

**CONTROLE GENÉTICO DA REAÇÃO DO
FEIJOEIRO NAS FOLHAS E NAS VAGENS À
MANCHA-ANGULAR**

JERÔNIMO CONSTANTINO BOREL

2009

JERÔNIMO CONSTANTINO BOREL

**CONTROLE GENÉTICO DA REAÇÃO DO FEIJOEIRO NAS
FOLHAS E NAS VAGENS À MANCHA-ANGULAR**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de "Mestre".

Orientador

Prof. Dr. Magno Antonio Patto Ramalho

LAVRAS
MINAS GERAIS-BRASIL
2009

**Ficha Catalográfica Preparada pela Divisão de Processos Técnicos da
Biblioteca Central da UFLA**

Borel, Jerônimo Constantino.

Controle genético da reação do feijoeiro nas folhas e nas vagens
à mancha-angular / Jerônimo Constantino Borel. – Lavras : UFLA,
2009.

51 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2009.

Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho.

Bibliografia.

1. *Pseudocercospora griseola* (Sacc.) Crous & U. Braun. 2.
Parâmetros genéticos. 3. Genética da resistência. 4. Resistência à
doenças. I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 635.6529425

JERÔNIMO CONSTANTINO BOREL

**CONTROLE GENÉTICO DA REAÇÃO DO FEIJOEIRO NAS
FOLHAS E NAS VAGENS À MANCHA-ANGULAR**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para a obtenção do título de "Mestre".

APROVADA em 14 de novembro de 2009.

Prof. Dr. João Bosco dos Santos UFLA

Prof. Dr. Hilário Antônio de Castro UFLA

Prof. Dr. Magno Antonio Patto Ramalho

UFLA

(Orientador)

LAVRAS

MINAS GERAIS–BRASIL

A Deus todo poderoso, que sempre esteve comigo.

OFEREÇO

Aos meus pais, Júlio e Maria da Conceição; aos meus avós, José Borel, Nelita, José Pedro (in memoriam) e Horica (in memoriam) e aos meus irmãos, Filipe e Bruna.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, por estar sempre presente em minha vida, me iluminando e ensinando a vencer os obstáculos.

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pela oportunidade de realização do mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos.

Ao professor Magno Antonio Patto Ramalho, pela orientação, conhecimentos transmitidos e exemplo de dedicação à profissão.

Aos membros da banca examinadora, professores João Bosco dos Santos e Hilário Antônio de Castro, pela disponibilidade e valiosas contribuições a este trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, César Brasil, João Cândido, Elaine Souza, Samuel Carvalho e Flávia Avelar, pelos conhecimentos transmitidos.

À Dra. Ângela de Fátima Barbosa Abreu, pela coorientação, amizade e auxílio na condução dos trabalhos.

À equipe do Programa de Melhoramento Genético do Feijoeiro, em especial aos colegas Gustavo Biudes, Lucas Maia e Igor Lima, pela valiosa contribuição e auxílio na condução dos experimentos.

Aos colegas de mestrado, Karla, Paulo, Denys, Guilherme Ribeiro e Guilherme Abreu, pela excelente convivência e amizade.

Aos colegas do Núcleo de Estudos de Genética (Gen), pela amizade e agradável convivência.

Aos funcionários do DBI, Heloísa, Léo, Lindolfo, Zélia, Rafaela, Irondina, Sebastiana (Dú) e Lamartine, pela amizade, disponibilidade e agradável convivência.

Aos colegas de república, Pedro, Ricardo e Cristóvão, pela paciência, boa convivência e amizade.

Aos amigos, Fabrício, Jeane, Rafaela, Jaqueline, Paulo Pinho, Renata, Quélen, Paula e Helton pela amizade e momentos de descontração.

A minha família, por sempre me apoiar, compreender minha ausência e acreditar em mim.

A minha namorada Francine, pelo apoio, incentivo, compreensão e amor.

A todos que, de alguma forma, contribuíram para a realização deste trabalho, muito obrigado!

SUMÁRIO

RESUMO	i
ABSTRACT	ii
1 INTRODUÇÃO	1
2 REFERENCIAL TEÓRICO	3
2.1 A cultura do feijoeiro	3
2.2 A mancha-angular do feijoeiro comum	4
2.3 Avaliação da severidade da mancha-angular em feijoeiro.....	6
2.4 Variabilidade patogênica em <i>Pseudocercospora griseola</i>	9
2.5 Controle genético da reação à mancha-angular	12
3 MATERIAL E MÉTODOS	16
3.1 Local	16
3.2 Material experimental	16
3.3 Híbridos	16
3.3 Avaliações da Severidade da mancha-angular.....	17
3.4 Análises estatísticas	18
3.4.1 Estimativas da correlação entre nota e porcentagem área foliar necrótica	18
3.4.2 Análise de segregação.....	18
3.4.3 Estimativas dos componentes de média.....	19
3.4.4 Estimativas dos componentes de variância.....	21
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	25
4.1 Reação à mancha-angular nas folhas	25
4.2 Reação à mancha-angular nas vagens.....	34
5 CONCLUSÕES	41
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42
ANEXOS	50

RESUMO

BOREL, Jerônimo Constantino. **Controle genético da reação do feijoeiro nas folhas e nas vagens à mancha-angular**. 2009. 51 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.*

Informações a respeito do controle genético da reação de plantas a patógenos são fundamentais em programas de melhoramento visando à resistência. Este trabalho objetivou obter informações a respeito do controle genético da reação à mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) nas folhas e nas vagens da linhagem de feijoeiro ESAL 686. Esta linhagem foi cruzada com as cultivares Jalo EEP 558 (resistente), Cornell 49-242 (resistente), AND 277 (resistente), Pérola (intermediária) e Carioca MG (suscetível). Foram obtidas as gerações F₁, F₂ e os retrocruzamentos (RC₁₁ e RC₂₁). Na safra da seca de 2009, os genitores, juntamente com as respectivas populações, foram avaliados quanto à reação à mancha-angular em condições de campo, na área experimental do Departamento de Biologia da UFLA, em Lavras, MG. A severidade da doença foi avaliada nas folhas e nas vagens. A avaliação nas folhas foi feita por meio de uma escala diagramática de nove graus e também por meio da porcentagem de área foliar necrótica (AFN) para o cruzamento ESAL 686 x Carioca MG. Estimou-se a correlação entre as notas de severidade e a porcentagem de área foliar necrótica nas folhas. Com as notas de severidade obtidas foram estimados componentes genéticos de média e variância para severidade em ambos os órgãos e também se analisou a segregação na geração F₂ de alguns cruzamentos. Verificou-se que a avaliação da severidade da mancha-angular por meio de escala diagramática ou medição da área foliar necrótica fornece resultados semelhantes. O controle genético da reação a *Pseudocercospora griseola* nas folhas e nas vagens é devido a genes diferentes. Nas folhas, o controle é monogênico, com dominância do alelo que condiciona resistência, porém, devem estar presentes genes com efeito menor ou modificador. Nas vagens, é monogênico, com dominância do alelo que confere resistência. Os componentes de média e variância mostraram predomínio de efeitos aditivos. A herdabilidade para a reação à mancha-angular mostrou-se elevada. Esta, por sua vez, foi maior nas vagens do que nas folhas, o que indica que a avaliação nas folhas é mais difícil de ser realizada e é mais influenciada pelo ambiente.

* Comitê Orientador: Magno Antonio Patto Ramalho – UFLA (orientador), Ângela de Fátima Barbosa Abreu – Embrapa Arroz e Feijão.

ABSTRACT

BOREL, Jerônimo Constantino. **Genetic control of angular leaf spot reaction on the leaves and pods in common bean.** 2009. 51 p. Dissertation (Master Degree in Genetics and Plant Breeding) – Universidade Federal de Lavras, Lavras.*

Informations about the genetic control of plant reaction to pathogens are essential in plant breeding programs for resistance. This study aimed to obtain information about the genetic control of angular leaf spot (*Pseudocercospora griseola*) reaction in the common bean line ESAL 686. This line was crossed with cultivars Jalo EEP 558 (resistant), Cornell 49-242 (resistant), AND 277 (resistant), Pérola (intermediate resistance) and Carioca MG (susceptible). Generations F₁, F₂ and backcrosses (BC₁₁ and BC₂₁) were obtained. In the autumn-winter of 2009 (dry season), parental lines together with their populations were evaluated for resistance to angular leaf spot under field conditions in the experimental area of Department of Biology of UFLA, Lavras-MG. Disease severity was assessed on leaves and pods. The evaluation to ESAL 686 x Carioca MG cross was made in the leaves through a diagrammatic nine degrees scale, as well as the percentage of necrotic leaf area (NLA). Correlation between the scores of severity and percentage of necrotic leaf area on the leaves were estimated. Average and variance components were estimated with the severity score obtained for both organs and also the segregation in F₂ generation of some crosses was examined. It was found that the assessment of the severity of angular leaf spot by means of diagrammatic scale or measurement of necrotic leaf area provides similar results. The reaction to *Pseudocercospora griseola* on leaves and pods is due different genes. On the leaves the resistance is controlled by a single dominant gene, but must be present minor genes effect or modifier. On the pods the resistance is conditioned by single dominant gene. The average and variance components showed predominance of additive effects. The heritability for the angular leaf spot reaction was high. However, in pods was higher than in leaves, which indicates that the assessment on the leaves is more difficult to perform and is more influenced by the environment.

* Guidance Committee: Magno Antonio Patto Ramalho – UFLA (Major Professor);
Ângela de Fátima Barbosa Abreu – Embrapa Rice & Beans.

1 INTRODUÇÃO

O feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*) é infectado por vários patógenos, principalmente fungos (Sartorato & Rava, 1994). Dentre os patógenos de origem fúngica destaca-se *Pseudocercospora griseola* (Sacc.) Crous & U. Brown, agente etiológico da mancha-angular. Essa doença encontra-se amplamente distribuída nas regiões produtoras, onde causa sintomas nas folhas, caule e vagens, comprometendo a produtividade e depreciando a qualidade dos grãos. Nos últimos anos, tem aumentado sua importância na região central do Brasil, devido à intensificação do cultivo de feijão e ocorrência de condições favoráveis ao seu desenvolvimento, sobretudo na safra da seca (Paula Júnior & Zambolim, 2006).

A resistência genética consiste na forma mais racional de controle das doenças de plantas por não aumentar os custos de produção, reduzir a aplicação de defensivos e ser compatível com todas as formas de manejo. Porém, o melhoramento visando obter resistência tem encontrado algumas dificuldades, como alta variabilidade dos patógenos, sobretudo de origem fúngica, além da falta de informações a respeito do controle genético da reação em muitos patossistemas. Essas informações são muito importantes, pois auxiliam os melhoristas na definição de estratégias mais eficientes para alcançar o objetivo e possibilitam a obtenção de cultivares mais resistentes e, conseqüentemente, mais produtivas.

Informações a respeito do controle genético da reação a *P. griseola* já vêm sendo obtidas há algum tempo. Já foram identificados pelo menos quatorze genes, sendo o alelo dominante responsável pela resistência, na maioria dos casos (Vieira et al., 2005; Mahuku et al., 2009). Devido à alta variabilidade patogênica apresentada por *Pseudocercospora griseola*, tornam-se

indispensáveis a busca e a caracterização de novas fontes de resistência (Sartorato, 2002).

No programa de melhoramento do feijoeiro da Universidade Federal de Lavras, foi selecionada, há alguns anos, a linhagem ESAL 686, de grãos amarelos, grandes e de ciclo precoce. Tem sido observado que essa linhagem não apresenta sintomas de mancha-angular nas vagens, entretanto, nas folhas, é comum se observar lesões causadas pelo patógeno. Questiona-se como ocorre o controle genético nessa linhagem e se a expressão do(s) alelo(s) de resistência varia de acordo com o órgão da planta.

