



## MELHORAMENTO PARA RESISTÊNCIA GENÉTICA AO CRESTAMENTO BACTERIANO COMUM EM FEIJÃO COMUM E FEIJÃO-DE-VAGEM: ASPECTOS GERAIS, AVANÇOS, DESAFIOS E PERSPECTIVAS

Roberto dos Santos Trindade<sup>1</sup>

1. Pesquisador Doutor em Genética e Melhoramento de Plantas do Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural, Caixa Postal 62, Linhares, ES, Brasil ([roberto.trindade@incaper.es.gov.br](mailto:roberto.trindade@incaper.es.gov.br))

Recebido em: 06/10/2012 – Aprovado em: 15/11/2012 – Publicado em: 30/11/2012

### RESUMO

A principal doença bacteriana tanto na cultura do feijão comum quanto em feijão-de-vagem é o Crestamento Bacteriano Comum (CBC), cujo agente causal é a bactéria *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* (Xap). Dentre as medidas de controle para esta patologia, a estratégia mais efetiva, ambientalmente segura e vantajosa do ponto de vista econômico e do aspecto da agricultura sustentável é o desenvolvimento de cultivares resistentes. O objetivo deste trabalho é revisar aspectos relevantes a respeito do melhoramento para resistência ao CBC em *Phaseolus vulgaris* L.

**PALAVRAS-CHAVE:** *Phaseolus vulgaris* L., *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, capacidade combinatória, herança poligênica.

### BREEDING FOR GENETIC RESISTANCE TO COMMON BACTERIAL BLIGHT IN COMMON AND SNAP BEAN: GENERAL ASPECTS, ADVANCES, CHALLENGES AND PERSPECTIVES.

### ABSTRACT

The main bacterial disease both in common bean as in snap bean is the Common Bacterial Blight (CBC), whose causative agent is the bacterium *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* (Xap). Among the control measures for this disease, the most effective, environmentally safe and advantageous strategy from an economic standpoint and the aspect of sustainable agriculture is the development of resistant cultivars. The objective of this paper is to review the pre-existing information about breeding for resistance to CBC in *Phaseolus vulgaris* L.

**KEYWORDS:** *Phaseolus vulgaris* L., *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, combination ability, polygenic inheritance.

### INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma importante fonte de proteínas ferro e outros nutrientes para populações de baixo poder aquisitivo e fonte de

renda para pequenos e médios agricultores (ACOSTA – GALLEGOS *et al.*, 2007). O Brasil é o maior consumidor e o maior produtor mundial de feijão (FAO, 2011), sendo consumidos mais de sete tipos diferentes de feijão no território nacional e produzidas mais de 3.000.000 de toneladas/ano.

O feijão-de-vagem é uma forma diferenciada do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris* L.), em que o produto final para consumo é a vagem, um alimento rico em fibras, proteínas, ferro, vitaminas, sais minerais e outros nutrientes (SILBERNAGEL *et al.*, 1991; RODRIGUES *et al.*, 1998, TRINDADE *et al.*, 2011). Sua boa aceitação no mercado aliado aos benefícios proporcionados ao ambiente edáfico pelo plantio de leguminosas torna o feijão-de-vagem uma excelente opção de cultivo para pequenos e médios agricultores (ABREU *et al.*, 2004; SILVA *et al.*, 2004; VILELA *et al.*, 2009). Para o consumo, a vagem deve apresentar características específicas como baixo teor de fibras, textura carnosa, coloração verde-clara e comprimento variando de 15 a 18 cm (FILGUEIRA, 2003).

Entretanto, tanto a produção do feijão comum quanto do feijão-de-vagem no Brasil é sujeita a variações em virtude do baixo nível tecnológico aplicado na exploração das culturas e do uso de cultivares não adaptadas às condições edafoclimáticas, o que acarreta problemas fitossanitários, fisiológicos e nutricionais (PEIXOTO *et al.*, 2001; SILVA *et al.*, 2004; KRAUSE *et al.*, 2009). Especificamente na cultura do feijão-de-vagem, o principal entrave é o desenvolvimento de cultivares mais resistentes a fatores ambientais adversos, como déficits hídricos, nutricionais e ataques de patógenos, sem que isto afete o valor comercial do produto (CASTELLANE *et al.*, 1988; KRAUSE *et al.*, 2009).

Uma das principais doenças em *Phaseolus vulgaris* é o Crestamento Bacteriano Comum (CBC), que se caracteriza pelo surgimento de lesões necróticas em órgãos da parte aérea da planta (RAVA & SARTORATO, 1994; RODRIGUES *et al.*, 1998; VAUTERIN *et al.*, 2000). Seu agente causal é a bactéria *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* (*Xap*) (VAUTERIN *et al.*, 2000), a qual pode ser disseminada via semente. A manifestação da patologia em estádios iniciais do crescimento vegetal em conjunto com condições de alta umidade, temperaturas entre 20 a 30°C e a alternância entre períodos de chuva e estiagem podem potencializar o ataque e a disseminação do patógeno, provocando quedas de até 45% da produtividade em genótipos suscetíveis (DÍAZ *et al.*, 2001; MAHUKU *et al.*, 2006).

Dentre as medidas de controle do CBC, a estratégia mais efetiva, ambientalmente segura e vantajosa do ponto de vista econômico, é o desenvolvimento de cultivares resistentes (YU *et al.*, 2000). Para tanto, a identificação de variabilidade genética para resistência ao CBC e a recombinação de genótipos que possuam características complementares em seu genoma possibilitam a obtenção de indivíduos superiores, o que constitui a idéia central do melhoramento genético em qualquer espécie vegetal (ALLARD, 1971). Desta forma, o sucesso de um programa de melhoramento depende dos genitores selecionados e de sua competência para gerar indivíduos superiores quando em cruzamento, a chamada capacidade combinatória de um grupo de genitores (ALLARD, 1971; CRUZ *et al.*, 2004).

Neste contexto, o objetivo deste trabalho é revisar parte das informações pré-existentes a respeito do melhoramento para resistência ao Crestamento Bacteriano Comum (CBC) em *Phaseolus vulgaris* L., destacando tanto o feijão comum como o feijão-de-vagem.

## REVISÃO DE LITERATURA

### *Phaseolus vulgaris* L.: ORIGEM E BOTÂNICA

O gênero *Phaseolus* apresenta quatro espécies cultivadas, derivadas de um ancestral comum (ZIMMERMANN & TEIXEIRA, 1996). São elas *P. vulgaris*, *P. lunatos*, *P. acutifolis* e *P. coccineus*, sendo que a espécie *P. vulgaris*, do ponto de vista alimentar, é a mais importante no mundo todo (ZIMMERMANN & TEIXEIRA, 1996).

Dados de literatura apontam a cultura do feijão como originária das Américas, com diferentes centros de diversidade genética em todo o continente (SINGH, 2001; ACOSTA-GALLEGOS *et al.*, 2007). São conhecidos três centros principais de domesticação para a espécie, caracterizados pelo tipo de faseolina contido nas sementes: México e América Central; Colômbia e Andes (GEPTS *et al.*, 1986; ACOSTA-GALLEGOS *et al.*, 2007; ARANTES *et al.*, 2008).

Uma vasta gama de metodologias tem sido utilizada para a caracterização de germoplasma em *Phaseolus vulgaris*, como caracteres morfoagronômicos e moleculares, padrões eletroforéticos de proteína e o tipo de faseolina (GEPTS *et al.*, 1986; SINGH *et al.*, 1991; TEIXEIRA *et al.*, 2004; CHECA & BLAIR, 2008; MOREIRA *et al.*, 2009).

GEPTS *et al.*, (1986) e DEBOUCK (1991), com base no tipo de faseolina contido nas sementes de feijão, preconizaram três centros de domesticação para *P. vulgaris*: México e América Central; Colômbia e Andes. De acordo com DEBOUCK (1991), o feijão comum teve dois centros principais de domesticação e um terceiro de menor expressão. Um centro na região central das Américas, o chamado centro Mesoamericano, de onde se originaram cultivares de grãos pequenos, como a cultivar “carioca”, e um segundo centro, no sul dos Andes, o chamando centro Andino, de onde se originaram as cultivares de sementes grandes, como “Jalo”. O terceiro centro de domesticação, identificado com estudos baseados na faseolina, a principal proteína de reserva da semente de feijão, situa-se na Colômbia. A despeito destes três centros localizados nas Américas, são reconhecidos outros centros secundários de domesticação em outros continentes, em países como Espanha, China, Filipinas, Turquia, Irã, Afeganistão e países do leste da África (DEBOUCK, 1991).

Embora pertencente ao gênero *Phaseolus*, a comparação do tipo de faseolina na semente (S – grupo Mesoamericano) e de aspectos morfológicos da planta característicos do Grupo Andino demonstrou que o feijão-de-vagem possui uma base genética mais ampla que a do feijão comum (SKROCH & NIENHUIS, 1995). Estudos relatam o feijão-de-vagem como uma mutação do feijão comum selecionada em regiões da América do Norte e Europa (SILBERNAGEL *et al.*, 1991). Porém, de acordo com ZAUMEYER (1972), 70% do germoplasma de feijão-de-vagem das variedades em cultivo comercial provêm de três fontes: as cultivares Tendercrop, Blue Lake e Harvest.

O feijão-de-vagem e o feijão comum compartilham a mesma classificação botânica, pertencendo ao ramo Embryophytae Syphonogamae; sub-ramo Angiospermae; classe Dicotyledoneae; subclasse Archichlamydeae; ordem Rosales; família Leguminosae; subfamília Papilionideae; tribo Phaseoleae; subtribo Phaseolineae; gênero *Phaseolus* L.; e espécie *Phaseolus vulgaris* L. (VIEIRA *et al.*, 1999). O feijão-de-vagem é uma espécie diploide, com  $2n=2x= 22$ , e assim como o feijão comum, seus cromossomos são considerados extremamente curtos quando

comparados com os de outras espécies vegetais (VIEIRA *et al.*, 1999).

Botanicamente, *Phaseolus vulgaris* L. constituem uma fabácea anual, herbácea, com sistema radicular superficial, do tipo pivotante, contendo caule anguloso e com pelos simples, de onde são emitidos os ramos laterais, com folhas compostas e trifoliadas. Devido à sua estrutura floral, o feijoeiro é classificado como uma planta autógama, uma vez que tanto o estigma quanto as anteras se encontram protegidos pelas pétalas, com a polinização ocorrendo no momento da abertura da flor, fenômeno comumente conhecido como cleistogamia (CASTELLANE *et al.*, 1988). Os frutos são vagens que possuem polpa espessa e formato afilado dentro do qual se desenvolvem as sementes (FILGUEIRA, 2003).

O principal diferencial entre o feijão-de-vagem e o feijão comum são suas vagens, as quais têm mesocarpo suculento e reduzido teor de fibras, sendo utilizadas na alimentação, quando a semente se encontra ainda em um estágio imaturo (estádio R8) (FERNANDEZ *et al.*, 1986; SILBERNAGEL *et al.*, 1991; SINGH, 2001). Para seu consumo, as vagens podem passar por cocção, ou ainda podem ser industrializadas para serem consumidas como conservas (CASTELLANE *et al.*, 1988).

As variedades de feijão-de-vagem são diferenciadas entre si principalmente em função de três caracteres básicos: o tipo de vagem, a coloração da vagem e o hábito de crescimento.

Os genótipos com vagem do tipo “manteiga” possuem vagens de formato achatado em toda sua extensão; e o tipo “macarrão”, em que as vagens possuem um formato arredondado, sendo que, com relação à cor de vagem, existem quatro tipos básicos de colorações que podem ser assumidas pelos genótipos de feijão de vagem: verde-escura, verde-clara, amarela ou púrpura (VILHORDO *et al.*, 1996; FILGUEIRA, 2003). Além destas características, o comprimento da vagem mais acentuado quando comparado ao do feijão comum também é uma característica distintiva das variedades de feijão-de-vagem (VILHORDO *et al.*, 1996; FILGUEIRA 2003).

