pelos marcadores BM139 e BM172. Neste estudo, os marcadores BM139 e BM172, também identificaram QTLs associados ao CVA, no entanto com baixa herdabilidade, 24,572% e 35,496% respectivamente.

Um dos principais trabalhos encontrados na literatura, que contempla mapeamento de QTLs para MCG, foi realizado por Blair et al. (2006). Os autores avaliaram características fenológicas, arquitetura de planta, peso de semente, produção e componentes de produção, em uma população de retrocruzamento obtida do cruzamento entre Cerinza e G24404. Vários resultados encontrados por esses autores, corroboram com os encontrados no presente estudo, no que se refere a QTLs para MCG, e por isso, considerou-se oportuno divulgá-los.

O marcador BM143, foi mapeado no GL 2 por Blair et al. (2006) ligado ao QTL *sw2.1*, que controla peso de semente (MCG). Mais tarde, Cichy et al. (2009), também identificaram um QTL próximo ao marcador BM143, que atua na concentração de fósforo (P) na semente. Os resultados encontrados neste estudo, mostram que o marcador BM143 identificou um QTL significativo para MCG e com uma elevada herdabilidade (98,658). Isso o torna promissor para utilização na SAM.

Blair et al. (2006) identificaram o QTL *sw2.2*, no GL2, controlando a MCG, ligado ao marcador BM152, sendo que um dos marcadores que o flanqueia é o GATS91. Outro trabalho que confirma a relação do marcador BM152 com o peso de 100 sementes foi realizado por Teixeira (2004). A autora identificou QTL ligado a este marcador, explicando grandes percentuais da variação fenotípica para o peso de 100 sementes. Porém, a autora mapeou este marcador no GL4, diferentemente de Blair et al. (2006). Neste estudo, o QTL identificado pelo marcador BM152, apesar de significativo, apresentou uma baixa herdabilidade tanto para CVA quanto

para MCG. Já o marcador GATS91, se encontra próximo a um QTL com elevado efeito aditivo (0,6036) e herdabilidade de 77,219%.

No GL3, Blair et al. (2006), mapearam o QTL *sw3.1*, ligado ao marcador BM181, flanqueado pelos marcadores BM197 e BM98. Destes marcadores, o BM197, foi utilizado neste estudo e também identificou um QTL para os caracteres avaliados. Para CFO, identificou um QTL com 50,768% de herdabilidade, para CVA a herdabilidade do QTL foi 58,462% e para MCG, o QTL apresenta uma herdabilidade de 52,286%.

No GL4, foram encontrados os seguintes marcadores: X60000 (encontrado na literatura também como PV-at003), mapeado por Yu et al. (2000) e o PVBR35, mapeado por Grisi et al. (2007). Entre estes, o marcador X60000 foi utilizado neste trabalho e se mostrou associado a um QTL para CFO, com herdabilidade de 51,736%.

O marcador Pv-at006 foi mapeado no GL5, próximo ao gene de expressão da glutamina sintetase, umas das enzimas responsáveis pela assimilação de nitrogênio pelo feijoeiro (YU et al., 2000). Este marcador se encontra próximo (1,016cM) a um QTL que controla a MCG, no entanto com uma herdabilidade de 25,325%.

O marcador BM160 foi mapeado no GL7 inicialmente por Gaitan-Solisa et al. (2002) e também por Blair et al. (2006), que identificaram neste grupo o QTL *sw7.1* ligado ao loco *ph*, e flanqueado pelas marcas BM160 e BM185. O BM160 encontra-se também flanqueando o QTL *ph7.1* que controla altura de planta. O loco BM185 está também associado ao QTL *pw7.1* que expressa largura da planta e também ao QTL *sp7.1* que atua na expressão do número de sementes por planta.

Neste estudo, o marcador BM160, apesar de identificar QTLs significativos para CVA e MCG, apresenta baixa herdabilidade e se encontra distante do QTL para ambos caracteres. Já o outro marcador que flanqueia o QTL, BM185, neste trabalho apresentou-se ligado a um QTL para CVA e MCG, com elevada herdabilidade (53,175% e 96,200% respectivamente)

No GL8, Blair et al. (2006) mapearam o QTL *sw8.2*, ligado ao marcador BM165, sendo que um dos marcadores que o flanqueiam é o BM189, que neste trabalho também identificou QTL para MCG, no entanto, com uma herdabilidade intermediária (48,482%).

Os marcadores BM157 e BM212, foram mapeados no GL10 por Davis et al. (2006) e Blair et al. (2006) respectivamente. Os dois marcadores estão associados a QTLs que controlam a expressão da MCG. O marcador BM212 se encontra ligado ao QTL *sw10.1*.

Neste trabalho, estes dois marcadores também se mostraram associados significativamente a QTLs com elevada herdabilidade para MCG, e também CFO e CVA. No entanto, o marcador BM157 segrega a quase 20cM do QTL nos três caracteres.

Ao se analisar a Figura 1, nota-se que a marca 66, referente ao marcador BMD17 se destacou na identificação de QTL para CFO. Esta marca pode ser promissora na seleção indireta, pois além de estar a menos de 1cM do QTL, apresentam ainda elevada herdabilidade (79,374%), critério que define a confiança da utilização da marca na seleção assistida (Tabela 3, APÊNDICE C).

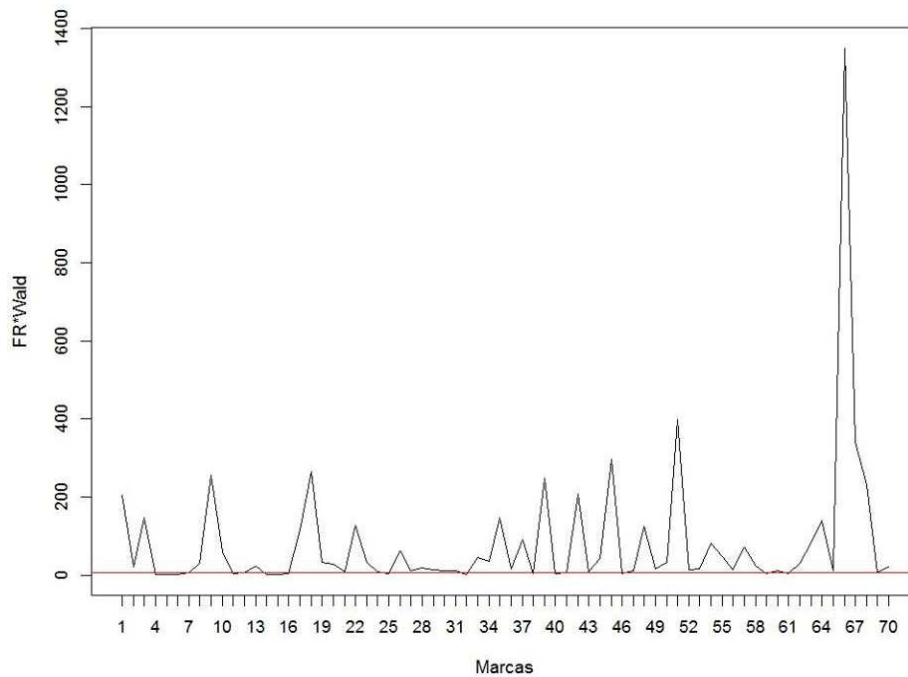


Figura 1. Identificação de QTLs para Comprimento de folha (CFO) em feijoeiro, por marcadores SSR, pelo método *moving away from the marker* com análise *bayesiana*.

Na Figura 2, é possível notar que a marca que mais se destacou na identificação de QTL para MCG foi a 31, que representa o marcador BM143. Este marcador identificou o QTL com maior valor de $FRxWald$, associado a maior estimativa de herdabilidade (98,658%) e elevado efeito aditivo negativo (-2,9037), o que o leva a atuar mais eficientemente na redução da expressão do caráter. (Tabela 5, APÊNDICE C). Isso caracteriza a marca como promissora a ser utilizada na seleção assistida.