Diante do exposto, realizou-se o presente trabalho, visando evidenciar como ocorre o controle genético da reação à mancha-angular nas folhas e vagens, utilizando-se a linhagem ESAL 686.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 A cultura do feijoeiro

O feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma espécie autógama, diploide ($2n=2x=22$), amplamente cultivada, sobretudo nos países em desenvolvimento. No Brasil, a cultura tem grande importância, devido a aspectos sócio-econômicos, como geração de emprego e renda no campo, e também pelo fato de o feijão representar uma fonte proteica de baixo custo, participando como um dos componentes básicos da alimentação da população brasileira. O país é o maior produtor e consumidor mundial de feijão, com produção de pouco mais de 3,5 milhões de toneladas, em área plantada de, aproximadamente, 4,1 milhões de hectares (Companhia Nacional de Abastecimento - CONAB, 2009).

O plantio de feijão no Brasil pode ser realizado ao longo de todo o ano, respeitando-se algumas peculiaridades de cada região, mas, via de regra, têm-se três safras mais definidas: “a das águas”, ou de primeira época, semeada entre outubro e novembro; a “da seca”, ou de segunda época, semeada de fevereiro a maio e a de “outono-inverno”, ou de terceira época, semeada nos meses de junho e julho.

Devido ao fato de o feijão ser cultivado durante todo o ano numa grande diversidade de ecossistemas, inúmeros fatores tornam-se limitantes à sua produção. Entre esses fatores, um dos que mais reduzem a produtividade da cultura e a qualidade dos grãos são as doenças (Sartorato & Rava, 1994). A importância de cada doença varia segundo o ano, a época de cultivo, o local e a cultivar empregada (Paula Júnior et al., 2008).

2.2 A mancha-angular do feijoeiro comum

Dentre os patógenos que acometem a cultura do feijoeiro, o fungo *Pseudocercospora griseola* (Sacc.) Crous & U. Braun, agente etiológico da mancha-angular, é um dos mais importantes, pelo fato de ocorrer na maioria das regiões em que se cultiva essa espécie e também por apresentar grande variabilidade patogênica (Pastor-Corrales et al., 1998; Nietsche et al., 2001; Sartorato, 2004; Orozco & Araya, 2005; Damasceno-Silva et al., 2008). Este fato constitui um desafio aos programas de melhoramento, uma vez que dificulta o desenvolvimento de cultivares com resistência durável à doença.

O patógeno é um fungo mitospórico da classe Hyphomycete, pertencente à ordem Moniliales e à família Stilbaceae. A espécie passou por várias mudanças em sua nomenclatura. Foi descrita, primeiramente, por Saccardo, em 1878, como *Isariopsis griseola*. Em 1909, Ferraris a reclassificou, baseado em sua morfologia, como *Phaeoisariopsis griseola*, até que Crous et al. (2006), por meio de análises moleculares, propuseram uma nova classificação: *Pseudocercospora griseola* (Sacc.) Crous & U. Braun.

Em condições de campo, o fungo produz, na face inferior da folha, estruturas denominadas sinêmios, que são formados por conidióforos paralelos e escuros em forma de tufos, visíveis a olho nu. No ápice de cada conidióforo são produzidos conídios hialinos, geralmente septados, com formato cilíndrico a fusiforme e ligeiramente curvos (Campos-Ávila, 1987; Zaumeyer & Thomas, 1957).

Os conídios são disseminados principalmente pelo vento, entretanto, gotículas de água, implementos agrícolas e sementes contaminadas também transmitem o patógeno. Os conídios podem germinar em cerca de três horas, sob condições de umidade, infectando principalmente as folhas, ao penetrarem pelos estômatos. A penetração se completa em dois dias, em condições ótimas. De três a sete dias após a inoculação ocorre a colonização dos tecidos pelo patógeno.

Lesões nas folhas podem ser visualizadas a partir de 8 a 15 dias após a infecção (Liebenberg & Pretorius, 1997).

Os sintomas da mancha-angular podem ocorrer em toda a parte aérea, especialmente nas folhas e vagens (Liebenberg & Pretorius, 1997). Lesões em menor proporção também podem ocorrer no caule. Nas folhas primárias, as lesões geralmente são circulares. Nas folhas trifolioladas, as lesões consistem de pequenas manchas que variam de cinza-escuro a marrom e, geralmente, são delimitadas pelas nervuras, o que proporciona o aspecto angular. As lesões podem coalescer, causando a desfolha prematura, que compromete o enchimento das vagens, refletindo em perdas na produtividade. Nas vagens, as lesões apresentam-se na forma de manchas superficiais, geralmente circulares, de coloração castanho-avermelhada. Podem ser de tamanho variado e, quando numerosas, podem coalescer e cobrir toda a superfície. A infecção pode avançar pelas sementes, as quais se tornam manchadas, mal desenvolvidas e enrugadas. No caule, ramos e pecíolos, as plantas podem apresentar lesões alongadas de coloração castanho-escuro (Saettler, 1991; Bianchini et al., 1997; Paula Júnior et al., 2004). Na ausência de hospedeiros vivos, o fungo sobrevive em restos culturais por período superior a 19 meses e, nas sementes, por nove ou doze meses (Liebenberg & Pretorius, 1997).

O desenvolvimento do patógeno é favorecido por alternância entre períodos secos e úmidos, aliados a temperaturas amenas, em torno de 24°C. A esporulação é favorecida por temperaturas entre 16°C e 26°C. Essas condições favoráveis são encontradas na safra da “seca”, na região central do Brasil, principalmente em cultivos nos quais se utiliza irrigação por aspersão (Bianchini et al., 1997; Paula Júnior et al., 2004). Quanto mais precocemente ocorrer a epidemia no ciclo da cultura, maiores tendem a ser os danos. Dependendo da época de ocorrência, a doença pode causar perdas de até 70% na produção (Sartorato & Rava, 1992).

O manejo integrado da mancha-angular consiste no uso de sementes livres do patógeno, rotação de culturas, manejo eficiente da irrigação e aplicação de fungicidas. Mas a resistência genética é a forma de controle mais racional, pois não gera custos adicionais ao agricultor, reduz a aplicação de defensivos e é compatível com todos os métodos de controle.

A Universidade Federal de Lavras, em parceria com a Embrapa Arroz e Feijão, tem trabalhado visando obter resistência a *P. griseola* há alguns anos e, atualmente, conduz um programa de seleção recorrente fenotípica, visando acumular alelos de resistência a esse patógeno (Amaro et al., 2007; Arantes, 2009).

2.3 Avaliação da severidade da mancha-angular em feijoeiro

A quantificação de doenças em plantas pode ser feita por métodos diretos de avaliação dos sintomas e sinais, como incidência e severidade e por métodos indiretos, como a determinação da população do patógeno, sua distribuição espacial e seus efeitos na produção por meio da redução da área foliar (Campbell & Madden, 1990; Vale et al., 2004).

A incidência é o método mais comum e simples, por ser de fácil execução. Consiste na contagem de plantas ou órgãos doentes e na determinação da frequência na população, sem levar em consideração a intensidade de doença por indivíduo. Já a severidade é um método quantitativo e qualitativo que visa determinar a intensidade da doença nos órgãos ou na própria planta. Apresenta vantagens de ser mais preciso, caracteriza melhor o nível de resistência do hospedeiro e expressa com maior fidelidade a intensidade da doença no campo e os danos causados pelo patógeno. Como desvantagem, cita-se o fato de ser mais trabalhoso e demorado, além do fato de algumas formas de avaliação da severidade serem subjetivas e dependentes da acuidade visual do avaliador, o que pode conduzir a erros elevados (Vale et al., 2004).

A severidade é a forma mais empregada de medição no caso de doenças que causam lesões nas folhas (manchas foliares), como no caso das ferrugens, e da própria mancha-angular do feijoeiro. Já a incidência é mais utilizada nos casos em que existe alta correlação entre incidência e severidade ou para patógenos de caráter sistêmico, ou seja, que causam sintomas que comprometem a planta com um todo, como no caso das viroses e murchas vasculares (Vale et al., 2004; Santos, 2009).

Uma forma de quantificar a severidade é por meio da medição direta dos sintomas da doença ou sinais do patógeno. Isso pode ser feito por meio da contagem do número de lesões, medição de seu diâmetro e estimativa da porcentagem da área infectada. Esta, por sua vez, pode ser eficientemente obtida por meio de softwares específicos, como o Quant[®] (Vale et al., 2003). Esses programas analisam fotografias ou imagens obtidas por *scanner* e fornecem a porcentagem de área sadia e doente. A medição direta é um método preciso, porém, é limitado a ensaios com número reduzido de amostras, por ser mais trabalhoso e demorado, quando comparados a outros métodos (Parrela, 2008).

Outra forma de quantificar a severidade é a avaliação visual dos sintomas da doença ou sinais do patógeno. Estima-se a intensidade da doença por meio da “medição visual” de áreas doentes e ou sadias. Esse procedimento é realizado normalmente, com o auxílio de chaves descritivas, diagramas padrões e escalas diagramáticas. Essas metodologias baseiam-se na Lei de Weber-Fechner, segundo a qual a acuidade visual é proporcional ao logaritmo da intensidade do estímulo, ou seja, quanto maior o estímulo recebido, menor a capacidade de discriminação. De acordo com o estímulo, o olho tende a ler tecido doente abaixo de 50% de área lesionada e tecido sadio, acima de 50% (Horsfall & Barrat, 1945).

A medição de doenças por meio da produtividade também tem sido discutida. A produtividade é considerada como um índice. Um problema nesse

tipo de avaliação é que as diferenças no potencial produtivo das cultivares podem mascarar a diferença, devido à resistência. Outro ponto a ser discutido é que a ocorrência do patógeno nem sempre é uniforme na área, sobretudo em grandes experimentos (Santos, 2009).

Dentre as metodologias de quantificação da severidade de doenças foliares, as escalas diagramáticas merecem destaque, pelo fato de serem amplamente empregadas. Constituem representações ilustradas de uma série de plantas ou seus órgãos com sintomas em diferentes níveis de severidade (James, 1971). No caso da mancha-angular do feijoeiro, existem várias escalas diagramáticas disponíveis para avaliação da severidade nas folhas (Schoonhoven & Pastor-Corrales, 1987; Bergamin-Filho et al., 1995, Godoy et al., 1997). Entretanto, não foi encontrada nenhuma para avaliação da severidade nas vagens. Geralmente, as escalas diagramáticas para mancha-angular apresentam nove graus de severidade. Um inconveniente é que, muitas vezes, elas diferem quanto à porcentagem de área foliar necrótica (AFN). Na escala proposta por Godoy et al. (1997), as notas e as respectivas porcentagens de AFN são: 1 (0,2%), 2 (0,4%), 3 (0,9%), 4 (1,7%), 5 (3,2%), 6 (6%), 7 (10,7%), 8 (18,7%) e 9 (30,4%). Já na escala de Schoonhoven & Pastor-Corrales (1987), as porcentagens AFN diferem da primeira: 1 (0%), 3 (5% a 10%), 5 (20%), 7 (60%) e 9 (90%). Além disso, algumas escalas apresentam porcentagens de AFN que não ocorrem no campo, como, por exemplo, 90%.

Em estudo realizado por Parrela (2008) compararam-se alternativas de avaliação de mancha-angular em feijoeiro. Observou-se que avaliações feitas por escala diagramática e por meio da medição da área foliar sadia e doente apresentam a mesma eficiência, desde que os avaliadores sejam treinados. O autor sugere o uso de escalas diagramáticas em experimentos contendo grande número de amostras, devido à maior facilidade de execução.

2.4 Variabilidade patogênica em *Pseudocercospora griseola*

Em um programa de melhoramento visando resistência a doenças, informações sobre a herança da resistência e a variabilidade genética do patógeno são essenciais, pois auxiliam os melhoristas na tomada de decisão e na definição da melhor estratégia a ser utilizada.

Há indícios de que o feijoeiro tenha sido domesticado em pelo menos duas regiões distintas, a mesoamericana, envolvendo o México e a América Central, onde predominam feijões com grãos pequenos a médios (< 20g/100 sementes) e a região andina, principalmente Argentina e Chile, com tipos que apresentam grãos maiores (>40g/100 sementes) (Gepts & Bliss, 1986; Vieira et al., 2005). Devido ao isolamento reprodutivo, houve uma coevolução entre o feijoeiro e os patógenos que acometem a espécie nas diferentes regiões ecológicas de domesticação. Esse fato foi observado principalmente para *Pseudocercospora griseola* (Pastor-Corrales & Jara, 1995; Guzmán et al., 1995).