Quanto ao hábito de crescimento, Existe uma grande variação na morfologia da planta dentro da espécie *P. vulgaris*, entretanto, é possível identificar quatro hábitos distintos de crescimento em função principalmente da orientação de suas ramificações (VILHORDO *et al.*, 1996): Tipo I – determinado arbustivo, com ramificação ereta e fechada; Tipo II – indeterminado, com ramificação ereta e fechada; Tipo III – indeterminado, com ramificação aberta; Tipo IV – indeterminado, prostrado ou trepador. Com relação ao feijão-de-vagem, são observados principalmente plantas com dois hábitos de crescimento: o hábito determinado (Tipo I), quando a porção terminal da haste se encerra em uma inflorescência; e o hábito indeterminado (Tipo IV), quando a extremidade da haste termina em um meristema vegetativo que possibilita a continuidade do crescimento da planta (CASTELLANE *et al.*, 1988; FILGUEIRA, 2003), embora seja possível se encontrar genótipos intermediários entre os dois hábitos de crescimento.

Durante décadas, melhoristas norte-americanos e europeus desenvolvem programas de cruzamentos de cultivares em *Phaseolus vulgaris* L. para características como: resistência a patógenos; morfologia e teor de fibra de vagem; hábito de crescimento; resistência ao acamamento em cultivares eretas; coloração de vagem; tolerância a estresses abióticos e outras características (SINGH, 2001; ACOSTA-GALLEGOS *et al.*, 2007). Contudo, a adaptação da cultura ao sistema de produção de baixo uso de insumos, característico do pequeno agricultor, e a indução de resistência a estresses bióticos e abióticos ainda constitui um desafio

aos melhoristas (CASTELLANE *et al.*, 1988; SINGH, 2001; ACOSTA-GALLEGOS *et al.*, 2007).

## **ASPECTOS GERAIS DE PRODUÇÃO E MERCADO PARA O FEIJÃO COMUM E O FEIJÃO-DE-VAGEM**

O feijão-de-vagem é um alimento consumido em diversos países, sendo estimado que a produção mundial de vagem esteja em torno de 6,5 milhões de t.ano<sup>-1</sup> (FAO, 2010), sendo que 250 a 300 mil toneladas deste montante sejam produzidas na América Latina por pequenos produtores que se utilizam de áreas de 2 a 20 ha, usando em sua maioria, germoplasma de porte indeterminado (SILBERNAGEL *et al.*, 1991; HENRY & JANSEN, 1992; ABREU *et al.*, 2004).

No Brasil, a produção de feijão comum se encontra em torno de três milhões e 400 mil toneladas (CEASA, 2010; FAO 2010). Entretanto, dentro do grupo das hortaliças cultivadas, o feijão-de-vagem ocupa a sexta posição em volume produzido e a 13ª em importância econômica, com produção de 56 t.ano<sup>-1</sup>, produtividade de 7 t.ha<sup>-1</sup>.ano<sup>-1</sup> e consumo de 0,7 kg.pessoa.<sup>-1</sup>.ano<sup>-1</sup> (PEREIRA *et al.*, 2003; SIDRA, 2006; CEASA, 2010). No Brasil, da mesma forma que o feijão comum, o feijão-de-vagem é explorado principalmente por pequenos agricultores, utilizando reduzido número de cultivares, com restrita variabilidade genética e limitado emprego de tecnologia e insumos, predominando o emprego de mão-de-obra familiar no processo de produção (PEIXOTO *et al.*, 2001; 2002b).

No Brasil, as principais cultivares de feijão-de-vagem recomendadas são de crescimento indeterminado (ABREU *et al.*, 2004; MOREIRA *et al.*, 2009), devido à sua maior produtividade frente aos genótipos de hábito determinado. Entretanto, as cultivares de feijão-de-vagem de hábito determinado proporcionam vantagens como: eliminação da necessidade de tutoramento; facilidade nos tratos culturais e na colheita, e redução do ciclo da cultura (PEIXOTO *et al.*, 1993; PEREIRA *et al.*, 2003; FILGUEIRA, 2003; CHECA & BLAIR, 2008; MOREIRA *et al.* 2009). A produtividade média do feijão-de-vagem é de 6 a 15 t.ha<sup>-1</sup> para cultivares de hábito determinado e entre 20 a 30 t.ha<sup>-1</sup> para materiais de hábito indeterminado (SILBERNAGEL *et al.*, 1995; FILGUEIRA, 2003), embora existam relatos, em experimentos de campo, de rendimentos superiores a 15 t.ha<sup>-1</sup> para genótipos de hábito determinado (LEAL & BLISS, 1990; PEIXOTO *et al.*, 1993; PINTO *et al.*, 2001).

Estimativas de lucro para a cultura revelam que um kg de feijão-de-vagem pode equivaler a 43% do lucro obtido com o feijão comum para o agricultor, mas com a vantagem do maior volume do produto final por hectare (CASTELLANE *et al.*, 1988; SILBERNAGEL *et al.*, 1991).

### **O CRESTAMENTO BACTERIANO COMUM (CBC) CAUSADO POR *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli***

O Crestamento Bacteriano Comum (CBC) é uma doença de parte aérea, cujo agente causal é a bactéria *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* (Smith) (= *X. campestris* pv. *phaseoli*) (Xap) (VAUTERIN *et al.*, 2000). *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* é uma bactéria gram-negativa, com dimensões de 0,4-0,9 x 0,6-2,6 µm, apresentando um flagelo polar simples, sendo que suas colônias em ágar são convexas, com coloração amarelada e brilhante (COYNE & SCHUSTER, 1974a; LÓPEZ *et al.*, 2003; ABD-ALLA *et al.*; 2010).

O CBC é considerado a segunda doença mais importante na cultura do feijoeiro e a principal doença bacteriana da cultura em todo o mundo, provocando perdas de até 45% na produção em feijoeiro comum, dependendo da pressão do patógeno, das condições ambientais e da cultivar utilizada (DIAZ *et al.*, 2001; DURSUN *et al.*, 2002; MKANDAWIRE *et al.*, 2004; MUTLU *et al.*, 2005; MANZANERA, *et al.*, 2005; MAHUKU *et al.*, 2006; ABD-ALLA *et al.*; 2010). O CBC também causa danos à cultura do feijão-de-vagem, induzindo a perdas tão significativas quanto em feijão comum (COYNE & SCHUSTER, 1974a; RAVA & SARTORATO, 1994; RODRIGUES *et al.*, 1999; FERREIRA *et al.*, 2004; BIANCHINI *et al.*, 2005).

No Brasil, o CBC tem sido relatado em praticamente todas as regiões produtoras de *Phaseolus vulgaris*, com maior importância no Norte do Estado do Paraná, no Estado do Rio de Janeiro e na região central do Brasil, sobretudo nas safras das águas (TORRES & MARINGONI, 1999; TORRES *et al.*, 2009b).

São conhecidos dois tipos de bactérias do gênero *Xanthomonas* capazes de provocar o crestamento bacteriano em *Phaseolus vulgaris*. A bactéria *Xanthomonas axonopodis* pv *phaseoli* (*Xap*), causadora do Crestamento Bacteriano Comum (CBC), e a variante *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* var. *fuscans*, causadora do crestamento bacteriano fosco (VAUTERIN *et al.*, 2000; MKANDAWIRE *et al.*, 2004). Os sintomas dos dois tipos de crestamento são semelhantes, no entanto, a capacidade de produzir melanina *in vitro* permite a identificação da variante *fuscans* de *Xanthomonas* (CHAN & GOODWIN, 1999; HALFED-VIERA *et al.*, 2001). Este pigmento resulta da secreção e oxidação de um ácido que é intermediário do metabolismo da tirosina, não tendo relação com a patogenicidade da bactéria (DARSONVAL *et al.*, 2008). Ambas as bactérias são capazes de desenvolver o CBC em feijão, mas estudos indicam que a variante *fuscans* expressa maior agressividade no avanço dos sintomas (OPIO *et al.*, 1996; MUTLU *et al.*, 2007; DARSONVAL *et al.*, 2008; TORRES *et al.*, 2009a).

A despeito desta divisão dentro do gênero, existem evidências de diversidade genética dentro da própria espécie *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, o que é expresso tanto por dados de biologia molecular quanto pelas reações observadas pela inoculação do mesmo isolado em espécies diferenciadoras (VALARIN & MENTEN, 1992; HALFELD-VIEIRA & SOUZA, 2000; DURSUN *et al.*, 2002; MKANDAWIRE *et al.*, 2004; MAHUKU *et al.*, 2006), revelando uma diversidade genética na espécie ainda não compreendida.

No Brasil, os primeiros registros de CBC se deram no Estado do Paraná, por TRAVASSOS & CALDEIRA (1954), sendo, posteriormente, isolado o patógeno em plantas oriundas do Rio de Janeiro. Em 1967, o patógeno foi registrado por Kimati e Mascarenhas (RAVA & SATORATO, 1994) e PARADELA FILHO *et al.* (1967) em São Paulo. O CBC está disseminado em todas as regiões do país, apresentando maior incidência na safra das águas, quando as condições de temperatura e umidade são mais favoráveis ao patógeno (RAVA & SARTORATO, 1994; BIANCHINI *et al.*, 2005; MARQUES *et al.*, 2005).

As estratégias de controle do CBC incluem o uso de sementes certificadas, a rotação de culturas, a remoção de restos da cultura anterior (MKANDAWIRE *et al.*, 2004; ZANATTA *et al.*, 2007). Porém, mesmo com a aplicação destas medidas, o controle da doença pode ser dificultado. Estudos demonstram a necessidade de uma inoculação na concentração mínima de  $5 \times 10^6$  UFC.cm<sup>-2</sup> de folha para expressão dos sintomas, sendo que o patógeno é capaz de manter-se de forma epifítica em plantas próximas ao organismo-alvo ou mesmo em plantas suscetíveis

ao CBC, sem ocasionar a expressão dos sintomas, ou seja, sem ativar as reações que caracterizam a interação patógeno x hospedeiro (JACQUES *et al.*, 2005; DARRASSE *et al.*, 2007; DANHORN & FUQUA, 2007).

## SINTOMATOLOGIA

O principal meio de transmissão de *Xap* é a semente, na qual o inóculo pode permanecer viável por até 15 anos em dormência (ZAPATA *et al.*, 1985, BIANCHINI *et al.*, 2005). Contudo, o patógeno pode ser transmitido também via insetos vetores, como *Bemisia tabaci*, *Ceratomyza ruficornia*, *Chalcoderma ebeninus*, *Diaprepes abbreviata*, *Empoasca* sp. e *Nezara viridula*. Além destes vetores, sua disseminação pode ser intensificada por condições de chuvas com vento, pela presença de restos de cultura sem enterrio e pela circulação de pessoas ou máquinas na área de cultivo nas primeiras horas do dia, quando as plantas ainda estão molhadas por orvalho (SARTORATO *et al.*, 1996; BIANCHINI *et al.*, 2005). O patógeno pode sobreviver, de um ano para outro, nos restos de cultura de forma hipobiótica e em hospedeiros alternativos, de forma epifítica (SARTORATO *et al.*, 1996; GENT *et al.*, 2005; TORRES *et al.*, 2009a).

A bactéria penetra na folha, via estômatos ou ferimentos na superfície das mesmas, colonizando em seguida os espaços intercelulares, levando à dissolução gradual da lamela média (JACQUES *et al.*, 2005). A semente é penetrada via pedicelo, pelo funículo ou mesmo pelo microfilo, sendo que a penetração direta pelo tegumento da semente não tem sido observada (SARTORATO *et al.*, 1996; BIANCHINI *et al.*, 2005; DARSONVAL *et al.*, 2008). O patógeno pode permanecer sobre o tegumento de forma epifítica e penetrar pelos cotilédones no momento da germinação, resultando na infecção da planta jovem (JACQUES *et al.*, 2005; DANHORN & FUQUA, 2007; DARRASSE *et al.*, 2007).

