

**Universidade de São Paulo  
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Regiões genômicas envolvidas no controle de caracteres agronômicos e no  
teor de macro e micronutrientes em grãos de feijão comum, via  
mapeamento associativo**

**Augusto Lima Diniz**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em  
Ciências. Área de concentração: Genética e Melhoramento  
de Plantas

**Piracicaba  
2016**

**Augusto Lima Diniz**  
**Licenciado e Bacharel em Ciências Biológicas**

**Regiões genômicas envolvidas no controle de caracteres agronômicos e no teor de macro e micronutrientes em grãos de feijão comum, via mapeamento associativo**

versão revisada de acordo com a resolução CoPGr 6018 de 2011

Orientador:  
Profa. Dra. **MARIA LUCIA CARNEIRO VIEIRA**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em Ciências. Área de concentração: Genética e Melhoramento de Plantas

**Piracicaba**  
**2016**

## AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida.

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ/USP) e ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, sediado no Departamento de Genética (LGN), pela oportunidade de realizar o curso de Doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP – processo 2014/06647-9) pelos financiamentos concedidos.

Ao CNPq pelo financiamento do projeto de pesquisa.

À Profa. Maria Lucia Carneiro Vieira, por me aceitar em seu laboratório, pelo incentivo e ensinamentos que, sem dúvida, contribuíram imensamente para a minha formação profissional. Ainda, agradeço por acreditar na minha capacidade em desenvolver este trabalho.

Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Plantas, pelos ensinamentos compartilhados, que grandemente contribuíram para minha formação como geneticista. Em especial ao Prof. Antônio Augusto Franco Garcia, pela colaboração neste trabalho e exemplo de excelência científica. Agradeço também ao Prof. José Baldin Pinheiro, por ceder parte da sua área agrícola no LGN para a realização de um dos experimentos.

Aos funcionários do LGN, em especial ao Dr. Cláudio Roberto Segatelli e Aparecido da Silva, pela colaboração nos experimentos em campo; à secretária Cândida Vanderléia de Oliveira e ao técnico Carlos Alberto de Oliveira, pelo companherismo e suporte oferecido. Também agradeço aos funcionários do Serviço de Pós-Graduação e da Biblioteca, especialmente a Eliana.

Aos pesquisadores do Instituto Agrônomo (IAC) Dr Alisson Fernando Chiorato, Dr José Antônio de Fátima Esteves e Dra Luciana Larys Benchimol-Reis, por fornecerem o material vegetal aqui utilizado e pela colaboração na realização dos experimentos. Ainda, gostaria de agradecer ao Dr João Guilherme Ribeiro Gonçalves e aos funcionários do IAC, especialmente o Wesley e o Sr. Adelino, pela colaboração na implantação e condução dos experimentos.

À Profa. Juliana Morini Küpper Cardoso Perseguini pela ajuda e incentivo no início deste trabalho.

À MSc Letícia Aparecida de Castro Lara pela amizade e pela excelente colaboração com a análise dos dados fenotípicos.

Ao PhD Stéphane Nicolas, por disponibilizar a versão otimizada da função 'LD.Measures'.

Aos meus familiares e amigos, especialmente meus pais, Diniz e Azilcia, que sempre me apoiaram e incentivaram incondicionalmente neste e em todos os momentos da minha vida.

À Dra Patrícia Favoretto pela amizade, apoio, companhia nas muitas viagens à Campinas e pelo excelente café antes da jornada de trabalho no campo.

Aos amigos do Laboratório de Genética Molecular de Plantas Cultivadas, com quem convivi desde a minha chegada em Piracicaba: Alessandra, Anselmo, Bruna, Carla, Carmelice, Cássia, Guilherme, Helen, João Paulo, Larissa, Lourdes, Lucas, Luciane, Luiz, Taislene e Zirlane, por toda colaboração, apoio e amizade. Jamais esquecerei daqueles que me ajudaram em uma colheita inesperada em pleno feriado chuvoso de carnaval e nas, aparentemente intermináveis, contagens e medições de legumes e grãos de feijão.

Aos amigos que fiz durante esses anos na ESALQ, em especial Carina, João Ricardo, Marcela e Tábata. Obrigado pelo companherismo, ensinamentos e exemplo de profissionalismo.

A todos com quem convivi durante todos esses anos que, de alguma forma, contribuíram em minha formação e para a realização deste trabalho. Muito Obrigado!

## SUMÁRIO

RESUMO .....	7
ABSTRACT .....	9
1 INTRODUÇÃO .....	11
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA .....	15
2.1 O feijoeiro.....	15
2.1.1 Aspectos gerais e importância econômica .....	15
2.1.2 Estrutura populacional e domesticação.....	17
2.2 Polimorfismos moleculares na era genômica .....	19
2.2.1 Genotipagem por sequenciamento .....	20
2.3 Desequilíbrio de Ligação (DL).....	22
2.3.1 Principais medidas de DL .....	23
2.3.2 Fatores que influenciam o DL: estrutura populacional e parentesco.....	24
2.4 Modelos mistos.....	27
2.4.1 Critérios de seleção das matrizes VCOV .....	29
2.5 Mapeamento associativo .....	30
3 MATERIAL E MÉTODOS .....	35
3.1 Material vegetal .....	35
3.2 Genotipagem .....	35
3.2.1 Extração, quantificação e qualidade do DNA.....	35
3.2.2 Preparo e sequenciamento das bibliotecas de GBS .....	36
3.2.3 Identificação dos SNPs .....	37
3.3 Filtragem e imputação dos SNPs.....	39
3.4 Estrutura populacional, parentesco e análise do Desequilíbrio de Ligação (DL) .....	39
3.5 Fenotipagem .....	40
3.5.1 Condução dos experimentos .....	40
3.5.2 Quantificação dos teores de macro e micronutrientes .....	41
3.6 Análise dos dados fenotípicos .....	42
3.6.1 Ajuste de modelos.....	43
3.6.2 Herdabilidade.....	43
3.7 Mapeamento associativo .....	44
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	47
4.1 Genotipagem por sequenciamento (GBS).....	47
4.2 Estrutura populacional e parentesco.....	49
4.3 Desequilíbrio de Ligação (DL).....	53

4.4 Análises fenotípicas .....	61
4.4.1 Perfis de variação e amplitude das médias fenotípicas preditas.....	64
4.5 Mapeamento associativo .....	69
4.5.1 Caracteres agronômicos .....	82
4.5.2 Teores de macro e micro nutrientes nos grãos .....	85
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	91
REFERÊNCIAS .....	93
ANEXOS .....	111

## RESUMO

### Regiões genômicas envolvidas no controle de caracteres agronômicos e no teor de macro e micronutrientes em grãos de feijão comum, via mapeamento associativo

O feijão comum é uma das principais culturas agrícolas produzidas e consumidas no Brasil e no mundo. Por isso, várias iniciativas de pesquisa buscam dar subsídios ao melhoramento da cultura, que visa a desenvolver cultivares mais produtivos e tolerantes a estresses biótico e abiótico, além de agregar valor nutricional e tecnológico aos grãos. Nesse cenário, no presente estudo, buscou-se identificar, a partir da abordagem de mapeamento associativo, regiões genômicas envolvidas no controle de caracteres agronômicos e no teor de macro e micronutrientes em grãos de feijão comum. Para tanto, um painel de acessos e linhagens foi (i) genotipado por sequenciamento, cujos dados perdidos foram imputados; (ii) e fenotipados para 5 caracteres agronômicos e para o teor de 13 nutrientes, em duas condições experimentais – campo e casa de vegetação. A partir da informação genotípica, foram investigados (i) a estrutura populacional, (ii) o grau de parentesco e (iii) a extensão do desequilíbrio de ligação (DL). Para as análises fenotípicas, foi utilizada a abordagem de modelos mistos. Finalmente, o mapeamento associativo foi realizado utilizando o modelo FarmCPU. Um total de 35.527 e 9.388 SNPs, com  $MAF \geq 0,05$ , distribuídos ao longo dos 11 cromossomos de *P. vulgaris*, foi obtido considerando os limites de 80 e 10% de dados perdidos, respectivamente. A análise da estrutura populacional e as estimativas de parentesco permitiram evidenciar a clara distinção entre os acessos oriundos de *pools* gênicos diferentes. Tais fatores influenciaram fortemente a extensão do DL; portanto, medidas que corrigem para estes vieses foram adotadas e possibilitaram a constatação de que os maiores blocos genômicos em DL estão contidos nas regiões centroméricas e pericentroméricas dos cromossomos. Igualmente, foi detectado DL entre locos de cromossomos diferentes, sugerindo que o processo de melhoramento e o sistema de cruzamento da espécie contribuem para a magnitude do DL em feijão, uma vez que os vieses decorrentes da estrutura populacional e do parentesco foram corrigidos. Considerando os fenótipos avaliados, o painel aqui utilizado apresentou maior variabilidade fenotípica para os caracteres agronômicos ‘dias para o florescimento’ (DPF), ‘dias para formação do legume’ (DPFL), ‘número de legumes por planta’ (NLPP), ‘número de sementes por legume’ (NSPL) e ‘massa de 100 grãos’ (M100), e para o teor dos nutrientes cobre (Cu), ferro (Fe) e zinco (Zn) presentes nos grãos. A partir do mapeamento associativo, foram identificados 176 SNPs associados aos caracteres agronômicos e teores de macro e micronutrientes. Destes, 112 estão localizados em regiões gênicas – exons (71), introns (29), 5’-UTR (5) e 3’-UTR (7). Logo, tais polimorfismos, principalmente aqueles localizados em exons ou próximos a locos, como o *Ppd*, tradicionalmente apontado como envolvido no controle de DPF, são fortes candidatos para explicar as alterações fenotípicas observadas. Os demais 64 SNPs estão localizados em regiões inter-gênicas, em porções do cromossomo nas quais a extensão do DL pode chegar a mais de 1 Mb. Portanto, é válido recomendar a investigação da região em DL que flanqueia o SNP na busca de genes associados ao controle da variação fenotípica.