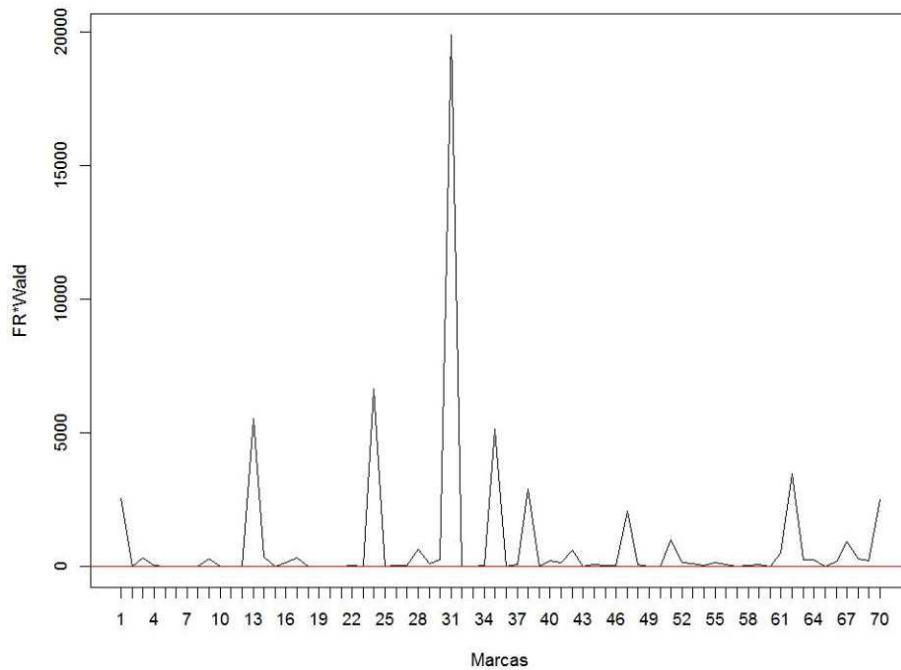


Figura 2. Identificação de QTLs para Massa de 100 grãos (MCG) em feijoeiro, por marcadores SSR, pelo método *moving away from the marker* com análise *bayesiana*.

Já na Figura 3, referente a identificação de QTLs para CVA, as duas marcas que mais se destacam são as marcas 1 e 47, que correspondem aos marcadores X57211 e PVBR118. Essas marcas apresentaram também, elevada herdabilidade, 78,211% e 77,486%, respectivamente. Para este caráter, estas duas marcas se revelam mais favoráveis à utilização na seleção indireta.

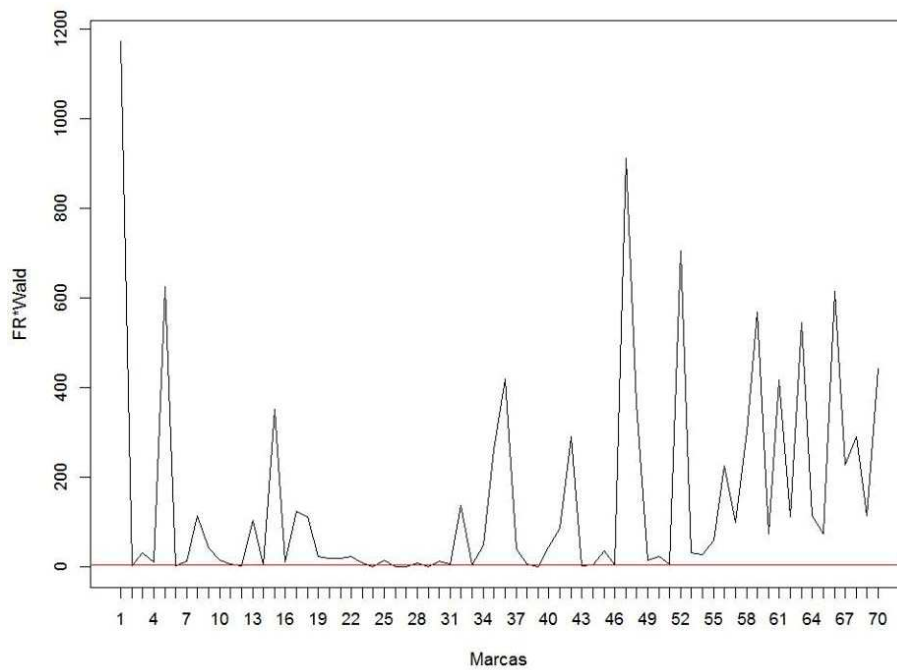


Figura 3. Identificação de QTLs para Comprimento de vagem (CVA) em feijoeiro, por marcadores SSR, pelo método *moving away from the marker* com análise *bayesiana*.

Na tabela 5, encontram-se os QTLs comuns entre os três caracteres avaliados. Os marcadores desta tabela, são aqueles significativos ($FR \times Wald > 6$) e com herdabilidade superior a 50%.

Tabela 5. Coincidência entre QTLs significativos ($FRxWald > 6$) e com herdabilidade superior a 50% para comprimento de folha (CFO), massa de 100 grãos (MCG) e comprimento de vagem (CVA) em progênies $F_{2,3}$ em feijoeiro.

Marcador	D ^a	E.ad ^b	E. Dom ^b	h ² (%) ^c	FxWald ^d
CFO					
X57211	0,919	+	-	53,447	204,712
BM157	19,991	+	-	74,841	146,774
BMD45	17,737	+	-	68,299	206,801
BM197	1,034	+	-	50,768	230,891
MCG					
X57211	0,868	+	+	78,031	2544,885
BM157	19,997	+	+	92,648	5152,520
BMD45	0,476	-	-	73,346	619,973
BM197	1,015	+	+	52,286	303,894
CVA					
X57211	0,859	+	-	78,211	1171,260
BM157	19,983	+	-	72,347	261,048
BMD45	17,733	+	+	70,309	291,459
BM197	1,027	+	+	58,462	290,229

^aDistância em cM entre o marcador e o QTL; ^bEfeito do QTL: E.ad (efeito aditivo); E.dom (efeito de dominância); - Reduz o efeito; + Aumenta o efeito; ^c Herdabilidade do QTL; ^d Frequência relativa (em 10000 iterações) x valor de Wald.

Analisando-se a Tabela 5, percebe-se que das 70 marcas, quatro são comuns entre os três caracteres. No entanto, duas marcas merecem destaque, por se apresentarem ligadas ao QTL, X57211 e BM197.

Estes resultados demonstram a ocorrência de associações entre QTLs para os diferentes caracteres. Pode-se inferir, que as correlações genéticas significativas estimadas anteriormente, que variaram de 0,54 a 0,74 entre os três caracteres morfo-agronômicos avaliados, são resultados, pelo menos em parte, dessa associação. Não foram encontrados na literatura, dados sobre QTLs que correlacionassem esses três caracteres. Isso mostra a importância dos resultados obtidos neste estudo para um maior entendimento das relações entre os caracteres CFO, CVA e MCG.

Correlação genética significativa indica que os caracteres avaliados podem compartilhar um ou mais genes responsáveis pela sua expressão.

Estes genes, ou QTLs, podem então ser pleiotrópicos ou ligados. No entanto, o que se vê, é que foi possível identificar seis QTLs, cada um atuando nos três caracteres, o que caracteriza, provavelmente, pleiotropia. É claro que a presença de pleiotropia ou não, só poderia ser confirmada com um estudo de isolamento dos QTLs e o seqüenciamento dos mesmos.

As estimativas do desequilíbrio de ligação podem ajudar a entender melhor a relação entre os diferentes QTLs. A análise revelou um baixo DL entre os QTLs identificados para os três caracteres.

Os valores mínimos de D' foram 0,0003423 (entre os QTLs identificados pelos marcadores BN e PVESTBR_95 para CFO), 0,0003405 (entre os QTLs identificados pelos marcadores BMD33 e BMc88 para CVA) e 0,0006534 (entre os QTLs identificados pelos marcadores GATS91 e PVESTBR_95). Os valores máximos de D' ocorreram entre os marcadores SSR-IAC143 e SSR-IAC144, e foram 0,2574, 0,2565 e 0,2573 para os caracteres CFO, CVA e MCG respectivamente.

Quanto mais próximo de 1 o valor de D' , maior o DL. Assim, as baixas estimativas de D' encontradas, levam a inferir que a ligação gênica, uma das principais causas que ocasionam o DL não está presente, e que cada marca está relacionada a diferentes QTLs.

Além da contribuição no entendimento da associação entre os caracteres, os marcadores que identificaram importantes QTLs neste estudo têm grande potencial para a utilização na seleção indireta, pois se mostraram associados a elevadas herdabilidades e se encontram próximos aos seus respectivos QTLs, o que são indícios favoráveis a sua utilização na seleção assistida por marcadores moleculares. É claro que alguns fatores devem ser considerados, principalmente a eficiência das metodologias de seleção que visem obter cultivares com tamanhos variados de sementes, folhas e vagens.

A adoção dos marcadores ligados a QTLs que controlam os três caracteres, simultaneamente, para a seleção assistida, torna o emprego dos marcadores moleculares mais econômicos pelo uso de um marcador para seleção simultânea de mais de uma característica.

CONCLUSÕES

As correlações genéticas significativas entre os três caracteres morfo-agronômicos, são, pelo menos em parte, resultados das associações entre QTLs para os diferentes caracteres.

Para seleção assistida de cada caráter, individualmente, os marcadores considerados mais promissores são o BMD17, para o caráter CFO; o marcador BM143 para o caráter MCG e para o caráter CVA, os marcadores X57211 e PVBR118.