Os sintomas do CBC são caracterizados por lesões em toda a parte aérea da planta, que se iniciam como pequenas manchas verde-escuras encharcadas e oleosas, podendo o tecido adjacente se tornar flácido. Com o progresso da infecção, as lesões tornam-se maiores e adquirem uma coloração marrom, com bordos amarelados, o que confere ao tecido atingido um aspecto necrótico de queima, o chamado crestamento (MOHAN & MOHAN, 1983; SARTORATO *et al.*, 1996; DIAZ *et al.*, 2001; MUTLU *et al.*, 2008). Estas lesões podem coalescer e levar à morte da folha, com conseqüente redução da fotossíntese. As lesões podem surgir em qualquer parte da folha, sendo comum a evolução a partir dos bordos foliares (COYNE *et al.*, 2003; BIANCHINI *et al.*, 2005; TORRES *et al.*, 2009b).

Nas vagens, os sintomas consistem em lesões que são geralmente circulares, levemente côncavas, e de coloração marrom. Em casos graves, vagens inteiras podem murchar e morrer (COYNE *et al.*, 2003; DARRASSE *et al.*, 2007). Sementes em vagens menos afetadas podem não possuir sintomas de doença ou serem ligeiramente enrugadas (JACQUES *et al.*, 2005; TEBALDI *et al.*, 2007).

Quando plântulas crescem a partir de sementes infectadas, verificam-se as mesmas injúrias causadas por manchas características da infecção por *Xap* ou suas extremidades são totalmente destruídas. Na folhas primárias, podem ser observadas manchas aquosas em ambos os lados do filoplano após a germinação, indicando que a infecção inicial ocorreu, enquanto elas ainda estavam dobradas no interior das sementes (COYNE & SCHUSTER, 1974b; MARINGONI & LAURETTI, 1999; SILVA *et al.*, 2009).

As lesões no caule de mudas jovens começam como pequenas manchas aquosas que gradualmente se ampliam, podendo ter um aspecto de afundamento. Quando não morrem, estas plantas possuem um aspecto de nanismo e alguma lignificação no caule. Outra característica é o murchamento durante o calor do dia, com recuperação da turgência durante a noite. A superfície do caule, muitas vezes, divide-se, liberando um exudato bacteriano amarelado e um anelamento do tronco, geralmente começando no nó acima da inserção cotiledonar (VALARINI *et al.*, 1992; MABAGALA, 1997; DARRASSE *et al.*, 2007).

A intensidade do ataque e a rapidez do avanço da doença podem variar em função do tipo de isolado, da cultivar e das condições do ambiente (MAHUKU *et al.*, 2006). Contudo, a tendência natural é a de morte da planta por redução da superfície fotossintetizante, o que reduz a disponibilidade de carbono para atender às demandas da planta e à necrose dos tecidos. Estudos indicam que *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* tem a capacidade de penetrar em vagens, via sistema vascular, e infectar sementes sem causar lesões na superfície das vagens. (MABAGALA, 1997; DARRASSE *et al.*, 2007; LOPES *et al.*, 2008). Estudos utilizando a variante *fuscans* de *Xap*, revelam um sistema de secreção do tipo III, com a ação de genes *hrp* na regulação do processo de colonização (DARSONVAL *et al.*, 2008).

## EPIDEMIOLOGIA

A disseminação do patógeno no campo ocorre pelo vento, pela chuva em conjunto com vento, por insetos, por irrigação por aspersão com água contaminada pelo patógeno e por outros vetores, sendo que o excesso de potássio e fósforo pode favorecer o ataque do patógeno (TORRES & MARINGONI, 1999; BIANCHINI *et al.*, 2005; MANZANERA *et al.*, 2005).

Condições de temperatura elevada (25 a 35°C) e a intermitência entre chuva e seca são ideais para a propagação do inóculo, sendo que condições de temperatura de 28°C em conjunto com alta umidade são propícias à ocorrência de epidemias (MKANDAWIRE *et al.*, 2004), condições estas comuns em regiões tropicais e, especificamente, no Estado do Rio de Janeiro, durante o período chuvoso (LUMBRELAS *et al.*, 2003).

Os principais alvos de ataque do patógeno são as folhas e as vagens, embora, nos estádios finais de contaminação, a doença atinja toda a parte aérea (POZZA *et al.*, 1999; THEODORO, 2004; SILVA *et al.*, 2009). A bactéria *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* pode se manter viável por longo período de tempo em diferentes locais do agroecossistema, como sobre o tegumento da semente, restos de cultura, plantas hospedeiras em que o patógeno possa hibernar, ou mesmo em sobrevivência no solo (JACQUES *et al.*, 2005; MARQUES *et al.*, 2005; DARRASSE *et al.*, 2007; DANHORN & FUQUA, 2007).

Estudos demonstram que as condições ótimas para a conservação de sementes são as mesmas para a manutenção da longevidade de *Xap*, sendo que uma simples fonte de inóculo em uma planta pode contaminar uma área equivalente a um círculo de 8 metros em seu entorno, ou seja, uma planta doente em 10000, é suficiente para causar uma grave epidemia (COYNE & SCHUSTER, 1974a; DÍAZ *et al.*, 2001; MARQUES *et al.*, 2005).

Nos EUA, foram estimadas perdas de produção por ataque do CBC em torno de 10 a 40% em feijoeiro comum (WALLEN & JACKSON, 1975). YOSHII (1980) observou perdas causadas pelo CBC, na Colômbia entre 22 e 45% em



condições de infecção natural e inoculação artificial, respectivamente.

O estágio de desenvolvimento da planta interfere significativamente na reação do feijoeiro à infecção de *Xap* (COYNE *et al.*, 1983; TORRES & MARINGONI, 1999). No entanto, trabalhos de avaliação da resistência de feijoeiro à *Xap* têm realizado a inoculação tanto na fase vegetativa quanto na fase reprodutiva (COYNE & SCHUSTER, 1974a; ZAPATA *et al.*, 1985).

No Brasil, as informações disponíveis sobre as perdas de produtividade, ocasionadas pelo CBC em feijão-de-vagem, são ainda inexistentes. No Estado do Paraná, foi observada uma taxa de 84% de contaminação com *Xap* em lotes de sementes de feijão comum examinados (MARINGONI & KOMORI, 1989), sendo que outros estudos indicam perdas de produtividade de 22 a 45% (RAVA & SARTORATO, 1994; SARTORATO *et al.*, 1996; DIAZ *et al.*, 2001).

VALARINI & MENTEN (1992) observaram que a emergência de plântulas não é afetada por taxas de infestação com *Xap* maiores que 10%, contudo a produção de grãos é afetada em níveis de infecção nas sementes a partir de 5%. Para algumas cultivares de feijoeiro, o desenvolvimento de epidemia do CBC dependeu mais do nível de resistência horizontal das cultivares e das condições climáticas do que da quantidade de inóculo presente nas sementes (MARINGONI *et al.*, 1993).

OPIO *et al.*, (1996) constataram que a população mínima para iniciar a infecção foi de  $10^2$  UFC.semente<sup>-1</sup> em condições de campo, e que uma porcentagem de 0,2% de sementes infectadas foi suficiente para provocar severa epidemia. HABTU *et al.*, (1996) estudando a relação entre práticas de manejo e condições edafoclimáticas com a ocorrência de doenças foliares na cultura do feijão comum, por três anos consecutivos, observaram influência da época de plantio, da presença de plantas invasoras e do plantio sucessivo do feijoeiro na ocorrência do CBC em regiões da Etiópia. Na Tanzânia, MABAGALA (1997) detectou infecção por *Xap* em sementes oriundas de plantas assintomáticas de cultivares de feijoeiro consideradas como resistentes ao CBC, o que foi apontado pelos autores como um componente importante na epidemiologia da doença.

Dentre as metodologias possíveis para inoculação de *Xap* em folhas, como por exemplo, inoculação com seringa, corte com tesoura e outros métodos, o corte com tesoura tem sido o mais utilizado. SANTOS (2000), comparando três métodos de inoculação de estirpes de *Xap* em plantas de feijoeiro, concluiu que a inoculação de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* por corte com tesoura permite uma avaliação precisa e otimiza a inoculação de um grande número de plantas.i

CONTRERAS *et al.*, (2001) analisaram, por microscopia eletrônica, o desenvolvimento das interações patógeno-hospedeiro entre *Xap* e tecidos foliares de plantas de feijoeiro com três níveis distintos de resistência ao CBC, inoculados com o patógeno 17 dias após a semeadura. Neste estudo, em análises efetuadas aos 14 e 21 dias após a inoculação, os autores observaram que plantas resistentes possuíam a capacidade de encapsular o patógeno, enquanto que plantas moderadamente resistente tinham poucas bactérias em espaços intercelulares, observando-se a formação de vesículas entre a membrana plasmática e a parede celular. Para o genótipo suscetível, observou-se um maior número de bactérias nos espaços intercelulares, ocorrendo um processo de rompimento da lamela média, com condensação do citoplasma e desintegração de organelas celulares. Os autores observaram ainda a penetração de células bacterianas no tecido vascular, demonstrando que, em estádios mais avançados, *Xap* pode colonizar

tecidos vasculares, levando à degradação dos tecidos e à morte da planta.

Com relação aos danos causados pelo CBC, DIAZ *et al.*, (2001), avaliando efeitos do CBC na produção e na fotossíntese do feijoeiro, observaram que o CBC reduz a taxa fotossintética líquida da planta, não somente devido à redução de área foliar pelas lesões formadas, mas também pela redução da eficiência fotossintética dos tecidos verdes remanescentes da folha e da duração da área fotossintética sadia. Neste trabalho, foram observadas quedas da taxa fotossintética de 5 a 45%, variando em função do genótipo utilizado e da quantidade inicial do inóculo.

JAQUES *et al.*, (2005) avaliaram a ocorrência de *Xap* no filoplano das folhas de feijão, observaram a presença de células isoladas e de colônias de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* na superfície foliar, sendo que a indução de um estresse hídrico reduziu drasticamente a proporção de células isoladas de *Xap*, indicando que a agregação seguida da formação de um biofilme na superfície da folha, é uma estratégia utilizada por *Xap*, durante a colonização da folha, para proteção contra estresses e manutenção de reservas.

A diversidade genética e as propriedades fenotípicas de *Xap*, em diferentes regiões da Espanha, sugerem múltiplos eventos de introdução deste patógeno, denotando que este processo pode ter-se repetido em escala global nos diferentes ambientes de cultivo de *Phaseolus vulgaris* (LÓPEZ *et al.*, 2006). DANHORN & FUQUA (2007), revisando vários autores, destacam a presença de genes que codificam a fixação na superfície do hospedeiro em *Xanthomonas*, indicando um comportamento “coletivo e sedentário” ao invés do “nomadismo”.

TORRES *et al.*, (2009a), avaliando a presença de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* em folíolos de feijoeiro na superfície do solo, ou incorporados em profundidades de até 15 cm, observaram uma capacidade de sobrevivência entre 65 a 180 dias para folíolos na superfície do solo, e entre 30 a 120 dias quando os folíolos foram incorporados no solo. Com a ocorrência de chuvas e altas temperaturas, o período de sobrevivência de *Xap* nos folíolos e no interior do solo se reduziu em 1/3 em relação ao anteriormente observado.

Contudo, o principal meio de transmissão de *Xap* ainda é a semente (GITAITIS & WALCOTT, 2007; TEBALDI *et al.*, 2007). De sete lotes de sementes de feijão comum coletados em quatro diferentes locais, em cinco lotes, foram detectadas respostas positivas quanto à presença de *Xap*, o que foi confirmado por testes bioquímicos, fisiológicos e de patogenicidade nas plântulas de *Phaseolus vulgaris* (ABD-ALLA *et al.*, 2010). Cabe ressaltar que, no Brasil, a portaria nº 3 de 5 de janeiro de 2004 do Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA), considera *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* como praga não-quarentenária e adota tolerância zero para a presença deste patógeno em lotes de sementes.