Palavras-chave: *Phaseolus vulgaris*; Polimorfismo molecular; Genotipagem por sequenciamento; Desequilíbrio de ligação; Estrutura populacional; Parentesco; Modelos mistos; Mapeamento genético; GWAS





## ABSTRACT

### **Genomic regions controlling agronomic traits and macro- and micronutrient contents in common bean grains, via association mapping**

Common bean is an important crop produced and consumed in Brazil and worldwide. Several research initiatives have been set up to implement breeding programs for developing more productive cultivars tolerant to biotic and abiotic stresses, and improving nutritional and technological grain quality. Therefore, the aim of this study was to use association mapping in order to identify the genomic regions controlling agronomic traits and the content of macro- and micronutrients in common bean. A panel of accessions and lines was (i) genotyped by sequencing, with imputed missing data; (ii) and phenotyped for five agronomic traits and 13 grain nutrients content under two sets of experimental conditions (field and greenhouse). The genotypic information provided a basis for investigating (i) population structure, (ii) kinship and (iii) the extent of linkage disequilibrium (LD). Mixed models were used for predicting phenotypic means. Finally, association mapping was performed using the FarmCPU model. A total of 35,527 and 9,388 SNPs ( $MAF \geq 0.05$ ) distributed over the 11 chromosomes of *P. vulgaris* was obtained based on two missing data thresholds (80 and 10%). Population structure and kinship analysis highlighted the distinction between accessions from different gene pools. These factors strongly influenced the extent of LD. Measures to correct these biases indicated that the major LD genomic blocks were located within centromeric and pericentromeric regions. In addition, high LD was detected between loci from different chromosomes, suggesting that the breeding process and autogamy also influence LD in common bean, given that the bias resulting from population structure and kinship were corrected. The panel used exhibited high phenotypic variability for the following agronomic traits: 'days to flowering' (DTF), 'days to pod formation' (DTPF), 'number of pods per plant' (NPPP), 'number of seeds per pod' (NSPP) and 'mass of 100 grains' (M100); and the following grain nutrient contents: copper (Cu), iron (Fe) and zinc (Zn). A total of 176 SNPs were identified by association mapping, 112 located in gene regions - exons (71), introns (29), 5'-UTR (5) and 3'-UTR (7). Such polymorphisms, especially those within exons or near loci as *Ppd*, traditionally considered to be involved in DTF control, are strong candidates for providing an elucidation of phenotypic variability. The remaining 64 SNPs were located in intergenic regions, in which the DL decays over 1 Mb. It would therefore be worth investigating LD in the region flanking the SNPs for genes associated with phenotypic variation.

**Keywords:** *Phaseolus vulgaris*, Molecular polymorphism; Genotyping by sequencing; Linkage disequilibrium; Population structure; Kinship; mixed models; Genetic mapping; GWAS



## 1 INTRODUÇÃO

O feijão comum (*Phaseolus vulgaris*,  $2n = 22$ ), membro da família Fabaceae, é uma das principais culturas produzidas e consumidas no Brasil; constitui alimento relevante para o consumo humano direto por seu conteúdo energético e protéico, e fornece diferentes nutrientes essenciais para a saúde humana, tais como ferro, zinco, cálcio, vitaminas, fibras e o aminoácido essencial lisina (RESENDE et al., 2008).

A diversidade da espécie é caracterizada pela existência de dois *pools* gênicos bem distintos – um mesoamericano e outro andino, cujos aspectos a cerca da variação molecular e fenotípica, assim como da estrutura populacional e dinâmica evolutiva entre os *pools* já estão amplamente descritos na literatura (GEPTS et al., 1986; DEBOUCK et al., 1993; KWAK; GEPTS, 2009a; BITOCCHI et al., 2012; MAMIDI et al., 2013).

Vários grupos de pesquisa ao redor do mundo têm estudado o feijoeiro a fim de dar subsídios ao melhoramento da cultura, que visa a desenvolver cultivares mais produtivos e tolerantes a estresses biótico e abiótico, além de agregar valor tecnológico e nutricional aos grãos. Nesse cenário, a maioria das iniciativas de biofortificação tem se concentrado para o aumento dos teores de ferro e zinco (WELCH; GRAHAM, 1999; WANG et al., 2003; BOUIS; WELCH, 2010).

Para tanto, é comum o emprego de marcadores moleculares, por exemplo, em estudos de arquitetura genética de características agrônômicas controladas por locos de efeito quantitativo (*Quantitative Trait Loci* – QTL). Elucidando, através de técnicas de mapeamento, busca-se estimar quantos e quais são os QTL responsáveis pela variação fenotípica presente nas populações sob estudo, localizar a sua posição no genoma, estimar seus efeitos e identificar suas interrelações.

Para o mapeamento de QTL, são utilizadas duas abordagens distintas: uma com base na Ligação Genética e outra com base no Desequilíbrio de Ligação (DL); esta, também é conhecida como mapeamento associativo ou *Genome-wide Association Studies* (GWAS), e permite melhor explorar a variação de natureza genética da população de mapeamento, proporcionando uma maior resolução na identificação de QTL (ORAGUZIE et al., 2007). O mapeamento associativo se baseia na detecção da variação em painéis ou populações compostas de genótipos coletados em populações naturais ou de acessos de bancos de germoplasma.

No cenário das grandes culturas, tais como milho, sorgo, soja e arroz, o emprego de GWAS já está bem estabelecido e vem sendo realizado com sucesso (HUANG et al., 2010, 2012; KUMP et al., 2011; LI et al., 2012; MORRIS et al., 2013). Todavia, devido à magnitude dos

recursos investidos e estudos já publicados, o arroz e o milho se destacam das demais; ambas culturas têm painéis de milhares de linhagens genotipados e fenotipados para vários caracteres em ensaios realizados em múltiplos ambientes.

No caso do feijoeiro, GWAS foram realizados para detectar locos envolvidos na resposta à inoculação com os patógenos *Xanthomonas axonopodis* pv. *phaseoli* (SHI; NAVABI; YU, 2011), *Colletotrichum lindemuthianum* e *Pseudocercospora griseola* (PERSEGUINI et al., 2016); a condições de estresse hídrico (GALEANO et al., 2012); no controle de caracteres agronômicos (NEMLI et al., 2014; KAMFWA; CICHY; KELLY, 2015a) e no tempo de cozimento de grãos (CICHY; WIESINGER; MENDOZA, 2015).

No contexto do GWAS, apenas o DL decorrente da ligação é de interesse. Por isso, a estrutura populacional e o parentesco entre os indivíduos que compõem a população sob estudo são levados em conta com a finalidade de evitar a detecção de falsas associações (YU et al., 2006). Além disso, outras estratégias vem sendo desenvolvidas tanto para otimizar o processamento computacional (KANG et al., 2008) quanto para melhorar o poder estatístico dos métodos de mapeamento (ZHANG et al., 2010).

Além de métodos robustos, uma grande quantidade de marcadores moleculares, distribuídos amplamente no genoma, é desejável para o sucesso do mapeamento associativo. Dentre os vários tipos de marcadores, destacam-se os polimorfismos de base única (*Single Nucleotide Polymorphism* – SNP) por serem a mais frequente fonte de polimorfismo encontrada nos genomas (GAITÁN-SOLÍS et al., 2008). A obtenção de SNPs atingiu um rendimento excepcional, a partir de metodologias de genotipagem por sequenciamento (*Genotyping By Sequencing* – GBS).

O banco ativo de germoplasma (BAG) de feijão comum do Instituto Agrônomo (IAC) é composto de aproximadamente 1.800 acessos. A partir de uma amostra de 500 acessos, Persegini et al. (2015) definiram uma *core collection*, que representou 97.2% da variabilidade genética do BAG, a qual vem sendo utilizada como painel de diversidade em estudos de mapeamento associativo. Este painel contém 180 acessos e compreende uma amostra representativa de feijões cultivados nas Américas; inclui cultivares comerciais de diferentes instituições de melhoramento, variedades crioulas, linhagens do IAC e genitores de três populações de mapeamento: ‘Bat 93’ X ‘Jalo EEP 558’ (NODARI et al., 1993); ‘Carioca’ X ‘Flor de Mayo’ (MELO; SANTOS; FERREIRA, 2002); e ‘CAL 143’ X ‘IAC UNA’, além de 14 *F<sub>10</sub> Recombinat Inbreed Lines* (RILs) provenientes do cruzamento biparental entre estes acessos (CAMPOS et al., 2011).

Tanto a geração e utilização de milhares de SNPs quanto o emprego da abordagem de mapeamento associativo na cultura é incipiente. Além disso, informações acerca da extensão do DL ainda são escassas (KWAK; GEPTS, 2009; ROSSI et al., 2009; BLAIR et al., 2010a; PERSEGUINI, 2013) e não existem estudos sobre o seu padrão para cada cromossomo individualmente.

Isto posto, objetivou-se estudar detalhadamente os padrões intra e inter-cromossômico de DL do genoma de feijão comum, considerando a estrutura populacional e o grau de parentesco entre os acessos; estas análises são inéditas e relevantes para entender a influência desses dois fatores na magnitude do DL em *P. vulgaris*. Além disso, buscou-se identificar, a partir da abordagem de mapeamento associativo, regiões genômicas envolvidas no controle de caracteres agronômicos e no teor de macro e micronutrientes em grãos de feijão comum. Com base nesse contexto, este estudo visa contribuir para um melhor entendimento da estrutura genética desses caracteres e auxiliar na seleção e melhoria de genótipos de feijoeiro.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A análise da estrutura populacional a partir dos SNPs gerados por GBS evidenciou a distinção entre os acessos de feijoeiro de acordo com o *pool* gênico, confirmada, igualmente, pela estimativa do coeficiente de parentesco, também obtida a partir da informação genotípica. Ainda, percebeu-se uma tendência de agrupamento entre os acessos provenientes da mesma instituição de melhoramento, principalmente aqueles provenientes do IAC.

Ao verificar os padrões de DL no genoma de *P. vulgaris*, ficou evidente que a medida usual ( $r^2$ ) fornece resultados viesados, principalmente devido ao elevado grau de parentesco entre os acessos aqui utilizados. A medida que corrige este viés ( $r_v^2$ ) foi então usada e possibilitou constatar que os maiores blocos genômicos em DL estão contidos nas regiões centroméricas e pericentroméricas dos cromossomos. Elevado DL entre locos de cromossomos diferentes também foi observado, sugerindo que o processo de melhoramento e o sistema de cruzamento da espécie também contribuem para a magnitude do DL, uma vez que o viés decorrente da estrutura populacional e do parentesco foram corrigidos.