Os marcadores mais promissores e que podem ser utilizados na seleção indireta dos três caracteres, simultaneamente, são: X57211 e BM197.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, W. S.; FERNANDES, F. R. B.; SANTOS, E. O.; TEÓFILO, M.; BERTINI, C. H. M. Estimativas de parâmetros genéticos em genótipos de feijão caupi. In: **III CONGRESSO NACIONAL DE FEIJÃO CAUPI**, Recife, 2013.
- ANDRADE, F. N.; ROCHA, M. M.; FREIRE FILHO, F. R.; RIBEIRO, V. Q.; RAMOS, S. R. R. RAMOS. Potencial genético de linhagens e cultivares de feijão-caupi para produção de feijão-verde. In: ENCONTRO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA FAPEPI, Teresina, 2005. **Anais...** Teresina: FAPEPI, 2005. 1 + CD-ROM.
- ARYEETAY, A.N.; LAING, E. Inheritance yield components and their correlation with yield in cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). **Euphytica**, v.22, p. 386-392, 1973.
- AWAN, F. K.; KHURSHID, M. Y.; AFZAL, O.; AHMED, M.; CHAUDRHY, A. N. Agro-morphological Evaluation of Some Exotic Common Bean (*Phaseolus Vulgaris* L.) Genotypes Under Rainfed Conditions of Islamabad, Pakistan. **Pakistan Journal of Botany**, v. 46, n. 1, p. 259-264, 2014.
- BEAN IMPROVEMENT COOPERATIVE. **Genetics**: bean SSR primers. Washington, 2007. Disponível em: <http://www.css.msu.edu/bic/PDF/Bean_SSR_Primers_2007.pdf>. Acesso em: 20 dez. 2011.
- BLAIR, M. W.; IRIARTE, G.; BEEBE, S. QTL analysis of yield traits in an advanced backcross population derived from a cultivated Andean x wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cross. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 112, n. 6, p. 1149-1163, Apr. 2006.
- BLAIR, M. W.; MEDINA, J. I.; ASTUDILLO, C.; RENGIFO, J.; BEEBE, S. E.; MACHADO, G.; GRAHAM, R. QTL for seed iron and zinc concentration and content in a Mesoamerican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) population. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 121, p. 1059–1070, 2010. DOI 10.1007/s00122-010-1371-0

CICHY, K. A.; CALDAS, G. V.; SNAPP, S. S.; BLAIR, M. W. QTL Analysis of Seed Iron, Zinc, and Phosphorus Levels in an Andean Bean Population. **Crop Science**, v. 49, p. 1742-1750, 2009.

COELHO, A. D. F.; CARDOSO, A. A.; CRUZ, C. D.; ARAÚJO, G. A. A.; FURTADO, M. R.; AMARAL, C. L. F. Herdabilidades e correlações da produção do feijão e dos seus componentes primários, nas épocas de cultivo de primavera-verão e de verão-outono. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 32, n. 2, p. 211-216, 2002.

COIMBRA, J.L.M.; GUIDOLIN, A.F.; CARVALHO, F.I.F.; et al. Correlações canônicas: II – Análise do rendimento de grãos de feijão e seus componentes. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.30, n.1, p.31-35, 2000.

COLLICCHIO, E.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. F. B. Associação entre porte da planta e o tamanho dos grãos. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.32, n. 3, p.297-304, 1997.

COSTA, R.B.; GONÇALVES, P.S.; OLIVEIRA, L.C.S.; ARRUDA, E.J.; ROA, R.A.R.; MARTINS, W.J. Variabilidade genética e estimativas de herdabilidade para o caráter germinação em matrizes de *Hevea brasiliensis*. **Floresta e Ambiente**, Rio de Janeiro, v.12, n.1, p.74-75, 2005.

DAVIS, J. W. et al. A molecular marker linkage map of snap bean (*Phaseolus vulgaris*). **Annual Report of Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 49, p. 73-74, Mar. 2006.

DOERGE, R. W.; ZENG, Z.-B.; WEIR, B. S. Statistical issues in the search for genes affecting quantitative traits in experimental populations. **Statistical Science**, v.12, n. 3, p. 195-219, 1997.

DUARTE, R. A.; ADAMS, M. W. A path coefficient analysis of some yield component interrelation in Field beans (*Phaseolus vulgaris* L.). **Crop Science**, Madison, v. 12, p. 579-582, 1972.

GAITÁN-SOLÍSA, E.; DUQUEA, M. C.; EDWARDSB, K. J.; J. THOME. Microsatellite repeats in common bean (*Phaseolus vulgaris*) isolation,

characterization, and cross-species amplification in *Phaseolus* ssp. **Crop Science**, v. 42, n. 6, p. 2128-2136, 2002.

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

GRISI, M. C. M. et al. Genetic mapping of a new set of microsatellite markers in a reference common bean (*Phaseolus vulgaris*) population BAT93 x Jalo EEP558. **Genet. Mol. Res**, v. 3, p. 691-706, 2007.

HALDANE, J. B. S. The combination of linkage values and the calculation of distance between the loci of linked factors. **Journal of Genetics**, Bangalore, v. 8, p. 299-309, 1919.

HANNAH, M. A.; IQBAL, M. J.; SANDERS, F. E. The DL gene system in common bean: a possible mechanism for control of root-shoot partitioning. **New Phytologist**, Lancaster, v. 147, p. 487-496, 2000.

HOLLAND, J.B. Estimating genotypic correlations and their standard errors using multivariate restricted maximum likelihood estimation with SAS Proc MIXED. **Crop Science**, v.46, p.642-654, 2006.

KOSAMBI, D. D. The estimation of map distances from recombination values. **Annals of Eugenics**, London, v. 12, p. 172-175, 1944.

LANA, A. M. Q.; CARDOSO, A. A.; CRUZ, C. D. Herdabilidades e correlações entre caracteres de linhagens de feijão obtidas em monocultivo e em consórcio com o milho. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 33, n. 6, p.1031-1037, nov-dez, 2003.

LIU, H. B. **Statistical Genomics, linkage, mapping and QTL analysis**. Boca Raton: CRC Press, 1998, 611p.

McCLEAN, P. E.; MYRES, J. M.; HAMMOND, J. J. Coefficient of parentage and cluster analysis of north American dry bean cultivars. **Crop Science**, Madison, v.33, n.1, p.190-193, 1993.

MELO, L. C.; SANTOS, J. B.; FERREIRA, D. F. Estabilidade de QTLs para peso de semente em feijoeiro em diferentes ambientes, utilizando regressão linear múltipla. In: **II CONGRESSO BRASIELIRO DE MELHORAMENTO DE PLANTAS**, Porto Seguro, 2003.

MEUWISSEN, T.H.E.; HAYES, B.J. GODDARD, M.E. Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. **Genetics**, Baltimore, v. 157, n. 4, p. 1819-1829, 2001.

PEREIRA, H. S. et al. Informações fenotípicas e marcadores microssatélites de QTL na escolha de populações segregantes de feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 42, n. 5, p. 707-713, maio 2007.

PAMPLONA, A. K. A. **Eficiência de um novo método de identificação de QTLs sob altos níveis de perdas de marcadores**. 2014. 112p. Dissertação (Mestrado em Estatística e Experimentação Agropecuária) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2014.

PIEPHO, H.P.; MOHRING, J. On Estimation of Genotypic Correlations and Their Standard Errors by Multivariate REML using the MIXED Procedure of the SAS System. **Crop Science**, Vol. 51, Dezembro, p.2449-2454, 2011.

RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 37, n. 3, p. 182-194, 2007.

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

STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM INSTITUTE. **SAS/STATS user's guide**. Version 8. Cary, 2000. 842 p.

STEEL, R. G. D.; TORRIE, J. H.; DICKEY, D. A. **Principles and Procedures of Statistics: A Biometrical Approach**. 3ed, Editora McGraw-Hill, 1997, 666p.

TEIXEIRA, F. F. **Mapeamento de QTLs para caracteres do feijoeiro por meio de Microssatélites**. 2004. 189p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2004.

VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, M. A. P.; CARNEIRO, J. E. de S. Melhoramento do feijão. In: Borém, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. 2. ed. Viçosa: UFV, 2005. p. 301-391.

XU, S. Estimating polygenic effects using markers of the entire genome. **Genetics**, v. 163, n. 2, p. 789-801, Feb. 2003.

YANG, R.; XU, S. Bayesian shrinkage analysis of quantitative trait loci for dynamic traits. **Genetics**, Baltimore, v. 176, n. 2, p. 1169-1185, 2007.

YU, K.; PARK, J.; POYSA, V.; GEPTS, P. Integration of simple sequence repeat (SSR) markers into a molecular linkage map of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **The Journal of Heredity**, v. 6, p. 429-434, 2000.

WANG, H.; ZHANG, Y. M.; LI, X.; MASINDE, G. L.; MOHAN, S.; BAYLINK, D. J.; XU, S. Bayesian shrinkage estimation of quantitative trait loci parameters. **Genetics**, v. 170, n. 1, p. 465-480, May 2005.

APÊNDICE A

Tabela 1A. Médias ajustadas das 190 progênes $F_{2,3}$, dos genitores e testemunhas, avaliados pelo *straw test*.

