

MAPEAMENTO DO GENE DE RESISTÊNCIA À ANTRACNOSE NA CULTIVAR ANDINA DE FEIJÃO COMUM BEIJA FLOR

Larissa Fernanda Sega Xavier¹, Márcia Marise de Freitas Cação², Juliana Parisotto Poletine¹

¹Universidade Estadual de Maringá – UEM, Campus Regional de Umuarama, Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias, Estrada da Paca s/n, CEP 875000-00, Umuarama, PR. E-mail: larissafsx@gmail.com; jppoletine@uem.br

²APTA, APTA Regional, Unidade Regional de Pesquisa e Desenvolvimento de Assis. Rodovia SP 333 (Assis-Marília) km 397, CEP 19.805-000, Assis, SP. E-mail: marcia.rodriques@sp.gov.br

RESUMO: A antracnose, causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum*, é uma das principais doenças que incidem na cultura do feijão comum. Esse fungo possui ampla diversidade de virulência, caracterizada por raças Mesoamericanas e Andinas. Genes de resistência à antracnose de origem Andina frequentemente conferem resistência às raças Mesoamericanas, as quais são consideradas mais virulentas. Os objetivos deste trabalho foram estudar a resistência genética à antracnose na cultivar Andina de feijão comum Beija Flor; mapear o *locus* de resistência à antracnose; e identificar marcadores moleculares ligados a esse *locus*. Foram utilizados dois cruzamentos, Beija Flor × Cornell 49242, cujo as famílias F_{2:3} foram inoculadas com a raça 1545 e Beija Flor × Crioulo 159, em que as plantas F₂ foram inoculadas com as raças 4, 321, 453 e 1545 de *C. lindemuthianum*. Foi utilizado análise de bulk segregante para genotipagem das plantas F₂ dos dois cruzamentos. O DNA dos bulks e dos parentais foram analisados com 11.292 marcadores SNPs utilizando o Illumina BeadChip BARCBean12K. Marcadores do tipo Kompetitive Allele Specific PCR (KASP) foram utilizados para o fine mapping do *locus* de resistência à antracnose da cultivar Beija Flor. Os resultados dos testes de herança indicaram que Beija Flor apresenta um único gene de efeito dominante, o qual confere resistência as raças 4, 321, 453 e 1545 de *C. lindemuthianum*. O *locus* de resistência à antracnose foi posicionado no cromossomo Pv04, entre os marcadores SS333 (422,293 pb) e SS309 (454,032 pb), espaçando uma região de 31,7 kpb, nessa região se encontram três genes candidatos, que podem conferir resistência à antracnose na cultivar Andina Beija Flor.

PALAVRAS-CHAVE: *Phaseolus vulgaris*, Single Nucleotide Polymorphism (SNP), *Colletotrichum lindemuthianum*, marcadores KASP.

MAPPING OF THE ANTHRACNOSE RESISTANCE GENE IN THE ANDEAN COMMON BEAN CULTIVAR BEIJA FLOR

ABSTRACT: Anthracnose, caused by the *Colletotrichum lindemuthianum* fungus, is one of the main diseases affecting the common bean crop. This fungus has a wide diversity of virulence, characterized by Mesoamerican and Andean races. Anthracnose resistance genes of Andean origin often confer resistance to Mesoamerican races, which are considered more virulent. The objectives of this work were to study the genetic resistance to anthracnose in the Andean common bean cultivar Beija Flor; map the anthracnose resistance locus; and identify molecular markers linked to that locus. Two crosses were used, Beija Flor × Cornell 49242, which F_{2:3} families were inoculated with race 1545 and Beija Flor × Crioulo 159, which the F₂ plants were inoculated with races 4, 321, 453 and 1545 of *C. lindemuthianum*. Bulk Segregating analysis was performed for genotyping the F₂ plants from the both crosses. DNA from the bulks and parental were analyzed with 11,292 SNPs markers using the Illumina BeadChip BARCBean12K. Kompetitive Allele Specific PCR (KASP) markers were used for the fine mapping of the anthracnose resistance locus in the Beija Flor. The results of the

inheritance tests indicated that Beija Flor has a single dominant gene, which confers resistance to races 4, 321, 453 and 1545 of *C. lindemuthianum*. The anthracnose resistance locus was positioned on chromosome Pv04, between the SS333 (422,293 bp) and SS309 (454,032 bp) markers, spacing a region of 31.7 kbp, in this region there are three candidate genes that could confer resistance to the anthracnose pathogen in the Andina cultivar Beija Flor.

KEY WORDS: *Phaseolus vulgaris*, Single Nucleotide Polymorphism (SNP), *Colletotrichum lindemuthianum*, KASP markers.

INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é cultivado e consumido principalmente em países em desenvolvimento na América Latina, África e Ásia. Essa leguminosa é fonte de ferro, cálcio, magnésio, zinco, vitaminas, e é considerada a principal fonte vegetal de proteína na dieta humana, que complementa fontes de carboidratos como arroz, milho e mandioca (Beebe, 2012; Celmeli et al., 2018). O Brasil está entre os maiores produtores e consumidores globais de feijão comum com 2,9 milhões de hectares de área e uma produção relativamente constante de 3,11 e 3,02 milhões de toneladas estimadas para as safras de 2017/2018 e 2018/2019, respectivamente. O Paraná é o maior estado produtor de feijão comum do Brasil com uma produção de 613,300 toneladas em 2018/2019 (Conab, 2019).

O feijão comum teve dois centros de domesticação: Mesoamericano e Andino. O centro Mesoamericano compreende desde o sudeste dos Estados Unidos até o Panamá, sendo predominante cultivares de grãos pequenos com faseolina, proteína de reserva nas sementes do feijão, do tipo “S”. Enquanto o centro Andino estende-se do norte do Peru até o noroeste da Argentina, onde se originaram cultivares de grãos maiores e faseolina dos tipos “T”, “C”, “H” e “A” (Gepts e Bliss, 1986).

O cultivo do feijão comum pode sofrer grandes perdas quando acometido pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Saccardo & Magnus) Briosi e Cavara, agente causal da antracnose, principalmente no início do ciclo de desenvolvimento das plantas e sob condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento do patógeno. Desse modo, a antracnose pode promover reduções consideráveis na produtividade e depreciação na qualidade dos grãos e vagens (Pastor-Corrales e Tu, 1989; Mohammed, 2013; Padder et al., 2017).

C. lindemuthianum é um patógeno altamente variável com capacidade de produzir novas cepas virulentas, conhecidas como raças (Pastor-Corrales e Tu, 1989). Estudos prévios mostram que 298 raças de *C. lindemuthianum* foram identificadas no mundo, relatadas em diversos países da América, Europa, Ásia e África. No Brasil, foram identificadas até o momento 89 raças em 15 estados produtores de feijão comum. Dentre os estados brasileiros, o

Paraná se destaca por apresentar a maior virulência, com 62 raças identificadas até o momento (Nunes et al. 2021; Xavier et al., 2021).

O *C. lindemuthianum*, assim como seu hospedeiro, é classificado em Andino e Mesoamericano, sendo a resposta à infecção dependente da origem genética das cultivares e dos isolados (Pastor-Corrales, 1996). Os feijões Mesoamericanos são os mais cultivados no Brasil (Blair et al., 2013; Barili et al., 2016; Conab, 2020), portanto, as raças de *C. lindemuthianum* de origem Mesoamericanas são também as predominantes no país.

Para um controle mais eficiente da antracnose do feijão comum é recomendado o uso de práticas de manejo integrado de doenças, por meio da utilização de sementes livres de patógenos, tratamento de sementes com fungicidas, prática de rotação de culturas, aração para enterrar resíduos infestados, aplicação estratégica de fungicidas foliares e principalmente, a utilização de cultivares resistentes (Pastor-Corrales e Tu, 1989; Kelly e Vallejo, 2004; Mohammed, 2013).

A resistência à antracnose é condicionada por genes ou alelos que são nomeados com o símbolo *Co* (Kelly e Young, 1996), e até o momento mais de 20 genes de resistência à antracnose foram descritos e mapeados nos cromossomos do feijão comum (Kelly e Vallejo, 2004; Vaz Bisneta e Gonçalves-Vidigal, 2020). Contudo, o fungo *C. lindemuthianum* apresenta ampla variabilidade genética e novas raças vêm surgindo ao longo dos anos, as quais podem acarretar na redução da vida útil das cultivares, tornando-as suscetíveis, principalmente quando as cultivares apresentarem genes únicos para resistência à antracnose (Pastor-Corrales et al., 1993; Gonçalves-Vidigal et al., 2008; Gonçalves-Vidigal et al., 2020).

A busca por novas fontes de resistência ao *C. lindemuthianum* é fundamental para os programas de melhoramento genético. Genes de resistência encontrados em cultivares Andinas frequentemente conferem resistência à raças Mesoamericanas, as quais são consideradas as mais virulentas (Pastor-Corrales, 1996; Gonçalves-Vidigal et al., 2009; Xavier et al., 2021). Portanto, a combinação de diferentes genes, principalmente Andinos e Mesoamericanos por meio da piramidação gênica, permite o desenvolvimento de cultivares com resistência ampla e duradoura, e com potencial para conter a ampla virulência e a grande variabilidade genética observada neste patógeno (del Río et al., 2003). Adicionalmente, o desenvolvimento de marcadores moleculares associados aos genes de resistência é essencial para auxiliar os programas de melhoramento genético na transferência dos genes para cultivares elites (Gonçalves-Vidigal et al., 2009; Castro et al., 2017).

A cultivar Andina de feijão comum Beija Flor foi relatado no Brasil como resistente às raças mesoamericanas 7, 9, 64, 65, 73, 89, 453 e 2047, e suscetível apenas à raça 3481 de

C. lindemuthianum (Vidigal-Filho et al., 2008; Darben et al., 2017; Souza et al., 2018; Marcon et al., 2020; Vidigal Filho et al., 2020). Portanto, essa cultivar é uma fonte alternativa de resistência para contribuir com a ampliação da base genética do feijão comum e reduzir a vulnerabilidade desta importante cultura ao patógeno da antracnose.

Diante do exposto, os objetivos deste estudo foram 1) avaliar a reação da cultivar Andina Beija Flor à diversas raças de *C. lindemuthianum*; 2) estudar a herança da resistência genética à antracnose usando inoculação de múltiplas raças; 3) realizar o fine mapping para determinar a localização precisa do *locus* de resistência; e 4) desenvolver marcadores moleculares ligados ao *locus* de resistência, que possam ser utilizados em seleção assistida por marcadores.

REVISÃO DE LITERATURA

FEIJÃO COMUM (*Phaseolus vulgaris* L.)

O feijão comum é classificado em: ordem Fabales, família Fabaceae, subfamília Faboideae (Papilionoideae), tribo Phaseoleae, subtribo Phaseolineae, gênero *Phaseolus* L. e espécie *Phaseolus vulgaris* L. (Freitag e Debouck, 2002). São plantas de ciclo anual, autógamas, e possuem número diploide de cromossomos igual a $2n = 2x = 22$ (Singh et al., 1991).

Formas ancestrais de feijão comum estão distribuídas ao longo de uma área que se estende do Norte do México até o Noroeste da Argentina (Koenig e Gepts, 1989). Tipos de proteínas faseolinas em sementes de feijão comum foram estudadas e determinou-se a existência de dois grandes centros de domesticação para *P. vulgaris* L.: um denominado Mesoamericano, no qual predominam cultivares de sementes pequenas com faseolina do tipo “S”; e o outro denominado Andino, no qual a maioria dos genótipos apresentaram sementes grandes e faseolina do tipo “T”, podendo ser encontrados também faseolinas dos tipos “A”, “C” e “H” (Gepts e Bliss, 1986). Adicionalmente, análises com marcadores moleculares mostraram que as populações de feijão comum silvestres encontradas na parte Sul da América Central, em conjunto com a Colômbia e Venezuela, estão relacionadas ao feijão comum da região Mesoamericana, que abrange a metade do Sul do México e a parte Norte da América

Central. E o *pool* gênico Andino, compreende a região Sul do Peru, Bolívia e Argentina (Gepts, 1998). Portanto, esses dois *pools* gênicos podem ser distinguíveis morfológicamente e em nível molecular (Gepts e Bliss, 1986; Becerra-Velásquez e Gepts, 1994).

Além da classificação em *pools* gênicos o feijão comum também pode ser subdividido em seis raças, sendo três correspondentes ao grupo gênico Mesoamericano (raças Mesoamerica, Durango e Jalisco) e outros três referentes ao *pool* gênico Andino (raças Nova Granada, Peru e Chile). Essa classificação surgiu a partir de análises agronômicas, morfológicas e moleculares realizadas com genótipos silvestres da América Latina, que representavam diversas regiões dos centros de domesticação do feijão comum (Singh et al., 1991).