### **MELHORAMENTO GENÉTICO VEGETAL VISANDO À RESISTÊNCIA AO CBC EM *Phaseolus vulgaris* L.**

O emprego de germoplasma resistente é a forma ideal para o controle de doenças, uma vez que conjuga baixo custo e fácil utilização, constituindo o principal componente no manejo integrado de doenças (AGRIOS, 2005). Segundo MATOS *et al.*, (2007), os programas de melhoramento genético para *Phaseolus vulgaris* no Brasil são restritos e predominantemente concentrados no setor público, sendo necessária a análise periódica dos mesmos para avaliação de suas contribuições e busca de novas metodologias que possam melhorar a sua eficácia.

Devido ao baixo nível de tecnologia empregado por pequenos produtores para a produção de feijão no Brasil, a ineficácia do controle químico contra o CBC, e o enfoque atual dado pelo mercado à produção de alimentos de forma sustentável, o emprego de cultivares resistentes é considerado a estratégia mais efetiva, economicamente viável e ambientalmente segura para o controle do CBC.

Como o sucesso de um programa de melhoramento depende dos genitores selecionados, e de sua competência para gerar indivíduos superiores quando em cruzamento, a obtenção de cultivares resistentes ao CBC demanda a identificação da diversidade genética para resposta ao ataque de *Xap* em feijão-de-vagem, e a compreensão do mecanismo de herança desta resistência. Neste sentido, tendo em vista a estreita base genética da cultura do feijão-de-vagem, em que 76% do germoplasma de feijão-de-vagem provêm das variedades Tendercrop, Blue Lake e Harvest (ZAUMEYER, 1972), torna-se evidente a necessidade de estudos buscando fontes de resistência ao CBC e a introgressão destes genes de resistência ao *background* genético da cultura.

Embora já existam no mercado cultivares de feijão comum com moderada resistência ao CBC, ainda não foram lançadas cultivares de feijão-de-vagem com nenhum nível de resistência a esta patologia. A natureza complexa da resistência ao CBC e a elevada influência do ambiente e do período de avaliação na expressão dos sintomas, justificam os reduzidos valores de herdabilidade, observados em diversos trabalhos, buscando transferir resistência a esta patogenicidade, sobretudo, em gerações segregantes iniciais (SINGH E MUNOZ; 1999; JUNG *et al.*, 1999; RODRIGUES *et al.*, 1999; FERREIRA *et al.*, 2003; MARQUEZ *et al.*, 2007).

A resistência do feijoeiro ao CBC é geneticamente complexa, sendo relatada por diversos autores como oligogênica ou poligênica (COYNE & SCHUSTER, 1974(a); COYNE & SCHUSTER, 1983; KELLY *et al.*, 2003; SANTOS *et al.*, 2003; MANZANERA *et al.*, 2005). O mapeamento de regiões do genoma do feijoeiro, relacionadas à resistência ao CBC, utilizando 143 marcadores RAPD, em plantas F3 resultantes do cruzamento entre o genótipo resistente à *Xap* BAC-6 e o genótipo suscetível HAB-52, identificaram cinco QTLs, para a reação à *Xap* em folhas, e um QTL relacionado a resistência à *Xap* em vagens, localizado em um grupo de ligação distinto. Os diferentes QTLs identificados, neste experimento, explicaram de 12,7 a 68,7% da variação fenotípica observada para a resistência ao CBC em folhas e vagens de *Phaseolus vulgaris*, denotando a complexidade da herança para o CBC, em que os genes que controlam a herança para resistência em folhas são distintos dos genes responsáveis pela resistência ao CBC em vagens. (SANTOS *et al.*, 2003). Todavia, outras investigações apontam para a existência de mais de 20 QTLs relacionados à resistência ao CBC, com efeitos genéticos variáveis e distribuídos por todos os 11 cromossomos do feijoeiro (KELLY *et al.*, 2003; MANZANERA *et al.*, 2005).

Além da resistência variar com o patógeno e o ambiente em questão (ARNAUD-SANTANA *et al.*, 1994; YU *et al.*, 2004; KELLY *et al.*, 2003; IBARRA-PEREZ & KELLY, 2005), o estágio de desenvolvimento da planta interfere significativamente na reação do feijoeiro à infecção de *Xap* (COYNE *et al.*, 1973; TORRES & MARINGONI, 1999). No entanto, trabalhos de avaliação da resistência de feijoeiro à *Xap* têm realizado a inoculação tanto na fase vegetativa quanto na fase reprodutiva (ZAPATA *et al.*, 1985; SINGH & MUNOZ; 1999; TAR'AN *et al.*, 2001; SBALCHEIRO *et al.*, 2009).

Duas das principais fontes de resistência ao CBC, a cultivar Great Northern

Nebraska nº1 (GN nº1) e a cultivar Great Northern Nebraska nº1 Sel. 27 (GN nº1 Sel. 27), originam-se do cruzamento entre raças locais de *Phaseolus vulgaris* e genótipos de *Phaseolus acutifolius*. Até 2003, acreditava-se que os genes de resistência ao CBC fossem oriundos de *Phaseolus acutifolius*. Porém, a avaliação nas populações F<sub>2</sub> e F<sub>3</sub> de ambos os genitores de GN nº1, e GN nº1 Sel. 27, via marcadores SCAR, visando a determinar de qual dos genitores originou-se a incompatibilidade à *Xap* observada nestes genótipos, determinou que o QTL maior responsável pela resistência ao CBC era originário da raça local de feijão comum Montana nº 5 (MIKLAS *et al.*, 2003).

Em uma avaliação da transmissão de *Xap* para sementes a partir de vagens infectadas, verificou-se uma baixa porcentagem de sementes colonizadas por *Xap* em G.N. Nebraska nº 1 sel. 27, confirmando sua resistência ao patógeno (MARINGONI *et al.*, 1993). Contudo, o fato de se detectar a presença do inóculo na variedade resistente demonstra a dificuldade de conferir resistência total ao patógeno, em função do alto nível de mutabilidade e variabilidade observada no gênero *Xanthomonas*.

KELLY *et al.*, (2003), revisando diversos autores, relatam que estudos genéticos, utilizando marcadores moleculares identificaram quatro QTLs “maiores” capazes de conferir resistência ao CBC em *Phaseolus vulgaris*, os quais são homólogos em *Phaseolus acutifolius*. A combinação dos grupos B6, B8 e B10, por retrocruzamento e piramidação de genes oriundos de cultivar G.N. Nebraska nº1 sel. 27, e de variedades de *Phaseolus acutifolius* em um programa de seleção assistida por marcadores, permitiu a obtenção de genótipos de *Phaseolus vulgaris* resistentes ao CBC (MUTLU *et al.*, 2005).

Com relação à variabilidade genética observada para a manifestação do CBC em função do ambiente, RAVA *et al.*, (1990), avaliando o potencial patogênico de diversos isolados de *Xap* oriundos de regiões tropicais e temperadas, observaram uma maior severidade de ataque por parte de variedades dos ambientes tropicais, com um predomínio dos isolados brasileiros mais adaptados ao ambiente. OPIO *et al.*, (1996) avaliaram a variabilidade patogênica de isolados de *Xap* coletados em diversas regiões da África, sendo observada intensa variação entre os isolados quanto à severidade de ataque em função do genótipo utilizado para teste.

A grande maioria dos trabalhos de avaliação da resistência ao CBC em *Phaseolus vulgaris* L., utilizam a avaliação do progresso da doença ao longo do tempo como base para determinação da resistência ou susceptibilidade (JUNG *et al.*, 1999; DÍAZ *et al.*, 2001; FININSA & YUEN, 2002; VAN MAANEN & XU, 2003; MARQUES *et al.*, 2005; LIU *et al.*, 2008, TRINDADE *et al.*, 2012). Esta metodologia é consagrada na literatura e amplamente utilizada devido à sua precisão e acuidade, facilidade de aplicação e eficiência para discriminar indivíduos resistentes ou suscetíveis a um patógeno (JEGER & VILJANEN-ROLLINSON, 2001). Esta metodologia consiste na conversão de notas atribuídas ao progresso dos sintomas da doença sobre algum órgão da planta, ao longo do tempo, em uma medida qualitativa que distingue indivíduos resistentes ou suscetíveis pelo cálculo da área abaixo da curva de progresso da doença (AHAMED *et al.*, 2004; JEGER, 2004).

Uma das principais fontes de resistência ao CBC, no gênero *Phaseolus* é a cultivar G.N. Nebraska nº1 sel. 27. Em uma avaliação da transmissão de *Xap* para sementes a partir de vagens infectadas, G.N. Nebraska nº1 sel. 27 teve uma baixa porcentagem de sementes colonizadas por *Xap*, confirmando sua resistência ao patógeno (MARINGONI *et al.*, 1993). Contudo, o fato de se detectar a presença do

inóculo, na variedade resistente, demonstra a dificuldade de conferir resistência total ao patógeno, em função do alto nível de mutabilidade e variabilidade observado em *Xap* (MKANDWIRE *et al.*, 2004; MAHUKU *et al.*, 2006).

Com relação a quantificação do CBC em vagens, RODRIGUES *et al.*, (1998) sugeriram uma escala diagramática baseada no tamanho da lesão efetuada com agulha hipodérmica previamente inserida em placas de “petri”, contendo colônias previamente riscadas de *Xap*. TRINDADE *et al.*, (2012) avaliaram a resistência ao CBC em folhas e vagens de genótipos de feijão comum e feijão-de-vagem com base na AACPD, período latente e diâmetro da lesão em vagens, utilizando dois isolados distintos de *Xap* e a mesma metodologia descrita por RODRIGUES *et al.*, (1998). Neste experimento, os autores não observaram diferenças significativas entre estirpes quanto aos componentes de resistência avaliados, com exceção do diâmetro da lesão em vagens. Em contrapartida, observaram-se diferenças significativas entre os genótipos avaliados para todos os componentes de resistência avaliados independente da estirpe utilizada, com exceção do DLV. Neste trabalho houve baixa correlação entre AACPD e o diâmetro da lesão em vagens, corroborando o fato de que os genes que controlam a resistência em folhas são distintos dos genes que comandam a resistência ao CBC em vagens (FERREIRA *et al.*, 2004).

Avaliando a variabilidade genética quanto à infecção por *Xap* em genótipos de feijão-comum, MKANDWIRE *et al.*, (2004) verificaram uma especificidade com relação à resposta à inoculação de *Xap* entre cultivares e isolados fitopatogênicos de uma mesma região, o que levou os autores a concluir a possibilidade de coevolução entre o patógeno e o hospedeiro em feijão comum, o que demanda uma constante busca por fontes de resistência a esta bacteriose.

Por sua vez, MAHUKU *et al.*, (2006) avaliando estirpes de *Xap* de diferentes origens por marcadores moleculares associados a genes ribossomais observaram uma grande diversidade dentro da espécie, demonstrando que, embora não ocorram distinções de raça dentro da cultura, existe uma variabilidade genotípica dentro de *Xap* que se manifestará principalmente nas interações planta x patógeno.