Isolados revelam alta afinidade por tipos específicos de feijões. Em condições de campo, foi observado que isolados andinos estão associados a genótipos de origem andina (grãos grandes), enquanto genótipos mesoamericanos são predominantemente infectados por isolados mesoamericanos. Em função desse fato é esperado que o controle genético possa ser diferente se envolver cruzamentos de feijões andinos x mesoamericanos, andinos x andinos e mesoamericanos x mesoamericanos (Pastor-Corrales et al., 1998).

Em 1995, no Centro Internacional de Agricultura Tropical – CIAT (Cali- Colômbia), durante a I Reunião Internacional sobre a Mancha-Angular do Feijoeiro Comum, foi proposto um conjunto de doze cultivares diferenciadoras, sendo seis de origem andina e seis de origem mesoamericana. As cultivares foram selecionadas por meio de estudos básicos no CIAT (Pastor-Corrales &

Jara, 1995). A identificação de raças é realizada por meio do método de Habgood (1970), que consiste na inoculação das cultivares em ordem pré-estabelecida. A classificação utiliza um sistema binário, obtido por expansão binomial, de tal forma que a raça é denominada por um número que corresponde à soma do valor binário das cultivares andinas e mesoamericanas que apresentam suscetibilidade (Tabela 1). Dessa forma, se um isolado é inoculado na série de diferenciadoras e causa sintomas em todas as cultivares da série, o patótipo é classificado como 63-63 (1+2+4+8+16+32; 1+2+4+8+16+32). Esse fato contribuiu para a padronização das metodologias de identificação de raças e facilitou o intercâmbio de informação ente pesquisadores.

TABELA 1 Cultivares diferenciadoras de feijoeiro para a caracterização de patótipos de *Pseudocercospora griseola*, conjuntos gênicos, série binomial e valor binário.

	Cultivares diferenciadoras	Conjunto gênico	Série binomial	Valor binário
A	Don Timóteo	Andino	2 ⁰	1
B	G 11796	Andino	2 ¹	2
C	Bolón Bayo	Andino	2 ²	4
D	Montcalm	Andino	2 ³	8
E	Amendoim	Andino	2 ⁴	16
F	G 5686	Andino	2 ⁵	32
G	Pan 72	Mesoamericano	2 ⁰	1
H	G 2858	Mesoamericano	2 ¹	2
I	Flor de Mayo	Mesoamericano	2 ²	4
J	México 54	Mesoamericano	2 ³	8
K	Bat 332	Mesoamericano	2 ⁴	16
L	Cornell 49-242	Mesoamericano	2 ⁵	32

A maior dificuldade na obtenção de cultivares resistentes é a ocorrência de várias raças do patógeno. Diversos estudos têm sido realizados, a fim de conhecer a variabilidade patogênica em *P. griseola* (Correa-Victoria, 1987; Pastor-Corrales & Jara, 1995; Nietsche et al., 2001; Sartorato, 2002; Sartorato & Alzate-Marin, 2004; Stenglein et al., 2005; Damasceno-Silva et al., 2008).

Levantamentos realizados com 316 isolados oriundos de 11 países da América Latina e dez países da África revelaram ampla variabilidade e, com base na inculção nas cultivares diferenciadoras, os isolados foram agrupados em dois grupos, andinos e mesoamericanos (Pastor-Corrales & Jara, 1998).

Mahuku et al. (2003) avaliaram 1.441 genótipos de feijoeiro e observaram que 28% deles foram resistentes aos patótipos andinos, 9% resistentes aos patótipos mesoamericanos e somente 2,2% dos acessos foram resistentes a ambos. Por meio de um levantamento, Damasceno-Silva et al. (2008) relataram, pela primeira vez, a presença dos patótipos 55-15, 63-15, 63-25 e 63-27 em Minas Gerais. Nietsche et al. (2002), estudando 72 isolados, identificaram 26 patótipos. Maior frequência foi observada dos patótipos 63-31, 63-23, 63-55, 63-39 e 63-47, tendo sido observada predominância de isolados mesoamericanos. Uma explicação para esse fato é o predomínio do plantio de cultivares de origem mesoamericana (grãos pequenos).

Em alguns casos, têm sido detectados patótipos capazes de vencer a resistência de todas as cultivares diferenciadoras, como é o caso da raça 63-63 (Nietsche et al., 2001; Sartorato & Alzate-Marin, 2004; Damasceno-Silva et al., 2008). Segundo Sartorato et al. (2002), isso é um indicativo de que a série de diferenciadoras tem que ser revista e de que há a necessidade constante de identificar e caracterizar novas fontes de resistência.

2.5 Controle genético da reação à mancha-angular

Para o estudo do controle genético de caracteres, é necessário que os genitores sejam puros, ou seja, que não estejam segregando e apresentem reação contrastante para o caráter de interesse. São obtidas as gerações F_1 , F_2 ..., e os retrocruzamentos (RC_{11} e RC_{21}). Posteriormente, os genitores, juntamente com as respectivas gerações, são então avaliados para o caráter em questão em que se verifica a segregação fenotípica. Para caracteres com distribuição discreta, as hipóteses de segregação são testadas pelo teste de Qui-Quadrado (χ^2), que verifica se os desvios entre a frequência observada e esperada são significativos, em determinado nível de probabilidade (Ramalho et al., 2004).

Nos estudos de controle genético da reação a *Pseudocercospora griseola*, geralmente, são utilizadas metodologias para caracteres qualitativos (distribuição discreta), sobretudo quando se considera a resistência específica a raças ou resistência vertical (Vanderplank, 1968; Parlevliet, 1981). Vários trabalhos têm sido realizados a esse respeito (Barros et al., 1957; Santos Filho et al., 1976; Singh & Saini., 1980; Sartorato et al., 1993; Pastor-Corrales et al., 1998; Carvalho et al., 1998; Busogoro et al., 1999; Sartorato et al., 2000; Fortes-Ferreira et al., 2000; Nietzsche et al., 2000; Corrêa et al., 2001; Caixeta et al., 2003, 2005; Namayanja et al., 2006; Mahuku et al., 2003, 2004, 2009).

Em estudos realizados por Nietzsche et al. (2000) e Caixeta et al. (2003) foi demonstrado que as fontes de resistência AND 277, MAR-2, México 54, Cornell 49-242 e BAT 332 apresentam diferentes espectros de resistência.

Em testes de alelismo realizados por Caixeta et al. (2005) foi demonstrado que Cornell 49-242 possui um gene com alelo dominante, propondo-se a denominação de *Phg-3*. México 54 possui três genes, denominados *Phg-2*, *Phg-5* e *Phg-6*. Em MAR-2 estão presentes dois genes, *Phg-4* e *Phg-5*². BAT 332 possui um gene *Phg-6*² e AND 277 possui quatro genes (*Phg-1*, *Phg-2*², *Phg-3*² e *Phg-4*²). Namayanja et al. (2006) observaram que a resistência das cultivares México 54 e BAT 332 ao patótipo 63-39 é condicionada pelo mesmo gene e discutem que um dos genes de México 54 é o mesmo de BAT 332 e que este é diferente dos três encontrados por Caixeta et al. (2005). Mahuku et al. (2009) observaram que a resistência da linhagem G5686 à raça 31-0 é condicionada por três genes complementares designados *Phg_{G5686A}*, *Phg_{G5686B}* e *Phg_{G5686C}*, nos quais o alelo dominante é responsável pela resistência. Segundo Teixeira et al. (2005), a cultivar Jalo EEP558 possui um alelo dominante que tem conferido resistência a várias raças presentes na região sul de Minas Gerais há cerca de três décadas.

Alguns estudos também relatam a ocorrência de herança monogênica, em que a resistência é condicionada por alelos recessivos (Santos Filho et al., 1976; Corrêa et al., 2001).

Entretanto, algumas evidências indicam que mais genes estejam envolvidos no controle do caráter. Amaro et al. (2007), avaliando a variabilidade para resistência à mancha-angular, observaram níveis de resistência entre as linhagens avaliadas. Outro fato que chama a atenção é a resposta continuada à seleção recorrente fenotípica visando resistência à mancha-angular (Amaro et al., 2007; Arantes, 2009). Logo, é de se esperar que, além de genes com efeito mais pronunciado (resistência específica), estejam envolvidos genes de menor efeito ou modificadores, com influência do ambiente, o que dá ao caráter reação à mancha-angular aspecto de caracteres quantitativos. (Nelson, 1978; Mahuku et al., 2009).

Nessa condição, a distribuição do caráter é contínua. Para seu estudo, modelos de genética quantitativa, como componentes genéticos de média, variância e covariâncias podem ser utilizados (Rowe & Alexander, 1980; Mather & Jinks, 1984; Ramalho et al., 2000; Cruz et al., 2004).

Quando se consideram componentes de média, estimam-se m , a e d . Considerando um loco B , por exemplo, m representa a média fenotípica entre genótipos homozigóticos ou o ponto médio, a_B representa o afastamento do valor fenotípico dos genitores em relação ao ponto médio e d_B representa o afastamento do valor fenotípico do heterozigoto em relação ao ponto médio. A relação d_B/a_B fornece o grau de dominância (gd) para o loco B e permite inferir sobre o tipo de interação alélica presente. Se $gd=0$, tem-se ausência de dominância e predominam efeitos aditivos; se $gd=1$, tem-se dominância completa; se $0 < gd < 1$, a dominância é parcial; se $gd > 1$, ocorre sobredominância (Bernardo, 2002). Quando se consideram vários locos, tem-se a como o somatório dos desvios dos homozogotos em relação à média e d o somatório dos

desvios dos heterozigotos em relação à média. Embora a relação d_B/a_B indique o tipo de interação alélica, a relação d/a não serve para essa finalidade, sendo esta uma desvantagem do método. A relação d/a pode ser pequena devido ao fato de alguns das estimativas de d serem negativas e outras positivas, levando a uma subestimativa de d , embora nenhum dos d seja individualmente pequeno (Mather & Jinks, 1984). As estimativas dos componentes de média são geralmente obtidas por meio do método dos quadrados mínimos ponderados (Ramalho et al., 1993; Cruz et al., 2004).

A utilização dos componentes de variância permite eliminar a desvantagem dos componentes de média, visto que a variância é uma estatística de segunda ordem e, portanto, os efeitos individuais dos locos são elevados ao quadrado e não se cancelam. Além disso, as estimativas da variância genética, aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) permitem estimar a herdabilidade no sentido amplo (\hat{h}_a^2) e restrito (\hat{h}_r^2) e o grau médio de dominância (gmd). Entretanto, convém salientar que os componentes de variância podem conter erros associados elevados, devido ao fato de os desvios serem elevados ao quadrado, o que requer cautela na interpretação dos resultados.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local

O trabalho foi conduzido na área experimental do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras, no município de Lavras, MG. O solo é classificado como Latossolo Vermelho Distrófico. A altitude é de 910 m e as coordenadas geográficas são latitude de 21°14'S e longitude de 45°00'W.

3.2 Material experimental

Para o estudo do controle genético da reação a *P. griseola* foram realizadas hibridações entre a linhagem ESAL 686 e as cultivares Cornell 49-242, AND 277, Jalo EEP 558, Carioca MG e Pérola. A linhagem ESAL 686 foi desenvolvida pelo Programa de Melhoramento do Feijoeiro da Universidade Federal de Lavras. Esta linhagem é conhecida por apresentar resistência à mancha-angular nas vagens e suscetibilidade nas folhas. As linhagens AND 277 e Jalo EEP558 são de origem andina, apresentam grãos grandes e são resistentes a várias raças do patógeno. Já a linhagem Cornell 49-242 é de origem mesoamericana, com grãos pequenos do tipo preto e também é fonte de resistência a *P. griseola* (Caixeta et al., 2005). As cultivares Pérola e Carioca MG são de origem mesoamericana e apresentam grãos pequenos, do tipo carioca. A cultivar Pérola apresenta resistência moderada em condições de campo (Paula Júnior et al., 2004) e a cultivar Carioca MG é suscetível.