A importância em separar o feijão comum em dois *pools* gênicos, está relacionada a oportunidade dos melhoristas em criar variabilidade genética, por meio da hibridação entre cultivares Andinas e Mesoamericanas, ou seja, obter novas combinações gênicas (Gepts, 1998). Adicionalmente, tem sido reportado na literatura que alguns patógenos que incidem na cultura do feijão comum também exibem divergência genética em relação às origens Andina e Mesoamericana, ou seja, existe uma coevolução entre a origem do hospedeiro e a origem dos patógenos (Pastor-Corrales, 1996).

O feijão comum pode compor diversificados sistemas agrícolas, desde baixo uso tecnológico, geralmente cultivado para subsistência, até altamente tecnificado, com o uso de intensa irrigação, controle fitossanitário e colheita mecanizada (Blair et al., 2013). A produção do feijão comum no Brasil pode ocorrer durante o ano todo, sendo possível o plantio de três safras anuais da cultura. Desta forma, sempre haverá produção de feijão comum em determinada região do país, contribuindo para o abastecimento interno dos grãos. O Paraná, localizado na Região Sul do país, é o principal estado produtor de feijão comum, sendo destaque na produção nacional os municípios: Prudentópolis, Irati, Castro, Tibagi, Cândido de Abreu, Reserva, Ivaí, Vitorino, Pato Branco, Bom Sucesso do Sul, Palmeira, Cruz Machado, Itapejara d'Oeste, Renascença, Lapa e Campo Largo (Conab, 2020).

O feijão comum destaca-se em nível mundial por ser um importante complemento nutricional e a principal fonte proteica de origem vegetal que compõe a dieta humana, para consumo direto na forma de grãos ou vagens (Broughton et al., 2003). Essa leguminosa também é fonte de ferro, cálcio, magnésio, zinco, vitaminas (principalmente do complexo B), carboidratos e fibras (Mesquita et al., 2006; Barili et al., 2016). Adicionalmente, o feijão comum contém diversos compostos bioativos benéficos para a saúde do consumidor. O teor desses compostos está altamente correlacionado com a cor do tegumento dos grãos. Grãos de

cor escura ou preta são diferenciados por seu elevado teor de polifenóis, antocianinas, taninos condensados e flavonóides, conferindo-os uma maior capacidade antioxidante. Os compostos bioativos são também compostos nutraceuticos que podem ser benéficos no tratamento de câncer, doenças cardiovasculares, HIV, diabetes, obesidade, doenças neurodegenerativas, entre outras. No entanto, ainda há muitas pesquisas a serem realizadas a esse respeito (Chávez-Mendoza e Sánchez, 2017).

MELHORAMENTO DO FEIJÃO COMUM

O melhoramento do feijão comum está relacionado principalmente aos estresses bióticos e abióticos, combinado com a necessidade de se manter características de qualidade dos grãos e características de classe de mercado, que são essenciais para atender às preferências dos consumidores. Os objetivos dos programas de melhoramento variam de acordo com as diferentes localidades, em relação a temperatura, umidade, fertilidade do solo, disponibilidade de água, entre outros (Assefa et al., 2019).

Algumas das características que vem sendo reportados na literatura de importância para o melhoramento do feijão comum são: o aumento do conteúdo de minerais como ferro e zinco nos grãos, tempo de cozimento, qualidade de enlatamento, índice de colheita, classes de mercado, e tempo de escurecimento dos grãos (Blair, 2013; Miklas et al., 2020).

Dentre os fatores abióticos, a tolerância a seca está entre os principais fatores estudados. Produção de feijão comum está sujeita a secas frequentes nas terras altas do México, na costa do Pacífico da América Central, no nordeste do Brasil e no leste e sul da África, da Etiópia à África do Sul. Para o desenvolvimento de cultivares de feijão comum tolerantes à seca, vem sendo estudado a diversidade genética para resposta a esse estresse abiótico, a fisiologia dos mecanismos de tolerância à seca e estratégias de melhoramento (Beebe et al., 2013).

Dentre os problemas associados ao baixo rendimento do feijão comum, as doenças encontram-se entre os principais problemas fitossanitários (Costa et al., 1999). Mais de 200 doenças diferentes do feijão comum são relatadas ao longo dos anos, os patógenos provocam perdas significativas na produção do feijão incluindo bactérias, vírus, fungos e nematoides. Dentre as principais doenças que incidem na cultura, podem ser destacadas: mancha angular, ferrugem, mofo branco, antracnose, crestamento bacteriano comum e doenças virais como mosaico dourado e mosaico comum (Schwartz e Pastor-Corrales, 1989; Bianchini et al., 1997). Portanto, os esforços do melhoramento genético também têm se concentrado em

desenvolver cultivares de feijão comum com resistência às principais doenças (Assefa et al., 2019).

ANTRACNOSE DO FEIJÃO COMUM

A antracnose, causada pelo fungo *Colletotrichum lindemuthianum* (Saccardo e Magnus) Briosi e Cavara, está entre as principais doenças que incidem na cultura (Zaumeyer e Thomas, 1957). O gênero *Colletotrichum* foi classificado como o oitavo gênero fitopatogênico mais importante dentre os fungos no mundo, por ser um gênero modelo para estudos de interações planta - patógeno e devido ao impacto econômico das doenças causadas pelas diferentes espécies (Dean et al., 2012). A espécie *Colletotrichum lindemuthianum* é taxonomicamente classificado como: Fungi, Dikarya, Ascomycota, Pezizomycotina, Sordariomycetes, Hypocreomycetidae, Glomerellales, Glomerellaceae, *Colletotrichum*, *Colletotrichum lindemuthianum* (Mycobank, 2019).

O *C. lindemuthianum* apresenta duas fases reprodutivas, uma sexuada e outra assexuada. A fase sexuada, também denominada de fase perfeita, é chamada de *Glomerella cingulata* e é raramente encontrada na natureza, esta fase tem sido reportada como ocorrendo somente em condições de laboratório. Na fase assexuada, também conhecida como fase imperfeita, o patógeno produz conídios num corpo de frutificação denominado acérvulo. Os conídios são hialinos, unicelulares, oblongos ou cilíndricos, e apresentam as extremidades arredondadas, nas lesões formam massas de cor salmão ou mel (Pastor-Corrales e Tu, 1989; Bianchini et al., 1997).

O fungo é hemibiotrófico, apresentando dois modos de nutrição intracelular: o biotrófico e o necrotrófico. Na fase biotrófica, o fungo se nutre dos fluidos apoplásticos das células, tendo uma duração de 3 a 4 dias. Na fase necrotrófica, a qual ocorre aproximadamente seis dias após a inoculação, o fungo desenvolve hifas secundárias dentro das células que secretam enzimas que degradam a parede celular, nesta fase pode ser visualizado a formação das lesões que são características da doença (O'Connell et al., 1985).

A doença é favorecida por temperatura ótima de 17°C e umidade relativa do ar acima de 92%. A infecção ocorre em qualquer estágio de desenvolvimento das plantas, seja na parte aérea ou em sementes (Pastor-Corrales, 1988; Bianchini et al., 1997).

Sementes infectadas são a forma mais importante de sobrevivência do patógeno e a forma mais eficiente de disseminação do fungo de geração a geração e também a longas distâncias (Rava et al., 1994). Adicionalmente, o patógeno sobrevive em restos culturais, onde serão produzidos esporos, os quais podem ser disseminados por vento, chuva, insetos,

implementos agrícolas, animais e pelo homem durante as atividades agrícolas (Augustin e Costa, 1971; Pastor-Corrales, 1988).

Para prevenir a ocorrência da antracnose nas lavouras de feijão comum, os agricultores vêm utilizando estratégias de controle tais como uso de sementes livres da doença, utilização de fungicidas, rotação de cultura e uso de cultivares resistentes. A resistência genética é considerada a prática mais eficiente para o controle de doenças, incluindo a antracnose (Mahuku e Riascos, 2004; Davide e Souza, 2009), permitindo a redução do uso de defensivos agrícolas, diminuindo os danos ambientais e reduzindo o custo final de produção.

Entretanto, o desenvolvimento de cultivares resistentes à antracnose é dificultada pela ampla variabilidade do fungo *C. lindemuthianum*, o qual tem a capacidade de produzir novas variantes, que são conhecidas como raças, as quais resultam na quebra da resistência genética em cultivares comerciais (Pastor-Corrales et al., 1993; Mahuku e Riascos, 2004; Damasceno e Silva et al., 2007). Essas raças são classificadas baseadas no perfil de resistência e suscetibilidade de um grupo de 12 cultivares de feijão comum, denominadas cultivares diferenciadoras (Pastor-Corrales, 1991).

Um total de 298 raças de *C. lindemuthianum* foram reportadas na literatura ao redor do mundo, em diversos países da América, Europa, Ásia e África. No Brasil, foram caracterizadas até o momento 89 raças, as quais estão distribuídas em 15 estados produtores de feijão comum (Nunes et al., 2021). O Paraná se destaca por apresentar a maior variabilidade, com 62 raças identificadas até o momento (Xavier et al., 2021).

Pesquisas sugerem que as raças de *C. lindemuthianum* segregam em dois grupos, sendo eles Andino e Mesoamericano, os quais representam os dois *pools* gênicos do feijão comum: Andino e Mesoamericano. Desta forma, as raças de origem Andinas infectam preferencialmente genótipos de feijão Andino, enquanto as raças Mesoamericanas infectam feijões de ambos os *pools* gênicos, tanto Mesoamericanos quanto Andinos (Pastor-Corrales, 1996).

Pesquisadores estão constantemente em busca de novas fontes de resistência à antracnose. Desta forma, mais de 20 genes de resistência ao *C. lindemuthianum* foram reportados na literatura (Kelly e Vallejo, 2004; Meziadi et al., 2016; Vaz Bisneta e Gonçalves-Vidigal, 2020). Esses genes de resistência podem ser combinados em cultivares comerciais, por meio da piramidação gênica, desenvolvendo assim cultivares de feijão comum com resistência ampla e duradoura, capazes de combater a variabilidade do patógeno (Kelly e Vallejo, 2004).

RESISTÊNCIA GENÉTICA À ANTRACNOSE

Devido aos prejuízos causados pelo fungo *C. lindemuthianum* em cultivos de feijão comum, a busca por novas fontes de resistência se tornou uma estratégia fundamental para os programas de melhoramento genético que visam obter cultivares resistentes ao patógeno da antracnose. Diversos genes e alelos que condicionam resistência ao *C. lindemuthianum* foram identificados e mapeados nos grupos de ligação Pv01, Pv02, Pv03, Pv04, Pv07, Pv08 e Pv11.

Os genes e alelos que condicionam resistência à antracnose são representados pelo símbolo *Co* seguidos por números ou letras (Kelly e Young, 1996), essa nomenclatura foi adotada pelo Comitê de genética do Bean Improvement Cooperative (BIC). Quatorze genes e 11 alelos, identificados em acessos de feijão comum de ambos os *pools* gênicos, foram aprovados pelo comitê. Sendo eles: *Co-1* e os alelos *Co-1²*, *Co-1³*, *Co-1⁴* e *Co-1⁵* (McRostie, 1919; Melotto e Kelly, 2000; Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006); *Co-2* (Mastenbroek, 1960); *Co-3* e sua série alélica *Co-3²*, *Co-3³*, *Co-3⁴* e *Co-3⁵* (Bannerot, 1965; Fouilloux, 1979; Young et al., 1998; Geffroy et al., 1999; Gonçalves-Vidigal et al., 2013); *Co-4* e os alelos *Co-4²* e *Co-4³* (Fouilloux, 1976; Young et al., 1998; Alzate-Marin et al., 2007); *Co-5* e *Co-5²* (Fouilloux, 1976; Vallejo e Kelly, 2009); *Co-6* (Schwartz, 1982); *co-8* (Alzate-Marin et al., 1997); *Co-11* (Gonçalves-Vidigal et al., 2007); *Co-12* (Gonçalves-Vidigal et al., 2008b); *Co-13* (Gonçalves-Vidigal et al., 2009); *Co-14* (Gonçalves-Vidigal et al., 2012); *Co-15* (Sousa et al., 2015); *Co-16* (Coimbra-Gonçalves et al., 2016) e *Co-17* (Trabanco et al., 2015).

