

UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E
MELHORAMENTO DE PLANTAS

GIVANILDO RODRIGUES DA SILVA

**Seleção de genitores e mapeamento associativo da resistência
fisiológica ao mofo branco e da tolerância ao estresse hídrico em
feijão comum**

CÁCERES
MATO GROSSO, BRASIL
JANEIRO – 2021

GIVANILDO RODRIGUES DA SILVA

Seleção de genitores e mapeamento associativo da resistência fisiológica ao mofo branco e da tolerância ao estresse hídrico em feijão comum

Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Mato Grosso, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para obtenção do título de Mestre.

Orientador:

Prof. Dr. Thiago Alexandre Santana Gilio

Coorientadores:

Prof^a. Dra. Leonarda Grillo Neves

Prof. Dr. Marco Antonio Aparecido Barelli

CÁCERES

MATO GROSSO, BRASIL

JANEIRO- 2021

S586s	SILVA, Givanildo Rodrigues. Seleção de Genitores e Mapeamento Associativo da Resistência Fisiológica ao Mofo Branco e da Tolerância ao Estresse Hídrico em Feijão Comum / Givanildo Rodrigues Silva – Alta Floresta/Cáceres/Tangará da Serra, 2021. 130 f.; 30 cm. (ilustrações) Il. color. (sim) Trabalho de Conclusão de Curso (Dissertação/Mestrado) – Curso de Pós-graduação Stricto Sensu (Mestrado Acadêmico) Genética e Melhoramento de Plantas, Faculdade de Ciências Biológicas e Agrárias, Multicampi, Universidade do Estado de Mato Grosso, 2021. Orientador: Thiago Alexandre Santana Gilio Coorientador: Leonarda Grillo Neves; Marco Antonio Aparecido Barelli 1. Phaseolus Vulgaris L. 2. Sclerotinia Sclerotiorum Lib de Bary. 3. Gwas. I. Givanildo Rodrigues Silva. II. Seleção de Genitores e Mapeamento Associativo da Resistência Fisiológica ao Mofo Branco e da Tolerância ao Estresse Hídrico em Feijão Comum: . CDU 633.35
-------	---

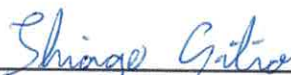
Seleção de genitores e mapeamento associativo da resistência fisiológica ao mofo branco e da tolerância ao estresse hídrico em feijão comum

GIVANILDO RODRIGUES DA SILVA

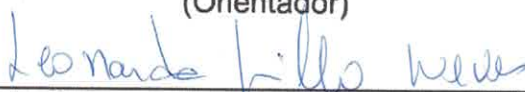
Dissertação apresentada à Universidade do Estado de Mato Grosso, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, para obtenção do título de Mestre.

Aprovado em 28 de janeiro de 2021.

Comissão examinadora



Prof. Thiago Alexandre Santana Gilio (D. Sc. Genética e Melhoramento de Plantas)
Universidade do Estado de Mato Grosso
(Orientador)



Prof.^a Leonarda Grillo Neves (D. Sc. Genética e Melhoramento de Plantas)
Universidade do Estado de Mato Grosso
(Coorientadora)



Prof. Marco Antonio Aparecido Barelli (D. Sc. Genética e Melhoramento de Plantas)
Universidade do Estado de Mato Grosso
(Coorientador)



Prof.^a Maria Celeste Gonçalves Vidigal (D. Sc. Genética e Melhoramento de Plantas)
Universidade Estadual de Maringá

BIOGRAFIA

Givanildo Rodrigues da Silva, nascido em 11 de dezembro de 1995 na cidade de Barra do Bugres em Mato Grosso. Engenheiro agrônomo pelo Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Mato Grosso, *campus* São Vicente, Centro de Referência de Campo Verde, no ano de 2018, onde foi bolsista voluntário em diversos projetos de pesquisa, realizou o estágio obrigatório na empresa Monsanto do Brasil Ltda. onde colaborou no Time *Regulatory Science*. Em 2019 ingressou no Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas – PGMP da Universidade do Estado de Mato Grosso, sob a orientação do Professor Dr. Thiago Alexandre Santana Gilio.

AGRADECIMENTO

À Universidade Estadual de Mato Grosso – UNEMAT e ao Programa de Pós-graduação em Genética e Melhoramento de Plantas – PGMP pela oportunidade de realização do curso de mestrado;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo financiamento dessa pesquisa;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa;

Aos meus pais, Gilson Rodrigues da Silva e Claudivania da Silva, pelo apoio durante toda a minha vida pessoal e acadêmica;

Ao orientador Dr. Thiago Alexandre Santana Gilio pela paciência, confiança, auxílio e feliz oportunidade de aprender muitos fundamentos teóricos e práticos;

À professora Dra. Maria Celeste Gonçalves Vidigal por gentilmente fornecer os acessos genotipados de feijão comum e possibilitar dessa forma, a realização desta pesquisa;

Aos professores Dr. Marco Antonio Aparecido Barelli e Dra. Leonarda Grillo Neves por terem fornecido e compartilhado parte da infraestrutura dos Laboratórios de Recursos Genético e Biotecnologia e do Laboratório de Melhoramento Genético Vegetal, respectivamente, sem essa colaboração, nada disso seria possível;

Aos amigos e companheiros do Laboratório de Recursos Genéticos e Biotecnologia, Alice A. Silva, Julielen T. S. Montes, Heitor A. Silva, Laécio N. C. Júnior, Maycon V. Toledo, Marcos A. R. Gonçalves, Raphael S. Ferreira, Thalyson A. Siqueira, Vanessa R. S. Arruda e Wilder E. F. Assis pelo auxílio na instalação e condução desse e outros experimentos;

Aos docentes do PGMP que enriqueceram a minha formação nesse período.

A todos que colaboraram direta ou indiretamente para a minha formação profissional e pessoal até aqui;

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) Código de Financiamento 001.

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO GERAL	1
2.	REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1.	A cultura do feijão comum.....	4
2.2.	O mofo branco	5
2.3.	Resistência genética do feijão comum ao mofo branco	6
2.4.	Métodos de avaliação da reação do feijão comum ao mofo branco	14
2.5.	Estresse hídrico e o feijão comum	15
2.6.	Identificação de genitores para tolerância ao estresse hídrico	17
2.7.	Estudo de associação genômica ampla.....	18
3.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	22
4.	CAPÍTULOS.....	35
4.1	CAPÍTULO 1 – SELEÇÃO DE GENITORES E MAPEAMENTO ASSOCIATIVO DA RESISTÊNCIA FISIOLÓGICA DO FEIJÃO COMUM AO MOFO BRANCO	35
4.1.1	INTRODUÇÃO	38
4.1.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	41
4.1.2.1	Material vegetal	41
4.1.2.2	Extração de DNA e genotipagem	43
4.1.2.3	Fenotipagem	45
4.1.2.4	Desequilíbrio de ligação (LD)	48
4.1.2.5	Análises de associação genômica ampla.....	48
4.1.3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	50
4.1.3.1	Valores genotípicos e seleção de genitores resistentes a <i>S. sclerotiorum</i>	50
4.1.3.2	Estrutura da população	54
4.1.3.3	Associações dos SNPs com as características fenotípicas	55
4.1.3.4	Anotação funcional.....	63
4.1.4	CONCLUSÕES	70
4.1.5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	71
4.2	CAPÍTULO 2 – SELEÇÃO DE GENITORES E MAPEAMENTO GENÉTICO ASSOCIATIVO DA TOLERÂNCIA AO ESTRESSE HÍDRICO EM FEIJÃO COMUM	74
4.2.1	INTRODUÇÃO	77
4.2.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	79
4.2.2.1	Material vegetal, local e delineamento	79
4.2.2.2	Genotipagem.....	82

4.2.2.3 Características avaliadas	83
4.2.2.4 Análise estatística	84
4.2.2.5 Desequilíbrio de ligação (LD)	86
4.2.2.6 Análise de associação genômica ampla e anotação de modelos gênicos	87
4.2.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO	88
4.2.3.1 Desvios e valores genotípicos.....	88
4.2.3.2 Interação genótipo × ambiente e seleção de genitores	95
4.2.3.3 Associações dos SNPs com as características avaliadas.....	97
5. CONCLUSÕES	110
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	111
7. CONCLUSÕES GERAIS.....	122

RESUMO

SILVA, GIVANILDO RODRIGUES. M.Sc. Universidade do Estado de Mato Grosso Carlos Alberto Reyes Maldonado, janeiro de 2021. Seleção de genitores e mapeamento associativo da resistência fisiológica ao mofo branco e da tolerância ao estresse hídrico em feijão comum. Orientador: Thiago Alexandre Santana Gilio, coorientadores: Leonarda Grillo Neves e Marco Antonio Aparecido Barelli.

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma leguminosa cultivada mundialmente por sua importância econômica, social e alto valor nutricional. Porém, diversos fatores, como o mofo branco [*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary] e o estresse hídrico, comprometem o desenvolvimento da cultura, reduzindo sua qualidade e produção. Desse modo a obtenção de plantas menos suscetíveis a esses fatores pode tornar-se uma viável e econômica alternativa aos produtores. O objetivo deste trabalho foi selecionar genitores para resistência fisiológica a *Sclerotinia sclerotiorum* e para tolerância ao estresse hídrico em feijão comum, e através de modelos GWAS multi-locus (ML-GWAS) realizar o mapeamento associativo de regiões associadas a essas características. A reação de resistência fisiológica foi avaliada em painel composto por 114 acessos (BL) genotipados via GBS com 28.823 marcadores SNPs a partir do método straw test e seedling straw test ao isolado de *S. sclerotiorum* Ss-493 sob o delineamento de blocos ao acaso com três repetições. Em painel de 121 acessos (BGF), composto por 111 genotipados via Illumina BeadChip BARCBean6k_3 com 4632 SNPs, avaliou-se a tolerância ao estresse hídrico, baseado em dois experimentos – sem estresse (SE) e com estresse hídrico (CE) – em condição de campo, sob o delineamento de látice triplo 11×11 em cada experimento. A realização do mapeamento associativo para resistência fisiológica baseou-se em três modelos ML-GWAS= MLMM, FarmCPU e Blink, enquanto para tolerância ao estresse hídrico somente os modelos FarmCPU e Blink foram utilizados, adotando-se para os modelos o limiar de significância de Bonferroni a 0,05. O genoma de *P. vulgaris* G19833 v. 1.0 foi utilizada como genoma de referência para as análises GWAS e anotação de modelo gênico. Baseado nas médias genotípicas obtidas via BLUP, selecionou-se os genótipos BL10, BL14, BL15, BL18 e BL95 para resistência fisiológica ao mofo branco e os genótipos BGF5, BGF63, BGF65, BGF95, BGF107, BGF112, BGF115, F31, F32 e F34 para tolerância ao estresse hídrico, permitindo, desse modo, utiliza-los como fontes de recursos genéticos para tolerância a estresse biótico e abiótico, respectivamente. Os modelos ML-GWAS utilizados permitiram a identificação de 61 SNPs significativos para resistência fisiológica distribuídos nos cromossomos Pv02,

Pv03, Pv09 e Pv10, enquanto para tolerância ao estresse hídrico 48 SNPs foram significativamente associados, distribuídos nos cromossomos Pv01 ao Pv11. Diversos genes relacionados a estresses bióticos e abióticos foram anotados, com destaque para regiões não reportadas no Pv02 e Pv03, e regiões que indicam haplótipos para os QTLs WM2.2^{BV,R31} e WM3.1^{AN,XC,AP} no painel BL.

PALAVRAS-CHAVE: *Phaseolus vulgaris* L, *Sclerotinia sclerotiorum* Lib de Bary, GWAS.

ABSTRACT

SILVA, GIVANILDO RODRIGUES. M.S. Universidade do Estado de Mato Grosso Carlos Alberto Reyes Maldonado, January, 2021. Selection of genitors and associative mapping of physiological resistance to white mold and tolerance to water stress in common beans. Advisor: Thiago Alexandre Santana Gilio, Co - advisor: Leonarda Grillo Neves and Marco Antonio Aparecido Barelli.

The common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is a legume cultivated worldwide for its economic and social importance and high nutritional value. However, several factors, such as white mold [*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary] and water stress, compromise the development of the crop, reducing its quality and production. Thus, obtaining plants less susceptible to these factors can become a viable and economical alternative for producers. The objective of this work was to select genitors for physiological resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* and for tolerance to drought stress in common bean, and through multi-locus GWAS (ML-GWAS) models to perform the associative mapping of regions associated with these traits. Physiological resistance reaction was evaluated in panel composed of 114 accessions (BL) genotyped via GBS with 28,823 SNPs markers from straw test and seedling straw test method to *S. sclerotiorum* isolate Ss-493 under randomized block design with three repetitions. In a panel of 121 accessions (BGF), composed of 111 genotyped via Illumina BeadChip BARCBean6k_3 with 4632 SNPs, water stress tolerance was evaluated based on two experiments-without stress (SE) and with water stress (CE)-under field condition, under 11×11 triple lattice design in each experiment. The associative mapping for physiological resistance was based on three models ML-GWAS= MLMM, FarmCPU and Blink, while for drought tolerance only the FarmCPU and Blink models were used, adopting a Bonferroni significance threshold of 0.05. The *P. vulgaris* G19833 v. 1.0 genome was used as the reference genome for GWAS analyses and gene model annotation. Based on the genotype means obtained via BLUP, genotypes BL10, BL14, BL15, BL18 and BL95 were selected for physiological resistance to white mold and genotypes BGF5, BGF63, BGF65, BGF95, BGF107, BGF112, BGF115, F31, F32 and F34 for water stress tolerance, thus allowing them to be used as sources of genetic resources for biotic and abiotic stress tolerance, respectively. The ML-GWAS models used allowed the identification of 61 significant SNPs for physiological resistance distributed on chromosomes Pv02, Pv03, Pv09 and Pv10, while for water stress tolerance 48 SNPs were significantly associated, distributed on chromosomes Pv01 to

Pv11. Several genes related to biotic and abiotic stresses were annotated, with emphasis on regions not reported in Pv02 and Pv03, and regions indicating haplotypes for the WM2.2BV,R31 and WM3.1AN,XC,AP QTLs in the BL panel.

KEY WORDS: *Phaseolus vulgaris* L, *Sclerotinia sclerotiorum* Lib de Bary, GWAS.

1. INTRODUÇÃO GERAL

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é cultivado em mais de 120 países e produzido em uma área superior a 35 milhões de hectares (Faostat, 2018). É atualmente a quinta cultura agrícola mais cultivada no Brasil após a soja, milho, arroz e algodão, sendo 1,67 milhões de hectares destinados ao cultivo, com produção de 2,4 milhões de toneladas (CONAB, 2019).

Amplamente cultivado, o feijão comum apresenta diversas limitações, como a suscetibilidade à incidência de pragas e doenças que podem comprometer de forma expressiva seu rendimento. Assim, diversas doenças podem causar elevado prejuízo, como a antracnose (*Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magn.) Lams.-Scrib.), murcha de fusarium (*Fusarium oxysporum* f.sp. *phaseoli*), mancha angular (*Isariopsis griseola* Sacc.), ferrugem (*Uromyces appendiculatus* (Pers) Unger) e o mofo branco (*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary), entre outras. Somado a isto, fatores abióticos como a alta toxicidade de alumínio, solos arenosos pobres em nutrientes e o mais limitante deles, a seca, são as causas principais de perdas em áreas de cultivo de feijão (Blair et al., 2013).

O mofo-branco é uma das principais doenças no cultivo de feijão comum (Venegas e Saad, 2010; Machado et al., 2015) podendo causar perdas de 30 a 100% na produção quando não tomada qualquer alternativa de controle (Bianchini et al. 2005; Oliveira, 2005; Schwartz e Singh, 2013). Entretanto, sabe-se que há defensivos registrados para controle de algumas doenças, como o mofo branco para a cultura do feijão comum (Agrofit, 2020). Por outro lado, sabe-se do aumento gerado no custo de produção, além do risco ao homem e ao meio ambiente, quando considerado somente o controle químico.

De modo geral, a busca e utilização de resistência a doenças encontradas em fontes crioulas ou selvagens fazem parte do melhoramento de plantas, tornando o controle genético uma alternativa eficaz, ambientalmente segura e econômica.

Diante da suscetibilidade do feijão comum ao mofo branco comumente encontradas em cultivares comerciais, a resistência fisiológica relatada por diversos autores (Abawi et al., 1978; Genchev e Kiryakov, 2002; Schwartz et al., 2006; Soule et al., 2011; Vasconcellos et al., 2017) mesmo que considerada baixa ou intermediária pode tornar possível a utilização do controle genético para essa doença. A dificuldade é dada pelo fato de a característica ser poligênica, envolvendo escapes, ou seja,

características que propiciam ou não a infecção e/ou desenvolvimento da doença (Antonio et al., 2008; Soule et al., 2011; Vasconcellos et al., 2017).

A adequada fenotipagem de genótipos a partir de experimentos, e a caracterização detalhada com base em dados moleculares pode contribuir estrategicamente para otimizar a utilização do germoplasma disponível. Parte desses estudos tem utilizado a associação genômica ampla (GWAS – *Genome-wide Association Studies*) para mapeamento de *loci* quantitativos com base em desequilíbrio de ligação (LD) (Dhanapal et al., 2015) e se baseia na associação de marcadores a genes que controlam a característica de interesse (Turchetto-Zolet et al., 2017). Consequentemente, estudos desse tipo permitem a adoção de outras ferramentas, agilizando o processo de obtenção de cultivares superiores.

O GWAS vem sendo utilizado em diferentes espécies, como eucalipto (Müller et al., 2019), trigo (Kristensen et al., 2018), cevada (Lex et al., 2014), cenoura (Grzebellus et al., 2014), cana-de-açúcar (Aitken et al., 2014) e feijão comum (Soule et al., 2011; Kamfwa et al., 2015; McClean et al., 2018; Resende et al., 2018; Lopez e Cortés, 2019), e tem se tornado o método mais popular para entender a base genética de complexas características das plantas, fornecendo ideias para explicações da variância genética, principalmente de características quantitativas (Thorwarth et al., 2017), além de possibilitar posteriores usos de procedimentos moleculares.

O foco na caracterização genotípica e fenotípica é essencial para o uso de germoplasma como um meio de dar resposta a uma lista cada vez maior de desafios para a produção de alimentos no próximo século (FAO, 2011). Outra questão está relacionada à redução de custos. O uso de vários genótipos com características importantes tem sido usado para reduzir custos, levando à identificação de genes candidatos baseados na estimativa de frequências alélicas (Gibson e Muse, 2009) e sua caracterização (Ishida et al., 2018; McClean et al., 2018).

O Banco Ativo de Germoplasma (BAG) de Feijão Comum do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri) é constituído por 219 acessos de cultivares tradicionais e silvestres, oriundos de diversas regiões do país e do exterior, além de linhagens elites desenvolvidas pelo próprio programa, representando assim uma importante fonte de recursos genéticos para uso no melhoramento do feijão comum no Brasil.

Diante do exposto, este trabalho foi realizado com os objetivos de: I) selecionar genótipos de feijão comum com resistência ao mofo branco e ao estresse

hídrico, fornecendo acessos a serem adotados em programas de melhoramento; II) identificar regiões do genoma do feijão comum associadas à essas características, entregando regiões a serem validadas e possibilitar o uso de marcadores para seleção assistida.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. A cultura do feijão comum

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é amplamente cultivado no mundo e um importante alimento na dieta de grande parte da população mundial, principalmente em países em desenvolvimento, sendo a Índia o maior produtor mundial (6,39 milhões de toneladas), seguido pelo Myanmar (5,46 milhões de toneladas) e o Brasil, ocupando a terceira posição com 3,0 milhões de toneladas (FAO, 2019). Na safra 2017/2018 o plantio de feijão comum ocupou no Brasil, cerca de 3,17 milhões de hectares e alcançou a quinta maior produção, com 3,12 milhões de toneladas, ficando atrás somente da soja, milho, arroz e algodão (CONAB, 2019). Além de ser um dos principais alimentos utilizados pela culinária brasileira, é de relevante importância econômica e social, principalmente como fator de segurança alimentar (Richetti e Melo, 2014).

O gênero *Phaseolus* aproximadamente 75 espécies distribuídas por toda a América, das quais cinco espécies se destacam pela importância econômica, sendo, *P. vulgaris*, *P. lanatus*, *P. coccineus*, *P. acutifolius* e *P. polyanthus* (Broughton et al., 2003). Estudos que investigaram a constituição proteica de sementes (Gepts e Bliss, 1986), isoenzimas (Singh et al., 1991), características morfológicas (Durán et al., 2005), marcadores moleculares e sequenciamento (Cortés et al., 2011; Bitocchi et al., 2013; Schmutz et al., 2014), comprovam a existência de dois centros de diversidade diferentes para o feijão comum, sendo eles o Mesoamericano e o Andino (Gepts et al., 1986; Schmutz et al., 2014). Esses dois *pools* gênicos, ou conjunto gênico isolados geograficamente e geneticamente diferentes se divergiram de uma população ancestral comum há aproximadamente 165 mil anos atrás, continuado com a domesticação independente (Schmutz et al., 2014; Kuzay et al., 2020).

A domesticação do feijão comum ocorreu inicialmente, de forma independente nas regiões do Norte do México à Colômbia, (conjunto gênico mesoamericano) e do sul do Peru ao Noroeste da Argentina (conjunto gênico andino) (Gepts et al., 1986; Koenig e Gepts 1989; Khairallah et al., 1990, 1992; Koinange e Gepts, 1992; Freyre et al., 1996; Schmutz et al., 2014).

O isolamento reprodutivo parcial entre o conjunto gênico andino e mesoamericano, tanto domesticados quanto selvagens sugerem que a espécie pode

estar em processo de especiação (Koinange e Gepts, 1992; Gepts e Bliss, 1985; Schmutz et al., 2014). Permitindo desse modo, que cada grupo gênico possa ser distinguido pela morfologia da planta (Singh et al., 1991; Rana et al., 2015) e aspectos moleculares (Bitocchi et al., 2013; Gaut, 2014). Plantas do conjunto mesoamericano comumente apresentam sementes menores, enquanto andinas apresentam sementes medianas a grande, com massa de 100 grãos podendo superar 40 gramas (Singh et al., 1991).

Passando por eventos de domesticação e adaptações locais, o *P. vulgaris* pode ainda ser separado em raças dentro de cada conjunto genético com distintas características, processo identificado em poucas culturas modernas (Schmutz et al., 2014). Como o andino separado em três, sendo Nova Granada, Peru e Chile, enquanto o mesoamericano é composto pelas raças Durango, Jalisco, Mesoamericana e Guatemala, distinguindo-se por características morfológicas, habitats e tipo de composição proteica, mais especificamente pelo tipo de faseolina (Beebe et al., 2000; Beebe et al., 2001; Singh et al., 1991).

A base genética da maioria dos cultivares comerciais brasileiros é de origem mesoamericana, assim como de suas linhagens crioulas (Blair et al., 2013; Burle et al., 2010). Desse modo, é importante conhecer os genótipos que compõem o germoplasma disponível, uma vez que isso determinará os métodos a serem adotados durante o processo de melhoramento da cultura, seja visando resistência a estresses bióticos ou abióticos.

Entre os desafios fitossanitários da cultura do feijão estão diversas doenças, como bacterioses, viroses e doenças fúngicas, como a antracnose [*Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. e Magn.) Lams.- Scrib.], mancha angular (*Isariopsis griseola* Sacc.), ferrugem [*Uromyces appendiculatus* (Pers) Unger], mancha de *Alternaria* (*Alternaria* spp.), o oídio (*Oidium* spp.) e o mofo branco [*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary], todas amplamente distribuídas nas regiões de cultivo.

2.2. O mofo branco

No Brasil, o primeiro relato de mofo branco (*Sclerotinia sclerotiorum*) ocorreu em 1920, em plantas de batata (*Solanum tuberosum* L.) no estado de São Paulo (Saccá, 1920). *S. sclerotiorum* é um fungo habitante do solo que infecta importantes culturas agrícolas e já foi relacionada a mais de 400 espécies hospedeiras entre

plantas cultivadas, daninhas ou silvestres (Purdy, 1979; Boland e Hall, 1994). Quando em crescimento, os micélios do fungo são bastante ramificados e cotoníferos na superfície dos órgãos vegetais atacados (Abawi e Grogan, 1979) havendo ainda a formação de estruturas de resistência, denominadas escleródios, que podem permanecer viáveis por mais de oito anos no solo (Adams e Ayers, 1979), favorecendo sua perpetuação nos sistemas de produção.

Consequentemente, com a expansão agrícola para a região dos cerrados, o cultivo de feijão comum durante o outono-inverno se concentra em sistemas irrigados, o mofo branco e outras doenças se destacam como consequência da temperatura amena e alta umidade causados pela irrigação. Podendo causar até 100% de perda na produção (Lobo Junior, 2002; Bianchini et al. 2005; Oliveira, 2005). E por se tratar de um fungo de difícil controle quando instalado na área de cultivo, o controle do mofo branco baseia-se em fornecer condições desfavoráveis ao fungo e ao desenvolvimento da doença com práticas agronômicas, como a redução da densidade de plantio e rotação de culturas (Workneh et al., 2000; Kurle et al., 2001; Peltier et al., 2008) assim como aplicação de defensivos registrados (Agrofit, 2020).

Para controle efetivo da doença, de modo econômico e ambientalmente seguro, a possibilidade de adotar cultivares geneticamente resistentes aparece como uma alternativa promissora. Sustentada por diversos relatos de resistência horizontal, baseado na presença de QTL (*Quantitative Trait Loci*) (Miklas et al., 2001; Vasconcellos et al., 2017; Soule et al., 2011) e características morfológicas relacionadas com a incidência da doença (Miklas et al., 2001; Vasconcellos et al., 2017) a resistência genética vem sendo considerada no controle do mofo branco, e tem sido registrado linhagens com níveis de reação de resistência fisiológica, também denominado resistência parcial (Miklas et al., 2006, USPT-WM-1).

2.3. Resistência genética do feijão comum ao mofo branco

Diversos trabalhos buscam identificar fontes de resistência a doenças no feijão comum e têm obtido em grande parte, resultados relevantes como a identificação de acessos com nível de resistência parcial ao patógeno causador do mofo branco, como relatado por Abawi et al. (1978) em uma população de híbrido interespecífico *P. vulgaris* X *P. coccineus*. Sendo, entretanto, reportado em poucas linhagens de conjunto gênico mesoamericano, como ICA Bunsí, (Tu e Beversdorf,

1982; Miklas et al., 1992a; Grafton et al., 2002) e amplamente relatado em linhagens Andinas, como, A 195, G 122, MO 162, PC 50, Red Kloud e VA 19 (Miklas et al., 1999, Genchev e Kiryakov, 2002, Steadman et al., 2002).

Os cultivares de feijão comum que apresentam arquitetura ereta, poucas ramificações, que permitem a aeração do dossel, com baixo nível de acamamento e cultivos com população reduzida ou maior espaçamento entre linhas são alternativas que podem reduzir a ocorrência de mofo branco em campo (Coyne et al., 1974; Schwartz et al., 1978; Kolkman e Kelly, 2003; Miklas et al., 2001). Deste modo, caracteres morfológicos e agronômicos influenciam intensamente a severidade e incidência deste patógeno em condições de campo, e até mesmo, em condições controladas (Perez-Vega et al., 2012).

Entretanto, o nível de resistência a esse patógeno é considerado baixo em cultivares comerciais de feijão comum, especialmente os que possuem origem mesoamericana (Schwartz e Singh, 2013). A dificuldade na obtenção de cultivares resistentes pode ser causada pela possibilidade de a característica ser poligênica, envolvendo principalmente resistência horizontal e mecanismos de escape (Kolkman e Kelly, 2002; Ender e Kelly, 2005; Antonio et al., 2008; Soule et al., 2011; Miklas et al., 2013). Diversos estudos têm sido conduzidos no Brasil a fim de identificar acessos com reação de resistência fisiológica, ou parcial a esse patógeno (Carvalho et al., 2013; Souza et al., 2014; Lehner et al., 2015).

Os fatores genéticos envolvidos na resistência do feijão comum ao mofo branco anteriormente eram relatados como uma característica qualitativa, Genchev e Kiryakov, (2002) reportaram como sendo uma característica monogênica dominante quando avaliado em condição de campo e identificado como recessiva quando em casa de vegetação na linhagem A 195. Abawi et al. (1978), Schwartz et al. (2006) também reportaram um gene dominante controlando a resistência em uma população interespecífica *P. vulgaris* × *P. coccineus*. Atualmente sabe-se que a característica é poligênica e diversos *loci* de características quantitativas (QTL) com menor ou maior efeito para resistência fisiológica tem sido reportado em diversos cromossomos (Tabela 1).

A dificuldade em discriminar os efeitos dessa característica pode estar relacionada à influência ambiental no genótipo. Segundo Vencovsky e Barriga (1992) quando a influência de fatores ambientais é pronunciada, torna-se mais complexo

adquirir evidências sobre a contribuição subjacente de fatores genéticos para a característica em consideração.

Contudo, uma fenotipagem adequada possibilita discriminar de modo eficiente e creditável a reação entre acessos resistentes ou suscetíveis. Assim, a avaliação realizada sob condições minimamente controladas permitem que se sejam obtidos resultados detalhados, contornando problemas de escapes, comumente reportados (Nord e Lynch, 2009; Antonio et al., 2008; Soule et al., 2011; Miklas et al., 2013).

Tabela 1. QTLs identificados para resistência parcial a *S. sclerotiorum* em feijão comum, cromossomos que estão localizados, código da população de mapeamento (CPM), população de mapeamento (PM), teste¹ adotado para identificação, coeficiente de determinação do QTL (R²), intervalo e autor

Cromossomo	CPM	PM	Teste ¹	R ²	QTL interval (cM)	QTL interval (Mb)	Autor
PV01	AO	A195/OSU6137	Field	20,1	131,2-149,7	46,99-50,22	Vasconcellos et al., 2017
	O83	Orion//Orion/R31-83	ST	19,3	28,9-30,4	49,94-50,30	Vasconcellos et al., 2017
	XC	Xana/Cornell49242	ST	26,1	108,9-129,1	45,15-49,31	Pérez-Veja et al., 2012
	GC	G122/CO72548	ST	20	0-13,1	-*	Maxwell et al., 2007
	O12	Orion/USPT-WM-12	ST	9	21,4-25,1	37,65-40,83	Vasconcellos et al., 2017
	AO	A195/OSU6137	ST	13,7	69,4-79,1	13,73-17,31	Vasconcellos et al., 2017
PV02	PX	PC-50/XAN-159	ST	7	-	-	Park et al. (2001).
	BN	Bunsi/Newport	Field	12	-	-	Kolkman and Kelly, 2003
	HN	Huron/Newport	Field	40	-	-	Kolkman and Kelly, 2003
	BR	Bunsi/Raven	Field	9	-	-	Ender and Kelly, 2005
	AN	Aztec/ND88-106-04	Field	25	19,9-23,3	3,91-5,02	Miklas et al., 2007
	BV	Benton/VA19	Field, ST, NWT	13,35,36	32,0-45,0	12,54-23,21	Miklas et al., 2007
	R31	Raven/I9365-31	Field	32	45,6-47,2	4,55-21,761	Soule et al. 2011 and Vasconcellos et al., 2017
	R31	Raven/I9365-31	ST	-	-	3,54-4,5	Oladzad et al., 2019
	Z0726-9	PS02-029C-20/AN-37	ST	-	-	12,19-26,41	Oladzad et al., 2019

Continua...

Tabela 1. Cont...

PV02	O83	Orion//Orion/R31-83	ST	34,7	17,4-18,7	3,11-3,57	Vasconcellos et al., 2017
	BR	Bunsi/Raven	Field	10	-	-	Ender and Kelly, 2005
	GC	G122/CO72548	ST	15	-	-	Maxwell et al., 2007
	TW	Tacana x PI 318695	ST	14,3	82,5-89,1	-	Mkwaila et al., 2011
PV03	AN	Aztec/ND88-106-04	Field, DA	16, 36	47,7-52,1	36,10-38,27	Miklas et al., 2007
	XC	Xana/Cornell49242	ST	16,7	69,3-102,9	39,43-48,32	Pérez-Veja et al., 2012
	AP	AN-37/P02630	Field	25,3	65,9-137,6	34,33-47,81	Hoyos-Villegas et al., 2015
	AO	A195/OSU6137	Field	21,3	20,9-22,3	2,35-2,37	Vasconcellos et al., 2017
	TW	Tacana x PI 318695	ST	13,2	106-111,3	-	Mkwaila et al., 2011
PV04	PX	PC-50/XAN-159	ST, Field	5,5	-	-	Park et al. (2001
	R31	Raven/I9365-31	Field	14	-	-	Soule et al. 2011
PV05	PX	PC-50/XAN-159	ST	11	-	-	Park et al., 2001
	BR	Bunsi/Raven	Field	11	-	-	Ender and Kelly, 2005
	R31	Raven/I9365-31	Field, DA	21, 14	-	-	Soule et al. 2011
	R31	Raven/I9365-31	ST, Field	8,5	51,1-51,9	33,02-34,63	Soule et al. 2011
	M25	Montrose/I9365-25	ST, Field	31,1	47,1-48,3	30,66-34,65	Vasconcellos et al., 2017
	U25	UI537-I9365-25	ST	19,9	6,4-14,6	30,98-36,20	Vasconcellos et al., 2017
	AO	A195/OSU6137	ST	14,7	124,9-126,2	39,83-40,01	Vasconcellos et al., 2017
PV06	B60	Benton/NY6020-4	ST, Field	12,10	-	-	Miklas et al., 2003

Continua ...

Tabela 1. Cont...

	R31	Raven/I9365-31	Field	12	1,9-5,1	22,04-23,56	Soule et al. 2011
	CR	CNFC 9506/RP-2	ST	--	-	-	Lara et al. 2014
	O83	Orion//Orion/R31-83	ST	9	-	-	Oraguzie, 2015
	XC	Xana/Cornell49242	ST	13	120,1-136,1	28,28-31,74	Pérez-Veja et al., 2012
	U25	UI537-I9365-25	ST	19,8	33,1-34,8	28,90-29,06	Vasconcellos et al., 2017
	AG	A55/G122	ST, Field	38, 26	-	-	Miklas et al., 2001
	PX	PC-50/XAN-159	ST, Field	09, 16	-	-	(Park et al., 2001
	PS02-011	PS02-011*4/G122	ST	33,5	17,5-28,0	4,97-5,63	Mamidi et al., 2016
	Z0725	PS02-011/PS02-29C	ST	37,4	4,5-8,0	4,97-5,63	Mamidi et al., 2016
	XC	Xana/Cornell49242	ST	25,1	48,35-51,59	6,38-7,74	Pérez-Veja et al., 2012
	M25	Montrose/I9365-25	Field	13,8	36,1-50,1	4,62-15,77	Vasconcellos et al., 2017
PV07	BN	Bunsi/Newport	DSI, OT	17,16	-	-	Kolkman and Kelly, 2003
	BR	Bunsi/Raven	Field	14	-	-	Ender and Kelly, 2005
	R31	Raven/I9365-31	ST, NWT	51, 22	-	-	Soule et al. 2011
	O12	Orion/USPT-W-12	ST	23,2	15,5-16,3	36,47-37,15	Vasconcellos et al., 2017
	AO	A195/OSU6137	ST	13,7	94,0-96,7	41,80-42,41	Vasconcellos et al., 2017
	XC	Xana/Cornell49242	ST	25, 16,9	70,7-91,2	39,3-44,95	Pérez-Veja et al., 2012; Vasconcellos et al 2017
	M25	Montrose/I9365-25	ST, Field	10,8	21,4-27,2	1,81-2,67	Vasconcellos et al., 2017
							Continua ...

Tabela 1. Cont...

	AN	Aztec/ND88-106-04	Field	13,3	8,7-12,2	2,67-3,64	Miklas et al., 2007/ Vasconcellos et al 2017
	R31	Raven/I9365-31	ST, NWT	51, 36,4, 22	30,2-35,5	2,67-4,62	Soule et al., 2011/ Vasconcellos et al 2017
	TL	Tacana x PI 313850	ST	32,8	4,3-5,4	-	Mkwaila et al., 2011
	O83	Orion//Orion/R31-83	ST	10, 26,1	51,6-53,1	9,33-11,94	Oraguzie, 2015; Vasconcellos et al., 2017
PV08	PX	PC-50/XAN-159	Field, DA, ST	9, 15, 24	-	-	Park et al., 2001
	GC	G122/CO72548	Field	12	-	-	Maxwell et al., 2007
	GW	G122/WMG904-20-3	ST	19,3	5,6-8,7	0,73-0,93	Vasconcellos et al., 2017
	PX	PC-50/XAN-159	ST	12	-	-	Park et al., 2001
	BV	Benton/VA19	Field	11	8,0-15,0	39,43-43,44	Miklas et al., 2003 and Soule et al., 2011
	PS02-029C	PS02-029C*4/NY6020-4	ST	27,6	8,5-14,0	4,97-46,71	Mamidi et al., 2016
	Z0725	PS02-011/PS02-29C	ST	23,8	16,0-17,0	13,36-46,71	Mamidi et al., 2016
	B60	Bunsi/NY6020-4	Field, ST	26, 38	-	-	Miklas and Delorme 2003; Vasconcellos et al. 2017
	GC	G122/CO72548	ST	7	-	-	Maxwell et al., 2007
	BV	Benton/VA19	Field	11	-	-	Miklas et al., 2003; Soule et al., 2011; Vasconcellos et al. 2017
	BR	Bunsi/Raven	Field	9	-	-	Ender and Kelly, 2005
	GC	G122/CO72548	ST	11	-	-	Maxwell et al., 2007
	CR	CNFC 9506/RP-2	ST	1	-	-	Lara et al. 2014

Continua ...

Tabela 1. Cont...

	R31	Raven/I9365-31	NWT	8	-	-	Soule et al., 2011
	GC	G122/CO72548	ST	13	-	-	Maxwell et al., 2007
	CR	CNFC 9506/RP-2	ST	--	-	-	Lara et al. 2014
PV09	TW	Tacana/PI318695	ST	18, 15,7	96,4-107-9	-	Terpstra and Kelly 2006; Mkwaila et al., 2011
	AO	A195/OSU6137	Field	17,4	17,0-20,6	9,97-11,51	Vasconcellos et al., 2017
	O12	Orion/USPT-WM-12	Field	7,9	17,3-18,0	13,09-13,27	Vasconcellos et al., 2017
	PX	PC50/XAN-159	Field	3	-	-	Park et al. 2001
PV11	TL	Tacana x PI 313850	ST	15,4	25,4-26	-	Mkwaila et al., 2011

¹ST= Straw test (Teste do canudo); NWT= Non wounding Test (outro teste); Field (Avaliação de campo) and DA = Disease avoidance (escape);

*= Unreported (Não reportado).

2.4. Métodos de avaliação da reação do feijão comum ao mofo branco

A alta variabilidade do patógeno e os mecanismos de escape, como porte da planta, dossel, hábito de crescimento e espaçamento dificultam a identificação de fontes de resistência fisiológica em campo. As avaliações em campo, baseiam-se na incidência e severidade da doença na maturidade fisiológica, como descrito por Miklas et al., (2001), com notas de 1 a 9, onde 1 = plantas sem sintomas até alcançar nota máxima de 9, representando 80 a 100% das plantas com a doença e/ou 60 a 100% de tecido infectado.

As avaliações de reação ao mofo branco a campo são limitadas pela mão-de-obra e área disponível, quantidade de genótipos a serem avaliados e uniformidade de irrigação. Além de ser uma atividade bastante laboriosa, a suscetibilidade dos genótipos avaliados pode sofrer influência da acuidade visual dos avaliadores na determinação das notas. Desse modo, diferentes métodos de inoculação têm sido relatados, objetivando maior eficácia em menor tempo na avaliação de reação de genótipos de feijão comum.