3.3 Hibridações

As hibridações foram realizadas em casa de vegetação pertencente ao Setor de Genética e Melhoramento de Plantas. Em janeiro de 2008, os genitores foram semeados em vasos, para que fossem realizadas as hibridações. Foram obtidas cinco combinações híbridas: ESAL 686 x Cornell 49-242; ESAL 686 x

AND 277; ESAL 686 x Carioca MG; ESAL 686 x Jalo EEP 558 e ESAL 686 x Pérola. As sementes F_1 foram colhidas no mês de abril e foram armazenadas em câmara fria. No mês de julho, parte das sementes F_1 foi novamente semeada em vasos, para a obtenção dos retrocruzamentos e parte foi semeada no campo, a fim de obter a geração F_2 .

3.3 Avaliações da Severidade da mancha-angular

Na safra da seca de 2009, os genitores, juntamente com as gerações F_1 , F_2 e os retrocruzamentos (RC_{11} e RC_{21}), foram avaliadas em condições de campo no Departamento de Biologia da UFLA. O experimento foi conduzido em blocos casualizados, com duas repetições. Em cada repetição foram utilizadas vinte plantas dos genitores e F_1 , 160 da F_2 e quarenta de cada retrocruzamento. Quinze dias antes da semeadura dessas populações foi semeada a bordadura do experimento com a cultivar Carioca MG, para que houvesse uma fonte de inóculo do patógeno no campo, possibilitando a ocorrência da doença de maneira uniforme na área. Os tratos culturais seguiram recomendações para a cultura do feijoeiro.

No estágio R_7 (formação de vagens), foi realizada a avaliação nas folhas, observando-se a severidade da doença na planta. As notas foram atribuídas por dois avaliadores, utilizando-se a escala diagramática de nove graus proposta por Godoy et al. (1997), que varia de 1 (até 0,2% da área foliar necrótica) a 9 (30,4% da área foliar necrótica). Foi estimada a média entre as notas dos dois avaliadores.

No cruzamento ESAL 686 x Carioca MG, as plantas das diferentes populações (P_1 , P_2 , F_1 , F_2 , RC_{11} , RC_{21}) foram etiquetadas individualmente no campo e, além da avaliação da severidade já descrita, foi realizada a coleta de um trifólio ao acaso no terço médio de cada planta, no momento da avaliação. Por meio de um *scanner*, foi obtida a imagem de cada trifólio. Essas imagens

foram utilizadas para a obtenção da porcentagem de área foliar necrótica, por meio do software Quant[®] versão 1.0 (Vale et al., 2003).

Em junho de 2009, as plantas foram colhidas e armazenadas para secagem natural à sombra. No cruzamento entre ESAL 686 x Carioca MG, a avaliação das vagens foi realizada em laboratório. De cada população (P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁ e RC₂₁) foram tomadas aleatoriamente quatro vagens por planta. As vagens devidamente identificadas foram dispostas em uma bancada e avaliadas, quanto à severidade da mancha-angular, por cinco avaliadores, por meio de um diagrama de notas (Anexo1) que varia de 1 (ausência de sintomas nas vagens) até 9 (sintomas da doença cobrindo >90% da área da vagem). Para os demais cruzamentos (ESAL 686 x Cornell 49-242, ESAL 686 x Jalo EEP 558 e ESAL 686 x Pérola) foram avaliadas dez vagens por planta. Neste caso, as avaliações foram feitas por dois avaliadores.

3.4 Análises estatísticas

3.4.1 Estimativas da correlação entre nota e porcentagem área foliar necrótica

Foram obtidas as estimativas de correlação entre a nota de severidade da folha e a porcentagem de área foliar necrótica para as gerações segregantes do cruzamento ESAL 686 x Carioca MG, por meio do programa Genes[®] (Cruz, 1998).

3.4.2 Análise de segregação

Analisou-se a segregação na geração F₂ dos cruzamentos mais contrastantes, tanto para a severidade nas folhas quanto nas vagens. Consideraram-se como resistentes indivíduos com nota de severidade igual ou inferior a 3. As hipóteses foram testadas pelo teste de Qui-quadrado, conforme descrito por Ramalho et al. (2004).

3.4.3 Estimativas dos componentes de média

Utilizando dados médios de severidade dos genitores (P₁ e P₂) e das populações F₁, F₂, RC₁₁ e RC₂₁ foram estimados os componentes genéticos de média (\hat{m} , \hat{a} e \hat{d}), pelo método dos quadrados mínimos ponderados, desconsiderando a ocorrência de epistasia, conforme descrito por Ramalho et al. (1993) e Cruz et al. (2004), segundo a equação:

$$\hat{\beta} = (C'NS^{-1}C)^{-1}(C'NS^{-1}Y)$$

em que:

$\hat{\beta}$: vetor das estimativas, ou seja:

$$\hat{\beta} = \begin{pmatrix} \hat{m} \\ \hat{a} \\ \hat{d} \end{pmatrix}$$

\hat{m} : estimativa da média;

\hat{a} : estimativa do somatório do desvio do homozigoto em relação à média;

\hat{d} : estimativa do somatório do desvio do heterozigoto em relação à média;

N: matriz do número de plantas avaliadas, dada por:

$$N = \begin{pmatrix} n_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & n_2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & n_3 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & n_4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & n_5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & n_6 \end{pmatrix}$$

sendo $n_1, n_2, n_2, n_4, n_5, n_6$ o número de plantas das populações $P_1, P_2, F_1, F_2, RC_{11}, RC_{21}$, respectivamente.

S: matriz das variâncias associadas às populações, dada por:

$$S = \begin{pmatrix} \hat{\sigma}_{P_1}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \hat{\sigma}_{P_2}^2 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \hat{\sigma}_{F_1}^2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \hat{\sigma}_{F_2}^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \hat{\sigma}_{RC_{11}}^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & \hat{\sigma}_{RC_{21}}^2 \end{pmatrix}$$

Y: vetor dos valores médios observados (severidade), dado por:

$$Y = \begin{pmatrix} \bar{P}_1 \\ \bar{P}_2 \\ \bar{F}_1 \\ \bar{F}_2 \\ \bar{RC}_{11} \\ \bar{RC}_{21} \end{pmatrix}$$

C: matriz do modelo que, na presente situação, corresponde a:

$$C = \begin{vmatrix} 1 & 1 & 0 \\ 1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0,5 \\ 1 & 0,5 & 0,5 \\ 1 & -0,5 & 0,5 \end{vmatrix}$$

3.4.4 Estimativas dos componentes de variância

Os componentes de variância ($\hat{\sigma}_A^2$, $\hat{\sigma}_D^2$, e $\hat{\sigma}_E^2$) foram estimados utilizando o método dos quadrados mínimos ponderados iterativos (Ramalho et al., 1993; Cruz et al., 2004) pela equação já descrita anteriormente, em que $\hat{\beta}$ é o vetor dos estimadores, $\hat{\sigma}_A^2$ é a variância genética aditiva, $\hat{\sigma}_D^2$ é a variância genética de dominância e $\hat{\sigma}_E^2$, a variância ambiental.

$$\hat{\beta} = \begin{vmatrix} \hat{\sigma}_A^2 \\ \hat{\sigma}_D^2 \\ \hat{\sigma}_E^2 \end{vmatrix}$$

C: matriz do modelo;

$$C = \begin{vmatrix} 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 1 \\ 1 & 2 & 2 \end{vmatrix}$$

N: matriz correspondente aos graus de liberdade associados a cada população (P₁, P₂, F₁, F₂ e RC₁₁+RC₂₁).

$$N = \begin{vmatrix} gl_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & gl_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & gl_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & gl_4 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & gl_5 \end{vmatrix}$$

Y: corresponde ao vetor das variâncias observadas dentro de cada geração;

$$Y = \begin{vmatrix} \hat{\sigma}_{P1}^2 \\ \hat{\sigma}_{P2}^2 \\ \hat{\sigma}_{F1}^2 \\ \hat{\sigma}_{F2}^2 \\ \hat{\sigma}_{RC11}^2 + \hat{\sigma}_{RC21}^2 \end{vmatrix}$$

Para a estimativa dos componentes de média e variância utilizou-se o *Procedure for Interactive Matrix Language* (PROC IML) do SAS[®] (Sas Institute, 2000).

Foram obtidas as estimativas da herdabilidade no sentido amplo (\hat{h}_a^2) e restrito (\hat{h}_r^2), segundo Ramalho et al. (1993).

$$\hat{h}_a^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2}{\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 + \hat{\sigma}_E^2}; \hat{h}_r^2 = \frac{\hat{\sigma}_A^2}{\hat{\sigma}_A^2 + \hat{\sigma}_D^2 + \hat{\sigma}_E^2}$$

em que

$\hat{\sigma}_A^2$: estimativa da variância genética aditiva

$\hat{\sigma}_D^2$: estimativa da variância genética de dominância

$\hat{\sigma}_E^2$: estimativa da variância ambiental

Para as estimativas de herdabilidade foram obtidos os respectivos erros associados, $s(\hat{h}_a^2)$ e $s(\hat{h}_r^2)$, segundo Vello & Vencovsky (1974):

$$s(\hat{h}_a^2) = \left\{ \left(\frac{2}{9} \right) * \left[\left(\frac{1}{\hat{\sigma}_{F2}^2} \right) * \left(\frac{(\hat{\sigma}_{P1}^2)^2}{n_1 + 2} + \frac{(\hat{\sigma}_{P2}^2)^2}{n_2 + 2} + \frac{(\hat{\sigma}_{F1}^2)^2}{n_3 + 2} \right) + \left(\frac{1}{n_4 + 2} \right) * (3 - \hat{h}_a^2) \right] \right\}^{1/2}$$

$$s(\hat{h}_r^2) = \left\{ 2 \left[\left(\frac{1}{\hat{\sigma}_{F2}^2} \right) * \left(\frac{(\hat{\sigma}_{RC11}^2)^2}{n_5 + 2} + \frac{(\hat{\sigma}_{RC21}^2)^2}{n_6 + 2} \right) + \left(\frac{1}{n_4 + 2} \right) * (2 - \hat{h}_r^2) \right] \right\}^{1/2}$$

em que

$n_1, n_2, n_3, n_4, n_5, n_6$: correspondem ao número de plantas das populações P₁, P₂, F₁, F₂, RC₁₁, RC₂₁, respectivamente.

$\hat{\sigma}_{P1}^2$: estimativa da variância fenotípica do genitor 1 (ESAL 686)

$\hat{\sigma}_{P2}^2$: estimativa da variância fenotípica do genitor 2

$\hat{\sigma}_{F1}^2$: estimativa da variância fenotípica da geração F₁

$\hat{\sigma}_{F2}^2$: estimativa da variância fenotípica da geração F₂

$\hat{\sigma}_{RC11}^2$: estimativa da variância fenotípica do RC₁₁

$\hat{\sigma}_{RC21}^2$: estimativa da variância fenotípica do RC₂₁

\hat{h}_a^2 : estimativa da herdabilidade no sentido amplo

\hat{h}_r^2 : estimativa da herdabilidade no sentido restrito

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Reação à mancha-angular nas folhas

O emprego de escalas diagramáticas é frequente, na literatura, para quase todos os patógenos do feijoeiro (Schoonhoven & Pastor-Corrales, 1987). Com as facilidades computacionais, foram propostas alternativas para se avaliar a severidade de doenças de plantas, sobretudo aquelas que causam manchas foliares. Uma delas consiste na estimativa da porcentagem da área foliar necrótica (Vale et al., 2004). Para verificar se as duas alternativas diferem quanto ao resultado, estimou-se a correlação (r) entre as duas variáveis (Tabela 2). Nota-se que as estimativas foram altas e significativas. Resultado semelhante foi obtido por Parrela (2008), que concluiu que tanto a medição da área necrótica quanto a avaliação por escalas diagramáticas apresentaram resultados semelhantes, na avaliação da severidade da mancha-angular.