Em pesquisa realizada com o objetivo de avaliar a resistência ao CBC sob condições naturais de 109 linhagens de indivíduos F<sub>7</sub> de *Phaseolus vulgaris*, originados do cruzamento entre o genótipo de feijão-de-vagem HAB 52, considerado suscetível ao CBC, e o genótipo de feijão comum BAC 6, considerado resistente ao CBC, FERREIRA *et al.*, (2003), trabalhando em dois ambientes distintos, observaram valores significativos de genótipo, ambiente e interação genótipo x ambiente, indicando, na expressão da resistência ao patógeno, a existência de efeitos de ambiente e genótipo. A comparação dos resultados da população F<sub>7</sub> com os da população F<sub>3</sub>, oriunda do mesmo cruzamento, demonstrou elevação da herdabilidade para índice de doença de 26,85% para 91,77% e do índice de variação de 0,26 para 1,36, respectivamente. Estes dados demonstram que, mesmo com níveis baixos de herdabilidade nas gerações iniciais, é possível a obtenção de indivíduos resistentes ao CBC, uma vez que a herdabilidade para este caráter tende a se elevar com o avanço da endogamia em gerações avançadas de autofecundação.

Pesquisas indicam que a incorporação de poucos QTLs de efeito maior pode conferir resistência de amplo espectro à *Xap* em *Phaseolus vulgaris* (YU *et al.*, 2000; MIKLAS *et al.*, 2003; 2006). VANDERMARK *et al.*, (2008) estudaram a interação entre os QTLs BC420 e SU91 na expressão da resistência ao CBC em

*Phaseolus vulgaris* utilizando 120 linhas isogênicas de feijão comum, derivadas do cruzamento entre o genitor resistente XAN 159, portador dos dois QTLs, e o genitor Teebus, suscetível à *Xap*. Neste trabalho, a avaliação das taxas de segregação dos dois QTLs para a resistência ao CBC, por meio do uso de PCR em tempo real e marcadores SCAR, revelou que a resistência ao CBC nas linhagens avaliadas era resultante de efeitos de interação epistática entre estes locos, que se caracterizou como um modelo de herança de epistasia recessiva, na proporção de nove genótipos resistentes: três moderadamente resistentes e quatro suscetíveis à *Xap*.

Porém, em outra pesquisa, a avaliação da interação entre os QTLs SAP6 e SU91, ambos relacionados com a resistência à *Xap*, em duas populações F<sub>2</sub> distintas de *Phaseolus vulgaris*, utilizando marcadores co-dominantes, revelou o predomínio de efeitos de dominância por parte do QTL SU91 na expressão da resistência à *Xap* (VANDERMARK *et al.*, 2009), dado este que se coaduna com a prevalência da média dos quadrados dos efeitos de CEC na resposta ao CBC obtida neste experimento (Tabela 13). No trabalho de VANDERMARK *et al.*, (2009), a ausência de efeito do QTL SAP6 na expressão da resistência ao CBC, identificado anteriormente por MIKLAS *et al.*, (2003) como responsável pela resistência à *Xap* na cultivar Montana nº 5 de feijão comum, foi justificada como devida a uma possível resistência a isolados específicos de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* por parte deste QTL ou a efeitos ambientais.

### **APLICAÇÕES DA ANÁLISE DIALÉLICA NO MELHORAMENTO DE *Phaseolus vulgaris* L. VISANDO À RESISTÊNCIA AO CRESTAMENTO BACTERIANO COMUM**

Em um programa de melhoramento genético, a seleção de genótipos visando à obtenção de indivíduos capazes de propiciarem ganhos de seleção, em gerações avançadas, representa uma das etapas mais críticas (SILVA *et al.*, 2000; FERREIRA *et al.*, 2004). Para iniciar um programa de melhoramento, o melhorista dispõe de algumas estratégias, destacando-se os cruzamentos dialélicos, que permitem a identificação de genitores com base em seus próprios valores genéticos e, principalmente, nas suas capacidades de se combinarem em híbridos que produzem populações segregantes promissoras (RAMALHO *et al.*, 1993; VENCOVSKY & BARRIGA, 1992; CRUZ *et al.*, 2004).

Um dialelo consiste em um esquema de acasalamento para o cruzamento de um grupo de genitores, que podem ser linhagens, variedades, clones, etc., resultando em um conjunto de  $p(p-1)/2$  híbridos, que pode incluir, além dos respectivos pais, híbridos recíprocos e outras gerações relacionadas, retrocruzamentos, etc. (BORÉM & CAVASSIM, 1999; CRUZ *et al.*, 2004). Na literatura, são citadas diferentes metodologias de análise dos cruzamentos dialélicos, como os métodos de JINKS & HAYMAN (1953), HAYMAN (1954), GRIFFING (1956), e GARDNER & EBERHART (1966), envolvendo os dialelos balanceados, e os que abordam dialelos parciais, incluindo os circulantes (KEMPTHORNE E CURNOW, 1961), dialelos incompletos e dialelos desbalanceados (CRUZ *et al.*, 2004).

As metodologias de análise objetivam: estimar parâmetros úteis para a seleção de genitores; o entendimento dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres de interesse para a seleção dos genitores para hibridação; a avaliação do comportamento de híbridos possíveis em um conjunto

de genótipos parentais; o entendimento da natureza e magnitude dos efeitos genéticos envolvidos na determinação dos caracteres; e o fornecimento de subsídios para decidir a melhor estratégia para o melhoramento de uma população (VENCOVSKY & BARRIGA, 1992; VIANA & MATTA, 2003; GONÇALVES-VIDIGAL *et al.* 2007; VIEIRA *et al.*, 2009).

Existem cinco tipos de esquemas de dialelos (CRUZ *et al.*, 2004): a) Dialelos balanceados, que incluem os híbridos  $F_1$ 's entre todos os pares, podendo incluir os genitores, que são dialelos balanceados de meia tabela, ou ainda os híbridos recíprocos, chamados dialelos balanceados completos; b) Dialelos parciais, que são aqueles que envolvem dois grupos de genitores e seus respectivos cruzamentos; c) Dialelos circulantes, nos quais os genitores são representados no delineamento por um mesmo número de cruzamentos, porém inferior a P-1, como nos balanceados; d) Dialelos incompletos, em que os genitores são representados por um número variável de cruzamentos e; e) Dialelos desbalanceados, em que todas as combinações híbridas estão representadas, mas em frequência variável devido ao número desigual de repetições por tratamento.

Todas as metodologias de análise dialélica já disponíveis pressupõem a homogeneidade e a independência dos erros relativos às médias, exceto a que trata dos dialelos desbalanceados de CRUZ *et al.*, (2004), que contempla a heterocedasticidade das médias, advinda de número desigual de observações das diferentes combinações híbridas, avaliadas em delineamento experimental inteiramente ao acaso. Nesses casos especiais devem-se adotar métodos generalizados na estimação dos parâmetros genéticos (SILVA *et al.*, 2000).

RAMALHO *et al.*, (1993) destacam a necessidade da escolha criteriosa dos genitores para dialelos em plantas autógamas. Em função das características a serem recombinadas nos indivíduos segregantes, pode haver uma amostragem limitada de genitores na população-base, não permitindo aferir parâmetros genéticos importantes, como variâncias, herdabilidade e grau médio de dominância, devido ao número reduzido de indivíduos selecionados para avaliação. Para estudos de herança em plantas autógamas, das metodologias possíveis de uso na análise dialélica, três são as mais utilizadas para estudos de herança (VENCOVSKY & BARRIGA, 1992; CRUZ *et al.*, 2004): a Metodologia proposta por GARDNER & EBERHART (1966), a metodologia proposta por HAYMAN (1954), e a metodologia proposta por GRIFFING (1956).

A metodologia de GRIFFING (1956) baseia-se em parâmetros obtidos por meio de dialelo, para a estimação da capacidade combinatória, que é definida como a habilidade ou a capacidade de complementação de alelos no genoma de híbridos resultantes do cruzamento de dois genitores distintos (ALLARD, 1971). A capacidade combinatória se divide em capacidade geral de combinação (CGC), que consiste na capacidade de um genitor produzir progênies com um dado comportamento ou característica quando cruzado com uma série de genitores; e em capacidade específica de combinação (CEC), que representa o comportamento de dois indivíduos em uma combinação específica, sendo utilizada para estimar os desvios de comportamento de um híbrido com relação ao esperado com base no CGC, estando associada aos efeitos dos desvios de dominância e epistasia envolvendo dominância (CRUZ *et al.*, 2004).

Em situações em que o quadrado médio da CEC não é significativo, admite-se que o comportamento dos híbridos resultantes do dialelo pode ser previsto com base na CGC (VENCOVSKY & BARRIGA, 1992). A CGC constitui uma estimativa

fortemente vinculada à variância aditiva e, assim, os genitores com alta CGC, são os mais recomendados para constituírem novas populações (MIRANDA *et al.*, 1988; RAMALHO *et al.*, 1993; FERREIRA *et al.*, 2004; CRUZ *et al.*, 2004).

Esta metodologia apresenta quatro modelos experimentais: a) o método 1, em que são avaliadas  $p^2$  combinações; b) o método 2, em que são incluídas  $p(p+1)/2$  combinações, excetuando-se os genitores; c) o método 3, em que são incluídas  $p(p-1)$  combinações, excetuando-se genitores; d) método 4, em que são incluídas  $p(p-1)/2$  combinações, menos os genitores e os híbridos recíprocos. Cada um destes modelos pode ser considerado: um modelo fixo, em que os genitores possuem propriedades genéticas particulares que os distinguem da população de origem; ou um modelo aleatório, quando os genitores representam a população (RAMALHO *et al.*, 1993).

Com base em uma pesquisa sobre a resistência ao CBC, em condições de casa de vegetação, por meio de um dialelo completo sem recíprocos, composto por cinco genótipos de feijão comum, sendo três resistentes ao CBC e dois suscetíveis e seus híbridos  $F_1$ , observou-se contribuição mais expressiva dos genitores CB 733753, CB 511687-1 e Diamante Negro para a resistência enquanto Rosinha G-2 e Compuesto Chimaltenango 2 contribuíam para a suscetibilidade dos híbridos avaliados para o CBC, sendo constatados efeitos de dominância parcial da suscetibilidade à *Xap* para a maioria dos cruzamentos analisados (SILVA *et al.*, 2000).

Investigando a capacidade combinatória para resistência ao crestamento bacteriano, por meio de dialelo envolvendo cinco genitores de *Phaseolus vulgaris*, avaliado pelo modelo II de GRIFFING (1956), RODRIGUES *et al.*, (1999) verificaram valores de CGC significativos para resistência ao CBC em folhas e vagens, e valores significativos de CEC apenas para a resistência em vagens. A CGC, para resistência ao CBC entre os genitores variou de 0,275 a -0,483 em folhas, e de 0,325 a -0,326 em vagens, sendo que as combinações mais promissoras entre os híbridos avaliados foram Alessa x Bac-6; Alessa x A-794; e Hab 52 x Bac-6. Os autores concluíram que a herança da resistência ao ataque de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* é controlada por efeitos aditivos, para a resistência em folhas e por efeitos dominantes, para resistência em vagens, sendo possível a fixação dos genes de resistência à doença em gerações avançadas, o que foi confirmada pela avaliação da população oriunda do cruzamento Hab 52 x Bac 6 na geração  $F_7$  (FERREIRA *et al.*, 2003).

Diante do anteriormente exposto, conclui-se que tanto o isolado utilizado quanto as variações do ambiente em questão podem interferir na resposta ao CBC por parte de genótipos de *Phaseolus vulgaris*, sendo que a interação conjunta entre estes três componentes é que irá definir o mecanismo de herança para a resistência à *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*. Esta conclusão implica a necessidade de a aferição da resistência à *Xap* em *Phaseolus vulgaris* considerar sempre o uso do maior número possível de genótipos contra diferentes estirpes, considerando também o efeito que o ambiente de avaliação exerce sobre o patossistema.