Diversos pesquisadores têm descrito métodos de inoculação para avaliar a reação do feijão comum submetidos ao inóculo: por meio de cotilédones com micélios (Grau e Bissonnette, 1974; Kim et al., 2000; Kull et al., 2003), corte do pecíolo (del Rio et al., 2000), *straw test* (del Rio et al., 2000; Petzoldt e Dickson, 1996; Teran et al., 2006; Vuong et al., 2004), inoculação por semente no caule (Adams et al., 1973; Teran e Singh, 2009), raiz de aipo infectado por micélios para inoculação no caule do feijão comum (Hunter et al., 1981; Pennypacker e Hatley, 1995), cenoura com micélios para inoculação em caule (Steadman et al., 2001), inoculação de micélios nas folhas (Wegulo et al., 1998), flores com micélio para inoculação no caule (Schwartz et al., 1978; Teran e Singh, 2009) e inoculação de plantas em florescimento por meio de ascósporos (Abawi et al., 1978; Cline e Jacobsen, 1983; Schwartz et al., 1978).

Inoculações realizadas diretamente em órgãos das plantas destacados também foram realizados, em que foi utilizado suspensões de esporos ou micélios em folhas, flores e hastes que foram removidas (Chun et al., 1987; Leone e Tonneijck, 1990; Miklas et al., 1992a; Olivier et al., 2008; Steadman et al., 1997), inoculação em flores utilizando suspensão de ascósporos e inoculação na haste utilizando palito colonizado pelo fungo também já foi relatado por Toledo-Souza e Costa (2003). Há ainda os métodos indiretos, que incluem o uso de soluções obtidas a partir da filtragem

do patógeno para detectar a resistência fisiológica (Miklas et al., 1992), e o uso de ácido oxálico ($\text{H}_2\text{C}_2\text{O}_4$) (Tu, 1985), sendo métodos pouco utilizados.

Diante de diversos métodos, a baixa repetibilidade ou reduzida relação com a reação observada em condições de campo, o método chamado de teste do canudo ou *straw test*, descrito por Petzoldt e Dickson (1996) fornece consistência nos dados coletados, com maior repetibilidade e uniformidade quando comparado a outros métodos (Hall e Phillips, 1997; Park et al., 2001) e apresenta também, correlação significativa com a severidade do mofo branco em plantas infectadas naturalmente (Hall e Phillips, 1997; Park et al., 2001).

O teste do canudo (Petzoldt e Dickson, 1996) foi adaptado por Terán (2006) que discriminou as reações do genótipo submetido ao inóculo, distinguindo entre resistente, intermediário e suscetível, para as notas de 0-3, 4-6 e 7-9, respectivamente. Arkwazee e Myers (2017) buscando otimizar o método descrito inicialmente, descreve o *seedling straw test*, baseado em inocular as plantas com aproximadamente 1 dias, agilizando ainda mais o procedimento.

Os métodos adaptados por Terán et al. (2006), Arkwazee e Myers (2017) a partir do *straw test* (Petzoldt e Dickson, 1996) são amplamente adotados no mapeamento genético (Hoyos-Villegas et al., 2015; Vasconcellos et al., 2017; Oladza et al., 2019; Campa et al., 2020) demonstrando resultados satisfatórios, eficácia, facilidade e repetibilidade na fenotipagem quanto a resistência fisiológica e mapeamento genético.

2.5. Estresse hídrico e o feijão comum

As mudanças climáticas causam efeitos adversos sobre a produção e a qualidade dos alimentos. Além de seus efeitos na biodiversidade (Archaux e Wolters, 2006), perdas na economia também podem ser atribuídas às mudanças climáticas (Frame et al., 2020).

Dentre os efeitos, o aumento da frequência esperada ou provável de alguns estresses abióticos e do aumento da frequência de estresses bióticos, podem ser potencializados com as mudanças climáticas. Assim, a incidência e duração de veranico nas principais regiões agrícolas (África, Brasil, México e Estados Unidos da América), tendem a aumentar devido às mudanças climáticas, afetando

negativamente na produção mundial de feijão comum e a segurança alimentar em nível global (Beebe, 2012; Blair et al., 2012).

Temperaturas altas e períodos de secas estão frequentes e presentes em diversas regiões do Brasil (Centro Nacional de Monitoramento e Alertas de Desastres Naturais, 2020), justificando desse modo, programas de melhoramento que buscam a obtenção de cultivares adaptados a condição de estresse abiótico, como alta temperatura e estresse hídrico.

A tolerância ao estresse de um genótipo de planta é um produto de muitos caracteres fisiológicos e morfológicos para os quais critérios de seleção eficazes estão sendo amplamente estudados (Tardieu et al., 2018) e vários mecanismos de tolerância ao estresse hídrico têm sido identificados, entre estes, estão o escape da seca por meio de fenologia apropriada (Nord e Lynch, 2009), características da raiz (Passioura, 1983; Lynch, 2018; Tardieu et al., 2018), prevenção de desidratação específica (Mujdeci et al., 2007), menor temperatura foliar, potencial de água nas folhas e pressão de vapor de água (Tardieu et al., 2018).

No contexto agrícola, uma planta tolerante à seca é aquela que mantém a produção durante déficits de água do solo (ou períodos de seca) graduais ou moderados (Tardieu, 2012). Desse modo, o rendimento de grãos e seus componentes continuam sendo os principais critérios de seleção para uma melhor adaptação aos estresses ambientais em muitos programas de melhoramento (Ozkan et al., 1998) em diversas culturas (Carvalho et al., 2016; Simtowe et al., 2019; Comas et al., 2013) e no feijão comum (Gonçalves et al., 2019).

Embora a qualidade e a produtividade do feijão comum serem afetadas negativamente por breves períodos de escassez de água (Halterlein, 1983; Wallace, 1980). No feijão comum a disponibilidade hídrica é especialmente determinante para o rendimento durante o período de floração e na fase inicial de formação da vagem (Stoker, 1974; Samarah et al., 2009; Liu et al., 2004; Vadez et al., 2012).

O efeito da seca é complexo em seu modo de ação e a resposta da planta é altamente variável, podendo ser acentuada por fatores de interação. Segundo Hall (1993) a tolerância a seca pode ser definida como o rendimento relativo de um genótipo em comparação com outros genótipos submetidos ao mesmo estresse hídrico.

Por outro lado, a seleção baseada apenas na produtividade sob estresse extremo pode ser considerada pouco efetiva, uma vez que a resistência ao estresse

severo pode estar associada à produção reduzida em ambientes sem estresse (Rosielle e Hamblin, 1981). Apesar dessas limitações, as estimativas de herdabilidade para a produção de feijão comum cultivado com e sem estresse foram geralmente semelhantes (Schneider et al., 1997; Singh, 1995; White et al., 1994), o que sugere que a seleção deve ser igualmente eficaz sob diferentes níveis de estresse.

O desenvolvimento de cultivares de feijão tolerantes ao estresse hídrico é uma abordagem prática e econômica para diminuir os efeitos negativos da seca sobre a produtividade da cultura.

2.6. Identificação de genitores para tolerância ao estresse hídrico

Para a identificação de genótipos superiores, é necessário a adequada caracterização do ambiente. Existem diversos métodos para caracterizar o ambiente. Muguling et al., 1982 e O'Toole et al., 1983 tem identificado variáveis críticas, como a profundidade da água livre. Entretanto, caracterizações desse tipo é demorada e um método de classificação de ambientes de seca é com base na duração da estação chuvosa, e isso tem sido alcançado com sucesso para o arroz (Huke, 1982), trigo (Bahar e Yildirim, 2010) e feijão comum (Ramírez-Vallejo e Kelly, 1998) por exemplo.

Os efeitos da escassez de água no feijão variam muito, dependendo da duração da exposição, da intensidade do estresse, das características da variedade utilizada e da capacidade das plantas de se adaptarem a esta condição adversa (Rosales et al., 2012; Emam et al., 2010).

A seca terminal, ocorrida no final do ciclo da cultura reduz substancialmente a produtividade do feijão comum, inibindo o desenvolvimento reprodutivo e florescimento (Samarah et al., 2009), aumentando a esterilidade de grãos de pólen (Al-Ghzawi et al., 2009) e reduzindo o desenvolvimento e tamanho de grãos (Croser et al. 2003, Liu et al. 2004, Vadez et al. 2012).

Identificado o período crítico para o rendimento do feijão comum e determinado o período para a submissão dos genótipos à condição de estresse, a adoção de um método para detecção dos genótipos promissores torna-se necessário, obviamente, considerando as condições experimentais e analíticas possíveis. Afim de facilitar a seleção de indivíduos superiores para tolerância ao estresse hídrico metodologias baseadas em índices têm sido relatadas (Fischer e Maurer, 1978; Rosielle e Hamblin, 1981; Blum, 1984; Lan, 1990; Fernandez, 1992; Jafari et al., 2009;

Gavuzzi et al., 1997; Bauslmaa e Schapaugh, 1984). Contudo, metodologias que consideram a interação genótipo $\times$ ambiente têm sido utilizadas atualmente com resultados promissores (Câmara et al., 2007; Dias et al., 2018; Thungo et al., 2019).

Dentre as metodologias genótipo $\times$ ambiente ($G \times E$), o método realizado a partir da aplicação de modelos mistos, descrito como média harmônica da performance relativa dos valores genéticos (MHPRVG) relatado por Resende (2014) permite a seleção simultânea da produtividade, estabilidade e adaptabilidade no contexto genotípico. Os efeitos de interação $G \times E$ são previstos com maior precisão do que outros métodos porque todo o conjunto de dados é usado e os ruídos de interação são eliminados quando as melhores previsões lineares não viesadas (BLUPs – *Best Linear Unbiased Prediction*) são obtidas (Resende, 2007).

2.7. Estudo de associação genômica ampla

Os estudos de associação genômica ampla (GWAS) também chamado de mapeamento genético associativo é um dos meios de identificar e mapear QTLs e genes associados a características fenotípicas de interesse com base no desequilíbrio de ligação (LD) (Jannink et al., 2001; Dhanapal et al., 2015). Para fazer uso dessa poderosa ferramenta em um painel, é necessário que os marcadores estejam amplamente distribuídos no genoma (Tsunoda et al., 2019) em um painel grande o suficiente, composto por indivíduos coletados em populações naturais ou de acessos de bancos de germoplasma e equivalentemente fenotipados.

Dentre os marcadores utilizados, os SNPs (*Single Nucleotide Polymorphisms*) se destacam, pois, os métodos para sua detecção aumentaram de maneira econômica na era pós-genômica (Morgil et al., 2020). Descobertos primeiramente no genoma humano, os SNPs podem ter associação com doenças complexas (Turchetto-Zolet, et al., 2017). E vem sendo utilizados como marcadores moleculares para estudos filogenéticos, mapeamento genético, diagnósticos genéticos e análises de diversidade genética (Morgil et al, 2020; Freudenthal et al., 2019).

Para diversos pesquisadores Ozaki et al. (2002) relatou o primeiro GWAS, realizado na área da saúde, identificou genes associados à suscetibilidade ao infarto de miocárdio (Thomas et al., 2005; Morris; Cardon, 2007; Tsunoda et al., 2019) e iniciou a progressão de sucessivos modelos com essa finalidade na área. Tornou-se, assim, bem estabelecido na genética humana após uma década de grande esforço

(Huang; Han, 2014) e mantem-se principalmente na identificação de genes relacionados a doenças humanas (Altshuler; Daly; Lander, 2008; GWAS Catalog, 2020).

O desenvolvimento de tecnologias na área da saúde para o sequenciamento potencializou procedimentos e ferramentas para obtenção de SNPs e estudos genéticos de fenótipos clínicos, possibilitou comparar sequências de DNA entre diferentes indivíduos, baseado no desequilíbrio de ligação (LD) (*Linkage disequilibrium*) (Lander et al., 2001; International HapMap Consortium, 2005). Pavimentando assim, o caminho para a realização do GWAS, levando-o a tornar-se uma poderosa ferramenta na detecção de variações genéticas para o entendimento de características complexas em diversas espécies, vindo a ser adotado na área vegetal (Rafalski, 2010; Abdel-Ghani et al., 2013; Pace et al., 2015).

Com os avanços da tecnologia computacional, a metodologia GWAS tem sido constantemente modificada e os modelos apresentam grande poder estatístico sob diferentes métodos computacionais, permitindo estudar bases genéticas complexas, como os efeitos epistáticos e efeitos de dominância (Wen et al., 2015).

Dentre os modelos utilizados, o modelo linear generalizado (General Linear Model – GLM) ou Q-model (Price et al., 2006) em que a estrutura da população (Q) é adotada como efeito fixo é comumente utilizado para locus único em GWAS. Entretanto, o modelo linear misto (Mixed Linear Model – MLM) tem sido o mais popular, considerando a estrutura de população (Q) e Kinship (K) para controlar falso-positivos, também comumente utilizado para locus único (Zhang et al., 2005; Yu et al., 2006).

Modelos baseados no MLM (Yu et al., 2006), como o CMLM (Zhang et al., 2010), ECMLM (Li et al., 2014) e FaST-LMM (Lippert et al., 2011) foram desenvolvidos para melhorar a eficiência computacional. Wang et al. (2012) propôs o modelo SUPER, mantendo a vantagem computacional do FaST-LMM e aumentando notavelmente o poder estatístico. Entretanto, esses modelos incluindo o EMMAX (Kang et al., 2010) e o GEMMA (Zhou e Stephens, 2012) fazem a varredura genômica de modo unidimensional e assim, precisam de correções para reduzir a taxa de falso positivo (FPR – False Positive Rate) ou erros do tipo I. Frequentemente para reduzir o FPR nesses modelos de locus único (SL-GWAS), adota-se um limiar de *P*-valor considerando a correção de Bonferroni modificada, dada por $P \leq 0,05/m$ (*m* é o número de marcadores) (Wang et al., 2016; Guan et al. 2019).

O limiar dado pela correção de Bonferroni para controlar falso-positivos em GWAS de locus-único é considerado restritivo no estudo de características complexas, pois segundo Wen et al. (2018) o seu uso minimiza a probabilidade de detectar *loci* de efeitos menores. Assim, para características de natureza poligênica outros modelos, chamados de GWAS para multi-locus (ML-GWAS), assim o modelo MLM (Multi-Locus Mixed-Model) (Segura et al., 2012) foi proposto para testar simultaneamente vários marcadores, outros com os mesmos propósitos foram surgindo, como mrMLM (Wang et al., 2016), FarmCPU (Liu et al., 2016), LASSO (Xu et al., 2017), pLARmEB (Zhang et al., 2017), ISIS-EM-BLASSO (Tamba et al., 2017), FASTmrEMMA (Wen et al., 2017) e FASTmrMLM (Tamba, 2017), pKWmEB (Ren et al., 2018) e recentemente BLINK (Huang et al., 2019) são comumente utilizados por possuírem maior poder estatístico e acurácia na detecção de QTNs (Segura et al., 2012; Moser et al., 2015).

Em uma comparação entre os métodos mrMLM, pLARmEB, ISIS-EM-BLASSO e FASTmrEMMA, Zhang et al. (2018) identificou que o ISIS-EM-BLASSO foi o método mais poderoso na identificação de QTNs para características de resistência do caule do milho.

Em estudos genéticos de culturas agrícolas, diversos pesquisadores têm utilizado em GWAS limiares de significância menos restritivos e obtido resultados satisfatórios. Misra et al. (2018) avaliando um painel de acessos de arroz utilizou o limiar de 10^{-5} para o método SL-GWAS EMMAX (Kang et al., 2010) e comparou os SNPs significativos com quatro métodos ML-GWAS com o limiar de $\text{LOD} \geq 3,0$. Encontrou desse modo, 224 QTNs significativos pelo SL-GWAS e desses, 97 foram validados por pelo menos dois dos quatro métodos ML-GWAS.

Chang et al. (2018) avaliando um painel composto por 368 linhagens de soja adotou o limiar de 10^{-4} para identificação de QTNs significativos no modelo SL-GWAS CMLM, encontrando 24 QTNs, enquanto para o modelo ML-GWAS mrMLM adotando o limiar de $\text{LOD} \geq 3,0$ encontrou 64 QTNs significativos. Vale salientar que somente dois QTNs não representaram um *loci* reportado em estudos anteriores.

Desse modo, para diminuir o FPR, Chang et al. (2018), Misra et al. (2018) e He et al. (2019) recomendam a combinação de métodos SL-GWAS e ML-GWAS para melhorar a robustez e poder de detecção de SNPs significativos no GWAS em estudos prévios.

Zhang et al. (2019) comparando diversos trabalhos GWAS consideram que a correção de Bonferroni em métodos ML-GWAS pode ser muito restrigente e propõem utilizar para esses modelos $LOD \geq 3,0$ (ou $P = 0,0002$) como um limiar para balancear o poder de detecção e reduzir o FPR na detecção de QTNs.

Vários estudos de mapeamento por associação têm sido relatados em feijão comum, associado ao desempenho agrônômico (Kamfwa, et al., 2015; Moghaddam, et al., 2016), fixação biológica de nitrogênio (Kamfwa, et al., 2015), arquitetura de planta (Resende, et al., 2018), resistência a doenças (Perseguini, et al., 2016; Zuiderveen, et al., 2016) e estresses abióticos (Soltani, et al., 2017; Soltani, et al., 2018). Não somente caracterizando o painel estudado, mas também mapeando os genes e/ou QTLs de interesse. Assim, os avanços na genética e as aplicações das tecnologias moleculares, juntamente com a caracterização detalhada dos genótipos contribui estrategicamente na utilização do germoplasma em programas de melhoramento de plantas (Morgil et al., 2020; Migicovsky et al., 2019; Reynolds, et al., 2020) e exclui a necessidade de avaliações fenotípicas constantes (Bernardo et al., 2007).

3. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABAWI, G. S.; GROGAN, R. G. Epidemiology of diseases caused by *Sclerotinia* species. **Phytopathology**, 69, p.899-903, 1979.
- ABAWI, G. S.; PROVVIDENTI, R.; CROSIER, D. C.; HUNTER, J. E. Inheritance of resistance to white mold disease in *Phaseolus coccineus*. **Journal of Heredity**, 69:200–202. 1978.
- ADAMS, P. B.; AYERS, W. A. Ecology of *Sclerotinia* species. **Phytopathology**, 69, 896–898. 1979.
- ADAMS, P.B.; TATE, C. J.; LUMSDEN, R. D.; MEINERS, J.P. Resistance of *Phaseolus* species to *Sclerotinia sclerotiorum*. **Annual Reports of the Bean Improvement Cooperative**. 16:8–9. 1973.
- AGROFIT. Sistema de agrotóxicos fitossanitários. Disponível em: http://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons. Acesso em: 12 dezembro 2020.
- AITKEN, K.S.; MCNEIL, M.D.; HERMANN, S.; BUNDOCK, P.C.; KILIAN, A.; HELLER-USZYNSKA, K.; HENRY, R.J.; LI, J. A comprehensive genetic map of sugarcane that provides enhanced map coverage and integrates high-throughput Diversity Array Technology (DArT) markers. **BMC Genomics** 15: 152. 2014.
- AL-GHZAWI, A. A.; ZAITOUN, s.; GOSHEH, H. Z.; ALQUDAH, A. M. The impacts of drought stress on bee attractively and flower pollination of *Trigonella moabitica* (fabaceae). **Archives of Agronomy and Soil Science**, 55: 683–692. 2009.
- ALTMANN, A.; WEBER, P.; BADER, D.; PREUSS, M.; BINDER, E.B.; MULLER-MYHSOK, B. A beginner's guide to SNP calling from high-throughput DNA-sequencing data. **Human Genetics** 131, 1541-1554. 2012.
- ANTONIO R. P.; SANTOS J. B.; SOUZA T. P.; CANEIRO F. F. Genetic control of the resistance of common beans to white mold using the reaction to oxalic acid. **Genetics and Molecular Research** 7: 733-740. 2008.
- ARCHAUX, F.; WOLTERS, V. Impact of summer drought on forest biodiversity: what do we know?. **Annals of Forest Science**, 63: 645-652. 2006.
- ARIANI, A.; TERÁN, J. C. B. M.; GEPTS, P. Genome-wide identification of SNPs and copy number variation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) using genotyping-by-sequencing (GBS). **Molecular Breeding** 36. 2016.
- ARKWAZEE, H.; DAVIS, J.; MYERS, J. R. Comparison of the conventional and seedling straw tests for quantifying white mold resistance. **Annual Reports of the Bean Improvement Cooperative**, 60, 41-42. 2017.
- BEEBE, S. E. Common bean breeding in the tropics. **Plant Breeding Reviews** 36, 357–426. 2012.
- BEEBE, S. E.; RAO, I. M.; MUKANKUSI, C. M.; BURUCHARA, R. A. Improving resource use efficiency and reducing risk of common bean production in Africa, Latin America, and the Caribbean. **Eco-efficiency: From Vision to Reality**. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). 2012.

- BEEBE, S.; RENGIFO, J.; GAITAN, E.; DUQUE, M.C.C.; TOHME, J. Diversity and Origin of Andean landraces of common bean. **Crop Science**, 41:854-862, 2001.
- BEEBE, S.; SKROCH, P.W.; TOHME, J.; DUQUE, M.C.; PEDROZA, F.; NIENHUIS, J. Structure of genetic diversity among common bean landraces of Middle American Origin based on correspondence analysis of RAPD. **Crop Science**, 40:264-273, 2000.
- BELL, A. A.; WHEELER, M. H. Biosynthesis and functions of fungal melanins. **Annual Review of Phytopathology** 24, 411–451. 1986.
- BIANCHINI, A.; MARINGONI, A. C.; CARNEIRO, S. M. T. P. G. Doenças do feijoeiro. In: KIMATI, H.; AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L. E. A. **Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas**. 4. ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 2: 333-349. 2005.
- BITOCCHI, E. NANNI, L.; BELLUCCI, E.; ROSSI, M.; GIARDINI, A.; ZEULI, P. S.; LOGOZZO, G.; STOUGAARD, J.; MCCLEAN, P.; ATTENE, G.; PAPA, R. Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, USA 109, 788–796, 2012.
- BITOCCHI, E.; BELLUCCI, E.; GIARDINI, A.; RAU, D.; RODRIGUEZ, M.; BIAGETTI, SANTILOCCHI, R.; SPAGNOLETTI, P.; GIOIA, T. LOGOZZO, G.; ATTENE, G.; NANNI, L.; PAPA, R. Molecular analysis of the parallel domestication of the common bean (*Phaseolus vulgaris*) in Mesoamerica and the Andes. **New Phytology** 197:300–313. 2013.
- BLAIR, M. W.; BRONDANI, R. V. P.; DÍAZ, L. M.; DEL PELOSO, M. J. Diversity and population structure of common bean from Brazil. **Crop Science**, 53: 1983–1993, 2013.
- BLAIR, M. W.; SOLER, A.; CORTES, A. J. Diversification and population structure in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). **PLoS One**, 7, 2012.
- BLUM, A. Breeding crop varieties for stress environments. **Critical Reviews in Plant Sciences**. 2: 199–238. 1984.
- BOLAND, G.; HALL, R. Index of plant hosts of *Sclerotinia sclerotiorum*. **Canadian Journal of Plant Pathology**, 16: 93-108, 1994.
- BOLTON, M. D.; THOMMA, B. P. H. J.; NELSON, B. D. *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib) de Bary: biology and molecular traits of a cosmopolitan pathogen. **Molecular Plant Pathology**, London, 1: 1-16, 2006.
- BOUSLAMA, M.; SCHAPAUGH, W.T. Stress tolerance in soybean. Part. 1: Evaluation of three screening techniques for heat and drought tolerance. **Crop Science** 24: 933-937. 1984.
- BROUGHTON, W. J.; HERNANDEZ, G.; BLAIR, M.; BEEBE, S.; GEPTS, P.; VENDERLEYDEN, J. Bean (*Phaseolus* spp) - model food legumes. **Plant and Soil** 252: 55-128. 2003.
- BURLE, M. L.; FONSECA, J. R.; KAMI, J. A.; e GEPTS, P. Microsatellite diversity and genetic structure among common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) landraces in Brazil, a secondary center of diversity. **Theoretical and Applied Genetics**, 121: 801-813. 2010.

- CÂMARA, T. M. M.; BENTO, D. A. V.; ALVES, G. F.; SANTOS, M. F.; MOREIRA, J. U. V.; SOUZA JÚNIOR, C. L. D. Parâmetros genéticos de caracteres relacionados à tolerância à deficiência hídrica em milho tropical. **Bragantia**, 66: 595-603. 2007.
- CAMPA, A.; GARCÍA-FERNÁNDEZ, C.; FERREIRA, J.J. Genome-Wide Association Study (GWAS) for Resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in Common Bean. **Genes** 11, 1496. 2020.
- CÂNDIDA, D. V.; COSTA, J. G. C.; RAVA, C. A.; CARNEIRO, M. S. Controle genético da murcha do fusário (*Fusarium oxysporum*) em feijoeiro comum. **Tropical Plant Pathology**, 34: 379-384, 2009.
- CARNEIRO, F. F. Genética da resistência do feijoeiro ao mofo branco e o uso do retrocruzamento assistido por marcadores microssatélites. 2009. 85 p. **Dissertação** (Mestrado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2009.
- CARVALHO, L. M. D.; CARVALHO, H. W. L. D.; OLIVEIRA, I. R. D.; RANGEL, M. A. S.; SANTOS, V. D. S. Productivity and drought tolerance of cassava cultivars in the coastal tablelands of northeastern Brazil. **Ciência Rural**, 46: 796-801. 2016.
- CARVALHO, R S.; LIMA, I. A.; ALVES, F. C.; SANTOS, J. B. D. Selection of carioca common bean progenies resistant to White mold. **Crop Breeding and Applied Biotechnonology**, 13: 172-177, 2013.
- Centro Nacional de Monitoramento e Alertas de Desastres Naturais [Cemaden]. Histórico da criação do Cemaden. São José dos Campos: Cemaden. URL: <https://www.cemaden.gov.br/>. Acesso 03.01. 2020.
- CHACÓN S, M.I.; PICKERSGILL, B.; DEBOUCK, D.G. Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. **Theoretical and Applied Genetics** 110, 432–444, 2005.
- CHAVES, G. M. Estudos sobre *S. sclerotiorum* (Lib.) de Bary. **Experientiae**, Viçosa, 4:69-133, 1964.
- CHUN, D.; KAO, L. B.; LOCKWOOD, J. L.; ISLEIB, T. G. Laboratory and field assessment of resistance in soybean to stem rot caused by *Sclerotinia sclerotiorum*. **Plant Disease**. 71:811–815. 1987.
- CLINE, M. N.; JACOBSEN, B. J. Methods for evaluating soybean cultivars for resistance to *Sclerotinia sclerotiorum*. **Plant Disease**. 67:784–786. 1983.
- COMAS, L. H.; BECKER, S. R.; CRUZ, V. V.; BYRNE, P. F.; DIERIG, D. A. Root traits contributing to plant productivity under drought. **Frontiers in Plant Science**, 4. 2013.
- CONAB. Acompanhamento da safra brasileira safra 2017/2018. Disponível em: <https://www.conab.gov.br/info-agro/safras/graos> Acesso em: 09, agosto, 2019.
- CORTÉS, A. J.; CHAVARRO, M. C.; BLAIR, M. W. SNP marker diversity in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and applied genetics**, 123: 827. 2011.
- COSTA, N. H. A D.; SERAPHIN, J. C.; ZIMMERMANN, F. J. P. Novo método de classificação de coeficientes de variação para a cultura do arroz de terras altas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. 37. 2002.

COYNE, D. P.; STEADMAN, J. R.; ANDERSON, F. N. Effect of modified plant architecture of great northern dry bean varieties (*Phaseolus vulgaris*) on white mold severity, and components of yield. **Plant Disease Reporter**. 58:379–382. 1974.

CROSER, J.; AHMAD, F.; CLARKE, H.; SIDDIQUE, K. H. M. Utilisation of wild Cicer in chickpea improvement – progress, constraints and prospects. **Australian Journal of Agricultural Research**, 54: 429–444. 2003.

DEL RIO, L.E.; KURTZWEIL, N.C.; GRAU, C.R. Petiole inoculation as a tool to screen soybean germplasm for resistance to *Sclerotinia sclerotiorum*. **Phytopathology** 90:S176. 2000.

DHANAPAL, A. P.; RAY, J.; SINGH, S.; HOYOS-VILLEGAS, V.; SMITH, R.; PURCELL, L.; KING, A.; FRITSCHI, F. Genome-wide association analysis of diverse soybean genotypes reveals novel markers for nitrogen traits. **The Plant Genome**. 8. 2015.

DIAS, K. O. D. G.; GEZAN, S. A.; GUIMARÃES, C. T.; PARENTONI, S. N.; GUIMARÃES, P. E. D. O.; CARNEIRO, N. P.; PORTUGAL, A. F.; BASTOS, E. A.; CARDOSO, M. J.; ANONI, C. O.; MAGALHÃES, J. V.; SOUZA, J. C.; GUIMARÃES, L. J. M.; PASTINA, M. M. Estimating genotype × environment interaction for and genetic correlations among drought tolerance traits in maize via factor analytic multiplicative mixed models. **Crop Science**, 58: 72-83. 2018.

DURAN, M.W.; BLAIR, M.C.; GIRALDO, R.; MACCHIAVELLI, E.; PROPHETE, J.C. ; NIN, J. C.; BEAVER, J. S.. Morphological and molecular characterization of common bean landraces and cultivars from the Caribbean. **Crop Science**, 45: 1320-1328. 2005.

ELSHIRE, R. J.; GLAUBITZ, J. C.; SUN, Q.; POLAND, J. A.; KAWAMOTO, K.; BUCKLER, E. S.; MITCHELL, S. E. A robust, simple genotyping-by-sequencing (gbs) approach for high diversity species. **Plos One** 6. 2011.

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

FALCONER, D. S. **Introdução à genética quantitativa**. Viçosa: UFV, 1987. 279p

FALCONER, D.S.; MACKAY, T.F.C. **Introduction to quantitative genetics**. 4 ed. Longman, 1996. 464p.

FAO. **Faostat database gateway**. Disponível em: http://www.fao.org/faostat/en/#rankings/countries_by_commodity. Acesso em: 26, julho, 2019.

FERNANDEZ, G. C. J. **Effective Selection Criteria for Assessing Plant Stress Tolerance**. In: Proceedings of the international symposium on adaptation of vegetables and other food crops in temperature and water stress (Kuo CG, ed.). Publication, Tainan, Taiwan. 1992.

FRAME, D. J.; ROSIER, S. M.; NOY, I.; HARRINGTON, L. J.; CAREY-SMITH, T.; SPARROW, S. N.; STONE, D. A.; DEAN, S. M. Climate change attribution and the economic costs of extreme weather events: a study on damages from extreme rainfall and drought. **Climatic Change**, 1-17. 2020.

- FREYRE, R.; RIOS, R.; GUZMAN, L.; DEBOUCK, D.; GEPTS, P. Ecogeographic distribution of *Phaseolus* spp. (Fabaceae) in Bolivia. **Economic Botany** 50:195–215. 1996.
- GAUT, BRANDON, S. The complex domestication history of the common bean. **Nature genetics**, 46: 663-664, 2014.
- GAVUZZI, P.; RIZZA, F.; PALUMBO, M.; CAMPALINE, R. G.; RICCIARDI, G. L.; BORGHI, B. Evaluation of field and laboratory predictors of drought and heat tolerance in winter cereals. **Canadian Journal of Plant Science**, 77: 523-531. 1997.
- GENCHEV, D.; KIRYAKOV, I. Inheritance of resistance to white mold disease (*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary) in A195 (*Phaseolus vulgaris* L.). Bulg. **Journal of Agricultural Science**. 8, 181—187. 2002.
- GEPTS, P.; BLISS, F. A. F1 hybrid weakness in the common bean: differential geographic origin suggests two gene pools in cultivated bean germplasm. **Journal of Heredity** 76:447–450. 1985.
- GEPTS, P.; OSBORN, T.; RASHKA, K.; BLISS, F. Phaseolin-protein variability in wild forms and landraces of the common bean (*Phaseolus vulgaris*): evidence for multiple centers of domestication. **Economic Botany** 40, 451–468. 1986.
- GONÇALVES, J. G. R.; ANDRADE, E. R. D.; SILVA, D. A. D.; ESTEVES, J. A. D. F.; CHIORATO, A. F.; CARBONELL, S. A. M. Drought tolerance evaluated in common bean genotypes. **Ciência e Agrotecnologia**, 43. 2019.
- GRAFTON, K. F.; RASMUSSEN, J. B.; STEADMAN, J. R.; HAUF, D. C.; DONOHUE, C. Potential new sources of resistance to white mold in the *Phaseolus* core collections. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**. 45, 58—59. 2002.
- GRAU, C.R.; BISSONNETTE, H. L. Whetzelinia stem rot of soybean in Minnesota. **Plant Disease Report** 58:693–695. 1974.
- GRZEBELLUS D, IORIZZO M, SENALIK D.; ELLISON, S.; CAVAGNARO, P.; MACKO-PODGORNI, A.; HELLER-USZYNSKA, K.; KILIAN, A.; NOTHNAGEL, T.; ALLENDER, C.; SIMON, P. W.; BARANSKI, R. Diversity, genetic mapping, and signatures of domestication in the carrot (*Daucus carota* L.) genome, as revealed by Diversity Arrays Technology (DArT) markers. **Molecular Breeding** 33: 625–37. 2014.
- HALL, R.; PHILLIPS, L. G. Resistance of white bean to White mold: field evaluation of straw test. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**. 40:138–139. 1997.
- HENSON, J. M.; BUTLER, M. J.; DAY, A. W. The dark side of mycelium: melanins of phytopathogenic fungi. **Annual Review of Phytopathology**. 37, 447–471. 1999.
- HOYOS-VILLEGAS, VALERIO; SONG, QIJIAN; KELLY, JAMES D. Genome-wide association analysis for drought tolerance and associated traits in common bean. **The Plant Genome**, 10: 1-17, 2017.
- HUANG, M.; LIU, X.; ZHOU, Y.; SUMMERS, R. M. ZHANG, Z. BLINK: A package for the next level of genome-wide association studies with both individuals and markers in the millions. **Gigascience** 154. 2019.

- HUANG, X.; KURATA, N.; WEI, X.; WANG, Z.; WANG, A.; ZHAO, Q.; ZHAO, Y.; LIU, K.; LU, H.; LI, W.; GUO, Y.; LU, Y.; CONGCONG, Z.; FAN, D.; WENG, Q.; ZHU, C.; HUANG, T.; ZHANG, L.; WANG, Y.; HAN, B. A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. **Nature**. 490. 497-501, 2012.
- HUNTER, J.E.; DICKSON, M. H.; CIGNA, J. A. Limited term inoculation: A method to screen bean plants for partial resistance to white mold. **Plant Disease**. 65:414–417. 1981.
- ISHIDA, J. K.; CALDAS, D. G.; OLIVEIRA, L. R.; FREDERICI, G. C.; LEITE, L. M. P.; MUI, T. S. Genome-wide characterization of the NRAMP gene family in *Phaseolus vulgaris* provides insights into functional implications during common bean development. **Genetics and molecular biology**, 41: 820-833. 2018.
- JAFARI, A.; FARZAD, P.; AL-ALAHMADI, M. J. Evaluation of selection indices for drought tolerance of corn (*Zea mays* L.) hybrids. **International Journal of Plant Production** 3: 124-131. 2009.
- KAMFWA, K.; CICHY, K.A.; KELLY, J.D. Genome-wide association analysis of symbiotic nitrogen fixation in common bean. **Theoretical and Applied Genetics**. 128: 1999–2017. 2015.
- KAMFWA, K.; CICHY, K.A.; KELLY, J.D. Genome-wide association study of agronomic traits in common bean. **Plant Genome**, 8. 2015.
- KHAIRALLAH, M.M.; ADAMS, M.W.; SEARS, B.B. Mitochondrial DNA polymorphisms of Malawian bean lines: further evidence for two major gene pools. **Theoretical and Applied Genetics** 80:753–761. 1990.
- KHAIRALLAH, M.M.; SEARS, B.B.; ADAMS, M.W. Mitochondrial restriction fragment polymorphisms in wild *Phaseolus vulgaris* — insights in the domestication of common bean. **Theoretical and Applied Genetics** 84:915–922. 1992.
- KIM, H. S.; HARTMAN, G. L.; MANANDHAR, J. B.; GRAEF, G.L.; STEADMAN, J. R.; DIERS, B. W. Reaction of soybean cultivars to *Sclerotinia* stem rot in field, greenhouse, and laboratory evaluations. **Crop Science**. 40:665–669. 2000.
- KOENIG, R.; GEPTS, P. Allozyme diversity in wild *Phaseolus vulgaris*: further evidence for two major centers of diversity. **Theoretical and Applied Genetics** 78:809–817. 1989.
- KOINANGE, E. M. K.; GEPTS, P. Hybrid weakness in wild *Phaseolus vulgaris* L. **Journal of Heredity** 83:135–139. 1992.
- KOLKMAN, J. M.; KELLY, J. D. QTL conferring resistance and avoidance to white mold in common bean. **Crop Science**. 43:539–548. 2003.
- KOLKMAN, J.M.; KELLY, J. D. Agronomic traits affecting resistance to white mold in common bean. **Crop Science**, 42: 693. 2002.
- KRISTENSEN, P. S.; JAHOOOR, A.; ANDERSEN, J. R.; CERICOLA, F.; ORABI, J.; JANSSEN, L. L.; JENSEN, J. Genome-wide association studies and comparison of models and cross-validation strategies for genomic prediction of quality traits in advanced winter wheat breeding lines. **Frontiers in Plant Science** 9:69. 2018.

- KULL, L. S.; VUONG, T. D.; POWERS, K. S.; ESKRIDGE, K. M.; STEADMAN, J. R.; HARTMAN, G. L. Evaluation of resistance screening methods for Sclerotinia stem rot of soybean and dry bean. **Plant Disease**, Saint Paul, v.87, p.1471-14476, 2003.
- KURLE, J.E.; GRAU, C.R, OPLINGER, E.S. AND MENGISTU, A. Tillage, crop sequence, and cultivar effects on Sclerotinia stem rot incidence and yield in soybean. **Agronomy Journal** 93: 973–982. 2001.
- KUZAY, S.; HAMILTON-CONATY, P.; PALKOVIC, A.; GEPTS, P. Is the USDA core collection of common bean representative of genetic diversity of the species, as assessed by SNP diversity?. **Crop Science**, 60: 1398-1414. 2020.
- LAN, J. Comparison of evaluating methods for agronomic drought resistance in crops. **Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica**. 7: 85–87. 1998.
- LEHNER, M. S.; TEIXEIRA, H.; PAULA-JÚNIOR, T. J.; VIEIRA, R.F.; LIMA, R. C.; CARNEIRO, J. E. S. Adaptation and resistance to diseases in Brazil of putative sources of common bean resistance to white mold. **Plant Disease** 99:1098-1103. 2015.
- LEONE, G.; TONNEIJCK, A. E. G. A rapid procedure for screening the resistance of bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.) to *Botrytis cinerea* and *Sclerotinia sclerotiorum*. **Euphytica** 48:87–90. 1990.
- LEX, J.; AHLEMEYER, J.; FRIEDT, W.; ORDON, F. Genome-wide association studies of agronomic and quality traits in a set of German winter barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivars using Diversity Arrays Technology (DART). **Journal of applied genetics**, 55: 295-305. 2014.
- LI, H.; DURBIN, R. Fast and accurate short read alignment with Burrows Wheeler transform. **Bioinformatics**, 25, 1754–1760. 2009.
- LIPKA, A. E.; TIAN, F.; WANG, Q.; PEIFFER, J.; LI, M.; BRADBURY, P.J.; GORE, M.A.; BUCKLER, E.S.; ZHANG, Z. GAPIT: genome association and prediction integrated tool. **Bioinformatics** 28, 2397–2399. 2012.
- LIU, F.; JENSEN, C. R.; ANDERSEN, M. N. Pod set related to photosynthetic rate and endogenous ABA in soybeans subjected to different water regimes and exogenous ABA and BA at early reproductive stages. **Annals of Botany**, 94: 405–411. 2004.
- LIU, X.; HUANG, M.; FAN, B.; BUCKLER, E. S.; ZHANG, Z. Iterative usage of fixed and random effect models for powerful and efficient genome-wide association studies. **PLoS Genetic**. 12, 2016.
- LOBO JUNIOR.; M. Alien plant pathogens in Brazil. In Pimentel, D. Biological invasions economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. **CRC PRESS**, Boca Raton, 5: 69-88, 2002.
- LÓPEZ-HERNÁNDEZ, F.; CORTÉS, A. J. Last-generation genome–environment associations reveal the genetic basis of heat tolerance in common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Frontiers in genetics**, 10, 954. 2019.
- LYNCH, J. P. Rightsizing root phenotypes for drought resistance. **Journal of Experimental Botany**, 69: 3279-3292, 2018.