Com relação às análises fenotípicas, o uso de ferramentas baseadas na abordagem de modelos mistos permitiu a seleção de diferentes estruturas de VCOV, o que melhorou a estimativa das médias preditas. O painel aqui utilizado apresenta maior variabilidade fenotípica para os caracteres agronômicos DPF, DPFL, NLPP, NSPL e M100, e para o teor dos nutrientes Cu, Fe e Zn nos grãos. Considerando os demais macro e micronutrientes, a inclusão no painel de novos acessos contrastantes pode vir a incrementar a variabilidade para esses caracteres e melhor contribuir para o entendimento da sua arquitetura genética.

Cada vez mais, se confirma que vários caracteres economicamente importantes são de natureza quantitativa e influenciados por muitos locos que contribuem com uma pequena porção da variação fenotípica total. Nesse cenário, abordagens de mapeamento, tanto por análise de ligação quanto associativo, vem sendo amplamente usadas para estimar quantos e quais são os QTL responsáveis pela variação fenotípica presente nas populações sob estudo, localizar a sua posição no genoma e estimar seus efeitos. Recentemente, os modelos que consideram o uso de covariáveis para evitar falsas associações ou múltiplos locos contribuem para a melhoria do poder estatístico para fins de mapeamento. Além disso, visto que muitos desses caracteres são influenciados pelo ambiente, é válido adotar abordagens de mapeamento nas quais a interação G x A é considerada no modelo.

Além da busca por abordagens metodológicas para dar aos dados o tratamento mais adequado, uma outra contribuição relevante deste estudo é a disponibilização de um grande

número de locos polimórficos (SNPs), de alta qualidade, genotipados para os acessos que compõem o painel. Ainda, a identificação de polimorfismos associados a caracteres importantes para a cultura, e fisicamente próximos a genes tradicionalmente relacionados ao seu controle, reforça a qualidade dos dados genotípicos aqui obtidos, abrindo a possibilidade de que outras pesquisas de mapeamento associativo sejam conduzidas.

A maioria dos SNPs identificados no presente estudo está contida em genes. Apesar de não se poder afirmar que estes estejam diretamente controlando a variação do caráter, pode-se considerá-los como candidatos, principalmente aqueles com polimorfismos em exons. Portanto, como perspectivas para a exploração de tais genes, recomenda-se o seu uso para: (i) investigar as possíveis vias metabólicas nas quais possam estar envolvidos; (ii) comparar as sequências gênicas completas entre acessos de *P. vulgaris* e de espécies relacionadas, na busca por possíveis polimorfismos não-conservados, ou seja, daqueles que alteram a estrutura da proteína; (iii) estudar a expressão diferencial em acessos contrastantes fenotipicamente ou submetidos a diferentes condições, tais como a disponibilidade de nutrientes no substrato de cultivo; e (iv) a seleção assistida por marcadores, como uma ferramenta no auxílio em etapas de melhoramento da cultura.

## REFERÊNCIAS

- ABDURAKHMONOV, I.Y.; ABDUKARIMOV, A. Application of association mapping to understanding the genetic diversity of plant germplasm resources. **International Journal of Plant Genomics**, New York, v. 2008, p. 1–18, 2008.
- ADAMS, M.W. Basis of yield component compensation in crop plants with special reference to the field bean, *Phaseolus vulgaris* L. **Crop Science**, Madison, v. 7, n. 5, p. 505, 1967.
- AKAIKE, H. A new look at the statistical model identification. **IEEE Transactions on Automatic Control**, v. 19, n. 6, p. 716–723, 1974.
- ALETOR, V.A.; ALADETIMI, O.O. Compositional evaluation of some cowpea varieties and some under-utilized edible legumes in Nigeria. **Food / Nahrung**, Berlin, v. 33, n. 10, p. 999–1007, 1989.
- ALLENDORF, F.W.; LUIKART, G.; AITKEN, S.N. **Conservation and the genetics of populations**. 2<sup>nd</sup> ed. Hoboken; Oxford: John Wiley, 2013. 632 p.
- ANDOLFATTO, P.; DAVISON, D.; EREZYILMAZ, D.; HU, T.T.; MAST, J.; SUNAYAMA-MORITA, T.; STERN, D.L. Multiplexed shotgun genotyping for rapid and efficient genetic mapping. **Genome Research**, Cold Spring Harbor, v. 21, n. 4, p. 610–617, 2011.
- ARDLIE, K.G.; KRUGLYAK, L.; SEIELSTAD, M. Patterns of linkage disequilibrium in the human genome. **Nature Reviews Genetics**, London, v. 3, n. 4, p. 299–309, 2002.
- ATWELL, S.; HUANG, Y.S.; VILHJÁLMSSON, B.J.; WILLEMS, G.; HORTON, M.; LI, Y.; MENG, D.; PLATT, A.; TARONE, A.M.; HU, T.T.; JIANG, R.; MULIYATI, N.W.; ZHANG, X.; AMER, M.A.; BAXTER, I.; BRACHI, B.; CHORY, J.; DEAN, C.; DEBIEU, M.; DE MEAUX, J.; ECKER, J.R.; FAURE, N.; KNISKERN, J.M.; JONES, J.D.G.; MICHAEL, T.; NEMRI, A.; ROUX, F.; SALT, D.E.; TANG, C.; TODESCO, M.; TRAW, M.B.; WEIGEL, D.; MARJORAM, P.; BOREVITZ, J.O.; BERGELSON, J.; NORDBORG, M. Genome-wide association study of 107 phenotypes in *Arabidopsis thaliana* inbred lines. **Nature**, London, v. 465, n. 7298, p. 627–631, 2010.
- BAIRD, N.A.; ETTER, P.D.; ATWOOD, T.S.; CURREY, M.C.; SHIVER, A.L.; LEWIS, Z.A.; SELKER, E.U.; CRESKO, W.A.; JOHNSON, E.A. Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. **PLoS One**, San Francisco, v. 3, n. 10, p. e3376, 2008.
- BEATTIE, A.D.; LARSEN, J.; MICHAELS, T.E.; PAULS, K.P. Mapping quantitative trait loci for a common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) ideotype. **Genome**, Ottawa, v. 46, n. 3, p. 411–422, 2003.
- BECERRA-VELASQUEZ, V.L.; GEPTS, P. RFLP diversity of common bean (*Phaseolus vulgaris*) in its centres of origin. **Genome**, Ottawa, v. 37, n. 2, p. 256–263, 1994.
- BEEBE, S.; GONZALEZ, A.V.; RENGIFO, J. Research on trace minerals in the common bean. **Food and Nutrition Bulletin**, Boston, v. 21, p. 387–391, 2000.



BEEBE, S.E.; ROJAS, M.; YAN, X.; BLAIR, M.W.; PEDRAZA, F.; MUNOZ, F.; TOHME, J.; LYNCH, J.P. Quantitative trait loci for root architecture traits correlated with phosphorus acquisition in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 46, p. 413–423, 2006.

BENCHIMOL, L.; CAMPOS, T.; CARBONELL, S.; COLOMBO, C.; CHIORATTO, A.; FORMIGHIERI, E.; GOUVÊA, L.; SOUZA, A. Structure of genetic diversity among common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) varieties of mesoamerican and andean origins using new developed microsatellite markers. **Genetic Resources and Crop Evolution**, Dordrecht, v. 54, n. 8, p. 1747–1762, 2007.

BENJAMINI, Y.; HOCHBERG, Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. **Journal of the Royal Statistical Society**, London, v. 57, n. 1, p. 289–300, 1995.

BERGLUND-BRÜCHER, O.; BRÜCHER, H. The South American wild bean (*Phaseolus aborigineus* Burk.) as ancestor of the common bean. **Economic Botany**, Bronx, v. 30, n. 3, p. 257–272, 1976.

BHATTRAMAKKI, D.; RAFALSKI, A. Discovery and application of single nucleotide polymorphism markers in plants. **Plant Genotyping: the DNA fingerprinting of plants**, 2001. Disponível em:  
<<https://www.jstor.org/action/downloadSingleCitationSec?userAction=export&format=bibtex&include=abs&singleCitation=true>>. Acesso em: 11 jul. 2016.

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 of the USA**, Washington, v. 109, n. 14, p. 788–796, 2012.

BLAIR, M.W.; IRIARTE, G.; BEEBE, S. QTL analysis of yield traits in an advanced backcross population derived from a cultivated andean × wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cross. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 112, n. 6, p. 1149–1163, 2006.

BLAIR, M.W.; LÓPEZ-MARÍN, H.D.; RAO, I.M. Identification of aluminum resistant Andean common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Campinas, v. 21, n. 4, p. 291–300, 2009.

BLAIR, M.W.; WU, X.; BHANDARI, D.; ASTUDILLO, C. Genetic dissection of ICP-detected nutrient accumulation in the whole seed of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Frontiers in Plant Science**, Lausanne, v. 7, 2016. Disponível em:  
<<http://journal.frontiersin.org/Article/10.3389/fpls.2016.00219/abstract>>. Acesso em: 07 jul. 2016.

BLAIR, M.W.; ASTUDILLO, C.; GRUSAK, M.; GRAHAM, R.; BEEBE, S. Inheritance of seed iron and zinc content in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 23, p. 197–207, 2009.

BLAIR, M.W.; GIRALDO, M.C.; BUENDÍA, H.F.; TOVAR, E.; DUQUE, M.C.; BEEBE, S.E. Microsatellite marker diversity in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 113, n. 1, p. 100–109, 2006.

BLAIR, M.W.; HERRERA, A.L.; SANDOVAL, T.A.; CALDAS, G.V.; FILLEPPI, M.; SPARVOLI, F. Inheritance of seed phytate and phosphorus levels in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and association with newly-mapped candidate genes. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 30, n. 3, p. 1265–1277, 2012.

BLAIR, M.W.; GALEANO, C.H.; TOVAR, E.; MUÑOZ TORRES, M.C.; CASTRILLÓN, A.V.; BEEBE, S.E.; RAO, I.M. Development of a mesoamerican intra-genepool genetic map for quantitative trait loci detection in a drought tolerant × susceptible common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cross. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 29, n. 1, p. 71–88, 2010.