A medição da área foliar necrótica é um processo mais trabalhoso do que o uso de escalas. Ele exige coleta do material, obtenção de fotos ou imagens por meio de *scanners* e análise por meio de softwares específicos. Portanto, essa metodologia torna-se viável quando utilizada em trabalhos com menor número de amostras a serem avaliadas.

TABELA 2 Severidade de mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) em folhas de feijoeiro, obtida por escala diagramática e porcentagem de área foliar necrótica.

Geração	Nota (1 a 9)		AFN (%)		r^1
	Média	Variância	Média	Variância	
ESAL 686 (P ₁)	3,42	1,17	4,47	1,0	-
Carioca MG (P ₂)	7,37	2,50	8,08	17,87	-
F ₁	6,31	3,16	8,14	24,36	-
F ₂	5,60	6,50	7,27	55,14	0,74 **
RC ₁	3,79	3,11	4,15	16,63	0,82 **
RC ₂	5,50	4,68	7,34	22,16	0,79 **

¹: Correlação de Pearson; ** Significativo, a 1%, pelo teste de t.

Por outro lado, o uso das escalas, embora seja um método considerado subjetivo, constitui uma ferramenta que torna o processo mais ágil e apresenta boa precisão. Marques Júnior et al. (1997) verificaram que, na avaliação feita por notas, os dados atendiam às pressuposições necessárias para que fossem submetidos à análise de variância. Em função desses resultados, neste trabalho optou-se pela avaliação por meio da escala de notas.

Analisando as médias de severidade obtidas na avaliação das folhas para os cruzamentos e suas respectivas gerações, nota-se que os genitores diferiram com relação à doença e confirmaram suas reações conhecidas (Tabela 3). Observa-se que as cultivares AND 277, Cornell 49-242 e Jalo EEP558 mostraram-se resistentes ao patógeno, a linhagem ESAL 686 e a cultivar Pérola apresentaram reação intermediária e a cultivar Carioca MG confirmou sua suscetibilidade. As médias da geração F₁ foram, de modo geral, intermediárias aos genitores e bem semelhantes às obtidas na geração F₂. Os retrocruzamentos apresentaram médias dentro do que era esperado, considerando o genitor utilizado como recorrente.

TABELA 3 Média de severidade de mancha-angular nas folhas dos cruzamentos entre a linhagem ESAL 686 (P₁) com quatro cultivares de feijoeiro (P₂) e respectivas gerações.

Cruzamento	Reação	Média de severidade					
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₂	RC ₁₁	RC ₂₁
ESAL 686 x Jalo EEP558	S x R	3,42	2,05	2,53	3,03	3,52	2,90
ESAL 686 x Cornell 49-242	S x R	3,42	2,47	2,5	3,27	3,51	2,0
ESAL 686 x And 277	S x R	3,42	2,02	2,63	2,87	3,41	2,92
ESAL 686 x Pérola	S x S	3,42	3,41	3,16	3,18	2,87	2,27
ESAL 686 x Carioca MG	S x S	3,42	7,37	6,31	5,60	3,79	5,50

Maior ênfase na análise da distribuição de frequência das notas de severidade nas folhas foi direcionada aos cruzamentos entre a linhagem ESAL 686 com os genitores que se apresentaram mais contrastantes (Figuras 1 e 2). Verifica-se, nos dois cruzamentos, como era de se esperar, que a geração F₂ e os retrocruzamentos apresentaram maior variação do que os genitores e a geração F₁. A variação na geração F₁ e nos genitores não era esperada, uma vez que todos os indivíduos nessas gerações possuem o mesmo genótipo. Essa variação é de natureza ambiental e pode ser devido à distribuição irregular do patógeno, a variações no microclima, ao efeito de vizinho e a erros de avaliação.

Se forem considerados como resistentes os indivíduos com notas de severidade igual ou inferior a três, verifica-se, na geração F₂ dos cruzamentos entre a linhagem ESAL 686 e Cornell 49-242, Jalo EEP558 e AND 277, a ocorrência de dominância no sentido da resistência (Tabela 4). Observa-se que a segregação na geração F₂ foi de três plantas resistentes (nota ≤ 3) para uma suscetível (nota > 3). Em todos os casos, o teste de Qui-quadrado foi não significativo, considerando a hipótese de 3:1.

TABELA 4 Segregação na geração F₂ de cruzamentos entre linhagens de feijoeiro comum quanto à severidade de mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) nas folhas.

Cruzamento	Reação	N° de plantas		χ^2 (3:1)	P ¹
		R	S		
ESAL 686 x AND 277	S x R	147	44	0,44	50,46 ^{NS}
ESAL 686 x Jalo EEP558	S x R	170	54	0,09	75,76 ^{NS}
ESAL 686 x Cornell 49-242	S x R	149	63	2,52	11,27 ^{NS}

1: Teste de t a 5%

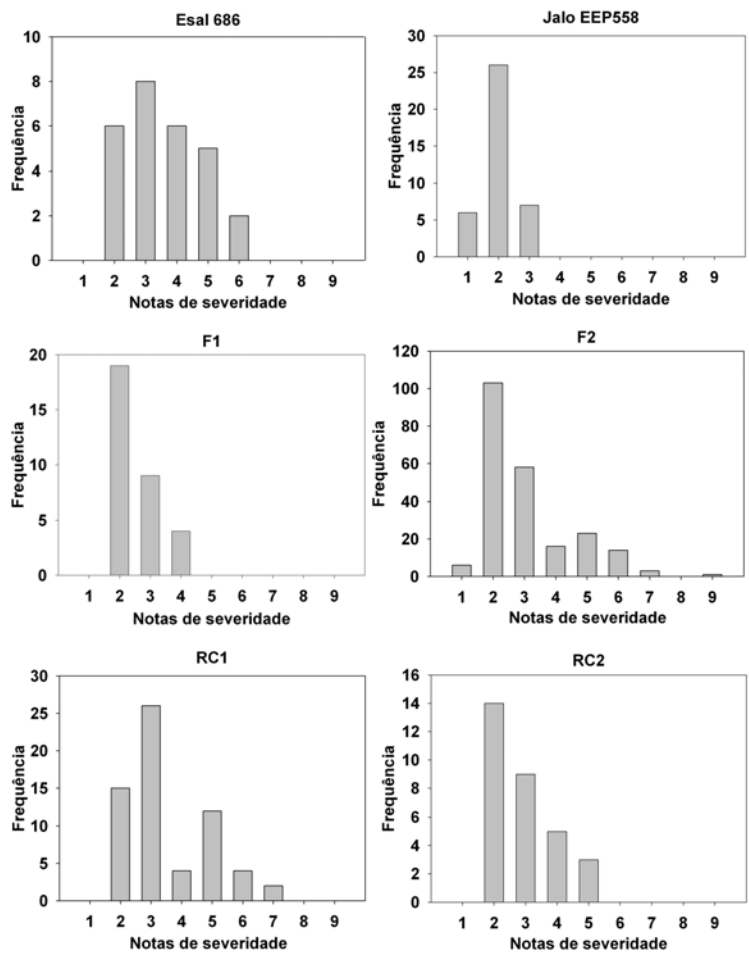


FIGURA 1 Distribuição de frequência das notas de severidade de mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) nas folhas, para os genitores ESAL 686 (P₁) e Jalo EEP558 (P₂), F₁, F₂ e retrocruzamentos.

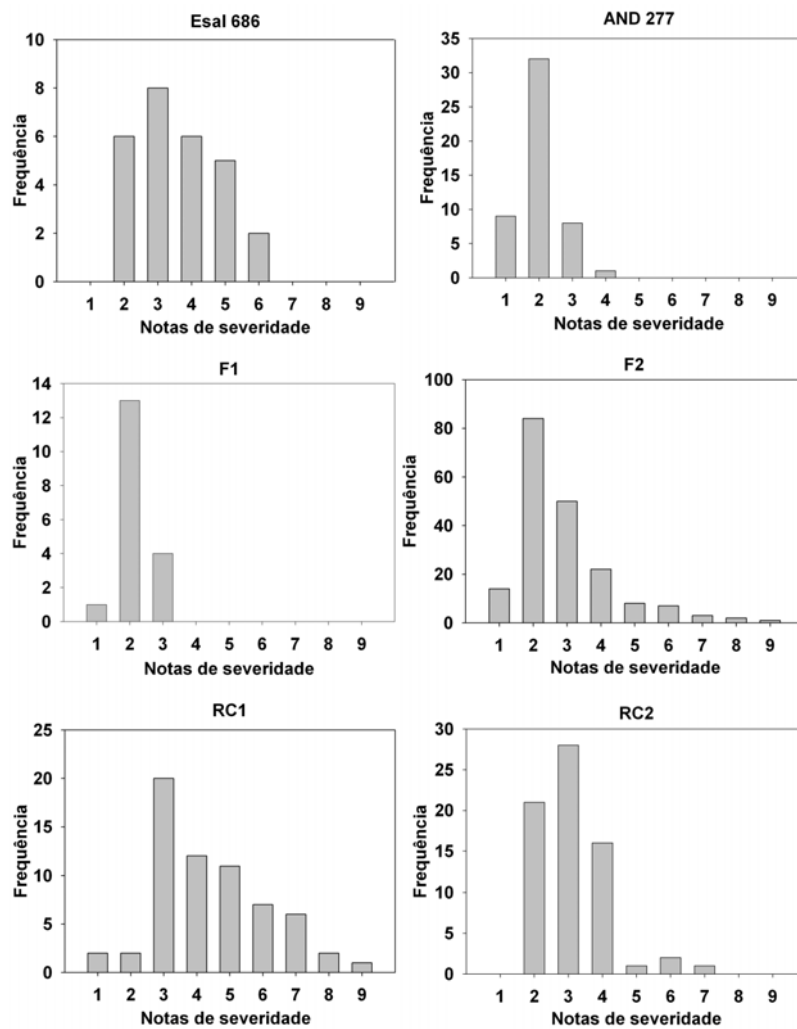


FIGURA 2 Distribuição de frequência das notas de severidade de mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) nas folhas, para os genitores ESAL 686 (P₁) e AND 277 (P₂), F₁, F₂ e retrocruzamentos.

Os feijões foram domesticados em, pelo menos, duas regiões distintas. Uma é a região mesoamericana, que apresenta feijões com grãos pequenos a médios; a outra é a região andina, onde os feijões têm grãos maiores (Vieira et al., 2005). Há evidências de que os patógenos, especialmente o fungo *P. griseola*, apresentam raças diferentes em função da coevolução patógeno-hospedeiro (Pastor-Corrales & Jara, 1995; Gúsman et al., 1995). Em função desse fato, é esperado que o controle genético possa ser diferente se envolver cruzamentos de feijões andinos x mesoamericanos, andinos x andinos e mesoamericanos x mesoamericanos. Neste trabalho, um dos genitores utilizado foi a linhagem ESAL 686, que possui fenótipo semelhante ao do grupo andino. Entretanto, os resultados dos cruzamentos dessa linhagem com genitores do grupo andinos e mesoamericanos foram semelhantes (Tabelas 3 e 4). Uma das razões é que a ESAL 686, embora apresente características andinas, foi obtida por hibridação no Brasil e, portanto, não necessariamente possui alelos de resistência do grupo andino.

Os resultados observados neste estudo estão de acordo com os encontrados na literatura. Na maioria dos estudos realizados, a resistência é atribuída a um ou poucos genes, com dominância do alelo que condiciona resistência (Sartorato et al., 1993; Pastor-Corrales et al., 1998; Carvalho et al., 1998; Busogoro et al., 1999; Sartorato et al., 2000; Fortes-Ferreira et al., 2000; Nietzsche et al., 2000; Caixeta et al., 2003, 2005; Namayanja et al., 2006; Mahuku et al., 2003, 2004, 2009).

Segundo Teixeira et al. (2005), a cultivar Jalo EEP558 possui um alelo dominante que tem conferido resistência a várias raças presentes na região sul de Minas Gerais há mais de trinta anos. Nessa região, e também no Alto Paranaíba, o cultivo do feijão é feito, predominantemente, com cultivares de grãos do tipo carioca e levantamentos de raças indicam predominância de patótipos de origem

mesoamericana (Damasceno-Silva et al., 2008). Este fato pode explicar a durabilidade da resistência da cultivar Jalo EEP558.