- MACHADO, M. L.; PINTO, F. A. C.; QUEIROZ, D. M. DE; PAULA JÚNIOR, T. J. DE; VIEIRA, R. F. Estimativa de severidade do mofo-branco em lavouras de feijão utilizando-se sensores hiper e multiespectral. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, 19: 426-432, 2015.
- MAXWELL, J. J.; BRICK, M. A.; BYRNE, P. F.; SCHWARTZ, H. F.; SHAN, X.; OGG, J. B.; HENSEN, R. A. Quantitative trait loci linked to white mold resistance in common bean. **Crop Science** 47:2285–2294. 2007.
- MCCLEAN, P. E.; BETT, K. E.; STONEHOUSE, R.; LEE, R.; PFLIEGER, S.; MOGHADDAM, S. M.; GEFFROY, V.; MIKLAS, P.; MAMIDI, S. White seed color in common bean (*Phaseolus vulgaris*) results from convergent evolution in the P (pigment) gene. **New Phytologist**, 219: 1112-1123. 2018.
- MIKLAS, P. N.; DELORME, R.; HANNAN, R.; DICKSON, M. H. Using a subsample of the core collection to identify new sources of resistance to white mold in common bean. **Crop Science** 39:569–573. 1999a.
- MIKLAS, P. N.; DELORME, R.; JOHNSON, W. C.; GEPTS, P. Dry bean G 122 contributes a major QTL for white mold resistance in the straw test. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative** 42, 43–44. 1999.
- MIKLAS, P. N.; GRAFTON, K. F.; HAUF, D. KELLY, K. F. Registration of partial white mold resistant pinto bean germplasm line USPT-WM-1. **Crop Science**. 46: 2339. 2006.
- MIKLAS, P. N.; GRAFTON, K. F.; NELSON, B. D. Screening for partial physiological resistance to white mold in dry bean using excised stems. **Journal of the American Society for Horticultural Science** 117, 321–327. 1992a.
- MIKLAS, P. N.; GRAFTON, K. F.; SECOR, G. A.; MCCLEAN, P. E. Use of pathogen filtrate to differentiate physiological resistance of dry bean to white mold disease. **Crop Science** 32, 310–312. 1992b.
- MIKLAS, P. N.; KELLY, J. D.; STEADMAN, J. R.; MCCOY, S. Registration of pinto bean germplasm line USPT-WM-12 with partial white mold resistance. **Journal of Plant Registrations**, 8, 183-186. 2014.
- MIKLAS, P. N.; W. C. JOHNSON, R. DELORME, P. GEPTS. QTL conditioning physiological resistance and avoidance to white mold in dry bean. **Crop Science** 41:309–315. 2001.
- MIKLAS, P.N. Marker-assisted backcrossing QTL for partial resistance to Sclerotinia white mold in dry bean. **Crop Science** 47:935–942. 2007.
- MIKLAS, P.N.; DELORME, R.; RILEY, R. Identification of QTL conditioning resistance to white mold in snap bean. **Journal of the American Society Horticultural Science** 128:564–570. 2003.
- MIKLAS, P.N.; PORTER, L. D.; KELLY, J. D.; MYERS, J. R. Characterization of white mold disease avoidance in common bean. **European Journal of Plant Pathology** 135: 525–543. 2013.
- MITCHELL, D. C.; LAWRENCE, F. R.; HARTMAN, T. J.; CURRAN, J. M. Consumption of dry beans, peas, and lentils could improve diet quality in the US population. **Journal of the American Dietetic Association**, 109: 909-913, 2009.

- MKWAILA, W.; TERPSTRA, K. A.; ENDER, M.; KELLY, J. D. Identification of QTL for agronomic traits and resistance to white mold in wild and landrace germplasm of common bean. **Plant Breeding** 130:665–672. 2011.
- MOGHADDAM, S.M.; MAMIDI, S.; OSORNO, J.M.; LEE, R.; BRICK, M.; KELLY, J.; MIKLAS, P.; URREA, C.; SONG, Q.; CREGAN, P.; GRIMWOOD, J.; SCHMUTZ, J.; MCCLEAN, P.E. Genome-wide association study identifies candidate loci underlying agronomic traits in a Middle American diversity panel of common bean. **Plant Genome**, 9. 2016.
- MUJDECI, M.; SARIYEV, A.; ÇELİK, I.; TÜLÜN, Y.; KARACA, H. Investigation of the Relationships between Stoma Resistance and Soil Water Matric Potential with other Environmental Factors in Respect of Mathematical Modelling of Plant Water Consumption. **Asian Journal of Chemistry**, 19: 2045-2052. 2007.
- MÜLLER, B. S.; DE ALMEIDA FILHO, J. E.; LIMA, B. M.; GARCIA, C. C.; MISSIAGGIA, A.; AGUIAR, A. M.; TAKAHASHI, E.; KIRST, M.; GEZAN, S. A.; SILVA-JUNIOR, O. B. B.; NEVES, L. G.; GRATTAPAGLIA, D. Independent and Joint-GWAS for growth traits in Eucalyptus by assembling genome-wide data for 3373 individuals across four breeding populations. **New Phytologist**, 221: 818-833. 2019.
- MYERS, J. R.; KMIĘCIK, K. Common bean: Economic importance and relevance to biological Science reserach. In: VEGAS, M. P.; SANTALLA, M.; FRÉDÉRIC, M. **The common bean genome**. Springer, 2017.
- NORD, E. A.; LYNCH, J. P. Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. **Journal of experimental botany**, 60: 1927-1937, 2009.
- OLADZAD, A.; MAMIDI, S.; MIKLAS, P. N.; LEE, R.; MCCLEAN, P. Linked candidate genes of different functions for white mold resistance in common bean (*Phaseolus vulgaris*. L) are identified by QTL-based pooled sequencing. **Research Square**, 2019.
- OLIVEIRA, S. H. F. Manejo do mofo branco. **DBO agrotecnologia**, São Paulo, 2: 8-13, 2005.
- OLIVIER, C. Y.; GOSSEN, B. D.; SEGUIN-SWARTZ, G. Impact of flower age and colour on infection of bean and alfalfa by *Sclerotinia sclerotiorum*. **Canadian Journal of Plant Pathology** 30:1–8. 2008.
- PALLOTTA, M.A.; WARNER, P.; FOX, R.L.; KUCHEL, H.; JEFFERIES, S.J.; LANGRIDGE, P. Marker assisted wheat breeding in the southern region of Australia. **10th International Wheat Genetics Symposium**. Paestum, Italy. 789–791. 2003.
- PARK, S.O.; COYNE, D.P.; STEADMAN, J. R.; SKROCH, P.W. Mapping of QTL for resistance to white mold disease in common bean. **Crop Science** 41:1253–1262.
- PASSIOURA, J. B. Roots and drought resistance. **Agricultural water management**, 7: 265-280, 1983.
- PAULA J. R, T.; VIEIRA, R.; ZAMBOLIM, L. **Manejo integrado de doenças do feijoeiro**. Belo Horizonte: Informe Agropecuário, 2004. p. 112.
- PELTIER, A.J.; GRAU, C.R. The influence of light on relationships between sclerotinia stem rot of soybean in field and controlled environments. **Plant Disease** 92: 1510–1514. 2008.

- PENNYPACKER, B. W.; HATLEY, O. E. Greenhouse technique for detection of physiological resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in soybean. **Phytopathology** 85:1178 Supplement. 1995.
- PEREA, C.; DE LA HOZ, J. F.; CRUZ, D. F.; LOBATON, J. D.; IZQUIERDO, P.; QUINTERO, J. C. Bioinformatic analysis of genotype by sequencing (GBS) data with NGSEP. **BMC Genomics** 175, 539–551. 2016.
- PEREIRA, M. J. Z.; RAMALHO, A. P. M.; ABREU, A. F. B. Reação de linhagens de feijoeiro ao fungo *Fusarium oxysporum* f. sp. *phaseoli* em condições controladas. **Ciência e agrotecnologia**; Lavras, 35: 940 -947. 2011
- PEREZ-VEGA, E.; PASCUAL, A.; CAMPA, A.; GIRADLES, R.; MIKLAS, P.N.; FERREIRA, J. J. Mapping quantitative trait loci conferring partial physiological resistance to white mold in the common bean RIL population Xana × Cornell 49242. **Molecular Breeding** 29:31–41. 2012.
- 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**, 11. 2016.
- PETZOLDT, R.; DICKSON, M.H. Straw test for resistance to white mold in beans. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative** 39: 142-143. 1996.
- PORTO, A. C. M.; CARDON, C. H.; VASCONCELLOS, R. C. C.; NOVAES, E.; LEITE, M. E. CHALFUN-JUNIOR, A.; PEREIRA, W. A.; SANTOS, J. B. Expression of candidate genes related to white mold resistance in common beans. **Trop. plant pathol.** 44, 483–493, 2019.
- PURDY, L. H. *Sclerotinia sclerotiorum*: History, diseases and symptomatology, host range, geographic distribution, and impact. **Phytopathology**, v. 27, n. 4, p. 111-141, 1979.
- RANA, J. C.; SHARMA, T. R.; TYAGI, R. K.; CHAHOTA, R. K.; GAUTAM, N. K.; SINGH, M.; SHARMA, P. N.; OJHA, S. N. Characterisation of 4274 accessions of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm conserved in the Indian gene bank for phenological, morphological and agricultural traits. **Euphytica**, 205: 441-457. 2015.
- RESENDE, M. D. V.; DUARTE, J. B. Precisão e controle de qualidade em experimentos de avaliação de cultivares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, 37: 182-194, set. 2007.
- RESENDE, M.D.V. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes**. Brasília: EMBRAPA Informação Tecnológica, 2002. 975p.
- RESENDE, R.T.; DE RESENDE, M.D.V.; AZEVEDO, C.F.; E SILVA, F.F.; MELO, L.C.; PEREIRA, H.S.; SOUZA, T.L.P.; VALDISSER, P.A.M.; BRONDANI, C.; VIANELLO, R.P. Genome-wide association and regional heritability mapping of plant architecture, lodging and productivity in *Phaseolus vulgaris*. **G3 Genes Genomes Genetic**. 2018, 8, 2841–2854.
- RICHETTI, A.; MELO, C. L. P. Viabilidade econômica da cultura do feijão comum, safra da seca de 2014, em Mato Grosso do Sul. **Comunicado Técnico** 191.

Disponível

em:

<https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/94077/1/COT2013191.pdf>.

Acesso em 26 de agosto, 2019. Dourados, MS.

SACCÁ, A. R. Algumas moléstias novas e outras pouco conhecidas da batatinha (*Solanum tuberosum*). **Boletim da Secretaria de Agricultura, Indústria e Comércio do Estado de São Paulo**, São Paulo, 21: 741-742, 1920.

SAMARAH, N. H.; HADDAD, N.; ALQUDAH, A. M. Yield potential evaluation in chickpea genotypes under late terminal drought in relation to the length of reproductive stage. **Italian Journal of Agronomy**, 4: 111–117. 2009.

SCHMUTZ, J.; MCCLEAN, P. E.; MAMIDI, S.; WU, Q. A.; CANNON, S. B.; GRIMWOOD, J.; JENKINS, J.; SHU, S.; SONG, Q.; CHAVARRO, C. TORRES-TORRES, M.; GEFFROY, V.; MOGHADDAM, S. M.; GAO, D.; ABERNATHY, B.; BLAIR, M.; BRICK, M. A.; CHOVIATIA, M.; GEPTS, P.; GOODSTEIN, D. M.; GONZALES, M.; HELLSTEN, U.; HYTEN, D.; 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.; WING, R. A.; CREGAN, P. B.; ROKHSAR, D. S.; JACKON, S. A. A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. **Nature Genetics**, 46: 707–13, 2014.

SCHWARTZ, H. F.; SINGH, S. P. Breeding common bean for resistance to diseases: a review. **Crop Science**, Madison, 53: 1832-1844, 2013.

SCHWARTZ, H. F.; STEADMAN, J. R.; COYNE, D. P. Influence of *Phaseolus vulgaris* blossoming characteristics and canopy structure upon reaction to *Sclerotinia sclerotiorum*. **Phytopathology** 68:465–470. 1978.

SCHWARTZ, H.F.; OTTO, K.; TERAN, H.; LEMA, M.; SINGH, S. P. Inheritance of white mold resistance in *Phaseolus vulgaris* × *P. coccineus* crosses. **Plant Disease** 90:1167–1170. 2006.

SEGURA, V.; VILHJÁLMSSON, B. J.; PLATT, A.; KORTE, A.; SEREN, Ü.; LONG, Q.; NORDBORG, M. An efficient multi-locus mixed-model approach for genome-wide association studies in structured populations. **Nature Genetics** 44, 825–830. 2012.

SIMTOWE, F.; AMONDO, E.; MARENIA, P.; SONDER, K.; ERENSTEIN, O. Impacts of drought-tolerant maize varieties on productivity, risk, and resource use: Evidence from Uganda. **Land use policy**, 88. 2019.

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

SOLTANI, A.; MAFIMOUGHADDAM, S.; OLADZAD-ABBASABADI, A.; WALTER, K.; KEARNS, P.J.; VASQUEZ-GUZMAN, J.; MAMIDI, S.; LEE, R.; SHADE, A.L.; JACOBS, J.L.; CHILIVERS, M.I.; LOWRY, D.B.; MCCLEAN, P.; OSORNO, J.M. Genetic analysis of flooding tolerance in an Andean diversity panel of dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Frontiers in Plant Science**, 9. 2018.

SOLTANI, A.; MAFIMOUGHADDAM, S.; WALTER, K.; RESTREPO-MONTOYA, D.; MAMIDI, S.; SCHRODER, S.; LEE, R.; MCCLEAN, P.E.; OSORNO, J.M. Genetic architecture of flooding tolerance in the dry bean Middle-American diversity panel. **Frontiers in Plant Science**, 8. 2017.

- SOULE, M.; PORTER, L.; MEDINA, J.; SANTANA, G. P.; BLAIR, M. W.; MIKLAS, P. N. Comparative QTL map for white mold resistance in common bean, and characterization of partial resistance in dry bean lines VA19 and I9365-31. **Crop Science** 51: 12-139. 2011.
- SOUZA, D. A. D.; PEREIRA, F. A. C.; DIAS, J. A.; LEITE, M. E.; SANTOS, J. B. D. Reaction of common bean progenies to white mold derived from recurrent selection. **Ciência Rural**, 44: 583-587. 2014.
- SOUZA, E. D. T.; COSTA, J. L. S. Métodos de inoculação de plântulas de feijoeiro para avaliação de germoplasma quanto a resistência a *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) De Bary. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, 33: 57-63. 2003.
- STEADMAN, J. R.; KOLKMAN, J. M.; ESKRIDGE, K. M. Screening for and identifying sources of resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in common bean. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative** 45, 48—49. 2002.
- STEADMAN, J.; ESKRIDGE, K.; COSTA, J.; GRAFTON, K. ; KELLY, J.; KMIĘCIK, K.; KOLKMAN, J.; MYERS, J.; MIKLAS, P. Evaluation of sources of resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in common bean with five test methods at multiple locations. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative** 44:89–90. 2001.
- STEADMAN, J.R.; POWERS, K.; HIGGENS, B. Screening common bean for white mold resistance using detached leaves. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative** 40:140–141. 1997.
- TARDIEU, F. Any trait or trait-related allele can confer drought tolerance: Just design the right drought scenario. **Journal of Experimental Botany**, 63:25–31. 2012.
- TARDIEU, F.; SIMONNEAU, T.; MULLER, B. The physiological basis of drought tolerance in crop plants: a scenario-dependent probabilistic approach. **Annual review of plant biology**, 69: 733-759, 2018.
- TERÁN, H.; LEMA, M.; SCHWARTZ, H.F.; DUNCAN, R.; GILBERTSON, R.; SINGH, S.P. Modified Petzoldt and Dickson scale for white mold rating of common bean. **Annual Report of Bean Improvement Cooperative** 49: 115-116. 2006
- TERAN, H.; SINGH, S.P. Gamete selection for improving physiological resistance to white mold in common bean. **Euphytica** 167:271–280. 2009.
- THORWARTH, P.; AHLEMEYER, J.; BOCHARD, A. M.; KRUMNACKER, K.; BLÜMEL, H.; LAUBACH, E.; KNÖCHEL, N.; CSELÉNYI, L.; ORDON, F.; SCHMID, K. J. Genomic prediction ability for yield-related traits in German winter barley elite material. **Theoretical and Applied Genetics**. 130:1669–1683. 2017.
- THUNGO, Z.; SHIMELIS, H.; ODINDO, A. O.; MASHILO, J. Genotype-by-environment interaction of elite heat and drought tolerant bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under non-stressed and drought-stressed conditions. **Acta Agriculturae Scandinavica**, 69: 725-733. 2019.
- TOLEDO-SOUZA, E. D.; COSTA, J. L. S. Métodos de inoculação de plântulas de feijoeiro para avaliação de germoplasma quanto a resistência a *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) De Bary. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, 57-63. 2003.

TU, J. C.; BEVERSDORF, W. D. Tolerance to white mold (*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) De Bary) in Ex Rico 23, a cultivar of white bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Canadian Journal of Plant Science** 62, 65—69. 1982.

TU, J.C. Tolerance of white bean (*Phaseolus vulgaris* L.) to white mold (*Sclerotinia sclerotiorum*) associated with tolerance to oxalic acid. **Physiological Plant Pathology** 26:111–117. 1985.

TURCHETTO-ZOLET, A.C.; TURCHETTO, C.; ZANELLA, C.M.; PASSAIA, G. **Marcadores Moleculares na Era Genômica: Metodologias e Aplicações**. Sociedade Brasileira de Genética, Ribeirão Preto, 181. 2017.

VADEZ, V.; J. D. BERGER, T. WARKENTIN, S. ASSENG, P. RATNAKUMAR, K. P. C. RAO, P. M. GAUR, N. MUNIER-JOLAIN, A. LARMURE, A. S. VOISIN, H. C. SHARMA, S. PANDE, M. SHARMA, L. KRISHNAMURTHY, AND M. A. ZAMAN. Adaptation of grain legumes to climate change: a review. **Agronomy for Sustainable Development**. Dev. 32, 31–44. 2012.

VASCONCELLOS, R. C.; ORAGUZIE, O. B.; SOLER, A.; ARKWAZEE, H.; MYERS, J. R.; FERREIRA, J. J.; SONG, Q.; MCCLEAN, P.; MIKLAS, P. N. Meta-QTL for resistance to white mold in common bean. **PLoS One**, 12: 2017.

VENEGAS F; SAAD, J.C.C. Fungigação no controle do mofo branco e produtividade do feijoeiro em condições de cerrado brasileiro. **Irriga**, 15: 159-172. 2010.

VUONG, T. D.; HOFFMAN, D. D.; DIERS, B. W.; MILLER, J. F.; STEADMAN, J. R.; HARTMAN, G. L. Evaluation of soybean, dry bean, and sunflower for resistance to *Sclerotinia sclerotiorum*. **Crop Science** 44:777–783. 2004.

WEGULO, S. N.; YANG, X. B.; MARTINSON, C. A. Soybean cultivar responses to *Sclerotinia sclerotiorum* in field and controlled environment studies. **Plant Disease** 82:1264–1270. 1998.

WORKNEH, F. YANG, X.B. Prevalence of *Sclerotinia* stem rot of soybeans in the north-central United States in relation to tillage, climate, and latitudinal positions. **Phytopathology** 90:1375–1382. 2000.

YU, J.M.; PRESSOIR, G.; BRIGGS, W.H.; BI, I.V.; YAMASAKI, M.; DOEBLEY, J.F.; MCMULLEN, M.D.; GAUT, B.S.; NIELSEN, D.M.; HOLLAND, J.B.; KRESOVICH, S.; BUCKLER, E.S. 2006. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. **Nature Genetics** 38: 203-208.

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** 11. 2016.

4. CAPÍTULOS

4.1 CAPÍTULO 1 – SELEÇÃO DE GENITORES E MAPEAMENTO ASSOCIATIVO DA RESISTÊNCIA FISIOLÓGICA DO FEIJÃO COMUM AO MOFO BRANCO

RESUMO

SILVA, GIVANILDO RODRIGUES. M.Sc. Universidade do Estado de Mato Grosso Carlos Alberto Reyes Maldonado, janeiro de 2021. Seleção de genitores e mapeamento associativo da resistência fisiológica do feijão comum ao mofo branco. Orientador: Thiago Alexandre Santana Gilio, coorientadores: Leonarda Grillo Neves e Marco Antonio Aparecido Barelli.

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é cultivado mundialmente e um dos problemas fitossanitários que comprometem a qualidade dos grãos e a produtividade é o patógeno *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary, fungo causador do mofo branco. O objetivo do trabalho foi selecionar genótipos de feijão comum que apresentam reação de resistência fisiológica ao patógeno causador do mofo branco, encontrando acessos que permitam serem adotados no programa de melhoramento e identificar regiões genômicas associadas a essa característica, afim de possibilitar o uso de ferramentas moleculares para seleção assistida. Para a seleção de genitores, avaliou-se a reação à doença em painel composto por 114 acessos através do método de inoculação teste do canudo (TC) e teste do canudo em plântula (TCP) conduzido em casa de vegetação e condição de laboratório em delineamento de blocos ao acaso, as avaliações de notas ocorreram no 3º dia após inoculação (DAI), 5º e 7º DAI para TCP e 5º, 7º e 9º DAI para TC, transformando-as em índice de McKinney, considerou-se também a área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD). Os componentes de variâncias (REML) foram estimados e os valores genotípicos preditos (BLUP) obtidos a partir das notas e AACPD. Os genótipos foram genotipados via GBS e obtidos, após MAF de 0,05, 28.823 SNPs de alta qualidade, utilizando-os para mapeamento associativo através dos modelos MLMM, FarmCPU e BLINK. As características avaliadas foram significativas ($LRT \geq 6,63$), possibilitando a seleção de genótipos superiores. Dado a natureza complexa da resistência fisiológica, selecionou-se os acessos BL10, BL14, BL15, BL18, BL67 e BL98 apresentando assim, genitores para utilização em programas de melhoramento de feijão comum. Os SNPs associados significativamente com a característica de resistência fisiológica indicaram regiões nos cromossomos Pv02, Pv03, Pv09 e Pv10, sugerindo a presença de haplotipos dos

QTLs já reportados WM2.2^{BV, R31} e WM3.1^{AN, XC, AP} além da anotação dos genes relacionados a resistência a estresses bióticos *Phvul.002G023400* no Pv02, *Phvul.009G230200* e *Phvul_009G232100* ambos localizados no Pv09, em regiões significativamente associadas antes não reportadas. Desse modo, obteve-se acessos com alto nível de resistência fisiológica, além de providenciar regiões genômicas significativas a serem validadas e utilizadas em rotinas do programa de melhoramento de feijão comum.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris* L., *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary, GWAS.

ABSTRACT

SILVA, GIVANILDO RODRIGUES. M.S. Universidade do Estado de Mato Grosso Carlos Alberto Reyes Maldonado, January, 2021. Selection of genitors and associative mapping of physiological resistance to white mold in common beans. Advisor: Thiago Alexandre Santana Gilio, Co - advisor: Leonarda Grillo Neves and Marco Antonio Aparecido Barelli.

The common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is cultivated worldwide and one of the phytosanitary problems that compromise the quality of grains and productivity is the pathogen *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary, fungus causing white mold. The objective of this work was to select common bean genotypes that show physiological resistance reaction to the pathogen that causes white mold, finding accessions that allow their adoption in the breeding program and identify genomic regions associated with this trait, in order to enable the use of molecular tools for assisted selection. For the selection of genitors, the reaction to disease was evaluated in a panel consisting of 114 accessions through the method of inoculation straw test (TC) and seedling straw test (TCP) conducted in the greenhouse and laboratory conditions in randomized block design. The evaluation of scores occurred on the 3rd day after inoculation (DAI), 5th and 7th DAI for PCT and 5th, 7th and 9th DAI for ST. The variance components (REML) were estimated and the predicted genotypic values (BLUP) obtained from the scores and AACPD. Genotypes were genotyped via GBS and 28,823 high quality SNPs were obtained after MAF of 0.05, using them for associative mapping via MLM, FarmCPU and BLINK models. The traits evaluated were significant ($LRT \geq 6.63$), enabling the selection of superior genotypes. Given the complex nature of physiological resistance, accessions BL10, BL14, BL15, BL18, BL67 and BL98 were selected, thus presenting genitors for use in common bean breeding programs. The SNPs significantly associated with the physiological resistance trait indicated regions on chromosomes Pv02, Pv03, Pv09 and Pv10, suggesting the presence of haplotypes of the already reported QTLs WM2.2 BV, R31 and WM3.1AN, XC, AP besides the annotation of the genes related to resistance to biotic stresses Phvul.002 G023400 in Pv02, Phvul.009G230200 and Phvul_009G232100 both located in Pv09, in significantly associated regions previously unreported. Thus, we obtained accessions with high level of physiological resistance, besides providing significant genomic regions to be validated and used in routines of the common bean improvement program.

Key words: *Phaseolus vulgaris* L., *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary, GWAS.

4.1.2 INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma das culturas mais importantes do mundo, servindo como uma fonte de nutrientes essenciais para milhões de pessoas nos continentes Africano e Sul-americano (Petry et al., 2015; Heredia-Rodríguez et al., 2016), cultivado em mais de 120 países e produzido em uma área superior a 35 milhões de hectares (Faostat, 2018). Além de possuir alto valor nutricional possui grande importância econômica e social, principalmente como fator de segurança alimentar (Richetti e Melo, 2014).

Atualmente bastante compreendido, os dois pools gênicos de *P. vulgaris*, confirmados através de investigações sobre a constituição proteica dos grãos (Gepts e Bliss, 1986), isoenzimas (Singh et al., 1991), características morfológicas (Durán et al., 2005), marcadores moleculares e sequenciamento (Cortés et al., 2011; Bitocchi et al., 2013; Schmutz et al., 2014), comprovam a existência dos centros de diversidade Andino e Mesoamericano. Permitindo desse modo, que cada grupo gênico possa ser distinguido pela morfologia da planta (Singh et al., 1991; Rana et al., 2015) e aspectos moleculares (Bitocchi et al., 2013; Gaut, 2014).

Apesar da ampla diversidade genética dentro da espécie *P. vulgaris*, a substituição de variedades tradicionais por cultivares modernos propicia a erosão genética. Especificamente, Srinivasan et al. (2003), investigando a substituição de raças tradicionais de trigo por cultivares modernas no Reino Unido, demonstrou uma redução acentuada na diversidade genética geral. Desse modo, as variedades tradicionais cultivadas através de meios simples, adaptadas localmente aos sistemas agrícolas tradicionais (Camacho et al., 2006), tornam-se preciosas fontes mantenedoras de diversidade fenotípica e genética. Com diversos pesquisadores fazendo uso dessa diversidade para obtenção de fontes para resistência a estresses abióticos e doenças (Miklas et al., 2006; Beaver et al., 2003; Terán e Singh, 2002; Vidigal Filho et al., 2020).

Dentre as resistências a doenças, a do mofo branco, causado pelo fitopatógeno *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary, é considerado baixo em cultivares comerciais de feijão comum, especialmente os que possuem origem mesoamericana (Schwartz e Singh, 2013), principal pool gênico cultivado no Brasil pela melhor adaptação no clima brasileiro.

O mofo branco pode causar até 100% de perda na produção de seus hospedeiros se não tomado nenhuma alternativa de controle (Lobo Junior, 2002; Bianchini et al.

2005; Oliveira, 2005) e já foi relacionada a mais de 400 espécies hospedeiras entre plantas cultivadas, daninhas ou silvestres (Purdy, 1979; Boland e Hall, 1994). Quando em crescimento, os micélios do fungo são bastante ramificados na superfície dos órgãos vegetais atacados (Abawi e Grogan, 1979) havendo ainda a formação de estruturas de resistência, denominadas escleródios que podem permanecer viáveis por mais de oito anos no solo (Adams e Ayers, 1979), favorecendo sua perpetuação nos sistemas de produção.

A dificuldade na obtenção de cultivares resistentes é causada pelo fato de a característica ser poligênica, envolvendo principalmente resistência horizontal e mecanismos de escape (Kolkman e Kelly, 2002; Ender e Kelly, 2005; Antonio et al., 2008; Soule et al., 2011; Miklas et al., 2013). Por outro lado, diversos estudos têm sido conduzidos no Brasil a fim de identificar acessos com reação de resistência fisiológica, ou parcial a *S. sclerotiorum* (Carvalho et al., 2013; Souza et al., 2014; Lehner et al., 2015).

O GWAS (Genome-wide Association Studies) tem sido amplamente utilizado para o estudo de diversas características complexas em diferentes culturas, como a capacidade de regeneração embriogênica a partir de calos em milho (Ma et al., 2018), qualidade de fibra de algodão (Su et al., 2018), altura de plantas e número de nódulos em raízes de soja (Chang et al., 2018), tempo de florescimento em feijão comum (Raggi et al., 2019), características de produção sob estresse abiótico em feijão comum (Oladzad et al., 2019), reação de resistência a antracnose e mancha angular em feijão comum (Perseguini et al., 2016; Fritsche-Neto et al., 2019), assim como recentes estudos de resistência fisiológica ao mofo branco em soja (Wei, et al., 2017; Sun et al., 2020) e feijão comum (Campa et al., 2020).

O foco na caracterização genotípica e fenotípica é essencial para o uso de germoplasma como um meio de dar resposta a uma lista cada vez maior de desafios para a produção de alimentos no próximo século (FAO, 2011). Outra questão está relacionada à redução de custos. O uso de genótipos com características importantes tem sido utilizado para reduzir custos, levando à identificação de genes candidatos e sua caracterização (Ishida et al., 2018; McClean et al., 2018).

O painel de estudo advindo do Banco Ativo de Germoplasma (BAG) de Feijão Comum do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri) é constituído por 114 acessos de cultivares tradicionais e silvestres, oriundos de diversas regiões do país e do exterior, além de linhagens elites desenvolvidas pelo próprio programa,

representando assim uma importante fonte de recursos genéticos para uso no melhoramento do feijão comum no Brasil.

Desse modo, o objetivo desse estudo é selecionar genitores e indicar regiões do genoma do feijão comum associadas a características de resistência fisiológica ao mofo branco. Providenciando acessos que possam ser adotados na rotina de programas de melhoramento e regiões possíveis de serem utilizadas para seleção assistida.

4.1.3 MATERIAL E MÉTODOS

4.1.3.1 Material vegetal

Para este estudo avaliou-se 114 acessos de feijão comum (Tabela 2) cedidos pelo Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura – Nupagri. Essa coleção é constituída por acessos tradicionais e silvestres, oriundos dos Estados de Mato Grosso, Paraná, Santa Catarina, Pernambuco, Sergipe e Paraíba.

Tabela 2. Identificação dos acessos avaliados nesse estudo.

Código	Nome comum	Estado	Cidade	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Grupo comercial	Pool gênico
BL1	Brigida	PE	Recife	-8.058880	-34.880833	4	Carioca	M
BL2	Cocão	PE	Recife	-8.058880	-34.880833	4	Outros	A
BL3	Bagajó	SE	Poço Verde	-10.707777	-38.182777	268	Outros	A
BL4	Favita	PE	Guaranhuns					A
BL5	Canarinho	PE	Lajedo	-8.663888	-36.336666	661	Outros	A
BL6	Rosinha Claro	PE	Calçado	-8.741944	-36.333888	643	Rosinha	M
BL7	Chita fina	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Outros	A
BL8	Jaula	PE	São João	-8.890277	-36.492770	842	Outros	A
BL9	Pintado	PE	Ibimirim	-8.540555	-37.690277	401	Outros	A
BL10	Bolinha	PE	Lajeado	-8.540555	-36.320000	532	Mulatinho	M
BL11	Praia	SE	Poço Verde	-8.053888	-34.880833	268	Outros	A
BL12	Camarão	PE	Calçado	-8.741944	-36.333888	643	Outros	A
BL13	BSF-1 Creme	PE	Belém do São Francisco	-8.753888	-38.963888	305	Outros	A
BL14	BSF-2 Pingo de Ouro	PE	Belém do São Francisco	-8.053888	-34.880830	305	Carioca	M
BL15	BSF-3 Fogo na serra	PE	Belém do São Francisco	-8.053888	-34.880830	305	Outros	A
BL16	Brilhoso	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Mulatinho	M
BL18	Mulatinho Africano 4	PE	Recife					A
BL19	IPA 1	PE	Recife	-8.058880	-34.880833	4	Mulatinho	M
BL20	Mulatinho IPA7 –	PE	Recife				Mulatinho	M
BL24	Mulatinho de Cacho	PB	Arara	-6.827777	-35.757777	467	Mulatinho	M
BL25	Mulatinho	PE	Jucati	-8.705833	-36.488888	820	Mulatinho	M
BL26	Tachina	PB	Arara				Mulatinho	M
BL27	Mulatão	PE	Bezerras	-8.889999	-36.492777	470	Mulatinho	A
BL28	Bairasa 2	PE	Lajedo					M
BL29	Milagre de Sto Antonio	PB	Arara					M
BL30	Flor Azul	PE	Águas Belas	-9.110833	-37.122777	376	Mulatinho	M
BL31	Bico de ouro	PE	Águas Belas	-9.110833	-37.122777	376	Mulatinho	M
BL33	Feijão	PE	Caruaru				Mulatinho	M
BL34	Mulatinho Feijão Laje	PB	São Miguel de Itaipu	-7.250000	-35.210000	45	Mulatinho	M
BL35	Caiazinha	PE	Calçado	-8.741944	-36.333888	643	Rosinha	M
BL41	CLPE7	PE	São João					M
BL50	CLPE17	PE	Lajedo	-8.663888	-36.336666	661	Preto	M
BL57	Feijão Preto	PE	Lajedo				Preto	M
BL64	Feijão Colorido	PE	Arcoverde					A
BL65	Feijão Preto	PE	Jucati				Preto	M
BL66	Feijão Carioca	PE	Caruaru	-8.282777	-35.975833	554	Carioca	M
BL67	Feijão Carioca	PE	Sta Maria do Cambucá	-7.840000	-35.901944	494	Carioca	M
BL68	Feijão Mulatinho	PE	Jupi				Mulatinho	M

Continua...

Cont. Tabela 2 ...

BL69	Feijão Mulatinho	PE	Arcoverde	-8.420833	-37.061388	663	Mulatinho	M
BL70	Feijão Carioca	PE	Vertentes	-7.902777	-35.987777	401	Carioca	M
BL71	Feijão Mulatinho	PE	Arcoverde	-8.420833	-37.061388	663	Mulatinho	M
BL72	Feijão Colorido	PE	Arcoverde					A
BL73	Feijão Colorido	PE	Arcoverde					A
BL74	Favita	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Outros	A
BL75	Favita	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Outros	A
BL76	Feijão Carioca	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Carioca	M
BL77	Enxofre	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Enxofre	A
BL78	Favita	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Outros	A
BL79	Favita	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Outros	A
BL80	Feijão Preto	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Preto	M
BL81	Feijão Preto	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Preto	M
BL82	Feijão Carioca	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Carioca	M
BL83	Feijão Preto	PE	Lajedo	-8.663888	-36.336666	661	Preto	M
BL84	Feijão Preto	PE	Jucati	-8.705833	-36.488888	820	Preto	M
BL85	Feijão Carioca	PE	Jucati	-8.705833	-36.488888	820	Carioca	M
BL86	Feijão Preto	PE	Jupi	-8.711944	-36.415000	782	Preto	M
BL87	Feijão Carioca	PE	Arcoverde	-8.420833	-37.061388	663	Carioca	M
BL88	Feijão Mulatinho	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Mulatinho	M
BL89	Feijão Branco	PE	Jupi				Outros	M
BL90	Feijão Preto	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Preto	M
BL91	Feijão Preto	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Preto	M
BL92	Feijão Mulatinho	PE	Arcoverde	-8.420833	-37.061388	663	Mulatinho	M
BL93	Feijão Colorido	PE	Casinha	-7.741111	-35.721111	390	Outros	A
BL94	Favita	PE	Lajedo	-8.663888	-36.336666	661	Outros	A
BL95	Feijão Preto	PE	Calçado	-8.741944	-36.333888	643	Preto	M
BL96	Feijão Mulatinho	PE	Caruaru	-8.282777	-35.975833	554	Mulatinho	M
BL97	Feijão Preto	PE	São Caetano				Preto	M
BL98	Feijão Colorido	PE	Caruaru				Outros	A
BL99	Feijão Preto	PE	Caruaru	-8.282777	-35.975833	554	Preto	M
BL100	Feijão Mulatinho	PE	Calçado	-8.741944	-36.333888	643	Mulatinho	M
BL101	Feijão Mulatinho	PE	Riacho das Almas				Mulatinho	M
BL102	Feijão Preto	PE	São Caetano	-8.325833	-36.142777	552	Preto	M
BL103	Feijão Preto	PE	São Caetano	-8.325833	-36.142777	552	Preto	M
BL104	Feijão Colorido	PE	Surubim	-7.831944	-35.755833	394	Outros	M
BL105	Feijão Mulatinho	PE	Sta Maria do Cambucá	-7.840000	-35.901944	494	Mulatinho	M
BL106	BG-4	MT	Cáceres	-15.799572	-57.385088	180	Mulatinho	M
BL107	BG-9	MT	Mirassol do Oeste	-15.583333	-57.979166	285	Mulatinho	M
BL108	BG-13	MT	Cáceres	-15.731691	-57.351783	151	Mulatinho	M
BL109	BG-17	MT	Cáceres	-16.261083	-58.292461	202	Mulatinho	M
BL110	BG-18	MT	Cáceres	-16.251022	-58.294869	186	Mulatinho	M
BL111	BG-23	MT	Cáceres	-15.998333	-57.481666	311	Mulatinho	M
BL165	Pitanga	PR	Pitanga	-24.729000	-51.721425	829	Outros	A
BL166	Corinthiano	PR	Loanda	-22.971027	-53.106013	344	Outros	A
BL167	Perla						Outros	A
BL168	JaloVermelho	PR	Capitão Leônidas Marques	-25.484708	-53.583041	380	Outros	A
BL170	JaloListras Pretas	PR	Nova Santa Rosa	-24.428666	-53.971819	480	Outros	A
BL172	BGF 20	PR	Terra Rica	-22.688794	-52.61755	381	Outros	A
BL174	Juriti	PR	Londrina	-23.354722	-51.16472	573	Carioca	M
BL177	Awauna UEM	PR	Maringá	-23.435833	-51.89472	565	Preto	M
BL181	MT 50G2	MT	Mirassol do Oeste	-15.496902	-58.044955	169	Rosinha	M
BL183	MT 55	MT	Mirassol do Oeste	-15.505158	-58.059069	172		M
BL184	MT 57G1	MT	Mirassol do Oeste	-15.521236	-58.049863	184	Rosinha	M

Continua ...

Cont. Tabela 2 ...

BL186	MT 62	MT	Mirassol do Oeste	-15.505158	-58.059069	172		M
BL187	MT 73G1	MT	Mirassol do Oeste	-15.538369	-58.047044	186	Rosinha	M
BL189	MT 79	MT	Mirassol do Oeste	-15.538369	-58.047044	186		M
BL194	MT 92	MT	Mirassol do Oeste					M
BL199	Enxofre	PE	Lajedo	-8.663888	-36.336666	661	Enxofre	A
BL215	Favita	PE	Arcoverde					A
BL216	Feijão Carioca	PE	Santa Maria do Cambucá	-7.840000	-35.901944	494	Carioca	M
BL220	Jalo Pintado 2	PR	Capitão Leônidas Marques	-25.484708	-53.583041	380	Outros	A
BL221	AND277						Outros	A
BL222	Gordo	PE	Lajedo					A
BL223	Feijão Mulatinho	PE	Águas Belas				Mulatinho	M
BL224	Feijão Mulatinho	PE	São João				Mulatinho	M
BL225	Sempre Assim Branco	PE	Águas Belas	-9.110833	-37.122777	376	Branco	M
BL226	CLPE3	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Preto	M
BL227	CLPE4	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Preto	M
BL228	CLPE8	PE	São João	-8.875833	-36.366944	716	Preto	M
BL229	CLPE10	PE	Caetés	-8.772777	-36.622777	849	Preto	M
BL230	CLPE11	PE	Jucati	-8.705833	-36.488888	820	Preto	M
BL231	CLPE12	PE	São João					M
BL232	CLPE14	PE	São João					M
BL233	CLPE15	PE	Caetés					M
BL234	Feijão Preto	PE	Calçado	-8.741944	-36.333888	643	Preto	M

A = andino; M = mesoamericano

4.1.3.2 Extração de DNA e genotipagem

Seguindo a descrição de Ariani et al., (2016), o DNA foi extraído de folhas jovens liofilizadas de feijão comum cultivadas em casa de vegetação utilizando o protocolo de extração de DNA modificado de Pallotta et al. (2003) com um passo extra, consistindo em re-suspensão com 4 µl de RNase e incubação de 30 minutos à 37°C. A qualidade do DNA foi verificada no espectrofotômetro UV NanoDrop Lite (Thermo Fisher Scientific) e por gel de agarose a 1% em eletroforese. A qualidade do DNA com uma razão de absorbância (A260/A280) >1.7 e sem degradação visível no gel de agarose foi utilizado para a preparação da biblioteca.