BLAIR, M.W.; MEDINA, J.I.; ASTUDILLO, C.; RENGIFO, J.; BEEBE, S.E.; MACHADO, G.; GRAHAM, R. QTL for seed iron and zinc concentration and content in a Mesoamerican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) population. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 121, n. 6, p. 1059–1070, 2010.

BOTSTEIN, D.; WHITE, R.L.; SKOLNICK, M.; DAVIS, R. W. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. **American Journal of Human Genetics**, Chicago, v. 32, n. 3, p. 314–331, 1980.

BOUIS, H.E.; WELCH, R.M. Biofortification - a sustainable agricultural strategy for reducing micronutrient malnutrition in the global south. **Crop Science**, Madison, v. 50, n. 20, p. 20–32, 2010.

BOYLES, R.E.; COOPER, E.A.; MYERS, M.T.; BRENTON, Z.; RAUH, B.L.; MORRIS, G.P.; KRESOVICH, S. Genome-wide association studies of grain yield components in diverse sorghum germplasm. **The Plant Genome**, Madison, v. 9, n. 2, p. 1–17, 2016.

BRADBURY, P.J.; ZHANG, Z.; KROON, D.E.; CASSTEVENS, T.M.; RAMDOSS, Y.; BUCKLER, E.S. TASSEL: software for association mapping of complex traits in diverse samples. **Bioinformatics**, London, v. 23, n. 19, p. 2633–2635, 2007.

BROUGHTON, W.J.; HERNANDEZ, G.; BLAIR, M.; BEEBE, S.; GEPTS, P.; VANDERLEYDEN, J. Beans (*Phaseolus* spp.): model food legumes. **Plant and Soil**, The Hague, v. 252, p. 55–128, 2003.

BURATTO, J.S. **Teores de minerais e proteínas em grãos de feijão e estimativas de parâmetros genéticos**, 2012. 148 p. Tese (Doutorado em Genética e Melhoramento de Plantas) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2012.

CAMPOS, T. de; OBLESSUC, P.R.; SFORÇA, D.A.; CARDOSO, J.M.K.; BARONI, R.M.; SOUSA, A.C.B. de; CARBONELL, S.A.M.; CHIORATTO, A.F.; GARCIA, A.A.F.; RUBIANO, L.B.; SOUZA, A.P. de. Inheritance of growth habit detected by genetic linkage analysis using microsatellites in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 27, n. 4, p. 549–560, 2011.

CHAVARRO, M.C.; BLAIR, M.W. QTL Analysis and effect of the fin locus on tropical adaptation in an inter-gene pool common bean population. **Tropical Plant Biology**, Berkeley, v. 3, n. 4, p. 204–218, 2010.

CHEN, J.; ZHANG, X.; JING, R.; BLAIR, M.W.; MAO, X.; WANG, S. Cloning and genetic diversity analysis of a new P5CS gene from common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 120, n. 7, p. 1393–1404, 2010.

CHENG, P.; HOLDSWORTH, W.; MA, Y.; COYNE, C.J.; MAZOUREK, M.; GRUSAK, M.A.; FUCHS, S.; MCGEE, R.J. Association mapping of agronomic and quality traits in USDA pea single-plant collection. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 35, n. 2, p. 1–13, 2015. Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1007/s11032-015-0277-6>>. Acesso em: 09 jul. 2016.

CHIORATO, A.F.; CARBONELL, S.A.M.; COLOMBO, C.A.; DIAS, L.A.S.; ITO, M.F. Genetic diversity of common bean accessions in the germplasm bank of the Instituto Agrônomo - IAC. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, Viçosa, v. 5, n. 1, p. 1–9, 2005.

CICHY, K.A.; WIESINGER, J.A.; MENDOZA, F.A. Genetic diversity and genome-wide association analysis of cooking time in dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 128, n. 8, p. 1555–1567, 2015.

CICHY, K.A.; PORCH, T.G.; BEAVER, J.S.; CREGAN, P.; FOURIE, D.; GLAHN, R.P.; GRUSAK, M.A.; KAMFWA, K.; KATUURAMU, D.N.; MCCLEAN, P.; MNDOLWA, E.; NCHIMBI-MSOLLA, S.; PASTOR-CORRALES, M.A.; MIKLAS, P.N. A *Phaseolus vulgaris* diversity panel for andean bean improvement. **Crop Science**, Madison, v. 55, n. 5, p. 2149, 2015.

COLANGELO, E.P.; GUERINOT, M.L. The essential basic helix-loop-helix protein *FIT1* is required for the iron deficiency response. **The Plant Cell**, Rockville, v. 16, p. 3400–3412, 2004.

COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. **Acompanhamento da safra brasileira: grãos, safra 2015/2016, 8º levantamento**. 2016. Disponível em <[http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/16\\_06\\_10\\_14\\_42\\_08\\_boletim\\_graos\\_maior\\_2016\\_-\\_final.pdf](http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/16_06_10_14_42_08_boletim_graos_maior_2016_-_final.pdf)>. Acesso em: 11 jul. 2016

CORANDER, J.; MARTTINEN, P.; SIRÉN, J.; TANG, J. Enhanced bayesian modelling in BAPS software for learning genetic structures of populations. **BMC Bioinformatics**, Chichester, v. 9, p. 539, 2008.

COYNE, D.P. Correlation, heritability and selection of yield components in field beans, *Phaseolus vulgaris* L. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 93, p. 388–396, 1968.

CROSSA, J.; PÉREZ, P.; HICKEY, J.; BURGUEÑO, J.; ORNELLA, L.; CERÓN-ROJAS, J.; ZHANG, X.; DREISIGACKER, S.; BABU, R.; LI, Y.; BONNETT, D.; MATHEWS, K. Genomic prediction in CIMMYT maize and wheat breeding programs. **Heredity**, London, v. 112, n. 1, p. 48–60, 2014.

CROW, J.F.; KIMURA, M. **An introduction to population genetics theory**. New Jersey: Blackburn Press, 1970. 591 p.

CULLIS, B.R.; SMITH, A.B.; COOMBES, N.E. On the design of early generation variety trials with correlated data. **Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics**, Alexandria, v. 11, n. 4, p. 381–393, 2006.

DAVEY, J.W.; HOHENLOHE, P.A.; ETTER, P.D.; BOONE, J.Q.; CATCHEN, J.M.; BLAXTER, M.L. Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. **Nature Reviews Genetics**, London, v. 12, n. 7, p. 499–510, 2011.

DEBOUCK, D.; TORO, O.; PAREDES, O.; JOHNSON, W.; GEPTS, P. Genetic diversity and ecological distribution of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) in northwestern South America. **Economic Botany**, Bronx, v. 47, n. 4, p. 408–423, 1993.

DIAPARI, M.; SINDHU, A.; BETT, K.; DEOKAR, A.; WARKENTIN, T.D.; TAR'AN, B.; FRANCKI, M. Genetic diversity and association mapping of iron and zinc concentrations in chickpea (*Cicer arietinum* L.). **Genome**, Ottawa, v. 57, n. 8, p. 459–468, 2014.

DÍAZ, L.M.; BLAIR, M.W. Race structure within the Mesoamerican gene pool of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) as determined by microsatellite markers. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 114, n. 1, p. 143–154, 2006.

DINIZ, A.L.; ZUCCHI, M.I.; SANTINI, L.; BENCHIMOL-REIS, L.L.; FUNGARO, M.H.P.; VIEIRA, M.L.C.; FRANCKI, M. Nucleotide diversity based on phaseolin and iron reductase genes in common bean accessions of different geographical origins. **Genome**, Ottawa, v. 57, n. 2, p. 1–9, 2014.

DWIVEDI, S.L.; SAHRAWAT, K.L.; RAI, K.N.; BLAIR, M.W.; ANDERSSON, M.S.; PFEIFFER, W. Nutritionally enhanced staple food crops. In: JANICK, J. **Plant breeding reviews**, Westport: John Wiley, 2012. p. 169–291.

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**, San Francisco, v. 6, n. 5, p. e19379, 2011.

ENGELHARDT, B.E.; STEPHENS, M. Analysis of population structure: a unifying framework and novel methods based on sparse factor analysis. **PLoS Genetics**, San Francisco, v. 6, n. 9, p. e1001117, 2010.

EVANNO, G.; REGNAUT, S.; GOUDET, J. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: a simulation study. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 14, n. 8, p. 2611–2620, 2005.

FANG, Y.; WANG, L.; XIN, Z.; ZHAO, L.; AN, X.; HU, Q. Effect of foliar application of zinc, selenium, and iron fertilizers on nutrients concentration and yield of rice grain in china. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, Easton, v. 56, n. 6, p. 2079–2084, 2008.

FAO. International Year of Pulses. 2016. Disponível em: <<http://www.fao.org/pulses-2016/en/>>. Acesso em: 06 jul. 2016.

FLINT-GARCIA, S.A.; THORNSBERRY, J.M.; BUCKLER IV, E.S. Structure of linkage disequilibrium in plants. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 54, n. 1, p. 357–374, 2003.

FRAZER, K.A.; MURRAY, S.S.; SCHORK, N.J.; TOPOL, E.J. Human genetic variation and its contribution to complex traits. **Nature Reviews Genetics**, London, v. 10, n. 4, p. 241–251, 2009.

FREYRE, R.; RÍOS, R.; GUZMÁN, L.; DEBOUCK, D.; GEPTS, P. Ecogeographic distribution of *Phaseolus* spp. (Fabaceae) in Bolivia. **Economic Botany**, Bronx, v. 50, n. 2, p. 195–215, 1996.

FROSSARD, E.; BUCHER, M.; MACHLER, F.; MOZAFAR, A.; HURRELL, R. Potential for increasing the content and bioavailability of Fe, Zn and Ca in plants for human nutrition. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v. 80, p. 861–879, 2000.

GAITÁN-SOLÍS, E.; CHOI, I.-Y.; QUIGLEY, C.; CREGAN, P.; TOHME, J. Single nucleotide polymorphisms in common bean: their discovery and genotyping using a multiplex detection system. **The Plant Genome Journal**, Madison, v. 1, n. 2, p. 125, 2008.