Considerando que, no controle genético da reação à mancha-angular nas folhas podem estar envolvidos genes menores com efeito modificador, sobretudo devido ao comportamento da linhagem ESAL 686 e da cultivar Pérola em relação à cultivar Carioca MG (Tabela 3), foram obtidos componentes de média (Tabela 5). As estimativas do componente \hat{d} não diferiram de zero, o que contraria o esperado, em função da segregação comentada anteriormente no cruzamento com as linhagens resistentes AND 277, Jalo EEP558 e Cornell 49-242. As estimativas do componente \hat{a} , nos três cruzamentos mencionados, foram diferentes de zero. Quando se consideram as estimativas de \hat{a} nos cruzamentos ESAL 686 x Carioca MG e ESAL 686 x Pérola, observa-se que, no primeiro, a estimativa de \hat{a} foi negativa. Isso se deve ao fato de que a linhagem ESAL 686 (m - a) apresenta menor severidade do que a cultivar Carioca MG (m + a). Já no cruzamento entre ESAL 686 e Pérola, observa-se que a estimativa de \hat{a} , embora de menor magnitude, foi positiva.

As estimativas dos componentes da variância genética confirmam que os efeitos aditivos nas notas de severidade são mais importantes que os efeitos de dominância (Tabela 6). As estimativas da variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) foram superiores as da variância genética de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$). Esta última, inclusive, em três dos cinco cruzamentos, pode ser considerada nula, uma vez que as estimativas foram negativas (Tabela 6).

TABELA 5 Estimativas de componentes de médias para notas de severidade de mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) em folhas de feijoeiro, grau de dominância e coeficiente de determinação (R²).

Cruzamento	Componentes de média ± erro padrão			gd	(R ²)
	\hat{m}	\hat{a}	\hat{d}		
ESAL 686 x AND 277	2,84*±0,10	0,67*±0,09	0,17 ^{NS} ±0,17	0,25	99,27
ESAL 686 x Jalo EEP 558	2,98*±0,10	0,80*±0,10	-0,17 ^{NS} ±0,17	0,21	99,33
ESAL 686 x Cornell 49242	3,24*±0,11	0,66*±0,12	-0,48 ^{NS} ±0,18	0,73	99,16
ESAL 686 x Carioca MG	5,27*±0,16	-1,96*±0,16	0,27 ^{NS} ±0,36	0,13	99,39
ESAL 686 x Pérola	3,18*±0,12	0,21 ^{NS} ±0,10	-0,48 ^{NS} ±0,21	2,28	98,40

*Significativo, a 5%, pelo teste de t; ^{NS}: Não significativo.

32

TABELA 6 Estimativas de componentes de variância para notas de severidade de mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) em folhas de feijoeiro, grau médio de dominância e coeficiente de determinação (R²).

Cruzamento	Componentes de variância			gmd	R ²
	$\hat{\sigma}_A^2$	$\hat{\sigma}_D^2$	$\hat{\sigma}_E^2$		
ESAL 686 x Carioca MG	5,21* [4,34; 6,37]	-0,92 ^{NS} [-1,19; -0,79]	2,22* [1,63; 3,16]	-	97,83
ESAL 686 x Pérola	2,40* [2,03; 2,88]	-1,61 ^{NS} [-1,90; -1,39]	1,20* [0,91; 1,64]	-	99,62
ESAL 686 x AND 277	2,03* [1,86; 2,23]	-0,64 ^{NS} [-0,46; 0,85]	0,65* [0,50; 0,87]	-	96,02
ESAL 686 x Cornell 49-242	1,25 ^{NS} [0,95; 1,71]	0,01 ^{NS} [0,003; 0,06]	0,81* [0,63; 1,10]	0,13	97,76
ESAL 686 x Jalo EEP 558	1,06 ^{NS} [0,89; 1,28]	0,26 ^{NS} [0,21; 0,34]	0,66* [0,50; 0,92]	0,70	95,98

*Significativo, a 5%, pelo teste de t; ^{NS}: Não significativo.

Depreende-se que mais de um gene deve estar envolvido no controle da reação nas folhas. Além de haver genes com efeito mais expressivo, ou seja, resistência vertical (Vanderplank, 1968), devem existir outros de efeito menos pronunciado. Além desses resultados, outros fatos contribuem para essa constatação. Um deles é a dificuldade de se ter resistência vertical evidente, a qual seria esperada no caso de controle monogênico. Outra evidência da existência de vários genes no controle do caráter são alguns resultados de seleção recorrente visando à resistência à *P. griseola* que vêm mostrando ganhos contínuos após vários ciclos (Amaro et al., 2007; Arantes, 2009).

Para alguns cruzamentos entre a linhagem ESAL 686 e as cultivares resistentes foram obtidas as estimativas de herdabilidade no sentido amplo (\hat{h}_a^2) e restrito (\hat{h}_r^2) (Tabela 7). Observa-se que os erros associados às estimativas de herdabilidade no sentido restrito foram de magnitude elevada. Outro fato que chama a atenção é a pequena diferença entre os valores de herdabilidade no sentido amplo e restrito, o que reflete pequena influência da dominância no controle genético da reação nas folhas.

TABELA 7 Estimativas da herdabilidade no sentido amplo (\hat{h}_a^2) e restrito (\hat{h}_r^2) para severidade de mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) nas folhas de feijoeiro.

Cruzamento	Estimativa de $h^2 \pm$ erro associado	
	\hat{h}_a^2	\hat{h}_r^2
ESAL 686 x Cornell 49242	0,61±0,08	0,60±0,41
ESAL 686 x Jalo EEP 558	0,67±0,07	0,53±0,25

4.2 Reação à mancha-angular nas vagens

Observa-se, pelas médias constantes na Tabela 8, que os genitores utilizados apresentaram diferentes reações ao patógeno nas vagens. Nos cruzamentos envolvendo a linhagem ESAL 686 e as cultivares Cornell 49-242 e Pérola, houve pequena variação. Nota-se que os cruzamentos envolvendo a linhagem ESAL 686 e as cultivares andinas Jalo EEP558 e AND 277 não apresentaram segregação para severidade da doença nas vagens. Uma provável explicação para esse fato é que os três genitores têm o mesmo alelo de resistência.

Outra explicação é a possibilidade de ocorrência de patótipos que infectam predominantemente cultivares de grãos pequenos, de origem mesoamericana. Como já comentado anteriormente, os patógenos, especialmente o *P. griseola*, apresentam raças diferentes em função da coevolução patógeno-hospedeiro nas regiões distintas, ou seja, nos Andes e na América Central (Pastor-Corrales & Jara, 1995; Gúsman et al., 1995). Isolados andinos infectam predominantemente cultivares de origem andina enquanto isolados mesoamericanos infectam cultivares de ambos os grupos, entretanto, são mais agressivos nas cultivares de origem mesoamericana (Mahuku et al., 2009). Devido ao fato de, no sul de Minas Gerais, haver maior preferência por cultivares com grãos pequenos, principalmente do tipo carioca, pode estar ocorrendo seleção de raças que tendem a infectar somente cultivares de origem mesoamericana.

A cultivar Carioca MG confirmou sua suscetibilidade nas vagens, assim como nas folhas, e foi a que apresentou reação mais contrastante com a linhagem ESAL 686. Portanto, maior ênfase foi dada aos resultados envolvendo esse cruzamento e suas respectivas gerações. Observa-se que as médias de severidade (Tabela 8) das gerações F_1 , assim como o retrocruzamento 1 (RC_{11}), foram semelhantes à ESAL 686 (resistente). Já a geração F_2 e o retrocruzamento

2 (RC₂₁) apresentaram maior severidade. Pela distribuição de frequência (Figura 3), também pode ser observado o que foi comentado anteriormente.

TABELA 8 Média de severidade de mancha-angular nas vagens dos cruzamentos entre a linhagem ESAL 686 (P₁) com quatro cultivares de feijoeiro (P₂) e respectivas gerações.

Cruzamento	Reação	Média de severidade					
		P ₁	P ₂	F ₁	F ₂	RC ₁₁	RC ₂₁
ESAL 686 x Carioca MG	R x S	1,0	8,05	1,21	2,5	1,15	3,23
ESAL 686 x Cornell 49242	R x R	1,0	1,31	1,07	1,15	1,03	1,23
ESAL 686 x Pérola	R x R	1,0	1,79	1,0	1,32	1,0	1,43
ESAL 686 x Jalo EEP558	R x R	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
ESAL 686 x AND 277	R x R	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0

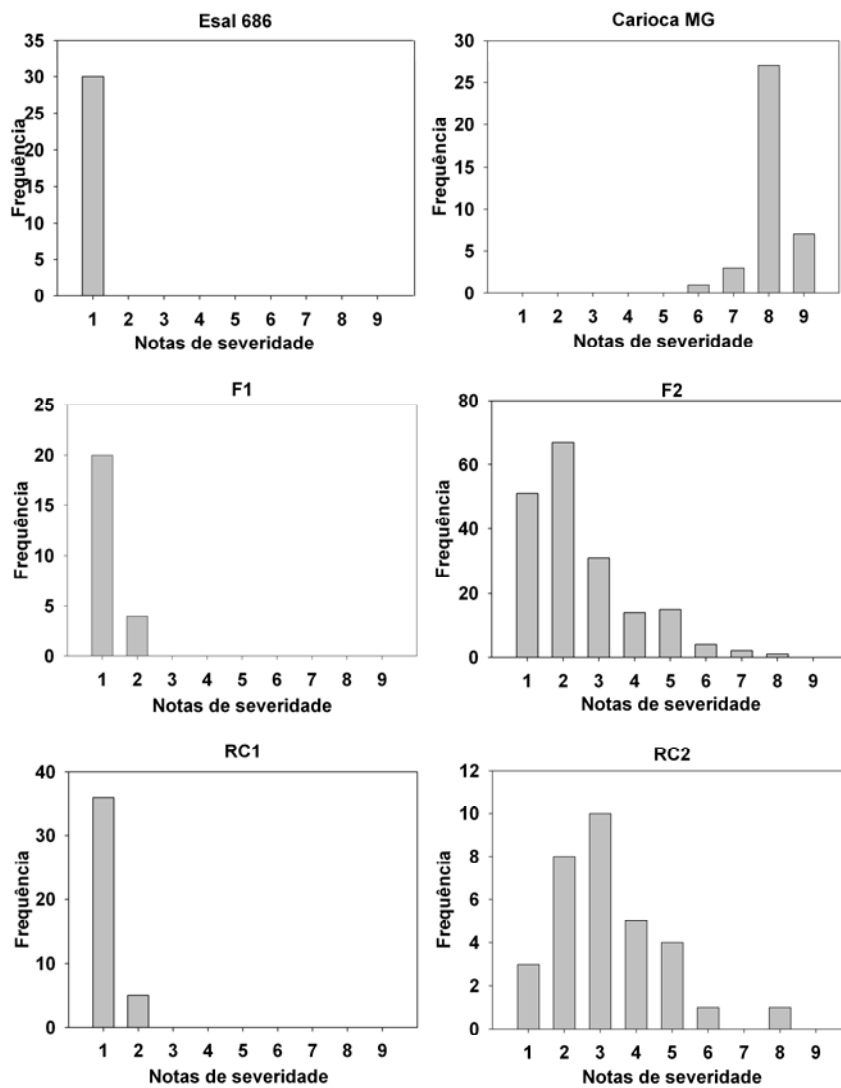


FIGURA 2 Distribuição de frequência das notas de severidade de mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) nas vagens, para os genitores ESAL 686 (P₁) e Carioca MG (P₂), F₁, F₂ e retrocruzamentos.

Considerando como resistentes os indivíduos com nota de severidade menor ou igual a três, como no caso das folhas, observa-se, na geração F₂ do cruzamento entre ESAL 686 e Carioca MG, segregação de três plantas resistentes para uma planta suscetível; o teste de Qui-quadrado foi não significativo, indicando a aceitação da hipótese de que a segregação é 3:1 (Tabela 9).