Além disso, para o melhoramento visando à resistência ao CBC em *Phaseolus vulgaris*, deve ser considerada a possibilidade da existência de genes de resistência ligados a caracteres indesejáveis ou deletérios do ponto de vista comercial (RODRIGUES *et al.*, 1999; MUTLU *et al.*, 2008; LIU *et al.*, 2008). MUTLU *et al.*, (2005) avaliaram a transferência de genes para a resistência ao CBC, via retrocruzamento assistido por marcadores RAPD, utilizando uma



linhagem recombinada de feijão, como doador de resistência, e a cultivar comercial de feijoeiro “Chase” como doador recorrente. Neste estudo, a despeito da total recuperação das características morfoagronômicas do genitor recorrente, um importante QTL de efeito maior na resistência ao CBC não pode ser transferido para as linhagens obtidas por este retrocruzamento por estar ligado a um gene que conferia coloração indesejável ao tegumento da semente.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Um programa de melhoramento para qualquer espécie vegetal deve contemplar: a definição precisa do problema; a avaliação dos caracteres a serem melhorados; a determinação da existência, do nível e da natureza da variação genética na espécie; a hibridação e seleção das progênies mais adaptadas; e a avaliação a campo dos genótipos resultantes.

Devido à inexistência de cultivares de feijão-de-vagem de hábito determinado com resistência ao CBC, torna importante a identificação de fontes de resistência, bem como o estudo de mecanismos de herança e a aferição da capacidade de intercombinação entre genótipos de feijão-de-vagem e feijão comum objetivando a elevação dos níveis de resistência a esta patogenicidade.

Um outro fato a ser considerado é a estreita base genética observada em *Phaseolus vulgaris* L., sobretudo ao se considerar o feijão-de-vagem. Um dos maiores desafios do melhoramento genético vegetal é a obtenção de ganhos por seleção em um material com reduzida divergência genotípica, sem que haja estreitamento da variabilidade genética, o que exige a aplicação de métodos experimentais cada vez mais refinados para a obtenção de ganhos por seleção.

A estratégia mais efetiva, economicamente viável e ambientalmente segura para o controle do CBC, é o uso de cultivares resistentes, o que demanda a identificação da diversidade genética para resposta ao ataque de *Xap* em feijão-de-vagem e a compreensão do mecanismo de herança desta resistência, visando ao incremento da produtividade em feijão comum e feijão-de-vagem, sendo necessário direcionar o melhoramento para a busca de genótipos adaptados para cada região que reúnam todas as características desejáveis para a cultura.

Para o controle do CBC, a determinação do controle genético dos caracteres em diferentes genitores constitui uma etapa fundamental no início de um programa de melhoramento, uma vez que tanto o isolado utilizado quanto as variações do ambiente em questão podem interferir na resposta ao CBC por parte de genótipos de *Phaseolus vulgaris*, sendo que a interação conjunta entre estes três componentes é que irá definir o mecanismo de herança para a resistência à *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, demandando que a aferição da resistência à *Xap* em *Phaseolus vulgaris* considere sempre o uso do maior número possível de genótipos contra diferentes estirpes, considerando também o efeito que o ambiente de avaliação exerce sobre o patossistema.

O cruzamento entre genitores superiores, com a máxima exploração da variabilidade genotípica dos mesmos, é uma das principais ferramentas para o incremento da produtividade dos cultivos. Neste contexto, o cruzamento dialélico é uma importante ferramenta que permite a identificação dos melhores genitores e cruzamentos por meio da recombinação de genes entre diferentes indivíduos, explicitando os efeitos genéticos e a herança de diferentes caracteres, permitindo indicar os métodos mais eficientes para a condução da população segregante visando à obtenção de genótipos superiores em gerações avançadas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

ABD-ALLA, M.H.; BASHANDY, S.R.; SCHNELL, S. Occurrence of *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, the Causal Agent of Common Bacterial Blight Disease, on Seeds of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Upper Egypt. **Folia Microbiológica**, Czech, 55 (1), p. 47–52, 2010.

ABREU, F.B.; LEAL, N.R.; RODRIGUES, R.; AMARAL JÚNIOR, A.T.; SILVA, D.J.H. Divergência genética entre acessos de feijão-de-vagem de hábito de crescimento indeterminado. **Horticultura Brasileira**, Vitória da Conquista, 22(3), p. 547-552, 2004.

ACOSTA-GALLEGOS, J.; KELLY, J.D.; GEPTS, P. Prebreeding in Common Bean and Use of Genetic Diversity from Wild Germplasm. **Crop Science**, Madison. 47(S3), p. 44-59, 2007.

AGRIOS, G.N. **Plant pathology**. Elsevier, Academic, 922p, 2005.

AHAMED, M.L.; SINGH, S.S.; SHARMA, B.; RAM, R.B. Evaluation of inheritance to leaf rust in wheat using area under disease progress curve. **Hereditas**. 141, p. 323-327, 2004.

ALLARD, R.W. **Princípios do melhoramento genético de plantas**. São Paulo: Edgard Blücher, 381p, 1971.

ARANTES L.O.; RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A.F.B. Controle genético da incompatibilidade do cruzamento entre cultivares andinas e mesoamericanas de feijoeiro comum. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras. 32: 978-980, 2008.

ARNAUD-SANTANA E.; COYNE D.P.; ESKRIDGE K.M.; VIDAVER A.K. Inheritance, low correlations of leaf, pod, and seed reactions to common blight disease in common beans, and implications for selection. **Journal of American Society Horticulture Science**. 119(1), p. 116–121, 1994.

BARELLI, M.A.A.; VIDIGAL, M.C.G.; AMARAL JÚNIOR, A.T.; VIDIGAL FILHO, P.S.; SCAPIM, C.A. Combining Ability Among Six Common Bean Cultivars Adapted To The North West Region Of Paraná State, Brazil. **Bragantia**, Campinas. 59(2), p. 159-164, 2000.

BIANCHINI, A.; MARINGONI, A.C.; CARNEIRO, S.M.T.P.G. Doenças do feijoeiro. In: Kimati, H.; Amorin, L.; Bergamin Filho, A.; Camargo, L.E.A.; Rezende, J.A.M. (Eds.). **Manual de Fitopatologia: doenças das plantas cultivadas**. 4ª ed. São Paulo: Editora Ceres, p. 376-399, 2005.

BORÉM, A.; CAVASSIM, J.E. Blocos de cruzamento. In, BORÉM, A. (Ed.) **Hibridação artificial de plantas**. Viçosa. Editora UFV, p. 15-63, 1999.

CASTELLANE, P.D.; VIEIRA, R.D.; CARVALHO, N.M. **Feijão-de-vagem (*Phaseolus vulgaris* L.): Cultivo e produção de sementes**. Jaboticabal:

FUNEP/FCAV-UNESP, 60p, 1988.

CEASA - Prohort - **Programa Brasileiro de Modernização do Mercado de Hortigranjeiro**. Disponível em <http://www.ceasa.gov.br/precos.php>. Acessado em outubro de 2010.

CHAN, J.W.Y.F.; GOODWIN, P.H. Differentiation of *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* from *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* var. *fuscans* by PFGE and RFLP. **European Journal of Plant Pathology**, p. 105: 867–878, 1999.

CHECA, O.E.; BLAIR, M.W. Mapping QTL for climbing ability and component traits in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Molecular Breeding**, . p.22: 201 -205, 2008.

CIDE – **Anuário estatístico do estado do Rio de Janeiro**. Disponível em <http://www.cide.rj.gov.br>. (acessado em outubro de 2010).

CONTRERAS, N.; TRIJILLO, G.; BORGES, O.; CENTENO, F. Análisis ultraestructural de la interacción de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* con genotipos resistentes, moderadamente resistentes y susceptibles de *Phaseolus vulgaris* L. **Interciencia**, Caracas, 26(11), p. 1-8, 2001.

COSTA, R.A.; RODRIGUES, R.; SUDRÉ, C.P. Resistência genética à mancha bacteriana em genótipos de pimentão. **Horticultura Brasileira**. 20(1), p. 86-89, 2002.

COYNE, D.P.; SCHUSTER, M.L. Breeding and genetic studies of tolerance to several bean (*Phaseolus vulgaris* L.) bacterial pathogens. **Euphytica**, Waningen. 23: 651-656, 1974a.

COYNE, D.P.; SCHUSTER, M.L. Differential reaction of pods and foliage of beans (*Phaseolus vulgaris*) to *Xanthomonas phaseoli*. **Plant Disease Reporter**. 58, p. 278-282(b), 1974b.

COYNE, D.P.; SCHUSTER, M.L. Genetics and breeding for resistance to bacterial pathogens in vegetable crops. **HortScience**, . 18, p. 30-36, 1983.

COYNE, D.P.; STEADMAN, J.R.; GODOY-LUTZ, G.; GILBERTSON, R.; ARNAUD-SANTANA, E.; BEAVER, J.S.; MYERS, J.R. Contributions of the Bean/Cowpea CRSP to management of bean diseases. **Field Crops Research**, 82, p.155–168, 2003.

CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J.; CARNEIRO, P.C.S.. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético - Volume I**. 3. ed. Viçosa: Editora UFV, v. 1. 480p, 2004.

DANHORN, T.; FUQUA, C. Biofilm Formation by Plant-Associated Bacteria. **Annual Review of Microbiology**, 61, p. 401–422, 2007.

DANSORVAL, A.; DARRASSE, A.; MEYER, D.; DEMARTY, M.; DURAND, K.;

BUREAU, C.; MANCEAU, C.; JACQUES, M.A. The Type III Secretion System of *Xanthomonas fuscans* subsp. *fuscans* Is Involved in the Phyllosphere Colonization Process and in Transmission to Seeds of Susceptible Beans. **Applied and Environmental Microbiology**, p. 2669–2678, 2008.

DARRASSE, A.; BUREAU, C.; SAMSOM, R.; MORRIS, C.E.; JACQUES, M.-A. Contamination of bean seeds by *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* associated with low bacterial densities in the phyllosphere under field and greenhouse conditions. **European Journal of Plant Pathology**. 119, p. 203–215, 2007.

DEBOUCK, D.G. Systematics and morphology. In: Schoonhoven, A. Van; Voysest, O. (Ed.). **Common beans: research for crop improvement**. Cali: CIAT: p. 55-118, 1991.

DIAS, L.A.S.; BARROS, W.S. Análises de regressão e correlação. In: Dias, L.A.S.; Barros, W.S. (eds.) **Biometria Experimental**. 1ª ed. Viçosa: Editora UFV, p. 149-182, 2009.

DÍAZ, C.G.; BASSANEZI, R.B.; GODOY, C.V.; LOPES, D.B.; BERGAMIN FILHO, A. Quantificação do efeito do Crestamento Bacteriano Comum na eficiência fotossintética e na produção do feijoeiro. **Fitopatologia Brasileira**. 26, p. 71-76, 2001.

DURSUN, A.; DONMEZ, M.F.; SAHIN, F. Identification of resistance to common bacterial blight disease on bean genotypes grown in Turkey. **European Journal of Plant Pathology**. 108:, p.811–813, 2002.

FAO (2011) FAO/ World Foods: Tabla de producción mundial de alimentos. Disponível em <<http://www.faostat.fao/faostat /collection?subset=agriculture>>. Acesso em 19/10/2011.

FERNÁNDEZ, F.; GEPTS, P.; LÓPEZ, M. Etapas de desarrollo de la planta de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). **Centro internacional de agricultura tropical**, Calí. 34p, 1986.

FERREIRA, C.F.; PEREIRA, M.G.; SANTOS, A.S.S.; RODRIGUES, R.; BRESSAN-SMITH, R.E.; VIANA, A.P.; DAHER, R.F. Resistance to common bacterial blight in *Phaseolus vulgaris* L. recombinant inbred lines under natural infection of *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*. **Euphytica**. 134, p. 43-46, 2003.

FERREIRA, C.F.; PEREIRA, M.G.; SANTOS, A.S.S.; RODRIGUES, R.; BRESSAN-SMITH, R.E.; VIANA, A.P.; DAHER, R.F. *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) recombinant inbred lines. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, 4, p. 100-104, 2004.

FERREIRA, F.M.; RIBEIRO JÚNIOR, J.I.; PACHECO, C.A.P.; SILVA, C.H.O.; MARTINS FILHO, S.. Genetic components of combining ability in a complete diallel. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**. 4, 338-343, 2004.