O gene *Co-1*, originalmente conhecido como gene *A*, foi primeiramente descrito na cultivar Well's Red Kidney (Barrus, 1915). Esse gene está presente na cultivar Michigan Dark Red Kidney (MDRK), a qual pertence ao *pool* gênico Andino (Melotto et al., 2000). O alelo *Co-1²* foi caracterizado na cultivar Kaboon, *Co-1³* está presente na cultivar Perry Marrow (Melotto e Kelly, 2000), *Co-1⁴* na cultivar AND 277 (Alzate-Marin et al., 2003; Gonçalves-Vidigal et al., 2011) e *Co-1⁵* foi identificado na cultivar Widusa (Gonçalves Vidigal e Kelly, 2006). O gene *Co-1* foi mapeado no grupo de ligação Pv01.

O gene *Co-2* foi descrito primeiramente como gene *Are* na cultivar Mesoamericana de feijão preto Cornell 49242 (Mastenbroek, 1960). Posteriormente, o gene *Co-2* foi mapeado no grupo de ligação Pv11 (Adam-Blondon et al., 1994).

O gene mesoamericano *Co-3*, foi primeiramente nomeado como Mexique 1 e identificado na cultivar diferenciadora Mexico 222 (Bannerot, 1965). Esse gene apresenta uma série de cinco alelos. O alelo *Co-3²*, se encontra na cultivar Mexico 227 (Fouilloux, 1976); o alelo *Co-3³*, previamente descrito como *Co-9*, foi caracterizado na cultivar BAT 93 e

também na cultivar PI 207262 (Geffroy et al., 1999; Méndez-Vigo et al., 2005; Alzate-Marin et al., 2007; Rodríguez-Suárez et al., 2008). O alelo *Co-3⁴*, anteriormente nomeado como *Co-10*, foi identificado na cultivar Ouro Negro (Gonçalves-Vidigal et al., 2013). Por sua vez, o alelo *Co-3⁵*, primeiramente nomeado como *Co-7*, foi identificado na cultivar diferenciadora G 2333 (Pastor-Corrales e Erazo, 1994; Young et al., 1998; Sousa et al. 2014).

O gene *Co-4*, previamente nomeado como *Mexique 2*, foi identificado por Fouilloux (1976) na cultivar diferenciadora TO. O alelo *Co-4²* foi descrito na cultivar SEL 1308 e também na cultivar diferenciadora G 2333 (Young et al., 1998), por sua vez, o alelo *Co-4³* é encontrado na cultivar diferenciadora PI 207262 (Alzate-Marin et al., 2002).

Na cultivar diferenciadora mesoamericana TU foi caracterizado o gene de resistência previamente nomeado como *Mexique 3* (Fouilloux, 1976) que em seguida foi renomeado *Co-5*. Esse gene também foi descrito na cultivar diferenciadora G 2333, na cultivar SEL 1360 (derivada da cultivar G 2333) (Young e Kelly, 1996a) e na cultivar mesoamericana MSU-1 (Young et al., 1998). Posteriormente, estudos constataram que o gene de resistência ao *C. lindemuthianum* presente nas cultivares G 2333, SEL 1360 e MSU-1 eram na realidade um alelo do gene *Co-5*, sendo então renomeados como *Co-5²* (Vallejo e Kelly, 2009; Sousa et al., 2014).

Outro gene precursor da resistência ao *C. lindemuthianum* foi identificado na cultivar AB 136 por Schwartz (1982) e nomeado *Co-6* por Kelly e Young (1996). Posteriormente, esse gene foi mapeado no grupo de ligação Pv07 (Kelly et al., 2003).

O único gene de resistência à antracnose reportado na literatura como sendo de efeito recessivo é o gene *co-8*, descrito na cultivar AB 136 (Alzate-Marin et al., 1997).

O gene presente na cultivar Michelite, foi denominado *Co-11*. Esse gene foi estudado por meio do teste de herança e testes de alelismos, sendo considerado independente dos genes *Co-1*, *Co-2*, *Co-3*, *Co-4*, *Co-5*, *Co-6*, *Co-7*, *Co-9* e *Co-10*, porém, sua localização não foi determinada (Gonçalves-Vidigal et al., 2007).

Devido a grande quantidade de genes de origem Mesoamericano disponíveis, surgiu a necessidade de encontrar fontes de resistência em cultivares de origem Andina e então uma série de genes foram estudados e identificados, tais como: *Co-12* caracterizado na cultivar Jalo Vermelho (Gonçalves Vidigal et al., 2008b), estudos posteriores constataram que o gene *Co-12* está presente no grupo de ligação Pv04 (dados não publicados); *Co-13* presente na cultivar Jalo Listras Pretas (Gonçalves-Vidigal et al., 2009), esse gene foi mapeado no grupo de ligação Pv03 (Lacanallo e Gonçalves-Vidigal, 2015); *Co-14* foi identificado na cultivar Andina Pitanga (Gonçalves-Vidigal et al., 2012) e posteriormente mapeado no grupo de

ligação Pv01 (Gonçalves-Vidigal et al., 2016); e o gene *Co-15* foi caracterizado na cultivar Andina Corinthiano e posicionado no grupo de ligação Pv04 (Sousa et al., 2015).

Os últimos dois genes aceitos pelo comitê foram o *Co-16*, presente na cultivar Mesoamericana Crioulo 159, o qual foi mapeado no início do grupo de ligação Pv04 (Coimbra-Gonçalves et al., 2016). E o gene *Co-17*, o segundo gene de resistência detectado na cultivar Mesoamerica SEL 1308, o qual foi localizado no início do cromossomo Pv03 (Trabanco et al., 2015).

Outros genes que conferem resistência à antracnose foram identificados, entretanto, ainda não foram aprovados pelo BIC. Sendo eles: *Co-x*, *Co-w*, *Co-y* e *Co-z* caracterizados na cultivar Jalo EEP 558 (Geffroy et al., 1999; Geffroy et al., 2008; Richard et al., 2014) *Co-u* identificado na cultivar BAT 93 (Geffroy et al., 2008); *Co-Pa* identificado na cultivar Paloma (Castro et al., 2017); *Co-Perla* descrito na cultivar Perla (Paulino et al. 2019); *Co-AC* caracterizado na cultivar Amendoim Cavalo (Nanami et al., 2017; Gilio et al., 2020) e *CoPv01^{CDRK}* encontrado na cultivar California Dark Red Kidney (CDRK) (Gonçalves-Vidigal et al., 2020); o alelo *Co-I^{HY}* caracterizado na cultivar Hongyundou (Chen et al., 2017); outros dois alelos pertencentes ao cluster *Co-1* foram mapeados na cultivar Andina Xana, *Co-I^{65-X}* e *Co-I^{73-x}*, que conferem resistência as raças 65 e 73, respectivamente.

O gene *Co-18* foi proposto para nomear o gene de resistência ao *C. lindemuthianum* presente na cultivar Andina Jalo Pintado 2, que foi descrita como resistentes às raças 2, 9, 31, 65, 73, 95, 449, 453, 1545 e 2047 (Vidigal Filho et al., 2007; Frias et al., 2016), em estudos posteriores, o gene *Co-18* foi posicionado no grupo de ligação Pv04 (dados não publicados).

MARCADORES MOLECULARES LIGADOS AOS GENES DE RESISTÊNCIA

Com o progresso no uso de biotecnologias, a manipulação do DNA tornou-se mais acessível, facilitando a obtenção de marcadores moleculares para estudos genéticos e mapeamento dos genes que conferem resistência aos principais patógenos da cultura do feijão comum.

Os principais tipos de marcadores moleculares são classificados em marcadores de hibridização e marcadores de amplificação de DNA. Entre os identificados por hibridização estão os marcadores RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphism) e minissatélites ou locos VNTR (Variable Number of Tandem Repeats). Enquanto aqueles revelados por amplificação incluem os marcadores do tipo: RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA); SCAR (Sequence Characterized Amplified Regions); STS (Sequence Tagged Sites); SSRs

(Simple Sequence Repeats) também conhecido como Microssatélite e AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) (Faleiro, 2007).

Os marcadores Single Nucleotide Polymorphism (SNPs) ou Polimorfismo de nucleotídeo único são utilizados para identificar mutações e polimorfismos baseados na posição de um único nucleotídeo. Os SNPs são fontes abundantes de variação genética, sendo gerados por substituição de uma única base ou pequenos eventos de inserção e deleção. Esse tipo de marcador genético tem sido bastante utilizado para estudos filogenéticos e mapeamento de genes (Melloto e Kelly, 2000).

Os marcadores moleculares dos tipos AFLP, RAPD, SSR, STS, SCAR, InDel, e SNP têm sido utilizados em mapeamento de genes de resistência à antracnose em feijão comum, utilizando populações segregantes, populações Recombinant Inbred Lines (RILs) ou estudo de associação genômica ampla (GWAS) (Vaz Bisneta e Gonçalves-Vidigal, 2020).

O gene *Co-1*, presente na cultivar MDRK, foi primeiramente mapeado por Young e Kelly (1997) e o marcador RAPD OF10₅₃₀ segregou com o gene à uma distância de $1,9 \pm 1,4$ cM em fase de repulsão. Em 2011, foi revelado que os marcadores microssatélite OF10₅₃₀, AT003 e Bm45 também se apresentaram ligados ao alelo *Co-1*² presente na cultivar diferenciadora Kaboon (Campa et al., 2011). O alelo *Co-1*⁴ foi mapeado na cultivar AND 277 entre os marcadores CV542014⁴⁵⁰ (0,7 cM) e TGA 1.1⁵⁷⁰ (1,3 cM) (Gonçalves-Vidigal et al., 2011). Enquanto, o alelo *Co-1*⁵, na cultivar Widusa, apresentou-se ligado ao marcador RAPD A18₁₅₀₀ à uma distância de 1,2 cM (Gonçalves-Vidigal e Kelly, 2006).

Young e Kelly (1996b) estudaram duas populações Nearly Isogenic Lines (NILs) que apresentavam o gene *Are* atualmente conhecido como *Co-2*. A primeira população foi nomeada como *background* Andino, pois uma das cultivares utilizadas no cruzamento era de origem andina e apresentava o gene *Co-2* (K86002). Enquanto, a segunda população foi chamada de *background* Mesoamericano, sendo um dos parentais a cultivar Mesoamericana A4512, que apresentava o gene *Co-2*. Os autores encontraram o marcador RAPD OQ4₁₄₄₀ mapeado a $2,0 \pm 1,4$ cM do *locus Co-2*, para o *background* Andino e a $5,5 \pm 2,3$ cM utilizando o *background* Mesoamericano. E um segundo marcador RAPD B355₁₀₀₀ foi mapeado a $5,4 \pm 2,3$ cM do gene *Are* no *background* Andino e a $7,7 \pm 2,7$ cM no *background* Mesoamericano. Adicionalmente, os marcadores MctgEat¹⁸⁷, SQ4 e SCAreoli também foram reportados associados ao *locus Co-2* a 2,3, 5,1 e 0,7 cM, respectivamente (Campa et al., 2014).

Os marcadores OAH18, Pv-ctt001, SW12₇₀₀ e SW12₄₂₅ foram reportados associados ao cluster *Co-3* para resistência as raças 19 (*R19*), 31 (*R31*), 65 (*R65*), 73 (*R73*), 102 (*R102*), e 449 (*R449*) (Rodríguez-Suárez et al., 2008).

O alelo *Co-3⁴* presente na cultivar Ouro Negro, foi primeiramente mapeado a 0,0 cM do marcador g2303 no cromossomo Pv04 (Gonçalves-Vidigal et al., 2013). E posteriormente, Valentini et al. (2017) realizaram o fine mapping do alelo *Co-3⁴* e identificaram os marcadores SNPs do tipo Kompetitive Allele Specific PCR (KASP), SS152 e SS153, flanqueando o alelo, nas posições 487.659 pb e 575.006 pb, compreendendo uma região genômica de 87.347 pb no cromossomo Pv04.

Os marcadores RAPD OPH18_{1200C} e OPAS13_{950C} foram reportados ligados a 5,6 e 11,2 cM, respectivamente, do alelo *Co-4²* presente na cultivar G 2333 (Alzate-Marin et al. 2001). Estudos conduzidos utilizando famílias F_{4:5} do cruzamento Nautica × B09197 (*Co-4²*) e genotipadas com 5.361 SNPs, constataram que 17 marcadores se encontram associados ao locus *Co-4²*, compreendendo uma região genômica candidata de 2,35 Mbp. Adicionalmente, os marcadores SCAR SAS13, SH18 e SBB14 também foram associados ao alelo *Co-4²* (Burt et al., 2015).