GALEANO, C.H.; CORTÉS, A.J.; FERNÁNDEZ, A.C.; SOLER, Á.; FRANCO-HERRERA, N.; MAKUNDE, G.; VANDERLEYDEN, J.; BLAIR, M.W. Gene-based single nucleotide polymorphism markers for genetic and association mapping in common bean. **BMC Genetics**, Chichester, v. 13, n. 1, p. 48, 2012.

GALLARDO, K.; THOMPSON, R.; BURSTIN, J. Reserve accumulation in legume seeds. **Comptes Rendus Biologies**, Paris, v. 331, n. 10, p. 755–762, 2008.

GELIN, J.R.; FORSTER, S.; GRAFTON, K.F.; MCCLEAN, P.E.; ROJAS-CIFUENTES, G.A. Analysis of seed zinc and other minerals in a recombinant inbred population of navy bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Crop Science**, Madison, v. 47, n. 4, p. 1361, 2007.

GENTRY, H.S. Origin of the common bean, *Phaseolus vulgaris*. **Economic Botany**, Bronx, v. 23, n. 1, p. 55–69, 1969.

GEPTS, P. Biochemical evidence bearing on the domestication of *Phaseolus* (Fabaceae) beans. **Economic Botany**, Bronx, v. 44, n. 3, p. 28–38, 1990.

\_\_\_\_\_. Origin and evolution of common bean: past events and recent trends. **HortScience**, Alexandria, v. 33, n. 7, p. 1124–1130, 1998.

GEPTS, P.; DEBOUCK, D. Origin, domestication, and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: VOYSEST, O.; VAN SCHOONHVEN, A. **Common beans: research for crop improvement**. Wallingford: CAB International, 1991. p. 7–53.

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

GEPTS, P.; BEAVIS, W.D.; BRUMMER, E.C.; SHOEMAKER, R.C.; STALKER, H.T.; WEEDEN, N.F.; YOUNG, N.D. Legumes as a model plant family. genomics for food and feed report of the cross-legume advances through genomics conference. **Plant Physiology**, Washington, v. 137, n. 4, p. 1228–1235, 2005.

GILL-LANGARICA, H.R.; MURUAGA-MARTÍNEZ, J.S.; VARGAS-VÁZQUEZ, M.L.P.; ROSALES-SERNA, R.; MAYEK-PÉREZ, N. Genetic diversity analysis of common beans based on molecular markers. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 34, p. 595–605, 2011.

GLAUBITZ, J.C.; CASSTEVENS, T.M.; LU, F.; HARRIMAN, J.; ELSHIRE, R.J.; SUN, Q.; BUCKLER, E.S. TASSEL-GBS: a high capacity genotyping by sequencing analysis pipeline. **PLoS One**, San Francisco, v. 9, n. 2, p. e90346, 2014.

GOODSTEIN, D.M.; SHU, S.; HOWSON, R.; NEUPANE, R.; HAYES, R.D.; FAZO, J.; MITROS, T.; DIRKS, W.; HELLSTEN, U.; PUTNAM, N.; ROKHSAR, D.S. Phytozome: a comparative platform for green plant genomics. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 40, n. D1, p. D1178–D1186, 2012.

GRUSAK, M.A.; PEZESHGI, S. Shoot-to-root signal transmission regulates root Fe(III) reductase activity in the *dgl* mutant of pea. **Plant Physiology**, Washington, v. 110, p. 329–334, 1996.

GUNDERSON, K.L.; STEEMERS, F.J.; LEE, G.; MENDOZA, L.G.; CHEE, M.S. A genome-wide scalable SNP genotyping assay using microarray technology. **Nature Genetics**, New York, v. 37, n. 5, p. 549–554, 2005.

HACISALIHOGU, G.; KOCHIAN, L. V. How do some plants tolerate low levels of soil zinc? Mechanisms of zinc efficiency in crop plants. **New Phytologist**, Cambridge, v. 159, n. 2, p. 341–350, 2003.

HANAI, L.R.; DE CAMPOS, T.; CAMARGO, L.E.A.; BENCHIMOL, L.L.; DE SOUZA, A.P.; MELOTTO, M.; CARBONELL, S.A.M.; CHIORATTO, A.F.; CONSOLI, L.; FORMIGHIERI, E.F.; SIQUEIRA, M.V.B.M.; TSAI, S.M.; VIEIRA, M.L.C. Development, characterization, and comparative analysis of polymorphism at common bean SSR loci isolated from genic and genomic sources. **Genome**, Ottawa, v. 50, n. 3, p. 266–277, 2007.

HARLAN, J. Agricultural origins: centers and noncenters. **Science**, New York, v. 174, p. 468–474, 1971.

HARTL, D.L.; CLARK, A.G. **Principles of population genetics**. 4<sup>th</sup> ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2007. 565 p.

HAYES, B.J.; GODDARD, M.E. Technical note: prediction of breeding values using marker-derived relationship matrices. **Journal of Animal Science**, Champaign, v. 86, n. 9, p. 2089–2092, 2008.

HEDRICK, P.W. Gametic disequilibrium measures: proceed with caution. **Genetics**, Austin, v. 117, p. 331–341, 1987.

HEISER JR., C. B. **Sementes para a civilização: a história da alimentação humana.** São Paulo: Companhia Editora Nacional; EDUSP, 1977. 253 p.

HILL, W.G.; ROBERTSON, A. Linkage disequilibrium in finite populations. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 38, n. 6, p. 226–231, 1968.

HILL, W.G.; WEIR, B.S. Variances and covariances of squared linkage disequilibria in finite populations. **Theoretical Population Biology**, New York, v. 33, n. 1, p. 54–78, 1988.

HUANG, X.; KURATA, N.; WEI, X.; WANG, Z.-X.; WANG, A.; ZHAO, Q.; ZHAO, Y.; LIU, K.; LU, H.; LI, W.; GUO, Y.; LU, Y.; ZHOU, C.; FAN, D.; WENG, Q.; ZHU, C.; HUANG, T.; ZHANG, L.; WANG, Y.; FENG, L.; FURUUMI, H.; KUBO, T.; MIYABAYASHI, T.; YUAN, X.; XU, Q.; DONG, G.; ZHAN, Q.; LI, C.; FUJIYAMA, A.; TOYODA, A.; LU, T.; FENG, Q.; QIAN, Q.; LI, J.; HAN, B. A map of rice genome variation reveals the origin of cultivated rice. **Nature**, London, v. 490, n. 7421, p. 497–501, 2012.

HUANG, X.; WEI, X.; SANG, T.; ZHAO, Q.; FENG, Q.; ZHAO, Y.; LI, C.; ZHU, C.; LU, T.; ZHANG, Z.; LI, M.; FAN, D.; GUO, Y.; WANG, A.; WANG, L.; DENG, L.; LI, W.; LU, Y.; WENG, Q.; LIU, K.; HUANG, T.; ZHOU, T.; JING, Y.; LI, W.; LIN, Z.; BUCKLER, E. S.; QIAN, Q.; ZHANG, Q.-F.; LI, J.; HAN, B. Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces. **Nature Genetics**, New York, New York, v. 42, n. 11, p. 961–967, 2010.

HUANG, Y.-F.; POLAND, J.A.; WIGHT, C.P.; JACKSON, E.W.; TINKER, N.A. Using genotyping-by-sequencing (GBS) for genomic discovery in cultivated oat. **PLoS One**, San Francisco, v. 9, n. 7, p. e102448, 2014.

ISLAM, F.M.A.; BASFORD, K.E.; JARA, C.; RADDEN, R.J.; BEEBE, S. Seed compositional and disease resistance differences among gene pools in cultivated common bean. **Genetic Resources and Crop Evolution**, Dordrecht, v. 49, n. 285, p. 285–293, 2002. 49.

JACCOUD, D. Diversity arrays: a solid state technology for sequence information independent genotyping. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 29, n. 4, p. 25e–25, 2001.

JAIN, S.; ALLARD, R.W. The effects of linkage, epistasis, and inbreeding on population changes under selection. **Genetics**, Austin, v. 53, p. 633–659, 1966.

JORDE, L.B. Linkage disequilibrium as a gene-mapping tool. **American Journal of Human Genetics**, Chicago, v. 56, n. 1, p. 11–14, 1995.

KAMFWA, K.; CICHY, K.A.; KELLY, J.D. Genome-wide association study of agronomic traits in common bean. **The Plant Genome**, Madison, v. 8, n. 2, p. 1–12, 2015a.

\_\_\_\_\_. Genome-wide association analysis of symbiotic nitrogen fixation in common bean. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 128, n. 10, p. 1999–2017, 2015b.

KAMI, J.; VELÁSQUEZ, V. B.; DEBOUCK, D.G.; GEPTS, P. Identification of presumed ancestral DNA sequences of phaseolin in *Phaseolus vulgaris*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 92, p. 1101–1104, 1995.

