



SAMIRA SANTIAGO LIBRELON

**SELEÇÃO RECORRENTE VISANDO
RESISTÊNCIA À MANCHA ANGULAR NO
FEIJOEIRO COM INOCULAÇÃO ARTIFICIAL
PRECOCE**

LAVRAS - MG

2016

SAMIRA SANTIAGO LIBRELON

**SELEÇÃO RECORRENTE VISANDO RESISTÊNCIA À MANCHA
ANGULAR NO FEJJOEIRO COM INOCULAÇÃO ARTIFICIAL
PRECOCE**

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

Profa. Dra. Elaine Aparecida de Souza
Orientadora

**LAVRAS – MG
2016**

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

Libreton, Samira Santiago.

Seleção recorrente visando resistência à mancha angular no
feijoeiro com inoculação artificial precoce / Samira Santiago
Libreton. – Lavras : UFLA, 2016.

70 p. : il.

Tese(doutorado)–Universidade Federal de Lavras, 2016.

Orientadora: Elaine Aparecida de Souza.

Bibliografia.

1. Melhoramento genético. 2. Seleção recorrente. 3. *Phaseolus
vulgaris*. 4. *Pseudocercospora griseola*. I. Universidade Federal de
Lavras. II. Título.

SAMIRA SANTIAGO LIBRELON

**SELEÇÃO RECORRENTE VISANDO RESISTÊNCIA À MANCHA
ANGULAR NO FEIJOEIRO COM INOCULAÇÃO ARTIFICIAL
PRECOCE**

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

APROVADA em 07 de julho de 2016.

Pesquisadora Ângela de Fátima Barbosa Abreu	Embrapa Arroz e Feijão
Prof. Dr. Magno Antônio Patto Ramalho	UFLA
Prof. Dr. José Eustáquio de Souza Carneiro	UFLA
Pesquisador Thiago Livio Pessoa Oliveira de Souza	Embrapa Arroz e Feijão

Profa. Dra. Elaine Aparecida de Souza
Orientadora

LAVRAS – MG

2016

*Aos meus pais, Paulo Roberto e Marlene, e às minhas irmãs, Tamires e
Fernanda.*

DEDICO!

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pela oportunidade de cursar o doutorado.

A Deus, por estar sempre ao meu lado, me iluminando e ajudando a vencer os obstáculos.

Ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pela oportunidade.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

À professora Dra. Elaine Aparecida de Souza pela orientação ao longo do curso.

Aos professores Dr. Magno e Ângela pelo apoio e grande auxílio na condução dos experimentos de campo.

Aos membros da banca examinadora, Dra. Ângela, Dr. Magno, Dr. Thiago e Dr. Eustáquio.

Aos meus colegas e amigos do curso de Genética e Melhoramento de Plantas, pela amizade e apoio na condução dos meus experimentos.

Aos companheiros de Laboratório da UFLA, Luanna, Mariana A, Mariana, Margot, Paula, Larissa, Carol, Lucas, Rafael, Alex, Paulo, Miller pelo apoio e amizade.

Aos meus pais, Paulo Roberto e Marlene, por todo apoio e confiança em mim depositados em todos os momentos da minha vida, além dos muitos ensinamentos e exemplos de ética, humildade e honestidade.

Às minhas irmãs, Tamires e Fernanda, pelo companheirismo e amor.

A todos que de alguma forma auxiliaram para que este trabalho fosse concluído.

Não existe sucesso sem sacrifícios, por isso tenha coragem e fé para enfrentar os desafios que a vida lhe conceder.

Autor: Desconhecido

RESUMO

A Universidade Federal de Lavras – UFLA, em parceria com a Embrapa tem conduzido, desde 1998, um programa de melhoramento de feijoeiro visando resistência à *Pseudocercospora griseola* utilizando o método de seleção recorrente. A seleção tem sido realizada no campo, na época de alta ocorrência natural do patógeno, portanto, é realizado um ciclo de por ano. A eficiência da inoculação artificial de *P. griseola* e a avaliação precoce da severidade da mancha angular em progênies de feijoeiro deste programa foram avaliadas. Para isto, foram avaliadas 254 e 166 progênies S_{0:1} dos ciclos XVI e XVIII respectivamente. As progênies de ambos os ciclos foram avaliadas quanto à severidade da mancha angular no campo, com a ocorrência natural do patógeno, e em casa de vegetação com inoculação artificial de *P. griseola*. A produtividade de grãos nos ensaios também foi avaliada. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância individual e combinada. Foram estimados parâmetros genéticos e fenotípicos para a severidade da mancha angular, bem como, a coincidência entre as avaliações realizadas no campo e em casa de vegetação. Todas as progênies avaliadas apresentaram alto nível de resistência à *P. griseola*, indicando a eficiência da seleção recorrente. A inoculação artificial de *P. griseola* em casa de vegetação mostrou-se promissora para a seleção de plantas resistentes num programa de seleção recorrente permitindo a realização de dois ciclos por ano. Visando otimizar o emprego da seleção recorrente foi proposto um esquema associando as vantagens da seleção precoce com inoculação artificial do patógeno em casa de vegetação, com as vantagens da seleção no campo com ocorrência natural de *P. griseola* na safra da seca.

Palavras-chave: *Pseudocercospora griseola*. Seleção recorrente. *Phaseolus vulgaris*. Melhoramento genético do feijoeiro.

ABSTRACT

The Federal University of Lavras - UFLA in partnership with Embrapa has been conducted a common bean breeding program for resistance to *Pseudocercospora griseola* using recurrent selection method since 1998. The selection has been carried out in the field at the time of high natural occurrence of the pathogen, therefore, a cycle has conducted per year. The efficiency of artificial inoculation of *P.griseola* and early evaluation of severity of angular leaf spot in common bean progenies of this program were evaluated. For this, 254 and 166 S_{0:1} progenies from cycles XVI and XVIII, respectively, were evaluated. Progenies of both cycles were evaluated for severity of blight in the field, with the natural occurrence of pathogen, and in greenhouse with artificial inoculation of *P. griseola*. Grain yield in the trials was also evaluated. Obtained data were submitted to analysis of individual and combined variance. Genetic and phenotypic parameters were estimated for angular leaf spot severity, as well as the coincidence of the evaluations carried out in the field and in the greenhouse. All progenies showed high level of resistance to angular leaf spot, indicating the efficiency of recurrent selection. Artificial inoculation of *P.griseola* in the greenhouse showed promise for the selection of resistant plants in a recurrent selection program allowing to carry out two cycles per year. To optimize the use of recurrent selection, it was proposed a scheme combining the advantages of early selection with artificial inoculation of pathogen in the greenhouse with the advantages of selection in the field with natural occurrence of *P. griseola* in the dry season.

Key-words: *Pseudocercospora griseola*. Recurrent selection. *Phaseolus vulgaris*. Bean genetic breeding.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Esquema do programa de seleção recorrente visando resistência à mancha angular conduzido na UFLA32
- Figura 2 - Escala diagramática para avaliação da severidade da mancha angular em folhas primárias do feijoeiro.....34
- Figura 3 - Esquema da condução da metodologia proposta no presente trabalho. Realização de três recombinações e seleções de plantas resistentes à mancha angular em casa de vegetação com inoculação de *P. griseola* e obtenção das progêneses $S_{0:1}$ do ciclo XVIII36
- Figura 4 - A) Reação de resistência e suscetibilidade e B) Frequência das progêneses $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII conforme o intervalo de notas (1-9) (CORRALES; VAN SCHOONHOVEN, 1987) para a severidade da mancha angular avaliadas no campo com incidência natural de *P. griseola*, na safra da seca de 2016 em Lavras44
- Figura 5 - A) Reação de resistência e suscetibilidade e B) Frequência das progêneses $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII de acordo com o intervalo de notas (1-9) (LIBRELON et al., 2015) para a severidade da mancha angular, avaliadas em casa de vegetação com inoculação artificial da raça 63-63 de *P. griseola*.....46
- Figura 6 - Severidade da mancha angular nas progêneses $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII em duas condições diferentes: campo com incidência natural de *P. griseola* e casa de vegetação com inoculação artificial de *P. griseola*.....47

Figura 7 -	Nível de coincidência das avaliações realizadas no campo e em casa de vegetação	48
Figura 8 -	Estratégia de melhoramento proposta realizando dois ciclos de avaliação, seleção e recombinação em casa de vegetação com inoculação artificial de <i>P. griseola</i> e um ciclo de avaliação e seleção em campo com incidência natural de <i>P. griseola</i>	58

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Fontes de resistência à *P. griseola*, identificação do gene associado à resistência e mapeamento do cromossomo onde o loco está presente22
- Tabela 2 - Esquema da análise de variância utilizada nos experimentos de avaliação das progêneses $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVII para severidade de mancha angular (1 a 9), em ambas as condições (campo e casa de vegetação), e quanto à produtividade de grãos, com as respectivas esperanças dos quadrados39
- Tabela 3 - Resumo das análises de variância e estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos para a severidade de mancha angular das progêneses $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII, avaliadas no campo com incidência natural de *P. griseola*, na safra da seca de 2016 em Lavras43
- Tabela 4 - Resumo das análises de variância e estimativa de parâmetros genéticos e fenotípicos para a severidade da mancha angular das progêneses $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII, avaliadas em casa de vegetação com inoculação artificial de *P. griseola*45
- Tabela 5 - Resumo das análises de variância e estimativa de parâmetros genéticos e fenotípicos para a produtividade das progêneses $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII, avaliadas no campo, na safra da seca de 2016 em Lavras49
- Tabela 6 - Resumo da análise de variância combinada para a nota da severidade da mancha angular e para a produtividade (kg ha^{-1}) das progêneses $S_{0:1}$ do ciclo XVI e XVIII, avaliadas no campo, na safra da seca de 2016 em Lavras50

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	15
2	REFERENCIAL TEÓRICO	17
2.1	Importância da cultura do feijoeiro comum	17
2.2	Epidemiologia e sintomatologia da mancha angular do feijoeiro	18
2.3	Controle genético da reação a <i>Pseudocercospora griseola</i>	20
2.4	Melhoramento do feijoeiro visando a resistência à mancha angular	24
2.4.1	Seleção recorrente	25
2.5	Avaliação precoce da severidade da mancha angular	27
3	MATERIAL E MÉTODOS	31
3.1	Local de condução dos experimentos	31
3.2	Programa de seleção recorrente visando resistência à mancha angular da UFLA/EMBRAPA	31
3.3	Metodologia proposta no presente trabalho	33
3.3.1	Obtenção das populações S_0 dos ciclos XVI, XVII e XVIII com inoculação artificial	33
3.3.2	Obtenção das progênes $S_{0:1}$ do ciclo XVIII	35
3.3.3	Avaliação das progênes $S_{0:1}$ do ciclo XVIII no campo e em casa de vegetação	35
3.3.4	Avaliação das progênes $S_{0:1}$ do ciclo XVI oriundas do programa de melhoramento da UFLA/Embrapa no campo e em casa de vegetação	37
3.4	Análise dos dados	38
3.4.1	Análise de variância e estimativa de parâmetros genéticos e fenotípicos	38
3.4.2	Análise de variância combinada	40
3.4.3	Estimativa do índice de coincidência entre as avaliações das progênes realizadas no campo e na casa de vegetação	41
4	RESULTADOS	43
4.1	Avaliação das progênes $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII no campo com incidência natural <i>P. griseola</i>	43
4.2	Avaliação das progênes $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII em casa de vegetação com inoculação artificial de <i>P. griseola</i>	44
4.3	Estimativa do índice de coincidência entre as avaliações realizadas no campo e em casa de vegetação	46
4.4	Produtividade das progênes $S_{0:1}$ no campo com incidência natural de <i>P. griseola</i>	48

5	DISCUSSÃO.....	51
6	CONCLUSÕES.....	59
	REFERÊNCIAS.....	61

1 INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L) é amplamente cultivado e consumido na América Latina, Ásia e África (DDAMULIRA et al., 2015). Entre os fatores que afetam a produtividade da cultura destaca-se a ocorrência de doenças, dentre elas, a mancha angular, causada pelo fungo *Pseudocercospora griseola*, que tem se tornado uma das principais (SINGH; SCHWARTZ, 2010).

A estratégia mais eficaz para o controle da mancha angular é a utilização de cultivares resistentes. Entretanto, a ampla variabilidade do patógeno e os vários genes envolvidos no controle do caráter dificultam a obtenção de linhagens com resistência duradoura (BOREL et al., 2011; MAHUKU et al., 2011; MIKLAS; KELLY; BEEBE, 2006; PEREIRA et al., 2015; SINGH; SCHWARTZ, 2010). Dessa forma, uma alternativa para acumular os vários alelos de resistência à *P. griseola* é por meio da seleção recorrente. Esse método é um processo cíclico que envolve a obtenção de progênes, avaliação e recombinação das melhores (RAMALHO et al., 2012).

A Universidade Federal de Lavras – UFLA, em parceria com a Embrapa tem conduzido um programa de melhoramento de feijoeiro visando resistência a *P. griseola* utilizando o método de seleção recorrente, desde 1998. Ao final de cada ciclo de seleção, as progênes são avaliadas quanto à severidade da mancha angular no campo utilizando a escala de notas proposta pelo CIAT (CORRALES; VAN SCHOONHOVEN, 1987), dependendo da ocorrência natural de *P. griseola* (REZENDE et al., 2014). A avaliação da severidade da mancha angular no campo pode ser prejudicada pela ocorrência simultânea de outras doenças na cultura do feijoeiro, pois dificulta a distinção dos sintomas pelo avaliador. Além disso, só é realizado apenas um ciclo seletivo por ano, na safra da seca.