Em estudos conduzidos com famílias F_{2:3} derivadas do cruzamento entre as cultivares TU × MDRK, identificaram os marcadores RAPD (SAS8 e SAB3), SCAR (SCARAZ20), SSR (BM210 e BM183) e marcadores da proteína faseolina nas sementes (SpI, Pha e SpB) associados ao cluster de resistência as raças 3 (*R3*), 6 (*R6*), 7 (*R7*), 31 (*R31*), 38 (*R38*), 39 (*R39*), 102 (*R102*), e 449 (*R449*) na cultivar TU que corresponde ao gene *Co-5* (Campa et al., 2009). O marcador STS g1233₃₂₅₀ foi mapeado a 1,2 cM do alelo *Co-5²* presente na cultivar MSU 7-1, localizado no cromossomo Pv07 utilizando população F₂ originada do cruzamento Mexico 222 × MSU 7-1 (Sousa et al., 2014).

O gene *Co-6* presente na cultivar diferenciadora AB 136 foi mapeado no cromossomo Pv07 e o marcador RAPD OPAZ20₉₄₀ foi reportado ligado a 7,1 cM do gene (Alzate-Marin et al., 2000).

Michelite possui o gene de resistência *Co-11*, o qual ainda não foi mapeado. Entretanto, o marcador RAPD OPAZ04₅₆₅ foi encontrado ligado a 1,5 cM do gene *Co-11* em fase de repulsão (Silva et al., 2009).

O gene *Co-13*, presente na cultivar Andina Jalo Listras Pretas (Gonçalves-Vidigal et al., 2009), foi mapeado no grupo de ligação Pv03. O mapeamento foi conduzido com uma população F₂ derivada do cruzamento entre Jalo Listras Pretas (resistente à raça 73) e Cornell 49242 (suscetível à raça 73). Os autores encontraram o marcador OV20₆₈₀ ligado ao gene *Co-*

13 em fase de acoplamento, exibindo uma banda heteromórfica de 680 pb (Lacanallo e Gonçalves-Vidigal, 2015).

O gene *Co-14* foi identificado na cultivar Andina Pitanga (Gonçalves-Vidigal et al., 2012). Análises moleculares revelaram que os marcadores moleculares CV542014390 e TGA1.1570, previamente mapeados no cromossomo Pv01 estão ligados ao gene de resistência *Co-14* a 4,3 cM e 6,3 cM, respectivamente, portanto, o gene *Co-14* encontra-se mapeado no grupo de ligação Pv01 (Gonçalves-Vidigal et al., 2016).

As análises moleculares utilizando marcadores do tipo STS, revelaram que o marcador g2685 está ligado a 5,6 cM do gene *Co-15*. Confirmando a localização do gene no cromossomo Pv04 (Sousa et al., 2015).

Estudos realizados com a cultivar Crioulo 159 revelaram que o marcador do tipo STS g2467900 / 800 está ligado a 4,8 cM do gene *Co-16* no cromossomo Pv04 (Coimbra-Gonçalves et al., 2016).

O gene *Co-17*, presente na cultivar Mesoamericana SEL 1308, foi mapeado na parte superior do grupo de ligação Pv03 e apresenta associação com o marcador B6 a uma distância genética de 1,3 cM (Trabanco et al., 2015).

A cultivar Andina Paloma foi recomendada pelo Instituto Nacional de Tecnologia Agropecuária (INTA), Salta, Argentina, para o cultivo e tornou-se popular para consumo humano na Europa, especialmente na Espanha e Itália. Experimentos realizados no Brasil revelaram que Paloma é resistente à diferentes raças Andina e Mesoamericana de *C. lindemuthianum*. O gene *Co-Pa* foi mapeado no cromossomo Pv01 do feijão comum em uma região de 390 kpb, flanqueada pelos marcadores KASP SS82 e SS83 (Castro et al., 2017).

O gene descrito como *Co-Perla*, presente na cultivar Perla, foi mapeado no cromossomo Pv01 entre os marcadores STS CV542014390 e g683500, ligados a 10,8 cM e 7,6 cM, respectivamente (Paulino et al., 2019).

Com o objetivo de realizar o mapeamento e o fine mapping do gene *Co-AC*, Gilio et al. (2020) realizaram análises de bulk segregante utilizando duas populações F₂ geradas por meio dos cruzamentos entre Amendoim Cavallo (resistente) × PI 207262 (suscetível) e Amendoim Cavallo (resistente) × G 2333 (suscetível) e determinaram a posição do gene *Co-AC* em uma região genômica de 631 Kpb flanqueada pelos marcadores KASP SS56 e SS92 no cromossomo Pv01. Por meio da genotipagem de 77 plantas F₃ do cruzamento AC × PI207262 usando nove marcadores adicionais, os autores reduziram a região genômica onde se encontra o gene *Co-AC* para 9,4 Kpb flanqueada pelos marcadores KASP SS102 e SS165.

O mais recente gene de resistência à antracnose, presente na cultivar Andina Califórnia Dark Red Kidney (CDRK) e descrito como resistente às raças 73, 2047 e 3481 de *C. lindemuthianum*, foi mapeado em uma região de 33 Kpb no final do cromossomo Pv01, utilizando uma população RIL originada do cruzamento entre CDRK (resistente) × Yolano (suscetível). Esse gene foi nomeado de *CoPv01^{CDRK}* (Gonçalves-Vidigal et al., 2020).

Estudos realizados com a cultivar Hongyundou, identificaram um *locus* de resistência no grupo de ligação Pv01. Por meio do teste de alelismo, conduzido com 605 plantas na geração F₂ do cruzamento Hongyundou × MDRK, foi verificado que todas as plantas foram resistentes, indicando que o *locus* ou gene de resistência presente em Hongyundou é um alelo do gene *Co-1*. Por meio do mapeamento de alta resolução, utilizando gerações F₂ e F₃ do cruzamento Hongyundou × Jingdou, foi verificado que o alelo *Co-1^{HY}* foi posicionado entre 50.264.608 pb e 50.339.673 pb, flanqueado pelos marcadores microssatélites PSSR0869 e PSSR0771, espaçando uma região de 75 kpb (Chen et al., 2017).

O fine mapping do gene *Co-x*, presente na cultivar Jalo EEP 558, também foi realizado e os autores reportaram que o gene encontra-se localizado numa região genômica de 58 kpb, entre os marcadores P05 e K06, posicionados a 50.286.325 pb e 50.332.737 pb respectivamente, no cromossomo PV01 (Richard et al., 2014).

Recentemente, estudos de associação genômica ampla (GWAS) têm sido realizados com o objetivo de identificar regiões cromossômicas associadas com a resistência à antracnose. Foram encontradas regiões associadas significativamente à resistência as raças 2, 4, 7, 9, 39, 55, 65, 73, 81, 109, 3481, nos cromossomos Pv01, Pv02, Pv03, Pv04, Pv05, Pv06, Pv07, Pv08, Pv10 e Pv11 (Persegini et al., 2016; Zuiderveen et al., 2016; Wu et al., 2017; Fritsche-Neto et al., 2019; Vaz Bisneta e Gonçalves-Vidigal, 2020; Costa et al., 2021). Portanto, é possível verificar que em praticamente todos os cromossomos existem regiões genômicas atuando na resposta à resistência ao *C. lindemuthianum*.

A piramidação de genes de resistência à antracnose em uma única cultivar é um conceito comumente aceito, permitindo o desenvolvimento de cultivares com resistência a longo prazo, em comparação com cultivares que apresentam um único gene. Para a realização da piramidação genética é utilizado o método do retrocruzamento, o qual se torna mais eficiente quando existem marcadores moleculares fortemente ligados aos genes de interesse, possibilitando o uso da seleção assistida por marcadores moleculares e facilitando os esforços dos programas de melhoramento. Adicionalmente, piramidar genes de origem Andina e Mesoamericana pode ser mais eficiente para combater a ampla virulência do patógeno. Portanto, estudos de fonte de resistência, mapeamento genético e a identificação de

marcadores moleculares ligados aos genes são essenciais para a seleção dos genótipos que devem ser inseridos em um programa de melhoramento para resistência ao patógeno da antracnose.

CLUSTERS DE GENES DE RESISTÊNCIA À ANTRACNOSE

Com o advento das tecnologias, foi realizado o sequenciamento completo do genoma de *Phaseolus vulgaris*. A primeira versão foi obtida por Schmutz et al. (2014), utilizando o genótipo Andino G19833, conhecido como Chaucha Chuga. Foram obtidos 587 Mpb ancorados nas 11 pseudomoléculas cromossômicas. Um segundo sequenciamento do genoma foi obtido por Vlasova et al. (2016) utilizando o genótipo de feijão comum de origem Mesoamericana, BAT 93, sequenciando 549 Mpb do genoma. A disponibilidade do genoma de referência auxilia no desenvolvimento de marcadores moleculares específicos para cada gene, mapeamento de genes de alta resolução, aplicação de estudos de associação genômica, além de permitir os estudos em níveis moleculares e identificação de genes candidatos (Meziadi et al. 2016).

Dois mecanismos são descritos em nível molecular como responsáveis por condicionar respostas de defesa vegetal aos patógenos. A imunidade desencadeada por PAMPs (PTI) e imunidade desencadeada por efetores (ETI) (Jones e Dangl, 2006; Boller e Felix, 2009).

No mecanismo PTI, os receptores de reconhecimento de padrões (PRR) presente nas plantas reconhecem os padrões moleculares associados aos patógenos (PAMPs). Alguns exemplos de proteínas que atuam na imunidade vegetal como PRR são receptores tipo quinase (RLK) e receptores tipo proteínas (RLP). Enquanto no mecanismo ETI, proteínas de resistência (R) nas plantas reconhecem moléculas efetoras patogênicas altamente específicas, desencadeando respostas de hipersensibilidade (Oblessuc et al., 2015).

A maioria dos genes de resistência a doenças em plantas são do tipo NBS-LRR, que codificam proteínas que possuem um domínio de sinalização amino terminal, um sítio ligante de nucleotídeos (NBS) e repetições ricas em leucina (LRR) (Meyers et al., 2005; Boller e Felix, 2009; Wu et al., 2017).

Os genes candidatos à defesa das plantas vem sendo estudados de forma *in silico* utilizando o genoma de referência do feijão comum, como por exemplo, o trabalho realizado por Vaz-Bisneta e Gonçalves-Vidigal (2020) que encontraram 256 proteínas do tipo NBS-LRR e 200 proteínas do tipo quinases posicionadas nas regiões dos genes de resistência à

antracnose descritos na literatura. Os autores realizaram um mapa de integração de todos os genes reportados até o momento, bem como a separação desses genes em clusters.

A denominação de cluster vem sendo utilizada para regiões no genoma onde se encontram diversos genes de resistência a doenças como antracnose, ferrugem, mancha angular, crestamento bacteriano comum e mofo branco. Essas regiões vêm sendo reportadas na literatura localizadas principalmente nos cromossomos Pv01, Pv03, Pv04, Pv07, Pv08 e Pv11 do feijão comum (Kelly et al., 2003; Meziadi et al., 2016; Vaz-Bisneta e Gonçalves-Vidigal, 2020).

No grupo de ligação Pv01 encontra-se um importante cluster de resistência à antracnose e outras doenças. Neste cluster são encontrados os genes e alelos de resistência à antracnose de origem Andina: *Co-1*, *Co-1²*, *Co-1³*, *Co-1^{HY}*, *Co-1^x*, *CoPv01^{CDRK}*, *Co-14*, *Co-15*, *Co-x*, *Co-w*, *Co-Pa* e *Co-AC*. E também as regiões genômicas identificadas como ANT1.1, ANT1.2, ANT1.4, ANT1.5, ANT1.6, ANT1.3, ANT1.7 descobertas por estudos de associação genômica ampla (Quadro 1). Adicionalmente, neste cluster encontra-se o gene de resistência à ferrugem (*Ur-9*) (Park et al., 1999); e à mancha angular (*Phg-1*), o qual se encontra ligado ao *Co-14* na cultivar AND 277 (Gonçalves-Vidigal et al., 2011).

No grupo de ligação Pv02 foram mapeados os genes de resistência à antracnose *CoPv02^{cX}* presente na cultivar Xana, e *Co-u* presente em BAT 93. Além das regiões genômicas identificadas por GWAS, tais como ANT2.1, ANT2.2, ANT2.3, ANT2.4 e ANT2.5 (Quadro 1).

No cromossomo Pv03, encontra-se os genes *Co-13* e *Co-17*, e as regiões genômicas ANT3.1, ANT3.2, ANT3.3, ANT3.4, ANT3.5 e ANT3.6, identificadas em estudos de GWAS (Quadro 1).