Progênie	Nota	Progênie	Nota	Progênie	Nota	Progênie	Nota
1	4,93	50	4,14	99	2,79	148	4,02
2	5,12	51	4,02	100	3,91	149	4,96
3	3,94	52	5,36	101	3,46	150	3,25
4	5,27	53	4,33	102	3,97	151	4,09
5	4,41	54	4,93	103	3,66	152	4,06
6	4,61	55	4,58	104	4,42	153	4,10
7	5,30	56	5,21	105	4,53	154	4,25
8	4,10	57	4,27	106	4,03	155	4,41
9	4,43	58	4,25	107	3,95	156	3,66
10	4,20	59	4,89	108	4,05	157	4,36
11	3,99	60	4,27	109	4,26	158	5,00
12	4,37	61	4,81	110	4,58	159	6,00
13	5,50	62	4,00	111	3,94	160	3,84
14	3,76	63	5,17	112	4,33	161	4,64
15	4,09	64	4,53	113	4,21	162	4,30
16	4,40	65	4,17	114	4,22	163	5,01
17	4,84	66	4,90	115	5,07	164	3,81
18	4,35	67	4,58	116	4,38	165	3,85
19	4,83	68	3,89	117	4,34	166	4,25
20	5,09	69	4,09	118	4,70	167	4,65
21	4,05	70	4,71	119	5,52	168	4,35
22	4,09	71	4,13	120	5,02	169	5,37
23	5,01	72	4,08	121	4,93	170	3,90
24	3,96	73	5,12	122	4,93	171	5,16
25	3,82	74	4,91	123	4,63	172	4,66
26	3,31	75	4,05	124	4,69	173	4,08
27	3,65	76	5,14	125	4,33	174	3,80

“Tabela 1A, conclusão”

Progênie	Nota	Progênie	Nota	Progênie	Nota	Progênie	Nota
28	4,47	77	3,30	126	3,41	175	4,80
29	5,27	78	4,64	127	4,18	176	3,86
30	4,99	79	4,15	128	4,10	177	6,36
31	4,61	80	3,91	129	4,55	178	4,39
32	4,03	81	4,15	130	4,33	179	3,17
33	5,86	82	4,30	131	5,65	180	4,94
34	4,72	83	3,97	132	3,30	181	4,68
35	4,50	84	3,55	133	4,27	182	4,98
36	4,68	85	4,61	134	4,37	183	3,52
37	4,67	86	3,41	135	3,96	184	4,69
38	3,94	87	4,12	136	4,71	185	4,19
39	3,96	88	4,69	137	4,71	186	5,06
40	4,28	89	4,87	138	4,10	187	4,64
41	4,29	90	3,59	139	4,74	188	4,39
42	4,79	91	4,54	140	4,86	189	3,70
43	4,52	92	3,87	141	4,36	190	2,92
44	4,10	93	4,50	142	4,85	Jalo	4,13
45	4,85	94	5,39	143	4,44	S. White	4,71
46	4,29	95	4,74	144	3,89	Cornell	3,58
47	5,84	96	4,25	145	5,83	Corujinha	5,40
48	4,77	97	5,91	146	3,99		
49	4,20	98	4,73	147	3,27		

APÊNDICE B

Tabela 1B. Nomes e sequências dos *primers* SSR utilizados para genotipagem .

PRIMER	SEQUÊNCIA
X57022 (PV-gaat001)	AAG GAT GGG TTC CGT GCT TG CAC GGT ACA CGA AAC CAT GCT ATC
9	ACC TAG AGC CTA ATC CTC CTG CGT GAA TGT GAA TAT CAG AAA CGA AAT GG
X61293 (PV-at004)	ATT CTG CCG AGA CTG GTC CTG C GAT TGA AAT ATC AAA GAG AAT TGT TAC C
X74919 (PV-at006)	CCG TTG CCT GTA TTT CCC CAT CGT GTG AAG TCA TCT GGA GTG GTC
X96999 (PV-at008)	AGT CGC CAT AGT TGA AAT TTA GGT G CTT ATT AAA ACG TGA GCA TAT GTA TCA TTC
BM139	TTA GCA ATA CCG CCA TGA GAG ACT GTA GCT CAA ACA GGG CAC
BM143	GGG AAA TGA ACA GAG GAA A ATG TTG GGA ACT TTT AGT GTG
BM152	AAG AGG AGG TCG AAA CCT TAA ATC G CCG GGA CTT GCC AGA AGA AC
BM187	AAG GAG GTT TCT ACC TAA TTC C AAA GCA GGG ATG TAG TTG C
BM140	TGC ACA ACA CAC ATT TAG TGA C CCT ACC AAG ATT GAT TTA TGG G
BMc34	TGCAGCTTCTCGTTTCATCA CGCCATAACAACAATGAAGG
ATA9	AAGCCACTGTAGCTGGAAGC GCCCTTCTACTACCACTCTA
X60000	ACCTAGAGCCTAATCCTTCTGCGT GAATGTGAATATCAGAAAGCAAATGG
BM212	AGGAAGGGATCCAAAGTCACTC TGAACCTTCAGGTATTGATGAATGAAG

Tabela 2, continua”

PRIMER	SEQUÊNCIA
GATS91	GAG TGC GGA AGC GAG TAG AG TCC GTG TCC CTC TGT CTG TG
U77935(PV-gccacc001)	CGT TAG ATC CCG CCC AAT AGT CCG TCC AGG AAG AGC GAG C
BM201	TGG TGC TAC AGA CTT GAT GG TGT CAC CTC TCT CCT CCA AT
BM200	TGG TGG TTG TTA TGG GAG AAG ATT TGT CTC TGT CTA TTC CTT CTT CCA C
BM197	TGG ACT GGT CGA TAC GAA GC CCC AGA AGA TTG AGA ACA CCA C
BM189	CTC CCA CTC TCA CCC TCA CT GCG CCA AGT GAA ACT AAG TAG A
BMD17	GTT AGA TCC CGC CCA ATA GTC AGA TAG GAA GGG CGT GGT TT
BMD36	CAT AAC ATC GAA GCC TCA CAG T ACG TGC GTA CGA ATA CTC AGT C
AZ301561.1	TTG ACT GAA TCT ACA CGG TTG TG CCT GAA AGT GCA GAG TGG TG
PVEPSE3001F10 (PVM40)	CTC TCC ATT TTG TCA G GAA CCA TCA GAA ACT AC
BM157	ACTTAACAAGGAATAGCCACACA GTTAATTGTTTCCAATATCAACCTG
BM172	CTG TSG CTC AAA CAG GGC ACT GCA ATA CCG CCA TGA GAG AT
BM185	AAG GAG GTT TCT ACC TAA TTC C AAA GCA GGG ATG TAG TTG C
BMD45	GGT TGG GAA GCC TCA TAC AG ATC TTC GAC CCA CCT TGC T

“Tabela 2, continua”

PRIMER	SEQUÊNCIA
BMD33	TAC GCT GTG ATG CAT GGT TT CCT GAA AGT GCA GAG TGG TG
BN	CAGCTTAGCATTGAATGTTG GAAAGAGCAGTATAAGTCCT
ME1	ATACGAGGTTAGCCTAAATC ATTCACCGTCAAACCTCGCAA
BMc112	TGGAATAGGGAGCGGAGA TTGATTCCATTCCGACATCA
BMc32	TCCTCTTCTTCAGCCCAATG TCCCAGCTCTTCCCAGA
BMc5	TGCTAGGGGAGGAGCTAACA GCCTTCTCCATGGTGGAAT
BMc68	TTCAAAATTCCTATTTACCTTCTTC GCAGAACAACAATGCAGAGA
BM183	CTCAAATCTATTCACTGGTCAGC TCTTACAGCCTTGCAGACATC
M75856	CAATCCTCTCTCTCTCATTTCGAATC GACCTTGAAGTCGGTGTCGTTT
PVBR118	AGGAGAGTGTCTCCCAGTGC TGTGTTGATGGAAGAGAGAGAGA
PVBR185	TGGTAAAGCAAAAACGATGG GACAGAAGAGTGAGGGTGTGAA
PVBR189	GTTGGTGAGCCAACCCTTTA TGATGCGCTTTTTGTTTCAG
PVBR35	TCTACGCGTTCCCTCTGTCT AGTGGATGTGTGGGAAAAGC
PVBR67	TGAGCCATATATTTTTCTCACTCTT ATGGGCATGGTGGATGATAG

“Tabela 2, continua”