Uma metodologia alternativa para avaliar a severidade da mancha angular com inoculação artificial de *P. griseola* em casa de vegetação, utilizando

plantas de feijoeiro no estágio inicial de desenvolvimento (estádio V2), foi proposta por Pereira, Abreu e Souza (2011). A utilização dessa metodologia associada à escala diagramática proposta por Librelon et al. (2015) poderá reduzir o tempo necessário para realizar o ciclo seletivo no programa de seleção recorrente, além de permitir que mais de um ciclo seletivo seja realizado por ano, possibilitando obter maiores ganhos genéticos anuais com as seleções. Diante do exposto, o objetivo do trabalho foi avaliar a eficiência da inoculação artificial precoce de *P. griseola* no programa de seleção recorrente de feijoeiro visando resistência à mancha angular.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Importância da cultura do feijoeiro comum

O feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma cultura de grande relevância socioeconômica para o Brasil. O País é o maior produtor e consumidor mundial dessa leguminosa. Os seus grãos são excelentes fontes de proteínas, ferro, potássio, vitaminas do complexo B e compostos fenólicos, por isso é considerado um importante alimento funcional (CAMARA; URREA; SCHLEGE, 2013).

A semeadura do feijoeiro alcança diversas regiões do território nacional, sendo cultivado em diferentes sistemas de produção e em três épocas distintas. A primeira safra é denominada safra das águas, pois a semeadura é beneficiada pelo alto índice de chuvas. A semeadura dessa safra na região Centro-Sul vai de agosto a dezembro e no Nordeste, de outubro a fevereiro. A segunda safra, ou “safra da seca” assim chamada pelo fato de ser implantada no período com o menor índice pluviométrico no país, é semeada de fevereiro a março. Embora as temperaturas já sejam mais amenas, a falta de chuvas durante esta safra é o fator limitante, contribuindo para as menores produtividades. Já a terceira, a safra irrigada, é assim conhecida por se referir à colheita do feijão irrigado, que têm a concentração do plantio na região Centro-Sul, de abril a junho (BULISANI, 2008).

Considerando as três safras de 2015/16, apenas de feijão carioca, estima-se que a área total será de 1,35 milhões de hectares e a produção nacional deverá ficar em 1,93 milhões de toneladas. A produtividade média estimada da safra 2015/16 de feijão carioca será de 1.451 kg ha⁻¹, destacando-se Paraná, Minas Gerais, Goiás, Santa Catarina e São Paulo. Devido às condições climáticas adversas, a segunda safra de feijoeiro foi bastante prejudicada, principalmente no estado do Paraná, maior produtor de feijão do Brasil. Desta forma, o preço da

saca do feijão subiu bastante nos últimos meses (COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO, 2016).

Além das condições climáticas adversas, a ocorrência de doenças encontra-se entre os principais fatores responsáveis por perdas na produtividade do feijoeiro comum no Brasil. À vista disso, a adoção de estratégias de manejo integrado, tais como: utilização de sementes saudáveis, cultivares resistentes e uso de fungicidas de forma adequada são medidas eficazes para aumentar a produtividade da cultura. Dentre as doenças que incidem sobre a cultura do feijoeiro, a mancha angular se destaca, devido às perdas que a mesma causa na cultura, principalmente quando as condições ambientais são favoráveis para o desenvolvimento da doença (SINGH; SCHWARTZ, 2010).

2.2 Epidemiologia e sintomatologia da mancha angular do feijoeiro

O agente etiológico da mancha angular passou por diversas mudanças de nomenclatura: inicialmente foi nomeado *Isariopsis griseola* por Saccardo em 1878. Em 1909, foi reclassificado por Ferraris como *Phaeoisariopsis griseola* e, por fim, Crous et al. (2006), mediante estudos com marcadores moleculares, sugeriram *Pseudocercospora griseola*.

É uma doença de ocorrência mundial, sendo particularmente importante em regiões que apresentam temperaturas moderadas, acompanhadas por períodos de alta umidade relativa, sendo, portanto, uma doença típica de regiões tropicais e subtropicais (BIANCHINI; MARINGONI; CARNEIRO, 2005).

As flutuações diárias de temperatura e extremos de umidade favorecem a produção de esporos e a sua disseminação. A infecção é favorecida na faixa de temperatura de 16 - 28 °C, preferencialmente aos 24°C. O fungo inicia a infecção no feijoeiro com a germinação dos conídios, de três a sete dias após a inoculação em temperaturas entre 8 e 32° C, dando origem aos tubos germinativos, que formam apressórios e penetram tanto através da epiderme

como por estômatos foliares. Os sintomas aparecem cerca de oito a 12 dias após a inoculação, quando então o estroma se desenvolve na cavidade subestomática. Em uma fase mais avançada de seu desenvolvimento, o fungo produz estromas que emergem na superfície foliar, dando origem aos conidióforos que liberam os conídios maduros (MONDA; SANDERS; HICK, 2001). Os conídios do fungo são disseminados de forma anemófila e ou através de respingo d'água, e a liberação dos conídios pode ocorrer de forma melhor na ausência de chuva (SINGH; SCHWARTZ, 2010). A disseminação dos conídios é responsável pelo ciclo secundário da doença (BIANCHINI; MARINGONI; CARNEIRO, 2005).

No campo, o patógeno produz sinêmios na face inferior da folha, com 250 µm de comprimento de 20 a 40 µm de largura, compostos de oito a 40 conidióforos paralelos e escuros que formam tufo visíveis a olho nu. Os conídios são cinza, cilíndricos a fusiformes, às vezes curvos, com um a três septos, medem de 50 a 60 µm de comprimento e 7 a 8 µm de largura (ZAUMEYER; THOMAS, 1957).

Os sintomas da mancha angular podem ocorrer em toda a parte aérea, especialmente nas folhas e vagens (BOREL et al., 2011; LIEBENBERG; PRETORIUS, 1997). Nas folhas primárias, as lesões geralmente são circulares com halos concêntricos de cor castanho-escuros. 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 característico da doença. 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 com bordos escuros. A infecção pode avançar pelas sementes, as quais se tornam manchadas, mal desenvolvidas e enrugadas (BIANCHINI; MARINGONI; CARNEIRO, 1997; PAULA JÚNIOR; ZAMBOLIM, 2006; PEREIRA;

ABREU; SOUZA, 2011). As sementes contaminadas são fontes de inóculo primário e secundário para plantações, causando danos à cultura do feijoeiro, sob condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento do patógeno (MARQUES, 2008).

2.3 Controle genético da reação a *Pseudocercospora griseola*

No melhoramento visando resistência a doenças, é importante conhecer a variabilidade do patógeno e o controle genético da resistência. A variabilidade patogênica de *P. griseola* é enorme, e diversas raças do fungo já foram identificadas (BALBI et al., 2009; DAMASCENO-SILVA et al., 2008; JARA; CASTELLANO; MAHUKU, 2001; PEREIRA et al., 2015; SARTORATO, 2002; SILVA et al., 2008).

Jara et al. (2015) relatam que, desde 1995, foram caracterizados 589 isolados, em 27 países diferentes, incluindo países da África, América Central e América do Sul. Um total de 134 raças de *P. griseola* foi identificado em todo o mundo, demonstrando a ampla variabilidade patogênica desse fungo. Além disso, vários autores têm observado variabilidade dentro das raças (PEREIRA et al., 2015; SANGLARD et al., 2015), isso indica a necessidade da formação de um novo grupo de diferenciadoras para identificar de forma mais correta e específica as raças de *P. griseola*.

As cultivares de feijão foram separadas em dois grupos distintos chamados de “*pools*” gênicos: andino e mesoamericano. Esses “*pools*” gênicos surgiram um nos Andes da América do Sul e o outro na América Central em eventos de domesticação independentes (GEPTS; BLISS, 1985; MAMIDI et al., 2013; SCHMUTZ et al., 2014; VIEIRA et al., 2005). Além disso, observou-se que ocorreu coevolução entre patógeno e hospedeiro (GEPTS; BLISS, 1985).

No germoplasma andino vários marcadores ligados à resistência à *P. griseola* têm sido relatados, tais como, o gene *Phg-1* identificado na cultivar

AND 277 (CARVALHO et al., 1998) e posteriormente mapeado no cromossomo Pv01 (GONÇALVES-VIDIGAL et al., 2011). Na linhagem G5686, foram identificados dois QTLs, ALS4.1^{GS.UC} no cromossomo Pv04 e o ALS9.1^{GS} no cromossomo Pv09 (MAHUKU; IGLESIAS; JARA, 2009; OBLESSUC et al., 2012). Nessa mesma linhagem, Keller et al. (2015) mapearam o QTL ALS10.1^{DG.UC} no cromossomo Pv10. Oblessuc et al. (2015) identificaram na cultivar CAL 143 o QTL ALS10.1 no cromossomo Pv10, QTL de efeito maior e mais estável entre os QTLs identificados no estudo (TABELA 1).

No germoplasma mesoamericano, foi identificado o gene *Phg-2* no cromossomo Pv08, na cultivar México 54 e na linhagem BAT 322 (MAHUKU et al., 2011; NAMAYANJA et al., 2006; SARTORATO et al., 2000). As cultivares MAR 2, México 54 e Ouro Negro apresentam quatro genes dominantes adicionais *Phg-3*, *Phg-4*, *Phg-5*, *Phg-6*, esses genes foram identificados utilizando diferentes raças de *P. griseola* (CAIXETA et al., 2003, 2005; SANGLARD et al., 2013).

De acordo com a discussão do comitê em genética do *Bean Improvement Cooperative* (BIC) realizado no Workshop de Angular Leaf Spot and Root Rot, na África do Sul em julho de 2015, ficou caracterizado e nomeado formalmente três locos de resistência à *P. griseola* o *Phg-1*, *Phg-2* e *Phg-3* (SOUZA et al., 2016). Novos símbolos para os genes também foram propostos baseado em estudos de mapeamento genético (SCHMUTZ et al., 2014) (TABELA 1).

Tabela 1 - Fontes de resistência à *P. griseola*, identificação do gene associado à resistência e mapeamento do cromossomo onde o loco está presente

Gene		Fonte de resistência	Pool gênico	CR*	Raça patogênica	Referência
Novo	Original					
<i>Phg-1</i>	<i>Phg-1</i>	AND 277	A	Pv01	63-23	Carvalho et al. (1998) Gonçalves-Vidigal et al. (2011)
<i>Phg-2</i>	<i>Phg-2</i>	México 54	MA	Pv08	63-19 63-39	Sartorato et al. (2000) Caixeta et al. (2003, 2005) Namayanja et al. (2006) Mahuku et al. (2011)
<i>Phg-2</i> ²	<i>Phg-?</i>	BAT 332	MA	Pv08	63-39	Namayanja et al. (2006)
<i>Phg-3</i>	<i>Phg-ON</i>	Ouro Negro	MA	Pv04	63-39	Corrêa et al. (2001) Sanglard et al. (2013) Gonçalves-Vidigal et al. (2013)
<i>Phg-4</i>	ALS4.1 ^{GS} _{UD}	G5686	A	Pv04	31-0	Mahuku et al. (2009) Oblessuc et al. (2012) Keller et al. (2015)
<i>Phg-5</i> ²	ALS10.1 ^D _{G,UC}	G5686	A	Pv10	0-39	Keller et al. (2015)
<i>Phg-5</i>	ALS10.1 ^D _{G,UC}	CAL 143	A	Pv10	31-0	Oblessuc et al. (2012, 2013)

Fonte: Souza et al. (2016).

Nota: *CR – cromossomo. A – pool gênico andino; MA – pool gênico mesoamericano.

Estudos de mapeamento mostram também a presença de *clusters* de genes que conferem resistência a diferentes doenças do feijoeiro. Gonçalves-Vidigal et al. (2013) identificaram na cultivar “Ouro Negro” um *cluster* de genes

de resistência denominado *Co-3⁴/Phg-3* que confere resistência à antracnose e à mancha angular, mapeados no cromossomo Pv04. Valentini et al. (2015) observaram cosegregação entre os genes *Ur-14* (resistência à ferrugem) e os genes *Co-3⁴/Phg-3⁴* na proporção 1R:2Rr:1S. Esses resultados podem reduzir o tempo e o custo da piramidação dos genes *Co-3⁴/Phg-3⁴* e *Ur-14* para obtenção de cultivares comerciais resistentes à mancha angular, antracnose (*Colletotrichum lindemuthianum*) e ferrugem (*Uromyces appendiculatus*).

Amaro, Abreu e Ramalho (2007), ao avaliarem a variabilidade entre linhagens de feijoeiro para resistência à mancha angular, observaram graduação nos sintomas entre as linhagens consideradas resistentes. Os autores atribuem essa graduação ao efeito ambiental, enfatizando a possível existência de controle poligênico deste caráter. Estudos indicaram que para a linhagem CAL 143, a resistência à *P. griseola* apresenta herança quantitativa, sendo observada interação entre QTL x ambiente (OBLESSUC et al., 2012).

Pereira et al. (2015) avaliaram a agressividade de isolados de *P. griseola* em diferentes linhagens de feijoeiro e verificaram a presença de resistência vertical e horizontal para esse patossistema. A resistência vertical, caracterizada pela especificidade às raças do patógeno, é conferida por genes de efeitos maiores que apresentam resistência a uma ou poucas raças fisiológicas do fungo, sendo, portanto, pouco estável. Já a resistência horizontal não é específica às raças do patógeno e é conferida por genes de efeitos menores que apresentam resistência uniforme contra várias raças do fungo. Essa resistência é durável por apresentar maior estabilidade. A existência de dois tipos de resistência é reconhecida em diversos patossistemas (VANDERPLANK, 1984) e a presença de resistência vertical em uma linhagem não exclui a possibilidade da presença da resistência horizontal ou vice-versa.