No grupo de ligação Pv04, encontra-se o cluster mais estudado para resistência à antracnose, contendo genes e alelos Andinos e Mesoamericanos. Sendo eles: *Co-3*, *Co-3²*, *Co-3³*, *Co-3⁴*, *Co-3⁵*, *Co-y*, *Co-z*, *Co-3^M*, *Co-3^K*, *Co-3^W*, *Co-3^{cX}*, *Co-3^{A252}*, *Co-16*, *Co-15* e *Co-BF*. Além de diferentes SNPs encontrados em estudos de associação genômica ampla, como: ANT4.1, ANT4.2, ANT4.3, ANT4.5, ANT4.4, ANT4.8, ANT4.6 e ANT4.7 (Quadro 1). Adicionalmente, neste cluster também se encontram genes de resistência à ferrugem (*Ur-5*, *Ur-14* e *Ur-Dorado*) (Stavelly, 1984; Miklas et al., 2000; Souza et al., 2011), e o gene de resistência à mancha angular *Phg-ON* (Gonçalves-Vidigal et al., 2013).

Nos grupos de ligação Pv05 e Pv06, somente foram identificadas regiões associadas a resistência à antracnose por meio de estudos de associação genômica ampla. Sendo eles

ANT5.1, ANT5.2 e ANT5.3, no cromossomo Pv05, e ANT6.1, ANT6.2, ANT6.2, ANT6.3 e ANT6.4, no cromossomo Pv06 (Quadro 1).

No cromossomo Pv07 foram mapeados os genes e alelos *Co-5*, *Co-5²* e *Co-6*. Além das regiões genômicas ANT7.1, ANT7.2, ANT7.3 e ANT7.4 (Quadro 1).

No cromossomo Pv08 encontra-se os alelos *Co-4*, *Co-4²* e *Co-4³*. E as regiões genômicas ANT8.1, ANT8.2, ANT8.3 e ANT8.4. Enquanto no cromossomo 9, somente foi descrito o gene *CoPv09c^C* na cultivar Cornell 49242 e no cromossomo 10, foram descritos os dois SNPs ANT10.1 e ANT10.2 (Quadro 1).

Por fim, no grupo de ligação Pv11 foram descritos os alelos *Co-2*, *Co-2^{A252}* e *Co-2^{AB136}*. E as regiões genômicas ANT11.2, ANT11.1, ANT11.6, ANT11.3, ANT11.4, ANT11.5, ANT11.8, e ANT11.7 (Quadro 1).

O mapeamento de alta resolução permite a identificação das posições físicas dos genes e atualmente poucos genes que condicionam resistência à antracnose foram mapeados com alta resolução. Na revisão de literatura realizada por Vaz-Bisneta e Gonçalves-Vidigal (2020), os autores realizaram um mapa integrado com todos os genes e regiões identificadas por GWAS, com as posições físicas e os marcadores moleculares utilizados em cada estudo. Esses genes são responsáveis pela codificação de proteínas de resistência típicas dos tipos NBS-LRRs e quinases. Essas informações podem ser utilizadas pelos programas de melhoramento genético de feijão comum, visando o desenvolvimento de cultivares resistentes à antracnose e a utilização dos marcadores moleculares em seleção assistida.

Quadro 1. Genes e alelos que conferem resistência à antracnose em cultivares de feijão comum, com informações sobre marcadores moleculares, posições dos marcadores, raças utilizadas nos estudos e referências bibliográficas (Adaptado de Vaz Bisneta e Gonçalves-Vidigal, 2020)

Pv	Fonte de resistência	Genes/locus	Tipo de marcador	Nome do marcador	Distância (cM)	Raça	Phytozome Posição do marcador v.2.1		Referências
							Início	Fim	
Pv0 1	GWAS ⁴	ANT1.1	SSR	PvM56		4	130,634	130,841	Perseguidini et al. (2016)
		ANT1.2	SSR	BMc271			18,910,202	18,910,343	
		ANT1.4	SSR	PvM123			38,303,064	38,303,606	
		ANT1.5	SSR	PvM15			42,533,533	42,533,552	
		ANT1.6	SNP	scaffold00024_916410			49,000,921		
	GWAS ⁸¹	ANT1.3	SRR	NSSR8		81	35,568,119	35,575,452	Wu et al. (2017)
	Jalo EEP558	Co-x	STS	P05		3993	49,546,670	49,547,639	Richard et al. (2014)
			STS	K06			49,603,324	49,604,942	
		Co-w							
	MDRK	Co-1	SNP	ss715645258		65, 73, 3481	49,444,406		Zuiderveen et al. (2016)
SNP			ss715645251	49,583,965					
Kaboon	Co-1 ²	SNP	ss715645258		65, 73, 3481	49,444,406		Zuiderveen et al. (2016)	
		SNP	ss715645251			49,583,965			
Perry Marrow	Co-1 ³	SNP	ss715645258		65, 73,	49,444,406		Zuiderveen et al. (2016)	

		SNP	ss715645251		3481	49,583,96 5		
Hongyundou	Co-I ^{HY}	InDel	TF1		81	49,570,78 6		Chen et al. (2017)
		InDel	Clp-N1			49,613,46 0		
GWAS ^{65,73,348} ₁	ANT1.7	SNP	ss715645251		65, 73, 3481	49,583,96 5		Zuiderveen et al. (2016)
Amendoim Cavalo	Co-AC	KASP	SS102		3481	49,658,51 7		Gilio et al. (2020)
		KASP	SS165			49,667,96 1		
CDRK	CoPv01 ^{CDR} _K	STS	CV542014 ⁴⁵⁰		73, 2047 , 3481	49,795,29 6	49,795,63 9	Gonçalves-Vidigal et al. (2020)
		SNP	ss715645248			49,828,42 7		

Quadro 1, Cont.

Pv0 1	AND 277	Co-I ⁴	STS	CV542014 ⁴⁵⁰	0.7	65, 2047	49,795,29 6	49,795,63 9	Gonçalves-Vidigal et al. (2011)
			STS	TGA1.1 ⁵⁷⁰	1.3		50,023,31 5	50,023,33 4	
	Widusa	Co-I ⁵	RAPD	OA18 ₁₅₀₀	1.2	73			Gonçalves-Vidigal & Kelly (2006)
	Paloma	Co-Pa	SNP	SS82		2047 , 3481	49,444,40 5		de Lima Castro et al. (2017)
SNP			SS83		49,828,42 7				

	Xana	<i>Co-I^x</i>	SNP	SNP01_483		65, 73	49,512,54 5		Murube et al. (2019)	
			SNP	SNP01_490			49,658,82 1			
Pv0 2	GWAS⁴	ANT2.1	SSR	PvM153		4	102,106	102,376	Perseguini et al. (2016)	
		ANT2.2	SSR	PvM93			18,881,96 9	18,881,98 9		
	GWAS^F	ANT2.3	SNP	BARCPV_1.0_Ch02_2354247 5		Field		24,785,70 6	Fritsche-Neto et al. (2019)	
			SNP	BARCPV_1.0_Ch02_2364461 8				24,878,77 8		
	GWAS⁸¹	ANT2.4	SSR	NSSR24		81		32,114,72 5	32,118,14 7	Wu et al. (2017)
	Xana	<i>CoPv02c_x</i>	InDel	IND_2_403966		3, 7, 19, 449		40,950,26 5	Campa et al. (2014)	
			InDel	IND_2_404411				40,981,17 0		
AFLP			MctaEta166							
BAT 93	<i>Co-u</i>		close to <i>I</i> gene				48,735,65 8	48,913,84 2	Geffroy et al. (2008)	
GWAS^{39,5}₅	ANT2.5	SNP	ss715648451		39, 55		49,224,89 3		Zuiderveen et al. (2016)	
Pv0 3	Jalo Listras Pretas	<i>Co-13</i>	RAPD	OV20₆₈₀	1.7	73			Lacanallos & Gonçalves-Vidigal (2015)	
	SEL1308	<i>Co-17</i>	InDel	NDSU_IND_3_00441		7	551,937		Trabanco et al. (2015)	
			SSR	B6				554,412		554,599
	GWAS¹⁵⁴⁵	ANT3.1	SNP	S03_13038972		1545		13,380,31 3		Vaz Bisneta et al. (2020)
GWAS⁴	ANT3.2	SSR	IAC167		81		13,439,05 4	13,439,22 9	Perseguini et al. (2016)	

GWAS⁴	ANT3.3	SSR	PvM126	81	33,533,05 0	33,533,06 8	Perseguini et al. (2016)
		SSR	PVEST236		33,533,10 1	33,533,12 2	
	ANT3.4	SSR	PvM124		50,149,52 8	50,150,08 0	
	ANT3.5	SNP	scaffold00045_345513		51,575,09 5		
	ANT3.6	SSR	PvM95		52,439,22 4	52,439,24 3	

Quadro 1, Cont.

Pv04	GWAS²	ANT4.1	SNP	S04_58467	2	65,029	Vaz Bisneta et al. (2019)	
			SNP	S04_63495		59,991		
			SNP	S04_93389		30,884		
	GWAS⁷	ANT4.2	SNP	ss715642306	7	373,157	Zuiderveen et al. (2016)	
	GWAS¹⁰⁹	ANT4.3	SNP	ss715649432	109	473,538	Zuiderveen et al. (2016)	
	Beija Flor	Co-BF	SNP	SS333	4, 321, 453, 1545	342,926	Xavier et al. (2021)	
			SNP	SS309		379,964		
	Mexico 222	Co-3	RAPD	OAH18	19, 31, 38	458,859	459,022	Rodríguez-Suárez et al. (2008)
			SSR	PV-ctt001				
			SCAR	SW12				
	Mexico 227	Co-3²						Hallard & Trebuchet (1976)
	BAT 93	Co-3³	SNP	SNP04_1022546	6, 38, 357	1,286,490	Murube et al. (2019)	
			SNP	SNP04_1308175		1,419,089		
InDel			IND04_10936	1,908,814				

		SNP	SNP04_1231633			2,047,754		
PI 207262	<i>Co-3³</i>				65			Alzate-Marin et al. (2007)
Jalo EEP558	<i>Co-y</i>							Geffroy et al. (1999); Geffroy et al. (2008)
	<i>Co-z</i>							Geffroy et al. (1999)
MDRK	<i>Co-3^M</i>	SSR	Pv-ctt001	5.7	449, 1545	458,859	459,022	Campa et al. (2009)
		SCAR	SF10		73, 449, 1545			Campa et al. (2017)
Kaboon	<i>Co-3^K</i>	RAPD	OF10₁₁₀₀		3, 7,			Campa et al. (2011)
		SSR	Pv-ctt001		19,	458,859	459,022	
		SCAR	SW12		31,	589,909	780,651	
		SCAR	SB10		449,			
		SCAR	SI19		453, 1545	2,035,398	2,035,421	

Quadro 1, Cont.

Pv04	Widusa	Co-3 ^W	RAPD	OAH18		65, 73, 102, 449			Rodríguez-Suárez et al. (2008)
			SSR	PV-ctt001			458,859	459,022	
	Xana	Co-3c ^X	SCAR	SW12		3, 7, 19, 449, 453	589,909		Campa et al. (2014)
				254-G15F ₅₅₀			1,618,118		
	A 252	Co-3 ^{A 252}	RAPD	OY17 ₁₁₀₀	3.9	354			Rodríguez-Suárez et al. (2007)
			SCAR	SB12	7.8				
			RAPD	OAH18 ₁₁₀₀	19.2				
			SCAR	SW12	25		589,909	780,651	
	GWAS ⁹	ANT4.5	SNP	S04_1736070		9	1,849,734		Vaz Bisneta (2020)
			SNP	S04_1743258			1,856,925		
			SNP	S04_1743544			1,857,211		
	GWAS ⁸¹	ANT4.4	SSR	NSSR234		81	618,293	891,434	Wu et al. (2017)
		ANT4.8	SSR	NSSR65			43,429,334	43,436,923	
GWAS ⁴	ANT4.6	SNP	scaffold00090_802505		4	2,978,911		Perseguini et al. (2016)	
	ANT4.7	SNP	scaffold00060_874577		4	4,625,110			
Crioulo 159	Co-16	STS	g2467	4.8	2047	1,537,169	1,537,918	Coimbra-Gonçalves et al. (2016)	
Ouro Negro	Co-3 ⁴	STS	g2303	0	7	3,634,313	3,634,333	Gonçalves Vidigal et al. (2013)	
G 2333	Co-3 ⁵				521, 515, 1545			Pastor-Corrales et al. (1994); Young et al. (1998)	
Corinthiano	Co-15	STS	g2685	5.6	2047	9,432,376	9,502,363	Sousa et al. (2015)	

Quadro 1, Cont.