- KANG, H. M.; SUL, J.H.; SERVICE, S.K.; ZAITLEN, N.A.; KONG, S.; FREIMER, N.B.; SABATTI, C.; ESKIN, E. Variance component model to account for sample structure in genome-wide association studies. **Nature Genetics**, New York, New York, v. 42, n. 4, p. 348–354, 2010.
- KANG, H.M.; ZAITLEN, N.A.; WADE, C.M.; KIRBY, A.; HECKERMAN, D.; DALY, M.J.; ESKIN, E. Efficient control of population structure in model organism association mapping. **Genetics**, Austin, v. 178, n. 3, p. 1709–1723, 2008.
- KARAKÖY, T.; ERDEM, H.; BALOCH, F.S.; TOKLU, F.; EKER, S.; KILIAN, B.; ÖZKAN, H. Diversity of macro and micronutrients in the seeds of lentil landraces. **The Scientific World Journal**, New York, v. 2012, p. 1–9, 2012.
- KASTOORI RAMAMURTHY, R.; JEDLICKA, J.; GRAEF, G.L.; WATERS, B.M. Identification of new QTLs for seed mineral, cysteine, and methionine concentrations in soybean [*Glycine max* (L.) Merr.]. **Molecular Breeding**, Dordrecht, v. 34, n. 2, p. 431–445, 2014.
- KELLY, J.D.; GEPTS, P.; MIKLAS, P.N.; COYNE, D.P. Tagging and mapping of genes and QTL and molecular marker-assisted selection for traits of economic importance in bean and cowpea. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 82, n. 2–3, p. 135–154, 2003.
- KOENIG, R.L.; SINGH, S.P.; GEPTS, P. Novel phaseolin types in wild and cultivated common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). **Economic Botany**, Bronx, v. 44, p. 50–60, 1990.
- KOINANGE, E.M.K.; SINGH, S.P.; GEPTS, P. Genetic control of the domestication syndrome in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 4, p. 1037, 1996.
- KUMP, K.L.; BRADBURY, P.J.; WISSER, R.J.; BUCKLER, E.S.; BELCHER, A.R.; OROPEZA-ROSAS, M.A.; ZWONITZER, J.C.; KRESOVICH, S.; MCMULLEN, M.D.; WARE, D.; BALINT-KURTI, P.J.; HOLLAND, J.B. Genome-wide association study of quantitative resistance to southern leaf blight in the maize nested association mapping population. **Nature Genetics**, New York, v. 43, n. 2, p. 163–168, 2011.
- KWAK, M.; GEPTS, P. Structure of genetic diversity in the two major gene pools of common bean (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 118, n. 5, p. 979–992, 2009.
- KWAK, M.; VELASCO, D.; GEPTS, P. Mapping homologous sequences for determinacy and photoperiod sensitivity in common bean (*Phaseolus vulgaris*). **Journal of Heredity**, Carry, v. 99, n. 3, p. 283–291, 2008.
- LARSSON, S.J.; LIPKA, A.E.; BUCKLER, E.S. Lessons from *Dwarf8* on the strengths and weaknesses of structured association mapping. **PLoS Genetics**, San Francisco, v. 9, n. 2, p. e1003246, 2013.
- LEWONTIN, R.C. The interaction of selection and linkage. i. general considerations; heterotic models. **Genetics**, Austin, v. 49, n. 1, p. 49–67, 1964.



LEWONTIN, R.C.; KOJIMA, K. The evolutionary dynamics of complex polymorphisms. **Evolution**, Lancaster, v. 14, n. 4, p. 458, 1960.

LI, H.; DURBIN, R. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. **Bioinformatics**, London, v. 25, n. 14, p. 1754–1760, 2009.

LI, H.; PENG, Z.; YANG, X.; WANG, W.; FU, J.; WANG, J.; HAN, Y.; CHAI, Y.; GUO, T.; YANG, N.; LIU, J.; WARBURTON, M. L.; CHENG, Y.; HAO, X.; ZHANG, P.; ZHAO, J.; LIU, Y.; WANG, G.; LI, J.; YAN, J. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels. **Nature Genetics**, New York, v. 45, n. 1, p. 43–50, 2012.

LI, M.; LIU, X.; BRADBURY, P.; YU, J.; ZHANG, Y.-M.; TODHUNTER, R.J.; BUCKLER, E.S.; ZHANG, Z. Enrichment of statistical power for genome-wide association studies. **BMC Biology**, Chichester, v. 12, n. 1, p. 1–10, 2014. Disponível em: <<http://bmcbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12915-014-0073-5>>. Acesso em: 08 jul. 2016.

LIM, J.-H.; YANG, H.-J.; JUNG, K.-H.; YOO, S.-C.; PAEK, N.-C. Quantitative Trait locus mapping and candidate gene analysis for plant architecture traits using whole genome re-sequencing in rice. **Molecules and Cells**, Teheran-ro, v. 37, n. 2, p. 149–160, 2014.

LIPPERT, C.; LISTGARTEN, J.; LIU, Y.; KADIE, C.M.; DAVIDSON, R.I.; HECKERMAN, D. FaST linear mixed models for genome-wide association studies. **Nature Methods**, New York, v. 8, n. 10, p. 833–835, 2011.

LISTGARTEN, J.; LIPPERT, C.; KADIE, C.M.; DAVIDSON, R.I.; ESKIN, E.; HECKERMAN, D. Improved linear mixed models for genome-wide association studies. **Nature Methods**, New York, v. 9, n. 6, p. 525–526, 2012.

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 Genetics**, San Francisco, v. 12, n. 2, p. e1005767, 2016.

LÓPEZ, C.E.; ACOSTA, I.F.; JARA, C.; PEDRAZA, F.; GAITÁN-SOLÍS, E.; GALLEGO, G.; BEEBE, S.; TOHME, J. Identifying resistance gene analogs associated with resistances to different pathogens in common bean. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 93, n. 1, p. 88–95, 2003.

MABBERLEY, D. **The plant-book**. 2<sup>nd</sup> ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 1040 p.

MAMIDI, S.; ROSSI, M.; MOGHADDAM, S.M.; ANNAM, D.; LEE, R.; PAPA, R.; MCCLEAN, P.E. Demographic factors shaped diversity in the two gene pools of wild common bean *Phaseolus vulgaris* L. **Heredity**, London, v. 110, n. 3, p. 267–276, 2013.

MANGIN, B.; SANDRON, F.; HENRY, K.; DEVAUX, B.; WILLEMS, G.; DEVAUX, P.; GOUEMAND, E. Breeding patterns and cultivated beets origins by genetic diversity and linkage disequilibrium analyses. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 128, n. 11, p. 2255–2271, 2015.

MANGIN, B.; SIBERCHICOT, A.; NICOLAS, S.; DOLIGEZ, A.; THIS, P.; CIERCO-AYROLLES, C. Novel measures of linkage disequilibrium that correct the bias due to population structure and relatedness. **Heredity**, London, v. 108, n. 3, p. 285–291, 2012.

MANRIQUE, A.; MANRIQUE, K.; NAKAHODO, J. Yield and biological nitrogen fixation of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Peru. **Plant and Soil**, The Hague, v. 152, n. 1, p. 87–91, 1993.

MARCHINI, J.; CARDON, L.R.; PHILLIPS, M.S.; DONNELLY, P. The effects of human population structure on large genetic association studies. **Nature Genetics**, New York, v. 36, n. 5, p. 512–517, 2004.

MAUGHAN, P.J.; YOURSTONE, S.M.; JELLEN, E.N.; UDALL, J.A. SNP discovery via genomic reduction, barcoding, and 454-pyrosequencing in amaranth. **The Plant Genome Journal**, Madison, v. 2, n. 3, p. 260, 2009.

MCVEAN, G. A genealogical interpretation of principal components analysis. **PLoS Genetics**, San Francisco, v. 5, n. 10, p. e1000686, 2009.

MELO, L.C.; SANTOS, J.B. dos; FERREIRA, D.F. Mapping QTLs for reaction to powdered mildew and to angular leaf spot in common beans under different environments. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Rio de Janeiro, v. 37, n. 8, p. 1115–1126, 2002.

MIYAZAWA, M. Análises químicas de tecido vegetal. In: SILVA, F.C. **Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes**. 2. ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2009. p. 191-234.

MORAGHAN, J.T.; PADILLA, J.; ETCHEVERS, J.D.; GRAFTON, K.; ACOSTA-GALLEGOS, J.A. Iron accumulation in seed of common bean. **Plant and Soil**, The Hague, v. 246, p. 175–183, 2002.

MORRIS, G.P.; RAMU, P.; DESHPANDE, S.P.; HASH, C.T.; SHAH, T.; UPADHYAYA, H.D.; RIERA-LIZARAZU, O.; BROWN, P.J.; ACHARYA, C.B.; MITCHELL, S.E.; HARRIMAN, J.; GLAUBITZ, J.C.; BUCKLER, E.S.; KRESOVICH, S. Population genomic and genome-wide association studies of agroclimatic traits in sorghum. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 110, n. 2, p. 453–458, 2013.

MUKESHIMANA, G.; BUTARE, L.; CREGAN, P.B.; BLAIR, M.W.; KELLY, J.D. Quantitative trait loci associated with drought tolerance in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 54, n. 3, p. 923, 2014.

NEMLI, S.; ASCIOGUL, T.K.; KAYA, H.B.; KAHRAMAN, A.; EŞİYOK, D.; TANYOLAC, B. Association mapping for five agronomic traits in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.): association mapping for five agronomic traits. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v. 94, n. 15, p. 3141–3151, 2014.

NIMMAKAYALA, P.; LEVI, A.; ABBURI, L.; ABBURI, V.; TOMASON, Y.R.; SAMINATHAN, T.; VAJJA, V.; MALKARAM, S.; REDDY, R.; WEHNER, T.C.; MITCHELL, S.E.; REDDY, U.K. Single nucleotide polymorphisms generated by genotyping by sequencing to characterize genome-wide diversity, linkage disequilibrium, and selective sweeps in cultivated watermelon. **BMC Genomics**, Chichester, v. 15, n. 1, p. 767, 2014.

NODARI, R.O.; TSAIL, S.M.; GILBERTSON, R.L.; GEPTS, P. Towards an integrated linkage map of common bean. 2. Development of an RFLP-based linkage map. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 85, n. 5, p. 513-520, 1993.

ORAGUZIE, N.C.; RIKKERINK, E.H.A.; GARDINER, S.E.; SILVA, H.N. **Association mapping in plants**. New York: Springer, 2007. 278 p.

PARK, S.O.; COYNE, D.P.; JUNG, G.; SKROCH, P.W.; ARNAUD-SANTANA, E.; STEADMAN, J.; ARIYARATHNE, H.; NIENHUIS, J. Mapping of QTL for seed size and shape traits in common bean. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Alexandria, v. 125, p. 466–475, 2000.

PATTERSON, N.; PRICE, A.L.; REICH, D. Population structure and eigenanalysis. **PLoS Genetics**, San Francisco, v. 2, n. 12, p. e190, 2006.

PÉREZ-VEGA, E.; PAÑEDA, A.; RODRÍGUEZ-SUÁREZ, C.; CAMPA, A.; GIRALDEZ, R.; FERREIRA, J.J. Mapping of QTLs for morpho-agronomic and seed quality traits in a RIL population of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 120, n. 7, p. 1367–1380, 2010.

PERSEGUINI, J.M.K.C. **Estudo do desequilíbrio de ligação em *Phaseolus vulgaris* L. visando o mapeamento associativo de fatores bióticos e abióticos**, 2013. 147 p. Tese (Doutorado em Genética e Biologia Molecular) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2013.

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**, San Francisco, v. 11, n. 3, p. e0150506, 2016.