2.4 Melhoramento do feijoeiro visando a resistência à mancha angular

Várias estratégias têm sido utilizadas nos programas de melhoramento do feijoeiro visando resistência à mancha angular, entre elas destacam-se a piramidação de genes (ALZATE-MARIN et al., 2005; SANGLARD, 2006; SANGLARD et al., 2009) e a seleção recorrente (AMARO; ABREU; RAMALHO, 2007; ARANTES; ABREU; RAMALHO, 2010; REZENDE et al., 2014; SILVA et al., 2015).

Utiliza-se a piramidação de genes principalmente no melhoramento de uma cultivar elite por meio da introgressão de poucos genes de efeito maior via retrocruzamentos (SANGLARD et al., 2009). Essa estratégia foi eficiente no controle da ferrugem do colmo do trigo no Canadá e nos Estados Unidos (KLOPPERS; PRETORIUS, 1997; SCHAFER; ROELFS, 1985).

Ddamulira et al. (2015) também mostraram a eficiência da piramidação de genes na obtenção de cultivares elites de feijoeiro com elevado nível de resistência à *P. griseola*. Pastor-Corrales et al. (1998) sugerem a piramidação de genes oriundos de cultivares andinas e mesoamericanas para resistência mais duradoura à *P. griseola*. A grande variabilidade patogênica encontrada nos isolados de *P. griseola* e as evidências de coevolução patógeno/hospedeiro observadas no feijoeiro fazem com que o acúmulo de genes dos dois grupos seja a estratégia de melhoramento mais eficiente. Sendo assim, os melhoristas de feijoeiro devem utilizar como fonte de resistência genitores dos dois grupos para desenvolver resistência complementar a um grande número de raças.

No entanto, a piramidação de genes é um processo demorado, laborioso, em que todos os esforços são concentrados na incorporação de diferentes alelos de resistência em um único genótipo, o qual pode ter sua resistência quebrada devido à evolução de raças complexas.

Já a seleção recorrente é um processo contínuo de recombinação e seleção de linhagens resistentes, é uma estratégia muito eficiente para o

desenvolvimento de cultivares com alta frequência de alelos favoráveis para resistência (ARANTES; ABREU; RAMALHO, 2010; MENEZES JÚNIOR; RAMALHO; ABREU, 2008; RAMALHO et al., 2012; REZENDE et al., 2014; SILVA et al., 2015).

2.4.1 Seleção recorrente

A seleção recorrente é um processo cíclico de seleção de indivíduos e ou progênes superiores de uma população, seguida pela recombinação dos(as) selecionados(as) para formar uma nova população (RAMALHO et al., 2012). Esse método foi originalmente proposto na década de 1940, nos programas de melhoramento do milho. Posteriormente, foi adotado para culturas autógamas. Desde então, houve uma aceitação progressiva do método no melhoramento de plantas autógamas e, tem sido utilizado com sucesso no melhoramento de diversas culturas, como, por exemplo, arroz (CORDEIRO; RANGEL, 2011), trigo (JIANG et al., 2010) e feijão (LEITE et al., 2016; LIMA et al., 2013; MENEZES JÚNIOR; RAMALHO; ABREU, 2008; REZENDE et al., 2014; SILVA et al., 2015; SOUZA et al., 2014; TERÁN; SINGH, 2010).

A seleção recorrente envolve, basicamente, três etapas: obtenção da população base, avaliação de progênes e recombinação das progênes selecionadas para formar a próxima geração. Obtida a população base, a próxima etapa é a seleção, que pode ser fenotípica (massal) ou utilizando algum tipo de família. A primeira opção é aconselhável quando o caráter apresenta alta herdabilidade e pode ser selecionado visualmente com eficiência (RAMALHO et al., 2012). Para os caracteres com menor herdabilidade, a seleção deve ser efetuada a partir da avaliação de progênes, em experimentos com repetição. Escolhidas as melhores progênes (ou indivíduos), essas deverão ser intercruzadas, visando obter a população do ciclo seguinte.

O caráter reação de resistência à mancha angular apresenta herdabilidade relativamente alta, sendo assim a seleção dos indivíduos para a recombinação pode ser fenotípica, já na geração F2 (AMARO; ABREU; RAMALHO, 2007; ARANTES; ABREU; RAMALHO, 2010; COUTO; SANTOS; FERREIRA, 2008).

As principais vantagens da seleção recorrente são: obtenção de maior variabilidade genética pelo intercruzamento de múltiplos genitores; maior oportunidade de recombinação genética, devido aos sucessivos ciclos de cruzamentos; maior eficiência no acúmulo de alelos favoráveis que se encontram distribuídos nos diferentes genitores e viabilidade de incorporação de germoplasma exótico na população. Além disso, a seleção recorrente também permite a obtenção de linhagens superiores a cada ciclo seletivo (GERALDI, 1997; RAMALHO et al., 2012).

A seleção recorrente tem sido utilizada no programa de melhoramento da UFLA/Embrapa para diferentes caracteres, tais como: produtividade de grãos (RAMALHO; ABREU; SANTOS, 2005), porte ereto (CUNHA; RAMALHO; ABREU, 2005; MENEZES JÚNIOR; RAMALHO; ABREU, 2008), resistência à mancha angular (AMARO; ABREU; RAMALHO, 2007; ARANTES; ABREU; RAMALHO, 2010; MODA-CIRINO et al., 2012; REZENDE et al., 2014) e resistência ao mofo branco (*Sclerotinia sclerotiorum*) (LEITE et al., 2016; SOUZA et al., 2014).

No programa de seleção recorrente do feijoeiro visando resistência à mancha angular, da UFLA, a população base foi formada com 17 genótipos e, entre estes, dez são fontes de resistência (AN512561, AND-277, Ouro Negro, Campuesto Negro Chimaltengo, CAL143, MAR-2, MAR-1, G5686, MA4.137 e Jalo). Após o intercruzando entre os genitores, a população foi avançada em “bulk” até a geração S_0 . Nessa geração foram selecionadas as plantas mais resistentes ao patógeno que constituíram as progênies $S_{0:1}$.

Amaro, Abreu e Ramalho (2007), avaliando os cinco primeiros ciclos de seleção recorrente, obtiveram estimativa de ganho de 6,4% por ciclo para resistência à *P. griseola* e uma resposta indireta na produção de grãos de 8,9%. Esse programa de seleção recorrente teve início em 1998, hoje se encontra no 16º ciclo seletivo, e ainda observa-se variabilidade genética suficiente entre as famílias que permitem ganhos de seleção futuros. Ao longo do programa, várias linhagens elites com elevado nível de resistência à mancha-angular, aliado à alta produtividade e com tipo de grão “carioca” tem sido desenvolvidas. Esses resultados mostram o sucesso da utilização do método de seleção recorrente visando resistência à mancha angular. Um exemplo clássico de ganhos genéticos contínuos com a seleção recorrente é o estudo conduzido pela Universidade de Illinois para teor de óleo e proteína do milho. O experimento iniciou em 1986 por Hopkins, e atualmente mais de 100 gerações de seleções já foram realizadas e ainda se observa variabilidade genética a ser explorada (DUDLEY; LAMBERT, 2010).

Visando otimizar a eficiência da seleção de progênies com maior nível de resistência à mancha angular, no programa de seleção recorrente do feijoeiro, pode-se utilizar inoculação artificial do patógeno. Essa estratégia pode permitir a avaliação das progênies obtidas durante o programa de melhoramento de forma mais precisa a determinadas raças de *P. griseola*.

2.5 Avaliação precoce da severidade da mancha angular

A avaliação da severidade da doença é essencial para identificação e seleção das plantas resistentes. No programa de melhoramento de feijoeiro, alguns métodos de avaliação da severidade da mancha angular podem ser utilizados tais como: escalas descritivas, escalas diagramáticas, medidas relativas de área, análise de imagens e sensoriamento remoto. O procedimento mais recomendado é a utilização de escalas diagramáticas (GODOY et al., 1997;

PARRELA et al., 2013), que consistem no uso de vários graus (notas) para descrever a severidade da doença. Esse método é o recomendado, por exemplo, para os Ensaios VCU (Valor de Cultivo e Uso) do feijoeiro, que são os ensaios finais para a recomendação de uma cultivar.

No programa de seleção recorrente de feijoeiro visando resistência à mancha angular, da UFLA, todas as avaliações da severidade da doença são realizadas em parcelas de campo, 33 dias após o florescimento (REZENDE et al., 2014), utilizando a escala de notas proposta pelo CIAT (CORRALES; VAN SCHOONHOVEN, 1987). O sucesso dessas avaliações depende da ocorrência natural do patógeno na área, que por sua vez depende das condições ambientais. Geralmente a avaliação e seleção no campo são realizadas na safra da seca, semeadura em fevereiro, pois é a época de maior ocorrência natural da doença. Portanto, essa avaliação é efetuada uma vez por ano e pode estar sujeita a erros, decorrentes de escapes.

Uma metodologia alternativa proposta por Pereira, Abreu e Souza (2011) utilizando inoculação artificial de *P. griseola* em folhas primárias do feijoeiro sob condições controladas, associada com a escala diagramática proposta por Librelon et al. (2015), pode aumentar a praticidade nas avaliações da severidade da mancha angular e reduzir o tempo necessário para realizar um ciclo seletivo no programa de seleção recorrente. É importante ressaltar que para avaliar a reação de *P. griseola* no estágio precoce, ou seja, estágio V2 (folhas primárias completamente expandidas) faz-se necessário a utilização de uma escala diagramática adequada, pois plantas nesse estágio são mais propícias à infecção pelo patógeno (COSTA, et al., 2006). Sendo assim, quando se avalia plantas em estádios iniciais de desenvolvimento, espera-se observar sintomas mais severos. A escala proposta por Librelon et al. (2015) mostra-se adequada para esse tipo de avaliação.

Em relação ao estágio de desenvolvimento da planta, ainda existem controvérsias sobre a eficiência da avaliação da resistência às doenças em plantas jovens. Cruz et al. (2010) avaliaram o grau de resistência de genótipos de trigo à brusone (*Pyricularia grisea*) nos estádios de planta jovem e planta adulta. Foi observado que, para a maioria dos genótipos, a resistência identificada em plantas jovens não foi identificada nas plantas adultas. Marshall e Shaner (1992) acreditam que alguns genes de resistência às doenças são expressos somente no estágio de planta adulta. Estudos avaliando os aspectos bioquímicos e moleculares envolvidos na resistência à ferrugem das folhas de aveia indicaram diferentes mecanismos de resistência para as plântulas e as plantas adultas (FIGUEIRÓ, 2012).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Local de condução dos experimentos

Os experimentos foram conduzidos na área experimental da fazenda do Centro de Desenvolvimento Científico e Tecnológico em Agropecuária, localizada próxima ao município de Lavras a uma altitude de 919 m, 21°14' de latitude Sul e 44°59' de longitude Oeste. Nessa área tem sido realizada com sucesso a avaliação da severidade da mancha angular na safra da seca, de linhagens e progênies, oriundas de diferentes experimentos, tais como: programa de seleção recorrente da UFLA/EMBRAPA, ensaios de VCU e de linhagens elite. Também são realizadas, coletas e a identificação de isolados de *P. griseola* periodicamente nesses diferentes experimentos (LIBRELON et al., 2015; PEREIRA; ABREU; SOUZA, 2011).

Parte dos experimentos foi conduzida em casa de vegetação do Departamento de Biologia da Universidade Federal de Lavras (UFLA).

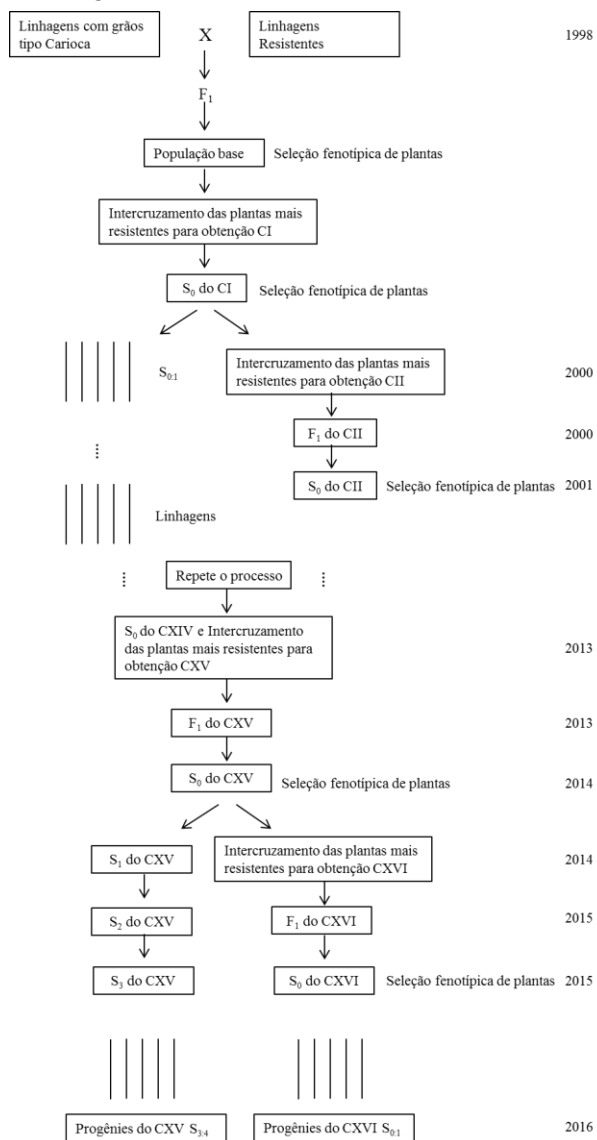
3.2 Programa de seleção recorrente visando resistência à mancha angular da UFLA/EMBRAPA

Na Universidade Federal de Lavras, é conduzido um programa de seleção recorrente visando resistência à mancha angular desde 1998, em parceria com a Embrapa Arroz e Feijão. Nesse programa, a seleção das plantas resistentes é realizada no campo, na safra da seca (semeadura em fevereiro) época de maior ocorrência natural do patógeno. Os descendentes das plantas selecionadas, progênies $S_{0:1}$, são recombinadas em casa de vegetação em julho. Nas safras da seca, de inverno e das águas, as sementes das plantas selecionadas são utilizadas para avanço das gerações e obtenção das progênies (AMARO; ABREU; RAMALHO, 2007; REZENDE et al. 2014).