PRIMER	SEQUÊNCIA
PVM03 TC116 (PVM03)	CCG CCT TCT TCT TCT TCT TC CGG CGA GTC ATC TTT TCC
PVM45 PVEPSE2024D09 (PVM45)	GAG GGT AGT TTC TGG A GAC CAA GTT CTC TTT C
BM156	CTTGTTCCACCTCCCATCATAGC TGCTTGCATCTCAGCCAGAATC
BM160	CGTGCTTGCGAATAGCTTTG CGCGTTCTGATCGTGACTTC
BM175	CAACAGTTAAAGGTCGTCAAATT CCACTCTTAGCATCAACTGGA
PVBR93	TGGGGTGAGAGAGAAAGGTG TACCATAGCAGGCGTTGTTG
PVESTBR_10	GTAGGTATCGGTGGAACCTCTG GAAGCTGCAAACAATACTGCTG
PVESTBR_158	ATCTCGACAAGGCATACATAGC GCCATCAACATCTAAGAGCAAA
ATA244	TGGCGGTAGAAATATGAAAA GAGATGGAAGATGGGTTCAG
ATA247	AAACAATGCATAAAAAGTCC AGAGTTTATTGGATTAAGCG
ATA269	AACAGGAAAATATCATCTTA GAATAAATCTATTGGAGTTC
BMc88	GTGTTCTTCTCACAACA CACACCACAACACATCA
PVBR144	GACGGAAAGATAGATAAAGACAGATAA TTCCTCTCTCTCCCCTCT
PVESTBR_17	TTCTCCTTCTCCTTCTCCTCCT CGGAATACCCTTCACTTCTTG

“Tabela 2, conclusão”

PRIMER	SEQUÊNCIA
PVESTBR_95	CTTTGGTCGAAGAAGCAGAGAG GACCTTAGCGAGAGGTTGAGAA
SSR-IAC 134	TGGAAACAGCAGAGCGATACT TTGGTCCCTAAATTCTTCTCAT
SSR-IAC 143	CCCTTCACATCCACTTCACAC GCTGCTTCATCGCTTTCTG
SSR-IAC144	TATAAATTCCCCCTTCACATCC GCTGCTTCATCGCTTTCTG
ATA7	ATAAATCTATTGAGTTCTAG AACAAGTCAATAATCTAAAG
ATA145	ATGTGTCATTTAGTAGACTAAG TATCTCCTGATATATTGAATTG
ATA150	AGAGAGAAAAAATGAAGAGA CGTCCTCATAAACAATAATA
PVESTBR_204	AAGCGGTAGTTGAAATTTTGGGA TCGACGGTTATGCTAATCCTTT
PVESTBR_232	CCACCACCTTCCATTCTGTTAT ACTCACAGGCCAATACAACCTT
PVESTBR_279	GCGCAGTACTCATCTTAGCCTT GGCTTCGCATTTATTGTACCTC
PVESTBR_65	TCCTCCTCCTCTTACAGTTTGC GGTAGCTGGCTTCTCAAAGAAA
PVESTBR_71	TCCTCTCTCTCATTTCCAATC AGCCATTATAGTGCGTTTTGGT
PVESTBR_73	TGGAACAAACACCAAGAACAAG GAATCATGTGAAGTGCCGC
PVESTBR_76	CTGCGTGTAATTGAACGTGATT GAAGAGGACATGATTAGGCACC

APÊNDICE C

Tabela 1C. Resumo dos resultados para a análise dos QTLs de resistência ao mofo branco pela reação ao ácido oxálico em progêneses F_{2:4} de feijoeiro derivadas de Jalo x Small White.

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h ² (%) ^e	FR x Wald ^f
X57211	1	0,862	0,862	0,0000	1,760	77,765	2500,330
9	2	1,062	1,062	-0,0001	0,271	37,345	73,100
PV-at004	3	3,000	3,004	-0,0001	0,115	18,157	16,453
PV-at006	4	16,978	17,680	-0,0002	-0,006	6,150	1,996
PV-at008	5	17,029	17,737	0,0003	0,259	20,228	72,308
BMD36	6	1,054	1,054	0,0000	-0,242	36,134	29,328
PVM40	7	18,912	19,900	-0,0001	0,032	18,292	10,547
BMc34	8	18,902	19,889	-0,0002	-0,042	20,840	13,047
ATA9	9	1,099	1,099	0,0001	-0,018	19,572	24,092
PVBR144	10	1,041	1,041	0,0000	0,020	31,204	20,890
BM201	11	15,015	15,492	0,0000	0,111	22,381	24,357
BM200	12	18,913	19,901	-0,0008	-0,063	9,869	5,512
BM185	13	5,020	5,037	-0,0001	-0,086	21,360	24,898
PVM45	14	0,954	0,954	-0,0684	0,015	15,857	13,725
BM175	15	18,945	19,939	-0,0010	-0,814	51,599	410,467
BM183	16	0,912	0,912	-0,0002	-0,394	78,591	763,677
PVBR189	17	0,983	0,983	-0,0001	-0,179	53,671	166,489
PVBR67	18	12,983	13,287	-0,0001	0,088	14,884	12,967
PVESTBR_10	19	16,984	17,687	0,0000	-0,129	17,576	21,673

Tabela 1C, continua”

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h²(%) ^e	FR x Wald ^f
PVESTBR_158	20	17,017	17,724	-0,0001	0,037	14,146	6,169
PVESTBR_17	21	16,986	17,689	0,0000	-0,010	13,393	6,909
PVESTBR_204	22	7,014	7,061	-0,0001	-0,030	12,657	10,702
PVESTBR_232	23	1,072	1,072	0,0000	-0,109	34,939	28,427
PVESTBR_279	24	18,897	19,883	-0,0001	-0,026	5,861	2,078
PVESTBR_76	25	13,009	13,315	0,0000	0,003	3,504	0,403
ATA7	26	2,986	2,990	-0,0001	-0,015	9,964	4,070
ATA150	27	17,028	17,736	-0,0001	-0,080	20,021	23,388
ATA269	28	3,009	3,013	0,0000	-0,052	12,483	7,374
ME1	29	17,024	17,732	-0,0016	-0,110	17,314	13,025
BM139	30	4,974	4,991	-0,0001	0,002	16,893	12,516
BM143	31	1,088	1,088	0,0000	-0,148	24,721	11,982
BM187	32	1,042	1,042	0,0000	-0,181	30,864	20,438
AZ301561.1	33	4,943	4,959	-0,0739	-0,046	17,233	27,182
BM156	34	1,003	1,003	-0,1465	0,001	24,725	60,759
BM157	35	18,928	19,919	-0,2329	0,570	74,332	122,628
BM140	36	2,981	2,985	0,0000	-0,076	21,503	24,117
X60000	37	0,935	0,935	-0,1216	0,046	28,131	115,271
BM212	38	17,009	17,715	0,0000	-0,264	29,894	43,388
PVgccacc001	39	10,996	11,179	-0,0001	0,014	18,369	16,862
BM189	40	0,966	0,966	-0,0001	-0,747	64,650	399,474
BM172	41	18,917	19,906	0,0000	-0,147	39,753	91,160

“Tabela 1C, continua”

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h²(%) ^e	FR x Wald ^f
BMD45	42	10,965	11,146	-0,2819	0,015	54,837	74,274
BMD33	43	16,979	17,681	-0,0001	0,095	15,120	25,308
PVM03	44	18,899	19,885	0,0002	0,060	22,939	19,476
BM160	45	0,961	0,961	-0,0027	0,310	50,645	58,830
M75856	46	10,987	11,169	0,0000	0,014	21,433	26,761
PVBR118	47	16,955	17,654	-0,0001	0,266	34,984	86,947
PVBR185	48	18,905	19,892	0,0001	-0,049	31,298	58,005
PVBR35	49	2,997	3,001	-0,0001	0,560	52,867	152,908
PVESTBR_65	50	1,071	1,071	0,0000	-0,469	43,476	114,348
PVESTBR_71	51	2,958	2,961	0,0001	0,037	17,705	11,920
PVESTBR_73	52	10,976	11,158	-0,0001	0,001	6,111	2,573
PVESTBR_95	53	18,907	19,894	0,0000	0,171	27,024	36,856
SSR-IAC 134	54	16,985	17,688	-0,0002	0,152	24,636	76,296
SSR-IAC 143	55	0,940	0,940	-0,0040	0,693	55,430	380,865
SSR-IAC144	56	1,094	1,094	-0,0001	-0,068	19,084	12,708
ATA244	57	14,958	15,430	-0,0001	-0,111	20,417	23,212
ATA247	58	13,010	13,316	0,0000	0,015	8,423	4,011
BN	59	16,990	17,693	0,0000	-0,002	9,486	5,074
BMc112	60	0,950	0,950	0,1675	-0,005	31,886	116,828
BMc32	61	17,014	17,720	-0,0003	-0,010	26,943	30,277

“Tabela 1C, conclusão”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
BMc5	62	17,015	17,722	0,0001	-0,016	22,559	34,804
BMc68	63	0,910	0,910	-0,0656	0,108	36,751	111,208
BMc88	64	17,056	17,768	0,0000	0,202	29,323	27,384
BM152	65	3,020	3,024	0,0000	0,225	32,414	37,257
BMD17	66	0,985	0,985	0,0000	-0,275	36,545	41,799
GATS91	67	18,908	19,896	0,0000	0,024	14,836	10,734
BM197	68	0,976	0,976	-0,1970	0,000	36,926	103,295
ATA145	69	18,922	19,912	-0,0001	-0,166	23,244	35,409
PVBR93	70	13,004	13,310	0,0000	-0,138	37,980	174,393

Em que: a: representação numérica do primer; b: FR(%) (frequência de recombinação); c: Distância, em cM, entre o marcador e o QTL; d: Efeito aditivo e dominante do alelo: + Reduz a resistência; - Aumenta a resistência; e: herdabilidade do QTL; f: g (λ): efeito do QTL ponderado pela intensidade da posição.