FILGUEIRA, F.A.R. **Novo manual de olericultura: Agrotecnologia Moderna na produção e comercialização de hortaliças**. Viçosa: Editora UFV, 412p, 2003.

FININSA, C.; YUEN, J. Temporal progression of bean common bacterial blight (*Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli*) in sole and intercropping systems. **European Journal of Plant Pathology**. 108, p. 485–495, 2002.

GARDNER, C.O.; EBERHART, S.A. Analysis and interpretation of the variety cross diallel and related populations. **Biometrics**, v. 22, p. 439–452, 1966.

GENT, D.H.; LANG, J.M.; SCHWARTZ, H.F.. Epiphytic survival of *Xanthomonas axonopodis* pv. *allii* and *X. axonopodis* pv. *phaseoli* on leguminous hosts and onion. **Plant Disease**, 89: 558-564, 2005.

GEPTS, P.; OSBORN, T.C.; RASCA, K.; BLISS, F.A. Phaseolin-protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.): evidence for multiple centers of domestication. **Economic Botany**. 40(4), p. 451-468, 1986.

GITAITIS, R.; WALCOTT, R. The Epidemiology and Management of Seedborne Bacterial Diseases. **Annual Review of Phytopathology**. 45, p. 371–397, 2007.

GONÇALVES-VIDIGAL, M.C.; BONETT, L.P.; VIDIGAL FILHO, P.S.; GONELA, A.; RIBEIRO, A.S. Genetic Control on the Performance of Common Bean Differential Cultivars to *Colletotrichum lindemuthianum* Races. **Brazilian archives of biology and technology**. 50(4), p. 579-586, 2007.

GRIFFING, B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. **Australian Journal of Biological Sciences**. 9, p. 463-493, 1956.

HABTU, A.; SACHE, I.; ZADOKS, J.C. A survey of cropping practices and foliar diseases of common beans in Ethiopia. **Crop protection**, 15(2), p. 179-186, 1996.

HALFELD-VIEIRA, B.A.; SOUZA, R.M. Virulência de isolados de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* e sua variante *fuscans*. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras. 24, p. 94-102, 2000.

HALFELD-VIEIRA, B.A.; SOUZA, R.M.; FIGUEIRA, A.R.; BOARI, A.J. Identificação de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* e *X. axonopodis* pv. *phaseoli* var. *fuscans* através da técnica de PCR. **Fitopatologia Brasileira**. 26, p. 737-740, 2001.

HAYMAN, B.I. The theory and analysis of the diallel crosses. **Genetics**. 39: 798-809, 1954.

HENRY, G.; JANSEN, W. Snap Beans in the developing world. Calif. **Centro internacional de agricultura tropical**. 366p, 1992.

JACQUES, M.A.; JOSI, K.; DARRASSE, A.; SAMSON, R. *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* var. *fuscans* Is Aggregated in Stable Biofilm Population

Sizes in the Phyllosphere of Field-Grown Beans. **Applied and Environmental Microbiology**. 71(4), p. 2008–2015, 2005.

JEGER, M.J. Analysis of disease progress as a basis forevaluating disease management practices. **Annual Review of Phytopathology**. 42, p. 61–82, 2004.

JEGER, M.J.; VILJANEN-ROLLINSON, S.L.H. The use of the area under the disease-progress curve (AUDPC) to assess quantitative disease resistance in crop cultivars. **Theoretical and Applied Genetics**. 102: 32-40, 2001.

JINKS, J.L.; HAYMAN, B.I. The analysis of diallel crosses. **Maize Genetics Cooperation Newsletter**. 27: 48-54, 1953.

JUNG, G.; SCROCK, P.W.; NIENHUIS, J.; COYNE, D.P.; ARNAUD-SANTANA, E.; ARIYARATHNE, H.M., MARITA, J.M. Confirmation of QTL Associated with Common Bacterial Blight Resistance in Four Different Genetic Backgrounds in Common Bean. **Crop Science**, Madison, 39, p. 1448-1455, 1999.

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**, 82, p. 135-154, 2003.

KEMPTHORNE, O.; CURNOW, R.N. The partial diallel cross. **Biometrics**. 17: 229-250, 1961.

KRAUSE, W.; RODRIGUES, R.; GONÇALVES, L.S.A.; BEZERRA NETO, F.V.; LEAL, N.R. Genetic divergence in snap bean based on agronomic traits and resistance to bacterial wilt. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**. 9, p. 246-252, 2009.

LOPES, P.; ALVES, P.F.R.; ZANDONÁ, C.; NUNES, M.P.; MEHTA, Y.R. Meio semi-seletivo para detectar *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* em sementes de feijoeiro e sua erradicação através do tratamento de sementes com o fungicida tolylfluaniid. **Summa Phytopathologica**. 34(3), p. 287-288, 2008.

LÓPEZ, C.E.; ACOSTA, I.F.; JARÁ, C.; PEDRAZA, F.; GAITÁN-SOLÍS, E.; GALLEGO, G.; BEEBE, S.; TOHME, J. Identifying Resistance Gene Analogs Associated With Resistances to Different Pathogens in Common Bean. **Phytopatology**, p. 88-96, 2003.

MABAGALA, R.B. The effect of populations of *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* in bean reproductive tissues on seed infection of resistant and susceptible bean genotypes. **European Journal of Plant Pathology**. 103, p. 175–181, 1997.

MADDEN, L.; HUGHES, G.V.D. Plant disease incidence: distributions, heterogeneity, and temporal analysis. **Annual Review of Phytopathology**. 33, p. 529–564, 1995.

MAHUKU, G.S.; JARÁ, C.; HENRÍQUEZ, M.A.; CASTELLANOS, G.; CUASQUER, J. Genotypic Characterization of the Common Bean Bacterial Blight Pathogens,

*Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* and *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* var. *fuscans* by rep-PCR and PCR-RFLP of the Ribosomal Genes. **Journal of Phytopathology**, Berlin, 154, p. 35–44, 2006.

MANZANERA, M.A.S.; ASENSIO, C.; SINGH, S.P. Gamete Selection for Resistance to Common and Halo Bacterial Blights in Dry Bean Intergene Pool Populations. **Crop Science**. 46, p. 131-135, 2005.

MARINGONI, A.C.; FREGONENSE, L.H.; TOLOFI, J.G.; KUROZAWA, C. Reação foliar da vagem de feijoeiro a *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* e transmissão da bactéria pelas sementes. **Fitopatologia Brasileira**. 18(3): 412-415, 1993.

MARINGONI, A.C.; KOMORI, N. Levantamento das bacterioses do feijoeiro no estado do Paraná. Brasília. **Fitopatologia Brasileira**. 14(3), p. 241-244, 1989.

MARINGONI, A.C.; LAURETTI, R.L.B. Reação de genótipos de feijoeiro comum a *Fusarium oxysporum* F. SP. *phaseoli*, *Macrophomina phaseolina* e *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli*. **Pesquisa agropecuária brasileira**, 34(4), p. 535-542, 1999.

MARQUES, A.S.A.; GUIMARÃES, P.M.; SANTOS, J.P.S.; VIEIRA, T.M. (2005) Sobrevivência e Viabilidade de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* em Sementes de Feijão Armazenadas sob Condições Controladas. **Fitopatologia brasileira**. 30(5): 527-531.

MÁRQUEZ, M.L.; TERÁN, H.; SINGH, S.P. Selecting Common Bean with Genes of different evolutionary origins for resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli*. **Crop Science**, Madison, 47, p. 1367-1374, 2007.

MATOS, J.V.; RAMALHO, M.A.P.; ABREU, A.F.B. Trinta e dois anos do programa de melhoramento genético do feijoeiro comum em Minas Gerais. **Ciência e agrotecnologia**, Lavras. 31(6), p. 1749-1754, 2007.

MIKLAS, P.N.; COYNE, D.P.; GRAFTON, K.F.; MUTLU, N.; REISER, J.; LINDGREN, D.T.; SINGH, S.P. A Major QTL for common bacterial blight resistance derives from the common bean great northern landrace cultivar Montana nº 5. **Euphytica**, Wageningen, 131, p. 137-146, 2003.

MIRANDA, J.E.C.; COSTA, C.P.; CRUZ, C. D. Análise dialélica em pimentão - I: Capacidade Combinatória. **Revista Brasileira de Genética**, Ribeirão Preto. 7, p. 431-440, 1988.

MKANDAWIRE, A.B.C.; MABAGALA, R.B.; GUZMÁN, P.; GEPTS, P.; GILBERTSON, R.L. Genetic diversity and pathogenic variation of common blight bacteria (*Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* and *X. campestris* pv. *phaseoli* var. *fuscans*) suggests pathogen co-evolution with the common bean. **Phytopathology**. 94, p. 593-603, 2004.

MOHAN, S.T.; MOHAN, S.K. Novas linhagens de feijoeiro resistentes ao Crestamento Bacteriano Comum. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília,

18(10), p. 1117-1120, 1983.

MOREIRA, R.M.P.; FERREIRA, J.M.; TAKAHASHI, L.S.A.; VASCONCELOS, M.E.C.; GEUS, L.C.; BOTTI, L. Potencial agronômico e divergência genética entre genótipos de feijão-vagem de crescimento determinado. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina. 30(1), p. 1051-1060, 2009.

MUTLU, M.; MIKLAS, P.; REISER, J.; COYNE, D. Backcross Breeding for improved resistance for common bacterial blight in Pinto bean (*Phaseolus Vulgaris* L.). **Plant Breeding**, . 124, p. 282-287, 2005.

MUTLU, N.; VIDAVER, A.K.; COYNE, D.P.; STEADMAN, J.R.; LAMBRECHT, P.A.; REISER, J. Differential pathogenicity of *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* and *X. fuscans* subsp. *fuscans* strains on bean genotypes with common blight resistance. **Plant Disease**. 92, p. 546-554, 2008.

O'TOOLE, J.C.; BLAND, W.L. Genotypic variation in crop plant root systems. **Advances in Agronomy**. 41, p. 91-145, 1987.

OPIO, A.F.; ALLEN, D.J.; TERIL, J.M. Pathogenic variation in *Xanthomonas casmpestris* pv. *phaseoli*, the causal agent of common bacterial blight in *Phaseolus* beans. **Plant pathology**. 45, p. 1126-1133, 1996.

PARADELA FILHO, O.; CARVALHO, A.M.B.; POMPEU, A.S. Ocorrência de *Xanthomonas phaseoli* var. *fuscans* (Burk) Starr & Burk nos feijoeiros do estado de São Paulo. **Bragantia**, Campinas. 26, p. 1-4, 1967.

PEIXOTO, N.; MORAES, E.A.; MONTEIRO, J.D.; THUNG, M.D.T. Seleção de linhagens de feijão-vagem de crescimento indeterminado para cultivo no Estado de Goiás. **Horticultura Brasileira**. 19(1), p. 85-88, 2001.

PEIXOTO, N.; SILVA, L.O.; THUNG, M.D.T.; SANTOS, G. Produção de sementes de linhagens e cultivares arbustivas de feijão-de-vagem em Anápolis-GO. **Horticultura Brasileira**. 11(2), p. 151-152, 1993.

PEIXOTO, N.; THUNG, M.D.T.; SILVA, L.O.; FARIAS, J.G.; OLIVEIRA, E.B.; BARBEDO, A.S.C.; SANTOS, G. **Avaliação de cultivares arbustivas de feijão-vagem, em diferentes ambientes do Estado de Goiás**. Goiânia: EMATER-GO 20p. (Boletim de Pesquisa 01), 1997.

PINTO, C.M.F.; VIEIRA, R.F.; VIEIRA, C.; CALDAS, M.T. Idade de colheita do feijão-vagem anão cultivar Novirex. **Horticultura Brasileira**. 19(1), p. 163-167, 2001.