Os adaptadores genômicos de DNA e a biblioteca foram quantificados com o kit de ensaio QUBIT dsDNA HS (Thermo Fisher Scientific/Invitrogen, Gran Island, NY). As bibliotecas de GBS e os adaptadores foram preparados seguindo o protocolo de Elshire et al., (2011), usando a enzima *CviAI* (New England Biolabs, Ipswich, MA) para a digestão do DNA e uma diluição 1:4 de mistura de adaptador (adaptador comum e codificado em *barcode*) com uma concentração final de 4,5 ng por reação. Na etapa de ligação, foi reduzida a concentração do tampão de ligação para 0,6X por

reação, uma vez sugerido 1x. Durante a etapa de enriquecimento dos fragmentos, foram realizadas quatro amplificações de PCR separadas e as diferentes reações foram reunidas para purificação. A presença de adaptadores dímeros nas bibliotecas de sequenciamento foi verificada com o kit de análises de DNA Experionn (Biorad, Berkeley, CA). As bibliotecas genômicas foram sequenciadas em uma única linha de célula de fluxo Illumina HiSeq 4000, usando o protocolo de ciclo de 50pb, no QB3 Vincent J. Coates Genomics Sequencing Laboratory na Universidade da Califórnia, Berkley, CA.

O *Next Generation Sequencing Eclipse Plugin* (NGSEP) (Perea et al., 2016) foi usado neste estudo, o qual é um algoritmo apenas para análise de big data de GBS. Utilizando-o para encontrar o número máximo de SNPs em um conjunto de dados de altamente multiplexados, para gerar fragmentos de sequenciamentos em locais previsíveis e reproduzíveis (Perea et al., 2016). Devido ao conjunto de dados conter muitas linhas (acessos) de alta cobertura, optou-se por uma pipeline diferente, mas potente e aceita para análise de bioinformática utilizando SAMtools para os SNPs ligados (variantes de ligação) (Altmann et al., 2012), pois diferentes estudos evidenciam que é mais conservador na variante de ligação em comparação com outros algoritmos (Altmann et al., 2012; Perea et al., 2016).

As leituras foram cortadas com qualidade 4'-final de usando o programa NGSEPcore_3.0.1.jar (<https://sourceforge.net/projects/ngsep/>), mantendo apenas leitura com não mais de 2 Ns e um comprimento mínimo após o corte de 30 pb. Em seguida, as leituras que recriaram o local de corte com a *CviAI* (possíveis quimeras, digestão parcial ou erros de sequenciamento) ou que continham a sequência de adaptador comum (fragmentos curtos) foram cortados e apenas aquelas lidas maiores que 30 pb após esta segunda etapa de corte que foram mantidas. A última etapa de filtragem manteve apenas leituras que continham, após a sequência do código de barras, a sequência de sobreposição da digestão com *CviAI* (ex. ATC). As leituras resultantes foram então des-multiplexadas usando GBSprep (<https://github.com/aariani/GBSprep>) permitindo uma incompatibilidade para cada barcode.

A leitura de alinhamento foi realizada na sequência de genoma não mascarado (Schmutz et al., 2014) usando BWA (Li e Durbin, 2009). Após o alinhamento, apenas as leituras com uma qualidade mínima de 10 foram selecionadas. A recalibração da chamada básica foi realizada com o pacote R (www.r-

project.org) ReQON (Cabanski et al., 2012). Após a recalibração dos escore de qualidade, as variantes foram identificadas pelo programa VCFtools, considerando apenas o loci coberto por mais de 30% das linhas analisadas. As variantes resultantes foram filtradas com VCFtools (Danecek et al., 2011); apenas aqueles com uma frequência do menor alelos (MAF) superior a 0,05, uma qualidade mínima superior a 10 e uma profundidade de leitura média em todas as linhas de 5 a 1000 (-maf 0.05 -minQ 10 -min-meanDP 5 -max-meanDP 1000) foram considerados para análise.

4.1.3.3 Fenotipagem

Para avaliar a reação dos genótipos submetidos a inoculação de *S. sclerotiorum* adotou-se dois métodos: I) o teste do canudo em plântulas (TCP) (seedling straw test; Petzoldt e Dickson, 1996 adaptado por Arkwazee e Myers, 2017) e II) teste do canudo (TC) (straw test; Petzoldt e Dickson, 1996 adaptado por Terán, 2006). Os métodos consistem em retirar discos de micélios do fungo das placas de Petri com o auxílio de ponteiros de 200 µl e coloca-las sobre o corte realizado na haste principal das plantas e avaliadas conforme as Tabelas 3 e 4.

Para cada método de inoculação as 114 linhagens crioulas de feijão comum (Tabela 2) foram semeadas em três copos descartáveis com 400 cm³ de substrato para hortaliças PlantMax®, com três sementes. As plantas foram mantidas em casa de vegetação até o momento da inoculação, realizada com o patógeno *S. sclerotiorum* no Laboratório de Recursos Genético e Biotecnologia.

O isolado UFVSS-493 do fungo *S. sclerotiorum* foi utilizado para inoculação, sendo considerado um isolado com elevada patogenicidade em testes anteriores. A preparação do inóculo foi realizada conforme a metodologia de Arkwazee e Myers (2017).

Quando as plantas foram inoculadas – aproximadamente 10 dias após germinação para TCP e 20 dias para TC – foram transferidas para câmara úmida à 95% de umidade, temperatura de 23±2°C e fotoperíodo de 12 h de luz sob o delineamento de blocos ao acaso, acondicionando cada copo em câmaras distintas.

Após o período de 48 horas em câmara úmida as plantas foram retiradas e mantidas em laboratório sob temperatura ambiente (25 °C) e o mesmo fotoperíodo.

As avaliações de severidade da doença para o TCP foram realizadas ao 3º dia após inoculação (DAI), 5º DAI e 7º DAI, utilizando a escala de notas que variam

de 1 a 9, proposta por Aekwazee e Myers (2017), em que a nota 1 é atribuída a planta sem sintoma até a nota 9, quando a planta se encontra em total colapso (Tabela 3).

Tabela 3. Escala de notas para avaliação do teste do canudo em plântulas (TCP) de feijão comum proposta por Arkwazee e Myers (2017).

Nota	Reação do genótipo
1	Sem sintomas além da área do corte;
2	Lesão entre o corte e a folha primária;
3	A lesão alcança o nó das folhas primárias;
4	A lesão ultrapassa o nó primário (apresenta um quarto de distância entre o nó primário e o nó cotiledonar);
5	A lesão alcança a metade do internódio entre a folha primária e o nó cotiledonar;
6	A lesão ultrapassa a metade do internódio entre a folha primária e o nó cotiledonar;
7	A lesão alcança o nó cotiledonar;
8	A lesão ultrapassa o nó cotiledonar e alcança a metade da haste entre o cotilédono e a superfície do solo;
9	A plântula se encontra colapsada e morre.

Para o TC as avaliações de severidade da doença foram realizadas aos 5º, 7º e 9º DAI, utilizando a escala de notas que variam de 1 a 9, proposta por Terán et al., (2006), em que a nota 1 é atribuída a planta sem sintoma até alcançar a nota 9, considerado quando a planta está em colapso (Tabela 4).

Tabela 4. Escala de notas para avaliação do teste do canudo (TC) proposta por Terán et al., 2006.

Nota	Reação do genótipo submetido à inoculação de <i>S. sclerotiorum</i>
1	Sem sinais de infecção na haste quando a ponteira é retirada para verificação;
2	Haste infectada, mas a infecção no primeiro internódio é menor que 2,5 cm;
3	A infecção no primeiro internódio é maior que 2,5 cm, mas não alcança o 1º nó.
4	A infecção alcança o primeiro nó, mas não o ultrapassa;
5	A infecção passa o primeiro nó, mas a infecção no segundo internódio é menor que 2,5 cm;
6	A infecção alcança o segundo internódio, é maior que 2,5 cm, mas não alcança o segundo nó.
7	A infecção alcança o segundo nó, mas não o ultrapassa;
8	A infecção ultrapassa o segundo nó, mas a infecção no terceiro internódio é menor que 2,5 cm;
9	A infecção no terceiro internódio é superior a 2,5 cm, causando a morte da planta.

As notas obtidas pelas escalas de notas em TCP e TC foram transformadas para índice de McKinney (1923), identificado por MCK, conforme a fórmula:

$$MCK_{3,5,7...} = \frac{\sum_{k=1}^K F_k X_k}{n \cdot X_K}$$

Onde:

$MCK_{3,5,7...}$ = Índice McKinney aos 3º DAI, 5ºDAI, 7ºDAI, sucessivamente;

F_k = Número de indivíduo da amostra com nível de infecção X_k , $k=1, \dots, K$ na parcela

n = número total de plantas avaliadas por repetição;

X_K = grau máximo de infecção (nota).

A altura da planta e o comprimento da lesão foram mensurados para estimativa da área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD), dado pela fórmula:

$$AACPD = \sum \left[\left(\frac{y_1 + y_2}{2} \right) (t_2 - t_1) \right]$$

Onde y_1 e y_2 são duas avaliações consecutivas realizadas nos tempos t_1 e t_2 , respectivamente.

A análise estatística dos dados foi realizada utilizando o software SELEGEN-REML/BLUP (Resende, 2014), de acordo com o modelo 17:

$$y = Xr + Zg + Wb + e$$

Onde, y = vetor de dados, r = vetor dos efeitos de repetição (assumidos como fixos) somados à média geral, g = vetor dos efeitos genotípicos (assumidos como aleatórios), b = vetor dos efeitos de blocos (assumidos como aleatórios), e = vetor de erros ou resíduos (aleatórios). As letras maiúsculas representam as matrizes de incidência para os referidos efeitos.

A significância dos efeitos aleatórios do modelo foi estimada pela análise de Deviance (ANADEV). A qualidade do ajuste foi obtida com base em análises com e sem efeitos genotípicos. Para definir diferenças entre modelos completos com e sem os efeitos estudados, foi realizada uma comparação do valor do qui-quadrado com grau de liberdade com 1 e 5% de probabilidade, como segue (Resende e Duarte (2007):

$$Likelihood-Ratio Test (LRT) = (-2\log L)_{p-1} - (-2\log L)_p$$

Quando significativo ($\leq 5\%$) estimou-se o BLUP de cada indivíduo para cada característica.

Desse modo, os valores genotípicos médios foram utilizados como matriz para os dados fenotípicos. Sendo que as plantas com médias inferiores ou igual a 3,0 foram consideradas como resistentes, entre 4,0 e 6,0 como tolerantes e superiores a 6,0 como suscetíveis, conforme Singh et al. (2014).

4.1.3.4 Desequilíbrio de ligação (LD)

O desequilíbrio de ligação (LD) refere-se à associação entre alelos de diferentes loci. Foi calculado par a par entre dois SNPs utilizando-se uma janela de 20kb. O LD de cada região com SNPs significativos foi calculado utilizando a estatística de r^2 (Hill; Robertson, 1968) para representar o LD dos genes. O r^2 representa o quadrado do coeficiente da correlação entre os alelos de dois loci, mensurado através da seguinte equação:

$$r^2 = \frac{(P_{AB} \times P_{ab} - P_{Ab} \times P_{aB})^2}{(p_A \times p_a \times p_B \times p_b)}$$

Em que, p_A , p_a , p_B e p_b são as frequências dos alelos A, a, B e b, respectivamente e, P_{AB} , P_{ab} , P_{Ab} e P_{aB} são as frequências dos haplótipos AB, ab, Ab e aB, na população, respectivamente.

Para as análises de LD utilizou-se o pacote estatístico LDheatmap (Shin et al., 2006) implementado no software R (R Core Team, 2014).

4.1.3.5 Análises de associação genômica ampla

Um total de 28,823 SNPs após menor frequência alélica (MAF) de 0,05 foi utilizado para associação genômica ampla (GWAS) para a característica do nível de resistência. O GWAS foi efetuado utilizando os algoritmos FarmCPU (Liu et al., 2016) (modelo fixo e aleatório de unificação de probabilidade circulante), MLMM (Segura et al, 2012) (modelo linear misto para vários loci) e BLINK (Huang et al, 2019) (modelo com informações Bayesianas e desequilíbrio de ligação) implementados no pacote GAPIT versão 3 (Lipka et al., 2012) no software R para verificar associações entre os SNPs e os valores genotípicos. A matriz de parentesco (K) foi construída com o método de descendência idêntica de VanRaden (2008) e para definir o limiar de significância do p-valor de cada SNP, a correção de Bonferroni foi considerada, em que $p \leq 0,05 / n$, sendo n = número total de SNP.

O grau de adequação de cada modelo foi avaliado a partir das plotagens Q-Q plot construídas através da plotagem da distribuição quantil observada $-\log_{10}(p)$ no eixo y versus a distribuição esperada quantil $-\log_{10}(p)$ no eixo x.

As regiões genômicas contendo os SNPs significativos foram alinhadas contra o genoma de referência *P. vulgaris* v1.0 (genótipo G19833; Schmutz et al. 2014) disponível no NCBI (National Center for Biotechnology Information, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) a janela de varredura para anotação foi de 20kb possuindo como centro o SNP significativos. As anotações funcionais dos genes candidatos foram realizadas utilizando o banco de dados Phytozome (<https://phytozome.jgi.doe.gov>) e UniProt (<https://uniprot.org/>).

4.1.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1.4.1 Valores genotípicos e seleção de genitores resistentes a *S. sclerotiorum*

Nesse estudo os coeficientes de variação experimental (CVe) foram de 10,61 a 19,91% no método de inoculação TCP e 17,14 a 39,45% no TC (Tabela 5).

Tabela 5. Estimativas de componentes de variância genotípica (Vg) e residual (Ve); variância fenotípica individual (Vf); herdabilidade $\pm$ desvio-padrão da herdabilidade ($h^2_g \pm s(h^2_g)$); acurácia da seleção das linhagens (Aclin); coeficiente de variação genética (CVg); coeficiente de variação ambiental (CVe); coeficiente de variação relativa (CVR = CVg/CVe) de 114 linhagens de feijão comum em teste do canudo em plântulas (TCP) e teste do canudo (TC).

Exp.	Caract.	Vg	Ve	Vf	$h^2_g \pm s(h^2_g)$	Aclin	CVg%	CVe%	CVR
TCP	MCK_3	32,86	57,03	97,01	0,34 $\pm$ 0,08	0,92	14,01	18,45	0,76
	MCK_5	89,19	155,05	263,62	0,34 $\pm$ 0,08	0,92	12,97	17,10	0,76
	MCK_7	27,26	102,34	142,39	0,19 $\pm$ 0,06	0,85	5,47	10,61	0,52
	AACPD	20,02	30,80	54,67	0,37 $\pm$ 0,08	0,93	16,05	19,91	0,81
TC	MCK_5	150,19	227,01	405,59	0,37 $\pm$ 0,08	0,91	17,01	20,92	0,81
	MCK_7	123,12	253,33	408,11	0,30 $\pm$ 0,08	0,88	12,99	18,63	0,70
	MCK_9	93,25	224,81	346,15	0,27 $\pm$ 0,07	0,86	11,04	17,14	0,64
	AACPD	106,28	460,39	624,22	0,17 $\pm$ 0,06	0,79	18,95	39,45	0,48

Comparativamente os valores de CVe obtidos alcançaram uma amplitude semelhantes ao encontrado por Carneiro (2009), que observou um CVe de cerca de 16%, Kull et al. (2003) com CVe de 16,7%, Porto et al. (2019) com 14,16% e Souza e Costa (2003) que observaram um CVe de 42,4%. Valores assim podem retratar a precisão do experimento, uma vez que se considera a interação de dois fatores biológicos. Essa amplitude pode ser explicada pelo fato do coeficiente de variação estar sujeito a grande variabilidade, em virtude da influência de vários fatores, como a suscetibilidade dos genótipos avaliados, a influência da acuidade visual dos avaliadores na determinação das notas e o número de repetições utilizadas (Pimentel-Gomes, 1991).

Busca-se altos valores para o coeficiente de variação genética (CVg%), pois expressa a magnitude da variação genética em relação à média do caráter, permitindo inferir sobre a variabilidade presente na população (Resende, 2002). Os valores encontrados variam de 5,47 a 16,05% para TCP e 11,04 a 18,95% para TC.

Percebe-se a redução dos valores de CVg conforme o progresso da doença na haste das plantas, dificultando, desse modo, a discriminação entre plantas com reação de resistência. Essa mesma observação é sugerida pela acurácia seletiva (Aclin) e herdabilidade (h^2).

A acurácia de seleção é um parâmetro estatístico importante na avaliação genotípica, sendo considerada alta quanto menores forem os desvios entre os valores genéticos paramétricos e os valores genéticos estimados ou preditos (Henderson, 1984; Resende e Duarte, 2007). A acurácia na seleção de linhagens (Aclin) estimada de 0,79 a 0,93 está classificada como alta a muito alta de acordo com Resende e Duarte (2007), propondo valores de 0,70 a 0,85 e 0,90 a 0,99 como acurácia seletiva alta e muito alta, respectivamente.

A herdabilidade da característica determinará os procedimentos e as estratégias que serão adotadas em cada etapa no programa de melhoramento (Lombardi et al., 2015). Segundo Falconer e Mackay (1996) a herdabilidade pode indicar o quanto os efeitos genéticos estão presentes no fenótipo do indivíduo, pois é o valor genotípico que interessa e influenciará a próxima geração. Nota-se o coeficiente de herdabilidade (h^2g) comparativamente elevado para algumas características (MCK_3, MCK_5 e AACPD no TCP, MCK_5 e MCK_7 no TC) (Tabela 5).

Os efeitos de genótipos pelo teste da razão da verossimilhança – LRT foram significativos ($LRT \geq 6.63$) e consequentemente os respectivos componentes de variância (Vg) são significativamente diferentes de zero (Tabela 5). Indicando desse modo, a possibilidade de seleção de acessos superiores para cada característica avaliada tanto no método TC quanto no TCP.

Conforme a Tabela 6, realizou-se o ordenamento dos acessos considerando o valor genotípico predito, uma vez que é preferível para seleção, sendo a partir da obtenção, ordenados para que haja a seleção dos melhores indivíduos (Corrêa et al., 2016; Carvalho et al., 2016). Destaca-se que para as características avaliadas, quanto menores os valores, maior o nível de resistência do acesso ao patógeno.

Tabela 6. Ordenamento (Ord.) dos genótipos (Gen.) e seus respectivos valores genotípicos médios ($\hat{\mu} + \hat{g}$) de quatro características¹ para reação ao mofo branco em feijão comum através do teste do canudo em plântulas (TCP) e teste do canudo (TC).

(TC) e teste de sanidade (TC):									
Ord.	MCK_3**		MCK_5**		MCK_7**		AACPD**		
	Gen.	$\hat{\mu} + \hat{g}$	Gen.	$\hat{\mu} + \hat{g}$	Gen.	$\hat{\mu} + \hat{g}$	Gen.	$\hat{\mu} + \hat{g}$	
TCP	1	BL15	29,2	BL10	45,5	BL18	74.4	BL15	16.4
	2	BL18	31,2	BL15	46,3	BL98	83.3	BL98	17.1
	3	BL10	31,7	BL18	52,1	BL10	86.7	BL18	18.4
	4	BL98	32,8	BL98	55,4	BL15	86.8	BL10	20.8
	5	BL31	33,0	BL90	62,0	BL95	87.1	BL93	21.8
114	BL65	50,5	BL101	87,5	BL50	99	BL183	37.1	
Média geral	40,9		72,8		95,4		27,9		
Ord.	MCK_5**		MCK_7**		MCK_9**		AACPD**		
	Gen.	$\hat{\mu} + \hat{g}$	Gen.	$\hat{\mu} + \hat{g}$	Gen.	$\hat{\mu} + \hat{g}$	Gen.	$\hat{\mu} + \hat{g}$	
TC	1	BL14	47,0	BL18	61,1	BL14	62.1	BL67	35.5
	2	BL15	47,9	BL14	62,1	BL67	68.7	BL18	37.0
	3	BL18	52,0	BL67	66,6	BL96	68.7	BL71	42.6
	4	BL86	52,1	BL220	68,4	BL74	70.4	BL227	43.2
	5	BL220	53,8	BL10	69,1	BL95	71.3	BL14	43.8
114	BL103	94,8	BL234	96,8	BL234	95.1	BL03	81.3	
Média geral	54,4		85,4		87,5		54,4		

¹MCK_3, 5, 7 e 9 = índice de McKinney aos 3, 5, 7 e 9 dias após inoculação, respectivamente; AACPD = área abaixo da curva de progresso da doença.

** = significativo a 1% de probabilidade de erro pelo teste da razão de verossimilhança ($LRT \geq 6.63$)

Os valores genotípicos preditos ($\hat{\mu} + \hat{g}$) das cinco linhagens com as maiores reações de resistência são mostrados na Tabela 6. Observa-se que os ordenamentos das linhagens pouco se modificam em cada característica quando considerado o mesmo método de inoculação, entretanto, percebe-se que os genótipos ranqueados com o teste TCP não seguem o mesmo ordenamento que o teste TC. Resultado esperado, pois comparativamente os estádios vegetativos nos métodos de inoculação e as respectivas atribuições de notas são distintos.

Destaca-se o acesso BL18 ranqueado entre os cinco melhores valores genotípicos em ambos os métodos considerados, indicando assim, elevado nível de reação de resistência fisiológica à *S. sclerotiorum* independente do método avaliado.

Os acessos BL10, BL15, BL18 e BL98 são ranqueados em todas as características do TCP, enquanto os acessos BL14, BL18 e BL67 predominam no ranqueamento do TC. A reduzida repetibilidade dos acessos nos ranqueamentos dos

métodos pode indicar ausência de correlação entre os métodos TCP e TC, para essa verificação estimou-se o coeficiente de correlação de Pearson entre os métodos utilizados (Tabela7).

Tabela 7. Coeficiente de correlação de Pearson entre valores genotípicos das características consideradas: índice de McKinney aos 3, 5 e 7 dias após inoculação (MCK_3, 5 e 7), área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD) no teste do canudo em plântulas (TCP), índice McKinney aos 5, 7 e 9 dias após inoculação (MCK_5, 7 e 9), área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD) no teste do canudo em plantas em estágio V4 (TC).

	TCP				TC			
	MCK_3	MCK_5	MCK_7	AACPD	MCK_5	MCK_7	MCK_9	AACPD
MCK_3	-	0,70**	0,58**	0,32**	0,25*	0,12 ^{ns}	0,06 ^{ns}	0,02 ^{ns}
MCK_5		-	0,78**	0,46**	0,23*	0,20*	0,12 ^{ns}	0,23*
MCK_7			-	0,51**	0,28**	0,25*	0,13 ^{ns}	0,23*
AACPD				-	-0,02 ^{ns}	-0,09 ^{ns}	-0,19 ^{ns}	0,06 ^{ns}
MCK_5					-	0,85**	0,74**	0,32**
MCK_7						-	0,90**	0,62**
MCK_9							-	0,56**
AACPD								-

^{ns} = não significativo; **, * = Significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste T, respectivamente

Os coeficientes de correlação entre as características dos métodos utilizados foram reduzidos, entretanto significantes e positivos para a maioria, exceto para as correlações consideradas para AACPD do TCP. Por outro lado, Arkwazee et al. (2017) encontrou correlação de 0,55, quando comparado as médias de ambos os métodos. Entretanto, conforme o mesmo autor, o TCP tende a mostrar as diferenças entre os acessos suscetíveis e resistentes de forma mais aparentes que o TC.

A coeficiente entre AACPD e MCK_7 do TCP apresentou correlação positiva significativa, assim como os valores entre MCK_7 e MCK_9 para TC. De modo geral, os coeficientes de correlação entre os valores genotípicos dentro de cada teste foram positivos e significativos. Assim, seleções para índice de McKinney ao 3 DAI (MCK_3) em TCP indica uma seleção indireta para MCK_5, MCK_7 e AACPD, respectivamente. Isso pode ser identificado em ambos os métodos de inoculação, onde no TC seleções realizadas para MCK_5 é correlacionada significativamente com MCK_7, MCK_9 e AACPD.

Os valores reduzidos de correlação entre os métodos justificam as diferentes regiões genômicas significativas exclusivas para cada método, identificadas posteriormente nas análises GWAS.

4.1.4.2 Estrutura da população

Com a estrutura de população do painel já conhecida, determinado por Elias (2017). De acordo com a função K de *cross-entropy* a análise indicou a formação de três subpopulações ($K=3$) que melhor definem o conjunto de acessos (Figura 1) onde agrupou os acessos de origem andina (grupo 1) e duas subpopulações mesoamericanas (grupo 2 e 3).

Corroborando com os resultados obtidos por Elias (2017), a análise de VanRaden (2008) realizada a partir do desequilíbrio de ligação, foi utilizada para obtenção da matriz de parentesco genômica (K) e assim como os componentes principais (Figura 2) apontam para o grupo andino e dois subgrupos mesoamericanos. O painel nesse estudo apresentou desse modo, uma população andina, composta por 34 genótipos e uma população mesoamericana, composta por 80 genótipos (Figura 1, Figura 2).

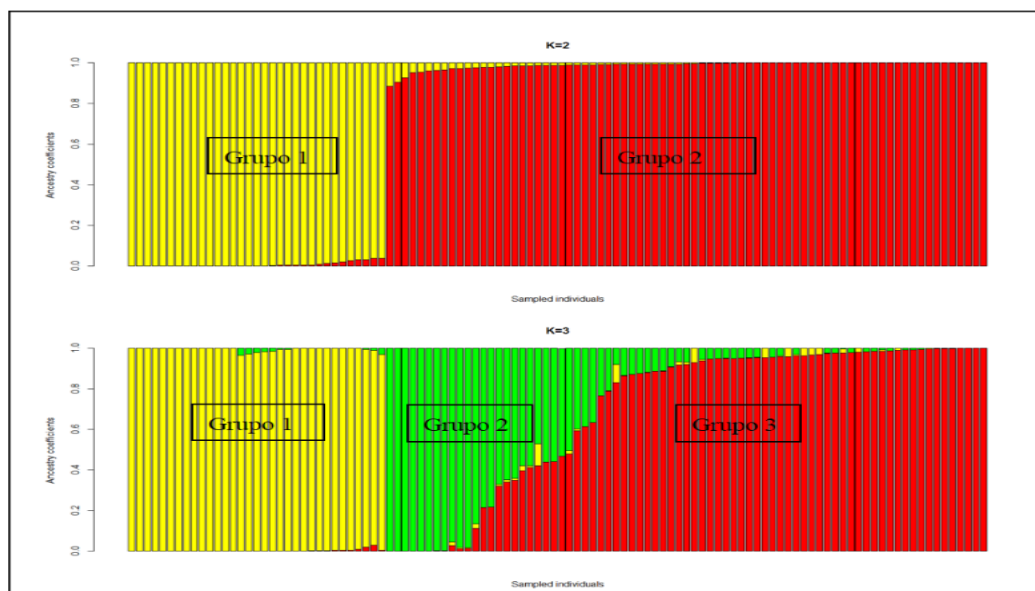


Figura 1. Estrutura em barra de coeficientes de associação para os acessos de feijão comum, as amostras deste estudo estão em ordem, classificadas de acordo com valores K grupos selecionados sucessivos variando de 2 a 10. Os grupos identificados foram $K=2$ e $K=3$. Elias (2017).

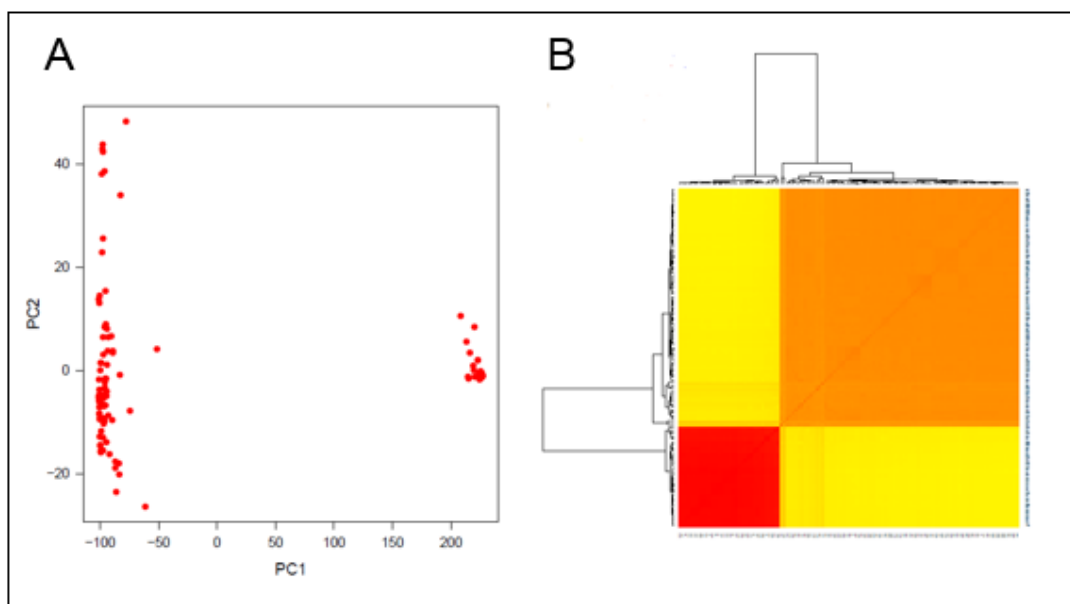


Figura 2. Estrutura populacional do painel composto por 114 genótipos de feijão comum indicando o agrupamento dos genótipos de composições genotípicas andinas e mesoamericanas. a) Análise de componentes principais (PCA) com a plotagem do PC1 com o PC2 e b) *Heat map* da análise de matriz de parentesco (K).

De modo geral, a análise filogenética dos SNPs obtidos via GBS identificaram corretamente a diversidade genética do painel estudado, assim como os grupos gênicos com base em estudos anteriores sobre a diversidade genética do feijão comum (Bitocchi et al., 2012; Kwak et al., 2012; Schmutz et al., 2014).

O valor de $K = 2$ corrobora com afirmações anteriores sobre a divisão do pool gênico de *P. vulgaris* em dois grandes pools gênicos, andino e mesoamericano, consequentemente (Debouck et al., 1993; Freyre et al., 1996; Kwak e Gepts, 2009; Desiderio et al., 2012; Porch et al., 2013; Schmutz et al., 2014). Por outro lado, quando adotado $K = 3$, identifica-se duas subdivisões no grupo mesoamericano, indicando mistura entre os dois pool gênicos. Resultados semelhantes foram encontrados por Perseguini et al. (2016) ao considerar $K = 3$. Desse modo, para reduzir a influência da estrutura populacional considerou-se $k = 3$ para o estudo de associação genômica ampla.

4.1.4.3 Associações dos SNPs com as características fenotípicas

Para identificação de associações dos marcadores SNP com as variáveis avaliadas, utilizou-se os valores genotípicos obtido via BLUP do índice de McKinney aos 3 (MCK_3), 5 (MCK_5), 7 (MCK_7) e 9 (MCK_9) dias após inoculação, assim

como da área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD) dos testes TCP e TC para GWAS através dos modelos MLM, FarmCPU e BLINK executados no software R.

Considerando todas as variáveis no GWAS, apenas a variável MCK_7 do TCP e AACPD do TC apresentaram associações marcador-característica significativas ($p \leq 1,73 \times 10^{-06}$), totalizando 62 marcas significativas distintas entre os modelos, distribuídas nos cromossomos Pv02, Pv03, Pv09 e Pv10. O SNP com maior significância (S02_14770767, $p = 5,84 \times 10^{-11}$) foi localizado no cromossomo Pv02 pelo modelo MLM, com a mínima frequência alélica (MAF) de 0,28, enquanto o marcador SNP com menor significância (S10_34916666, $P \cong 1,69 \times 10^{-06}$) está localizado no Pv10 e MAF de 0,29, indicado igualmente pelos modelos BLINK e FarmCPU.

4.1.4.3.1 Teste do canudo em plântulas - TCP

Duas associações marcador-característica foram identificadas no Pv02 através do modelo estatístico MLM altamente significativas para MCK_07 no TCP, apresentando p -valor de $1,84 \times 10^{-08}$ (S02_2509080) e $5,84 \times 10^{-11}$ (S02_14770767), localizadas nas posições 2,51 e 14,77 Mb, respectivamente (Figura 3A, Tabela 8).

Tabela 8. P -valores dos SNPs significativos ($P \leq 1.73 \times 10^{-06}$) associados com o valor genotípico do índice de McKinney aos 7 dias após inoculação e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr), e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelos modelos estatísticos MLM, BLINK e FarmCPU.

Modelo	SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	p -valor
MLM	S02_14770767	2	14.770.767	T (0,28)	5,84E-11
	S02_2509080	2	2.509.080	A (0,28)	1,84E-08
BLINK	S02_2509080	2	2.509.080	A (0,28)	1,69E-06
	S02_2533993	2	2.533.993	T (0,28)	1,69E-06
	S02_2580500	2	2.580.500	T (0,28)	1,69E-06
	S02_2582044	2	2.582.044	T (0,28)	1,69E-06
	S03_40531547	3	40.531.547	C (0,29)	2,54E-10
FarmCPU	S02_2509080	2	2.509.080	A (0,28)	1,69E-06
	S02_2533993	2	2.533.993	T (0,28)	1,69E-06
	S02_2580500	2	2.580.500	T (0,28)	1,69E-06
	S02_2582044	2	2.582.044	T (0,28)	1,69E-06
	S03_40531547	3	40.531.547	C (0,29)	2,54E-10

O SNP S02_14770767 localizado a 14.770.767 Mb no Pv02, indica a posição do QTL WM2.2^{BV} (12,54 – 23,21 Mb), já reportado, e identificado por Miklas et al., (2007) a partir de uma população obtida dos parentais Benton (suscetível) × VA19 (resistente), com coeficiente de correlação de 35%, indicado pelo mesmo autor.

Conforme a Tabela 8, o SNP S02_14770767 localizado a 14,7 Mb no Pv02 significativo pelo modelo MLMM não indica nenhum gene ao considerar a janela de varredura de 20 Kb, entretanto, indica a região correspondente ao QTL já reportado WM2.2^{BV,R31} relatado por Miklas et al. (2007), Soule et al. (2011) e Vansconcello et al. (2017), indicando a presença de loci relacionados a resistência fisiológica no painel avaliado nesse estudo.

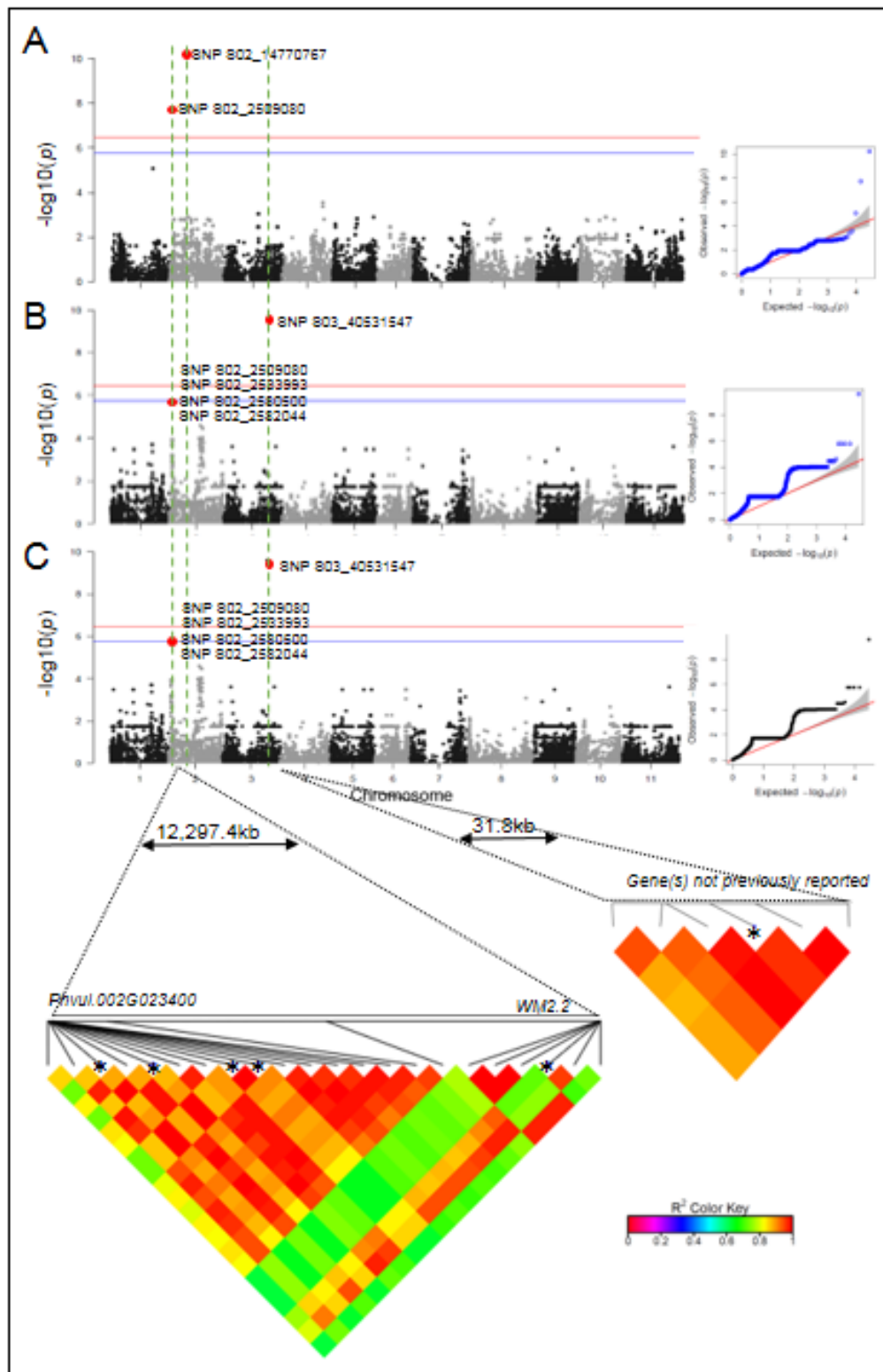


Figura 3. *Manhattan plots* e *Q-Q plots* resultantes de análise GWAS para os valores genotípicos do índice de McKinney ao 7º dia após a inoculação (MCK_7) em plântulas de feijão comum obtidos através dos modelos MLMM, BLINK e FarmCPU mostrados em **a**, **b** e **c**, respectivamente. Os SNPs associados foram indicados pelas marcas vermelhas nos *Manhattan plots*, com significância pelo limiar de Bonferroni a 5 (linha azul) e 1% (linha vermelha) de significância. Os LD *Heatmap* da região dos genes candidatos estão indicados a partir dos *Manhattan plots* de cada cromossomo com a localização dos SNPs significativos (indicados pelos asteriscos) e os genes candidatos, considerando a janela de varredura de 20 Kb com o SNP como centro. Os LD *Heatmap* são coloridos de acordo com o r^2 .

Segundo Yu et al., (2006) para reduzir erros do tipo I, os *p*-valores quando analisado no *Q-Q plots* devem estar distribuídos uniformemente na diagonal. Percebe-se que o modelo que melhor se adequa ao mapeamento associativo é indicado pela análise de *Q-Q plot* realizada pelo MLMM, mostrando graficamente a pouca inflação dos *p*-valores nas extremidades quando comparado aos modelos BLINK e FarmCPU (Figura 3).

