

## CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS E ULTRA-ESTRUTURAIS RELACIONADAS COM A RESISTÊNCIA À ANTRACNOSE EM PLANTAS CULTIVADAS COM ÊNFASE NA CULTURA DO FEIJOEIRO

Vanessa de Fátima Jerba<sup>1</sup>

Roberto Antonio Rodella<sup>2</sup>

### RESUMO

A antracnose é uma doença fúngica causada pela fase anamorfa do ascomiceto *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld. & Schrenk, sendo de grande importância em inúmeras culturas. No Brasil esta doença acarreta grandes prejuízos, principalmente, à cultura do feijoeiro. Os estudos anatômicos visam caracterizar as estruturas que dificultam o estabelecimento da infecção. As análises histopatológicas permitem identificar os tecidos infectados pelos patógenos, associando-os com a fisiologia da planta e com os prejuízos causados ao vegetal. Com o advento da microscopia eletrônica, foi possível detalhar as interações entre a célula e o patógeno ao nível ultra-estrutural, obtendo-se uma relação mais estreita com a fisiologia e bioquímica da célula infectada. Estas técnicas possibilitaram a observação de deposição de substâncias na parede celular no ponto de penetração do patógeno, assim como a compreensão da atividade enzimática no decorrer da infecção. As informações obtidas com estes estudos auxiliam na determinação dos tipos de resistências ocorrentes em um patossistema, e contribuí com as pesquisas aplicadas ao manejo da antracnose.

---

<sup>1</sup>Doutoranda em Botânica, Instituto de Biociências-UNESP. [vjerba@bol.com.br](mailto:vjerba@bol.com.br)

<sup>2</sup>Departamento de Botânica, Instituto de Biociências-UNESP. Cx. Postal 510, CEP 18618-000, Botucatu, SP, Brasil. E-mail: [rodella@ibb.unesp.br](mailto:rodella@ibb.unesp.br)

**Palavras-chave:** anatomia, histopatologia, ultra-estrutura, resistência estrutural, antracnose do feijoeiro, *Colletotrichum lindemuthianum*, *Glomerella cingulata*.

## ABSTRACT

### ANATOMICAL AND ULTRASTRUCTURAL CHARACTERISTICS RELATED TO ANTHRACNOSE RESISTANCE IN CROP PLANTS WITH EMPHASIS IN THE BEAN CROP

The anthracnose is a fungal disease caused by the anamorph of *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld. & Schrenk, and it is very important to many cultures. In Brazil, this disease has caused much damage, mainly to bean crop. The anatomical studies aimed to characterize the anatomy and other structures to reduce the infection. The histopathological analysis can identify the infected tissues by pathogens relation with the plant physiology and the understanding the damage caused to the plants. The use of electron microscopy can detail the interaction between the cell and the pathogens level with ultrastructure and establish the connection between the infected cell physiology and biochemistry. These techniques make it possible to observe substances deposited in the cell wall at the pathogens penetration sites, and understand the enzymatic activity in the infection process. The information obtained in these studies helps to determine the kinds of resistance in the pathosystem, and contributed with the applied research to anthracnose handling.

**Key words:** anatomy, histopathology, ultrastructure, structural resistance, bean anthracnose, *Colletotrichum lindemuthianum*, *Glomerella cingulata*.

## INTRODUÇÃO

Os estudos anatômicos relacionados à Fitopatologia são de importância fundamental para o entendimento dos mecanismos ocorrentes nos diversos patossistemas, sendo estes responsáveis pelos diversos graus de resistência e susceptibilidade às doenças vegetais.

Segundo Pascholati e Leite (1995) as plantas desenvolveram mecanismos de defesa contra os fitopatógenos, os quais respondem imediatamente após a presença destes organismos nos tecidos hospedeiros. Nesta interação o simples contato entre o fitopatógeno e a planta desencadeia uma série de reações de reconhecimento, resultando em modificações bioquímicas e fisiológicas e, posteriormente, em mudanças morfológicas visíveis. O conhecimento da maneira pela qual um fitopatógeno altera a fisiologia e o crescimento do vegetal pode auxiliar no combate às doenças, assim como também na diminuição dos danos causados às culturas.