POZZA, E.A.; SOUZA, P.E.; CASTRO, H.A.; POZZA, A.A.A. Freqüência da ocorrência de doenças da parte aérea de plantas na região de Lavras-MG. **Ciência e agrotecnologia**, Lavras, 23(4): 1001-1005, 1999.

RAMALHO, M.A.P.; SANTOS, J.B.; ZIMMERMMAN, M.J.O. **Genética quantitativa em plantas autógamas: Aplicações ao melhoramento do feijoeiro**. Goiânia:



Editora UFG, 271p, 1993.

RAVA, C.A.; SARTORATO, A. Crestamento bacteriano comum. In: SARTORATO, A.; RAVA, C. A. (eds.) **Principais doenças do feijoeiro comum e seu controle**. Brasília: EMBRAPA-SPI, p. 217-242, 1994.

RAVA, C.A.; SARTORATO, A.; ROMEIRO, R.S. Avaliação de cultivares de feijoeiro quanto à resistência a *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* em condições de campo e casa de vegetação. **Summa Phytopathologica**. 16, p. 83-91, 1990.

RODRIGUES, R.; LEAL, N.R.; LAM-SÁNCHEZ, A. Análise dialéctica de cinco cultivares de feijão para resistência ao crestamento bacteriano comum. **Horticultura Brasileira**. 16(1), p. 61-64, 1998.

RODRIGUES, R.; LEAL, N.R.; PEREIRA, M.G.; LAM-SÁNCHEZ, A. Combining ability of *Phaseolus vulgaris* L. for resistance to common bacterial blight. **Genetics and Molecular Biology**. 22(4), p. 571-575, 1999.

SANTOS, A.S.; BRESSAN-SMITH, R.E.; PEREIRA, M.G.; RODRIGUES, R.; FERREIRA, C.F. Genetic Linkage Map of *Phaseolus vulgaris* L. and identification of QTLs responsible for resistance to *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*. **Fitopatologia Brasileira**. 28(1), p. 5-10, 2003.

SARTORATO, A.; RAVA, C.A.; RIOS, G.P. Doenças fúngicas e bacterianas de parte aérea. In: Araújo, R.S.; Rava, C.A.; Stone, L.F.; Zimmermann, M.J.O. (eds.). **Cultura do feijoeiro: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba. Associação Brasileira para pesquisa da potassa e do fosfato. p. 21-35., 1996

SBALCHEIRO, C.C.; DENARDIN, N.D.; BRAMMER, S.P. Alterações de isoenzimas peroxidases em plantas de feijoeiro tratadas com biocontrolador do crestamento bacteriano comum. **Tropical Plant Pathology**, 34(1), p. 29-37, 2009.

SANTOS, A.S. (2000). Marcadores de DNA no melhoramento genético do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) visando resistência a *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*. **Tese (Doutorado em Produção Vegetal)** - Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense - UENF, 118p.

SILBERNAGEL, M.J.; JANSSEN, W.; DAVIS, J.H.C.; OCA, G.M. Snap bean production in the tropics: Implications for genetic improvement. In Van Schoonhoven, A., Voysest, O. (eds.) **Common beans: Research for crop improvement**. Cali: CIAT, p. 835–862., 1991.

SILVA, A.; SANTOS, I.; BALBINOT, A.L.; MATEI, G.; OLIVEIRA, P.H. Reação de genótipos de feijão ao Crestamento Bacteriano Comum, avaliado por dois métodos de inoculação. **Ciência e agrotecnologia**, Lavras. 33, p. 2019-2024, 2009.

SILVA, E.C.; SILVA FILHO, A.V.; ALVARENGA, M.A.R. Efeito residual da adubação efetuada no cultivo da batata sobre a produção do feijão-de-vagem. **Horticultura Brasileira**. 19(3), p. 180-183, 2001.

SILVA, M.P.; AMARAL JÚNIOR, A.T.; RODRIGUES, R.; DAHER, R.F.; LEAL, N.R.; SCHUELTER, A.R. Análise dialélica da capacidade combinatória em feijão-de-vagem. *Horticultura Brasileira*. 22(2), p. 277-280, 2004.

SILVA, S.A.G.; MORAIS, O.P.; RAVA, C.A.; COSTA, J.G.C. Método generalizado de análise de dialelos desbalanceados. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília. 35(10), p. 1999-2005, 2000.

SINGH, S.P.. Broadening the Genetic Base of Common Bean Cultivars: A Review. *Crop Science*, Madison, 41: 1659-1675, 2001.

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

SINGH, S.P.; MUÑOZ, C.G. Resistance to common bacterial blight among *Phaseolus* species and common bean improvement. *Crop Science*, Madison 39(1), p. 80-89, 1999.

SKROCH, P.; NIENHUIS, J.. Qualitative and quantitative characterization of RAPD variation among snap bean (*Phaseolus vulgaris*) genotypes. **Theoretical Applied Genetics**, 91, p. 1078–1085, 1995.

TAR'AN, B.; MICHAELS, T.E.; PAULS, K.P. Mapping genetic factors affecting the reaction to *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* in *Phaseolus vulgaris* L. under field conditions. **Genome**. 44, p. 1046-1056, 2001.

TAR'AN, B.; MICHAELS, T.E.; PAULS, K.P. Stability of association of molecular markers with common bacterial blight resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Plant Breeding**. 117, p. 553-558, 1998.

TEBALDI, N.D.; SOUZA, R.M.; MACHADO, J.C. Detecção de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* em Sementes de Feijão em Meio de Cultura Semi Seletivo. **Fitopatologia Brasileira**, 32(1), p. 56-58, 2007.

TEIXEIRA, A.B.; AMARAL JÚNIOR, A.T.; RODRIGUES, R.; PEREIRA, T.N.S.; BRESSAN-SMITH, R.E. Genetic divergence in Snap –bean (*Phaseolus vulgaris* L.) evaluated for different methodologies. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**. 4(1), p. 52-62, 2004.

THEODORO, G.F. Reação de cultivares locais de feijão a *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*, em condições de campo. **Revista brasileira de Agrociência**, 10(3), p. 373-375, 2004.

TORRES, J.P.; MARINGONI, A.C. Métodos de inoculação, estádios de desenvolvimento fenológico da planta e reação de cultivares de feijoeiro a *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*. **Ciência. e Agrotecnologia**, Lavras, .23(1), p. 124-129, 1999.

TORRES, J.P.; MARINGONI, A.C.; SILVA JÚNIOR, T.A.F. Survival of *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* var. *Fuscans* in common bean leaflets on

soil. **Journal of Plant Pathology**. 91(1), p. 195-198, 2009a.

TORRES, J.P.; SILVA JÚNIOR, T.A.F.; MARINGONI, A.C. Detecção de *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* em sementes de feijoeiro provenientes do Estado do Paraná, Brasil. **Summa Phytopathologica**. 35(2), p. 136-139, 2009b.

TRINDADE, R. S.; AMARAL JUNIOR, A. T.; RODRIGUES, R. ; VIANA, J. M. S.; PEREIRA, M. G.; GONCALVES, L. S. A. Combining ability for morphoagronomic traits in common bean and snap bean. **African Journal of Agricultural Research**, v. 6, p. 6240-6245, 2011.

TRINDADE, R.S. ; RODRIGUES, R. ; AMARAL JÚNIOR, A.T.; GONÇALVES, L.S.A. ; DAHER, R. F. ; SUDRÉ, C.P. Critical disease components of common bacterial blight to effectively evaluate resistant genotypes of snap bean. **Journal of General Plant Pathology**, v. 78, p. 201-206, 2012.

VALARINI, P.J.; MENTEN, J.O.M. *Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* em sementes de feijão: detecção por inoculação em planta indicadora. **Revista Brasileira de Sementes**. 14(2), p. 171-179, 1992.

VAN MAANEN, A.; XU, X.-M. Modelling plant disease epidemics. **European Journal of Plant Pathology**. 109, p. 669–682, 2003.

VANDERMARK, G.J.; FOURIE, D.; LARSEN, R.C.; MIKLAS, P.N. Interactions between QTL SAP6 and SU91 on resistance to common bacterial blight in red kidney bean and pinto bean populations. **Euphytica**, Wageningen. 170, p. 371-381, 2009.

VANDERMARK, G.J.; FOURIE, D.; MIKLAS, P.N. Genotyping with real-time PCR reveals recessive epistasis between independent QTL conferring resistance to common bacterial blight in dry bean. **Theoretical and Applied Genetics**. 117, p. 513-522, 2008.

VAUTERIN, L.; RADEMAKER, J.; SWINGS, J. Synopsis on the taxonomy of the genus *Xanthomonas*. **Phytopathology**. 90, p. 677-682, 2000.

VEIGA, R.D.; FERREIRA, D.F.; RAMALHO, M.A.P. Eficiência de dialelos circulantes na escolha de genitores. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília. 35(7): 1395-1406, 2000.

VENCOVSKY, R.; BARRIGA, P. **Genética biométrica no fitomelhoramento**. Ribeirão Preto, Sociedade Brasileira de Genética, 496p, 1992.

VIEIRA, C.; BORÉM, A.; RAMALHO, M. A. P. Melhoramento do feijão. In: BORÉM, A. **Melhoramento de espécies cultivadas**. Viçosa. Ed. UFV, p. 273-349, 1999.

VILELA, F.O.; AMARAL JÚNIOR, A.T.; FREITAS JÚNIOR, S.P.; VIANA, A.P.; PEREIRA, M.G.; SILVA, M.G.M. Selection of snap bean recombined inbred lines by using EGT and SSD. **Euphytica**, Wageningen. 165: 21-26, 2009.

VILHORDO, B.W.; MIKUSINSKI, O.M.F.; BURIN, M.E.; GANDOLF, V.H.. Morfologia. IN: Araújo,R.S., Rava, C.A., Stone, L.F., Zimmermann, M.J.O (eds.). **Cultura do feijoeiro: fatores que afetam a produtividade**. Piracicaba. Associação Brasileira para pesquisa da potassa e do fosfato, p. 669 -700, 1996.

WALLEN, V.R.; JACKSON, H.R. Model for yield loss determination of bacterial blight of field beans utilizing aerial infrared photography combined with field plot studies. **Phytopatology**.65(9), p. 942-948, 1975.

YOSHII, K. Los anublos común y fusco. In: Schwartz, H.F., Gálvez, G.E. **Problemas de producción del frijol: enfermedades, insectos, limitaciones edáficas y climáticas de Phaseolus vulgaris**. Cali: CIAT. p. 155-172, 1980.

YU, K.; PARK, S.J.; ZHANG, B.; HAFFNER, M.; POYSA, V. An SSR marker in the nitrate reductase gene of common bean is tightly Linked to a major gene conferring resistance to common bacterial blight. **Euphytica**, Wageningen, 38, p. 89-95, (2004).

YU.K.; PARK, S.J.; POYSA, V. Marker assisted selection of common beans for resistance to common bacterial blight: efficacy and economics. **Plant Breeding**. 119, p. 411-415, 2000.

ZANATTA, Z.G.C.N.; MOURA, A.B.; MAIA, L.C.; SANTOS, A.S. Bioassay for selection of biocontroller bacteria against bean common blight (*Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli*). **Brazilian Journal of Microbiology**. 38, p. 511-515, 2007.

ZAPATA, M.; FREYTAG, G.F.; WILKINSON, R.E. Evaluation for bacterial blight resistance in beans. **Phytopathology**. 75(9), p. 1032-1039, 1985.

ZAUMEYER, W.J. Genetic vulnerability of major crops. **National Academy of Science**, p. 234-244, 1972.

ZIMMERMAN, F.J.P. Regressão e Correlação. In: Zimmerman, F.J.P. **Estatística Aplicada a Pesquisa Agrícola**. 1. Ed. Santo Antônio de Goiás: Embrapa Arroz e Feijão, p.269-288, 2004.