Segundo Liu et al. (2016), o modelo FarmCPU foi desenvolvido de modo a otimizar o modelo existente MLMM (Segura et al., 2012), dividindo-o em um modelo de efeito fixo (FEM) e um modelo de efeitos aleatórios (REM) e os usando iterativamente e suas vantagens são o poder estatístico aprimorado e a redução da confusão entre estrutura populacional, parentesco e QTN. Entretanto, como pode ser notado, o *Q-Q plot* do modelo MLMM indica uma maior adequação do modelo dada a complexidade da característica avaliada. Por outro lado, Zhang et al. (2019) analisando diversos trabalhos propõe que seja considerado testar diferentes modelos de GWAS, comparando-os para que se possa reduzir o FDR.

A sequência de SNPs S02_2509080, S02_2533993, S02_2580500 e S02_2582044 podem indicar, pela proximidade um bloco gênico apesar de apresentar genes com pouca relação a resistência vegetal a estresse biótico.

Considerando as marcas significativas indicadas através dos modelos BLINK e FarmCPU para MCK_7 no TCP, nota-se que o SNP S03_40531547 localizado a 40,53 Mb no Pv03 apresenta elevado nível de significância (2.54×10^{-10}) e localiza-se no intervalo do QTL WM3.1^{AN, XC, AP} (34,33 a 48,32 Mb) reportado por Miklas et al. (2007), Pérez-Veja et al. (2012) e Hoyos-Villegas et al. (2015), sugerindo a existência de loci para essa mesma região na população avaliada nesse estudo.

4.1.4.3.2 Teste do canudo -TC

Para o método de inoculação TC considerado com a planta em estágio V4, não houve associações significativas de marcadores SNPs através do modelo MLMM.

Os modelos estatísticos BLINK e FarmCPU indicaram os mesmos marcadores SNPs significativos, indicando nos cromossomos Pv03, Pv09 e Pv10 (Tabela 9).

Tabela 9. *P*-valores dos SNPs significativos ($P \leq 1.73 \times 10^{-06}$) associados com a área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD) e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr), e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelos modelos estatísticos BLINK e FarmCPU.

SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	<i>p</i> -valor
S03_8067045	3	8.067.045	0,29	9,44E-07
S03_8074018	3	8.074.018	0,29	9,44E-07
S03_8080214	3	8.080.214	0,29	9,44E-07
S03_8086673	3	8.086.673	0,29	9,44E-07
S09_18577864	9	18.577.864	0,28	6,08E-07
S09_33585327	9	33.585.327	0,30	5,54E-07
S09_33605175	9	33.605.175	0,30	5,54E-07
S09_33621312	9	33.621.312	0,29	9,44E-07
S09_33643069	9	33.643.069	0,29	9,44E-07
S09_33650981	9	33.650.981	0,29	9,44E-07
S09_33678450	9	33.678.450	0,28	9,44E-07
S09_33684409	9	33.684.409	0,27	6,23E-07
S09_33687840	9	33.687.840	0,28	9,44E-07
S09_33690010	9	33.690.010	0,27	6,23E-07
S09_33718258	9	33.718.258	0,27	6,23E-07
S09_33735270	9	33.735.270	0,29	5,54E-07
S09_33760417	9	33.760.417	0,27	6,23E-07
S09_33766786	9	33.766.786	0,27	6,23E-07
S09_33775347	9	33.775.347	0,27	6,23E-07
S09_33864179	9	33.864.179	0,27	6,23E-07
S09_33871361	9	33.871.361	0,29	9,44E-07
S09_33879965	9	33.879.965	0,27	6,23E-07
S09_33900748	9	33.900.748	0,28	9,44E-07
S09_33908235	9	33.908.235	0,28	9,44E-07
S09_33913413	9	33.913.413	0,28	9,44E-07
S09_33920156	9	33.920.156	0,27	6,23E-07
S09_33925670	9	33.925.670	0,27	6,23E-07
S09_33960824	9	33.960.824	0,28	9,44E-07
S09_33963070	9	33.963.070	0,28	9,44E-07
S09_33965685	9	33.965.685	0,28	9,44E-07
S09_33966059	9	33.966.059	0,28	9,44E-07
S09_33966871	9	33.966.871	0,27	6,23E-07
S09_33969710	9	33.969.710	0,28	9,44E-07
S09_33979593	9	33.979.593	0,27	6,23E-07
S09_33980413	9	33.980.413	0,27	6,23E-07
S09_33982737	9	33.982.737	0,28	9,44E-07
S09_33996147	9	33.996.147	0,27	9,44E-07
S09_34087230	9	34.087.230	0,27	9,44E-07
S09_34112620	9	34.112.620	0,27	9,44E-07
S09_34115399	9	34.115.399	0,27	9,44E-07
S09_34117233	9	34.117.233	0,27	9,44E-07
S09_34139401	9	34.139.401	0,27	9,44E-07

Continua ...

Cont. Tabela 9 ...

S09_34142166	9	34.142.166	0,28	9,44E-07
S09_34144425	9	34.144.425	0,27	9,44E-07
S09_34148699	9	34.148.699	0,27	9,44E-07
S09_34149221	9	34.149.221	0,27	9,44E-07
S09_34156534	9	34.156.534	0,27	9,44E-07
S09_34205357	9	34.205.357	0,28	9,44E-07
S09_34218062	9	34.218.062	0,28	9,44E-07
S09_34238240	9	34.238.240	0,28	9,44E-07
S09_34250578	9	34.250.578	0,28	9,44E-07
S09_34262719	9	34.262.719	0,28	9,44E-07
S09_34265454	9	34.265.454	0,28	9,44E-07
S09_34268365	9	34.268.365	0,28	9,44E-07
S10_34916666	10	34.916.666	0,29	9,44E-07

Os SNPs S09_18577864 ($p = 6,08 \times 10^{-07}$) e S09_34268365 ($p = 9,44 \times 10^{-07}$) no Pv09 estão localizados a 18,577 e 34,268 Mb, respectivamente e com 48 SNPs significativos nesse intervalo, a MAF encontrada varia de 27 a 30%. Entretanto, nesse intervalo não há qualquer QTL mapeado. Entretanto, identifica-se que houve SNPs significativos através dos modelos BLINK e FarmCPU (Figura 4).

Os marcadores SNPs significativos no Pv03, S03_8067045, S03_8074018, S03_8080214 e S03_8086673, assim como o S10_34916666, localizado no Pv10 apesar de apresentarem p-valor de $9,44 \times 10^{-07}$ não indicam a posição de nenhum QTL já mapeado.

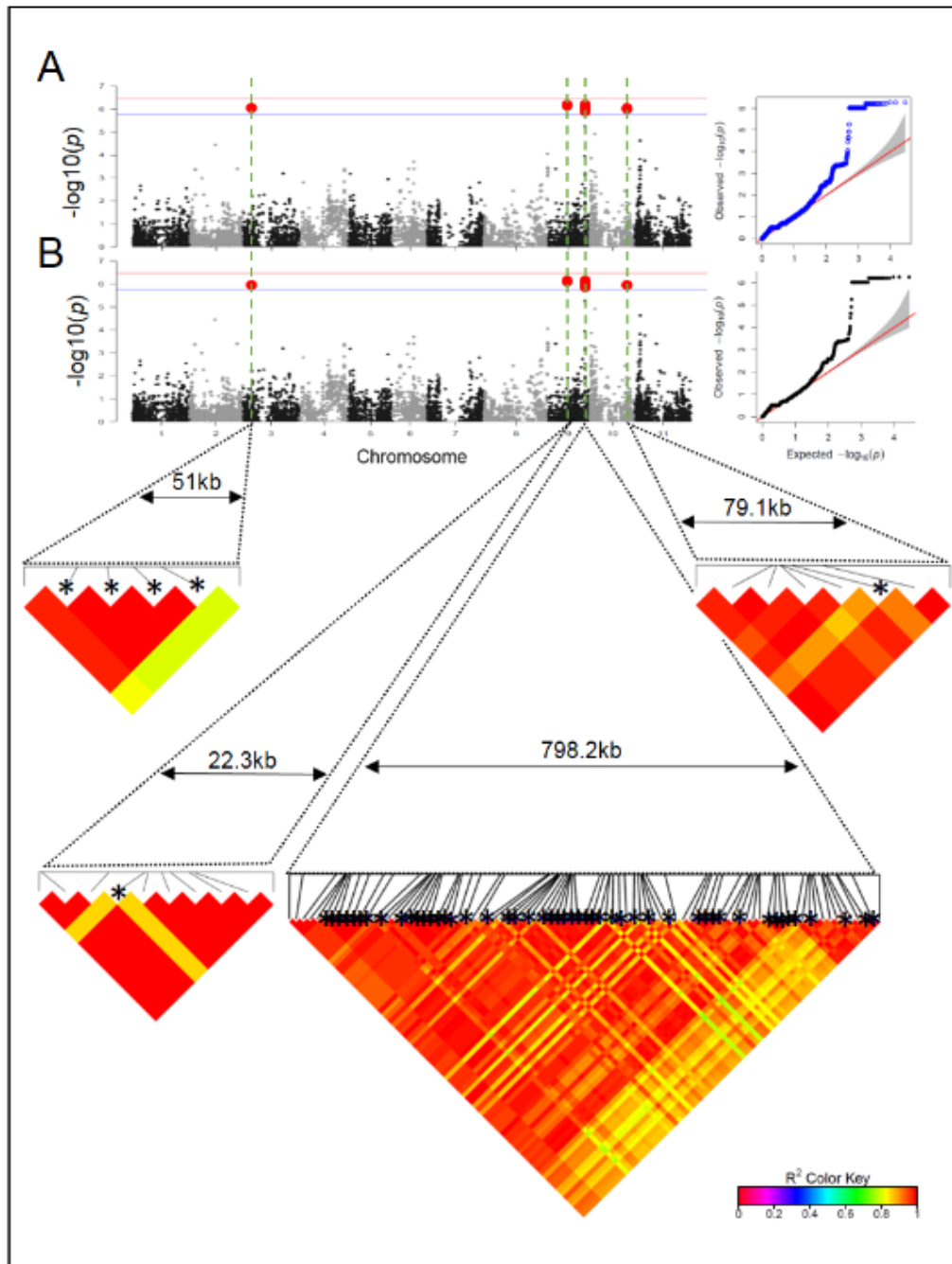


Figura 4. *Manhattan plots* e *Q-Q plots* resultantes de análise GWAS para área abaixo da curva de progresso da doença (AACPD) aos 7 dias após inoculação em plantas de feijão comum obtidos através dos modelos BLINK e FarmCPU mostrados em **a** e **b**, respectivamente. Os SNPs associados foram indicados pelas marcas vermelhas nos *Manhattan plots*, com significância pelo limiar de Bonferroni a 5 (linha azul) e 1% (linha vermelha) de significância. Os *LD Heatmap* da região dos genes candidatos estão indicados a partir dos *Manhattan plots* de cada cromossomo com a localização dos SNPs significativos (indicados pelos asteriscos) e os genes candidatos, considerando a janela de varredura de 20 Kb com o SNP como centro. Os *LD Heatmap* são coloridos de acordo com o r^2 .

A região indicada pelos SNPs S09_18577864 e S09_34268365 é extensa quando comparado a outras regiões em que houve poucos SNPs, deve-se considerar que a indicação da presença de QTL indicará consequentemente um bloco gênico, muitas vezes extenso. A validação dessa região pode confirmar a extensão desses possíveis QTLs no painel avaliado.

4.1.4.4 Anotação funcional

As marcas significativas, indicam, segundo os genes anotados no genoma de referência v.1.0, 50 genes, sendo 23 relacionados à fatores de transcrição gênica, 21 genes que codificam para proteínas conhecidas ou caracterizadas e seis genes que codificam para proteínas não caracterizada ou função desconhecida.

A importância da identificação dos fatores de transcrição dá-se pelo fato de que são proteínas que se ligam ao DNA de células eucarióticas permitindo que haja uma ligação entre a enzima RNA-polimerase e o DNA, propiciando, desse modo a capacidade de controlar a expressão gênica sob diferentes estímulos metabólicos ou condições de crescimento (Liu et al., 1999). Todos os genes anotados ao considerar a janela de 20 kb estão apresentados na Tabela 10.

Tabela 10. SNPs significativos, posição física da região candidata e anotação funcional dos genes candidatos para a reação de resistência fisiológica a *S. sclerotiorum* em feijão comum.

Caract.	SNP	Gene candidato	Chr	Posição do gene (Mb)	Anotação funcional
MCK_7 in TCP	S02_14770767	Non previously reported ene(s)	2	-	-
	S02_2509080	<i>Phvul.002023400</i>	2	2.498.853 - 2.503.451	WALL-ASSOCIATED RECEPTOR KINASE-LIKE 14-RELATED
		<i>Phvul.002023500</i>		2.504.519 - 2.506.392	Transcription factor - THIOREDOXIN-LIKE PROTEIN HCF164, CHLOROPLASTIC
		<i>Phvul.002023600</i>		2.509.413 - 2.510.270	Transcription factor - Uncharacterized protein
		<i>Phvul.002023700</i>		2.510.496 - 2.513.652	Uncharacterized protein
		<i>Phvul.002023800</i>		2.514.739 - 2.515.807	Uncharacterized protein
		<i>Phvul.002023900</i>		2.518.313 - 2.521.217	NPH3 family (NPH3)
	S02_2533993	<i>Phvul.002024000</i>	2	2.528.657 - 2.530.267	photosystem II oxygen-evolving enhancer protein 1 (psbO)
		<i>Phvul.002024100</i>		2.532.105 - 2.534.108	PPR repeat (PPR) // PPR repeat family (PPR_2)
		<i>Phvul.002024200</i>		2.540.604 - 2.541.424	Domain of unknown function (DUF4228) (DUF4228)
	S02_2580500	<i>Phvul.002024600</i>	2	2.579.797 - 2.594.279	HISTONE-LYSINE N-METHYLTRANSFERASE SUVR5
	S02_2582044				

Continua ...

Cont. Tabela 10 ...

AACPD in TC	S03_8067045	<i>Phvul.003060100</i>	3	8.063.468-8.065.670	Transctional factor related - short chain dehydrogenase (adh_short) // Enoyl-(Acyl carrier protein) reductase (adh_short_C2)
	S03_8074018				
	S03_8080214	<i>Phvul.003060200</i>	3	8.088.496-8.093.217	transctional Factor Related - Cysteine Synthase
	S03_8086673				
MCK_7 in TCP	S03_40531547	<i>Phvul.003192900</i>	3	40.530.932 - 40.532.793	Transcription factor HEX, contains HOX and HALZ domains
		<i>Phvul.003193000</i>		40.541.308 - 40.543.509	
					Trancription factor - HPP family (HPP)
AACPD in TC	S09_18577864	<i>Phvul.009125200</i>	9	18.576.069-18.580.983	Filament-Like Plant Protein 1-Related
	S09_33585327	<i>Phvul.0092270001</i>	9	33.585.499-33.585.551	Transctional Factor Related - Hypothetical Protein
	S09_33605175	<i>Phvul.009227100</i>	9	33.603.270-33.606.712	Cathepsin H (CTSH)
	S09_33621312	<i>Phvul.009227300</i>	9	33.615.907-33.621.723	Transctional factor related - K16609 - tubulin--tyrosine ligase-like protein 12 (TTLL12)
	S09_33643069	<i>Phvul.009227700</i>	9	33.642.021-33.645.633	Transctional factor related - SF23 - MOB1/Phocein Family Protein
	S09_33650981	<i>Phvul.009227800</i>	9	33.650.737-33.651.892	Transctional factor related - GERMIN-LIKE PROTEIN SUBFAMILY 3 MEMBER 3
	S09_33678450	<i>Phvul.009227900</i>	9	33.677.411-33.689.149	DENN (AEX-3) DOMAIN-CONTAINING PROTEIN
	S09_33684409				
	S09_33687840				
	S09_33690010				
	S09_33718258	<i>Phvul.009228100</i>	9	33.702.500-33.715.146	K15176 - RNA polymerase-associated protein CTR9 (CTR9)
Continua...					

Cont. Tabela 10 ...

S09_33735270	<i>Phvul.009228200</i>	9	33.726.547- 33.729.388	Transctional factor related - MYB-Like DNA-Bindin Protein MYB
S09_33760417	<i>Phvul.009228400</i>	9	33.759.155- 33.761.041	Protein ELF4-Like 2-Related
S09_33766786	<i>Phvul.009228500</i>	9	33.770.173- 33.772.847	REPLICATION PROTEIN A 70 KDA DNA-BINDING SUBUNIT A
S09_33775347	<i>Phvul.009228600</i>	9	33.773.101- 33.773.947	Transctional factor related - SF1 – Expressed Protein
S09_33864179 S09_33871361	<i>Phvul.009229200</i>	9	33.867.236- 33.875.242	PHD FINGER PROTEIN ALFIN-LIKE 5
S09_33879965	<i>Phvul.009229300</i>	9	33.876.951- 33.881.454	Transctional factor related - LysM domain (LysM) // N-terminal C2 in EEIG1 and EHBP1 proteins (NT-C2)
S09_33900748	<i>Phvul.009229500</i>	9	33.897.268- 33.898.980	Transctional factor related - Cotton Fibre expressed protein (DUF761)
S09_33908235 S09_33913413	<i>Phvul.009229600</i>	9	33.906.809- 33.909.798	Transctional Factor Related - 60S Ribosomal Protein L18A
S09_33920156 S09_33925670	<i>Phvul.009229700</i>	9	33.922.325- 33.924.732	PRE-MRNA CLEAVAGE FACTOR IM, 25KD SUBUNIT
S09_33960824 S09_33963070 S09_33965685 S09_33966059 S09_33966871 S09_33969710	<i>Phvul.009230000</i>	9	33.947.863- 33.958.663	Transctional Factor Related - SF3 - Expressed Protein
S09_33979593 S09_33980413 S09_33982737	<i>Phvul.009230200</i>	9	33.980.431- 33.988.533	AGC (CAMP-DEPENDENT, CGMP-DEPENDENT AND PROTEIN KINASE C) KINASE FAMILY PROTEIN

Continua ...

Cont. Tabela 10 ...

S09_33996147	<i>Phvul.0092303000</i>	9	33.994.307- 34.000.139	Transctional Factor Related - Hypothetical Protein
S09_34087230	<i>Phvul.009230900</i>	9	34.088.976- 34.091.591	Transctional Factor Related - Hypothetical Protein
S09_34112620	<i>Phvul.009231100</i>	9	34.110.573- 34.112.499	Transctional Factor Related - Hypothetical Protein
S09_34115399 S09_34117233	<i>Phvul.009231200</i>	9	34.114.754- 34.117.757	Transctional Factor Related - 03787 - 5'-nucleotidase (surE)
S09_34139401 S09_34142166	<i>Phvul.009231400</i>	9	34.138.375- 34.141.719	K11279 - Nucleosome Assembly Protein 1-like 1 (NAP1L1, NRP)
S09_34144425 S09_34148699 S09_34149221	<i>Phvul.009231500</i>	9	34.143.604- 34.149.542	MITOCHONDRIAL DNA REPAIR PROTEIN RECA HOMOLOG
S09_34156534	<i>Phvul.009231600</i>	9	34.153.499- 34.157.460	Transctional factor related - SF180 - STEROL REGULATORY ELEMENT-BINDING PROTEIN
S09_34205357 S09_34218062	<i>Phvul.009231800</i>	9	34.223.306- 34.229.917	SF14 - Gulonolactone Oxidase
S09_34238240	<i>Phvul.009231900</i>	9	34.241.962- 34.245.422	PTHR12789 - Density-Regulated Protein Homolog
S09_34250578	<i>Phvul.009232000</i>	9	34.246.699- 34.248.131	Transctional Factor Related - Cotton fibre expressed protein (DUF761)
S09_34262719 S09_34265454 S09_34268365	<i>Phvul.009232100</i>	9	34.266.522- 34.277.495	SF26 - Protein Kinase Family Protein
S10_34916666	<i>Phvul.010G096000</i>	10	34.907.944- 34.916.846	HRAS-LIKE SUPPRESSOR - RELATED // SUBFAMILY NOT NAMED
	<i>Phvul.010G096100</i>		34.922.569- 34.926.467	DOWNSTREAM TARGET OF AGL 15 - 4

4.1.4.4.1 Cromossomo Pv02

Apesar de difícil a identificação da localização exata dos QTLs já reportados (Tabela 1) os SNPs significativos no Pv02 parecem não indicar qualquer um deles. Localizado a 5,62 Kb do SNP S02_2509080 o gene *Phvul.002G023400* codifica para Wall-Associated receptor Kinase-like 14, esse gene em *Arabidopsis thaliana* (WAKL14) é uma proteína de fosforilação, atuando como via de sinalização de receptores da superfície celular (Gaudet et al., 2011).

Desde reportado em *A. thaliana* (He et al., 1998), as contribuições dos estudos sobre as proteínas WAKs (Wall-Associated receptor Kinase) e WAKLs (Wall-Associated receptor Kinase-like), importantes funções imunes vegetais tem sido relatadas, como o gene *SIWAK1* na resistência a *P. syringae* pathovar *tomato* no tomate (Rosli et al., 2013), *ZmWAKs* na resistência do milho à ferrugem da folha e à doença do smut (Hurni et al., 2015; Zhang et al., 2017; Yang et al., 2018), e *TaWAKL4* na resistência do trigo à *Zymoseptoria tritici* (Saintenac et al., 2018). Desse modo, o gene *Phvul.002G023400* é um ótimo candidato a ser testado para a resistência do feijão comum a *S. sclerotiorum*.

O SNP S02_14770767 localizado a 14,7 Mb não indica nenhum gene ao considerar a janela de varredura de 20 Kb (Tabela 10), entretanto, indica a região correspondente ao QTL já reportado WM2.2^{BV, R31} (12.54 - 23.21 Mb) relatado por Miklas et al. (2007), Soule et al. (2011) e Vansconcello et al. (2017), indicando a presença de um haplótipo distinto para o mesmo bloco gênico relacionado a resistência fisiológica nesse estudo.

4.1.4.4.2 Cromossomo Pv03

Não foram encontrados genes anotados no genoma de referência (G19833; Schumtz et al., 2014) relacionados a resistência biótica. Entretanto, o SNP S03_40531547, indicado pelo GWAS realizado para TCP localiza-se no intervalo do QTL WM3.1^{AN, XC, AP} (34,33 a 48,32 Mb) reportado por Miklas et al. (2007), Pérez-Veja et al. (2012) e Hoyos-Villegas et al. (2015) (Tabela 1), e sugere a presença de um haplótipo para esse loci.

4.1.4.4.3 Cromossomo Pv09

Os SNPs significativos concentram-se entre a posição 33.585.327 a 34.268.365 mb indicado pelos SNPs S09_33585327 e S09_34268365 respectivamente.

Através da extensa região dos SNPs significativos, indicou-se regiões de genes diversos, apontados e anotados de acordo com os reportes no Phytozome (The Plant Genomic Resource; <https://phytozome.jgi.doe.gov/>) e UniProt (Universal Protein Resource; <https://www.uniprot.org/>).

Genes relacionados a proteína quinase também foram anotados, como o *Phvul.009G230200* (Kinase Family protein), indicado pelos SNPs S09_33979593, S09_33980413 e S09_33982737 localizados em região intergênica.

O gene *Phvul_009G232100* (Kinase Family protein) indicado por S09_34262719, S09_34265454 e S09_34268365 também foram anotados, localizados em região intergênica. As proteínas quinases são enzimas que catalisam a fosforilação de proteínas através da transferência de um grupo fosforila de ATP e, em casos excepcionais, de GTP, para treonina, serina quinase específica para Ser/Thr) ou resíduos de tirosina (quinase específica para Tyr) (Bridges, 2001). Desse modo a fosforilação destes resíduos é responsável por estímulos extracelulares e intracelulares, que fornecem um mecanismo altamente eficiente para o controle da atividade de proteínas, sendo um dos principais mecanismos de controle do funcionamento celular em resposta a sinais externos (Bartels e Sunkar, 2005).

Assim, proteínas do tipo Kinase possuem importância na reação de resistência a estresse abióticos e bióticos (Fu, et al., 2009, Yang, et al., 2010), como o gene *Phvul_009G231800*, indicado pelos SNPs S09_34205357 e S09_34218062, relacionado a proteína Gulonolactone Oxidase, enzima que produz vitamina C, importante na regulação morfológica da planta, na estrutura celular e desenvolvimento, foi claramente estabelecido através da caracterização de mutantes com baixo teor de vitamina C de tabaco (Jain e Nessler, 2000), batata (Hemavathi et al., 2010), tomate (Lim et al., 2012) e *A. thaliana* (Lisko et al., 2013). Possuindo influência no aumento da biomassa e tolerância a estresses abióticos em *A. thaliana* (Radzio et al., 2003; Lisko et al., 2013).

4.1.4.4.4 Cromossomo Pv10

Genes associados à resistência a estresse bióticos não foram identificados para as regiões significativas nesse cromossomo.

4.1.5 CONCLUSÕES

Os acessos BL10, BL14, BL15, BL18, BL67 e BL98 foram selecionados como genitores para resistência fisiológica ao mofo branco.

A partir de GWAS, regiões genômicas associadas significativamente com a característica de resistência localizadas no cromossomo Pv02, Pv03, Pv09 e Pv10.

SNPs significativos indicam a presença dos QTLs mapeados WM2.2^{BV,R31} e WM3.1^{AN,XC,AP} no painel avaliado.

Os genes *Phvul.002G023400*, *Phvul.009G230200* e *Phvul_009G232100* foram anotados e são relacionados a reação de resistência a estresses bióticos, providenciando importantes genes candidatos para estudos de validação.

De modo geral, os acessos selecionados podem ser utilizados na rotina dos programas de melhoramento da cultura do feijão comum e SNPs indicam regiões associadas a característica de resistência fisiológica, fornecendo assim, marcadores para estudos de validação e utilização em seleção assistida, respectivamente.

4.1.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARKWAZEE, H.; DAVIS, J.; MYERS, J. R. Comparison of the conventional and seedling straw tests for quantifying white mold resistance. **Annual Reports of the Bean Improvement Cooperative**, 60: 41-42. 2017.
- BITOCCHI, E.; NANNI, L. Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 109: 788–796, 2012.
- BORGES, V.; SOBRINHO, F. S.; LEDO, F. J. S.; KOPP, M. M. Associação entre caracteres e análise de trilha na seleção de progênies de meios-irmãos de *Brachiaria ruziziensis*. **Revista Ceres**, 58: 765–772, 2011.
- CAMPA, A.; GARCÍA-FERNÁNDEZ, C.; FERREIRA, J.J. Genome-Wide Association Study (GWAS) for Resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in Common Bean. **Genes**, 11: 1496. 2020.
- CARVALHO, L. P. D.; FARIAS, F. J. C.; MORELLO, C. D. L.; TEODORO, P. E. Uso da metodologia REML/BLUP para seleção de genótipos de algodoeiro com maior adaptabilidade e estabilidade produtiva. **Bragantia**, 75: 314-321. 2016.
- CHANG F, GUO C, SUN F, ZHANG J, WANG Z, KONG J, HE Q, SHARMIN RA AND ZHAO T. Genome-wide association studies for dynamic plant height and number of nodes on the main stem in summer sowing soybeans. **Front. Plant Sci.** 9:1184. 2018.
- CORREA, A. M.; PEREIRA, M. I. S.; ABREU, H. K. A.; SHARON, T.; MELO, C. L. P.; ITO, M. A.; TEODORO, P. E.; BHERING, L. L. Selection of common bean genotypes for the Cerrado/Pantanal ecotone via mixed models and multivariate analysis. **Genetics and Molecular Research** 15, 2016.
- FAO. **Faostat database gateway**. Disponível em: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>. Acesso em: 14, dezembro, 2019.
- 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. Association mapping in common bean revealed regions associated with Anthracnose and Angular Leaf Spot resistance. **Scientia Agricola**. 76:321-327. 2019.
- GAUDET, P.; LIVSTONE, M. S.; LEWIS, S. E.; THOMAS, P. D. Phylogenetic-based propagation of functional annotations within the Gene Ontology consortium. **Briefings in bioinformatics**, 12: 449-462. 2011.
- HE, Z. H.; HE, D.; KOHORN, B. D. Requirement for the induced expression of a cell wall associated receptor kinase for survival during the pathogen response. **The Plant Journal** 14: 55–63. 1998.
- HURNI, S.; SCHEUERMANN, D.; KRATTINGER, S. G.; KESSEL, B.; WICKER, T.; HERREN, G.; FITZE, M. N.; BREEN, J.; PRESTERL, T.; OUZUNOVA, M.; KELLER, B. The maize disease resistance gene Htn1 against northern corn leaf blight encodes a wall-associated receptor-like kinase. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. 112: 8780–8785. 2015.
- KWAK, M.; TORO, O.; DEBOUCK, D. G.; GEPTS, P. Multiple origins of the determinate growth habit in domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Annals**

of Botany, v. 110, n. 8, p. 1573–1580, 2012.

LIU, L.; WHITE, M. J.; MACRAE, T. H. Transcription factors and their genes in higher plants: functional domains, evolution and regulation. **European Journal of Biochemistry**, 262: 247-257. 1999.

LOMBARDI, G. M. R. NUNES, J. A. R.; PARRELLA, R. A. C.; TEIXEIRA, D. H. L.; BRUZI, A. T.; DURÃES, N. N. L.; FAGUNDES, T. G. Path analysis of agro-industrial traits in sweet sorghum. **Genetics and Molecular Research**, 14: 16392–16402, 2015.

MA L, LIU M, YAN Y, QING C, ZHANG X, ZHANG Y, LONG Y, WANG L, PAN L, ZOU C, LI Z, WANG Y, PENG H, PAN G, JIANG Z, SHEN Y. Genetic dissection of maize embryonic callus regenerative capacity using multi-locus genome-wide association studies. **Frontiers of Plant Science**. 9:561. 2018.

OLADZAD, A.; PORCH, T.; ROSAS, J. C.; MOGHADDAM, S. M.; BEAVER, J.; BEEBE, S. E.; BURRIDGE, J.; JOCHUA, C. N.; MIGUEL, M. A.; MIKLAS, P. N.; RAATZ, B.; WHITE, J. W.; LYNCH, J.; MCCLEAN, P. E. Single and multi-trait gwas identify genetic factors associated with production traits in common bean under abiotic stress environments. **G3**. 9: 1881–1892. 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**, 11. 2016.

RAGGI, L.; CAPRONI, L.; CARBONI, A.; NEGRI, V. Genome-wide association study reveals candidate genes for flowering time variation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Frontiers in plant science**, 10: 962. 2019.

RANA, J. C.; SHARMA, T. R.; TYAGI, R. K.; CHAHOTA, R. K.; GAUTAM, N. K.; SINGH, M.; SHARMA, P. N.; OJHA, S. N. Characterisation of 4274 accessions of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm conserved in the Indian gene bank for phenological, morphological and agricultural traits. **Euphytica**, 205: 441-457. 2015.

ROSLI, H. G.; ZHENG, Y.; POMBO, M. A.; ZHONG, S.; BOMBARELY, A.; FEI, Z.; COLLMER, A.; MARTIN, G. B. Transcriptomics-based screen for genes induced by flagellin and repressed by pathogen effectors identifies a cell wall-associated kinase involved in plant immunity. **Genome Biology**. 14: 139. 2013.

SAINTENAC, C.; LEE, W. S.; CAMBON, F.; RUDD, J. J.; KING, R. C.; MARANDE, W.; ET AL. SAINTENNAC, C.; LEE, W. S.; CAMBON, F.; RUDD, J. J.; KING, R.; MARANDE, W.; POWERS, S. J.; BERGES, H.; PHILLIPS, A. L.; UAUY, C.; HAMMOND-KOSACK, K. E.; LANGIN, T. AND KANYUKA, K. Wheat receptor-kinase-like protein Stb6 controls gene-for-gene resistance to fungal pathogen *Zymoseptoria tritici*. **Nature Genetics**. 50: 368–374.

SCHMUTZ, J.; MCCLEAN, P. E.; MAMIDI, S.; WU, Q. A.; CANNON, S. B.; GRIMWOOD, J.; JENKINS, J.; SHU, S.; SONG, Q.; CHAVARRO, C. TORRES-TORRES, M.; GEFFROY, V.; MOGHADDAM, S. M.; GAO, D.; ABERNATHY, B.; BLAIR, M.; BRICK, M. A.; CHOVIATIA, M.; GEPTS, P.; GOODSTEIN, D. M.; GONZALES, M.; HELLSTEN, U.; HYTEN, D.; 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.; WING, R. A.; CREGAN, P. B.; ROKHSAR, D. S.; JACKON, S.

- A. A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. **Nature Genetics**, v. 46, n. 7, p. 707–13, 2014.
- SINGH, S. P. ...; SCHWARTZ, H. F.; STEADMAN, J. R. A new scale for white mold disease rating for the common bean cut-stem method of inoculation in the greenhouse. **Annual Report of the Bean Improvement Cooperative**, v. 57, p. 231–232, 2014.
- SU, J.; MA, Q.; LI, M.; HAO, F.; e WANG, C. Multi-locus genome-wide association studies of fiber-quality related traits in Chinese early-maturity upland cotton. **Frontiers in plant science**, 9:1169. 2018.
- SUN, M.; JING, Y.; ZHAO, X.; TENG, W.; QIU, L.; ZHENG, H.; LI, W.; HAN, Y. Genome-wide association study of partial resistance to sclerotinia stem rot of cultivated soybean based on the detached leaf method. **Plos one**, 15. 2020.
- VIDIGAL FILHO, P. S.; GONÇALVES-VIDIGAL, M. C.; VAZ BISNETA, M.; SOUZA, V. B.; GILIO, T. A.; CALVI, A. A.; 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**, 60, 2931-2950. 2020.
- WEI, W.; MESQUITA, A. C. O.; FIGUEIRÓ, A. D. A.; WU, X.; MANJUNATHA, S.; WICKLAND, D. P.; HUDSON, M. E.; JULIATTI, F. C.; CLOUGH, S. J. Genome-wide association mapping of resistance to a Brazilian isolate of *Sclerotinia sclerotiorum* in soybean genotypes mostly from Brazil. **BMC genomics**, 18: 849. 2017.
- YANG, P.; PRAZ, C.; LI, B.; SINGLA, J.; ROBERT, C. A. M.; KESSEL, B.; SHEUERMANN, D.; LÜTHI, L.; OUZUNOVA, M.; ERB, M.; KRATTINGER, S. G.; KELLER, B. Fungal resistance mediated by maize wall-associated kinase ZmWAK-RLK1 correlates with reduced benzoxazinoid content. **New Phytology**. 221: 976–987. 2018.
- ZHANG, N.; ZHANG, B.; ZUO, W.; XING, Y.; KONLASUK, S.; TAN, G.; ZHANG, Q.; YE, J.; XU, M. Cytological and molecular characterization of ZmWAK-mediated head-smut resistance in maize. **Molecular Plant-Microbe Interactions** 30: 455–465. 2017.

4.2 CAPITULO 2 – SELEÇÃO DE GENITORES E MAPEAMENTO GENÉTICO ASSOCIATIVO DA TOLERÂNCIA AO ESTRESSE HÍDRICO EM FEIJÃO COMUM

RESUMO

SILVA, GIVANILDO RODRIGUES. M.Sc. Universidade do Estado de Mato Grosso Carlos Alberto Reyes Maldonado, janeiro de 2021. Seleção de genitores e mapeamento associativo da tolerância ao estresse hídrico em feijão comum. Orientador: Thiago Alexandre Santana Gilio, coorientadores: Leonarda Grillo Neves e Marco Antonio Aparecido Barelli.

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.) é uma leguminosa cultivada mundialmente por sua importância econômica, social e alto valor nutricional. Porém, fatores abióticos, como o estresse hídrico, podem comprometer o desenvolvimento da cultura e reduzir sua produção. Com estudos que indicam mudanças climáticas globais, trabalhos que visam mitigar os efeitos adversos do clima sobre a produção agrícola têm sido realizados e a obtenção de plantas menos suscetíveis a redução da produtividade pode tornar-se uma alternativa econômica e viável. O objetivo desse estudo foi selecionar genitores promissores a tolerância ao estresse hídrico e realizar o mapeamento associativo das regiões associadas a essa característica. Para a fenotipagem dos acessos dois experimentos – com estresse hídrico (CE) e sem estresse (SE) – foram conduzidos em campo irrigado, em delineamento látice quadrado 11x11, com a suspensão da irrigação no experimento CE quando as plantas alcançaram o florescimento. Avaliou-se 10 variáveis fisiológicas coletadas com o equipamento portátil MultispeQ v.2.0 e nove variáveis agrônômicas. Para o mapeamento associativo utilizou-se 111 dos 121 acessos do painel que foram genotipados através do Illumina BeadChip BARCBean6k_3, e após filtrações obteve-se 4.632 SNPs de alta qualidade. Com a seleção simultânea por estabilidade, adaptabilidade e produtividade (MHPRVG) selecionaram-se os genótipos BGF5, BGF63, BGF65, BGF95, BGF107, BGF112, BGF115, F31, F32 e F34. Com as 19 características avaliadas nos experimentos CE e SE somente 10 apresentaram marcadores SNPs significativos. Os modelos estatísticos FarmCPU e Blink indicaram 48 marcadores SNPs significativamente associados as características analisadas sendo seis exclusivos para o experimento SE, 19 para o experimento CE e 23 em comum em ambos experimentos. Os acessos selecionados providenciam recursos genéticos importantes para o melhoramento do feijão comum. As regiões foram distribuídas nos cromossomos Pv01 ao Pv11, fornecendo assim,

marcadores para posteriores estudos de validação e utilização na rotina de melhoramento da cultura.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris* L., seca, GWAS.

ABSTRACT

SILVA, GIVANILDO RODRIGUES. M.S. Universidade do Estado de Mato Grosso Carlos Alberto Reyes Maldonado, January, 2021. Selection of genitors and associative mapping of tolerance to water stress in common beans. Advisor: Thiago Alexandre Santana Gilio, Co - advisor: Leonarda Grillo Neves and Marco Antonio Aparecido Barelli.

The common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is a legume cultivated worldwide for its economic and social importance and high nutritional value. However, abiotic factors, such as water stress, can compromise the development of the crop and reduce its production. With studies indicating global climate change, studies aiming to mitigate the adverse effects of climate on agricultural production have been carried out and obtaining plants less susceptible to yield reduction may become an economical and viable alternative. The objective of this study was to select genitors promising water stress tolerance and to perform the associative mapping of the regions associated with this trait. For the phenotyping of the accessions two experiments - with (CE) and without (SE) water stress - were conducted in irrigated field, in 11x11 grid layout, with the suspension of irrigation in the CE experiment when the plants reached flowering. We evaluated 10 physiological variables collected with the portable MultispeQ v.2.0 equipment and nine agronomic variables. For the associative mapping we used 111 of the 121 accessions of the panel that were genotyped through the Illumina BeadChip BARCBear6k_3, and after filtering we obtained 4,632 high quality SNPs. With simultaneous selection for stability, adaptability and productivity (MHPRVG) the genotypes BGF5, BGF63, BGF65, BGF95, BGF107, BGF112, BGF115, F31, F32 and F34 were selected. With the 19 traits evaluated in the CE and SE experiments only 10 showed significant SNPs markers. The FarmCPU and Blink statistical models indicated 48 SNPs markers significantly associated with the analyzed traits being six unique to the SE experiment, 19 to the CE experiment and 23 in common in both experiments. The selected accessions provide important genetic resources for common bean improvement. The regions were distributed in chromosomes Pv01 to Pv11, thus providing markers for further validation studies and use in routine crop improvement.

KEY WORDS: *Phaseolus vulgaris* L., Drought, GWAS.

4.2.1 INTRODUÇÃO

O estresse hídrico é o fator mais limitante na produção para a maioria das culturas agrícolas no mundo e dentre os esforços no melhoramento de plantas, a obtenção de cultivares com elevado nível de tolerância ao estresse hídrico têm se tornado cada vez mais importante, uma vez que o regime de chuvas comumente sofre alterações de um ano a outro (INMET, 2020). Ainda, frente a estudos que indicam mudanças climáticas e com efeito em todo o planeta, vindo a prejudicar a biodiversidade, assim como, a produção agrícola (Adedeji et al., 2014; Mbow et al., 2017).