As interações em um patossistema se estabelecem por meio de uma coevolução entre o fitopatógeno e a planta hospedeira (Alzete-Marin et al., 1997). Segundo Balardin (2001), enquanto a espécie vegetal tenta através de diferentes estratégias inibir o ataque do patógeno, este procura de diversas formas desenvolver uma interação compatível com a planta. Um dos processos marcantes na domesticação de uma espécie hospedeira é a redução da sua diversidade genética, enquanto os patógenos desenvolvem mecanismos eficazes no surgimento de novos patótipos adaptados às variações do hospedeiro.

Hijwegen (1988) afirma que a coevolução dos fungos biotróficos e seus hospedeiros é um sistema interessante, especialmente quando usado para deduzir relações e elaborar sistema filogenético em duas direções, uma do patógeno e outra da planta hospedeira, que posteriormente, se tornam

congruentes. Esta coevolução originou um patossistema com benefício unidirecional, onde o patógeno explora a espécie hospedeira e esta por sua vez não se beneficia da interação.

Dentre os vários patossistemas envolvendo fungos fitopatogênicos e planta hospedeira destaca-se o gênero *Colletotrichum*, que agrega espécies com comportamentos diversos, incluindo espécies saprofiticas e fitopatogênicas. Esta variação no comportamento foi estudada por Zulfiqar et al. (1996) em citros, verificando-se que o *C. acuntatum* mostrou-se patogênico e provocou perdas na produção dos frutos, enquanto o *C. gloeosporioides* causou infecções quiescentes em tecidos injuriados e senescentes.

De acordo com Lopez (2001), as espécies patogênicas de *Colletotrichum* podem ter diversas espécies hospedeiras, desde culturas agrícolas e plantas medicinais, aos arbustos e árvores silvestres, causando podridões de colmos, caules e frutos, secas de ponteiros, manchas foliares e, principalmente, antracnoses. Este último tipo de doença é caracterizado por lesões necróticas profundas nos tecidos infectados.

A antracnose é uma doença cosmopolita, causada pelo fungo mitosporico *Colletotrichum*, o qual corresponde a *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld. & Schrenk f.sp. *phaseolae*, em sua fase teleomorfa (Arx, 1974; Sutton, 1992). No Brasil esta doença tem importância em várias culturas como em cereais, grãos, frutas, hortaliças e em espécies de interesse florestal, causando perdas consideráveis no produto rentável da cultura.

O gênero *Colletotrichum* pode atacar toda a parte aérea da planta, incluindo a parte reprodutiva como flores e frutos. Através dos frutos infectados pode ocorrer contaminação das sementes, que são consideradas

veículo de disseminação do patógeno em algumas espécies, como por exemplo, em feijoeiro (Bianchini et al., 1997; Vechiato et al., 1997).

Bedendo (1995) afirma que quando a doença ataca as folhas da hospedeira, há uma interferência direta no processo fotossintético e com isto ocorre queda na produtividade da planta. Os danos econômicos provocados são resultantes desta redução fotossintética, o que implica em menor desenvolvimento vegetativo, redução no rendimento e diminuição na qualidade dos produtos.

O estado nutricional da planta pode interferir no desenvolvimento de várias doenças, pois diversos elementos têm importância nos processos fisiológicos. De acordo com Muniz et al. (1991), dentre estes elementos, o cálcio tem destaque por apresentar influência na estabilidade das biomembranas e efeito sobre a absorção de outros íons pelas células vegetais. Entretanto, a concentração de cálcio no substrato não apresenta relação direta com a resistência e a susceptibilidade à antracnose.

O controle da antracnose pode ser feito pela utilização de cultivares resistentes, porém este mecanismo é dificultado pela ampla variedade do patógeno (Somavilla e Prestes, 1999). Esta dificuldade de incorporar em um único genótipo resistência a diversos patótipos justifica a necessidade da utilização do controle integrado, com destaque para o tratamento químico (Rava et al., 1998).