Tabela 2C. Resumo dos resultados para a análise dos QTLs de resistência ao mofo branco pelo *straw test* em progênies F_{2:3} de feijoeiro derivadas de Jalo x Small White.

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h ² (%) ^e	FR x Wald ^f
X57211	1	0,890	0,890	0,0000	0,529	63,004	551,893
9	2	2,937	2,940	0,0000	0,044	40,921	74,644
PV-at004	3	1,030	1,030	0,0000	0,047	29,043	26,317
PV-at006	4	17,031	17,740	0,0000	-0,044	30,126	44,213
PV-at008	5	15,013	15,490	0,0000	0,002	7,855	5,160
BMD36	6	12,982	13,286	-0,0001	-0,008	8,118	3,278
PVM40	7	16,979	17,681	0,0001	-0,024	8,225	2,949
BMc34	8	18,917	19,906	0,0213	0,393	38,515	179,827
ATA9	9	1,013	1,013	0,0000	-0,206	34,842	26,981
PVBR144	10	0,826	0,826	0,0000	0,425	63,350	179,507
BM201	11	18,902	19,889	0,0014	-0,045	8,875	3,469
BM200	12	8,991	9,090	0,0000	0,002	6,258	1,369
BM185	13	10,972	11,153	0,0001	-0,001	7,775	2,752
PVM45	14	1,087	1,087	0,0000	-0,012	14,942	7,841
BM175	15	0,952	0,952	0,2238	-0,020	45,720	195,653
BM183	16	0,998	0,998	0,0002	-0,130	32,583	43,723
PVBR189	17	0,956	0,956	-0,0043	-0,065	50,284	138,647
PVBR67	18	3,025	3,029	0,0001	0,296	21,051	120,032
PVESTBR_10	19	16,992	17,696	-0,0001	0,011	25,942	30,173
PVESTBR_158	20	18,890	19,875	-0,0006	-0,110	24,473	29,766
PVESTBR_17	21	18,918	19,907	0,0001	-0,565	46,304	175,875

“Tabela 2C, continua”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
PVESTBR_204	22	1,076	1,076	0,0000	0,106	18,393	9,354
PVESTBR_232	23	2,979	2,983	0,0000	-0,041	8,727	6,078
PVESTBR_279	24	18,892	19,877	-0,0001	0,133	21,191	12,955
PVESTBR_76	25	1,087	1,087	0,0000	-0,056	11,683	7,500
ATA7	26	2,993	2,997	0,0000	-0,037	16,529	14,468
ATA150	27	1,046	1,046	0,0001	-0,086	18,651	8,986
ATA269	28	18,925	19,915	-0,0001	0,362	43,147	93,767
ME1	29	18,884	19,868	-0,0002	0,132	27,702	52,609
BM139	30	4,997	5,014	0,0000	0,060	11,841	10,340
BM143	31	1,151	1,151	0,0001	-0,026	7,141	1,650
BM187	32	9,002	9,101	0,0000	-0,009	4,982	2,343
AZ301561.1	33	1,049	1,049	-0,0610	0,020	15,249	11,449
BM156	34	18,876	19,858	-0,0071	-0,051	19,659	10,403
BM157	35	1,051	1,051	-0,1032	-0,002	16,689	19,573
BM140	36	1,077	1,077	0,0000	-0,066	11,442	5,882
X60000	37	0,822	0,822	0,0000	-0,356	59,678	154,405
BM212	38	18,895	19,880	0,0000	0,100	20,344	13,933
PVgccacc001	39	1,045	1,045	-0,0207	-0,103	27,240	20,880
BM189	40	1,064	1,064	0,0000	-0,030	15,616	7,019
BM172	41	0,979	0,979	-0,1183	-0,074	27,331	46,027
BMD45	42	2,973	2,977	-0,2422	0,005	44,284	79,902
BMD33	43	17,009	17,715	0,0002	-0,009	9,879	5,712

“Tabela 2C, continua”

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h²(%) ^e	FR x Wald ^f
PVM03	44	17,012	17,718	0,0000	-0,011	6,451	2,858
BM160	45	17,009	17,715	0,0000	-0,102	18,797	22,848
M75856	46	16,998	17,702	0,0000	-0,038	22,629	36,310
PVBR118	47	14,985	15,459	0,0000	0,011	7,027	2,900
PVBR185	48	18,904	19,891	-0,0017	-0,029	20,428	13,727
PVBR35	49	14,974	15,447	0,0000	-0,041	7,336	5,880
PVESTBR_65	50	4,978	4,995	0,0002	0,127	21,176	56,634
PVESTBR_71	51	6,998	7,044	0,0001	0,026	8,124	4,653
PVESTBR_73	52	17,034	17,743	0,0000	-0,029	10,118	7,245
PVESTBR_95	53	18,891	19,876	-0,0001	0,015	5,443	1,818
SSR-IAC 134	54	16,987	17,690	0,0000	0,012	4,258	0,793
SSR-IAC 143	55	0,980	0,980	-0,0089	0,128	25,874	27,085
SSR-IAC144	56	1,102	1,102	0,0000	-0,053	17,818	7,637
ATA244	57	16,986	17,689	0,0001	0,648	47,160	147,039
ATA247	58	12,996	13,301	0,0003	-0,016	19,660	33,191
BN	59	17,005	17,710	0,0000	-0,090	29,535	62,614
BMc112	60	17,037	17,746	0,0000	-0,224	22,607	58,765
BMc32	61	13,034	13,342	-0,0001	-0,025	14,631	7,479
BMc5	62	17,014	17,720	0,0001	0,010	14,255	14,225

“Tabela 2C, conclusão”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
BMc68	63	0,992	0,992	0,0019	0,308	33,967	68,007
BMc88	64	0,972	0,972	0,2007	0,073	41,024	231,759
BM152	65	0,893	0,893	0,1468	0,016	27,573	125,142
BMD17	66	0,974	0,974	0,0000	0,222	37,603	65,060
GATS91	67	0,988	0,988	-0,2841	-0,011	52,058	315,706
BM197	68	0,903	0,903	-0,2401	0,114	58,880	315,468
ATA145	69	17,028	17,736	0,0000	-0,254	26,067	77,510
PVBR93	70	3,032	3,036	0,0000	-0,169	28,952	92,863

Em que: a: representação numérica do primer; b: FR (frequência de recombinação); c: Distância, em cM, entre o marcador e o QTL; d: Efeito aditivo e dominante do alelo: + Reduz a resistência; - Aumenta a resistência; e: herdabilidade do QTL; f: g (λ): efeito do QTL ponderado pela intensidade da posição.

Tabela 3C. Resumo dos resultados para a análise dos QTLs de expressão do caráter comprimento de folha (CFO) em progênies F_{2:3} de feijoeiro derivadas de Jalo x Small White.

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h ² (%) ^e	FR x Wald ^f
X57211	1	0,919	0,919	0,0000	-0,424	53,447	204,712
9	2	1,119	1,119	0,0000	-0,112	22,422	20,854
PV-at004	3	0,715	0,715	0,0001	-0,348	59,111	145,907
PV-at006	4	17,005	17,710	0,0003	-0,026	8,456	3,685
PV-at008	5	1,062	1,062	-0,0100	0,036	10,932	2,683
BMD36	6	17,036	17,745	0,0002	0,006	8,004	2,568
PVM40	7	9,033	9,133	0,0008	0,047	11,443	6,936
BMc34	8	18,901	19,887	-0,0038	-0,052	30,943	31,371
ATA9	9	0,876	0,876	0,3106	0,051	54,993	254,919
PVBR144	10	1,035	1,035	0,0000	-0,317	32,964	59,486
BM201	11	1,066	1,066	-0,0029	-0,046	13,512	4,827
BM200	12	15,001	15,477	-0,0017	-0,011	10,469	6,064
BM185	13	0,961	0,961	0,0000	0,208	35,946	23,136
PVM45	14	11,004	11,187	0,0000	0,011	5,375	2,144
BM175	15	12,994	13,299	0,0000	-0,020	7,021	2,498
BM183	16	1,085	1,085	-0,0002	0,037	12,141	4,867
PVBR189	17	0,756	0,756	-0,1342	0,094	36,013	115,501
PVBR67	18	3,002	3,006	-0,3503	-0,011	55,224	266,151
PVESTBR_10	19	15,018	15,496	0,0000	-0,120	14,590	34,401
PVESTBR_158	20	0,900	0,900	0,0291	0,166	33,462	28,738
PVESTBR_17	21	18,884	19,868	-0,0038	-0,026	17,886	8,714