As mudanças climáticas poderão alterar a distribuição e a intensidade das restrições bióticas e abióticas, afetando importantes regiões de produção de feijão comum (*Phaseolus vulgaris* L.), como a América latina, o leste e sul da África (Beebe, et al., 2012), países que o cultivam pela grande importância econômica, social (Cabral et al., 2011; Embrapa, 2003) e alto valor nutricional dessa cultura (USDA, 2015).

A tolerância ao estresse abiótico é complexa fisiologicamente e tem sido estudada em diversas culturas, como no trigo (Sher, et al., 2017), batata-doce (Andrade, et al., 2016), milho (Sabagh, et al., 2018) e feijão comum (Teran, et al., 2019) para seleção de genitores ou indicações de cultivo.

A interação entre genótipo e ambiente ($G \times E$) pode afetar o ganho com a seleção, assim como a recomendação de cultivo, tornando necessário estimar a magnitude dessa interação. Essas estimativas permitem que o impacto real da seleção seja avaliado e fornecem um alto grau de confiabilidade na recomendação de genótipos para um determinado local ou grupo de ambientes (Rosado et al., 2012). No entanto, apesar de sua importância, a análise simples das interações $G \times E$ não fornecem informações completas sobre o comportamento de cada genótipo em diferentes condições ambientais. Análises de adaptabilidade e estabilidade fenotípica são necessárias para identificar genótipos com comportamento previsível, sensível às mudanças ambientais, sob condições específicas ou amplas (Cruz et al., 2014).

Análises da interação $G \times E$ tem sido realizada em diversos temas de melhoramento de plantas anuais, sob a aplicação de modelos mistos (Torres Filho et al., 2017; Pereira et al., 2012). Nesse contexto, uma alternativa ao estudo da adaptabilidade e estabilidade genotípica é o método da média harmônica da

performance relativa dos valores genotípicos (MHPRVG), recomendado por Resende (2004).

O método MHPRVG permite a seleção simultânea da produtividade, estabilidade e adaptabilidade no contexto genotípico. Os efeitos de interação G×E são previstos com maior precisão porque todo o conjunto de dados é usado e os ruídos de interação são eliminados quando as melhores previsões lineares não aviesadas (BLUPs) são obtidas (RESENDE, 2007).

Dado a importância do feijão comum e frente a limitações edafoclimáticas, o melhoramento genético visando resistência às principais restrições bióticas e abióticas terão um impacto significativo no rendimento dessa cultura. Desse modo, os reservatórios gênicos do feijão comum que cobrem uma variedade de ambientes, serão recursos importantes para o melhoramento genético visando à obtenção de cultivares tolerantes a estresses climáticos (Pathania, et al., 2014; Beebe, et al., 2012).

Os estudos de associação genômica ampla (GWAS) tem se tornado uma poderosa ferramenta na identificação de regiões candidatas para características quantitativas. Esses estudos têm sido utilizados no mapeamento de regiões associadas à resistência ao mofo branco (Campa et al., 2020), produtividade (Resende et al., 2018), estresse biótico (Perseguini et al., 2016) e abióticos (Villordo-Pineda et al., 2015; Hoyos-Villegas et al., 2017; Oladza et al., 2020).

O foco na caracterização genotípica e fenotípica de germoplasma é essencial na utilização de germoplasma como um meio de dar resposta a uma lista cada vez maior de desafios para a produção de alimentos no próximo século (FAO, 2011). Outra questão está relacionada à redução de custos. Onde o uso de genótipos com características importantes tem sido usado para reduzir custos e levando ainda à identificação de genes candidatos (Gibson e Muse, 2009; Ishida et al., 2018; McClean et al., 2018). O Banco Ativo de Germoplasma (BAG) de Feijão Comum do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri) é constituído de 219 acessos de cultivares tradicionais e silvestres, oriundos de diversas regiões do país e do exterior, além de linhagens elites desenvolvidas pelo próprio programa.

Neste sentido, este trabalho teve como objetivos: I) selecionar acessos com características promissoras para tolerância ao estresse hídrico e II) identificar, através de GWAS regiões associadas, permitindo assim, seu uso na seleção assistida e rotina no melhoramento da cultura.

4.2.2 MATERIAL E MÉTODOS

4.2.2.1 Material vegetal, local e delineamento

O Banco de Germoplasma de Feijão Comum do Núcleo de Pesquisa Aplicada à Agricultura (Nupagri) da Universidade Estadual de Maringá (UEM), Paraná, dispõe atualmente de 219 acessos que incluem linhagens locais coletadas junto a agricultores dos estados do Paraná, Santa Catarina e Mato Grosso, além de linhagens provenientes de programas de melhoramento genético de Instituições de pesquisa nacionais e internacionais.

Para esse estudo foram avaliados 121 acessos de feijão comum fornecidos pela Nupagri, o painel avaliado é apresentado na Tabela 11.

Tabela 11. Identificação dos acessos de feijão comum utilizados nesse estudo.

ID	Nome comum	Estado	Pool gênico
BGF1	Rosinha PR	PR	M
BGF3	Preto Andino	PR	A
BGF4	Preto	PR	A
BGF5	Rosinha PR II	PR	M
BGF6	Rajado	PR	A
BGF9	Corintiano	PR	A
BGF11	Manteigão Rajado	PR	A
BGF12	Mesclado	PR	M
BGF13	Pixirum	PR	M
BGF15	Pitanga	PR	A
BGF20	Beija-Flor	PR	A
BGF22	Carioca II	PR	M
BGF23	Carioca III	PR	M
BGF24	Carioca IV	PR	M
BGF25	Carioca V	PR	M
BGF26	Carioca VI	PR	M
BGF27	Carioca Claro	PR	M
BGF28	Carioca Pintado I	PR	M
BGF29	Carioca Pintado II	PR	M
BGF30	Carioca Pitoko	PR	M
BGF32	Preto I	PR	M
BGF33	Preto II	PR	M
BGF34	Preto III	PR	M
BGF35	Preto IV	PR	M
BGF36	Rosinha Paraná	PR	M
BGF37	Roxinho Paraná	PR	A

Continua ...

Cont. Tabela 11 ...

BGF38	Jalo Listra Pretas	PR	A
BGF39	Jalo Pardo	PR	A
BGF40	Jalo Pintado I	PR	A
BGF41	Jalo Paintado II	PR	A
BGF42	Jalo Mulato	PR	A
BGF43	Bolinha	PR	A
BGF44	Rosinha Opaco	MS	M
BGF45	Rosinha A	MS	M
BGF46	Rosinha B	MS	M
BGF47	Rosinha C	MS	M
BGF49	Roxinho A	MS	M
BGF52	Mulatão Lustroso	MS	M
BGF56	Mulatinho Vagem Roxa B	MS	M
BGF57	Carioca Vagem Rosada	MS	M
BGF58	Rosinha	MS	M
BGF59	Manteiguinha	MS	M
BGF60	Uberabinha Preto	MS	M
BGF62	Jalo sem Cipó	MS	A
BGF63	Carioca sem Cipó	MS	M
BGF64	Bodoquena	MS	A
BGF65	Chita Bonita	MS	A
BGF66	Rosinha sem cipó	MS	M
BGF67	Manteiga sem cipó	MS	A
BGF69	Carioca com Cipó	MS	M
BGF70	Bolinha	MS	A
BGF71	Roxinho Mineiro	MS	M
BGF72	Preto Guamirim	MS	M
BGF73	Manteigão	MS	A
BGF74	Rosinha Guaicucos	MS	M
BGF75	Cara Suja	MS	M
BGF82	Carnaval 1 SC	SC	A
BGF83	Carnaval 2 SC	SC	A
BGF85	Preto SC	SC	M
BGF89	Carnaval Mix SC	SC	A
BGF91	Preto Brilhoso Achatado	SC	A
BGF92	Preto Cunha Porã	MS	M
BGF93	Crioulo Manteiga	SC	A
BGF94	Crioulo Brilhoso	MS	M
BGF95	Crioulo 159	MS	M
BGF97	FC 2016	SC	A
BGF98	FC 2001	SC	A
BGF99	FC 2045	SC	A
BGF100	Crioulo Brilhoso Ponte Serrada	SC	M
BGF102	FC 2010	SC	A
BGF104	Preto Redondo CN 694 FC 1212	SC	A
BGF105	FC 117	MS	M

Continua ...

Cont. Tabela 11 ...

BGF107	Preto Chatinho	SC	A
BGF110	Azulão ponte Serrada	SC	A
BGF111	Azulão Ab. Luz	SC	A
BGF112	Porto Real	MS	M
BGF113	Safira	MS	M
BGF114	Amendoim Cavalo	SC	A
BGF115	Vermelho Tozzo	SC	A
BGF117	SC 1	SC	M
BGF119	Jalo Listras Vermelhas	PR	A
BGF121	Guarumbé	PR	M
BGF128	Jalo Precoce	PR	A
BGF138	Princesa	GO	M
BGF139	Jalo Vermelho	PR	A
BGF144	BAT 93	MG	M
BGF153	Mãezinha	SC	M
BGF154	Bolinha Rajado	PR	A
BGF155	Roxinho SC	SC	M
BGF156	Carioca Novo	SC	M
BGF161	Bolinha Vermelho	PR	A
BGF162	Bolinha amendoim	PR	A
BGF163	Branco PR	PR	A
BGF164	Roxo Mineiro	PR	M
BGF165	Jalo B	PR	A
BGF168	Preto Argentino	PR	M
BGF169	Roxinho PR	PR	M
BGF170	Uberabinha PR	PR	M
BGF172	Carnaval 1 PR	PR	A
BGF174	Bolinha 1 PR	PR	A
BGF175	Bolinha 2 PR	PR	M
BGF188	Jalo A	PR	A
BGF191	Jalo BR	PR	A
BGF194	Jalo	PR	A
BGF197	Jalo EEP558	MG	A
BGF199	Feijão Cara Suja	PR	M
BGF200	Feijão Rosinha	PR	M
BGF201	Feijão Moro	PR	M
BGF203	Feijão Enxofre	PR	A
BGF204	Feijão Rosinha	PR	M
BGF205	Rosa	PR	M
F08	-	MT	M
F15	-	MT	M
F20	-	MT	M
F31	-	MT	M
F32	-	MT	M
F34	-	MT	M
F48	-	MT	M

Continua...

Cont. Tabela 11 ...

F49	-	MT	M
F52	-	MT	M
F71	-	MT	A

M= mesoamericano e A= andino

O experimento foi conduzido entre os meses de julho a outubro de 2019, em campo irrigado na área experimental do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Mato Grosso – IFMT, *Campus Cáceres*. De acordo com a classificação de Köppen (1948) o clima da região é caracterizado como tropical (Aw) com estações seca nos meses de junho a agosto e de chuva de setembro a maio (INMET, 2020).

Dois experimentos (CE = com as plantas submetidas ao estresse hídrico e SE = ausente de estresse hídrico) foram montados distanciados 16,5m, em látice simples 11 x 11 (k = 121) com três repetições e bordadura de quatro linhas de feijão comum carioca comercial em ambos. As parcelas foram constituídas por uma linha de 1,5 m de comprimento, 0,45 m entre linhas e 0,5 m entre parcelas.

Para ambos os experimentos se realizou irrigação por aspersão convencional. Para submissão das plantas do experimento CE ao déficit hídrico a irrigação foi suspensa pelo período de dez dias em pleno florescimento (R5), sendo após esse período, retomada e mantida até o final do ciclo da cultura.

A adubação de 60 Kg/ha de P_2O_5 foi realizada no sulco de semeadura e a adubação de cobertura constituída por 80 Kg de N/ha e 60Kg/ha de K_2O divididos em duas aplicações, aos 10 e 20 dias após a emergência, utilizando como fonte superfosfato simples, ureia e cloreto de potássio, respectivamente. Os tratos culturais como capina, aplicação de herbicida, inseticida e fungicida foram realizados quando necessário e em área total. A colheita foi realizada de acordo com a maturação de cada parcela.

4.2.2.2 Genotipagem

Dos 121 genótipos avaliados nesse estudo, 111 – identificados com o prenome “BGF” – foram genotipados através do Illumina BeadChip BARCBear6K_3, constituído de 5.399 SNPs conforme Song et al. (2015). Filtragens foram realizadas a uma mínima frequência alélica (MAF) de 5 %, visando filtrar os loci de baixa qualidade ou monomórficos, restando 4.632 SNPs polimórficos e de alta qualidade. Os genótipos com prenomes “F” apesar de não genotipados foram semeados para otimizar o

delineamento látice, possibilitando realizá-lo de modo completo, e permitir a redução de resíduo experimental.

4.2.2.3 Características avaliadas

Para avaliar a resposta da planta ao estresse hídrico nove variáveis agronômicas foram coletadas:

ALT – altura da planta, determinada em cm, adotando-se como critério, a distância entre o solo e a extremidade das folhas do dossel na parcela, considerada em estágio de maturação fisiológica das vagens;

NVP – número de vagens por planta, todas as vagens da parcela foram contadas e divididas pelo número de plantas da parcela;

NGV – número de grãos por vagem, contado em dez vagens colhidas aleatoriamente na parcela;

REND – rendimento de grãos, considerado para cada parcela e estimado para Kg.ha^{-1} ;

RPD – rendimento por dia, refere-se ao peso total das sementes da parcela/ número de dias até a maturidade fisiológica, estimada em g m^{-2} ;

P100 - massa em gramas de uma amostra de 100 grãos de cada parcela;

NDF – número de dias até o florescimento, dias entre a emergência até a floração, quando 50% das plantas das parcelas continham pelo menos uma flor;

NDM – número de dias até a maturidade fisiológica, dias entre a emergência até quando 90% das vagens perderam sua cor verde e começaram a secar;

NDE – número de dias para enchimento de grãos, considerando os dias entre a floração e a maturação fisiológica;

Além das características de produção, utilizando o equipamento MultipeQ versão 2.0 foram avaliadas:

PSII(10^2) – intervalo de 0 a 0,82, representa a fração de energia da luz capturada pelo Fotossistema II que é direcionada para ATP e NADPH e, finalmente, açúcar para o desenvolvimento da planta;

PhiNO – intervalo de 0,15 a 0,55, representa a fração da energia da luz capturada pelo Fotossistema II que é perdida para processos não regulados e que podem danificar o processo fotoquímico da célula;

PhiNPQ – intervalo de 0 a 0,85, representa a fração da energia da luz capturada pelo Fotossistema II, que é direcionada para a têmpera não fotoquímica (NPQT) e é dissipada como calor dentro da folha;

gH+ – o inverso da vida útil da decadência rápida de ECS, (tECS) após desligar rapidamente a luz actínica do estado estacionário. Proporcional à condutividade agregada (ou permeabilidade) da membrana tilacóide aos prótons, predominantemente determinada pela atividade da ATP sintase;

DT – diferencial de temperatura, dado pela diferença entre temperatura ambiental menos a temperatura foliar, determinado em ° C;

TF – temperatura foliar, determinado em ° C, obtida pela média de duas folhas por parcela em duas plantas;

LEF – *linear electron flux* (fluxo eletro linear), considera o fluxo total de elétrons dos complexos antenas (onde a luz é capturada) para o fotossistema II, levando em consideração a absortividade das folhas. Calculado como $LEF = \Phi_2 \times PAR \times 0,45$;

NPQt – *Non-Photochemical Quenching 'theoretical'*, estimativa de extinção não fotoquímica. A quantidade de luz que entra, que é regulada pelos processos fotossintéticos a fim de reduzir os danos à planta.

CRC – conteúdo relativo de clorofila no tecido foliar, intervalo varia de 0 a 80, por ser um valor relativo, não possui unidade;

vH+ – condutividade de prótons da ATP sintase no cloroplasto;

Para verificar a qualidade das variáveis coletadas, a temperatura ambiental (TEMP), umidade relativa do ar (UR) e radiação ativa ou qualidade da luz (PAR) também foram obtidas pelo aparelho portátil MultispeQ versão 2.0 (Kuhlgert et al., 2016).

4.2.2.4 Análise estatística

A análise estatística da interação genótipo × ambiente (interação GE) foi realizada utilizando o software SELEGEN-REML/BLUP (Resende, 2014), de acordo com o modelo 52:

$$Y = Xr + Zg + Wb + Ti + e$$

Onde, Y é o vetor de dados, r é o vetor dos efeitos de repetição (assumidos como fixos) somados à média geral, g é o vetor dos efeitos genotípicos (assumidos

como aleatórios), b é o vetor dos efeitos de blocos (assumidos como aleatórios), i é vetor dos efeitos da interação genótipo $\times$ ambiente (aleatórios), e é o vetor de erros ou resíduos (aleatórios). As letras maiúsculas representam as matrizes de incidência para os referidos efeitos.

A significância dos efeitos aleatórios do modelo foi estimada pela análise de Deviance (ANADEV). A qualidade do ajuste foi obtida com base em análises com e sem efeitos genotípicos. Para definir diferenças entre modelos completos com e sem os efeitos estudados, foi realizada uma comparação do valor do qui-quadrado com grau de liberdade com 1 e 5% de probabilidade, como segue Resende e Duarte (2007):

$$\text{Likelihood-Ratio Test (LRT)} = (-2\text{Log}L)_{p-1} - (-2\text{Log}L)_p$$

Quando significativo ($\leq 5\%$) estimou-se o BLUP de cada indivíduo para cada característica. Desse modo, os valores genotípicos preditos foram utilizados como matriz.

Para a seleção de genitores para produtividade, estabilidade e adaptabilidade, utilizou-se o método de obtenção da média harmônica dos valores genotípicos (MHVG), performance relativa dos valores genéticos (PRVG) e média harmônica da performance relativa dos valores genotípicos (MHPRVG), conforme Resende (2002; 2004):

MHVG corresponde a estabilidade genotípica dos genótipos avaliados. No contexto dos modelos mistos, este é um método para ordenamento de genótipos simultaneamente por seus valores genéticos (produtividade) e estabilidade e refere-se a um procedimento BLUP sob médias harmônicas. Quanto menor for o desvio padrão do comportamento genotípico através dos locais, maior será a média harmônica de seus valores genotípicos através dos locais. Assim, a seleção pelos maiores valores de MHVG implica simultaneamente na seleção para produtividade e estabilidade. Obtido pela fórmula:

$$\text{MHVG} = \frac{n}{\sum_j^n \frac{1}{VG_{ij}}}$$

Onde:

n é o número de ambientes onde o genótipo i foi avaliado e VG_{ij} é o valor genotípico do genótipo i no ambiente j .

A performance relativa dos valores genéticos preditos (PRVG) através dos ambientes. Neste caso, os valores genotípicos preditos são expressos como proporção da média geral de cada local e, posteriormente, obtém-se o valor médio desta proporção através dos locais. A quantidade PRVG*MG refere-se à performance genotípica relativa média multiplicada pela média geral de todos os locais. Fornece, portanto, o valor genotípico médio, capitalizando a adaptabilidade:

$$PRVG = \frac{1}{n} \sum_j^n \frac{VG_{ij}}{m_j}$$

Onde:

n é o número de ambientes onde o genótipo i foi avaliado e VG_{ij} é o valor genotípico do genótipo i no ambiente j e m a média genotípica geral.

A medida simultânea da produtividade, estabilidade e adaptabilidade pelo método da média harmônica da performance relativa dos valores genotípicos (MHPRVG) é similar ao método de Linn e Binns (1988), porém no contexto genotípico e não no contexto fenotípico (Resende, 2002; 2004). A quantidade MHPRVG*MG refere-se à MGPRVG multiplicada pela média geral de todos os locais. Fornece, portanto, o valor genotípico médio penalizado pela instabilidade e capitalizado pela adaptabilidade.

Obtido pela fórmula:

$$MHPRVG = \frac{n}{\sum_j^n \frac{1}{PRVG_{ij}}}$$

Onde:

n é o número de ambientes onde o genótipo i foi avaliado e $PRVG_{ij}$ é a performance relativa do valor genotípico do genótipo i no ambiente j .

4.2.2.5 Desequilíbrio de ligação (LD)

O desequilíbrio de ligação (LD) refere-se à associação entre alelos de diferentes loci. Foi calculado par a par entre dois SNPs utilizando-se uma janela de 40kb. O LD de cada região com SNPs significativos foi calculado utilizando a estatística de r^2 (Hill; Robertson, 1968) para representar o LD dos genes. O r^2 , representa o

quadrado do coeficiente da correlação entre os alelos de dois loci, mensurado através da seguinte equação:

$$r^2 = \frac{(P_{AB} \times P_{ab} - P_{Ab} \times P_{aB})^2}{(p_A \times p_a \times p_B \times p_b)}$$

Em que, p_A , p_a , p_B e p_b são as frequências dos alelos A , a , B e b , respectivamente e, P_{AB} , P_{ab} , P_{Ab} e P_{aB} são as frequências dos haplótipos AB , ab , Ab e aB , na população, respectivamente.

Para as análises de LD utilizou-se o pacote estatístico LDheatmap (Shin et al., 2006) implementado no software R (R Core Team, 2014).

4.2.2.6 Análise de associação genômica ampla e anotação de modelos gênicos

Um total de 4.632 SNPs com menor frequência alélica (MAF) de 0,05 foi utilizado para associação genômica ampla (GWAS) para as características avaliadas nos experimentos CE e SE. O GWAS foi efetuado utilizando os algoritmos FarmCPU (Liu et al., 2016) (modelo fixo e aleatório de unificação de probabilidade circulante), e BLINK (Huang et al, 2019) (modelo com informações Bayesianas e desequilíbrio de ligação) implementados no pacote GAPIT versão 3 (Lipka et al., 2012) no software R para verificar associações entre os SNPs e os valores genotípicos. A matriz de parentesco (K) foi construída com o método de descendência idêntica de VanRaden (2008) e para definir o limiar de significância do p -valor de cada SNP, a correção de Bonferroni, em que $p \leq 0,05 / n$, sendo n = número total de SNP foi considerado.

Para examinar o grau de adequação de cada modelo, as plotagens Q-Q plot foram construídas através da plotagem da distribuição quantil observada $-\log^{10}(p)$ no eixo y versus a distribuição esperada quantil $-\log^{10}(p)$ no eixo x.

Para identificar e analisar genes candidatos, utilizou-se o genoma de referência da montagem genômica da linhagem crioula G19833 versão 1.0, estabelecida como genoma de referência (Schmutz et al., 2014). Após a delimitação da região a ser considerada, foram apontados os possíveis genes candidatos que flanqueiam o marcador em questão e suas funções preditas. As anotações funcionais dos genes candidatos foram realizadas utilizando o banco de dados Phytozome (<https://phytozome.jgi.doe.gov>).

4.2.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.2.3.1 Desvios e valores genotípicos

De acordo com a análise de Deviance (ANADEV) para as variáveis avaliadas, verifica-se que as variáveis ambientais – umidade relativa (UR), temperatura ambiental (TEMP) e radiação ativa (PAR) – obtidas pelo equipamento MultispeQ 2.0, mostraram não serem significativas estatisticamente entre genótipos e para interação G×E, indicando a homogeneidade dessas variáveis durante as avaliações. A significância apresentada para o efeito de blocos é esperada, justificado pelo delineamento experimental adotado (Tabela 12).

Com exceção do conteúdo relativo de clorofila (CRC) as outras características avaliadas não apresentaram significância estatística ($P \leq 0,05$). O efeito genético significativo de genótipos pode ser interpretado como sendo uma característica determinada pela constituição genética do painel quando sob as condições em que foram submetidos, justificado através do efeito não significativo para o efeito da interação G×E. O resultado desse tipo para essa característica corrobora para a interpretação de que o CRC é determinado pelo tipo de clorofila e cloroplastos herdados exclusivamente de um dos progenitores. Nas angiospermas, a herança materna é predominante: estudos citológicos sugerem que aproximadamente 80% de todas as espécies apresentam herança materna e que as espécies restantes apresentam herança biparental (Corriveau e Coleman, 1988; Zhang et al., 2003).

Diferentemente de outras características o CRC foi pouco influenciado em ambos ambientes, não havendo significância para a interação G×E. Permite desse modo, a seleção de indivíduos com os maiores níveis de CRC dado cada ambiente, com correlação positiva com o rendimento, entretanto, muito reduzida.

As plantas possuem mecanismos para regulação da luz captada, balanceando a luz absorvida e o uso da energia luminosa, minimizando o potencial de dano fotooxidativo. Essa minimização se concentra em mecanismos de proteção não fotoquímica, extinguindo clorofilas excitadas e dissipando o excesso de energia como calor. Esses processos de extinção não fotoquímica (NPQ) ocorre nas membranas fotossintéticas de plantas, algas e cianobactérias (Demmig-Adams et al., 2014) e ajudam a regular e proteger a fotossíntese em ambientes nos quais a absorção de energia luminosa excede a capacidade de utilização da luz, evitando o acúmulo

intermediários reativos (Foyer e Harbinson, 1999; Demmig-Adams e Adams 1992; Müller et al. 2001).

Tabela 12. Análise de Deviance (ANADEV) das características¹ fisiológicas e ambientais em diferentes ambientes obtidas pelo equipamento portátil MultispeQ 2.0.

UR			PAR		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	3196,58	0,01 ^{ns}	Genótipo	8904,89	0,01 ^{ns}
Bloco	3382,76	186,19 ^{**}	Bloco	8970,79	65,91 ^{**}
Int. G×E	3196,62	0,05 ^{ns}	Int. G×E	8904,93	0,05 ^{ns}
Modelo completo	3196,57		Modelo completo	8904,88	

TEMP			NPQt		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	2980,67	0,57 ^{ns}	Genótipo	532,23	6,76 ^{**}
Bloco	3166,17	186,07 ^{**}	Bloco	541,24	15,77 ^{**}
Interação G×E	2980,03	-0,07 ^{ns}	Interação G×E	525,48	0,01 ^{ns}
Modelo completo	2980,1		Modelo completo	525,47	

vH+			PSII		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	-1155,87	0 ^{ns}	Genótipo	-2948,55	0,08 ^{ns}
Bloco	-1110,11	45,76 ^{**}	Bloco	-2892,53	56,1 ^{**}
Interação G×E	-1154,89	0,98 ^{ns}	Interação G×E	-2948,51	0,12 ^{ns}
Modelo completo	-1155,87		Modelo completo	-2948,63	

gH+			PhiNO		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	7572,4	-0,04 ^{ns}	Genótipo	-3448,94	1,47 ^{ns}
Bloco	7608,88	36,44 ^{**}	Bloco	-3426,33	24,08 ^{**}
Interação G×E	7573,71	1,27 ^{ns}	Interação G×E	-3449,19	1,22 ^{ns}
Modelo completo	7572,44		Modelo completo	-3450,41	

DT			PhiNPQ		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	1830,18	3,07 ^{ns}	Genótipo	-2857,16	0,18 ^{ns}
Bloco	1881,7	54,59 ^{**}	Bloco	-2803,92	53,42 ^{**}
Interação G×E	1827,22	0,11 ^{ns}	Interação G×E	-2857,34	0 ^{ns}
Modelo completo	1827,11		Modelo completo	-2857,34	

Continua ...

Cont. Tabela 12 ...

TF			CRC		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	2857,11	0,1 ^{ns}	Genótipo	3672,97	10,91 ^{**}
Bloco	3015,21	158,2 ^{**}	Bloco	3754,3	92,24 ^{**}
Interação G×E	2857,04	0,03 ^{ns}	Interação G×E	3663,19	1,13 ^{ns}
Modelo completo	2857,01		Modelo completo	3662,06	

LEF		
Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	6261,11	0,06 ^{ns}
Bloco	6332,97	71,92 ^{**}
Interação G×E	6261,25	0,2 ^{ns}
Modelo completo	6261,05	

¹ UR = Umidade relativa ambiental; TEMP_AMB = temperatura ambiental; gH+ = condutividade da membrana tilacóide aos prótons; DIF_TEMP = diferencial de temperatura entre a superfície foliar e ambiental; LEF = fluxo de elétrons no tecido foliar; PAR = radiação fotossinteticamente ativa; NPQt = tamponamento não-fotoquímico; PhiNO = fração da energia da luz capturada pelo Fotossistema II perdida para processos não regulados; PhiNPQ = fração da energia da luz capturada pelo Fotossistema II direcionada para a têmpera não fotoquímica; CRC = conteúdo relativo de clorofila; vH+ = condutividade de prótons.

^{*}, ^{**} significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste LRT, respectivamente.

^{ns} não significativo pelo teste LRT (p<0,05);

As estimativas de NPQ e seus componentes individuais requerem medições complexas, a partir de medições de modulação de amplitude de pulso, após um extenso período de ausência de luz seguida de iluminação (Krause e Jahns 2004; Schreiber 2004; Baker et al. 2007; Schreiber 2004; Papageorgiou e Govindjee 2004). Esta abordagem impede que sejam alcançados altos rendimentos, principalmente sua aplicação em condição de campo. É importante ressaltar que o NPQt (Non-Photochemical Quenching 'theoretical') obtido pelo equipamento MultispeQ v2.0 não necessita que a planta passe por uma adaptação ao escuro, podendo assim, ser obtido rapidamente em condições de campo (Tietz et al., 2017).

De modo geral, a extinção não fotoquímica (NPQt) indica o quanto da luz está sendo dissipada como calor. Teoricamente, a relação entre NPQt e REND deveria existir, uma vez que quanto maior o valor de energia dissipada como calor, maior a temperatura foliar (TF), maior seriam os danos causados pela temperatura e consequentemente menor o rendimento (REND). Entretanto, os valores de correlação encontrados entre essas características são desprezíveis quando notado no

experimento CE (Tabela 13). Por outro lado, quando notado no experimento SE a correlação entre o diferencial de temperatura (DT) e o conteúdo relativo de clorofila (CRC) apresenta correlação positiva maiores do que quando considerado somente o experimento CE. Segundo Ribeiro et al. (2006), a atividade fotossintética é estimulada com o aumento da temperatura. Justificando a alta correlação entre NPQt e TF visualizado no experimento CE.

Pesquisadores têm reportado que as interações genótipo×ambiente (G×E) e genótipo×ambiente×ano (G×E×Y) são comparativamente mais importantes que interações genótipo×ano (G×Y) para avaliação da produtividade em diferentes culturas, como o feijão mungo (Ullah et al., 2011), trigo (Shah et al., 2009; Mohammad, 2017) e soja (Toledo et al., 2006). Ou seja, o sucesso de um cultivar não depende apenas de seu alto desempenho, mas também de sua capacidade de produzir consistentemente quando submetido a mudanças ambientais.

Além disso, os componentes de produção sofrem constante interação do ambiente, influenciando diretamente no rendimento da cultura. Neste estudo, somente número de dias para maturação (NDM) não foi influenciado significativamente pela interação G×E (Tabela 12).

Tabela 12. Análise de Deviance (ANADEV) das características¹ de produção em diferentes ambientes.

ALT			P100		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	3532,31	8,46 **	Genótipo	2984,48	24,43 **
Bloco	3523,9	0,05 ns	Bloco	2965,04	4,99 *
Interação GE	3581,09	57,24 **	Interação GE	3240,55	280,5 **
Modelo Completo	3523,85		Modelo Completo	2960,05	

NVP			NDF		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	3507,08	-0,01 ns	Genótipo	-3188,34	665,34 **
Bloco	3507,66	0,57 ns	Bloco	-3727,26	126,42 **
Interação GE	3953,08	445,99 **	Interação GE	2022,24	5875,92 **
Modelo Completo	3507,09		Modelo Completo	-3853,68	

Continua...

Cont. Tabela 12 ...

NGV			NDM		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	2177,64	0,18 ^{ns}	Genótipo	2870,38	20,67 ^{**}
Bloco	2177,47	0,01 ^{ns}	Bloco	2851,62	1,91 ^{ns}
Interação GE	2402,67	225,21 ^{**}	Interação GE	2849,77	0,06 ^{ns}
Modelo Completo	2177,46		Modelo Completo	2849,71	

REND			NDE		
Efeito	Deviance	LRT	Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	9634,5	1,68 ^{ns}	Genótipo	2971,6	12,88 ^{**}
Bloco	9635,43	2,61 ^{ns}	Bloco	2958,81	0,09 ^{ns}
Interação GE	10404,38	771,56 ^{**}	Interação GE	2974	15,28 ^{**}
Modelo Completo	9632,82		Modelo Completo	2958,72	

RPD		
Efeito	Deviance	LRT
Genótipo	81,22	3,02 ^{ns}
Bloco	82,72	4,52 [*]
Interação GE	662,85	584,65 ^{**}
Modelo Completo	78,2	

¹ ALT = altura da planta; NVP = número de vagens por planta; NGV = número de grãos por vagem; REND = rendimento; RPD = rendimento por dia; P100 = massa de 100 grãos; NDF = número de dias até o florescimento; NDM = número de dias até a maturidade fisiológica; NDE = número de dias para enchimento de grãos.

^{*}, ^{**} significativo a 5 e 1% de probabilidade pelo teste LRT, respectivamente.

^{ns} não significativo pelo teste LRT ($p < 0,05$);

Apesar de haver efeito significativo da interação G×E para ALT, NVP, NGV, RPD, P100, NFD, NDE a interação G×E foi desdobrada somente para a característica REND através das análises de PRVG, MHPR e MHPRVG. Metodologia semelhante à utilizada por Fischer e Maurer (1978), Fischer e Wood (1981) os quais consideraram dados de produtividade para as elaborações das metodologias DSI – *Drought Susceptibility Index* e DTE – *Drought Tolerance Efficiency* para identificação dos genótipos mais promissores.

Considerando a produtividade ser uma característica poligênica, os diversos genes e outras características, sejam correlacionadas positivamente ou não, influenciarão no desempenho do cultivar no ambiente, e conseqüentemente em seu rendimento. Preconizar o rendimento pode ser um critério de seleção importante ao consideramos a seleção, uma vez que o torna resultado de toda a interação gênica da

planta sob as condições em que foi submetida. Desse modo, o desdobramento da interação G×E poderá explicar as interações ocorridas entre genótipo e ambientes.

A relação entre as características de interesse econômico é importante no melhoramento genético, principalmente no estudo de respostas correlacionadas, pois pode permitir a identificação de mudanças ocorridas em uma determinada característica em decorrência de seleção praticada em outra (Cruz e Regazzi, 1997).

O coeficiente de correlação de Pearson foi estimado entre as variáveis fisiológicas e os componentes de produção e percebe-se uma baixa correlação entre esses tipos de características ($>0,5$), justificando as diferentes regiões genômicas candidatas identificadas pelo GWAS e exclusiva para cada conjunto de característica fisiológicas e de produção (Tabela 13).

Tabela 13. Coeficiente de correlação de Pearson entre valores genotípicos para permeabilidade da membrana tilacóide aos prótons (gH⁺), diferencial de temperatura foliar comparada a ambiental (DT), fluxo de elétrons no tecido foliar (LEF), extinção não-fotoquímica (NPQt), fração de energia capturada pelo Fotossistema II (Phi2), fração da energia capturada perdida para processos não regulados (PhiNO), fração de energia capturada direcionada para a têmpera não fotoquímica (PhiNPQ), conteúdo relativo de clorofila (CRC), condutividade de prótons (vH⁺), altura de planta (ALT), número de vagens por planta (NVP), número de sementes por vagem (NSV), rendimento por hectare (REND), rendimento por dia (RPD), massa de 100 grãos (P100), número de dias até o florescimento (NDF) e número de dias até a maturação (NDM) avaliados em condição de estresse hídrico em feijão comum.

	gH ⁺	DT	TF	LEF	PAR	NPQt	Phi2	PhiNO	PhiNPQ	CRC	vH ⁺	ALT	NVP	NSV	REND	RPD	P100	NDF	NDM	NDE
gH ⁺	-	0.05	0.23	0.39	0.43	0.11	0.00	0.11	0.17	-0.15	0.88	-0.03	-0.09	-0.03	0.09	0.10	0.15	-0.08	-0.06	0.11
DT	-0.01	-	-0.09	0.11	0.01	-0.55	0.38	0.66	-0.40	0.53	-0.01	-0.03	0.03	0.03	0.19	0.17	-0.16	0.15	0.16	-0.05
TF	0.35	0.05	-	0.28	0.34	0.50	0.37	-0.02	0.64	0.22	0.22	-0.17	-0.06	0.15	-0.07	-0.08	0.12	-0.15	0.07	0.20
LEF	0.49	0.20	0.52	-	0.90	0.10	-0.08	0.07	0.33	0.23	0.60	0.09	0.11	-0.03	0.18	0.18	0.05	-0.05	-0.04	0.05
PAR	0.51	0.10	0.50	0.89	-	0.24	-0.36	0.02	0.54	0.19	0.68	0.06	0.07	0.06	0.12	0.12	-0.03	0.00	0.02	0.04
NPQt	0.25	-0.47	0.41	0.14	0.21	-	-0.25	-0.74	0.88	-0.27	0.18	-0.14	-0.08	-0.03	-0.08	-0.07	0.44	-0.32	-0.20	0.23
Phi2	0.20	0.53	0.61	0.33	0.05	-0.02	-	0.32	-0.34	0.29	-0.21	-0.05	-0.04	-0.02	-0.02	-0.03	0.03	-0.05	0.08	0.06
PhiNO	0.01	0.69	0.34	0.29	0.27	-0.52	0.45	-	-0.55	0.45	0.01	0.08	0.02	0.06	0.06	0.04	-0.40	0.31	0.32	-0.14
PhiNPQ	0.33	-0.25	0.64	0.40	0.59	0.79	0.02	-0.19	-	-0.08	0.33	-0.16	-0.02	0.07	-0.05	-0.05	0.27	-0.24	-0.11	0.21
CRC	-0.07	0.59	0.32	0.23	0.15	-0.22	0.50	0.53	0.01	-	-0.17	0.14	0.06	0.21	0.13	0.10	-0.18	0.21	0.42	0.00
vH ⁺	0.89	-0.15	0.30	0.55	0.66	0.34	-0.04	-0.11	0.47	-0.23	-	-0.05	-0.03	0.00	0.10	0.10	0.11	-0.10	-0.09	0.13
ALT	-0.03	-0.18	-0.20	0.00	0.05	-0.11	-0.32	-0.11	-0.10	-0.17	0.03	-	0.05	0.17	0.14	0.14	-0.24	0.28	0.16	-0.24
NVP	-0.14	0.36	-0.09	0.00	-0.01	-0.22	0.10	0.20	-0.12	0.26	-0.14	0.06	-	-0.16	0.39	0.38	-0.02	-0.10	-0.14	-0.02
NSV	-0.11	0.12	0.09	0.02	0.04	-0.12	0.09	0.19	0.01	0.19	-0.14	0.06	0.10	-	-0.06	-0.08	-0.18	0.14	0.28	0.06
REND	-0.19	0.40	-0.16	0.01	-0.01	-0.14	0.07	0.21	-0.07	0.26	-0.21	0.05	0.44	0.25	-	1.00	0.11	-0.21	-0.28	0.01
RPD	-0.18	0.40	-0.16	0.02	0.00	-0.14	0.07	0.21	-0.06	0.24	-0.20	0.05	0.43	0.24	1.00	-	0.12	-0.23	-0.34	-0.02
P100	0.17	0.16	0.11	0.23	0.14	0.27	0.17	-0.01	0.20	0.11	0.08	-0.18	-0.04	0.02	0.28	0.31	-	-0.48	-0.27	0.39
NDF	-0.24	0.21	-0.11	-0.11	-0.05	-0.41	-0.04	0.27	-0.21	0.28	-0.21	0.19	0.24	0.23	0.16	0.13	-0.53	-	0.53	-0.71
NDM	-0.09	0.13	0.07	-0.05	-0.03	-0.18	0.08	0.20	-0.05	0.34	-0.10	0.08	0.16	0.27	0.07	0.02	-0.33	0.37	-	0.15
NDE	0.25	-0.20	0.22	0.10	0.02	0.39	0.16	-0.23	0.22	-0.06	0.19	-0.22	-0.21	-0.12	-0.22	-0.22	0.37	-0.77	-0.05	-

Valores abaixo da diagonal são os coeficientes de correlação entre características em experimento sem estresse (SE); valores acima da diagonal são os coeficientes de correlação entre as características sob a condição de estresse (CE).

O teor de clorofila pode indicar o conteúdo de N na planta, sendo essa mensuração amplamente utilizada para manejo de N em soja, milho, tomate e feijão comum (Yokoyama et al., 2018; Godoy et al., 2007; Ferreira et al., 2006; Silveira et al., 2003; Sant'Ana et al., 2010). Nota-se que a correlação entre conteúdo relativo de clorofila (CRC) e rendimento (REND) é positiva, indicando sua importância no rendimento da cultura em ambos os experimentos. Com destaque para o experimento SE, onde a correlação entre essas características é elevada (0,40).