Varietades de feijoeiro foram testadas em relação a sua susceptibilidade ou resistência à antracnose, com o objetivo de observar as variações de reações entre esta cultura e o *C. lindemuthianum* (Barrus, 1911); entretanto, não foi enfatizado os tipos de resistência apresentados no patossistema. Recentemente, estes trabalhos são realizados em nível de patótipos, como por exemplo, a identificação de dois novos patótipos no Rio Grande do Sul (Somavila e Prestes, 1999). As reações entre os patótipos e a planta hospedeira podem também apresentar variações quanto à parte da

planta inoculada, testando-se diferentes raças fisiológicas de patótipos de *Colletotrichum* em plântulas, vagens e sementes de diversos cultivares de feijoeiro (Araújo et al., 1994).

### **Características anatômicas**

As resistências às doenças vegetais são propiciadas por vários eventos bioquímicos e estruturais que ocorrem simultaneamente no processo de defesa. Para melhor entendimento dos mecanismos de resistência é fundamental o estudo dos eventos biológicos que ocorrem no desenvolvimento de uma doença. Para isto são necessárias informações anatômicas e histopatológicas de interações compatíveis e incompatíveis.

De acordo com Agrios (1997), a resistência pode ter natureza estrutural ou bioquímica e, ainda, estar presente antes ou após o contato com o patógeno, as quais são designadas passivas e induzidas, respectivamente. As resistências passivas não são específicas, sendo utilizadas pela planta contra doenças, pragas e, até mesmo, contra fatores abióticos.

Dentre os mecanismos de resistência passiva estrutural, os tricomas, a composição da cutícula, a estrutura dos estômatos e a topografia da superfície vegetal têm importante papel no desenvolvimento do patógeno (Jiménez-díaz, 1996). Os tricomas evitam a formação do filme de água sobre a superfície da planta hospedeira, necessário à germinação de esporos fúngicos, assim como evita o contato direto entre os insetos e a epiderme da planta.

Para a antracnose do feijoeiro, Jerba et al. (2002b) observaram maior pilosidade em cultivares resistentes à doença, assim como desenvolvimento do fungo mais lento na superfície destes cultivares, permanecendo as hifas na superfície da folha enovelada nos tricomas

presentes, indicando haver uma relação entre a densidade de tricomas e a resistência à antracnose. Em doenças cujos patógenos penetram passivamente pelos estômatos, não há relação entre a densidade de tricomas e a resistência, como foi constatado para *Uromyces appendiculatus* e feijoeiro (Fiume, 1994).

Além dos tricomas, a cutícula e os tecidos lignificados funcionam como uma barreira mecânica à invasão do fungo (Pascholati e Leite, 1995). A interrupção do crescimento fúngico por camadas de células lignificadas foi verificada por Griffey e Leach (1965), em hipocótilos de feijoeiro de diferentes idades contaminados com antracnose; nos hipocótilos mais velhos, que apresentam tecidos lignificados, o fungo se desenvolveu apenas no córtex sem atingir a medula, enquanto que resultado contrário foi observado no hipocótilo jovem.

Jerba et al. (2002a) quantificaram os tecidos presentes nas nervuras foliares de cultivares de feijoeiro, e concluíram que no cultivar susceptível à antracnose a nervura apresentou maior quantidade de tecidos, revelando assim maior calibre em relação aos cultivares resistentes, tornando-se desta maneira as nervuras mais evidentes no cultivar com menor nível de resistência, o que facilita a penetração do patógeno da antracnose.

Os mecanismos bioquímicos utilizados pela planta para inibir o desenvolvimento do patógeno envolvem principalmente a produção de compostos fenólicos, melaninas e antibióticos, além da secreção de enzimas líticas e proteínas inibidora de enzimas fúngicas (Bell, 1981). De acordo com Pascholati e Leite (1995), as fitoalexinas atuam nos ápices das hifas, inibindo a atividade envolvida na síntese de parede celular, resultando na ruptura das hifas e conseqüente morte do fungo.

Mauseth (1995) afirma que os compostos fenólicos podem inibir enzimas digestivas e degradadoras, impedindo desta forma a colonização dos tecidos. Em cultivares de feijoeiro resistentes à antracnose, Jerba et al.