Pv04	GWAS ⁶⁵		SNP	ss715649771	65	28,079		Costa et al 2021	
				ss715649774		52,516			
				ss715649776		68,415			
				ss715649777		77,170			
				ss715648681		155,465			
				ss715640024		155,986			
				ss715640025		169,725			
					ss715642306		373,157		
					ss715649433		488,793		
					ss715649434		495,761		
					ss715649437		516,290		
					ss715646910		1,610,074		
					ss715646889		1,950,380		
					ss715646891		1,963,852		
					ss715646891		1,963,852		
					ss715646892		1,971,759		
					ss715646892		1,971,759		
					ss715646893		1,981,635		
					ss715646893		1,981,635		
				ss715646247		2,422,465			
Pv05	GWAS ¹⁵⁴⁵	ANT5.1	SNP	S05_706152	1545	709,427		Vaz Bisneta et al. (2020)	
			SNP	S05_713832		717,107			
			SNP	S05_739138		742,411			
			SNP	S05_747744		751,017			
			SNP	S05_755558		758,956			
	GWAS ⁸¹	ANT5.2	SSR	NSSR73	81	1,755,532	1,759,079	Wu et al. (2017)	

Quadro 1, Cont.

Pv05	GWAS ⁶⁵		SNP	ss715650069		65	3,462,714		Costa et al. (2021)
	GWAS ⁴	ANT5.3	SSR	PvM07		4	38,325,702	38,325,875	Perseguini et al. (2016)
SNP			scaffold00062_295319		39,315,235				
Pv06	GWAS ⁸¹	ANT6.1	SSR	NSSR117		81	17,835,035	17,838,657	Wu et al. (2017)
	GWAS ⁴	ANT6.2	SSR	PvM14		4	21,761,732	21,761,753	Perseguini et al. (2016)
		ANT6.2	SNP	scaffold00128_112577			23,902,664		
			SNP	scaffold00128_197955			23,984,572		
			SNP	scaffold00001_2118513			25,417,906		
		ANT6.3	SNP	scaffold00001_1947432			25,605,645		
	GWAS ²	ANT6.4	SNP	S06_28545207		2	27,781,930		Vaz Bisneta et al. (2019)
Pv07	TU	Co-5		SpI		3, 6, 7, 38, 39, 102, 449			Campa et al. (2009)
				Pha					
			SCAR	SCARAZ20			9,401,021	9,401,041	
			SCAR	SAB3					
				BM210			39,349,553	39,349,723	
		SpB							
	G 2333	Co-5 ²	SCAR	SAB3		7			Vallejo & Kelly (2009)
	SEL 1360	Co-5 ²	RAPD	OAB3 ₄₅₀	5.9	23, 64, 73			Young & Kelly (1997)
MSU7-1	Co-5 ²	STS	g1233 ₃₂₅₀	1.2	64	6,984,298	7,020,710	Souza et al. (2014)	
AB 136	Co-6	RAPD	OZ04 ₅₆₀	1.7	31, 69			Alzate-Marin et al. (1999); Gonçalves-Vidigal et al. (2001)	
		STS	Pvatcc003		3, 6, 19,	5,028,315	5,028,490	Campa et al. (2017)	
		SSR	Phs			5,029,188	5,159,698		

			InDel	IND7_80043		38, 73, 449	8,156,457		
			InDel	IND7_85201			8,670,608		
			SCAR	SCARAZ20			9,401,021	9,401,041	
			SCAR	SZ04			9,624,142	9,624,142	

Quadro 1, Cont.

Pv07	Catrachita	<i>Co-6</i>	RAPD	OAH1₇₈₀	12.3	23, 64, 73			Young & Kelly (1997)
			RAPD	OAK20₈₉₀	7.3				
	GWAS⁴	ANT7.1	SNP	scaffold00021_89379		4		462,361	Perseguini et al. (2016)
				scaffold00021_767280			1,159,699		
				scaffold00088_364454			3,404,535		
	ANTT.3	SNP	scaffold00094_563857				28,455,303		
	ANT7.4	SNP	scaffold00098_217812						
Pv08	TO	<i>Co-4</i>	SCAR	SAS13	0		2,282,236	2,282,256	Young et al. (1998)
				SCARY20	1.2				Queiroz et al. (2004)
				SCARC08	7.8		7,495,478	7,495,497	
	G 2333	<i>Co-4²</i>	RAPD	OPH18₁₂₀₀	5.6	73			Alzate-Marin et al. (2001)
				OPAS13₉₅₀	11.2				
	SEL 1308	<i>Co-4²</i>	SCAR	SAS13	0		2,282,236	2,282,256	Young et al. (1998)
				SH18			1,016,541	2,695,351	Awale & Kelly (2001)
				SBB14			2,743,019	2,744,111	Awale & Kelly (2001)
				COK-4		73	2,300,699	2,301,872	Melotto et al. (2001)
				PvSNP_{COK-4}	1.4	73	2,281,755	2,301,726	Oblessuc et al. (2015)
				PvTA25	0.7		2,367,548	2,367,671	
	B09197	<i>Co-4²</i>	SNP	sc00089In640327_372918		73	1,822,267		Burt et al. (2015)
				sc00065In699804_339284			2,756,087		
PI 207262	<i>Co-4³</i>	RAPD	OPAS13_{950C}	3.5	65			Alzate-Marin et al. (2007)	

	AB 136	<i>Co-2^{AB}₁₃₆</i>	InDel	IND_11_460165		3, 6,	49,681,515		Campa et al. (2017)
				IND_11_477711		19, 38	51,503,182		
	GWAS⁷	ANT11.2	SNP	ss715645476		7	1,682,673		Zuiderveen et al. (2016)
GWAS⁸¹	ANT11.1	SSR	NSSR271		81	1,106,474	1,151,453	Wu et al. (2017)	
	ANT11.6	SSR	NSSR281			49,365,758	51,289,726		

Quadro 1, Cont.

Pv11	GWAS⁴	ANT11.3	SNP	scaffold00009_1366067		4	2,875,198	32,202,634	Perseguini et al. (2016)
			SNP	scaffold00009_825782			3,441,053		
		ANT11.4	SSR	IAC127			32,202,439		
		ANT11.5	SSR	PvM98			38,200,179	38,200,248	
		ANT11.8	SNP	scaffold00096_204246			50,482,178		
	GWAS²	ANT11.7	SNP	S11_46403555		2	50,088,974		Vaz Bisneta et al. (2019)
			SNP	S11_46403801			50,089,220		
			SNP	S11_46519783			50,201,614		
			SNP	S11_46529024			50,210,855		
			SNP	S11_46531625			50,213,456		
GWAS⁶⁵		SNP	ss715648093		65	51,530,230		Costa et al. (2021)	

REFERÊNCIAS

- ADAM-BLONDON, A.F.; SEVIGNAC, M.; DRON, M.; BANNEROT, H. A genetic map of common bean to localize specific resistance genes against anthracnose. **Genome**, Ottawa, v.7, p.915-924, 1994.
- ALZATE-MARIN, A.L.; ARRUDA, K.M.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Allelism studies for anthracnose resistance genes of common bean cultivar AND 277. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, East Lansing, v. 46, p.173–174, 2003.
- ALZATE-MARIN, A.L.; BAÍA, G.S.; PAULA JÚNIOR, T.J.; CARVALHO, G.A.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Inheritance of anthracnose resistance in common bean differential cultivar AB 136. **Plant Breeding**, Berlin, v.81, p.996-998, 1997.
- ALZATE-MARIN, A.L.; MENARIM, H.; BAÍA, G.S.; PAULA-JÚNIOR, T.J.; SOUZA, K.A.; COSTA, M.R.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Inheritance of anthracnose resistance in the common bean differential cultivar G 2333 and identification of a new molecular marker linked to the Co-42 gene. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v.149, p.259-264, 2001.
- ALZATE-MARIN, A.L.; MENARIM, H.; CHAGAS, J.M.; BARROS, E.G.; MOREIRA, M.A. Identification of a RAPD marker linked to the *Co-6* anthracnose resistant gene in common bean cultivar AB 136. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v.23, p.633-637, 2000.
- ALZATE-MARIN, A.L.; SILVA, M. G. M.; MOREIRA, M. A.; BARROS, E. G. Inheritance of anthracnose resistance genes of common bean cultivar PI 207262. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, East Lansing, v.45, p.112-113, 2002.
- ALZATE-MARIN, A.L.; SOUZA, K.A.; SILVA, M.G.M.; OLIVEIRA, E.J.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Genetic characterization of anthracnose resistance genes *Co-4³* and *Co-9* in common bean cultivar Tlalnepantla 64 (PI 207262). **Euphytica**, Wageningen, v.154, p.1-8, 2007.
- ASSEFA, T.; MAHAMA, A.A.; BROWN, A.V.; CANNON, E.K.F.; RUBYOGO, J.C.; RAO, I.M.; BLAIR, M.W.; CANNON, S.B. A review of breeding objectives, genomic resources, and marker-assisted methods in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Molecular Breeding**, Enkhuisen, p.39, p.1-23, 2019.
- AUGUSTIN, E.; COSTA, J.G.C. Fontes de resistência a duas raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* no melhoramento do feijoeiro no Sul do Brasil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v.6, p.265-272, 1971.
- BANNEROT, H. Résultats de l'infection d'une collection de haricots par six races physiologiques d'anthracnose. **Ann Amélior Plantes**, Paris, v.15, p.201-222, 1965.
- BARILI, L.D.; VALE, N.M.; MOURA, L.M.; PAULA, R.G.; SILVA, F.F.; CARNEIRO, J.E.S. Genetic progress resulting from forty-three years of breeding of the carioca common bean in Brazil. **Genetics and Molecular Research**, Ribeirão Preto, v. 15, p.1-11, 2016.
- BARRUS, M.F. An anthracnose-resistant red kidney bean. **Phytopathology**, São Paulo, v.5, p.303–311, 1915.

BECERRA-VELAZQUEZ, L.; GEPTS, P. RFLP diversity of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in its centers of origin. **Genome**, Ottawa, v.37, 256-263, 1994.

BEEBE, S. E. Common bean breeding in the tropics. **Plant Breeding Review**, New York, v.36, p.357-426, 2012.

BEEBE, S.; RAO, I.M.; BLAIR, M.W.; ACOSTA-GALLEGOS, J.A. Phenotyping common beans for adaptation to drought. **Frontiers in Physiology**, Zürich, v.4, p.1-20, 2013.

BIANCHINI, A.; MARINGONI, A.C.; CARNEIRO, S.M.T.P.G. Doenças do feijoeiro – *Phaseolus vulgaris*. In: KIMATI, H.; AMORIM L.; REZENDE, J.A.M; BERGAMIN-FILHO, A. CAMARGO, L.E.A. (eds.). **Manual de fitopatologia: doenças de plantas cultivadas**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1997. p. 353-375.

BLAIR, M.W.; BRONDANI, R.V.P.; AZ, L.M.D.; DEL PELOSO, M.J. Diversity and population structure of common bean from Brazil. **Crop Science**, Madison, v.53, p.1983-1993, 2013.

BOLLER, T.; FELIX, G. A renaissance of Elicitors: Perception of Microbe-Associated Molecular Patterns and Danger Signals by Pattern-Recognition Receptors. **Annual Review of Plant Biology**, San Mateo, v.60, p.379-406, 2009.

BURT, A.J.; WILLIAM, H.M.; PERRY, G.; KHANAL, R.; PAULS, K.P.; KELLY, J.D.; NAVABI, A. Candidate gene identification with SNP marker-based fine mapping of anthracnose resistance gene *Co-4* in common bean. **PloS One**, San Francisco, v.10, p.1-19, 2015.

CAMPA, A.; GIRALDEZ, R.; FERREIRA, J.J. Genetic analysis of the resistance to eight anthracnose races in the common bean differential cultivar Kaboon. **Phytopathology, São Paulo**, v.101, p.757-764, 2011.

CAMPA, A.; GIRALDEZ, R.; FERREIRA, J.J. Genetic dissection of the resistance to nine anthracnose races in the common bean differential cultivars MDRK and TU. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v.119, p.1-11, 2009.

CAMPA, A.; RODRÍGUEZ-SUÁREZ, C.; GIRALDEZ, R.; FERREIRA, J. Genetic analysis of the response to eleven *Colletotrichum lindemuthianum* races in a RIL population of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **BMC Plant Biology**, London, v.14, p.1-12, 2014.

CASTRO, S. A. L.; GONÇALVES-VIDIGAL, M. C.; GILIO, T. A. S.; LACANALLO, G. F.; VALENTINI, G.; MARTINS, V. S. R.; SONG, Q.; GALVÁN, M. Z.; HURTADO-GONZALES, O. P.; PASTOR-CORRALES, M. A. Genetics and mapping of a new anthracnose resistance locus in Andean common bean Paloma. **BMC Genomics**, London, v.18, p.1-12, 2017.