Conforme demonstrado na Figura 1, foram conduzidos 16 ciclos de seleção recorrente até 2016, sendo obtido um ciclo de seleção e recombinação

por ano, no qual a seleção foi realizada em campo com ocorrência natural do patógeno.

Figura 1 - Esquema do programa de seleção recorrente visando resistência à mancha angular conduzido na UFLA



Fonte: Do autor (2016).

3.3 Metodologia proposta no presente trabalho

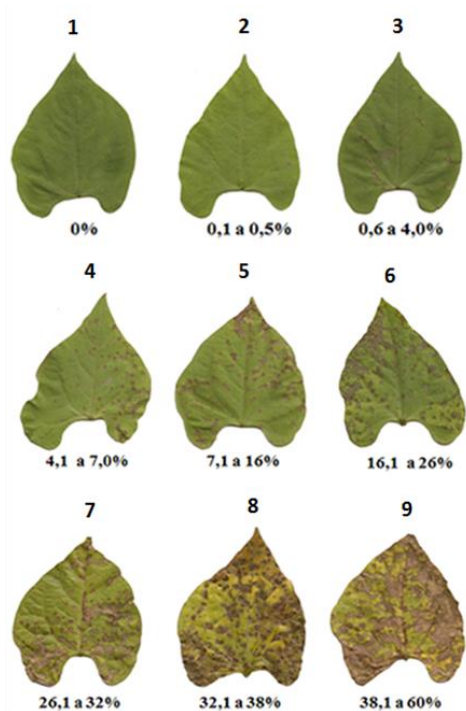
No presente trabalho, foi proposto realizar três ciclos de recombinação e seleção em casa de vegetação utilizando inoculação artificial de *P. griseola*. Desta forma, espera-se reduzir o tempo necessário para obtenção de cada ciclo de seleção recorrente, além de garantir alta incidência do patógeno para a seleção. A metodologia proposta é descrita a seguir, bem como, os experimentos realizados para comparar ambas as metodologias (FIGURA 3).

3.3.1 Obtenção das populações S₀ dos ciclos XVI, XVII e XVIII com inoculação artificial

Para obtenção da população do ciclo XVI, foi tomada uma amostra de 3.078 sementes da população S₀ do ciclo CXV (FIGURA 1) que foi semeada em bandejas de poliestireno de 162 células, contendo substrato Plantmax®, em fevereiro de 2014. Após sete dias da semeadura no estádio fenológico V2, quando as folhas cotiledonares estavam completamente expandidas, as plântulas foram inoculadas com um isolado da raça 63-63 de *P. griseola*, proveniente da micoteca do Laboratório de Resistência a Doenças da UFLA. Esse isolado está presente em maior frequência nas áreas experimentais do programa de seleção recorrente de feijoeiro da UFLA e apresenta também maior agressividade (PEREIRA et al., 2015). Discos de micélio da colônia foram repicados para tubos de ensaio contendo meio BDA (batata dextrose e ágar). Após 15 dias, foram transferidos para meio de folha de feijão-dextrose-ágar (200g de folha de feijoeiro + 20g dextrose + 20g ágar) para induzir a esporulação. O inóculo foi constituído de uma suspensão de conídios na concentração de $2,0 \times 10^4$ conídios/mL e a inoculação foi realizada com *spray* manual conforme a metodologia proposta por Pereira, Abreu e Souza (2011). As plântulas foram inoculadas e mantidas em casa de vegetação com temperatura e umidade controladas (25°C e UR 85%). Após 15 dias da inoculação, realizou-se a

avaliação da reação das plântulas à *P. griseola*, utilizando-se a escala diagramática proposta por Librelon et al. (2015) (FIGURA 2).

Figura 2 - Escala diagramática para avaliação da severidade da mancha angular em folhas primárias do feijoeiro



Fonte: LIBRELON et al. (2016).

Legenda: As notas da escala variam de 1 a 9 em que: 1: ausência de lesões; 2 : 0,1 a 0,5% de área com lesões; 3 : 0,6 a 4,0% de área com lesões; 4 : 4,1 a 7,0% de área com lesões; 5 : 7,1 a 16% de área com lesões; 6 : 16,1 a 26% de área com lesões; 7 : 26,1 a 32% de área com lesões; 8 : 32,1 a 38% de área com lesões; 9 : 38,1 a 60% de área com lesões.

Foram selecionadas e transplantadas 102 plântulas resistentes para vasos com capacidade de 10 litros de terra (três plantas por vaso). Essas plantas foram recombinadas entre si, obtendo-se as sementes F_1 do ciclo XVI, as quais foram

colhidas em *bulk*. Esse procedimento foi repetido até se obter as sementes F_1 's do ciclo do XVIII (FIGURA 3).

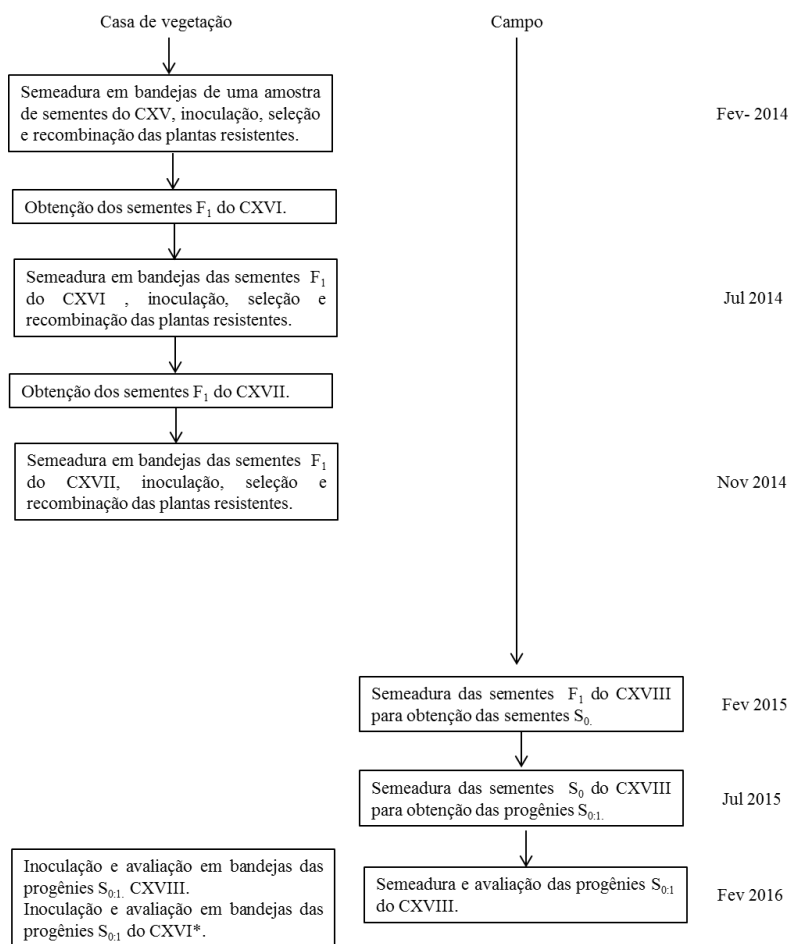
3.3.2 Obtenção das progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVIII

Na safra da seca de 2015, foi realizada a semeadura da geração F_1 do ciclo XVIII no campo obtendo-se as sementes S_0 (FIGURA 3). Estas foram semeadas em julho de 2015 (safra de inverno), 33 dias após o florescimento do feijoeiro foram selecionadas as plantas que apresentavam maior número de sementes, para que fosse possível realizar os experimentos com repetição. Essas plantas selecionadas deram origem às progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVIII.

3.3.3 Avaliação das progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVIII no campo e em casa de vegetação

Foram avaliadas 166 progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVIII (FIGURA 3) e mais três testemunhas, as cultivares Carioca MG (suscetível), Pérola (moderadamente resistente) e MA III-16159 (resistente) no campo, na safra da seca de 2016. O delineamento experimental foi em látice simples 13 x 13. As parcelas foram constituídas por uma linha de 2 m, espaçadas de 0,5 m, colocando-se duas sementes por cova.

Figura 3 - Esquema da condução da metodologia proposta no presente trabalho. Realização de três recombinações e seleções de plantas resistentes à mancha angular em casa de vegetação com inoculação de *P. griseola* e obtenção das progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVIII



Fonte: Do autor (2016)

Legenda: * As progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVI são oriundas do programa de melhoramento UFLA/Embrapa

A severidade da mancha angular foi avaliada 33 dias após o florescimento do feijoeiro por meio da escala de notas proposta pelo CIAT (CORRALES; VAN SCHOONHOVEN, 1987). As progênies com notas de 1 a 3 foram consideradas resistentes, e acima de 3, suscetíveis. Após a colheita, foi avaliada a produtividade de grãos em g/parcela.

As mesmas 166 progênies também foram avaliadas na casa de vegetação, em bandejas de poliestireno de 162 células contendo substrato Plantmax®. O delineamento experimental foi em blocos casualizados (DBC), com duas repetições e três testemunhas, as cultivares Carioca MG, Pérola e MA III-16159, sendo que cada parcela foi constituída por nove plântulas. No estádio fenológico V2, foram realizadas a inoculação com um isolado da raça 63-63 de *P. griseola* e a avaliação conforme já descrito no item 3.3.1.

3.3.4 Avaliação das progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVI oriundas do programa de melhoramento da UFLA/Embrapa no campo e em casa de vegetação

Foram avaliadas 254 progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVI, oriundas do programa de melhoramento UFLA/Embrapa (FIGURA 1) e mais duas testemunhas, as cultivares Carioca MG (suscetível) e Pérola (moderadamente resistente) no campo, na safra da seca de 2016. O delineamento experimental foi em látice simples 16 x 16. As parcelas foram constituídas por uma linha de 2 m, espaçadas de 0,5 m, colocando-se 20 sementes por metro. A severidade da mancha angular foi avaliada 33 dias após o florescimento do feijoeiro por meio da escala de notas proposta pelo CIAT (SCHOONHOVEN; PASTOR-CORRALES, 1987). Após a colheita, foi avaliada a produtividade de grãos em g/parcela.

As mesmas 254 progênies também foram avaliadas na casa de vegetação, em bandejas de poliestireno de 162 células contendo substrato Plantmax®. O delineamento experimental foi em blocos casualizados (DBC), com duas repetições e três testemunhas, as cultivares Carioca MG, Pérola e MA

III-16 159, sendo que cada parcela foi constituída por nove plântulas. No estádio fenológico V2, foram realizadas a inoculação com um isolado da raça 63-63 de *P. griseola* e a avaliação conforme já descrito no item 3.3.1.

3.4 Análise dos dados

Todos os dados obtidos no presente trabalho foram analisados conforme os itens descritos a baixo.

3.4.1 Análise de variância e estimativa de parâmetros genéticos e fenotípicos

Os dados de severidade da mancha angular das progênies $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII nas avaliações realizadas no campo com ocorrência natural de *P. griseola* e em casa de vegetação com inoculação artificial foram submetidos às análises de variância individual com auxílio do programa estatístico GENES® (CRUZ, 2013). A mesma análise foi realizada para os dados de produtividade (Kg ha^{-1}). Os modelos estatísticos adotados para as análises individuais foram:

Para as avaliações no campo foi:

$$Y_{ijq} = \mu + t_i + r_j + b_{q(j)} + e_{ijq}$$

em que:

Y_{ijq} : observação referente ao tratamento i , no bloco q , dentro da repetição j ;

μ : é o efeito fixo da média geral do experimento;

t_i : efeito aleatório do tratamento i , sendo $i=1, 2, 3, \dots, n$;

$b_{q(j)}$: efeito de bloco i , sendo $i = 1, 2$ e 3 ;

r_j : efeito aleatório da repetição, sendo $j = 1, 2$;

$b_{q(j)}$: efeito aleatório do bloco q , na repetição j ;

e_{ij} : erro experimental associado à observação Y_{ij} , com $e_{ij} \cap N(0, \delta^2)$.

E para avaliações em casa de vegetação:

$$Y_{ij} = \mu + b_i + c_j + e_{ij}$$

em que:

Y_{ij} : observação referente à progênie j no bloco i ;

b_i : efeito de bloco i , sendo $i = 1, 2$ e 3 ;

c_j : efeito da progênie j , sendo $j = 1, 2, 3, \dots, n$;

e_{ij} : erro experimental associado à observação Y_{ij} , com $e_{ij} \cap N(0, \delta^2)$.

O esquema da análise de variância com as respectivas esperanças dos quadrados médios são apresentados na Tabela 2.