(2002c) verificaram que a degradação celular na nervura foliar é mais lenta nestes cultivares, em relação ao cultivar susceptível; este comportamento foi associado à ocorrência da reação de hipersensibilidade e liberação de compostos fenólicos nas horas iniciais de desenvolvimento do fungo nos cultivares resistentes, reagindo precocemente ao patógeno.

De acordo com Aist (1983), as respostas estruturais desenvolvidas pelo tecido hospedeiro em relação ao ataque patogênico são caracterizadas principalmente por deposição de carboidratos, compostos fenólicos e suberina nas paredes celulares; quando esta modificação na composição das paredes ocorre em várias células, forma-se uma barreira tecidual ao progresso do patógeno na planta hospedeira. Estes tecidos produzidos apresentam, em sua grande maioria, paredes lignificadas ou suberificadas, e desempenham função de isolamento do patógeno nas áreas infectadas, assim como de proteção das áreas sadias.

A avaliação das modificações estruturais, em resposta ao ataque de *C. lindemuthianum* em feijoeiro, foi realizada por Skipp e Deveral (1972), os quais mostraram que os tecidos resistentes ao fungo sofrem necroses e apresentavam “material reacional” no local de penetração das hifas. Esta deposição de material foi também referida por Allard (1974), em outros cultivares de feijoeiro infectados com antracnose; a esta estrutura formada pela deposição de material o autor denominou de calosidades.

A histopatologia de melão infectado com *C. orbiculare*, em variedades susceptíveis e resistentes, foi estudada por Anderson e Walker (1962). Estes autores constataram que no cultivar susceptível os tecidos clorofilados foram mais sensíveis que os não fotossintéticos, e o fungo demonstrou afinidade pelo tecido vascular, crescendo pelo floema e parênquima do feixe. Nos tecidos dos cultivares resistentes houve morte das

células epidérmicas infectadas, resultando, conseqüentemente, na morte da hifa.

Daykin e Milholand (1984) observaram, em cultivares resistentes de *Vitis rotundifolia*, a ocorrência de morte das células infectadas, assim como o escurecimento do protoplasto das células adjacentes à infecção. Em estudos histopatológicos de *Aeschynomene virginica* (angiquinho, paquinha) concluiu-se que o aparecimento de sintomas é decorrente de mortes celulares e coalizão dos tecidos infectados (Tebest et al., 1978).

### Características ultra-estruturais

Os estudos ultra-estruturais auxiliam no conhecimento do mecanismo de ataque do patógeno e de defesa da planta, detalhando as estruturas de infecção do fungo, assim como as respostas de defesa. De acordo com Bailey et al. (1992) o apressório das espécies de *Colletotrichum* apresenta parede celular composta por três camadas, ocorrendo impregnação de melanina na parede mais interna, sendo a formação destes apressórios sempre acompanhada de secreção mucilagínosa.

A presença de melanina na parede celular de conídios e apressórios está relacionada com a proteção aos raios solares. No desenvolvimento de *C. gloeosporioides* em *Stylosanthes* spp. os apressórios sem melanina penetram suas hifas mais rapidamente nos tecidos da planta hospedeira, em relação aos apressórios melanizados, indicando que estes apressórios podem retardar a penetração das hifas devido a esta proteção (Irwin et al., 1984).

Segundo Landes e Hoffman (1979b), durante o processo de penetração de *C. lindemuthianum*, *C. gloeosporioides*, *C. langenarum* e *C. trifolii*, formam-se poros germinativos nos apressórios, os quais agem por pressão hidrostática no local de penetração. Na parede celular da espécie vegetal ocorre a formação da prega de infecção, que se apresenta como uma

perfuração na parede, por onde ocorre a penetração do protoplasto fúngico para o interior da célula vegetal.

O estudo das características ultra-estruturais responde a muitas questões levantadas por análises anatômicas e histopatológicas. De acordo com Brett e Waldron (1996), o mecanismo mais comum de defesa na parede celular é a formação de barreiras à penetração do *Colletotrichum* em células vegetais; dentre estas barreiras destaca-se a deposição de calose, a qual forma uma estrutura denominada de papila. Esta estrutura tem características que correspondem às calosidades observadas em microscópio óptico por Allard (1974).