CELMELI, T.; SARI, H.; CANCI, H.; SARI, D.; ADAK, A.; EKER T.; TOKER, C. The Nutritional Content of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Landraces in Comparison to Modern Varieties. **Agronomy**, Basel, v.8, p.2-9, 2018.

CHÁVEZ-MENDOZA, C.; SÁNCHEZ, E. Bioactive Compounds from Mexican Varieties of the Common Bean (*Phaseolus vulgaris*): Implications for Health. **Molecules**, Durban, v.22, p.1-36, 2017.

CHEN, M.; WU, J.; WANG, L.; MANTRI, N.; ZHANG, X.; ZHU, Z.; WANG, S. Mapping and genetic structure analysis of the anthracnose resistance locus Co-1HY in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **PloS One**, San Francisco, v.12, p.1-18, 2017.

COIMBRA-GONÇALVES, G.K.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; COELHO, R.T.; VALENTINI, G.; VIDIGAL FILHO, P.S.; LACANALLO, G.F.; SOUSA, L.L.; ELIAS, H.T. Characterization and mapping of anthracnose resistance genes in Mesoamerican common bean cultivar Crioulo 159. **Crop Science**, Madison, v.56, p.1-19, 2016.

CONAB. **Companhia Nacional de Abastecimento**. Disponível em: <http://www.conab.gov.br>. Acesso em: 20, fevereiro, 2020.

COSTA, J.G.C.; RAVA, C.A.; SARTORATO, A.; ANDRADE, E.M. Linhagens de feijão do grupo preto com resistência conjunta à antracnose, ao crestamento bacteriano comum e com características agrônômicas favoráveis. **Pesquisa Agropecuária Gaúcha**, Porto Alegre, v.5, p.283-292, 1999.

COSTA, L.C.; NALIN, R.S.; DIAS, M.A.; FERREIRA, M.E.; SONG, Q.; PASTOR-CORRALES, M.A.; HURTADO-GONZALES, O.P.; SOUZA, E.A. Different loci control resistance to different isolates of the same race of *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v.134, p.543–556, 2021.

DAMASCENO E SILVA K.J.; SOUZA E.A.; ISHIKAWA F.H. Characterization of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from the State of Minas Gerais, Brazil. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v.155, p.241-247, 2007.

DARBEN, L.M.; GONELA, A.; ELIAS, H.T.; SILVA, C.R.; PASTRE, H.H.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C. Common bean germplasm resistant to races 73 and 2047 of *Colletotrichum lindemuthianum*. **African Journal of Biotechnology**, Abraka, v.16, p.1142-1149, 2017.

DAVIDE, L.M.C.; SOUZA, E.A. Pathogenic variability within race 65 of *Colletotrichum lindemuthianum* and its implications for common bean breeding. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, East Lansing, v.9, p.23-30, 2009.

DEAN, R.; VAN KAN, J.A.; PRETORIUS, Z.A.; HAMMOND-KOSACK, K.E.; DI PIETRO, SPANU, P.D.; RUDD, J.J.; DICKMAN, M.; KAHMANN, R.; ELLIS, J.; FOSTER, D.G.D. The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. **Molecular Plant Pathology**, New York, v.13, p.414–430, 2012.

DEL RIO, L.E.; LAMPPA, R.S.; GROSS, P.L.; BROLLEY, B.; PRISCHMANN, J. Identification of *Colletotrichum lindemuthianum* race 73 in Manitoba, Canada. **Canadian Journal of Plant Pathology**, Brandon, v.25, p.104-107, 2003.

FALEIRO, F.G. **Marcadores Genéticos-Moleculares aplicados a programas de conservação e uso de recursos genéticos**. 1º edição. Planaltina, DF: Embrapa Cerrado, 2007.

FREYTAG, G.F.; DEBOUCK D.G. Taxonomy, distribution, and ecology of the genus *Phaseolus* (Leguminosae – Papilionoideae) in North America, Mexico, and Central America. **Botanical Miscellany**, London, v.23, p.1-300, 2002.

FRIAS, A.A.T.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; NANAMI, D.S.Y.; CASTRO, S.A.L.; VIDIGAL FILHO, P.S.; LACANALLO, G.F. Genetic resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in the Andean cultivar Jalo Pintado 2 of common bean. **Agronomy Science and Biotechnology**, Londrina, v.2, p.21-28, 2016.

FOUILLOUX, G. Bean anthracnose: new genes of resistance. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Geneva, v.19, p.36-37, 1976.

FOUILLOUX, G. New races of bean anthracnose and consequences on our breeding programs. In: MARAITE, H.; MEYER, J.A. (eds.). **Diseases of Tropical Food Crops**. Belgium, 1979. p. 221-235.

FRITSCHÉ-NETO, R.; SOUZA T.L.P.O.; PEREIRA, H.S.; FARIA, L.C.; MELO, L.C.; NOVAES, E.; BRUM, I.J.B.; JANNINK, J.L. Association mapping in common bean revealed regions associated with Anthracnose and Angular Leaf Spot resistance. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v.76, p.321-327, 2019.

GEFFROY, V. **Dissection génétique de la résistance à *Colletotrichum lindemuthianum*, agente de l' anthracnose, chez deux génotypes représentatifs des pools géniques de *Phaseolus vulgaris***. Paris-Grignon: Institut National Agronomique Paris Grignon, 1997. 263p. Thèse (Doctorat en Sciences Biologiques Fondamentales et Appliquées).

GEFFROY, V.; SÉVIGNAC, M.; BILLANT, P.; DRON, M.; LANGIN, T. Resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in *Phaseolus vulgaris*: a case study for mapping two independent genes. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v.116, p.407-415, 2008.

GEFFROY, V.; SICARD, D.; OLIVEIRA, J. C. F. DE; SÉVIGNAC, M.; COHEN, S.; GEPTS, P.; NEEMA, C.; LANGIN, T.; DRON, M. Identification of an ancestral resistance gene cluster involved in the coevolution process between *Phaseolus vulgaris* and its fungal pathogen *Colletotrichum lindemuthianum*. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, São Paulo, v.12, p.774-784, 1999.

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

GEPTS, P. Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. **HortScience**, Alexandria, v.33, p.1124-1130, 1998.

GILIO, T.A.S.; HURTADO-GONZALES, O.P.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VALENTINI, G.; ELIAS, J.C.F.; SONG, Q.; PASTOR-CORRALES, M.A. Fine mapping of an anthracnose-resistance locus in Andean common bean cultivar Amendoim Cavallo. **Plos One**, San Francisco, v.5, p.1-17, 2020.

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

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; CRUZ, A.S.; GARCIA, A.; KAMI, J.; VIDIGAL FILHO, P.S.; SOUSA, L.L.; McCLEAN, P.; GEPTS, P.; PASTOR-CORRALES, M.A. 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**, Stuttgart, v., p.22:893-903, 2011.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; CRUZ, A.S.; LACANALLO, G.F.; VIDIGAL FILHO, P.S.; SOUSA, L.L.; PACHECO, C.M.N.A.; MCCLEAN, P.; GEPTS, P.; PASTOR-CORRALES, M.A. Co-segregation analysis and mapping of the anthracnose *Co-10* and angular leaf spot *Phg-ON* disease-resistance genes in the common bean cultivar Ouro Negro. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v.126, p.2245-2255, 2013.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; GILIO, T.A.S.; VALENTINI, G.; VAZ-BISNETA, M.; VIDIGAL FILHO, P.S.; SONG, Q.; OBLESSUC, P.R.; MELOTTO, M. New Andean source of resistance to anthracnose and angular leaf spot: Fine mapping of disease resistance genes in California Dark Red Kidney common bean cultivar. **PloS One**, San Francisco, v. 15, p.e0235215, 2020.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; LACANALLO, G.F.; VIDIGAL FILHO, P.S. A new Andean gene conferring resistance to anthracnose in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivar Jalo Vermelho. **Plant Breeding**, Berlin, v.127, p.592-596, 2008b.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; MEIRELLES, A.C.; POLETINE, J.P.; SOUSA, L.L.; CRUZ, A.S.; NUNES, M.P.; LACANALLO, G.F.; VIDIGAL FILHO, P.S. Genetic analysis of anthracnose resistance in 'Pitanga' dry bean cultivar. **Plant Breeding**, Berlin, v.131, p.423-429, 2012.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; NUNES, M.P.; CRUZ, A.S.; SOUSA L.L.; VIDIGAL FILHO, P.S. Characterization of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Mato Grosso State, Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, East Lansing, v.52, p.52-53, 2009.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; PACHECO, C.M.N.A.; VIDIGAL FILHO, P.S.; LACANALLO, G.F.; SOUSA, L.L.; MARTINS, V.S.R. Genetic mapping of the anthracnose resistance gene *Co-14* in the common bean cultivar Pitanga. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Prosser, v.59, p.85-86, 2016.

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

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; THOMAZELLA, C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; KVITSCHAL, M.V.; ELIAS, H.T. Characterization of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates using differential cultivars of common bean in Santa Catarina State, Brasil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v.51, p.883-888, 2008.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; MEDEIROS, A.F.; PASTOR-CORRALES, M.A. Common bean landrace Jalo Listras Pretas is the source of a New Andean anthracnose resistance gene. **Crop Science**, Madison, v.49, p.133-138, 2009.

KELLY, J.D.; GEPTS, P.; MIKLAS, P.N.; COYNE, D.P. Tagging and mapping of genes and QTL and molecular marker-assisted selection for traits of economic importance in bean and cowpea. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 82, p.135-154, 2003.

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

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

KOENIG, R.L.; GEPTS, P. Allozyme diversity in wild *Phaseolus vulgaris*: further evidence for two major centers of genetic diversity. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v.78, p.809-817, 1989.

LACANALLO, G.F.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C. Mapping of an andean gene for anthracnose resistance (*Co-13*) in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Jalo Listras Pretas landrace. **Australian Journal of Crop Science**, Queensland, v.9, p.394-400, 2015.

MAHUKU, G.S.; RIASCOS, J.J. Virulence and molecular diversity within *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Andean and Mesoamerican bean varieties and regions. **European Journal of Plant Pathology**, Amsterdam, v.110, p.253-263, 2004.

MARCON, J.R.S.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; PAULINO, J.F.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; COÊLHO, M. Genetic resistance of common bean cultivar Beija Flor to *Colletotrichum lindemuthianum*. **Acta Scientiarum-Agronomy**, Maringá, v. 43, p.e44910-e44918, 2020.

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

MCROSTIE, G.P. Inheritance of anthracnose resistance as indicated by a cross between a resistant and a susceptible bean. **Phytopathology**, São Paulo, v. 9, p.141-148, 1919.

MÉNDEZ-VIGO, B.; RODRÍGUEZ-SUÁREZ, C.; PAÑEDA, A.; FERREIRA, J.J.; GIRALDEZ, R. Molecular markers and allelic relationships of anthracnose resistance gene cluster B4 in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v.141, p.237-245, 2005.

MELOTTO, M.; KELLY, J.D. An allelic series at the *Co-1 locus* conditioning resistance to anthracnose in common bean of Andean origin. **Euphytica**, Wageningen, v.116, p.143-149, 2000.

MELOTTO, M.; KELLY, J.D.; SCIENCES, S.; LANSING, E.; MELOTTO, M.; KELLY, J.D. An allelic series at the *Co-1 locus* conditioning resistance to anthracnose in common bean of Andean origin. **Euphytica**, Wageningen, v.116, p.143-149, 2000.

MESQUITA, F.R.; CORRÊA, A.D.; ABREU, C.M.P.; LIMA, R.A.Z.; ABREU, A.F.B. Linhagens de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.): composição química e digestibilidade proteica. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v.31, p.1114-1121, 2006.

MEYERS, B.C.; KAUSHIK, S.; NANDETY, R.S. Evolving disease resistance genes. **Current Opinion in Plant Biology**, Potsdam, v.8, p.129-134, 2005.

MEZIADI C.; RICHARD, M.S.; DERQUENNES, A.; THAREAU, V.; BLANCHET, S.; GRATIAS, A.; PFLIEGER, S.; GEFFROY, V. Development of molecular markers linked to disease resistance genes in common bean based on whole genome sequence. **Plant Science**, Amsterdam, v. 242, p.351–357, 2016.

MIKLAS, P.N.; DELORME, R.; STONE, V.; DALY, M.J.; STAVELY, J.R.; STEADMAN, J.R.; BASSETT, M.J.; BEAVER, J.S. Bacterial, fungal, and viral disease resistance loci mapped in a recombinant inbred common bean population ('Dorado'/XAN 176). **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v.125, p.476-481, 2000.