Tabela 2 - Esquema da análise de variância utilizada nos experimentos de avaliação das progênies $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVII para severidade de mancha angular (1 a 9), em ambas as condições (campo e casa de vegetação), e quanto à produtividade de grãos, com as respectivas esperanças dos quadrados

FV	QM	E(QM)
Tratamentos		
Progênies (Prog.)	Q_1	$\sigma_e^2 + r\sigma_G^2$
Testemunhas (Test.)		
Prog. vs. Test		
Erro	Q_2	σ_e^2

Fonte: Do autor (2016)

Nota: σ_e^2 : variância do erro; σ_G^2 : variância genética entre progênies e r : número de repetições.

A partir das esperanças dos quadrados médios apresentados na Tabela 2, foram estimadas a variância genética (σ_G^2), a variância fenotípica (σ_F^2) e a herdabilidade no sentido amplo (h^2), obtidas na avaliação das progênes S_{0.1} dos ciclos XVI e XVII, pelos seguintes estimadores:

$$\sigma_G^2 = \frac{Q_1 - Q_2}{r}$$

$$\sigma_F^2 = \frac{Q_1}{r}$$

$$h^2 = \frac{Q_1 - Q_2}{Q_1} \times 100$$

em que:

Q_1 : quadrado médio de progênes

Q_2 : quadrado médio do erro

Para estimar os intervalos de confiança para as estimativas da herdabilidade, foram obtidos os limites inferiores (LI) e superiores (LS) das estimativas de h^2 , de acordo com as expressões apresentadas por Knapp et al. (1985).

Foi estimada também a acurácia seletiva ($r_{\hat{g}g}$)

$$r_{\hat{g}g} = \sqrt{h^2}$$

3.4.2 Análise de variância combinada

Foi realizada uma análise de variância combinada para a nota da severidade da mancha angular e de produtividade das avaliações realizadas no

campo, das progênies $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII , de acordo com Pimentel-Gomes (1990).

Estimou-se também a correlação de Spearman entre a produtividade e a nota de severidade da mancha angular, utilizando o programa GENES® (CRUZ, 2013).

3.4.3 Estimativa do índice de coincidência entre as avaliações das progênies realizadas no campo e na casa de vegetação

O índice de coincidência entre as avaliações realizadas no campo e em casa de vegetação foi estimado de acordo com a expressão apresentada a seguir. As progênies $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII foram classificadas conforme sua reação de resistência ou suscetibilidade à *P. griseola*. As progênies que receberam notas de severidade de mancha angular de 1 a 3 foram consideradas resistentes e as progênies com notas superiores a 3 foram classificadas como suscetíveis.

$$IC = [(Progênies coincidentes) \div total] \times 100$$

em que:

(Progênies coincidentes) = Número de progênies que apresentaram a mesma reação quando avaliadas no campo e em casa de vegetação.

total = o número total de progênies avaliadas

4 RESULTADOS

4.1 Avaliação das progênies $S_{0,1}$ dos ciclos XVI e XVIII no campo com incidência natural *P. griseola*

Diferenças significativas ($P < 0,01$) foram observadas entre as progênies $S_{0,1}$ nos ciclos XVI e XVIII para as notas de severidade de mancha-angular, evidenciando a existência de variabilidade entre as progênies em relação ao nível de resistência ao fungo *P. griseola* (TABELA 3).

Tabela 3 - Resumo das análises de variância e estimativas de parâmetros genéticos e fenotípicos para a severidade de mancha angular das progênies $S_{0,1}$ dos ciclos XVI e XVIII, avaliadas no campo com incidência natural de *P. griseola*, na safra da seca de 2016 em Lavras

FV	Progênies $S_{0,1}$ CXVI			Progênies $S_{0,1}$ CXVIII		
	GL	QM	p-valor	GL	QM	p-valor
Progênies	253	1,19	<0,001	165	1,37	<0,001
Erro efetivo	225	0,512		144	0,465	
Médias						
Progênies	2,9 (1,0- 5,5)*			2,7 (1,0-5,0)*		
Carioca MG	3,5			3,5		
Pérola	6,5			5,5		
MA III-16159	-			3,0		
CV (%)	24,94			25,01		
h_a^2 (%)	60,13			67,90		
(LI-LS)	(44,44-66,61)**			(53,30-75,24)**		
r_{gg}^2 (%)	77,54			82,4		
σ_G^2	0,386			0,492		
σ_F^2	0,643			0,725		

Fonte: Do autor (2016).

Nota: * Intervalo de notas para a severidade da mancha angular.

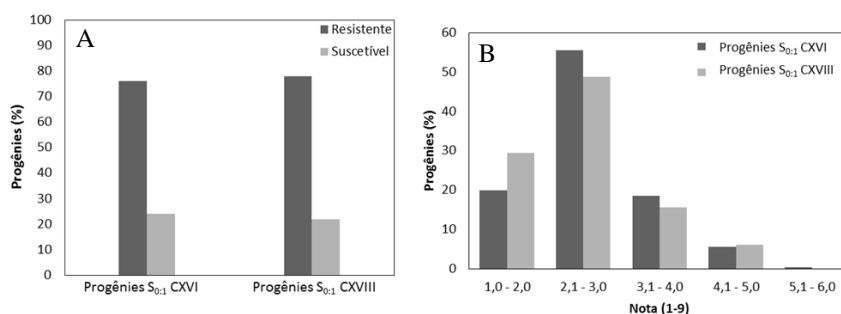
**Limite inferior e superior do intervalo de confiança das estimativas de herdabilidade.

As estimativas dos parâmetros genéticos e fenotípicos corroboram com essa observação. As estimativas de h^2 foram superiores a 60% e com limite

inferior positivos, indicando que as estimativas obtidas, com 95% de probabilidade, são diferentes de zero. A acurácia foi maior que 77% (TABELA 3).

De acordo com a Figura 3A, 76% e 78% das progênes $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII, respectivamente, foram resistentes. As notas médias da severidade da mancha angular variaram de 1,0 a 5,5 para progênes $S_{0:1}$ do ciclo XVI e de 1,0 a 5,0 para as progênes $S_{0:1}$ do ciclo XVIII (FIGURA 4B).

Figura 4 - A) Reação de resistência e suscetibilidade e B) Frequência das progênes $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII conforme o intervalo de notas (1-9) (CORRALES; VAN SCHOONHOVEN, 1987) para a severidade da mancha angular avaliadas no campo com incidência natural de *P. griseola*, na safra da seca de 2016 em Lavras



4.2 Avaliação das progênes $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII em casa de vegetação com inoculação artificial de *P. griseola*

Diferenças significativas ($P < 0,01$) também foram observadas entre as progênes $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII avaliadas em casa de vegetação. Conforme se espera, observou maior precisão experimental nas avaliações em casa de vegetação, tanto pelas estimativas do coeficiente de variação e acurácia quanto pelas estimativas de herdabilidades (TABELA 4).

Tabela 4 - Resumo das análises de variância e estimativa de parâmetros genéticos e fenotípicos para a severidade da mancha angular das progênies $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII, avaliadas em casa de vegetação com inoculação artificial de *P. griseola*

FV	Progênies $S_{0:1}$ CXVI			Progênies $S_{0:1}$ CXVIII		
	GL	QM	p-valor	GL	QM	p-valor
Progênies	253	0,85	<0,001	165	1,034	<0,001
Erro	253	0,146		165	0,075	
Médias						
Progênies	2,8 (1,8-5,9)*			2,3 (1,4-6,0)*		
Carioca MG	3,8			4,3		
Pérola	2,4			3,2		
MA III-16159	2,3			2,3		
CV (%)	13,3			11,7		
h_a^2 (%)	82,76			92,76		
(LI-LS)	(78,01-86,67)**			(90,15-94,66)**		
r_{gg}^2 (%)	90,97			96,31		
σ_G^2	0,351			0,479		
σ_F^2	0,425			0,517		

Nota: *Intervalo de notas para a severidade da mancha angular.

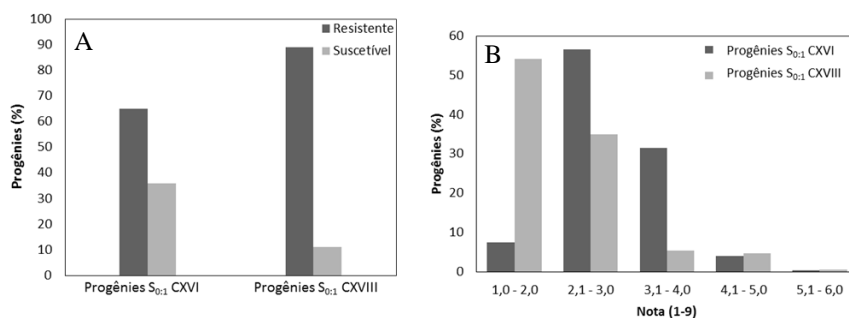
**Limite inferior e superior do intervalo de confiança das estimativas de herdabilidade.

Observou-se que 64% das progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVI foram resistentes ao isolado da raça 63-63 de *P. griseola* (FIGURA 5A). As notas médias da severidade da mancha angular variaram de 1,8 a 5,9, sendo que 57% das progênies apresentaram notas médias entre 2,1 a 3,0 (FIGURA 5B).

Maior porcentagem de progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVIII, 89%, apresentaram resistência à mancha angular, (FIGURA 5A). As notas médias da severidade da mancha angular variaram de 1,4 a 6,0, sendo que a maioria das progênies, 54%, apresentou notas médias entre 1,0 a 2,0 (FIGURA 5B). Constatou-se que essas progênies apresentaram maior variância genética (σ_G^2) quando comparadas com as progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVI.

Em relação às testemunhas, a cultivar Carioca MG e a linhagem MAIII-16.159 apresentaram reação de suscetibilidade e resistência, respectivamente em ambos os ambientes de avaliação. Já a cultivar Pérola apresentou-se mais resistente em casa de vegetação. No entanto, na avaliação em campo esta cultivar apresentou-se suscetível e com notas superiores às observadas para a Carioca MG. A linhagem MAIII-16.159, oriunda do ciclo III do programa de seleção recorrente, apresentou nota média da severidade da mancha angular igual à nota média das progênies do ciclo XVIII, confirmando o elevado nível de resistência à *P. griseola* dessa linhagem (TABELA 4).

Figura 5 - A) Reação de resistência e suscetibilidade e B) Frequência das progênies $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII de acordo com o intervalo de notas (1-9) (LIBRELON et al., 2015) para a severidade da mancha angular, avaliadas em casa de vegetação com inoculação artificial da raça 63-63 de *P. griseola*



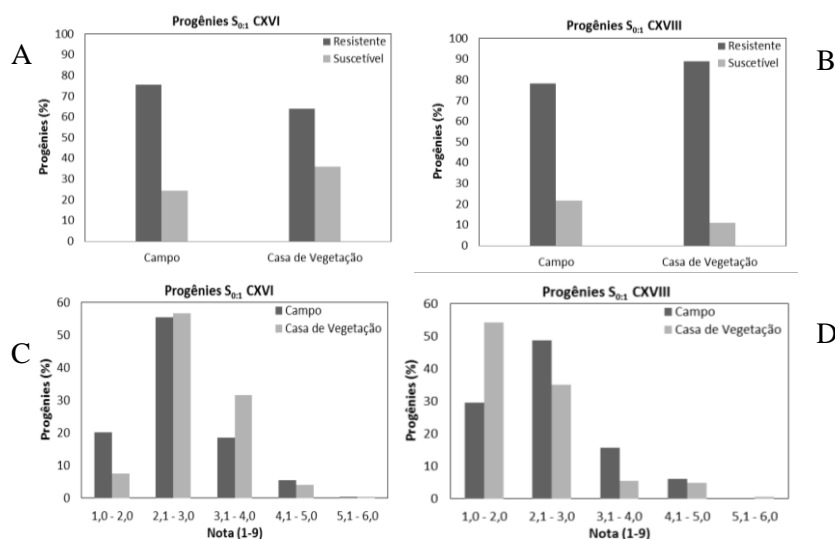
4.3 Estimativa do índice de coincidência entre as avaliações realizadas no campo e em casa de vegetação

Observou-se coincidência entre as avaliações realizadas no campo e em casa de vegetação com inoculação artificial de *P. griseola*. A maioria das progênies, 61% do ciclo XVI e 78% do ciclo XVIII, apresentou a mesma classificação em ambos os ambientes avaliados, ou seja, as progênies resistentes

em casa de vegetação também foram resistentes em campo, assim como as suscetíveis (FIGURA 6).

Algumas progênies, entretanto, apresentaram comportamentos não coincidentes nos ambientes avaliados (campo e casa de vegetação). Um total de 14% e 25% das progênies dos ciclos XVI e XVIII, respectivamente, foi resistente em casa de vegetação, mas no campo foi suscetível. O contrário também foi observado, 17% e 5% das progênies dos ciclos XVI e XVIII, respectivamente, foram suscetíveis em casa de vegetação e resistentes no campo (FIGURA 7), indicando a complexidade do controle genético para resistência à mancha angular.

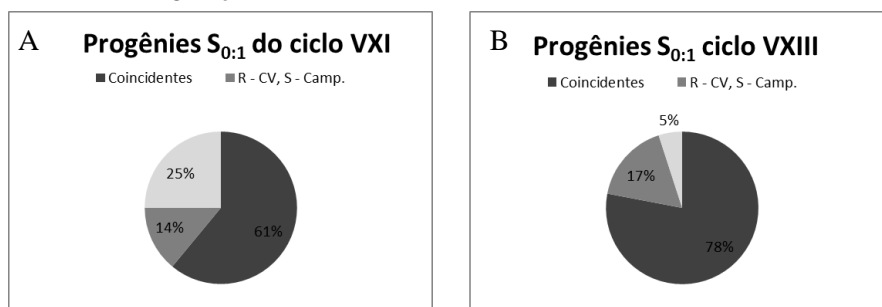
Figura 6 - Severidade da mancha angular nas progênies $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII em duas condições diferentes: campo com incidência natural de *P. griseola* e casa de vegetação com inoculação artificial de *P. griseola*



Fonte: Do autor (2016).