A linhagem ESAL 686 chama a atenção por apresentar sintomas da mancha-angular nas folhas e não nas vagens. A separação da reação ente órgãos da planta não é comum no patossistema feijoeiro-*Pseudocercospora griseola*. Mendonça et al. (2003) observaram no cruzamento entre as cultivares Pérola e Carioca MG que a resistência da folha é controlada por um gene enquanto que a resistência da vagem é devido a dois genes. No patossistema feijoeiro-*Colletotrichum lindemuthianum* (fungo causador da antracnose), Alzate-Marin et al. (2009) observaram que a reação nas folhas e no caule difere. Os autores relatam que a resistência nas folhas é controlada por um gene com alelo dominante, enquanto no caule a resistência deve-se a um gene com alelo recessivo.

Neste estudo, considerando que outros genes de efeito menor possam estar envolvidos, assim como para as folhas, também foram obtidas as estimativas de componentes genéticos de média (Tabela 10). Verifica-se a presença de efeitos aditivos e de dominância no controle do caráter. Este fato pode ser observado pela estimativa do grau de dominância (gd), que foi 0,95. A estimativa de \hat{d} foi negativa (Tabela 10), indicando que a dominância é no sentido de aumentar a resistência, ou seja, diminuir a nota de severidade, o que está de acordo com o resultado anteriormente comentado para a distribuição de frequência.

TABELA 9 Segregação na geração F₂ do cruzamento entre ESAL 686 e Carioca MG quanto à severidade de mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) nas vagens.

Cruzamento	Órgão	Reação	Nº de plantas		$\chi^2(3:1)$	P
			R	S		
ESAL 686 x Carioca MG	Vagem	R x S	144	46	0,04	83,40 ^{NS}

TABELA 10 Estimativas de componentes de média para reação à mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) em vagens de feijoeiro, grau de dominância e coeficiente de determinação (R²) no cruzamento ESAL 686 x Carioca MG.

Componentes de média	Estimativa±erro padrão
\hat{m}	4,46*±0,04
\hat{a}	-3,46*±0,04
\hat{d}	-3,28*±0,07
gd	0,95
R ²	99,99

*Significativo, a 5%, pelo teste de t; NS: Não significativo.

A estimativa dos componentes de variância para notas de severidade nas vagens mostra que também ocorre dominância no controle do caráter (Tabela 11). Observa-se que a estimativa da variância aditiva ($\hat{\sigma}_A^2$) e a da variância de dominância ($\hat{\sigma}_D^2$) foram superiores à estimativa da variância ambiental ($\hat{\sigma}_E^2$). O grau médio de dominância mostrou-se concordante com o estimado nos componentes de média e reforça a hipótese da existência de dominância. Os intervalos de confiança foram de pequena magnitude e com limite inferior positivo, um indício de que as estimativas são diferentes de zero.

TABELA 11 Estimativas de componentes de variância, grau médio de dominância, herdabilidade no sentido amplo e restrito para reação à mancha-angular (*Pseudocercospora griseola*) em vagens de feijoeiro, para o cruzamento ESAL 686 x Carioca MG.

Componentes de variância	Estimativa
$\hat{\sigma}_A^2$	1,57 ^{NS} [1,31; 1,91] ¹
$\hat{\sigma}_D^2$	0,22 ^{NS} [0,17; 0,29] ¹
$\hat{\sigma}_E^2$	0,15* [0,11; 1,21] ¹
$g\hat{m}d$	0,53
\hat{h}_a^2	0,92 ± (0,05) ²
\hat{h}_r^2	0,81 ± (0,30) ²
R ²	86,79

1: Intervalo de confiança; 2: Erro associado; *Significativo, a 5%, pelo teste de t; NS: Não significativo.

Mendonça et al. (2003) observaram que na reação do feijoeiro à mancha-angular, considerando as folhas, a predominância de efeitos aditivos. Já para a reação nas vagens, houve predominância dos efeitos de dominância. No estudo da resistência do feijoeiro a *Fusarium oxysporum* f sp. *phaseoli* (murcha-de-fusarium), Pereira et al. (2009) observaram que houve predominância de efeitos aditivos. Silva-Lobo et al. (2005) obteve resultado semelhante em tomateiro, no estudo da resistência à raça T₂ de *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* (Mancha bacteriana). Em ambos os casos houve predominância de efeitos aditivos e também a ocorrência de dominância no sentido de aumentar a resistência.

As estimativas da herdabilidade no sentido amplo (\hat{h}_a^2) e restrito (\hat{h}_r^2) para a reação nas vagens foi superior às estimativas para reação nas folhas (Tabela 6), o que indica que a avaliação da severidade nas vagens, provavelmente, teve maior precisão. Isso ocorreu porque, nesse caso, as avaliações foram realizadas em laboratório, utilizando uma amostra aleatória de

quatro vagens por planta. Já a avaliação nas folhas foi feita no campo, tendo uma visão geral da severidade do patógeno na planta. A correlação entre a severidade nas folhas e vagens foi baixa e não significativa.

5 CONCLUSÕES

A reação à mancha-angular nas folhas e nas vagens é controlada por genes diferentes.

Quando se utilizaram as estimativas dos componentes de média e variância, observou-se predomínio de efeitos aditivos, principalmente no controle genético da reação nas folhas.

A estimativa da herdabilidade para reação à mancha-angular foi maior nas vagens do que nas folhas. A avaliação nas folhas é mais difícil de ser realizada e é mais influenciada pelo ambiente.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALZATE-MARIN, A. L.; SCHUSTER, I.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Association of dominant and recessive genes confers anthracnose resistance in stem and leaves of common bean. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v. 157, n. 1, p. 70-72, Jan. 2009.

AMARO, G. B.; ABREU, A. D. B.; RAMALHO, M. A. P. Phenotypic recurrent selection in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L) with carioca-type grains for resistance to the fungi *Phaeoisariopsis griseola*. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 30, n. 3, p. 584-588, Sept. 2007.

ARANTES, L. O. **Oito ciclos de seleção recorrente visando resistência a mancha-angular no feijoeiro**. 2009. 54 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras.

ARANTES, L. O.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. D. B. Controle genético da incompatibilidade do cruzamento entre cultivares andinas e mesoamericanas de feijoeiro comum. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 32, n. 3, p. 978-980, maio/jun. 2008.

BARROS, E. G.; MOREIRA, M. A. Inheritance of angular leaf spot resistance in common bean line BAT 332 and identification of RAPD markers linked to the resistance gene. **Euphytica**, Wageningen, v. 134, n. 3, p. 297-303, Dec. 2003.

BARROS, O.; CARDENOSA, R.; SKILES, R. L. The severity and control of angular leaf spot of beans in Colombia. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 47, n. 1, p. 3, Jan. 1957.

BERGAMIN FILHO, A.; LOPES, D. B.; AMORIN, L.; GODOY, C. V.; BERGER, R. D. Avaliação de danos causados por doenças. In: LUZ, W. C. (Ed.). **Revisão anual de patologia de plantas**. Passo Fundo: RAPP, 1995. p. 133-184.

BERNARDO, R. **Breeding for quantitative traits in plants**. Woodbury: Minnessota, 2002. 368 p.

BIANCHINI, A.; MARINGONI, A. C.; CARNEIRO, S. M. T. P. G. Doenças do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*). In: KIMATI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L. E. A.; REZENDE, J. A. M. (Ed.). **Manual de fitopatologia, doenças das plantas cultivadas**. 3. ed. São Paulo: Ceres, 1997. p. 376-399.

BROWNING, J. A.; SIMONS, M. D.; TORRES, E. Managing host genes: epidemiologic and genetic concepts. In: HORSFALL, J. G.; COWLING, E. B. (Ed.). **Plant disease: an advanced treatise**. New York: Academic, 1977. p. 191-212.

BUSOGORO, J. P.; JIJAKLI, M. H.; LEPOIVRE, P. Identification of a novel source of resistance to angular leaf spot disease of common bean within the secondary gene pool. **Plant Breeding**, Berlin, v. 118, n. 5, p. 417-423, Nov. 1999.

CAIXETA, E. T.; BOREM, A.; ALZATE-MARIN, A. L.; FAGUNDES, S. D.; SILVA, M.; BARROS, E. G. de; MOREIRA, M. A. Allelic relationships for genes that confer resistance to angular leaf spot in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 145, n. 3, p. 237-245, Oct. 2005.

CAIXETA, E. T.; BOREM, A.; FAGUNDES, S. D.; NIESTCHE, S.; BARROS, E. G. de; MOREIRA, M. A. Inheritance of angular leaf spot resistance in common bean line BAT 332 and identification of RAPD markers linked to the resistance gene. **Euphytica**, Wageningen, v. 134, n. 3, p. 297-303, Dec. 2003.

CAMPBELL, C. L.; MADDEN, L. V. **Introduction to plant disease epidemiology**. New York: J. Willey, 1990.

CAMPOS-AVILA, J. **Enfermedades del frijol**. Mexico: Trillas, 1987. 132 p.

CARVALHO, G. A.; PAULA JUNIOR, T. J.; ALZATE-MARIN, A. L.; NIESTCHE, S.; BARROS, E. G.; MOREIRA, M. A. Herança da resistência da linhagem AND 277 de feijoeiro-comum a raça 63-23 de *Phaeoisariopsis griseola* e identificação de marcador RAPD ligado ao gene de resistência. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 23, n. 4, p. 482-485, out./dez. 1998.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento de safra brasileira: grãos: safra 2008/2009, décimo primeiro levantamento, agosto/2009**. Brasília, 2009. 39 p.

CORREA, R. X.; GOOD-GOD, P. I. V.; OLIVEIRA, M. L. P.; NIESTCHE, S.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Herança da resistência a mancha-angular do feijoeiro e identificação de marcadores moleculares flanqueando o loco de resistência. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 26, n. 1, p. 27-32, mar. 2001.

CORREA-VICTORIA, F. J. **Pathogenic variation, production of toxic metabolites, and isoenzymes analysis in *Phaeoisariopsis griseola* (Sacc.) Ferr.** 1987. 154 p. Thesis (PhD in Plant Pathology) - Michigan State University, Michigan.

CROUS, P. W.; LIEBENBERG, M. M.; BRAUN, U.; GROENEWALD, J. Z. Re-evaluating the taxonomic status of *Phaeoisariopsis griseola*, the causal agent of angular leaf spot of bean. **Studies in Mycology**, Utrecht, v. 55, n. 1, p. 163-173, Jan. 2006.

CRUZ, C. D. GENES - software for experimental statistics in genetics. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 21, n. 1, p. 135-138, mar. 1998.

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3. ed. Viçosa, MG: UFV, 2004. v. 1, 480 p.

DAMASCENO-SILVA, K. J.; SOUZA, E. A. de; SARTORATO, A.; FREIRE, C. N. D. Pathogenic variability of isolates of *Pseudocercospora griseola*, the cause of common bean angular leaf spot, and its implications for resistance breeding. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v. 156, n. 10, p. 602-606, Oct. 2008.

FORTES-FERREIRA, C.; BOREM, A.; CARVALHO, G. A.; NIESTCHE, S.; PAULA JUNIOR, T. J.; BARROS, E. G.; MOREIRA, M. A. Identificação de marcador RAPD ligado ao gene de resistência a raça 63.39 de mancha-angular do feijoeiro. **Bragantia**, Campinas, v. 58, n. 2, p. 247-252, dez. 2000.

GEPTS, P.; BLISS, F. A. Phaseolin variability among wild and cultivated common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) from Colômbia. **Economic Botany**, New York, v. 40, n. 4, p. 469-478, Oct./Dec. 1986.

GODOY, C. V.; CARNEIRO, S.; IAMAUTI, M. T.; DALLAPRIA, M.; AMORIM, L.; BERGER, R. D.; BERGAMIN, A. Diagrammatic scales for bean diseases: development and validation. **Zeitschrift Fur Pflanzenkrankheiten Und Pflanzenschutz**, Stuttgart, v. 104, n. 4, p. 336-345, 1997.