O mecanismo mais comum de resistência às doenças vegetais é a reação de hipersensibilidade (Goodman e Novacky, 1994), na qual ocorre morte da célula infectada como resposta à invasão das hifas. Esta reação pode ser acompanhada pela liberação de fitoalexinas nos tecidos resistentes, impedindo o avanço do patógeno nos tecidos vegetais (Bailey et al., 1981). De acordo com Mercer et al. (1975), em células de feijoeiro resistentes à antracnose, esta reação ocorre no início do desenvolvimento do patógeno e sempre em pequenas áreas. As células que não sofrem necrose podem isolar a hifa através da deposição de material na parede celular, mantendo a hifa adjacente à parede e o protoplasto vivo.

A maioria das reações de resistência está relacionada com o início do parasitismo, porém Landes e Hoffmann (1979a), ao estudarem o desenvolvimento pré-infeccional de *C. lindemuthianum* em feijoeiro, observaram que nos cultivares analisados não houve diferença no processo inicial da doença. A degradação enzimática da parede celular vegetal pela hifa de penetração mostrou-se com a mesma intensidade nos cultivares de diferentes graus de resistência, enquanto que a idade dessas células apresentou relação com a resistência à penetração das hifas.

A parede celular da planta pode responder diretamente ao ataque patogênico, como também sinalizar processos de infecção. Esta sinalização ocorre por liberação de fragmentos pécticos da parede celular primária e da lamela média, os quais são considerados elicitores endógenos (Esquerré-Tugayé et al., 1992).

Os elicitores são específicos para cada espécie de *Colletotrichum*, e a especificidade no reconhecimento e na reação da defesa foi estudada por Cervone et al. (1981), em plantas de feijoeiro. Este estudo revelou que a especificidade da interação não só ocorre em nível de parede celular como também no protoplasto, uma vez que protoplastos de batata não apresentaram efeito sobre as poligalacturonases e pectinas liases de *C. lindemuthianum*, ocorrendo efeito contrário em protoplastos de feijoeiro. As poligalacturonases podem ser inibidas por ação de proteínas inibidoras e estas, de acordo com Cervone et al. (1990), apresentam certo grau de especificidade, pois foi verificado que as PGIP (proteína inibidora de poligalacturonase) de *Phaseolus* podem inibir enzimas pécticas de vários microorganismos, e não apenas de *C. lindemuthianum*.

A atividade destas enzimas foi estudada por Benhamou et al. (1991), em células de feijoeiro, e observaram intensa degradação na parede celular primária e na lamela média, assim como acúmulo dos fragmentos nos espaços intercelulares e nos locais de agregação citoplasmática, indicando haver relação entre os fragmentos pécticos e o sistema de defesa da planta.

Desta maneira podem-se observar a evolução e as tendências dos estudos anatômicos e ultra-estruturais aplicados ao entendimento do processo de resistência à antracnose. Os estudos mais recentes objetivam analisar a bioquímica e a ultra-estrutura do patossistema, visando melhor compreensão da interação trófica que ocorre no estabelecimento da infecção. Contudo, é possível concluir que estudos anatômicos e ultra-