Legenda: A e B) Porcentagem de progênies resistentes e suscetíveis. C e D) Distribuição de frequência das notas de severidade.

Figura 7 - Nível de coincidência das avaliações realizadas no campo e em casa de vegetação



Fonte: Do autor (2016).

Legenda: R-CV, S-Camp – Progênies que foram resistentes em casa de vegetação, mas no campo foram suscetíveis. S-CV, R-Camp – Progênies que foram suscetíveis em casa de vegetação, mas no campo foram resistentes. A) Progênies do ciclo XVI (CXVI) e B) Progênies do ciclo XVIII (CXVIII).

4.4 Produtividade das progênies S_{0:1} no campo com incidência natural de *P. griseola*

Diferenças significativas ($P < 0,01$) foram observadas entre as progênies S_{0:1} dos ciclos XVI e XVIII para produtividade de grãos (kg ha^{-1}). A média geral das progênies S_{0:1} dos ciclos XVI e XVIII foram 2.758 kg ha^{-1} , variando de $1.325 - 4.769 \text{ kg ha}^{-1}$, e 2.810 kg ha^{-1} , variando de $1.433 - 4.692 \text{ kg ha}^{-1}$, respectivamente (TABELA 5).

Tabela 5 - Resumo das análises de variância e estimativa de parâmetros genéticos e fenotípicos para a produtividade das progênies $S_{0:1}$ dos ciclos XVI e XVIII, avaliadas no campo, na safra da seca de 2016 em Lavras

FV	Progênies $S_{0:1}$ CXVI			Progênies $S_{0:1}$ CXVIII		
	GL	QM	p-valor	GL	QM	p-valor
Progênies	253	769789	<0,001	165	583171	<0,001
Erro efetivo	225	318284		144	357404	
Médias						
Progênies	2758 (1325-4769)*			2810 (1433-4692)*		
Testemunhas	2812			2439		
CV (%)	21,40			21,27		
h_a^2 (%)	58,87			36,71		
(LI-LS)	(46,60-67,91)**			(15,68-55,30)**		
r_{gg}^2 (%)	81,23			71,91		
σ_G^2	227848			103655		
σ_F^2	386990			282357		

Fonte: Do autor (2016).

* Intervalo das médias para a produtividade de grãos.

**Limite inferior e superior do intervalo de confiança das estimativas de herdabilidade.

O resumo da análise de variância combinada das progênies dos ciclos XVI e XVIII para nota da severidade da mancha angular e produtividade está representado na Tabela 6. Diferenças significativas ($p < 0,01$) foram observadas entre os ciclos para nota: as progênies do ciclo XVIII apresentaram nota média para a severidade da mancha angular menor que as progênies do ciclo XVI. Para produtividade, não houve diferenças significativas entre os ciclos. Observa-se que as médias das progênies em ambos os ciclos, obtidas pela análise combinada são diferentes da análise individual de cada ciclo, isto ocorre porque na análise combinada é realizado um ajuste nas médias das progênies baseando-se na média das testemunhas.

Não houve correlação entre a produtividade e a nota para severidade da mancha angular

Tabela 6 - Resumo da análise de variância combinada para a nota da severidade da mancha angular e para a produtividade (kg ha^{-1}) das progênies $S_{0:1}$ do ciclo XVI e XVIII, avaliadas no campo, na safra da seca de 2016 em Lavras

FV	GL	QM		QM	
		Nota MA	p-valor	Produtividade	p-valor
Progênie	419	1,4	<0,001	690714	<0,001
Prog. CXVI	253	1,2	<0,001	769789	<0,001
Prog. CXVIII	165	1,4	<0,001	569546	<0,001
CXVI vs CXVIII	1	81,7	<0,001	677351	0,1549
Erro efetivo	369	0,5		333551	
Médias					
		Nota MA		Produtividade	
CXVI		3,1 (1,0-4,8)*		2384 (952-4396)**	
CXVIII		2,5 (1,0-5,7)*		2442 (1060-4319)**	
CV (%)		25,3		23,9	
h_a^2 (%)		65,98		51,71	
(LI-LS)		(58,49-72,08)***		(41,09-60,36)***	
r_{gg}^2 (%)		81,23		71,91	
σ_G^2		0,479		178582	
σ_F^2		0,726		345357	

Fonte: Do autor (2016).

* Intervalo de notas para a severidade da mancha angular.

** Intervalo das médias para a produtividade de grãos.

***Limite inferior e superior do intervalo de confiança das estimativas de herdabilidade.

5 DISCUSSÃO

A seleção recorrente tem sido utilizada com sucesso no melhoramento de diversas plantas autógamas. No melhoramento do feijoeiro, ganhos expressivos têm sido obtidos para vários caracteres, entre eles, resistência a *P. griseola* e *S. sclerotiorum* (AMARO; ABREU; RAMALHO, 2007; ARANTES; ABREU; RAMALHO, 2010; LEITE et al., 2016; SOUZA et al., 2014).

No presente trabalho, a seleção recorrente mostrou-se eficiente, pois todas as progênes avaliadas apresentaram alto nível de resistência à *P. griseola* (FIGURAS 4 e 5). Esses resultados corroboram com os relatos da literatura sobre o elevado nível de resistência das linhagens oriundas do programa de melhoramento da UFLA/Embrapa (ARANTES; ABREU; RAMALHO, 2010; MODA-CIRINO et al., 2012; PEREIRA et al., 2015; REZENDE et al., 2014). Adotando o critério utilizado por Moda-Cirino et al. (2012), todas as progênes em estudo seriam classificadas como resistentes e moderadamente resistentes, pois não foram observadas notas de severidade acima de 6 no presente trabalho. De acordo com esta classificação, plantas com notas de 1,0 a 3,0 são considerados resistentes; de 3,1 a 6,0, moderadamente resistentes e de 6,1 a 9,0, suscetíveis.

A cultivar Carioca MG na avaliação realizada no campo, apresentou notas médias inferiores às notas apresentadas pela cultivar Pérola A Carioca MG tem sido utilizada como padrão de suscetibilidade e a Pérola como moderadamente resistente desde o início deste programa (ARANTES; ABREU; RAMALHO, 2010). No entanto, essa inversão de comportamento dessas cultivares já vem sendo observada há alguns ciclos (REZENDE et al., 2014). Uma provável explicação é a ocorrência de raças diferentes no campo ao longo dos ciclos de seleção recorrente.

As avaliações realizadas em casa de vegetação apresentaram alta precisão experimental, sendo que as estimativas de acurácia foram superiores a

90% e as do coeficiente de variação inferiores a 14% (TABELA 3). Já no campo, observaram-se estimativas de acurácia superiores a 77% e coeficiente de variação inferiores a 26% (TABELA 4). Resultados semelhantes foram obtidos por Leite et al. (2016) avaliando progênies de feijoeiro para resistência ao mofo branco (*S. sclerotiorum*) no campo e em casa de vegetação.

Nas avaliações em casa de vegetação, foi observado maior número de progênies com notas de 1 a 2 do ciclo XVIII (54,2%) do que no ciclo XVI (7,5%), entretanto, quando se considera a porcentagem de progênies resistentes em ambos os ciclos, estas foram altas, isto é, 89 e 64%, respectivamente (FIGURAS 5A e 5B). Verifica-se que os três ciclos de recombinação e seleção em casa de vegetação permitiram a fixação de alelos favoráveis e, possivelmente, de genes de "efeito maior" considerando a alta frequência de progênies do ciclo XVIII com notas de 1 a 2. Na avaliação dessas progênies no campo, com incidência natural de *P. griseola*, a porcentagem de progênies resistentes foi semelhante em ambos os ciclos (FIGURAS 4A e 4B). No entanto, a porcentagem de progênies com notas 1 e 2 em ambos os ciclos foi inferior em relação à avaliação em casa de vegetação.

Outro fato interessante, é que a estimativa da variância genética na avaliação em casa de vegetação das progênies do ciclo XVIII foi maior que a do ciclo XVI, provavelmente, isto ocorreu devido à amostragem (TABELA 4). Contudo, verifica-se que a distribuição de frequência das notas das progênies do ciclo XVIII apresenta assimetria típica de ocorrência de interação alélica de dominância, fato não observado para as progênies do ciclo XVI. A variância genética da geração $S_{0:1}$ pode ser decomposta em $1 \sigma_A^2 + 1/4 \sigma_D^2 + D_1 + 1/8 D_2$. Em que σ_A^2 é a variância aditiva, σ_D^2 é a variância de dominância, D_1 é a covariância genética entre os efeitos médios (aditivos) dos alelos e os efeitos de dominância dos homozigotos e D_2 é a variância dos desvios de dominância dos

homozigotos. Pelos resultados obtidos a variância de dominância entre as progênies do ciclo XVIII deve ter sido maior. Além disso, a maior estimativa da variância genética das progênies do ciclo XVIII evidencia que mesmo as progênies estando em um ciclo avançado do programa de melhoramento, o aumento do número de recombinações seguidas de seleção ainda permite a liberação de variabilidade genética e obtenção de ganhos genéticos para resistência à *P. griseola*.

A seleção recorrente é um método em que a variabilidade genética é liberada ao longo das gerações, e esse fato tem sido confirmado por meio de um estudo clássico realizado pela Universidade de Illinois no programa de melhoramento de milho para teor de óleo e proteína. Os experimentos de seleção para alto e baixo teor de óleo e proteína iniciaram em 1896 por Hopkins, C.G (HOPKINS, 1899) e, após 100 gerações de seleção ainda observa-se ganhos genéticos, mostrando a ampla variabilidade genética e a plasticidade do genoma do milho (DUDLEY; LAMBERT, 2010).

No campo a distribuição de frequência foi simétrica para as progênies de ambos os ciclos, indicando a predominância de interação alélica aditiva. Os resultados obtidos evidenciam que genes diferentes estão sendo expressos em casa de vegetação e no campo e, além disso, isolados diferentes de *P. griseola* podem ter ocorrido no campo.

Um dos fatores para o sucesso na seleção é que a herdabilidade (h^2) do caráter em questão seja alta, isto é, a maior parte da variação fenotípica deve ser em função do genótipo. No presente trabalho, as estimativas de h^2 para as progênies de ambos os ciclos na avaliação em campo foram semelhantes (TABELAS 3 e 4). No entanto, a estimativa de h^2 das progênies do ciclo XVIII foi superior em relação à do ciclo XVI na avaliação em casa de vegetação. Na literatura as estimativas de herdabilidade para resistência à *P. griseola*, variam

de 21,81 a 92% (ARANTES; ABREU; RAMALHO, 2010; BOREL et al., 2011; COUTO; SANTOS; FERREIRA, 2008; CHILAGANE et al., 2013).

O alto índice de coincidência observado entre as avaliações realizadas no campo e em casa de vegetação confirma a existência de correlação entre ambas as avaliações. Isso indica que provavelmente, o isolado de *P. griseola* utilizado na inoculação artificial predomina no campo. Entretanto, algumas progênies foram resistentes na avaliação em casa de vegetação, sendo as plantas avaliadas no estágio V2 (plantas jovens) e no campo, plantas adultas, apresentaram-se suscetíveis (FIGURA 6). Resultados semelhantes têm sido observados na avaliação da reação de linhagens de trigo à *Pyricularia grisea* (CRUZ et al., 2010). De acordo com Bonmam (1992), diferenças na avaliação de plantas jovens e adultas podem ser atribuídas a outros fatores ambientais e “escape”, situação por vezes representada pela ausência de condições favoráveis para o desenvolvimento da doença durante o estágio de maior suscetibilidade do hospedeiro e ou à presença no campo de outras raças do patógeno que não foram inoculadas em casa de vegetação.

O contrário também foi observado, ou seja, algumas progênies foram suscetíveis em casa de vegetação, mas no campo foram resistentes (FIGURA 6). Segundo Marshall e Shaner (1992), a grande maioria dos genes que confere resistência a plântulas podem ser expressos durante todo o ciclo da planta. No entanto, outros genes são expressos somente no estágio de planta adulta, como nos patossistemas *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* -trigo e *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* - aveia (BARCELLOS; MORAES-FERNANDES; ROELFS, 1997; FIGUEIRÓ, 2012).

Outra possível explicação para esse fato está associada a mecanismos epigenéticos. As progênies avaliadas no campo foram submetidas a diferentes estresses bióticos e abióticos tais como: temperaturas mais elevadas e incidência de outras doenças e pragas. Esses estresses ambientais podem moldar o genoma

da planta, gerando mudanças na estrutura do genoma pelo aumento de recombinações de homólogos, ativação de elementos transponíveis e outros tipos de rearranjos (BOYKO; KOVALCHUKB, 2011; BRESSAN et al., 2014; GAO et al., 2014). Manson et al. (2008) observaram que a infecção de plantas de tomate com vírus desencadeou alterações na metilação do DNA em vários *locos*, a maioria do polimorfismo identificado estava associado a regiões do genoma responsáveis pela defesa e respostas a estresses. Em arroz, a resistência à infecção bacteriana causada por *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* foi relacionada com a metilação de diferentes regiões genômicas que resultou em alterações na atividade transcricional (SHA et al., 2005). Esse autor observou que plantas adultas da cultivar Wase Aikoku 3 apresentaram maior número de metilações de DNA quando infectadas pelo patógeno que as plântulas. Especula-se que as alterações epigenéticas induzidas pelos estresses ambientais podem ser mantidas de uma geração para outra, ou seja, essas alterações transgeração de metilação do DNA podem fazer parte das estratégias de adaptação das plantas a estresses (BOYKO; KOVALCHUKB, 2011).