PERSEGUINI, J.M.K.C.; SILVA, G.M.B.; ROSA, J.R.B.F.; GAZAFFI, R.; MARÇAL, J.F.; CARBONELL, S.A.M.; CHIORATO, A. F.; ZUCCHI, M.I.; GARCIA, A.A.F.; BENCHIMOL-REIS, L.L. Developing a common bean core collection suitable for association mapping studies. **Genetics and Molecular Biology**, Ribeirão Preto, v. 38, n. 1, p. 67–78, 2015.

PETERSON, B.K.; WEBER, J.N.; KAY, E.H.; FISHER, H.S.; HOEKSTRA, H.E. Double digest RADseq: An Inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species. **PLoS One**, San Francisco, v. 7, n. 5, p. e37135, 2012.

PFEIFFER, W.; MCCLAFFERTY, B. HarvestPlus: breeding crops for better nutrition. **Crop Science**, Madison, v. 47, p. S88–S105, 2007.

POLAND, J.A.; BROWN, P.J.; SORRELLS, M.E.; JANNINK, J.-L. Development of high-density genetic maps for barley and wheat using a novel two-enzyme genotyping-by-sequencing approach. **PLoS One**, San Francisco, v. 7, n. 2, p. e32253, 2012.

PRICE, A.L.; ZAITLEN, N.A.; REICH, D.; PATTERSON, N. New approaches to population stratification in genome-wide association studies. **Nature Reviews Genetics**, London, v. 11, n. 7, p. 459–463, 2010.

PRICE, A.L.; PATTERSON, N.J.; PLENGE, R.M.; WEINBLATT, M.E.; SHADICK, N.A.; REICH, D. Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. **Nature Genetics**, New York, v. 38, n. 8, p. 904–909, 2006.

PRITCHARD, J.K.; PRZEWORSKI, M. Linkage disequilibrium in humans: models and data. **The American Journal of Human Genetics**, Bethesda, v. 69, n. 1, p. 1–14, 2001.

PRITCHARD, J.K.; STEPHENS, M.; DONNELLY, P. Inference of population structure using multilocus genotype data. **Genetics**, Austin, v. 155, n. 2, p. 945–959, 2000.

R CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. Vienna, 2014.

RAY, H.; BETT, K.; TAR'AN, B.; VANDENBERG, A.; THAVARAJAH, D.; WARKENTIN, T. Mineral micronutrient content of cultivars of field pea, chickpea, common bean, and lentil grown in saskatchewan, Canada. **Crop Science**, Madison, v. 54, n. 4, p. 1698, 2014.

REICH, D.; PRICE, A.L.; PATTERSON, N. Principal component analysis of genetic data. **Nature Genetics**, New York, v. 40, n. 5, p. 491–492, 2008.

RESENDE, M.D.V.; RESENDE, M.F.R.; SANSALONI, C.P.; PETROLI, C.D.; MISSIAGGIA, A.A.; AGUIAR, A.M.; ABAD, J.M.; TAKAHASHI, E.K.; ROSADO, A.M.; FARIA, D.A.; PAPPAS, G.J.; KILIAN, A.; GRATAPAGLIA, D. Genomic selection for growth and wood quality in Eucalyptus: capturing the missing heritability and accelerating breeding for complex traits in forest trees. **New Phytologist**, Cambridge, v. 194, n. 1, p. 116–128, 2012.

RESENDE, O.; CORRÊA, P.C.; FARONI, L.R.D.; CECON, P.R. Avaliação da qualidade tecnológica do feijão durante o armazenamento. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 32, n. 2, p. 517–524, 2008.

RIBEIRO, N.D. Potencial de aumento da qualidade nutricional do feijão por melhoramento genético. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 31, n. 4, p. 1367, 2011. Suplemento.

ROBERTS, A.; MCMILLAN, L.; WANG, W.; PARKER, J.; RUSYN, I.; THREADGILL, D. Inferring missing genotypes in large SNP panels using fast nearest-neighbor searches over sliding windows. **Bioinformatics**, London, v. 23, n. 13, p. i401–i407, 2007.

ROGERS, A.R.; HUFF, C. Linkage disequilibrium between loci with unknown phase. **Genetics**, Austin, v. 182, n. 3, p. 839–844, 2009.

ROSSI, M.; BITOCCHI, E.; BELLUCCI, E.; NANNI, L.; RAU, D.; ATTENE, G.; PAPA, R. Linkage disequilibrium and population structure in wild and domesticated populations of *Phaseolus vulgaris* L. **Evolutionary Applications**, New York, v. 2, n. 4, p. 504–522, 2009.

SALON, C.; MUNIER-JOLAIN, N.G.; DUC, G.; VOISIN, A.-S.; GRANDGIRARD, D.; LARMURE, A.; EMERY, R.J.N.; NEY, B. Grain legume seed filling in relation to nitrogen acquisition: a review and prospects with particular reference to pea. **Agronomie**, Paris, v. 21, n. 6/7, p. 539–552, 2001.

SANKARAN, R.P.; HUGUET, T.; GRUSAK, M.A. Identification of QTL affecting seed mineral concentrations and content in the model legume *Medicago truncatula*. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 119, p. 241–253, 2009.

SANSALONI, C.; PETROLI, C.; JACCOUD, D.; CARLING, J.; DETERING, F.; GRATTAPAGLIA, D.; KILIAN, A. Diversity arrays technology (DArT) and next-generation sequencing combined: genome-wide, high throughput, highly informative genotyping for molecular breeding of *Eucalyptus*. **BMC Proceedings**, Chichester, v. 5, n. Suppl 7, p. P54, 2011.

SCHAWANITZ, F. **The origin of cultivated plants**. Cambridge: Harvard University Press, 1967.

SCHEFFÉ, H. **The analysis of variance**. New York: Wiley-Interscience, 1999. 477 p. (Wiley Classics Library).

SCHILTZ, S.; MUNIER-JOLAIN, N.; JEUDY, C.; BURSTIN, J.; SALON, C. Dynamics of exogenous nitrogen partitioning and nitrogen remobilization from vegetative organs in pea revealed by <sup>15</sup>N in vivo labeling throughout seed filling. **Plant Physiology**, Washington, v. 137, n. 4, p. 1463–1473, 2005.

SCHMUTZ, J.; MCCLEAN, P.E.; MAMIDI, S.; WU, G.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.; BARRY, K.; BLAIR, M.; BRICK, M.A.; CHOVIATIA, M.; GEPTS, P.; GOODSTEIN, D.M.; GONZALES, M.; HELLSTEN, U.; HYTEN, D.L.; JIA, G.; KELLY, J.D.; KUDRNA, D.; LEE, R.; RICHARD, M.M.S.; MIKLAS, P.N.; OSORNO, J.M.; RODRIGUES, J.; THAREAU, V.; URREA, C.A.; WANG, M.; YU, Y.; ZHANG, M.; WING, R.A.; CREGAN, P.B.; ROKHSAR, D.S.; JACKSON, S. . A reference genome for common bean and genome-wide analysis of dual domestications. **Nature Genetics**, New York, v. 46, n. 7, p. 707–713, 2014.

SCHWARZ, G. Estimating the dimension of a model. **The Annals of Statistics**, Hayward, v. 6, n. 2, p. 461–464, 1978.

SEARLE, S.R. **Linear models**: Searle/linear. Hoboken: John Wiley, 1997. 532 p.

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**, New York, v. 44, n. 7, p. 825–830, 2012.

SHI, C.; NAVABI, A.; YU, K. Association mapping of common bacterial blight resistance QTL in Ontario bean breeding populations. **BMC Plant Biology**, Chichester, v. 11, n. 1, p. 52, 2011.

SILVA, D.A. da; ESTEVES, J.A.F.; MESSIAS, U.; TEIXEIRA, A.; GONÇALVES, J.G.R.; CHIORATO, A.F.; CARBONELL, S.A.M. Efficiency in the use of phosphorus by common bean genotypes. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 71, n. 3, p. 232–239, 2014.

SINGH, S.P.; NODARI, R.; GEPTS, P. Genetic diversity in cultivated common bean: I. Allozymes. **Crop Science**, Madison, v. 31, n. 1, p. 19–23, 1991.

SLATKIN, M. Linkage disequilibrium: understanding the evolutionary past and mapping the medical future. **Nature Reviews Genetics**, London, v. 9, n. 6, p. 477–485, 2008.

STRAM, D.O. Tag SNP selection for association studies. **Genetic Epidemiology**, New York, v. 27, n. 4, p. 365–374, 2004.

SVISHCHEVA, G.R.; AXENOVICH, T.I.; BELONOGOVA, N.M.; VAN DUIJN, C.M.; AULCHENKO, Y.S. Rapid variance components–based method for whole-genome association analysis. **Nature Genetics**, New York, v. 44, n. 10, p. 1166–1170, 2012.

TAR'AN, B.; MICHAELS, T.E.; PAULS, K.P. Genetic mapping of agronomic traits in common bean. **Crop Science**, Madison, v. 42, n. 2, p. 544, 2002.

TAUTZ, D. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 17, n. 16, p. 6463–6471, 1989.

TEMPLETON, A.R. **Population genetics and microevolutionary theory**. Hoboken: Wiley-Liss, 2006. 705 p.

THORNSBERRY, J.M.; GOODMAN, M.M.; DOEBLEY, J.; KRESOVICH, S.; NIELSEN, D.; BUCKLER, E.S. *Dwarf8* polymorphisms associate with variation in flowering time. **Nature Genetics**, New York, v. 28, n. 3, p. 286–289, 2001.

TIAN, F.; BRADBURY, P.J.; BROWN, P.J.; HUNG, H.; SUN, Q.; FLINT-GARCIA, S.; ROCHEFORD, T.R.; MCMULLEN, M.D.; HOLLAND, J.B.; BUCKLER, E.S. Genome-wide association study of leaf architecture in the maize nested association mapping population. **Nature Genetics**, New York, v. 43, n. 2, p. 159–162, 2011.

TOHME, J.; GONZALEZ, D.O.; BEEBE, S.; DUQUE, M.C. AFLP analysis of gene pools of a wild bean core collection. **Crop Science**, Madison, v. 36, n. 5, p. 1375, 1996.