“Tabela 3C, continua”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
PVESTBR_204	22	0,922	0,922	0,1888	0,043	36,573	127,583
PVESTBR_232	23	4,980	4,997	0,0000	-0,161	19,678	32,531
PVESTBR_279	24	16,997	17,701	0,0000	-0,071	12,622	10,380
PVESTBR_76	25	3,024	3,028	0,0000	0,014	8,924	5,236
ATA7	26	16,974	17,675	0,0000	-0,213	23,188	62,906
ATA150	27	16,995	17,699	0,0000	-0,056	10,960	11,848
ATA269	28	1,028	1,028	0,0856	0,025	16,531	19,406
ME1	29	1,004	1,004	0,0552	-0,039	18,890	14,623
BM139	30	2,972	2,976	0,0079	0,038	19,331	12,177
BM143	31	1,084	1,084	0,0001	-0,097	19,548	10,630
BM187	32	1,073	1,073	-0,0001	-0,006	6,844	1,771
AZ301561.1	33	1,005	1,005	0,1415	-0,005	27,370	45,297
BM156	34	18,905	19,892	0,0037	-0,222	34,376	34,877
BM157	35	18,990	19,991	0,1315	-0,636	74,841	146,774
BM140	36	2,996	3,000	-0,0001	-0,069	12,116	16,358
X60000	37	1,012	1,012	0,0001	0,406	51,736	90,769
BM212	38	1,113	1,113	0,0000	-0,051	14,051	3,947
PVgccacc001	39	0,765	0,765	0,0000	-0,455	66,577	248,590
BM189	40	1,064	1,064	0,0000	-0,033	10,451	3,439
BM172	41	17,011	17,717	0,0000	0,053	10,775	6,483
BMD45	42	17,029	17,737	0,3943	0,078	68,299	206,801
BMD33	43	17,000	17,705	0,0001	-0,032	10,028	8,667

“Tabela 3C, continua”

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h²(%) ^e	FR x Wald ^f
PVM03	44	17,026	17,734	0,0000	0,238	30,938	43,721
BM160	45	0,996	0,996	0,2268	-0,125	53,032	297,050
M75856	46	1,102	1,102	-0,0115	-0,006	8,710	3,900
PVBR118	47	1,033	1,033	0,0628	0,019	15,186	11,854
PVBR185	48	0,969	0,969	-0,2157	-0,002	41,047	125,320
PVBR35	49	8,991	9,090	0,0000	0,093	13,132	15,439
PVESTBR_65	50	1,079	1,079	0,0000	0,215	34,984	33,742
PVESTBR_71	51	0,855	0,855	0,2551	-0,013	45,127	397,487
PVESTBR_73	52	17,027	17,735	-0,0003	0,014	13,525	13,342
PVESTBR_95	53	17,026	17,734	0,0000	-0,037	17,382	16,657
SSR-IAC 134	54	12,988	13,293	0,0000	0,310	27,447	82,945
SSR-IAC 143	55	1,014	1,014	-0,0035	-0,228	27,463	48,626
SSR-IAC144	56	1,042	1,042	0,0001	0,104	25,405	14,589
ATA244	57	0,940	0,940	0,0001	-0,355	53,843	72,806
ATA247	58	3,005	3,009	0,0002	0,050	12,767	27,613
BN	59	17,003	17,708	0,0001	-0,012	9,669	4,169
BMc112	60	17,001	17,706	-0,0001	-0,051	13,294	11,606
BMc32	61	13,028	13,335	-0,0001	0,033	11,928	5,408
BMc5	62	0,981	0,981	0,1166	0,006	22,070	30,971

“Tabela 3C, conclusão”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
BMc68	63	0,973	0,973	0,0052	0,169	45,401	84,949
BMc88	64	0,966	0,966	-0,1959	-0,019	36,771	139,174
BM152	65	8,983	9,082	0,0000	0,065	10,908	11,466
BMD17	66	0,849	0,849	0,0000	-0,643	79,374	1348,022
GATS91	67	0,969	0,969	0,2888	-0,018	52,245	339,711
BM197	68	1,034	1,034	0,2954	-0,038	50,768	230,891
ATA145	69	16,993	17,697	0,0000	-0,042	8,834	5,746
PVBR93	70	1,094	1,094	0,0001	-0,057	26,065	21,588

Em que: a: representação numérica do primer; b: FR (frequência de recombinação); c: Distância, em cM, entre o marcador e o QTL; d: Efeito aditivo e dominante do alelo: + Aumenta o efeito; - Reduz o efeito; e: herdabilidade do QTL; f: g (λ): efeito do QTL ponderado pela intensidade da posição.

Tabela 4C. Resumo dos resultados para a análise dos QTLs de expressão do caráter comprimento de vagem (CVA) de população F_{2:3} de feijoeiro derivadas de Jalo x Small White.

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h ² (%) ^e	FR x Wald ^f
X57211	1	0,859	0,859	0,0000	-1,190	78,211	1171,260
9	2	1,093	1,093	-0,0001	-0,004	12,448	3,873
PV-at004	3	1,035	1,035	0,0057	-0,195	33,225	32,691
PV-at006	4	2,955	2,958	0,0000	-0,080	15,117	10,616
PV-at008	5	2,939	2,942	-0,4882	0,043	70,057	626,143
BMD36	6	17,000	17,705	0,0000	0,018	6,186	3,626
PVM40	7	18,884	19,868	-0,0051	0,160	24,569	13,910
BMc34	8	0,636	0,636	-0,0025	-0,367	57,607	113,540
ATA9	9	0,959	0,959	0,0028	-0,230	39,854	43,632
PVBR144	10	1,068	1,068	0,0000	0,014	26,462	22,605
BM201	11	1,039	1,039	-0,0001	0,091	16,417	7,097
BM200	12	5,022	5,039	0,0143	0,015	6,730	2,211
BM185	13	0,969	0,969	0,0055	0,385	53,175	103,594
PVM45	14	1,083	1,083	0,0000	0,071	13,305	4,985
BM175	15	2,948	2,951	0,4033	-0,004	57,889	351,567
BM183	16	1,042	1,042	0,0033	-0,078	17,756	10,880
PVBR189	17	0,949	0,949	-0,0003	-0,278	46,063	124,240
PVBR67	18	0,920	0,920	-0,1939	0,010	35,860	113,175
PVESTBR_10	19	12,988	13,293	0,0000	0,144	19,650	24,287
PVESTBR_158	20	1,018	1,018	0,0677	0,068	23,769	19,504
PVESTBR_17	21	0,919	0,919	-0,0003	-0,151	33,736	20,500

“Tabela 4C, continua”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
PVESTBR_204	22	1,023	1,023	-0,0012	0,187	29,544	23,237
PVESTBR_232	23	2,944	2,947	0,0000	-0,055	9,175	9,322
PVESTBR_279	24	7,009	7,055	0,0000	-0,023	5,525	1,671
PVESTBR_76	25	0,995	0,995	0,0000	0,148	24,096	15,764
ATA7	26	3,017	3,021	0,0000	-0,006	4,007	0,783
ATA150	27	1,081	1,081	0,0000	-0,027	6,602	1,196
ATA269	28	17,014	17,720	0,0003	-0,074	12,475	10,237
ME1	29	16,978	17,680	0,0001	0,006	6,119	1,626
BM139	30	1,081	1,081	0,0000	0,047	24,572	14,129
BM143	31	1,051	1,051	-0,0358	-0,011	9,195	6,523
BM187	32	0,720	0,720	0,0198	0,323	55,090	137,534
AZ301561.1	33	1,085	1,085	0,0244	-0,024	10,286	5,160
BM156	34	18,911	19,899	0,0110	-0,323	44,293	50,103
BM157	35	18,983	19,983	0,2397	-0,428	72,347	261,048
BM140	36	1,060	1,060	0,0000	0,888	76,793	420,325
X60000	37	0,876	0,876	0,0214	0,185	40,426	40,876
BM212	38	1,049	1,049	0,0244	-0,064	15,198	7,232
PVgccacc001	39	14,981	15,455	0,0002	0,022	6,460	1,834
BM189	40	0,986	0,986	0,0000	-0,227	39,168	45,693
BM172	41	18,888	19,872	0,0001	-0,365	35,496	87,910
BMD45	42	17,025	17,733	0,4629	0,007	70,309	291,459
BMD33	43	1,106	1,106	0,0000	0,050	10,111	2,427