estruturais contribuem para o conhecimento dos mecanismos de resistências envolvidos no patossistema, fato que colabora com pesquisas aplicadas ao controle desta doença.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRIOS, G.N., 1997. How Plants Defend Themselves Against Pathogens. In: \_\_\_\_\_. **Plant Pathol.**, 4.ed. California: Academic Press, p.93-114.
- AIST, J.R., 1983. Structure Response as Resistance Mechanisms. In: BAILEY, J.A.; DEVERALL, B.J. **The dynamics of host defense.** Sydney: Academic Press, p.33-70.
- ALLARD, C., 1974. Étude Histologique en Microscopie Optique de la Resistance du Haricot (*Phaseolus vulgaris*) a l'Anthraxose (*Colletotrichum lindemuthianum*) Gouvernée por le Gene Cornell. **Ann. Phytopathol.**, 6(4):359-383.
- ALZETE-MARIN, A.L.; BAIA, G.S.; BARROS, E.G.; CARVALHO, G.A.; FALEIRO, F.G.; MOREIRA, M.A.; PAULA Jr.; T.J., 1997. Análise da Diversidade Genética de Raças de *Colletotrichum lindemuthianum* que Ocorrem em Algumas Regiões do Brasil por Marcadores RAPD. **Fitopatol. Bras.**, 22(1):85-88.
- ANDERSON, J.L.; WALKER, J.C., 1962. Histology of Watermelon Anthracnose. **Phytopathology**, 52(7):650-653.
- ARAÚJO, E.; ZAMBOLIM, L.; VIEIRA, C.; CHAVES, G.M.; ARAÚJO, G.A. de A., 1994. Reações de Plântulas, Vagens e Sementes de Feijão, a Seis Raças Fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. et Magn.) Scrib. **Rev. Ceres**, 41(237):584-594.
- ARX, J.A. von, 1974. **The Genera of Fungi Sporulating in Pure Culture.** 2.ed. Vaduz: Gartner Verlag. 315p.

- BAILEY, J.A.; O'CONNELL, R.J.; PRING, R.J.; NASH, C., 1992. Infection Strategies of *Colletotrichum* Species. In: BAILEY, J.A.; JEGER, M.J. *Colletotrichum: Biology, Pathology and Control*. Melksham: Redwood Press, p.88-120.
- BAILEY, J.A.; ROWELL, R.W.; ARNOLD, G.M., 1981. The Temporal Relationship Between Host Cell Death, Phytoalexin Accumulation and Fungal Inhibition During Hypersensitive Reactions of *Phaseolus vulgaris* to *Colletotrichum lindemuthianum*. **Physiol. Plant Pathol.**, **17**(3):329-339.
- BALARDIN, R.S., 2001. Coevolução entre Plantas e Patógenos. **RAPP**, **9**:159-176.
- BARRUS, M.F., 1911. Variation of Varieties of Bean in their Susceptibility to Anthracnose. **Phytopathology**, **1**(6):191-195.
- BEDENDO, I.P., 1995. Manchas Foliáres. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATHI, H.; AMORIM, L. **Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos**. 3.ed. São Paulo: Ceres, p.848-858.
- BELL, A.A., 1981. Biochemical Mechanisms of Disease Resistance. **Ann. Rev. Plant Physiol.**, **32**:21-81.
- BENHAMOU, N.; LAFITTE, C.; BARTHE, J.P.; ESQUERRÉ-TUGAYÉ, M.T., 1991. Cell Surface Interaction Between Bean Leaf Cells and *Colletotrichum lindemuthianum*: Cytochemical Aspects of Pectin Breakdown and Fungal Endopolygalacturonase Accumulation. **Plant Physiol.**, **97**(1):234-244.
- BIANCHINI, A.; MARINGONI, A.C.; CARNEIRO, S.M.T.P.G., 1997. Doenças de Feijoeiro. In: KIMATHI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L.E.A.; REZENDE, J.A.M. **Manual de Fitopatologia: Doença das Plantas Cultivadas**. 3.ed. São Paulo: Ceres. p.376-399.