TSAI, S.M.; NODARI, R.O.; MOON, D.H.; CAMARGO, L.E.A.; VENCOVSKY, R.; GEPTS, P. QTL mapping for nodule number and common bacterial blight in *Phaseolus vulgaris* L. In: HARDARSON, G.; BROUGHTON, W.J. **Molecular microbial ecology of the soil**. Amsterdam: Springer, 1998. p. 135–145.

TURUKO, M.; MOHAMMED, A. Effect of different phosphorus fertilizer rates on growth, dry matter yield and yield components of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). **World Journal of Agricultural Research**, Melbourne, v. 2, n. 3, p. 88–92, 2014.

VAN ORSOUW, N.J.; HOGERS, R.C.J.; JANSSEN, A.; YALCIN, F.; SNOEIJERS, S.; VERSTEGE, E.; SCHNEIDERS, H.; VAN DER POEL, H.; VAN OEVEREN, J.; VERSTEGEN, H.; VAN EIJK, M.J.T. Complexity reduction of polymorphic sequences (CRoPS<sup>TM</sup>): a novel approach for large-scale polymorphism discovery in complex genomes. **PLoS One**, San Francisco, v. 2, n. 11, p. e1172, 2007.

VAN TASSELL, C.P.; SMITH, T.P.L.; MATUKUMALLI, L.K.; TAYLOR, J.F.; SCHNABEL, R.D.; LAWLEY, C.T.; HAUDENSCHILD, C.D.; MOORE, S.S.; WARREN, W.C.; SONSTEGARD, T.S. SNP discovery and allele frequency estimation by deep sequencing of reduced representation libraries. **Nature Methods**, New York, v. 5, n. 3, p. 247–252, 2008.

VIEIRA, M.L.C.; VELLO, N.A.; SILVA FILHO, M.C. Genética e melhoramento vegetal. In: MIR, L. **Genômica**. São Paulo: Atheneu, 2004. p. 679–703.

VISSCHER, P.M.; YANG, J.; GODDARD, M.E. A Commentary on “common snps explain a large proportion of the heritability for human height” by Yang. (2010). **Twin Research and Human Genetics**, Cambridge, v. 13, n. 6, p. 517–524, 2010.

VLASOVA, A.; CAPELLA-GUTIÉRREZ, S.; RENDÓN-ANAYA, M.; HERNÁNDEZ-OÑATE, M.; MINOCHE, A.E.; ERB, I.; CÂMARA, F.; PRIETO-BARJA, P.; CORVELO, A.; SANSEVERINO, W.; WESTERGAARD, G.; DOHM, J.C.; PAPPAS, G.J.; SABURIDO-ALVAREZ, S.; KEDRA, D.; GONZALEZ, I.; COZZUTO, L.; GÓMEZ-GARRIDO, J.; AGUILAR-MORÓN, M.A.; ANDREU, N.; AGUILAR, O.M.; GARCIA-MAS, J.; ZEHNSDORF, M.; VÁZQUEZ, M.P.; DELGADO-SALINAS, A.; DELAYE, L.; LOWY, E.; MENTABERRY, A.; VIANELLO-BRONDANI, R.P.; GARCÍA, J.L.; ALIOTO, T.; SÁNCHEZ, F.; HIMMELBAUER, H.; SANTALLA, M.; NOTREDAME, C.; GABALDÓN, T.; HERRERA-ESTRELLA, A.; GUIGÓ, R. Genome and transcriptome analysis of the Mesoamerican common bean and the role of gene duplications in establishing tissue and temporal specialization of genes. **Genome Biology**, Oxford, v. 17, n. 1, p. 1-18, 2016. Disponível em: <<http://genomebiology.com/2016/17/1/32>>. Acesso em: 06 jul. 2016.

VOS, P.; HOGERS, R.; BLEEKER, M.; REIJANS, M.; LEE, T. van de; HORNES, M.; FRITERS, A.; POT, J.; PALEMAN, J.; KUIPER, M.; ZABEAU, M. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 23, n. 21, p. 4407–4414, 1995.

VSN INTERNATIONAL. **GenStat for windows**. Hemel Hempstead, 2015.

WALLACE, D.H.; BAUDOIN, J.P.; BEAVER, J.; COYNE, D.P.; HALSETH, D.E.; MASAYA, P.N.; MUNGER, H.M.; MYERS, J.R.; SILBERNAGEL, M.; YOURSTONE, K.S.; ZOBEL, R.W. Improving efficiency of breeding for higher crop yield. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 86, n. 1, p. 27-40, 1993.

WANG, Q.; TIAN, F.; PAN, Y.; BUCKLER, E.S.; ZHANG, Z. A super powerful method for genome wide association study. **PLoS One**, San Francisco, v. 9, n. 9, p. e107684, 2014.

WANG, T.L.; DOMONEY, C.; HEDLEY, C.L.; CASEY, R.; GRUSAK, M.A. Can we improve the nutritional quality of legume seeds? **Plant Physiology**, Washington, v. 131, p. 886–891, 2003.

WARNES, G.; LEISCH, F. **Genetics**: population genetics. R package version 1.2.0, 2005. Disponível em: <<http://cran.r-project.org>>. Acesso em: 13 jul. 2016.

WEIR, B.S. Inferences about linkage disequilibrium. **Biometrics**, Washington, v. 35, n. 1, p. 235, 1979.

WELCH, R.M.; GRAHAM, R.D. A new paradigm for world agriculture: productive, sustainable and nutritious food systems to meet human needs. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 60, p. 1–10, 1999.

WEN, Z.; BOYSE, J.F.; SONG, Q.; CREGAN, P.B.; WANG, D. Genomic consequences of selection and genome-wide association mapping in soybean. **BMC Genomics**, Chichester, v. 16, n. 1, 2015. Disponível em: <<http://www.biomedcentral.com/1471-2164/16/671>>. Acesso em: 03 jul. 2016.

WHITE, P.J.; BROADLEY, M.R. Biofortification of crops with seven mineral elements often lacking in human diets - iron, zinc, copper, calcium, magnesium, selenium and iodine: Research review. **New Phytologist**, Cambridge, Cambridge, v. 182, n. 1, p. 49–84, 2009.

WILLIAMS, J.G.; KUBELIK, A.R.; LIVAK, K.J.; RAFALSKI, J.A.; TINGEY, S.V. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. **Nucleic Acids Research**, Oxford, v. 18, n. 22, p. 6531–6535, 1990.

WIMMER, V.; ALBRECHT, T.; AUINGER, H.-J.; SCHON, C.-C. synbreed: a framework for the analysis of genomic prediction data using R. **Bioinformatics**, London, v. 28, n. 15, p. 2086–2087, 2012.

WU, H.; LI, L.; DU, J.; YUAN, Y.; CHENG, X.; LING, H.-Q. Molecular and biochemical characterization of the Fe(III) chelate reductase gene family in *Arabidopsis thaliana*. **Plant and Cell Physiology**, Kyoto, v. 46, p. 1505–1514, 2005.

YANG, J.; BENYAMIN, B.; MCEVOY, B.P.; GORDON, S.; HENDERS, A.K.; NYHOLT, D.R.; MADDEN, P.A.; HEATH, A.C.; MARTIN, N.G.; MONTGOMERY, G.W.; GODDARD, M.E.; VISSCHER, P.M. Common SNPs explain a large proportion of the heritability for human height. **Nature Genetics**, New York, v. 42, n. 7, p. 565–569, 2010.

YANG, J.; ZAITLEN, N.A.; GODDARD, M.E.; VISSCHER, P.M.; PRICE, A.L. Advantages and pitfalls in the application of mixed-model association methods. **Nature Genetics**, New York, v. 46, n. 2, p. 100–106, 2014.

YU, J.; PRESSOIR, G.; BRIGGS, W.H.; VROH BI, I.; YAMASAKI, M.; DOEBLEY, J.F.; MCMULLEN, M.D.; GAUT, B.S.; NIELSEN, D.M.; HOLLAND, J.B.; KRESOVICH, S.; BUCKLER, E.S. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. **Nature Genetics**, New York, v. 38, n. 2, p. 203–208, 2006.



ZHANG, Z.; ERSOZ, E.; LAI, C.-Q.; TODHUNTER, R.J.; TIWARI, H.K.; GORE, M.A.; BRADBURY, P.J.; YU, J.; ARNETT, D.K.; ORDOVAS, J.M.; BUCKLER, E.S. Mixed linear model approach adapted for genome-wide association studies. **Nature Genetics**, New York, v. 42, n. 4, p. 355–360, 2010.

ZHAO, K.; ARANZANA, M.J.; KIM, S.; LISTER, C.; SHINDO, C.; TANG, C.; TOOMAJIAN, C.; ZHENG, H.; DEAN, C.; MARJORAM, P.; NORDBORG, M. An Arabidopsis example of association mapping in structured samples. **PLoS Genetics**, San Francisco, v. 3, n. 1, p. e4, 2007.

ZHOU, X.; STEPHENS, M. Genome-wide efficient mixed-model analysis for association studies. **Nature Genetics**, New York, v. 44, n. 7, p. 821–824, 2012.

ZHOU, Z.; JIANG, Y.; WANG, Z.; GOU, Z.; LYU, J.; LI, W.; YU, Y.; SHU, L.; ZHAO, Y.; MA, Y.; FANG, C.; SHEN, Y.; LIU, T.; LI, C.; LI, Q.; WU, M.; WANG, M.; WU, Y.; DONG, Y.; WAN, W.; WANG, X.; DING, Z.; GAO, Y.; XIANG, H.; ZHU, B.; LEE, S.-H.; WANG, W.; TIAN, Z. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. **Nature Biotechnology**, New York, v. 33, n. 4, p. 408–414, 2015. Disponível em: <<http://www.nature.com/doi/10.1038/nbt.3096>>. Acesso em: 09 jul. 2016.

ZHU, C.; YU, J. Nonmetric multidimensional scaling corrects for population structure in association mapping with different sample types. **Genetics**, Austin, v. 182, n. 3, p. 875–888, 2009.

ZHU, C.; GORE, M.; BUCKLER, E.S.; YU, J. Status and prospects of association mapping in plants. **The Plant Genome Journal**, Madison, v. 1, n. 1, p. 5–20, 2008.

ZUO, Y.; ZHANG, F. Iron and zinc biofortification strategies in dicot plants by intercropping with gramineous species. a review. **Agronomy for Sustainable Development**, Paris, v. 29, n. 1, p. 63–71, 2009.