O conteúdo de clorofila correlaciona-se com a concentração de N na planta e, também, com a produtividade das culturas (Lima et al. 2001, Silveira et al. 2003). Além disso, estudos têm mostrado que os carotenóides são muito importantes na proteção do aparato de fotossíntese contra o fotodano, por interconversões entre as moléculas de xantofila (Young et al., 1997; Ort, 2001). No ciclo da xantofila, a violaxantina passa pela des-epoxidação para dar origem à anteroxantina e, finalmente, à zeaxantina (Havaux, 1988). A zeaxantina participa intensamente da regulação da dissipação de calor da energia do PSII, quando esta apresenta uma sobrecarga energética (Ramalho et al., 2000; Ort, 2001). A correlação de Pearson identificada em CRC x PSII (0,29), assim como CRC x DT (0,53) (Tabela 3) corroboram com as informações dadas pelos autores. Indicando, assim, ser uma característica a ser considerada sob condição de estresse hídrico na seleção de plantas superiores.

4.2.3.2 Interação genótipo × ambiente e seleção de genitores

A interação entre genótipos e ambientes se deve à variação na ação dos genótipos em diferentes ambientes, ou seja, reflete as diferentes sensibilidades dos genótipos às mudanças ambientais e pode ser baseada na avaliação da adaptabilidade e estabilidade fenotípica. A seleção baseada no componente de interação genótipo × ambiente pode eliminar constituições genéticas altamente adaptadas a ambientes específicos. Segundo Cruz et al. (2004), adaptabilidade pode ser definido como a capacidade de o genótipo responder à melhoria do ambiente e o termo estabilidade como a previsibilidade do comportamento em diferentes ambientes.

Seguindo esses critérios os 10 genótipos que melhor associam estabilidade de rendimento considerando os dois ambientes (MHVG) é mostrado na Tabela 14, assim como os mais responsivos à melhoria do ambiente (PRVG) e adaptáveis e estáveis produtivamente (MHPRVG).

Tabela 14. Ordenamento da estabilidade de valores genéticos (MHVG), adaptabilidade de valores genéticos (PRVG), valores genotípicos médios capitalizados pela interação (PRVG*MG), estabilidade e adaptabilidade dos valores genotípicos simultaneamente (MHPRVG) e valores genotípicos médios nos locais (MHPRVG*MG) para o caráter rendimento (Kg.ha⁻¹) para genótipos de feijão comum cultivados sem estresse hídrico e submetido ao estresse hídrico em estágio R5 na safra 2019.

Ranking (Posição)	Estabilidade		Adaptabilidade			Estabilidade e Adaptabilidade		
	Genotipo	MHVG	Genotipo	PRVG	PRVG*MG	Genotipo	MHPRVG	MHPRVG*MG
1	BGF107	3043,63	BGF107	3,16	3929,02	BGF107	2,47	3074,84
2	BGF65	2058,23	F31	2,44	3034,25	BGF65	2,23	2780,65
3	BGF5	1993,30	F34	2,34	2913,06	BGF115	2,02	2511,56
4	F71	1900,20	BGF65	2,25	2796,55	F34	2,02	2511,31
5	BGF115	1825,36	BGF63	2,06	2558,55	F32	1,87	2331,38
6	BGF32	1797,12	BGF115	2,05	2545,25	F31	1,86	2315,21
7	BGF112	1773,78	BGF5	1,96	2444,81	BGF95	1,86	2310,82
8	BGF39	1763,87	F32	1,94	2420,04	BGF5	1,78	2208,75
9	BGF95	1710,20	F71	1,94	2408,13	BGF63	1,73	2158,22
10	F49	1707,73	BGF156	1,90	2359,32	BGF112	1,70	2118,14
11	F32	1637,25	BGF95	1,87	2324,15	BGF39	1,67	2082,52
12	F34	1633,74	BGF45	1,84	2289,75	BGF33	1,60	1992,01
14	BGF175	1501,77	BGF32	1,82	2259,08	F71	1,58	1963,26
15	BGF199	1493,95	BGF112	1,76	2184,22	BGF56	1,56	1945,37
16	BGF33	1468,68	BGF39	1,74	2165,17	BGF175	1,55	1925,46
17	BGF155	1448,17	BGF56	1,64	2044,48	BGF156	1,54	1918,20
18	F31	1438,22	BGF64	1,63	2022,18	BGF32	1,51	1878,86
19	BGF113	1417,83	BGF33	1,61	2006,13	BGF64	1,51	1873,86
21	BGF36	1400,02	BGF191	1,55	1928,68	BGF111	1,43	1781,66
22	BGF63	1390,26	BGF175	1,55	1927,70	BGF26	1,43	1781,56
121	BGF25	66,21	BGF58	0,06	75,72	BGF58	0,06	75,72

Os valores da média harmônica dos valores genotípicos (MHVG) avaliados são os próprios valores da produtividade penalizados pela instabilidade considerando os dois ambientes. Esta média indica a previsibilidade, isto é, a manutenção da produtividade, frente a ambientes diversos. Assim, a seleção baseada neste critério contempla os dois atributos simultaneamente, genótipos produtivos e estáveis (Resende, 2004). Seguindo esse critério os 10 genótipos que melhor associam essas duas características são indicados em ordem decrescente, com 50% dos genótipos pertencentes ao pool gênico andino (BGF39, BGF65, BGF107, BGF115 e F71) e o restante mesoamericano (BGF5, BGF32, BGF95, BGF112 e F49).

A adaptabilidade é a capacidade de o genótipo responder vantajosamente à melhoria do ambiente (Cruz et al., 2004). O desempenho relativo dos valores genotípicos (PRVG) capitaliza a responsividade de cada genótipo à melhoria do ambiente, os genótipos superiores foram indicados na Tabela 14, onde somente os acessos BGF65, BGF107, BGF115 e F71 pertencem ao pool gênico andino dentre os 10 melhores ranqueados.

O método MHPRVG é baseado nos valores genotípicos predito pelo modelo misto considerando adaptabilidade, estabilidade e produtividade. Facilitando, desse modo, a seleção de genótipos superiores. Dentre os 10 genótipos selecionados somente os genótipos BGF65, BGF107 e BGF115 são pertencentes ao pool gênico andino.

Buscar por estabilidade e adaptabilidade das culturas anuais permite que a produção seja mais estável a cada ano, com oscilações menos abruptas frente a condições desfavoráveis de um ano a outro. Assim, os genótipos mais produtivos selecionados baseados nos dois ambientes contrastantes – CE e SE – podem ser utilizados em programas de melhoramento que visem o aumento da produtividade de feijão comum.

4.2.3.3 Associações dos SNPs com as características avaliadas

Os valores genotípicos de cada característica dos experimentos SE e CE foram utilizados para realizar o GWAS, através dos modelos FarmCPU e BLINK executados no software R.

Considerando as 21 características avaliadas em cada experimento, as características ALT, CRC, DT, ECSt, NDE, NDF, NDM, NGV, TF e PSII apresentaram

associações marcador-característica significativas no experimento CE, enquanto somente NGV e NVP apresentaram significância no experimento SE.

As marcas significativas ficaram distribuídas nos cromossomos Pv01 ao Pv11. O SNP ss715647642 apresentou a maior significância ($p\text{-valor} = 3,41 \times 10^{-16}$), localizado no cromossomo Pv06, identificado pelo modelo BLINK para a variável NGV no experimento CE, e MAF de 0,43. Enquanto o ss715649475 apresentou a menor significância ($p\text{-valor} = 7,29 \times 10^{-06}$), localizado no Pv09 com MAF de 0,13, indicado pelo modelo BLINK para ALT também no experimento CE. Não foram encontrados marcadores significantes para a característica rendimento em nenhum dos experimentos.

4.2.3.3.1 Altura de planta (ALT), conteúdo relativo de clorofila (CRC) e diferencial de temperatura (DT)

Marcas significativas exclusivas para ALT, CRC e DT foram identificadas somente pelo modelo BLINK no ambiente CE. Para a característica ALT os SNPs ss715645596 (4,8 Mb; Pv01), ss715649073 (48,3 Mb; Pv07), ss715649475 (14,9 Mb; Pv09) apresentaram MAF de 0,45; 0,13 e 0,13, respectivamente na população (Tabela 15).

Tabela 15. P-valores dos SNPs significativos associados com o valor genotípico do altura (ALT), conteúdo relativo de clorofila (CRC), diferencial de temperatura da folha comparado a ambiental (DT) e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr) e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelo modelo estatístico BLINK.

Modelo	Caract.	SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	P.value
Blink	ALT	ss715645596	1	4.829.868	0,45	2,12E-07
		ss715649073	7	65350.144	0,13	1,66E-06
		ss715649475	9	14.943.840	0,13	7,29E-06
	CRC	ss715644429	2	17.959.594	0,26	2,14E-06
	DT	ss715644253	11	17.254.797	0,46	6,33E-06

Genes relacionados ao hábito de crescimento em feijão comum já foram reportado por Kwak et al. (2008), localizados em grupos de ligação da população de mapeamento BAT93 (pool gênico mesoamericano) × Jalo EEP 558 (pool genico andino, cultivar brasileiro) e Midas (andino domesticado) × G12873 (mesoamericano selvagem), indicando estarem localizados nos cromossomos Pv01, Pv04 e Pv07. Entretanto, dado que ainda não havia o genoma de referência para indicar a posição

dessas marcas, não há conhecimento se as marcas significativas indicadas pelo GWAS correspondem às regiões já reportadas.

Considerando a característica CRC, o SNP ss715644429 localizado a 17,9 Mb no cromossomo Pv02 apresentou MAF de 0,26. Entretanto, não indicou a posição de nenhum gene reportado para essa região no genoma de referência, assim como para a característica DT indicado pelo SNP ss715644253, localizado no Pv11.

O diferencial de temperatura (DT) considera as plantas com menor temperatura foliar quando comparado a temperatura ambiental, característica intimamente relacionada a transpiração. A transpiração serve para resfriar as folhas expostas a altas temperaturas do ar, baixas pressões atmosféricas de vapor d'água ou ao efeito de aquecimento da luz (Radin et al., 1994). Temperaturas amenas do dossel também já foram correlacionadas positivamente com o rendimento de sementes, o crescimento da cultura, e a extração de água do solo (Sponchiado et al., 1989; Perera et al., 2020).

Para DT a região localizada a 17,25 Mb no Pv11 apresentou um SNP significativo, com p -valor elevado (Tabela 15, Figura 5)

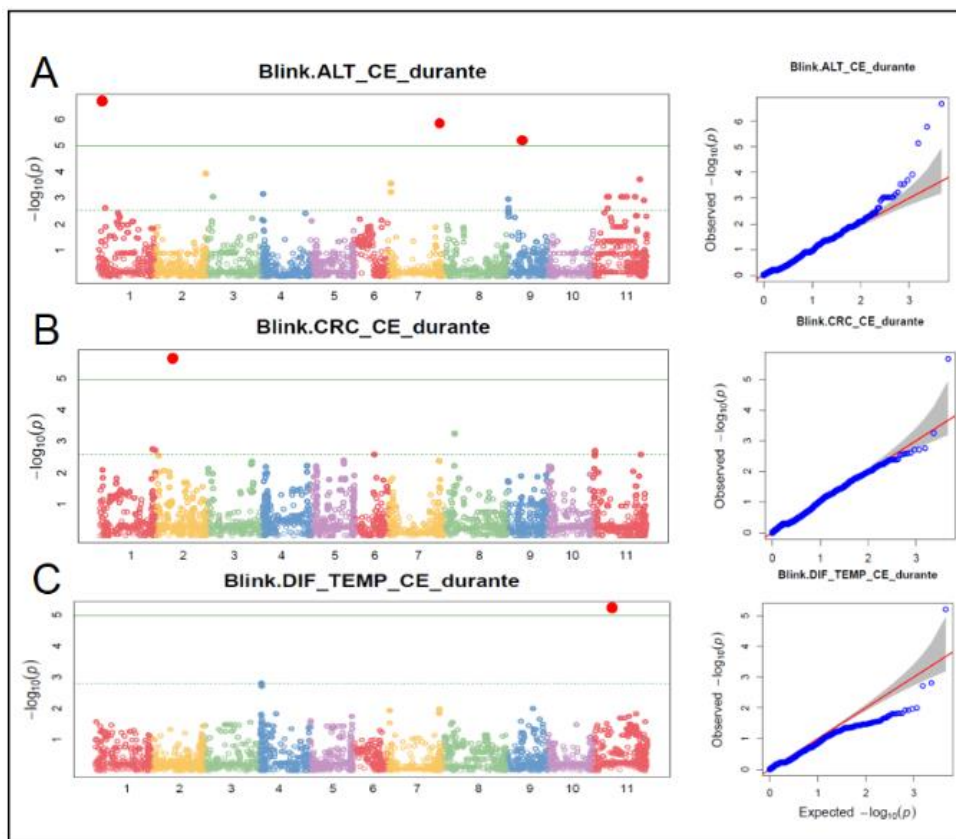


Figura 5. *Manhattan plots* e *Q-Q plots* resultantes de análise GWAS através do modelo BLINK para os valores genotípicos da altura de planta (ALT) (a), conteúdo relativo de clorofila (CRC) (b) e diferencial de temperatura (DT) (c).

Apesar de somente o modelo Blink indicar SNPs significativos para ALT, CRC e DT, o modelo e sua boa adequação para essas características podem ser notadas pelos Q-Q plots (Figura 5). Providenciando assim, regiões promissoras para estudos de validação.

4.2.3.3.2 Número de dias para enchimento dos grãos (NDE)

Quatro SNPs foram significativamente associados com NDE (Tabela 16). Sendo um SNP a 12,3 Mb no Pv03, onde o ss715647578 apresenta a menor significância e indicado pelo modelo FarmCPU, e no Pv05 localizado a 4,4 Mb foi identificado o SNP ss715646739 através do modelo BLINK.

Por outro lado, os SNPs significativos ss715641982 e ss715644574 a 20,1 Mb e 19,3 Mb no Pv10 apresentaram os maiores p -valores para associação, sendo $5,05 \times 10^{-12}$ (BLINK) e $3,51 \times 10^{-09}$ (FarmCPU), respectivamente. Associando-se significativamente com a característica (Tabela 16).

Tabela 16. P-valores dos SNPs significativos ($P \leq 1,08 \times 10^{-05}$) associados com o valor genotípico de dias para enchimento de grãos (NDE) e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr) e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelos modelos estatísticos BLINK e FarmCPU.

Modelo	Caract.	SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	P.value
Blink	NDE	ss715641982	10	20.160.657	0,46	5,05E-12
		ss715646739	5	40.494.687	0,48	3,41E-07
FarmCPU		ss715644574	10	19.359.830	0,46	3,51E-09
		ss715647578	3	12.384.518	0,15	6,49E-07

Somente o ss715647578, localizado a 12,38 Mb no Pv03 apresentou-se exclusivo para o modelo FarmCPU, e também para número de dias para enchimento. Com todos os demais também significativos para a característica número de dias para maturação fisiológica (NDM).

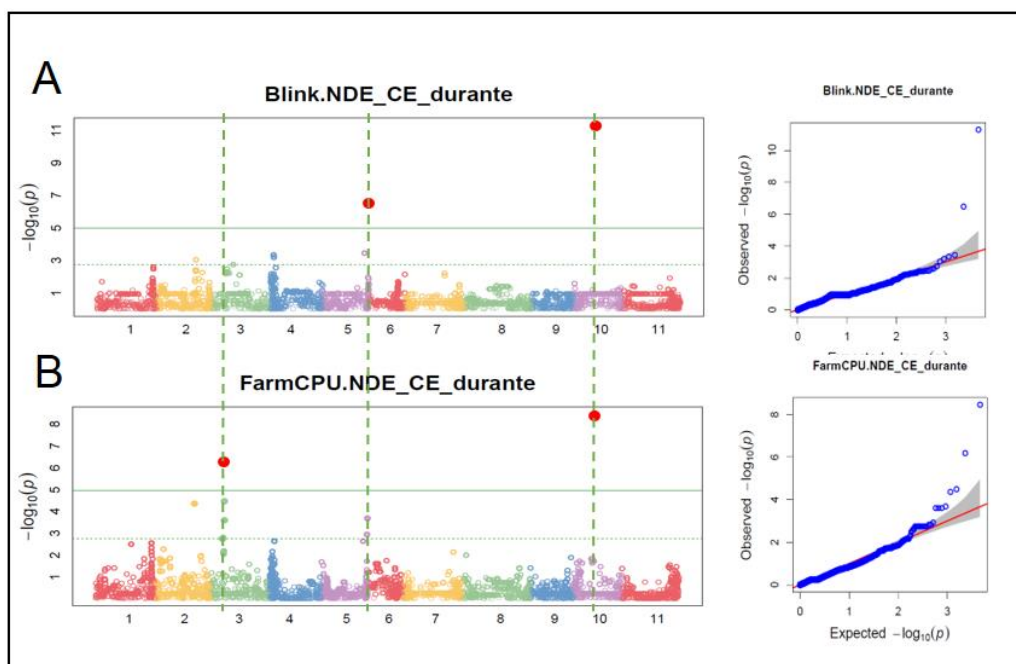


Figura 6. *Manhattan plots* e *Q-Q plots* resultantes de análise GWAS através do modelo BLINK (a) e FarmCPU (b) para os valores genotípicos de dias para enchimento de grãos (NDE).

Conforme Yu et al. (2006), afim de se reduzir erros do tipo I, os quantis mostrados no Q-Q plots preferencialmente devem apresentar o menor nível de inflação nas extremidades, com os valores ficando dispostos na diagonal. Como pode ser visualizado, os dois modelos apresentaram boa adequação. Justificando o uso dos modelos utilizados.

4.2.3.3.3 Número de dias para florescimento (NDF)

O mesmo SNP ss715641982 localizado no Pv10, identificado para NDE apresentou significância para NDF, e foi indicado por todos os modelos adotados na análise GWAS para essa característica (Tabela 17). Também houve associação significativa para o marcador SNP ss715647887 e ss715646739, localizados a 35,03 Mb no Pv02 e 40,49Mb no Pv05, respectivamente. Houve ainda, significância para o ss715645886 localizado a 49,30 no Pv01 e indicado somente pelo modelo FarmCPU.

Tabela 17. P-valores dos SNPs significativos associados com o valor genotípico de dias para florescimento (NDF) e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr) e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelos modelos estatísticos BLINK e FarmCPU.

Modelo	Caract.	SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	P.value
Blink	NDF	ss715641982	10	20.160.657	0,46	3,22E-09
		ss715647887	2	35.039.316	0,12	1,08E-06
ss715641982		10	20.160.657	0,46	1,35E-08	
ss715647887		2	35.039.316	0,12	1,25E-06	
ss715645886		1	49.303.661	0,05	6,00E-06	

A associação indicada pelo ss745645886 localizado a 49,30 Mb no Pv01, corrobora com outros pesquisadores, como Raggi et al. (2019) que relatam, a partir de GWAS realizado em painel com 192 genótipos homozigotos uma associação significativa, localizada a 49.657.488 Mb no Pv01. Sugerindo desse modo, de que haja genes relacionados a dias para florescimento localizado no Pv01, carecendo apenas de estudos de validação para as regiões relatadas (Tabela 17, Figura 6). Kamfwa et al. (2015) também relatam uma associação significativa de uma região localizada a 48.34 Mb no Pv01, sendo também a mesma região em comum com dias para maturação fisiológica.

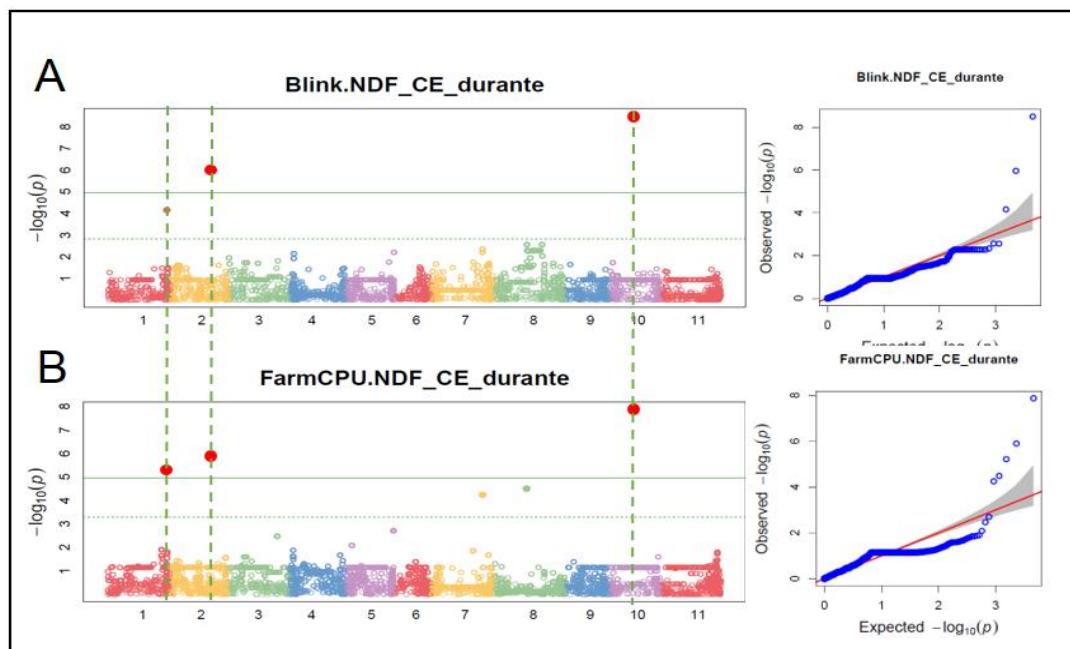


Figura 7. *Manhattan plots* e *Q-Q plots* resultantes de análise GWAS através do modelo BLINK (a) e FarmCPU (b) para os valores genotípicos de dias para florescimento (NDF).

Conforme mostrado na Tabela 17, ambos os modelos adotados apresentaram dois SNPs em comum, localizados no Pv02 e Pv10, com o modelo Blink ajustando os valores dos p-valores observados e esperados de maneira mais adequada que o modelo FarmCPU, notados na Figura 7.

4.2.3.3.4 Número de dias para maturação fisiológica (NDM)

Para NDM cinco marcas foram significativas, havendo um SNPs indicado pelos modelos BLINK e FarmCPU. Todos os SNPs significativos estão localizados nos cromossomos Pv01, Pv02, Pv04 e Pv10 (Tabela 18). Também pode ser notado a boa adequação dos modelos, representado pelos respectivos Q-Q plots (Figura 4).

Tabela 18. P-valores dos SNPs significativos associados com o valor genotípico de dias para maturação fisiológica (NDM) e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr) e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelos modelos estatísticos BLINK e FarmCPU.

Modelo	Caract.	SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	P.value	
Blink	NDM	ss715641982	10	20.160.657	0,46	1,35E-14	
		ss715646229	4	2.426.195	0,09	4,66E-06	
		ss715647887	2	35.039.316	0,12	4,73E-06	
FarmCPU		ss715641982	10	20.160.657	0,46	7,91E-10	
		ss715643401	2	7.779.331	0,14	6,70E-07	
		ss715645886	1	49.303.661	0,05	3,36E-06	

Assim como Kamfwa et al. (2015) encontrou um SNP significativo para NDM e NDF localizado a 48.34 Mb no Pv01, nesse estudo também se encontrou um SNP (ss715645886) para ambas características localizado a 49.30 mb no Pv01. Indicando uma região candidata promissora, assim como o SNP ss715641982, indicado para ambas características localizada a 20.16 Mb no Pv10.

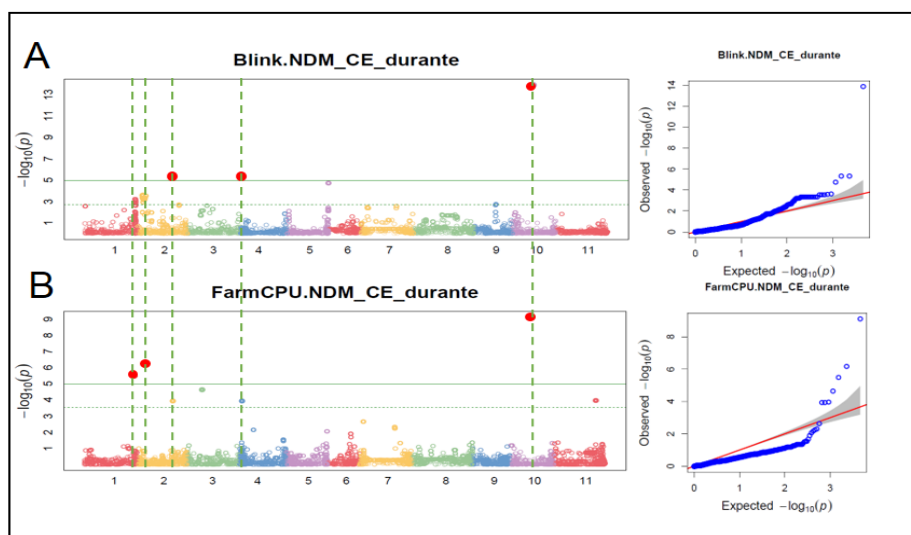


Figura 8. *Manhattan plots* e *Q-Q plots* resultantes de análise GWAS através do modelo BLINK (a) e FarmCPU (b) para os valores genotípicos de dias para a maturação fisiológica (NDM).

O SNP ss715641982 indicado com a maior associação significativa por ambos os modelos pode indicar uma região importante para a determinação da característica estudada.

4.2.3.3.5 Número grãos por vagens (NGV)

O SNP ss715647642 localizado a 19,31 Mb no Pv06 e o ss715647887 localizado a 35,03 Mb no Pv02 foram em comum para os modelos. Com destaque para o ss715647642 que apresentou elevado nível de significância em todos os modelos tanto no ambiente CE quanto no SE (Tabela 19).

Tabela 19. P-valores dos SNPs significativos associados com o valor genotípico de dias para número de grãos por vagem (NGV) e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr) e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelos modelos estatísticos BLINK e FarmCPU no experimento com estresse (CE) e sem estresse hídrico (SE)

Modelo	Caract.	SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	P.value
Blink	NGV_CE	ss715647642	6	19.318.348	0,43	3,41E-16
		ss715647887	2	35.039.316	0,12	1,31E-07
FarmCPU		ss715647642	6	19.318.348	0,43	2,86E-15
		ss715647887	2	35.039.316	0,12	4,35E-08
	NGV_SE	ss715647642	6	19.318.348	0,43	1,01E-12
Blink		ss715647203	10	38.795.027	0,45	2,31E-06
		ss715646990	9	15.678.709	0,08	5,14E-06
FarmCPU		ss715647642	6	19.318.348	0,43	2,23E-11
		ss715646990	9	15.678.709	0,08	3,12E-06
		ss715647203	10	38.795.027	0,45	4,24E-06

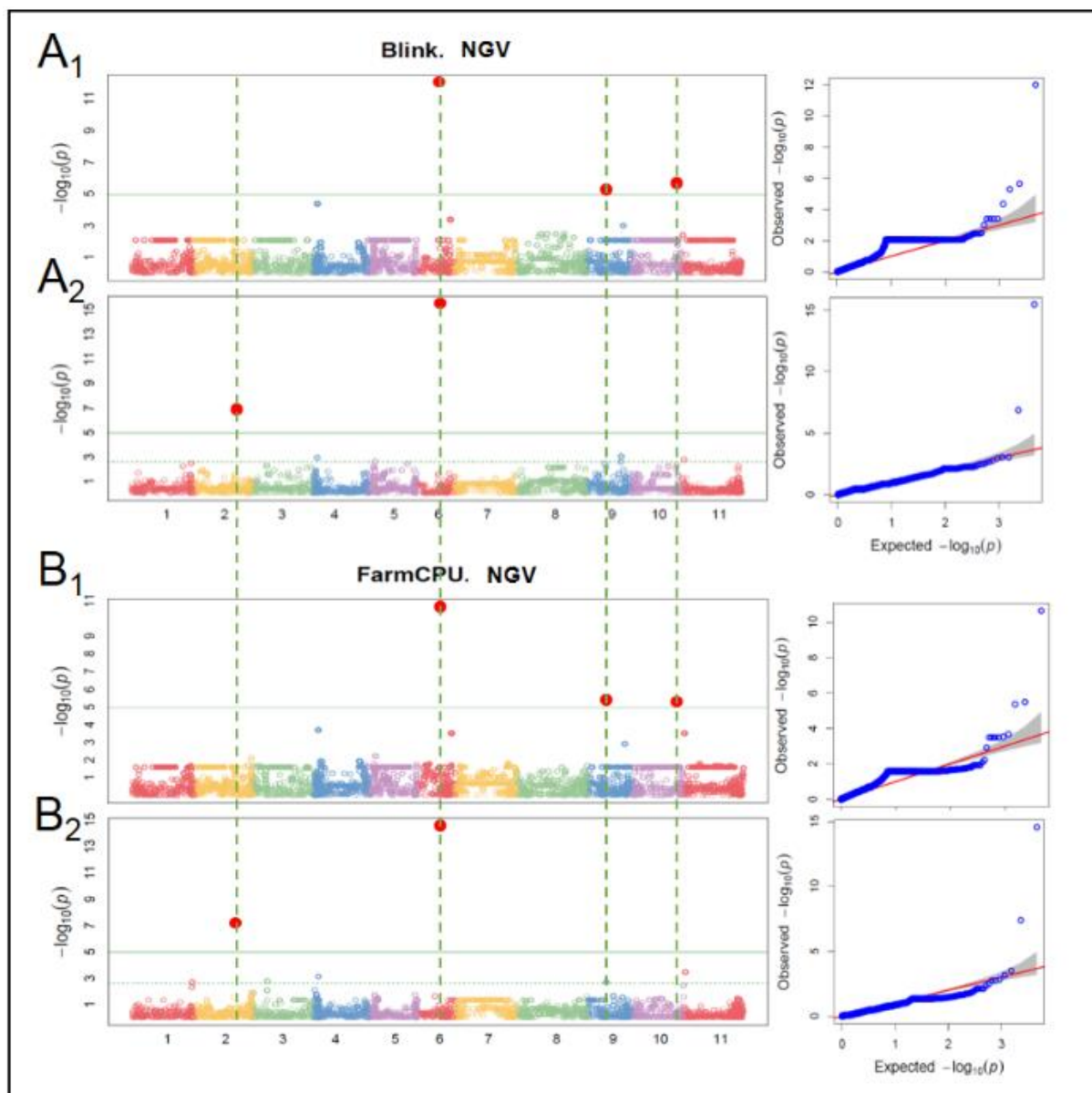


Figura 9. *Manhattan plots* e os respectivos *Q-Q plots* resultantes de análise GWAS através do modelo BLINK no ambiente SE (A_1) e CE (A_2), e FarmCPU no ambiente SE (B_1) e CE (B_2) para os valores genotípicos de número de grãos por viagem (NGV).

4.2.3.3.6 Temperatura foliar (TF)

Seis SNPs exclusivos foram identificados para TF, com uma marca significativa no Pv02 e quatro localizadas no Pv04. Todos os SNPs associados significativamente a característica são igualmente indicados pelos modelos BLINK e FarmCPU (Tabela 20).

Tabela 20. P-valores dos SNPs significativos associados com o valor genotípico de dias para temperatura foliar (TF) e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr) e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelos modelos estatísticos BLINK e FarmCPU.

Modelo	Caract.	SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	P.value
Blink	TF	715641420	2	10.911.543	0,48	1,69E-08
		715639837	4	12.372.185	0,48	5,57E-06
		715644915	4	11.907.429	0,48	5,57E-06
		715639612	4	11.694.798	0,48	5,57E-06
		715640742	4	12.087.888	0,48	5,57E-06
		715644824	4	12.609.219	0,48	5,57E-06
FarmCPU	TF	715641420	2	10.911.543	0,48	5,03E-09
		715639612	4	11.694.798	0,48	6,87E-06
		715640742	4	12.087.888	0,48	6,87E-06
		715644824	4	12.609.219	0,48	6,87E-06
		715639837	4	12.372.185	0,48	6,87E-06
		715644915	4	11.907.429	0,48	6,87E-06

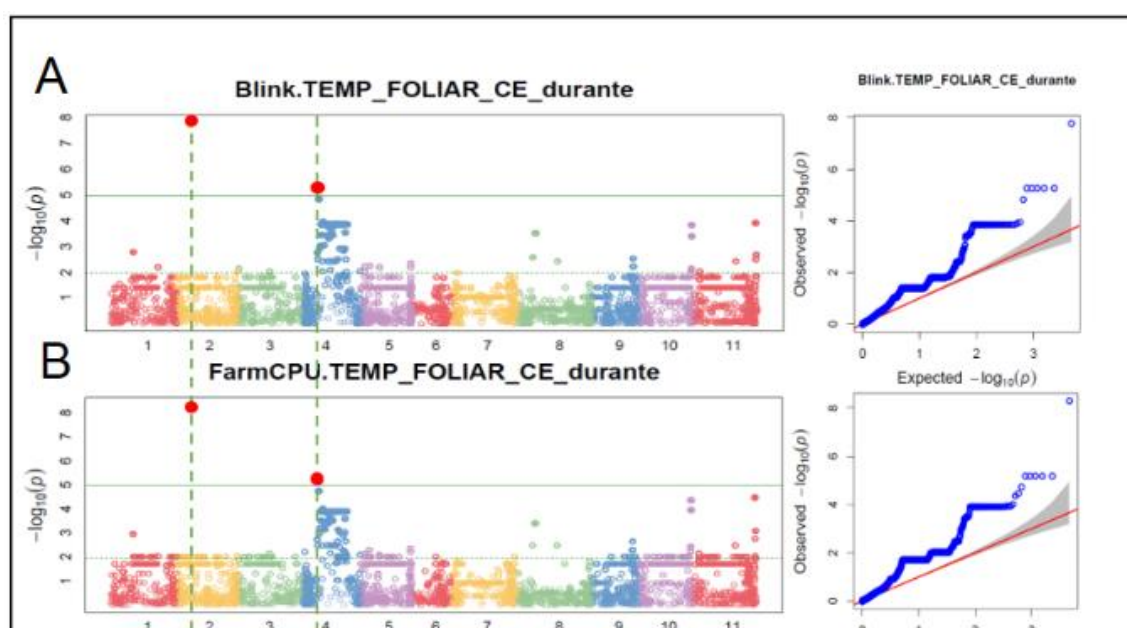


Figura 10. *Manhattan plots* e *Q-Q plots* resultantes de análise GWAS através do modelo BLINK (a) e FarmCPU (b) para os valores genotípicos da temperatura foliar (TF).

4.2.3.3.7 Fotossistema II (PSII)

Dois SNPs foram associados significativamente somente pelo modelo FarmCPU, o ss715648542 localizado a 12,27 Mb no Pv08 e ss715646164 localizado a 45,82 Mb no Pv02 (Figura 11, Tabela 21).

Tabela 21. P-valores dos SNPs significativos associados com o valor genotípico da eficiência fotossintética (PSII) e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr) e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelo modelo estatístico FarmCPU.

Modelo	Caract.	SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	P.value
FarmCPU	PSII	ss715648542	8	12.274.560	0,47	8,18E-12
		ss715646164	2	45.822.854	0,29	2,62E-06

Conforme pode ser notado o modelo FarmCPU apresentou uma adequação satisfatória, indicando, entretanto, apenas dois SNPs significativamente associados à eficiência fotossintética.

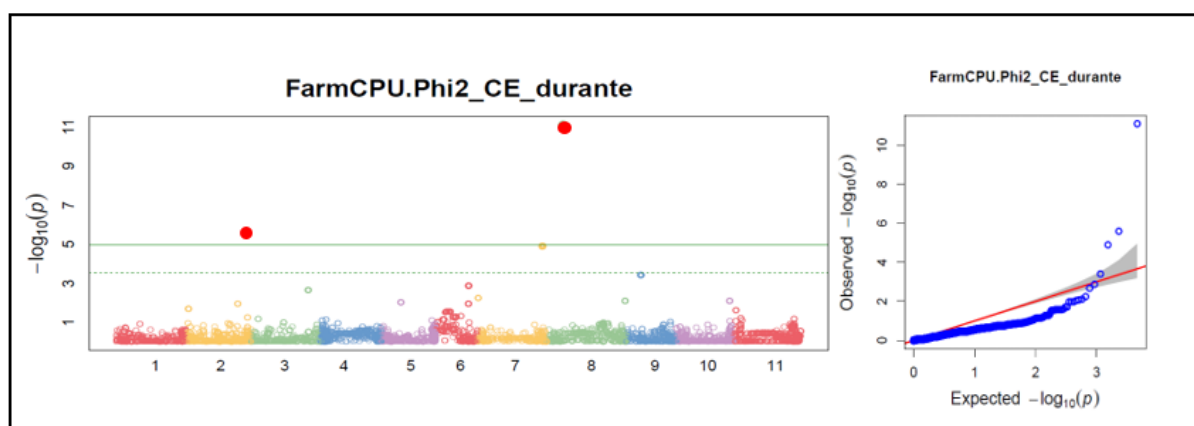


Figura 11. *Manhattan plots* e *Q-Q plots* resultantes de análise GWAS através do modelo FarmCPU (a) e MLMM (b) para os valores genotípicos da eficiência do Fotossistema II.

A ausência de trabalhos que consideram a eficiência fotossintética para a identificação de regiões associadas a essa característica em condição de campo com ou sem estresse hídrico impede que as regiões identificadas no Pv02 e Pv08 sejam comparadas. Cabendo ainda a validação dessas regiões, anteriormente não reportadas.

4.2.3.3.8 Número de vagens por planta (NVP)

Somente no ambiente SE houve indicação de SNPs significativamente associados à característica NVP. Os SNPs significativos estão apresentados na tabela 22, se concentrando nos Pv01, Pv02, Pv03, Pv04, Pv06, Pv07, Pv08, Pv09 e Pv11, totalizando 41 SNPs significativos. Entretanto, consideram-se somente os SNPs em comum e o ss715646835 dado o elevado *p*-valor indicado pelo modelo Blink.

Tabela 22. P-valores dos SNPs significativos associados com o valor genotípico para número de vagens por planta (NVP) e as respectivas posições (Mb) nos cromossomos (Chr) e mínima frequência alélica (MAF) identificados pelos modelos estatísticos BLINK e FarmCPU em experimento sem estresse hídrico (SE).

Modelo	Caract.	SNP	Chr	Posição SNP (Mb)	MAF	P.value
Blink		ss715646835	2	26.748.985	0,46	5,13E-09
		ss715650350	11	5.355.059	0,21	4,45E-07
		ss715648787	9	20.309.120	0,47	4,13E-06
		ss715647002	9	20.618.346	0,47	4,13E-06
FarmCPU	NVP	ss715648787	9	20.309.120	0,47	8,52E-13
		ss715639864	3	34.860.382	0,46	1,89E-08
		ss715639229	6	28.567.679	0,46	1,89E-08
		ss715639606	3	33.910.281	0,46	1,89E-08
		ss715640515	7	22.930.917	0,46	1,89E-08
		ss715646428	6	25.050.918	0,17	6,33E-08
		ss715639296	8	52.035.759	0,47	1,55E-07
		ss715639729	2	41.385.254	0,47	1,55E-07
		ss715646796	4	3.768.718	0,47	1,55E-07
		ss715647286	4	3.199.273	0,47	1,55E-07
		ss715647294	4	3.143.476	0,47	1,55E-07
		ss715649002	4	2.966.427	0,47	1,55E-07
		ss715649006	4	3.054.966	0,47	1,55E-07
		ss715639727	2	41.527.787	0,47	1,55E-07
		ss715646201	4	2.894.249	0,47	1,55E-07
		ss715646213	4	2.886.459	0,47	1,55E-07
		ss715646807	4	3.575.468	0,47	1,55E-07
		ss715647287	4	3.085.453	0,47	1,55E-07
		ss715647293	4	3.135.346	0,47	1,55E-07
		ss715649005	4	3.715.072	0,47	1,55E-07
		ss715649007	4	3.041.884	0,47	1,55E-07
		ss715649010	4	3.006.244	0,47	1,55E-07
		ss715639541	2	39.594.405	0,46	1,79E-07
		ss715640411	11	19.112.420	0,46	1,79E-07
		ss715640772	3	13.926.843	0,46	1,79E-07
		ss715643615	1	30.376.784	0,46	1,79E-07
		ss715639559	2	38.911.144	0,46	1,79E-07
		ss715640284	2	39.240.134	0,46	1,79E-07
		ss715642223	2	48.703.645	0,46	1,79E-07
		ss715642683	3	25.682.095	0,46	1,79E-07
		ss715644513	1	25.386.090	0,46	1,79E-07
		ss715644929	1	22.342.616	0,46	1,79E-07
		ss715645023	2	39.531.924	0,46	1,79E-07
		ss715646880	8	1.210.512	0,46	1,79E-07
		ss715647150	9	23.633.349	0,46	1,79E-07
		ss715647225	2	2.270.492	0,46	1,79E-07
		ss715650350	11	5.355.059	0,21	4,46E-07

Apesar de haver uma grande quantidade de SNPs significativos (quatro pelo BLINK e 37 pelo FarmCPU), Zhang et al. (2019) recomendam comparar diferentes modelos para consequentemente determinar as regiões significativas. Ainda, segundo Yu et al. (2006) os p -valores quando anotados no Q-Q plot e apresentam pouca inflação mostra adequação para o modelo ao considerar os parâmetros utilizados, assim como a característica. Ao considerar essas observações, somente quatro regiões indicadas pelos SNPs ss715646835 (Pv02), ss715650350 (Pv11), ss715648787 (Pv09) e ss715647002 (Pv09) foram consideradas significativas para a anotação funcional, assim como será para posteriores estudos de validação.