A seleção recorrente é um método que promove a recombinação de genes a cada ciclo, portanto, promovendo quebras de blocos gênicos (BAILEY; COMSTOCK, 1976; HOFFBECK et al., 1995). Neste contexto, é uma alternativa eficiente, pois, genes de resistência são distribuídos em "clusters" ao longo dos cromossomos. Isto pode ser comprovado pelos ganhos genéticos que vêm sendo obtidos nos 12 ciclos de seleção recorrente para resistência a *P. griseola* do programa de melhoramento da UFLA/Embrapa (ABREU; RAMALHO; SOUZA, 2015). Dessa forma, a seleção de progênies no campo pode tornar-se vantajosa em relação à seleção em casa de vegetação, por permitir que diferentes mecanismos de resposta a estresses sejam ativados. Além disso, com os sucessivos ciclos de seleção recorrente ao longo dos anos seria

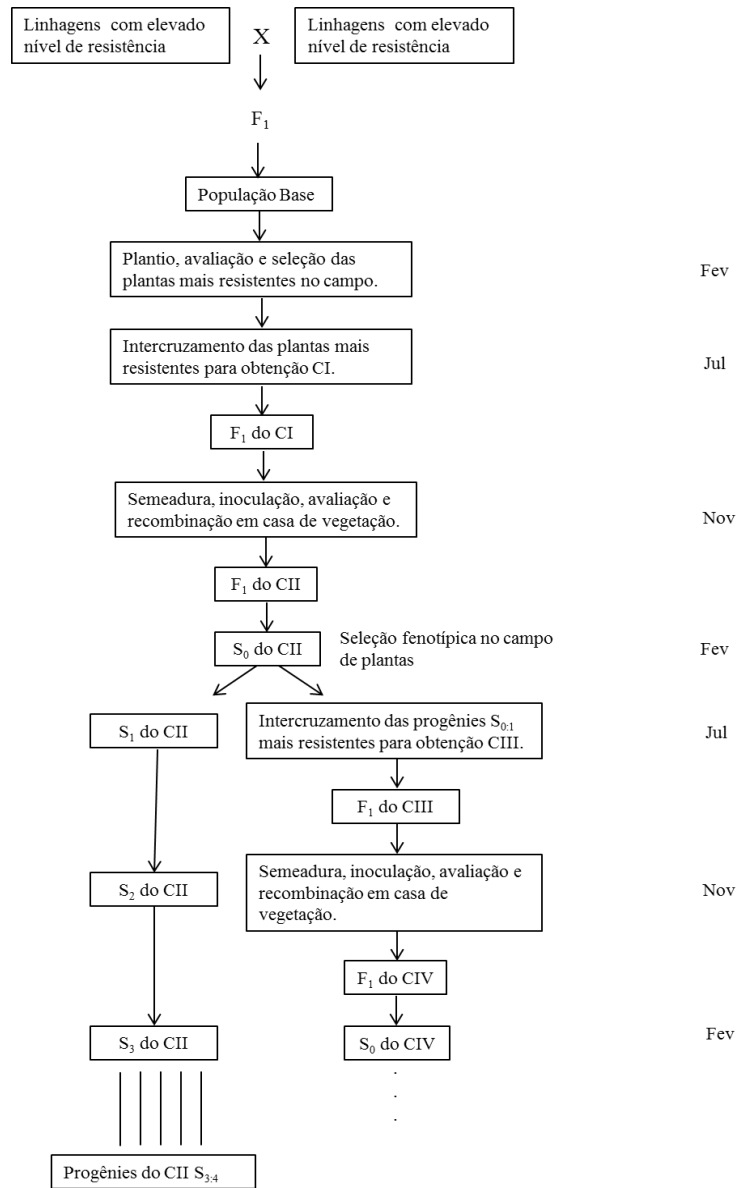
possível fixar as alterações genômicas ocorridas que favoreçam a resistência à *P. griseola*.

Os dados de produtividade obtidos no presente trabalho evidenciam o potencial das progênies avaliadas que associam resistência à *P. griseola* e boa produtividade de grãos (TABELAS 5 e 6). Desde o início do programa de seleção recorrente visando resistência à *P. griseola* da UFLA/EMBRAPA, houve seleção de genótipos resistentes à mancha angular e também para tipo de grão “carioca” e para produtividade. Dessa forma, após os sucessivos ciclos seletivos, foi possível acumular vários alelos favoráveis para múltiplos caracteres (REZENDE et al., 2014). No entanto, no presente trabalho não foi observada correlação entre a produtividade e a nota para severidade da mancha angular para as progênies avaliadas. Isto ocorreu provavelmente, devido à baixa precisão experimental na estimativa das médias de produtividade que foram obtidas a partir da média de duas repetições, de parcelas de uma linha de dois metros. Além disso, as notas de severidade foram de baixa magnitude, isto é, não foram observadas notas acima 5,5 e, portanto, todas as progênies podem ser consideradas como resistentes ou moderadamente resistentes de acordo com Moda-Cirino et al. (2012).

Visando otimizar o emprego da seleção recorrente na obtenção de linhagens de feijoeiro com resistência efetiva e durável à *P. griseola*, propõe-se associar as vantagens da seleção precoce com inoculação artificial do patógeno em casa de vegetação, com as vantagens da seleção no campo com incidência natural de *P. griseola* na safra da seca. Esta estratégia pode ser utilizada tanto para programas de melhoramento que estão iniciando, quanto para programas que já estão em andamento. Desta forma, propõe-se que sejam realizados dois ciclos de recombinação e seleção por ano (FIGURA 8). A cada ciclo pode-se selecionar e obter progênies, e também adicionar novas fontes de resistência já adaptadas, visando obter ganhos genéticos futuros com as seleções.

Para a obtenção da população base, propõe-se inter cruzar genitores com alto nível de resistência ao patógeno. A população base seria semeada no campo na safra de maior incidência de mancha angular, semeadura em fevereiro a março. Ao final do ciclo da cultura seriam selecionadas as plantas mais resistentes à *P. griseola*. As sementes dessas plantas seriam semeadas em vasos e, posteriormente, recombinadas entre si para obtenção das sementes F₁ do ciclo I. Essas sementes F₁ seriam semeadas em bandejas e as plântulas seriam inoculadas com um ou mais isolados de *P. griseola* que se encontra em alta frequência no campo. As plântulas mais resistentes deveriam ser transplantadas para vasos e, posteriormente, recombinadas entre si para obtenção das sementes F₁ do ciclo II. As sementes remanescentes que não foram oriundas dos cruzamentos poderiam ser colhidas em *bulk* e semeadas para o avanço de geração e obtenção de linhagens. As sementes F₁ do ciclo II seriam semeadas no campo para obtenção das sementes S₀ do ciclo II. Na safra da seca, as sementes S₀ do ciclo II seriam semeadas e, ao final do ciclo da cultura, selecionar-se-iam as plantas mais resistentes que dariam origem às progênes S_{0:1} do ciclo II. Esse procedimento pode ser repetido continuamente. Pelo esquema proposto, seriam realizados dois ciclos de avaliação, seleção e recombinação por ano, sendo um ciclo seletivo no campo com incidência natural de *P. griseola* e outro em casa de vegetação com inoculação artificial (FIGURA 8).

Figura 8 - Estratégia de melhoramento proposta realizando dois ciclos de avaliação, seleção e recombinação em casa de vegetação com inoculação artificial de *P. griseola* e um ciclo de avaliação e seleção em campo com incidência natural de *P. griseola*



Fonte: Do autor (2016).

6 CONCLUSÕES

A inoculação artificial de *P. griseola* em casa de vegetação, utilizando plantas de feijoeiro no estádio V2, mostrou-se promissora para a seleção de genótipos resistentes num programa de seleção recorrente.

A seleção recorrente visando resistência à *P. griseola* pode ser otimizada com a associação da seleção com inoculação artificial em casa de vegetação e a seleção no campo com incidência natural do patógeno.

REFERÊNCIAS

ABREU, A. F. B.; RAMALHO, M. A. P.; SOUZA, E. A Potencial da população de seleção recorrente para resistência à mancha angular no feijoeiro após 12 ciclos seletivos. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE MELHORAMENTO DE PLANTAS, 8., 2015, Goiânia. **Anais...** Goiânia: Embrapa Arroz e Feijão, 2015. p. 1903-1906.

ALZATE-MARIN, A. L. et al. Seleção assistida por marcadores moleculares visando ao desenvolvimento de plantas resistentes a doenças, com ênfase em feijoeiro e soja. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 30, n. 4, p. 333-342, jul./ago. 2005.

AMARO, G. B.; ABREU, A. de F. B.; RAMALHO, M. A. P. Phenotypic recurrent selection in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) with carioca-type grains for 22 resistance to the fungi *Phaeoisariopsis griseola*. **Genetics and Molecular Biology**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 584-588, 2007.

ARANTES, L. O.; ABREU, A. F. B.; RAMALHO, M. A. P. Eight cycles of recurrent selection for resistance to angular leaf spot in common bean. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, [S.l.], v. 10, p. 232-237, 2010.

BAILEY, T. B.; COMSTOCK, R. E. Linkage and the synthesis of better genotypes in self-fertilizing species. **Crop Science**, Madison, v. 16, n. 3, p. 363-370, 1976.

BALBI, B. P. et al. Characterization of *Pseudocercospora griseola* isolates collected in the state of Minas Gerais, Brazil. **Annual Report of Bean Improvement Cooperative**, Oxford, v. 52, p. 56-57, 2009.

BARCELLOS, A. L.; MORAES-FERNANDES, M. I. B.; ROELFS, A. P. Ferrugem da folha do trigo (*Puccinia recondita*): dirabilidade da resistência. **Summa Phytopathol**, Botucatu, v. 23, p. 101-111, 1997.

BIANCHINI, A.; MARINGONI, A. C.; CARNEIRO, S. M. T. P. G. Doenças do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*). In: KIMATI, H. et al. **Manual de fitopatologia, doenças das plantas cultivadas**: volume 2. 3. ed. São Paulo: Ceres, 1997. p. 376-379.

BIANCHINI, A.; MARINGONI, A. C.; CARNEIRO, S. M. T. P. G. Doenças do feijoeiro. In: KIMATI, H. et al. **Manual de fitopatologia. doenças das plantas cultivadas**: volume 2. São Paulo: Agronômica Ceres, 2005. Cap. 37, p. 333-349.

BONMAN, J. M. Durable resistance to rice blast disease-environmental influences. **Euphytica**, Wageningen, v. 63, n. 1, p. 115-123, Jan. 1992.

BOREL, J. C. et al. Genetic control of the ALS reaction in common bean leaves and pods. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 68, n. 6, p. 661-664, nov./dez. 2011.

BOYKO, A.; KOVALCHUK, I. Genetic and epigenetic effects of plant-pathogen interactions: an evolutionary perspective. **Molecular Plant**, Oxford, v. 4, n. 6, p. 1014-1023, Nov. 2011.

BRESSAN, R. A. et al. "Epigenetics connects the genome to its environment." **Plant Breeding Reviews**, Westport, v. 38, p. 69-142, Nov. 2014.

BULISANI, E. A. Feijão carioca: uma história de sucesso. **Infobibos**, [S.l.], nov. 2008. Disponível em: <http://www.infobibos.com/Artigos/2008_4/FeijaoCarioca/index.htm>. Acesso em: 27 fev. 2016.

CAIXETA, E. F. et al. Allelic relationships for genes that confer resistance to angular leaf spot in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v. 145, n. 23, p. 237-245, Oct. 2005.

CAIXETA, E. T. et al. 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.

CAMARA, C. R. S.; URREA, C. A.; SCHLEGE, V. Pinto Beans (*Phaseolus vulgaris* L.) as a functional food: implications on human health. **Agriculture**, London, v. 3, n. 1, p. 90-111, 2013.

CARVALHO, G. A. et al. Herança da resistência da linhagem AND-277 de feijoeiro comum à raça 63-23 de *Phaseolus vulgaris* griseola e identificação de marcador RAPD ligado ao gene de resistência. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 23, n. 4, p. 482-485, 1998.

CHILAGANE, L. A. et al. Incorporation of resistance to angular leaf spot and bean common mosaic necrosis virus diseases into adapted common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotype in Tanzania. **African Journal of Biotechnology**, Nigéria, v. 12, p. 4343-4350, July 2013.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO - CONAB. Perspectivas para a agropecuária. **Observatório Agrícola**, Brasília, v. 3, n. 9, p. 88-107, jan. 2016. Disponível em: <<http://www.conab.gov.br/Olala>>

CMS/uploads/arquivos/16_06_09_16_49_15_boletim_graos_junho__2016_-_final.pdf>. Acesso em: 18 jun. 2016.

CORDEIRO, A. C. C.; RANGEL, P. H. N. Avaliação de populações de arroz irrigado conduzidas por seleção recorrente em várzea de Roraima. **Revista Agro@ambiente On-line**, Boa Vista, v. 5, n. 3, p. 182-187, set./dez. 2011.

CORRALES, M. A. P.; VAN SCHOONHOVEN, A. **Standard system for the evaluation of bean germplasm**. Roma: CIAT, 1987. 53 p.

CORRÊA, R. X. et al. Herança da resistência à 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.

COSTA, I. F. D. et al. M. Resistência de seis cultivares de soja ao *Colletotrichum truncatum* (Schwein) em dois estádios fenológicos. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 36, n. 6, p. 1684–1688, 2006.