“Tabela 4C, continua”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
PVM03	44	1,048	1,048	0,0347	-0,023	13,343	6,015
BM160	45	17,041	17,751	-0,0048	0,215	25,369	36,642
M75856	46	1,041	1,041	0,0001	-0,063	16,285	4,882
PVBR118	47	2,988	2,992	0,4841	-0,411	77,486	912,104
PVBR185	48	2,905	2,908	-0,1243	-0,506	59,104	364,474
PVBR35	49	1,046	1,046	-0,0010	-0,144	27,270	15,964
PVESTBR_65	50	1,046	1,046	-0,0001	-0,069	28,074	25,106
PVESTBR_71	51	2,982	2,986	-0,0041	0,032	11,852	7,618
PVESTBR_73	52	16,997	17,701	0,0010	1,373	67,858	704,819
PVESTBR_95	53	0,995	0,995	0,0000	-0,143	36,205	31,923
SSR-IAC 134	54	0,951	0,951	0,0343	-0,148	31,640	27,969
SSR-IAC 143	55	0,987	0,987	0,0001	0,239	34,223	58,798
SSR-IAC144	56	1,054	1,054	-0,0029	0,585	48,904	225,342
ATA244	57	0,933	0,933	0,1475	0,032	30,271	98,729
ATA247	58	0,918	0,918	0,1253	-0,280	48,974	300,835
BN	59	0,951	0,951	0,2610	0,115	53,021	567,669
BMc112	60	0,952	0,952	0,1813	-0,012	35,530	75,074
BMc32	61	17,039	17,749	0,0007	0,752	35,522	417,820
BMc5	62	0,968	0,968	-0,2045	-0,008	36,833	111,687

“Tabela 4C, conclusão”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
BMc68	63	0,890	0,890	0,0030	-0,841	69,237	544,719
BMc88	64	2,990	2,994	-0,1374	-0,319	37,000	124,246
BM152	65	17,001	17,706	0,0003	0,209	34,558	74,865
BMD17	66	0,867	0,867	0,0000	-0,531	65,450	615,026
GATS91	67	0,961	0,961	-0,2227	0,014	39,831	227,668
BM197	68	1,027	1,027	0,3488	0,014	58,462	290,229
ATA145	69	0,933	0,933	-0,1764	-0,017	33,700	114,117
PVBR93	70	0,872	0,872	0,3735	0,023	58,454	441,960

Em que: a: representação numérica do primer; b: FR (frequência de recombinação); c: Distância, em cM, entre o marcador e o QTL; d: Efeito aditivo e dominante do alelo: + Aumenta o efeito; - Reduz o efeito; e: herdabilidade do QTL; f: g (λ): efeito do QTL ponderado pela intensidade da posição.

Tabela 5C. Resumo dos resultados para a análise dos QTLs de expressão do caráter massa de cem grãos (MCG) de população F_{2,3} de feijoeiro derivadas de Jalo x Small White.

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h ² (%) ^e	FR x Wald ^f
X57211	1	0,868	0,868	0,0000	0,935	78,031	2544,885
9	2	1,048	1,048	0,0061	0,027	16,548	7,017
PV-at004	3	0,655	0,655	-0,0007	-0,536	67,653	309,693
PV-at006	4	1,016	1,016	0,1218	-0,007	25,325	56,605
PV-at008	5	1,079	1,079	0,0133	-0,001	9,656	2,887
BMD36	6	1,024	1,024	0,0095	-0,074	19,985	10,549
PVM40	7	1,041	1,041	-0,0262	-0,022	14,427	7,120
BMc34	8	1,039	1,039	0,0688	-0,010	17,612	21,127
ATA9	9	0,657	0,657	0,0000	-0,467	66,721	290,293
PVBR144	10	1,053	1,053	-0,0001	-0,014	19,281	10,295
BM201	11	1,060	1,060	-0,0204	0,016	14,237	10,279
BM200	12	10,972	11,153	0,0154	0,071	13,099	11,465
BM185	13	6,984	7,030	-1,6693	-0,006	96,200	5538,749
PVM45	14	0,889	0,889	0,1301	-0,697	54,707	374,392
BM175	15	1,052	1,052	-0,0413	0,000	9,702	5,600
BM183	16	0,953	0,953	0,0242	-0,385	45,346	135,372
PVBR189	17	0,946	0,946	0,0001	-0,643	50,740	321,808
PVBR67	18	0,978	0,978	0,0001	-0,125	23,150	12,453
PVESTBR_10	19	1,027	1,027	0,0000	0,102	17,522	7,382
PVESTBR_158	20	1,002	1,002	0,0587	0,066	22,708	21,494
PVESTBR_17	21	1,045	1,045	-0,0093	0,052	12,661	4,672

“Tabela 5C, continua”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
PVESTBR_204	22	0,990	0,990	-0,1001	-0,052	24,879	42,841
PVESTBR_232	23	1,121	1,121	0,0000	-0,002	8,665	2,297
PVESTBR_279	24	3,012	3,016	-1,6614	-0,002	96,101	6654,756
PVESTBR_76	25	1,084	1,084	0,0001	-0,013	13,010	6,361
ATA7	26	0,826	0,826	0,0000	0,129	47,871	55,631
ATA150	27	0,935	0,935	0,0471	-0,131	29,297	30,112
ATA269	28	0,992	0,992	0,4377	0,002	61,261	650,079
ME1	29	0,994	0,994	0,1737	0,043	32,745	105,172
BM139	30	0,924	0,924	0,2668	0,043	46,525	266,247
BM143	31	4,915	4,931	-2,9037	-0,002	98,658	19892,976
BM187	32	1,034	1,034	-0,0458	-0,067	16,059	16,189
AZ301561.1	33	17,003	17,708	0,0006	0,003	5,277	1,942
BM156	34	1,008	1,008	-0,1155	-0,017	21,967	33,018
BM157	35	18,995	19,997	0,3862	2,280	92,648	5152,520
BM140	36	1,105	1,105	0,0001	-0,135	18,783	11,945
X60000	37	0,906	0,906	0,0907	-0,005	27,659	63,450
BM212	38	1,006	1,006	0,9624	0,002	89,430	2884,772
PVgccacc001	39	2,989	2,993	-0,0001	-0,006	5,055	1,119
BM189	40	1,019	1,019	0,0005	-0,577	48,482	234,053
BM172	41	0,859	0,859	-0,0211	-0,241	45,750	135,877
BMD45	42	0,476	0,476	-0,0080	-0,758	73,346	619,973
BMD33	43	0,965	0,965	0,0239	-0,128	23,438	15,458

“Tabela 5C, continua”

MARCADOR	Número ^a	FR(%) ^b	Distância ^c	E. Ad ^d	E. Dom ^d	h ² (%) ^e	FR x Wald ^f
PVM03	44	0,996	0,996	0,1816	-0,006	31,853	89,348
BM160	45	13,004	13,310	-0,0002	-0,272	28,425	47,046
M75856	46	0,983	0,983	0,0994	0,037	22,985	25,358
PVBR118	47	0,895	0,895	0,6808	-0,003	81,077	2071,357
PVBR185	48	0,966	0,966	0,1623	0,003	27,987	79,653
PVBR35	49	2,968	2,971	0,0000	-0,074	11,688	8,429
PVESTBR_65	50	1,036	1,036	0,0000	0,056	22,575	13,577
PVESTBR_71	51	0,847	0,847	0,4339	-0,045	67,632	1013,576
PVESTBR_73	52	0,949	0,949	0,2138	-0,006	36,187	133,006
PVESTBR_95	53	0,888	0,888	0,1349	-0,046	35,021	119,689
SSR-IAC 134	54	0,965	0,965	-0,0040	0,224	36,620	25,204
SSR-IAC 143	55	0,963	0,963	0,0106	-0,352	40,324	140,175
SSR-IAC144	56	0,973	0,973	-0,0938	-0,024	32,271	60,403
ATA244	57	1,067	1,067	-0,0004	-0,082	20,601	7,044
ATA247	58	0,928	0,928	0,1180	-0,009	24,939	44,445
BN	59	0,952	0,952	0,1001	0,067	40,393	91,289
BMc112	60	17,047	17,758	0,0000	0,085	13,535	13,253
BMc32	61	0,949	0,949	0,3175	-0,093	56,072	495,455
BMc5	62	8,991	9,090	-1,5472	0,125	95,683	3480,475

“Tabela 5C, conclusão”

MARCADOR	Número^a	FR(%)^b	Distância^c	E. Ad^d	E. Dom^d	h²(%)^e	FR x Wald^f
BMc68	63	0,928	0,928	-0,0100	0,408	50,076	243,962
BMc88	64	2,915	2,918	0,2904	-0,149	55,477	274,222
BM152	65	1,102	1,102	-0,0226	0,024	12,408	6,808
BMD17	66	0,943	0,943	0,0000	0,383	47,492	171,608
GATS91	67	1,034	1,034	0,6036	0,003	77,219	942,357
BM197	68	1,015	1,015	0,3126	0,007	52,286	303,894
ATA145	69	0,983	0,983	0,1115	0,306	46,730	219,754
PVBR93	70	0,980	0,980	0,0562	2,149	87,177	2502,791

Em que: a: representação numérica do primer; b: FR (frequência de recombinação); c: Distância, em cM, entre o marcador e o QTL; d: Efeito aditivo e dominante do alelo: + Aumenta o efeito; - Reduz o efeito; e: herdabilidade do QTL; f: g (λ): efeito do QTL ponderado pela intensidade da posição.