Somente o ss7156546835 com significância de 5.13×10^{-9} é indicado exclusivamente pelo modelo Blink, enquanto os demais são também indicados pelo modelo FarmCPU.

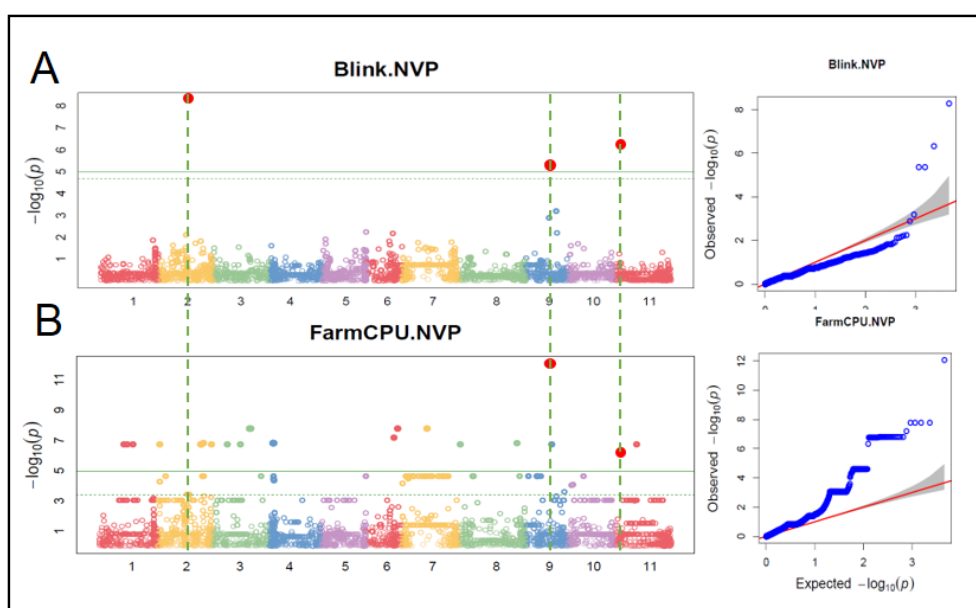


Figura 12. *Manhattan plots e Q-Q plots* resultantes de análise GWAS através do modelo BLINK (a) e FarmCPU (b) para os valores genotípicos do número de vagens por planta (NVP).

Resende et al. (2018) através do mapeamento pela herdabilidade regional (RHM - regional heritability mapping) identificou um QTL associado à arquitetura da planta, com o intervalo 20,54 a 22,34 Mb localizado no Pv09. Coincidentemente o SNP ss715647002 apresentou significância no mesmo intervalo (20,61 Mb) no Pv09, entretanto para a característica número de vagens por planta (NVP). Podendo essa região corresponder à um QTL correlacionado a outras características importantes no feijão comum.

5. CONCLUSÕES

Os acessos BGF5, BGF63, BGF65, BGF95, BGF107, BGF115, F31, F32 e F34 foram selecionados por apresentarem os maiores níveis de tolerância ao estresse hídrico, quando considerado adaptabilidade e estabilidade produtiva.

A partir de GWAS, regiões genômicas associadas significativamente com a característica de tolerância ao estresse hídrico foram localizadas distribuídas nos cromossomos Pv01 ao Pv11.

De modo geral, os acessos selecionados podem ser utilizados na rotina dos programas de melhoramento da cultura do feijão comum e SNPs indicam regiões associadas a característica de resistência fisiológica, fornecendo assim, marcadores para estudos de validação e utilização em seleção assistida, respectivamente.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADEDEJI, O.; REUBEN, O. AND OLATOYE, O. Global Climate Change. **Journal of Geoscience and Environment Protection**, 2: 114-122. 2014.
- ANDRADE, M. I.; NAICO, A.; RICARDO, J.; EYZAGUIRRE, R.; MAKUNDE, G. S.; ORTIZ, R.; e GRÜNEBERG, W. J. Genotypex environment interaction and selection for drought adaptation in sweetpotato (*Ipomoea batatas* [L.] Lam.) in Mozambique. **Euphytica**, 209: 261-280. 2016.
- ARCHAUX, F.; WOLTERS, V. Impact of summer drought on forest biodiversity: what do we know?. **Annals of Forest Science**, 63: 645-652. 2006.
- ARGENTA, G.; SILVA, P. R. F.; BORTOLINI, C. G. Clorofila na folha como indicador de nitrogênio em cereais. **Ciência Rural**, Santa Maria, 31: 715-722, 2001.
- ARGENTA, G.; SILVA, P. R. F.; BORTOLINI, C. G. Parâmetros de planta como indicadores do nível de nitrogênio na cultura do milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, 37: 519-527, 2002.
- ASAI, T.; TENA, G.; PLOTNIKOVA, J.; WILLMANN, M. R.; CHIU, W. L.; GOMEZ-GOMEZ, L.; BOLLER, T.; AUSUBEL, F. M.; SHEEN, J. MAP kinase signalling cascade in Arabidopsis innate immunity. **Nature**, 415: 977-983. 2002.
- ATES, D.; ASCIOGUL, T. K.; NEMLI, S.; ERDOGMUS, S.; ESIYOK, D.; TANYOLAC, M. B. Association mapping of days to flowering in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) revealed by DArT markers. **Molecular Breeding**, 38: 113. 2018.
- BAKER N. R.; HARBINSON J. KRAMER D. M. Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves. **Plant, Cell e Environment** 30: 1107–1125. 2007.
- BEEBE, S. E.; RAO, I. M.; MUKANKUSI, C. M.; BURUCHARA, R. A. Improving resource use efficiency and reducing risk of common bean production in Africa, Latin America, and the Caribbean. **Eco-efficiency: From Vision to Reality**. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). 2012.
- CABRAL, P.D.S.; SOARES, T.C.B.; LIMA, A.B.P.; SOARES, Y.J.B.; SILVA, J.A. Análise de trilha do rendimento de grãos de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) e seus componentes. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, 42: 132-138, 2011.
- CAMPA, A.; GARCÍA-FERNÁNDEZ, C.; FERREIRA, J.J. Genome-wide association study (GWAS) for resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in common bean. **Genes** 11: 1496. 2020.
- CHEN, G.; LIU, C.; GAO, Z.; ZHANG, Y.; JIANG, H.; ZHU, L.; REN, D.; YU, L.; XU, G.; QIAN, Q. OSHAK1, a high-affinity potassium transporter, positively regulates responses to drought stress in rice. **Frontiers in plant science**, 8: 1885. 2017.
- CHEN, G.; ZOU, Y.; HU, J.; DING, Y. Genome-wide analysis of the rice PPR gene family and their expression profiles under different stress treatments. **BMC Genomics** 19: 720. 2018.

CHEN, L. Y.; SHI, D. Q.; ZHANG, W. J.; TANG, Z. S.; LIU, J.; YANG, W. C. The *Arabidopsis* alkaline ceramidase TOD1 is a key turgor pressure regulator in plant cells. **Nature communications**, 6: 1-10. 2015.

CHO, S. K.; LARUE, C. T.; CHEVALIER, D.; WANG, H.; JINN, T. L.; ZHANG, S.; e WALKER, J. C. Regulation of floral organ abscission in *Arabidopsis thaliana*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 105: 15629-15634. 2008.

CORRIVEAU, J. L.; COLEMAN, A. W. Rapid screening method to detect potential biparental inheritance of plastid DNA and results for over 200 angiosperm species. **American Journal of Botany**, 75: 1443-1458. 1988.

CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S.; REGAZZI, A. J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 3 ed. Viçosa: Editora UFV. 668 p. 2014

CRUZ, C. D.; REGAZZI, A. J.; CARNEIRO, P. C. S. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético**. Editora Viçosa, Viçosa. 480p. 2004.

CRUZ, C.D.; REGAZZI, A.J. **Modelos biométricos aplicados ao melhoramento genético**. 2 ed. Viçosa: UFV, 390p. 1997.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 43, 599–626. 1992.

DEMMIG-ADAMS, B.; GARAB, G.; ADAMS III, W.; GOVINDGEE, U. Non-photochemical quenching and energy dissipation in plants, algae and cyanobacteria, advances in photosynthesis and respiration. **Springer Science Business Media**, 40. 2014.

DU, H.; ZHANG, L.; LIU, L.; TANG, X. F.; YANG, W. J.; WU, Y. M.; HUANG, Y. B.; TANG, Y. X. Biochemical and molecular characterization of plant MYB transcription factor family. **Biochemistry** 74: 1-11. 2009.

EMAM, Y.; SHEKOOFA, A.; SALEHI, F.; JALALI, A. H. Water stress effects on two common bean cultivars with contrasting growth habits. **American-Eurasian Journal of Agricultural Environmental Sciences**, 9: 495-499, 2010.

EWAN, R.; PANGESTUTI, R.; THORNER, S.; CRAIG, A.; CARR, C.; O'DONNELL, L.; ZHANG, C.; SADANANDOM, A. Deubiquitinating enzymes AtUBP12 and AtUBP13 and their tobacco homologue NtUBP12 are negative regulators of plant immunity. **New Phytol** 191: 92–106. 2011.

FAO - Organização das Nações Unidas para a Agricultura e a Alimentação. O Estado Mundial de la Agricultura y la Alimentación. Roma, FAO, parte I. 2011.

FERREIRA, M. M. M.; FERREIRA, G. B.; FONTES, P. C. R.; DANTAS, J. P. Índice SPAD e teor de clorofila no limbo foliar do tomateiro em função de doses de nitrogênio e da adubação orgânica, em duas épocas de cultivo. **Revista Ceres**, 53: 83-92. 2006.

FISCHER, K. S.; WOOD, G. Breeding and selection for drought tolerance in tropical maize. In: **Principles and methods in crop improvement for drought resistance with emphasis on rice**, IRRI, Philippines. 1981.

FISCHER, R.; MAURER, R. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. **Australian Journal of Agricultural Research**, 29: 897, 1978.

FOYER, C. H.; HARBINSON, J. Relationships between antioxidant metabolism and carotenoids in the regulation of photosynthesis. In: **The photochemistry of carotenoids**. Springer, Dordrecht. 1999.

FRAME, D. J.; ROSIER, S. M.; NOY, I.; HARRINGTON, L. J.; CAREY-SMITH, T.; SPARROW, S. N.; STONE, D. A.; DEAN, S. M. Climate change attribution and the economic costs of extreme weather events: a study on damages from extreme rainfall and drought. **Climatic Change**, 1-17. 2020.

FRANK H. A.; YOUNG A. J.; BRITTON, G; COGDELL, R. J. FOYER, C. H.; HARBINSON, J. Relationships between antioxidant metabolism and carotenoids in the regulation of photosynthesis. In: The photochemistry of carotenoids. eds Frank H. A.; Young, A. J. , Britton, G.; Cogdell, R. J. **Kluwer Academic Publishers**, 305–325. 1999.

GIBSON, G.; MUSE, S. V. **A primer of genome science**. 2009.

GONÇALVES, J. G. R.; ANDRADE, E. R. D.; SILVA, D. A. D.; ESTEVES, J. A. D. F.; CHIORATO, A. F.; CARBONELL, S. A. M. Drought tolerance evaluated in common bean genotypes. **Ciência e Agrotecnologia**, 43. 2019.

GRAHAM E. A. ANDRADE J. L. Drought tolerance associated with vertical stratification of two co-occurring epiphytic bromeliads in a tropical dry forest. **American Journal of Botany** 91, 699–706. 2004.

GUO, P.; BAUM, M.; GRANDO, S.; CECCARELLI, S.; BAI, G.; LI, R.; VON-KORFF, M.; VARSHNEY, R. K.; GRANER, A.; VALKOUN, J. Differentially expressed genes between drought-tolerant and drought-sensitive barley genotypes in response to drought stress during the reproductive stage. **Journal of experimental botany**, 60: 3531-3544. 2009.

HALL, A. E. Is dehydration tolerance relevant to genotypic differences in leaf senescence and crop adaptation to dry environments? In: Close T. J. e Bray, E. A. (Eds.), Plant responses to cellular dehydration during environmental stress, pp. 1–10. **The American Society of Plant Pathologists**, Rockville, Maryland. 1993.

HALTERLEIN, A. J. Bean. In: TEARE, I. D. e PEET, M. M. (Eds.), **Crop-Water Relations**, 157–185. Wiley Pub.; New York.1983.

HAVAUX, M. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. **Trends in Plant Science**. 4, 147–151. 1988.

HOYOS-VILLEGAS, VALERIO; SONG, QIJIAN; KELLY, JAMES D. Genome-wide association analysis for drought tolerance and associated traits in common bean. **The Plant Genome**, 10: 1-17, 2017.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA - INMET. **Temperaturas Diárias (Máxima, Média, Mínima)**. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/porta1/>>. Acessado em 15 de setembro de 2020.

JAN, S.; ABBAS, N.; ASHRAF, M.; AHMAD, P. Roles of potential plant hormones and transcription factors in controlling leaf senescence and drought tolerance. **Protoplasma**, 256: 313-329. 2019.

JIA, Y.; LI, S.; ALLEN, G.; FENG, S.; XUE, L. A novel glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) promoter for expressing transgenes in the halotolerant alga *Dunaliella salina*. **Current microbiology**, 64: 506-513. 2012.

KOOYERS, N. J. The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. **Plant Science**, 234: 155-162, 2015.

KRAUSE G. H. JAHNS P. Non-photochemical energy dissipation determined by chlorophyll fluorescence quenching: characterization and function. In **Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis**. Springer Netherlands, Dordrecht. 463–495. 2004.

KUHLGERT, S.; AUSTIC, G.; ZEGARAC, R.; OSEI-BONSU, I.; HOH, D.; CHILVERS, M. I.; ROTH, M. G.; BI, K.; TERAVEST, D.; WEEBADDE, P. KRAMER, D. M. MultispeQ Beta: a tool for large-scale plant phenotyping connected to the open PhotosynQ network. **Royal Society Open Science**. 3. 2016.

LATCHMAN, D. S. Transcription factors: an overview. **The international journal of biochemistry e cell biology**, 29: 1305-1312. 1997.

LEDENT, V.; VERVOORT, M. The basic helix-loop-helix protein family: comparative genomics and phylogenetic analysis. **Genome research**, 11: 754-770, 2001.

LEE, U.; RIOFLORIDO, I.; HONG, S. W.; LARKINDALE, J.; WATERS, E. R.; VIERLING, E. The Arabidopsis ClpB/Hsp100 family of proteins: Chaperones for stress and chloroplast development. **Plant Journal** 49: 115–127. 2007.

LI, K.; YANG, F.; ZHANG, G.; SONG, S.; LI, Y.; REN, D.; MIAO, Y.; SONG, C. P. AIK1, a mitogen-activated protein kinase, modulates abscisic acid responses through the MKK5-MPK6 kinase cascade. **Plant Physiology**, 173: 1391-1408. 2017.

LI, T.; WU, X. Y.; LI, H.; SONG, J. H.; LIU, J. Y. A Dual-Function Transcription Factor, AtYY1, Is a Novel Negative Regulator of the Arabidopsis ABA Response Network. **Molecular Plant**. 9:650-661. 2016.

LI, W. F.; PERRY, P. J.; PRAFULLA, N. N.; SCHMIDT, W. Ubiquitin-specific protease 14 (UBP14) is involved in root responses to phosphate deficiency in Arabidopsis. **Molecular Plant** 3: 212–223. 2010.

LIM, J.; LIM, C. W.; LEE, S. C. Pepper Novel Serine-Threonine Kinase CaDIK1 Regulates Drought Tolerance via Modulating ABA Sensitivity. **Frontiers in plant science**, 11: 1133. 2020.

LIMA, E. DO V.; ARAGÃO, C. A.; MORAIS, O. M.; TANAKA, R.; GRASSI FILHO, H. Adubação NK no desenvolvimento e na concentração de macronutrientes no florescimento do feijoeiro. **Scientia Agricola**, Piracicaba, 58: 125-129, 2001.

LIMA, M. C.; AMARANTE, L. D.; MARIOT, M. P.; SERPA, R. Crescimento e produção de pigmentos fotossintéticos em *Achillea millefolium* L. cultivada sob diferentes níveis de sombreamento e doses de nitrogênio. **Ciência Rural**, 41: 45-50. 2011.

LIU, H.; WANG, Y.; XU, J.; SU, T.; LIU, G.; REN, D. Ethylene signaling is required for the acceleration of cell death induced by the activation of AtMEK5 in Arabidopsis. **Cell research**, 18: 422-432. 2008.

LYNCH, J. P. Rightsizing root phenotypes for drought resistance. **Journal of Experimental Botany**, 69: 3279-3292, 2018.

MBOW, H. O. P.; REISINGER, A.; CANADELL, J.; e O'BRIEN, P. Special Report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems (SR2). Ginevra, **IPCC**. 2017.

MENG, X.; WANG, H.; HE, Y.; LIU, Y.; WALKER, J. C.; TORII, K. U.; ZHANG, S. A MAPK cascade downstream of ERECTA receptor-like protein kinase regulates Arabidopsis inflorescence architecture by promoting localized cell proliferation. **The Plant Cell**, 24: 4948-4960. 2012.

MOFATTO, L. S.; ARAÚJO CARNEIRO, F.; VIEIRA, N. G.; DUARTE, K. E.; VIDAL, R. O.; ALEKCVETCH, J. C.; COTTA, M. G.; VERDEIL, J. L.; LAPEYRE-MONTES, F.; LARTAUD, MARC.; LEROY T.; BELLIS, F.; POT, D.; RODRIGUES, C. G.; CARAZZOLLE, F. M.; PEREIRA, G. A.; ANDRADE, C. A.; MARRACCINI, P. Identification of candidate genes for drought tolerance in coffee by high-throughput sequencing in the shoot apex of different Coffea arabica cultivars. **BMC plant biology**, 16: 94. 2016.

MOHAMMADI, R. Interpretation of genotype × year interaction in rainfed durum wheat under moderate cold conditions of Iran. **New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science**, 45: 55-74. 2017.

MUJDECI M, SARIYEV A, ÇELIK I, TÜLÜN Y, KARACA H. Investigation of the relationships between stoma resistance and soil water matric potential with other environmental factors in respect of mathematical modelling of plant water consumption. **Asian Journal of Chemistry** 19: 2045-2052. 2007.

MÜLLER, P.; LI, X. P.; NIYOGI, K. K. Non-photochemical quenching. a response to excess light energy. **Plant Physiology** 125, 1558–1566. 2001.

MYOUGA, F.; MOTOHASHI, R.; KUROMORI, T.; NAGATA, N.; SHINOZAKI, K. An Arabidopsis chloroplast-targeted Hsp101 homologue, APG6, has an essential role in chloroplast development as well as heat-stress response. **Plant Journal** 48: 249–260. 2006.

NAKASHIMA, K.; FUJITA, Y.; KATSURA, K.; MARUYAMA, K.; NARUSAKA, Y.; SEKI, M.; SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K. Transcriptional regulation of ABI3- and ABA-responsive genes including RD29B and RD29A in seeds, germinating embryos, and seedlings of Arabidopsis. **Plant Molecular Biology** 60: 51–68. 2006.

NORD, E. A.; LYNCH, J. P. Plant phenology: a critical controller of soil resource acquisition. **Journal of experimental botany**, 60: 1927-1937, 2009.

OLADZAD, A.; PORCH, T.; ROSAS, J. C.; MOGHADDAM, S. M.; BEAVER, J.; BEEBE, S. E.; BURRIDGE, J.; JOCHUA, C. N.; MIGUEL, M. A.; MIKLAS, P. N.; RAATZ, B.; WHITE, J. W.; LYNCH, J.; MCCLEAN, P.E. Single and multi-trait gwas identify genetic factors associated with production traits in common bean under abiotic stress environments. **G3**, 9:1881-1892. 2019.

PANDEY, G. K.; GRANT, J. J.; CHEONG, Y. H.; KIM, B. G.; LI, L.; LUAN, S. ABR1, an APETALA2-domain transcription factor that functions as a repressor of ABA response in Arabidopsis. **Plant Physiology**. 139: 1185-1193. 2005.

PAPAGEORGIOU G. C.; GOVINDJEE. Chlorophyll a fluorescence – A signature of photosynthesis. **Springer Netherlands**. 2004.

PASSIOURA, J. B. Roots and drought resistance. **Agricultural water management**, 7: 265-280, 1983.

PATHANIA, A.; SHARMA, S. K.; e SHARMA, P. N. Common Bean. **Broadening the Genetic Base of Grain Legumes**, 11–50. 2014.

PATHARKAR, O. R.; WALKER, J. C. Floral organ abscission is regulated by a positive feedback loop. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 112: 2906-2911. 2015.

PEREIRA, H. S.; ALMEIDA, V. M. D.; MELO, L. C.; WENDLAND, A.; FARIA, L. C. D.; DEL PELOSO, M. J.; MAGALDI, M. C. D. S. Influência do ambiente em cultivares de feijoeiro-comum em cerrado com baixa altitude. **Bragantia**, 71, 165-172. 2012.

PERERA, R. S.; CULLEN, B. R.; ECKARD, R. J. Using leaf temperature to improve simulation of heat and drought stresses in a biophysical model. **Plants**, 9: 8. 2020.

QI, X.; XIE, S.; LIU, Y.; YI, F.; YU, J. Genome-wide annotation of genes and noncoding RNAs of foxtail millet in response to simulated drought stress by deep sequencing. **Plant Molecular Biology**, 83: 459-473. 2013.

QI, Z.; VERMA, R.; GEHRING, C.; YAMAGUCHI, Y.; ZHAO, Y.; RYAN, C. A.; BERKOWITZ, G. A. Ca²⁺ signaling by plant *Arabidopsis thaliana* Pep peptides depends on AtPepR1, a receptor with guanylyl cyclase activity, and cGMP-activated Ca²⁺ channels. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 107, 21193-21198. 2010.

RADIN, J. W.; LU, Z.; PERCY, R. G.; ZEIGER, E. Genetic variability for stomatal conductance in Pima cotton and its relations to improvements of heat adaptation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 91: 7217–7221. 1994.

RAGGI, L.; CAPRONI, L.; CARBONI, A.; NEGRI, V. Genome-wide association study reveals candidate genes for flowering time variation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Frontiers in plant science**, 10: 962. 2019.

RAMALHO, J.C.; PONS, T.L.; GROENEVELD, H.W.; AZINHEIRA, H.G.; NUNES, M.A. Photosynthetic acclimation of high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. **Australian Journal of Plant Physiology**. 27, 43–51. 2000.

RAMBO, L.; SILVA, P. R. F. D.; STRIEDER, M. L.; SILVA, A. A. D.; SANGOI, L.; VIEIRA, V. M. Índices nutricionais de N e produtividade de milho em diferentes níveis de manejo e de adubação nitrogenada. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 46(4), 390-397. 2011.

RAMÍREZ-VALLEJO, P. J.D. KELLY. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. **Euphytica** 99:127-136

RAO, I. M. Role of physiology in improving crop adaptation to abiotic stresses in the tropics: the case of common bean and tropical forages. In: **Handbook of plant and crop physiology**, New York, pp 583–613. 2001.

RESENDE, M. D. V. **Matemática e Estatística na análise de experimentos e no melhoramento genético**. Colombo, PR: Embrapa Florestas, 2007. 362 p

RESENDE, M. D. V. **Métodos estatísticos ótimos na análise de experimentos de campo**. Embrapa Florestas, Colombo-PR. 65 p. 2003. Disponível em: https://www.agencia.cnptia.embrapa.br/recursos/circ_60ID-cRtyuL7Uwc.pdf. Acesso em 09 novembro, 2020.

RESENDE, M. D. V. Software Selegen-REML/BLUP: a useful tool for plant breeding. **Crop Breeding and Applied Biotechnology** 16: 330-339, 2016.

RESENDE, M.D.V. **Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas**

RESENDE, R. T.; DE RESENDE, M. D. V.; AZEVEDO, C. F.; FONSECA E SILVA, F.; MELO, L. C.; PEREIRA, H. S.; SOUZA, T. L. P. O.; VALDISSER, P. A. M. R.; BRONDANI, C.; VIANELLO, R. P. Genome-wide association and regional heritability mapping of plant architecture, lodging and productivity in *Phaseolus vulgaris*. **G3: Genes, Genomes, Genetics**, 8: 2841-2854. 2018.

RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C.; OLIVEIRA, R. F. Temperature response of photosynthesis and its interaction with light intensity in sweet orange leaf discs under non-photorespiratory condition. **Ciência e Agrotecnologia** 30: 670-678, 2006.

ROSADO, A. M.; ROSADO, T. B.; ALVES, A. A.; LAVIOLA, B. G.; BHERING, L. L. Seleção simultânea de clones de eucalipto de acordo com produtividade, estabilidade e adaptabilidade. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, 47, 964-971. 2012.

ROSALES, M. A.; OCAMPO, E.; RODRÍGUEZ-VALENTÍN, R.; OLVERA-CARRILLO, Y.; ACOSTA-GALLEGOS, J.; COVARRUBIAS, A. A. Physiological analysis of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars uncovers characteristics related to terminal drought resistance. **Plant physiology and biochemistry**, v. 56, p. 24-34, 2012.

ROSIELLE, A. A.; HAMBLIN, J. Theoretical aspects for yield in stress and non-stress environments. **Crop Science** 21: 943–946. 1981.

SABAGH, A. E.; HOSSAIN, A.; BARUTÇULAR, C.; KHALED, A. A.; FAHAD, S.; ANJORIN, F. B.; ISLAM, M. S.; RATNASEKERA, D.; KIZILGEÇİ, F.; YADAV, G. S.; YILDIRIM, M.; KONUSKAN, O.; SANEOKA, H. Sustainable Maize (*Zea mays* L.) production under drought stress by understanding its adverse effect, survival mechanism and drought tolerance indices. **Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences**, 6(2), 282-295. 2018.

SANCHEZ, Y.; LINDQUIST, S. L. HSP104 required for induced thermotolerance. **Science** 248: 1112–1115. 1990.

SANT'ANA, E. V. P.; SANTOS, A. B.; SILVEIRA, P. M. Adubação nitrogenada na produtividade, leitura SPAD e teor de nitrogênio em folhas de feijoeiro. **Embrapa Arroz e Feijão-Artigo em periódico indexado (ALICE)**, 2010.

SCHIRMER, E.; GLOVER, J.; SINGER, M.; LINDQUIST, S. {HSP100/Clp} proteins: a common mechanism explains diverse functions. **Trends Biochemical Science**. 21, 289–296. 1996.

SCHNEIDER, K. A.; ROSALES-SERNA, F. IBARRA-PEREZ, B. CAZARESENRIQUEZ, J. A. ACOSTA-GALLEGOS, P. RAMIREZ-VALLEJO, N.

WASSIMI.; KELLY, J. D. Improving common bean performance under drought stress. **Crop Science** 37: 43–50. 1997.

SCHREIBER U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview. In **Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis**, 279–319. Springer Netherlands. 2004.

SHAH, S. I. H.; SAHITO, M. A.; TUNIO, S.; PIRZADO, A. J. Genotype-environment interactions and stability analysis of yield and yield attributes of ten contemporary wheat varieties of Pakistan. **Sindh University Research Journal-SURJ**, 41. 2009.

SHER, A.; HUSSAIN, S.; CAI, L. J.; AHMAD, M. I.; JAMRO, S. A.; RASHID, A. Significance of chemical priming on yield and yield components of wheat under drought stress. **American Journal of Plant Sciences**, 8: 1339. 2017.

SHESHUKOVA, E. V.; KOMAROVA, T. V.; POZDYSHEV, D. V.; ERSHOVA, N. M.; SHINDYAPINA, A. V.; TASHLITSKY, V. N.; SHEVAL, E. V.; DOROKHOV, Y. L. The Intergenic Interplay between Aldose 1-Epimerase-Like Protein and Pectin Methylesterase in Abiotic and Biotic Stress Control. **Frontier in Plant Science**. 2017.

SHINOZAKI, K.; YAMAGUCHI-SHINOZAKI, K.; SEKI, M. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. **Current Opinion in Plant Biology**. 6:410–417. 2003.

SILVEIRA, P. M.; BRAZ, A. J. B. P.; DIDONET, A. D. Uso do clorofilômetro como indicador da necessidade de adubação nitrogenada em cobertura no feijoeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, 38: 1083- 1087, 2003.

SINGH, S. P. Selection for water-stress tolerance in interracial populations of common bean. **Crop Science** 35: 118–124. 1995.

SONNENFELD, M. J.; DELVECCHIO, C.; SUN, X. Analysis of the transcriptional activation domain of the Drosophila tango bHLH-PAS transcription factor. **Development genes and evolution**, v. 215, n. 5, p. 221-229, 2005.

SPONCHIADO, B. N.; WHITE, J. W.; CASTILLO, J. A.; JONES, P. G. Root growth of four common bean cultivars in relation to drought tolerance in environments with contrasting soil types. **Experimental Agriculture** 25: 249–257. 1989.

SU, H.-G.; LI, B.; SONG, X.-Y.; MA, J.; CHEN, J.; ZHOU, Y.-B.; CHEN, M.; MIN, D.-H.; XU, Z.-S.; MA, Y.-Z. Genome-wide analysis of the DYW subgroup PPR gene family and identification of GmPPR4 responses to drought stress. **International journal of molecular sciences**, 20: 5667. 2019.

SUN, H.; FAN, H.; LING, H. Genome-wide identification and characterization of the bHLH gene family in tomato. **BMC genomics**, 16: 2015.

TANG, S.; LI, L.; WANG, Y.; CHEN, Q.; ZHANG, W.; JIA, G.; ZHI, H.; ZHAO, B. DIAO, X. Genotype-specific physiological and transcriptomic responses to drought stress in *Setaria italica* (an emerging model for Panicoideae grasses). **Scientific reports**, 7(1), 1-15. 2017.

TERAN, J. C. B. M.; KONZEN, E. R.; PALKOVIC, A.; TSAI, S. M.; RAO, I. M.; BEEBE, S.; GEPTS, P. Effect of drought stress on the genetic architecture of photosynthate allocation and remobilization in pods of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.), a key species for food security. **BMC plant biology**, 19: 171. 2019.

TIETZ, S.; HALL, C. C.; CRUZ, J. A.; KRAMER, D. M. NPQ (T): a chlorophyll fluorescence parameter for rapid estimation and imaging of non-photochemical quenching of excitons in photosystem-II-associated antenna complexes. **Plant, Cell e Environment**, 40: 1243-1255. 2017.

TOLEDO, J. F. F. D.; CARVALHO, C. G. P. D.; ARIAS, C. A. A.; ALMEIDA, L. A. D.; BROGIN, R. L.; OLIVEIRA, M. F. D.; MOREIRA, J. U. V.; RIBEIRO, A. S.; HIROMOTO, D. M. Genotype and environment interaction on soybean yield in Mato Grosso State, Brazil. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 41: 785-791. 2006.

TOLEDO-ORTIZ, G.; HUQ, E.; QUAIL, P. H. The Arabidopsis basic/helix-loop-helix transcription factor family. **The Plant Cell**, 15: 1749-1770, 2003.

TORRES FILHO, J.; OLIVEIRA, C. N. G. D. S.; SILVEIRA, L.; NUNES, G. H. D. S.; SILVA, A. J. R. D.; SILVA, M. F. N. D. Genotype by environment interaction in green cowpea analyzed via mixed models. **Revista Caatinga**, 30: 687-697. 2017.

ULLAH, H.; I. H. KHALIL; H. RAHMAN; F. MOHAMMAD; I.A. KHALIL; S. K. KHALIL. Environmental influence on heritability and selection response of morpho-physiological traits in mungbean. **Pakistan Journal of Botany**. 43: 301-310. 2011.

USDA. **Nutrient data: USDA national nutrient database for standard reference release 27.** Disponível em <<http://www.ars.usda.gov/Services/docs.htm?docid=8964>>. Acesso em 09 de novembro de 2020.

VILLORDO-PINEDA E.; GONZÁLEZ-CHAVIRA M. M.; GIRALDO-CARBAJO P.; ACOSTA-GALLEGOS J. A.; CABALLERO-PÉREZ, J. Identification of novel drought-tolerant-associated SNPs in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Frontier in Plant Science** 6: 546. 2015.

WALLACE, D. H. Adaptation of Phaseolus to different environments. In: R.J. Summerfield e A.H. Bunting (Eds.), *Advances in Legume Science*, pp. 349–357. **Royal Botanic Garden**, England. 1980.

WANG, P.; WANG, H.; WANG, Y.; REN, F.; LIU, W. Analysis of bHLH genes from foxtail millet (*Setaria italica*) and their potential relevance to drought stress. **PloS one**, 13. 2018.

WANG, X.; ZHANG, J.; SONG, J.; HUANG, M.; CAI, J.; ZHOU, Q.; TAI, D.; JIANG, D. ABSCISIC acid and hydrogen peroxide are involved in drought priming-induced drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.). **Plant Biology**, 22: 1113-1122. 2020.

WHITE, J. W.; OCHOA, R. M.; IBARRA, F. P.; SINGH, S. P. Inheritance of seed yield, maturity and seed weight of common bean (*Phaseolus vulgaris*) under semi-arid rainfed conditions. **The Journal of Agricultural Science**, 122: 265-273. 1994.

WU, Y.; MIRZAEI, M.; PASCOVICI, D.; HAYNES, P. A.; ATWELL, B. J. Proteomes of leaf-growing zones in rice genotypes with contrasting drought tolerance. **Proteomics**, 19: 2019.

XU, C.; XIA, C.; XIA, Z.; ZHOU, X.; HUANG, J.; HUANG, Z.; LIU, Y.; JIANG, Y.; CASTEEL, S.; ZHANG, C. Physiological and transcriptomic responses of reproductive stage soybean to drought stress. **Plant cell reports**, 37: 1611-1624. 2018.

YAMAGUCHI, Y.; HUFFAKER, A.; BRYAN, A. C.; TAX, F. E.; RYAN, C. A. PEPR2 is a second receptor for the Pep1 and Pep2 peptides and contributes to defense responses in Arabidopsis. **The Plant Cell**, 22: 508-522. 2010.

YAMAGUCHI, Y.; PEARCE, G.; RYAN, C. A. The cell surface leucine-rich repeat receptor for AtPep1, an endogenous peptide elicitor in Arabidopsis, is functional in transgenic tobacco cells. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 103: 10104-10109. 2006.

YAN, N.; DOELLING, J. H.; FALBEL, T. G.; DURSKEI, A. M.; VIERSTRA, R. D. The ubiquitin-specific protease family from Arabidopsis. AtUBP1 and 2 are required for the resistance to the amino acid analog canavanine. **Plant Physiology** 124:1828–1843. 2000.

YANG, J. Y.; SUN, Y.; SUN, A. Q.; YI, S. Y.; QIN, J.; LI, M. H.; LIU, J. The involvement of chloroplast HSP100/ClpB in the acquired thermotolerance in tomato. **Plant Molecular Biology**. 62: 385–395. 2006.

YANG, S.; XU, K.; CHEN, S.; LI, T.; XIA, H.; CHEN, L.; LIU, H.; LUO, L. A stress-responsive bZIP transcription factor OsbZIP62 improves drought and oxidative tolerance in rice. **BMC plant biology**, 19: 1-15. 2019.

YOKOYAMA, A. H.; RIBEIRO, R. H.; BALBINOT JUNIOR, A. A.; FRANCHINI, J. C.; DEBIASI, H.; ZUCARELI, C. Índices de área foliar e SPAD da soja em função de culturas de entressafra e nitrogênio e sua relação com a produtividade. **Revista de Ciências Agrárias**, 41: 81-90. 2018.

YOUNG, A. J. Carotenoids in higher plant photosynthesis. **Handbook of photosynthesis**, 1997.

ZENG, L.; DENG, R.; GUO, Z.; YANG, S.; DENG, X. Genome-wide identification and characterization of Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase genes family in wheat (*Triticum aestivum*). **BMC genomics**, 17: 240. 2016.

ZHANG, Q.; LIU, Y. Examination of the cytoplasmic DNA in male reproductive cells to determine the potential for cytoplasmic inheritance in 295 angiosperm species. **Plant and Cell Physiology**, 44: 941-951. 2003.

ZHANG, X.; LUO, H.; XU, Z.; ZHU, Y.; JI, A.; SONG, J.; CHEN, S. Genome-wide characterisation and analysis of bHLH transcription factors related to tanshinone biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza*. **Scientific Reports**, 5: 1-10. 2015.

ZHAO J, ZHOU H, ZHANG M.; GAO, Y.; LI, M.; YANG, Y.; GUO, Y.; LI, X. Ubiquitin-specific protease24 negatively regulates abscisic acid signalling in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell Environ** 39:427–440. 2016.

ZHOU, H.; ZHAO, J.; CAI, J.; PATIL, S. B. UBIQUITIN-SPECIFIC PROTEASES function in plant development and stress responses. **Plant Molecular Biology**, 94: 565-576. 2017.

ZHOU, H.; ZHAO, J.; YANG, Y.; CHEN, C.; LIU, Y.; JIN, X.; CHEN, L.; LI, X.; DENG, X. W.; SCHUMAKER, K. S.; GUO, Y. UBIQUITIN-SPECIFIC PROTEASE16 modulates salt tolerance in Arabidopsis by regulating Na⁺/H⁺ antiport activity and serine hydroxymethyltransferase stability. **Plant Cell** 24:5106–5122. 2012.

ZSIGMOND, L.; RIGÓ, G.; SZARKA, A.; SZÉKELY, G.; ÖTVÖS, K.; DARULA, Z.;

SZABADOS, L. Arabidopsis PPR40 connects abiotic stress responses to mitochondrial electron transport. **Plant Physiology** 146: 1721–1737. 2008.

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**, 11. 2016.

7. CONCLUSÕES GERAIS

Os acessos BL10, BL14, BL15, BL18, BL67 e BL98 foram selecionados para resistência fisiológica ao mofo branco e os acessos BGF5, BGF63, BGF65, BGF95, BGF107, BGF112, BGF115, F31, F32 e F34 foram selecionados para tolerância ao estresse hídrico.

Os modelos estatísticos utilizados para mapeamento associativo permitiram a identificação de regiões indicadas por 61 SNPs significativos para resistência fisiológica distribuídos nos cromossomos Pv02, Pv03, Pv09 e Pv10, e para tolerância ao estresse hídrico 48 SNPs foram significativamente associados, distribuídos nos cromossomos Pv01 ao Pv11.

Diversos genes relacionados a estresses bióticos e abióticos foram anotados, com destaque para regiões não reportadas no Pv02 e Pv03, e regiões que indicam haplótipos para os QTLs WM2.2^{BV,R31} e WM3.1^{AN,XC,AP}.

Conclui-se assim, que há fontes de recursos genéticos para resistência a estresses bióticos e abióticos, providenciou-se regiões a serem validadas afim de permitir sua utilização na rotina do melhoramento da cultura a partir da seleção assistida por marcadores, de modo a agilizar o processo de obtenção de cultivares.