COUTO, M. A.; SANTOS, J. B. dos; FERREIRA, J. L. Melhoramento do feijoeiro comum com grãos tipo carioca visando resistência à antracnose e à mancha angular. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 32, n. 5, p. 1643-1648, set./out. 2008.

CROUS, P. W. et al. Re-evaluating the taxonomic status of *Phaeoisariopsis griseola*, the causal agent of angular leaf spot on bean. **Studies in Mycology**, New York, v. 55, n. 1, p. 163-173, 2006.

CRUZ, C. D. Genes: a software package for analysis in experimental statistics and quantitative genetics. **Acta Scientiarum. Agronomy**, Maringá, v. 35, n. 3, p. 271-276, 2013.

CRUZ, M. F. A. et al. Resistência parcial à brusone de genótipos de trigo comum e sintético nos estádios de planta jovem e de planta adulta. **Tropical Plant Pathology**, Brasília, v. 35, n. 1, p. 24-31, jan./fev. 2010.

CUNHA, W. G. da; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B. Selection aiming at upright growth habit common bean with carioca type grain. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, [S.l.], v. 5, n. 4, p. 379-386, 2005.

DAMASCENO-SILVA, K. J. et al. 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.

DDAMULIRA, G. et al. Distribution and variability of *Pseudocercospora griseola* in Uganda. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 6, n. 6, p. 1916-9752, 2014.

DDAMULIRA, G. et al. Gene pyramiding improved resistance to angular leaf spot in common bean. **American Journal of Experimental Agriculture**, Washington, v. 9, n. 2, p. 1-12, 2015.

DUDLEY, J. W.; LAMBERT, R. J. 100 generations of selection for oil and protein in corn. **Plant Breeding Reviews**, Westport, v. 24, n. 1, p. 79-110, June 2010.

FIGUEIRÓ, A. A. **Aspectos moleculares e bioquímicos associados à resistência parcial à ferrugem da folha em *Avena sativa* L.** 2012. 206 p. Tese (Doutorado em Fitotecnia) – Universidade do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2012.

GAO, D. et al. Annotation and sequence diversity of transposable elements in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 5, p. 339, July 2014.

GEPTS, P.; BLISS, F. A. F1 hybrid weakness in the common bean: Differential geographic origin suggests two gene pools in cultivated bean germplasm. **Journal of Heredity**, Cary, v. 76, p. 447–450, 1985.

GERALDI, I. O. Selección recurrente en el mejoramiento de plantas. In: GUIMARÃES, E. P. (Ed.). **Selección recurrente en arroz**. Rio de Janeiro: CIAT, 1997. p. 3-11.

GODOY, C. V. et al. Diagramatic scale for bean: development and validation. **Journal of Plant Disease and Protection**, Stuttgart, v. 104, n. 4, p. 336-345, 1997.

GONÇALVES-VIDIGAL, M. C. et al. Co-segregation analysis and mapping of the anthracnose *Co-10* and angular leaf spot *Phg-ON* disease-resistance genes in the common bean cultivar Ouro Negro. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 126, n. 9, p. 2245-2255, Sept. 2013.

GONÇALVES-VIDIGAL, M. C. et al. Linkage mapping of the *Phg-1* and *Co-1⁴* genes for resistance to angular leaf spot and anthracnose in the common bean cultivar AND 277. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 122, n. 5, p. 893-903, Mar. 2011.

HOFFBECK, M. D. et al. Backcrossing and intermating in an exotic x adapted cross of maize. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 5, p. 1359-1364, Sept. 1995.

HOPKINS, C. G. Improvement in the chemical composition of the corn kernel. **Journal of the American Chemical Society**, Easton, v. 21, n. 11, p. 1039–1057, Nov. 1899.

JARA, C. et al. **Virulence diversity of *Pseudocercospora griseola* and its implication for breeding common bean for resistance to angular leaf spot.** Cali: CIAT, 2015. 1 p.

JARA, C.; CASTELLANO, G.; MAHUKU, G. Estado actual y proyección de la investigación relacionada con la mancha angular del frijol (*Phaeoisariopsis griseola*). **Fitopatología Colombiana**, Santa Fé Bogotá, v. 25, n. 1, p. 1-6, 2001.

JIANG, H. et al. Genetic diversity of recurrent selection populations with *Ms2* gene assessed by gliadins in common wheat (*Triticum aestivum* L.). **Agricultural Sciences in China**, China, v. 9, n. 5, p. 615-625, May 2010.

KELLER, B. et al. Fine- mapping of a major QTL controlling angular leaf spot resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 128, n. 5, p. 813–826, May 2015.

KLOPPERS, F. J.; PRETORIUS, Z. A. Effects of combinations amongst genes Lr13, Lr34 and Lr37 on components of resistance in wheat to leaf rust. **Plant Pathology**, Oxford, v. 46, n. 5, p. 737-750, Oct. 1997.

KNAPP, S. J. et al. Exact confidence intervals for heritability on a progeny mean basis. **Crop Science**, Madison, v. 25, n. 1, p. 192-194, Jan./Feb. 1985.

LEITE, M. E. et al. Increasing the resistance of common bean to white mold through recurrent selection. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 73, n. 1, p. 71-78, jan./fev. 2016.

LIBRELON, S. S. et al. Diagrammatic scale to evaluate angular leaf spot severity in primary leaves of common bean. **Australasian Plant Pathology**, Amsterdam, v. 44, n. 4, p. 385-395, July 2015.

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.

LIMA, J. G. et al. Reação de linhagens de feijoeiro de oito ciclos de seleção recorrente visando a resistência à *pseudocercospora griseola* a dois isolados do patógeno. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE MELHORAMENTO DE PLANTAS, 7., 2013, Uberlândia. **Anais...** Uberlândia: Embrapa Arroz e Feijão, 2013. p. 1903-1906.

MAHUKU, G. S et al. Inheritance and development of molecular markers linked to angular leaf spot resistance genes in the common bean accession G10909. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 28, n. 1, p. 57-71, June 2011.

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.

MAMIDI, S. et al. Demographic factors shaped diversity in the two gene pools of wild common bean *Phaseolus vulgaris* L. **Heredity**, London, v. 110, n. 3, p. 267-276, Mar. 2013.

MANSON, G. et al. Potentiality of methylation-sensitive amplification polymorphism (MSAP) in identifying genes involved in tomato response to tomato yellow leaf curl Sardinia virus. **Plant Molecular Biology Reporter**, Athens, v. 26, n. 3, p. 156-173, Set. 2008.

MARQUES, M. W. **Efeito da incidência da Mancha angular do feijão na transmissão de *Pseudocercospora griseola* (Sacc) Crous & U.Braun e na qualidade das sementes**. 2008. 53 p. Dissertação (Mestrado em Fitossanidade) - Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2008.

MARSHALL, H. G.; SHANER, G. E. Genetics and inheritance in oat. In: MARSHALL, H. G.; SORRELS, M. E. (Ed.). **Oat science and technology**. Madson: Crop Science Society of America, 1992. p. 756-775.

MENEZES JÚNIOR, J. A. N.; RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B. Seleção recorrente para três caracteres do feijoeiro. **Bragantia**, Campinas, v. 67, n. 4, p. 833-838, 2008.

MIKLAS, P. N.; KELLY, J. D.; BEEBE, S. E. Common bean breeding for resistance against biotic and abiotic stresses: from classical to MAS breeding. **Euphytica**, Wageningen, v. 147, n. 1, p. 105-131, Jan. 2006.

MODA-CIRINO, V. et al. Mancha angular. **Melhoramento genético do feijoeiro-comum e prevenção de doenças**. Viçosa: EPAMIG, 2012. 158 p.

MONDA, E. O.; SANDERS, F. E.; HICK, A. Infection and colonization of bean leaf by *Phaeoisariopsis griseola*. **Plant Pathology**, Oxford, v. 50, n. 1, p. 103-110, 2001.

NAMAYANJA, A. et al. 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, Nov. 2006.

OBLESSUC, P. R. et al. Common bean reaction to angular leaf spot comprises transcriptional modulation of genes in the ALS10.1QTL. **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 6, p. 152, 2015.

OBLESSUC, P. R. et al. Increasing the density of markers around a major QTL controlling resistance to angular leaf spot in common bean. **Theoretical and Applied Genetic**, Berlin, v. 126, n. 10, p. 2451-2465, Oct. 2013.

OBLESSUC, P. R. et al. Mapping of angular leaf spot resistance QTL in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under different environments. **BMC Genetics**, Amsterdam, v. 13, p. 50-58, June 2012.

PARRELLA, R. A. C. et al. Evaluation efficiency of severity of angular leaf spot in common bean based on diseased and healthy leaf area. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 13, n. 3, p. 178-185, out. 2013.

PASTOR-CORRALES, M. A. et al. 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 JÚNIOR, T. J.; ZAMBOLIM, L. Doenças. In: VIEIRA, C.; PAULA JÚNIOR, T. J.; BORÉM, A. (Ed.). **Feijão: aspectos gerais e cultura no Estado de Minas Gerais**. 2. ed. Viçosa: Editora da UFV, 2006. p. 359-414.

PEREIRA, R. et al. Aggressiveness of *Pseudocercospora griseola* strains in common bean genotypes and implications for genetic improvement. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 14, n. 2, p. 5044-5053, maio 2015.

PEREIRA, R.; ABREU, M. J.; SOUZA, E. A. Alternative method to assess the reaction of common bean lines to pseudocercospora griseola. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Fort Collins, v. 54, p. 104-105, 2011.

PIMENTEL-GOMES, F. **Curso de estatística experimental**. Barueri: Nobel, 1990. 478 p.

RAMALHO, M. A. P. et al. **Aplicações da genética quantitativa no melhoramento de plantas autógamas**. Lavras: Editora da UFLA, 2012. 522 p.

RAMALHO, M. A. P.; ABREU, A. de F. B.; SANTOS, J. B. Genetic progress in common bean after four cycles of recurrent selection. **Euphytica**, Wageningen, v. 144, n. 1, p. 23-29, July 2005.

REZENDE, B. A. et al. Severity evaluation methods in common bean recurrent selection programme for resistance to angular leaf spot. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v. 162, n. 10, p. 643-649, Oct. 2014.

SANGLARD, D. A et al. An efficient protocol for isolation, sporulation and maintenance of pseudocercospora griseola. **Annual Report of Bean Cooperative**, Oxford, v. 52, p. 62-63, 2009.

SANGLARD, D. A. et al. Characterization of the angular leaf spot resistance gene present in common bean cultivar Ouro Negro. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 5, n. 2, p. 19, Jan. 2013.

SANGLARD, D. A. et al. Severity levels of angular leaf spot in common bean cultivars and elite lines. **Annual Report of Bean Cooperative**, Prosser, v. 58, p. 27-28, Mar. 2015.

SANGLARD, D. A. **Melhoramento genético do feijoeiro com ênfase na piramidação de resistência à mancha-angular**. 2006. 84 p. Dissertação (Mestrado em Genética e Melhoramento) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2006.

SARTORATO, A. et al. 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. Variabilidade de *Phaeoisariopsis griseola* em dois municípios no estado de Goiás. In: CONGRESSO NACIONAL DE PESQUISA DE FEIJÃO, 7., Viçosa, 2002. **Anais...** Viçosa: Editora da UFV, 2002. p. 120-124.

SCHAFER, J. F.; ROELFS, A. P. Estimated relation between numbers of urediniospores of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* and rates of occurrence of virulence. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 75, n. 7, p. 749-750, 1985.

SCHMUTZ, J. et al. A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. **Nature Genetics**, New York, v. 46, p. 707-713, June 2014.

SHA, A. H et al. Analysis of DNA methylation related to rice adult plant resistance to bacterial blight based on methylation-sensitive AFLP (MSAP) analysis. **Molecular Genetics and Genomics**, Berlin, v. 273, n. 6, p. 484-490, July 2005.

SILVA, A. C. F et al. Recurrent selection program for angular leaf spot resistance in carioca seeded common bean. **Bean Improvement Cooperative Annual Report**, Oxford, v. 58, p. 23, 2015.

SILVA, K. J. D. et al. 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.

SINGH, S. P.; SCHWARTZ, H. F. Breeding common bean for resistance to diseases: a review. **Crop Science**, Madison, v. 50, n. 6, p. 2199-2223, Mar. 2010.

SOUZA, D. A. et al. Reaction of common bean progenies to white mold derived from recurrent selection. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 44, n. 4, p. 583-587, abr. 2014.

SOUZA, T. L. P. O. et al. Major angular leaf spot resistance loci in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Bean Improvement Cooperative Annual Report**, Oxford, v. 59, p. 15, 2016.

TERÁN, H.; SING, S. P. Recurrent selection for physiological resistance to white mould dry bean. **Plant Breeding**, New York, v. 129, n. 3, p. 327-333, June 2010.

VALENTINI, G. et al. Using SNP genetic markers to elucidate the linkage of the Co-34/Phg-3 anthracnose and angular leaf spot resistance gene cluster with the Ur-14 resistance gene. **Bean Improvement Cooperative Annual Report**, Oxford, v. 58, p. 21-22, 2015.

VANDERPLANK, J. E. **Disease resistance in plants**. 2. ed. New York: Academic Press, 1984. 194 p.

VIEIRA, C. et al. Melhoramento do feijão. In: BOREM, A. (Ed.). **Melhoramento de espécies cultivadas**. 2. ed. Viçosa: Editora da UFV, 2005. p. 301-392.

ZAUMEYER, W. J.; THOMAS, H. R. **A monographic study of bean diseases and methods for their control**. Washington: USDA, 1957. 255 p.