GUZMAN, P.; GILBERTSON, R. L.; NODARI, R.; JOHNSON, W. C.; TEMPLE, S. R.; MANDALA, D.; MKANDAWIRE, A. B. C.; GEPTS, P. Characterization of variability in the fungus *Phaeoisariopsis-griseola* suggests coevolution with the common bean (*Phaseolus-vulgaris*). **Phytopathology**, Saint Paul, v. 85, n. 5, p. 600-607, May 1995.

HABGOOD, H. Designation of physiological races of plant pathogens. **Nature**, London, v. 227, n. 5264, p. 1268-1269, Sept. 1970.

HORSFALL, J. G.; BARRATT, R. W. An improved grading system for measuring plant diseases. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 35, p. 655, Apr. 1945. Abstract.

JAMES, W. C. An illustrated series assessment keys of plant diseases. Their preparation and usage. **Canadian Plant Disease Survey**, Saskatoon, v. 51, n. 2, p. 39-65, 1971.

LIEBENBERG, M. M.; PRETORIUS, Z. A. A review of angular leaf spot of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **African Plant Protection**, Queenswood, v. 3, n. 2, p. 81-106, Aug. 1997.

MAHUKU, G. S.; IGLESIAS, A. M.; JARA, C. Genetics of angular leaf spot resistance in the Andean common bean accession G5686 and identification of markers linked to the resistance genes. **Euphytica**, Wageningen, v. 167, n. 3, p. 381-396, June 2009.

MAHUKU, G. S.; JARA, C.; CAJIAO, E.; BEEBE, S. Sources of resistance to angular leaf spot (*Phaeoisariopsis griseola*) in common bean core collection, wild *Phaseolus vulgaris* and secondary gene pool. **Euphytica**, Wageningen, v. 130, n. 3, p. 303-313, Apr. 2003.

MAHUKU, G. S.; JARA, C.; CUASQUER, J. B.; CASTELLANOS, G. Genetic variability within *Phaeoisariopsis griseola* from Central America and its implications for resistance breeding of common bean. **Plant Pathology**, Oxford, v. 51, n. 5, p. 594-604, Oct. 2002.

MARQUES JUNIOR, O. G.; RAMALHO, M. A. P.; MENDONÇA, H. A.; SANTOS, J. B. Efeito de parcelas adjacentes na avaliação de alguns caracteres em cultivares de feijão. **Bragantia**, Campinas, v. 56, n. 1, p. 11-23, jun. 1997.

MATHER, K.; JINKS, L. L. **Introdução à genética biométrica**. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética, 1984. 242 p.

MENDONÇA, H. A.; SANTOS, J. B.; RAMALHO, M. A. P. Genetic control of common bean reaction to angular leaf spot. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 3, n. 3, p. 209-226, 2003.

NAMAYANJA, A.; BURUCHARA, R.; MAHUKU, G.; RUBAIHAYO, P.; KIMANI, P.; MAYANJA, S.; EYEDU, H. Inheritance of resistance to angular leaf spot in common bean and validation of the utility of resistance linked markers for marker assisted selection outside the mapping population. **Euphytica**, Wageningen, v. 151, n. 3, p. 361-369, Oct. 2006.

NELSON, R. R. Genetics of horizontal resistance to plant diseases. **Annual Review Phytopathology**, Palo Alto, v. 16, p. 359-378, Sept. 1978.

NIETSCHKE, S.; BOREM, A.; ALZATE-MARIN, A. Variabilidade genética da patogenicidade de *Phaeoisariopsis griseola* no Brasil. **Summa Phytopathologica**, Jaboticabal, v. 28, n. 4, p. 331-335, out. 2002.

NIETSCHKE, S.; BOREM, A.; CARVALHO, G. A. de; PAULA JUNIOR, T. J. de; FERREIRA, C. F.; BARROS, E. G. de; MOREIRA, M. A. Genetic diversity of *Phaeoisariopsis griseola* in the state of Minas Gerais, Brazil. **Euphytica**, Wageningen, v. 117, n. 1, p. 77-84, Jan. 2001.

NIETSCHKE, S.; BOREM, A.; CARVALHO, G. A. de; ROCHA, R. C.; PAULA, T. J.; BARROS, E. G. de; MOREIRA, M. A. RAPD and SCAR markers linked to a gene conferring resistance to angular leaf spot in common bean. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v. 148, n. 2, p. 117-121, Feb. 2000.

OROZCO, S.; ARAYA, C. M. Variabilidade patogênica de *Phaeoisariopsis griseola* na Costa Rica. **Fitopatologia Brasileira**, Lavras, v. 30, n. 6, p. 589-593, nov./dez. 2005.

PARLEVLIET, J. E. Stabilizing selection in crop pathosystems - an empty concept or a reality. **Euphytica**, Wageningen, v. 30, n. 2, p. 259-269, July 1981.

PARRELA, R. A. C. **Alternativas para avaliação de severidade da mancha-angular no feijoeiro comum**. 2008. 90 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras.

PASTOR-CORRALES, M. A.; JARA, C. La evolución de *Phaeoisariopsis griseola* con el frijol común en América Latina. **Fitopatología Colombiana**, Santa Fe de Bogotá, v. 19, n. 1, p. 15-22, 1995.

PASTOR-CORRALES, M. A.; JARA, C.; SINGH, S. P. Pathogenic variation in, sources of, and breeding for resistance to *Phaeoisariopsis griseola* causing angular leaf spot in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 103, n. 2, p. 161-171, Sept. 1998.

PAULA JUNIOR, T. J.; VIEIRA, R. F.; ZAMBOLIN, L. Manejo integrado de doenças do feijoeiro. **Informe Agropecuário**, Belo Horizonte, v. 25, n. 223, p. 99-103, jul. 2004.

PAULA JUNIOR, T. J.; VIEIRA, R. F.; TEIXEIRA, H.; COELHO, R. R.; CARNEIRO, J. E. S.; ANDRADE, M. J. B.; REZENDE, A. M. (Coord.). **Informações técnicas para o cultivo do feijoeiro-comum na região central brasileira: 2007–2009**. Viçosa, MG: EPAMIG/CTZM, 2008. 180 p.

PAULA JUNIOR, T. J.; ZAMBOLIN, L. Doenças. In: VIEIRA, C.; PAULA JUNIOR, T. J.; BOREM, A. (Ed.). **Feijão**. 2. ed. Viçosa, MG: UFV, 2006. p. 359-414.

PEREIRA, M. J. Z.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B. Inheritance of resistance to *Fusarium oxysporum* f.sp. *phaseoli* in common bean. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 66, n. 6, p. 788-792, nov./dez. 2009.

RAMALHO, M. A. P.; FERREIRA, D. F.; OLIVEIRA, A. C. **Experimentação em genética e melhoramento de plantas**. Lavras: UFLA, 2000. 303 p.

RAMALHO, M. A. P.; SANTOS, J. B.; PINTO, C. A. B. P. **Genética na agropecuária**. 3. ed. Lavras: UFLA, 2004. 472 p.

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

ROWE, K. E.; ALEXANDER, W. L. Computations for estimating the genetic parameters in joint-scaling test. **Crop Science**, Madison, v. 20, n. 1, p. 109-110, Jan./Feb. 1980.

SAETTLER, A. W. Angular leaf spot. In: HALL, R. (Ed.). **Compendium of bean diseases**. Saint Paul: APS, 1991. p. 15-16.

SANTOS FILHO, H. P.; FERRAZ, S.; VIEIRA, C. Resistência a mancha-angular (*Isariopsis griseola* Sacc.) no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.). **Revista Ceres**, Viçosa, MG, v. 23, n. 127, p. 226-230, maio 1976.

SANTOS, J. B. **Melhoramento de plantas visando resistência a doenças**. Lavras: UFLA, 2009. 138 p. Notas de Aula.

SARTORATO, A. Identification of *Phaeoisariopsis griseola* pathotypes from five states of Brazil. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 27, n. 1, p. 78-81, jan./fev. 2002.

SARTORATO, A. Pathogenic variability and genetic diversity of *Phaeoisariopsis griseola* isolates from two counties in the State of Goiás, Brazil. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v. 152, n. 7, p. 385-390, Aug. 2004.

SARTORATO, A.; ALZATE-MARIN, A. L. Analysis of the pathogenic variability of *Phaeoisariopsis griseola* in Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 47, p. 235-236, Mar. 2004.

SARTORATO, A.; NIESTCHE, S.; BARROS, E. G.; MOREIRA, M. A. RAPD and SCAR markers linked to resistance gene to angular leaf spot in common beans. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 25, n. 4, p. 637-642, out./dez. 2000.

SARTORATO, A.; RAVA, C. A. Influência da cultivar e do número de inoculações na severidade da mancha-angular (*Isariopsis griseola*) e na produção do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris*). **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 17, p. 247-251, jun. 1992.

SARTORATO, A.; RAVA, C. A. Mancha-angular. In: _____. **Principais doenças do feijoeiro comum e seu controle**. Brasília: Embrapa/SPI, 1994. p. 41-68.

SAS INSTITUTE. **Sas language and procedures: usage**. Version 8.1. Cary, 2000. 1 CD-ROM.

SCHOONHOVEN, A. van; PASTOR-CORRALES, M. **Standard system for evaluation of bean germplasm**. Cali: CIAT, 1987. 54 p.

SILVA, G. F. da; SANTOS, J. S.; RAMALHO, M. A. P. Identification of SSR- and RAPD markers linked to a resistance allele for angular leaf spot in the common bean (*Phaseolus vulgaris*) line ESAL 550. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 26, n. 4, p. 459-463, dez. 2003.

SILVA-LOBO, V. L.; GIORDANO, L. B.; LOPES, C. A. Herança da resistência à mancha-bacteriana em tomateiro. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 30, n. 4, p. 343-349, jul./ago. 2005.

SINGH, S. P.; SAINI, S. S. Inheritance of resistance to angular leaf spot (*Isariopsis griseola* Sacc.) in bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 29, n. 1, p. 175-176, Mar. 1980.

STENGLEIN, S.; FERMOSELLE, G.; BALATTI, P. Pathogenic and molecular studies of *Phaeoisariopsis griseola* in Argentina. **Annual Report of Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 48, p. 92-93, 2005.

TEIXEIRA, F. F.; SANTOS, J. B. D.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. D. B.; GUIMARÃES, C. T.; OLIVEIRA, A. C. QTL mapping for angular leaf spot in common bean using microsatellite markers. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, MG, v. 5, n. 3, p. 272-278, Sept. 2005.

VALE, F. X. R.; FERNANDES FILHO, E. I.; LIBERATO, J. R. Quant: a software for plant disease severity assessment. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF PLANT PATHOLOGY, 8., 2003, Christchurch. **Proceedings...** Christchurch: [s. n.], 2003. p. 105. Abstract.

VALE, F. X. R.; JESUS JUNIOR, W. C.; LIBERATO, J. R.; SOUZA, C. A. Quantificação de doenças e do crescimento hospedeiro. In: VALE, F. X. R.; JESUS JUNIOR, W. C.; ZAMBOLIM, L. (Ed.). **Epidemiologia aplicada ao manejo de doenças de plantas**. Belo Horizonte: Perfil, 2004. p. 91-123.

VANDERPLANK, J. E. **Disease resistance in plants**. New York: Academic, 1968. 206 p.

VELLO, N.; VENCOSKY, R. Variâncias associadas às estimativas de variâncias genéticas e coeficientes de herdabilidade. In: **Relatório científico do Departamento de Genética**. Piracicaba: ESALQ/DG, 1974. p. 238-248.

VIEIRA, C.; BOREM, A.; RAMALHO, M. A. P.; CARNEIRO, J. E. S. Melhoramento do feijão. In: BOREM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. 2. ed. Viçosa, MG: UFV, 2005. p. 301-392.

ZAUMEYER, W. J.; THOMAS, H. R. New snap and pinto beans resistant to several disease. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 47, n. 7, p. 454, July 1957. Abstract.

ANEXOS

ANEXO A		Página
FIGURA 1	Diagrama utilizado na avaliação da severidade de mancha-angular em vagens de feijoeiro.	51



FIGURA 1 Diagrama de notas utilizado na avaliação da severidade de mancha-angular em vagens de feijoeiro.