MIKLAS, P.N.; OSORNO, J.M.; CHAVES, B.; CICHY, K.A. Agronomic performance and cooking quality characteristics for slow-darkening pinto beans. **Crop Science**, Madison, v.60, p.2317-2327, 2020.

MOHAMMED, A. An Overview of Distribution, Biology and the Management of Common Bean Anthracnose. **Journal of Plant Pathology Microbiology**, Londres, v.4, p.193, 2013.

MYCOBANK - *Colletotrichum lindemuthianum*. Disponível em: http://www.mycobank.org/Biolomics.aspx?Table=Mycobank&MycoBankNr_=173509. Acesso em: 14, março, 2019.

NANAMI, D.S.Y.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; ELIAS, H.T.; LIMA CASTRO, S.A.; FRIAS, A.A.T.; VIDIGAL FILHO, P.S. Characterization of genetic resistance in Andean common bean cultivar Amendoim Cavallo to *Colletotrichum lindemuthianum*. **Agronomy Science and Biotechnology**, Londrina, v.3, p.43-52, 2017.

NUNES, M.P. **Virulência e variabilidade molecular de *Colletotrichum lindemuthianum* em feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.)**. Maringá: Universidade Estadual de Maringá, 2013. 84p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento).

OBLESSUC, P.R.; FRANCISCO, C.; MELOTTO, M. The *Co-4* locus on chromosome Pv08 contains a unique cluster of 18 *COK-4* genes and is regulated by immune response in common bean. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v.128, p.1193–1208, 2015.

O'CONNELL, R.J.; BAILEY, J.A.; RICHMOND, D.V. Cytology and physiology of infection of *Phaseolus vulgaris* by *Colletotrichum lindemuthianum*. **Physiological Plant Pathology**, Berlin, v.27, p.75-98, 1985.

PADDER, B. A.; SHARMA, P. N.; AWALE, H. E.; KELLY, J. D. *Colletotrichum lindemuthianum*, the causal agent of bean anthracnose. **Journal of Plant Pathology**, New York, v.99, p.1-33, 2017.

PARK, S.O.; COYNE, D.P.; BOKOSI, J.M.; STEADMAN, J.R. Molecular markers linked to genes for specific rust resistance and indeterminate growth habit in common bean. **Euphytica**, Wageningen, v.105, p.133-141, 1999.

PASTOR-CORRALES, M.A.; ERAZO, O.A. Inheritance of anthracnose resistance in common bean accession G 2333. **Plant Disease**, São Paulo, v.78, p.959-962, 1994.

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

PASTOR-CORRALES, M.A. La Antracnosis del fríjol común, *Phaseolus vulgaris*, in América Latina. **International Center for Tropical Agriculture**, Palmira, v.113, p.251, 1988.

PASTOR-CORRALES, M.A.; OTOYA, M.M.; MAYA, M.M. Diversidad de la virulencia de *Colletotrichum lindemuthianum* en Mesoamerica y la region Andina. **Fitopatologia Colombiana**, Palmira, v.17, p.31-38, 1993.

PASTOR-CORRALES, M.A. Traditional and molecular confirmation of the coevolution of beans and pathogens in Latin America. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Geneva, v. 39, p.46-47, 1996.

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

PAULINO, J.F.C.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; CASTRO, S.A.L.; LACANALLO, G.F.; MARTINS, V.S.R.; MARTINIANO-SOUZA, M.C.; TABOADA, G.; GÁLVAN, M.Z. Molecular characterization and mapping of the anthracnose resistance gene in the andean common bean cultivar perla. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Prosser, v.62, p.13-14, 2019.

PERSEGUINI, J.M.K.C.; OBLESSUC, P.R.; ROSA, J.R.B.F.; GOMES, K.A.; CHIORATO, A.F.; CARBONELL, S.A.M.; GARCIA, A.A.F.; VIANELLO, R.P.; BENCHIMOL-REIS, L.L. Genome-Wide Association Studies of Anthracnose and Angular Leaf Spot Resistance in Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **PLoS One**, São Francisco, v.11, p.1-19, 2016.

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

RICHARD, M.S.; PFLIEGER, S.; SÉVIGNAC, M.; THAREAU, V.; BLANCHET, S.; LI, Y.; JACKSON, S.A.; GEFFROY, V. Fine mapping of *Co-x*, an anthracnose resistance gene to a highly virulent strain of *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v.127, p.1653-1666, 2014.

RODRÍGUEZ-SUÁREZ, C.; FERREIRA, J.J.; CAMPA, A.; PAÑEDA, A.; GIRALDEZ, R. Molecular mapping and intra-cluster recombination between anthracnose race specific resistance genes in the common bean differential cultivars Mexico 222 and Widusa. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v.116, p.807-814, 2008.

SACCARDO, P.A.; MAGNUS, P. Fungi novi ex herbarium. **Michelia**, v.1, p.117-132, 1878.

SCHMUTZ, J.; MCCLEAN, P.E.; MAMIDI, S.; WU, G.A. CANNON, S.B.; GRIMWOOD, J.; JENKINS, J.; SHU, S.; SONG, Q.; CHAVARRO, C.; TORRESTORRES, M.; GEFFROY, V.; MOGHADDAM, S.M.; GAO, D.; ABERNATHY, B.; BARRY, K.; BLAIR, M.; BRICK, M.A.; CHOVIATIA, M.; GEPTS, P.; GOODSTEIN, D.M.; GONZALES, M.; HELLSTEN, U.; HYTEN, D.H.; JIA, G.; KELLY, J.D.; KUDRNA, D.; LEE, R.; RICHARD, M.M.S.; MIKLAS, P.N.; OSORNO, J.M.; RODRIGUES, J.; THAREAU, V.; URREA, C.A.; WANG, M.; YU, Y.; ZHANG, M.; WING, R.A.; CREGAN, P.C.; ROKHSAR D.S.; JACKSON, S.A. A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. **Nature Genetics**, New York, v.46, p.707-713, 2014.

SACCARDO, P.A.; MAGNUS, P. Fungi novi ex herbarium. **Michelia**, v.1, p.117-132, 1878.

SCHWARTZ, H.F. New sources of resistance to anthracnose and angular (*Phaseolus vulgaris* L.). **Euphytica**, Wageningen, v.31, p.741-754, 1982.

SCHWARTZ, H.F.; PASTOR-CORRALES, M.A. Bean production problems in the tropics. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, 1989.

SILVA, C.R.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; GARCIA, A.; VIDIGAL FILHO, P.S.; GONELA, A. Identification of a molecular marker linked to *Co-11* anthracnose resistance gene in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, East Lansing, v.52, p.46-47, 2009.

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

SOUSA, L.L.; CRUZ, A.S.; VIDIGAL FILHO, P.S.; VALLEJO, V.A.; KELLY, J.D.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C. Genetic mapping of the resistance allele *Co-52* to *Colletotrichum lindemuthianum* in the common bean MSU 7-1 line. **Australian Journal of Crop Science**, Brisbane, v.8, p.317-323, 2014.

SOUSA, L.L.; GONÇALVES, A.O.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; LACANALLO, G.F.; FERNANDEZ, A.C.; AWALE, H.; KELLY, J.D. Genetic characterization and mapping of anthracnose resistance of common bean landrace cultivar Corinthiano. **Crop Science**, Madison, v.55, p.1900-1910, 2015.

SOUZA, T.L.P.O.; DESSAUNE, S.N.; SANGLARD, D.A.; MOREIRA, M.A.; BARROS, E.G. Characterization of the rust resistance gene present in the common bean cultivar Ouro Negro, the main rust resistance source used in Brazil. **Plant Pathology**, New York, v.60, p.839-845, 2011.

SOUZA, V.B.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VIDIGAL FILHO, P.S.; GILIO, T.A.S.; VALENTINI, G.; MINDO, N.N.A.; CALVI, A.C. Sources of resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean landraces from Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, Prosser, v.61, p.45-46, 2018.

STAVELY, J.R. Genetics of resistance to *Uromyces phaseoli* in a *Phaseolus vulgaris* line resistant to most races of the pathogen. **Phytopathology**, São Paulo, v.74, p.339-344, 1984.

TRABANCO, N.; CAMPA, A.; FERREIRA, J.J. Identification of a new chromosomal region involved in the genetic control of resistance to anthracnose in common bean. **Plant Genome**, New York, v.8, p.1-11, 2015.

VALENTINI, G.; GONCALVES-VIDIGAL, M.C.; HURTADO-GONZALES, O.P.; CASTRO, S.A.L.; CREGAN, P.B.; SONG, Q.; PASTOR-CORRALES, M.A. High-resolution mapping reveals linkage between genes in common bean cultivar Ouro Negro conferring resistance to the rust, anthracnose, and angular leaf spot diseases. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, p.130, v.1705-1722, 2017.

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

VAZ BISNETA, M.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C. Integration of anthracnose resistance loci and RLK and NBS-LRR-encoding genes in the *Phaseolus vulgaris* L. genome. **Crop Science**, Madison, p.1-18, 2020.

VIDIGAL FILHO, P.S.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; KELLY, J.D.; KIRK, W.W. Sources of Resistance to Anthracnose in Traditional Common Bean Cultivars from Paraná, Brazil. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v.155, p.108–113, 2007.

VIDIGAL FILHO, P.S.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; SILVA, C.R.; GONELA, A.; LACANALLO, G.F. Identification of anthracnose resistance genes in common bean cultivars from Paraná state, Brazil. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, East Lansing, v.51, p.64-65, 2008.

VIDIGAL FILHO, P.S.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VAZ BISNETA, M.; SOUZA, V.B.; GILIO, T.A.S.; CALVI, A.C.; LIMA, L.R.L.; PASTOR-CORRALES, M.A.; MELOTTO, M. Genome-wide association study of resistance to anthracnose and angular leaf spot in Brazilian Mesoamerican and Andean common bean cultivars. **Crop Science**, Madison, p.1-20, 2020.

VLASOVA, A.; CAPELLA-GUTIÉRREZ, S.; RENDÓN-ANAYA, M.; HERNÁNDEZ-OÑATE, M.; MINOCHE, A.E.; ERB, I.; CÂMARA, F.; PRIETO-BARJA, P.; CORVELO, A.; SANSEVERINO, W.; WESTERGAARD, G.; DOHM, J.C.; PAPPAS JR, G.J.; SABURIDO-ALVAREZ, S.; KEDRA, D.; GONZALEZ, I.; COZZUTO, L.; GÓMEZ-GARRIDO, J.; AGUILAR-MORÓN, M.A.; ANDREU, N.; AGUILAR, O.M.; GARCÍAS, J.; ZEHNSDORF, M.; VÁZQUEZ, M.P.; DELGADO-SALINAS, A.; DELAYE, L.; LOWY, E.; MENTABERRY, A.; VIANELLO-BRONDANI, R.P.; GARCÍA, J.L.; ALIOTO, T.; SÁNCHEZ, F.; HIMMELBAUER, H.; SANTALLA, M.; NOTREDAME, C.; GABALDÓN, T.; HERRERA-ESTRELLA, A.; GUIGÓ, R. Genome and transcriptome analysis of the Mesoamerican common bean and the role of gene duplications in establishing tissue and temporal specialization of genes. **Genome Biology**, New York, v. 17, p.32, 2016.

XAVIER, L.F.S.; POLETINE, J.P.; GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; VALENTINI, G.; VIDIGAL FILHO, P.S.; PASTOR-CORRALES, M.A. Characterization of diversity in *Colletotrichum lindemuthianum* in Parana, Brazil, suggest breeding strategies for anthracnose resistance in common bean. **European Journal of Plant Pathology**, Amsterdam v.160, p.757–770, 2021.

WU, J.; ZHU, J.; WANG, L.; WANG, S. Genome-Wide Association Study Identifies NBS-LRR-Encoding Genes Related with Anthracnose and Common Bacterial Blight in the Common Bean. **Frontiers Plant Science**, Lausanne v.8, 1398, 2017.

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

YOUNG, R.A.; KELLY, J.D. RAPD markers flanking the *Are* gene for anthracnose resistance in common bean. **Journal of the American Society Horticultural Science**, Alexandria, v.121, p.37-41, 1996b.

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

YOUNG, R.A.; MELOTTO, M.; NODARI, R.O.; KELLY, J.D. Marker assisted dissection of oligogenic anthracnose resistance in the common bean cultivar, G2333. **Theoretical and Applied Genetics**, Stuttgart, v. 96, p.87-94, 1998.

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

ZUIDERVEEN, G.H.; PADDER, B.A.; KAMFWA, K.; SONG, Q.; KELLY, J.D. Genome-wide association study of anthracnose resistance in Andean beans (*Phaseolus vulgaris*). **PloS One**, San Francisco, v.11, p.1-17, 2016.