- BRETT, C.T.; WALDRON, K.W., 1996. The Cell Wall and Interaction With Other Organisms. In: \_\_\_\_\_. **Physiology and Biochemistry of Plant Cell Walls**. 2.ed. London: Champman & Hall, p.173-191.
- CERVONE, F.; ANDEBRHAN, T.; COUTTS, R.H.A.; WOOD, R.K.S., 1981. Effects of French Bean Tissue and Leaf Protoplast on *Colletotrichum lindemuthianum* poligalacturonase. **Phytopathol.**, **Z.102**:238-246.
- CERVONE, F.; LORENZO, G. de; PRESSEY, R.; DARVILL, A.G.; ALBERSHEIM, P., 1990. Can Phaseolus PGI Inhibit Pectic Enzymes from Microbes and Plants? **Phytochemistry**, **29(2)**:447-449.
- DAYKIN, M.E.; MILHOLAND, R.D., 1984. Histopathology of Ripe Rot Caused by *Colletotrichum gloeosporioides* on Muscadine Grape. **Phytopathology**, **74(11)**:1339-1341.
- ESQUERRÉ-TUGAYÉ, M.T.; MAZAU, D.; BARTHE, J.P; LAFITTE, C.; TOUZÉ, A., 1992. Mechanisms of Resistance to *Colletotrichum* Species. In: BAILEY, J.A.; JEGER, M.J. *Colletotrichum: Biology, Pathology and Control*. Melksham: Redwood Press, p.121-133.
- FIUME, F., 1994. Individuazione di Varieta di *Phaseolus vulgaris* L.e di *Phaseolus coccineus* L. con la Resistenza Verso *Uromyces appendiculatus* (Pers.) Unger. **Informatore Fitopatol.**, **44(11)**:49-57.
- GOODMAN, N.; NOVACKY, A.J., 1994. The Fungus-Induced Hypersensitive Reaction (HR). In: \_\_\_\_\_. **The Hypersensitive Reaction in Plants to Pathogens: a Resistance Phenomenon**. St. Paul: APS Press, p.3-74
- GRIFFEY, R.T.; LEACH, J.G., 1965. The Influence of Age of Tissue on the Development of Bean Anthracnose Lesion. **Phytopathology** **55(8)**:915-918.

- HIJWEGEN, T., 1988. Coevolution of Flowering Plants With Pathogenic Fungi. In: PIROZYNSKI, K.A.; HAWKSWORTH, D.L. **Coevolution of Fungi with Plants and Animals**. San Diego/California: Academic Press, p.63-77.
- IRWIN, J.A.G.; TREVORROW, P.R.; CAMERON, D.F., 1984. Histopathology of Compatible Interactions Evolving Biotypes of *Colletotrichum gloeosporioides* that Cause Anthracnose of *Stylosanthes* spp. **Aust. J. Bot.**, **32**:631-640.
- JERBA, V.F.; RODELLA, R.A.; FURTADO, E.L., 2002a. Análise Multivariada de Descritores Anatômicos da Folha de Cultivares de Feijoeiro Relacionada com a Resistência à Antracnose. In: Congresso Nacional de Botânica. 53, Recife, 2002. **Anais**. Recife. SBB, p.141.
- JERBA, V.F.; RODELLA, R.A.; FURTADO, E.L., 2002b. Análise Pré-Infecional do Desenvolvimento de *Glomerella cingulata* na Superfície Foliar de Cultivares de Feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*). In: REUNIÓN LATINOAMERICANA DE FISIOLÓGÍA VEGETAL, 11., Punta del Este, 2002. **Actas**. Punta del Este. SAFV (CD-ROM) snp.
- JERBA, V.F.; RODELLA, R.A.; FURTADO, E.L., 2002c. Caracterização Anatômica Foliar de Cultivares de Feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*) Parasitados por *Glomerella cingulata*. In: REUNIÓN LATINOAMERICANA DE FISIOLÓGÍA VEGETAL, 11., Punta del Este, 2002. **Actas**. Punta del Este. SAFV (CD-ROM) snp.
- JIMÉNEZ-DIAZ, R.M., 1996. Interacciones Planta-Hongos: Mecanismos de Infección, Patogénesis, y Resistencia. In: LLÁCER, G.; LOPÉZ, M.M.; TRAPERO, A.; BELLO, A. **Patología Vegetal**. Valencia: Phytoma, p.739-769.

- LANDES, M.; HOFFMANN, G.M., 1979a. Ultrastructure Untersuchungen Über Die Interaktionen bei Kompatiblen und Inkompatiblen Systemen von *Phaseolus vulgaris* und *Colletotrichum lindemuthianum*. **Phytopathol., Z.** 96:330-351.
- LANDES, M.; HOFFMANN, G.M., 1979b. Zum Keimung-und Infektionsverlauf bei *Colletotrichum lindemuthianum* auf *Phaseolus vulgaris*. **Phytopathol., Z.** 95:259-273.
- LOPEZ, A.M., 2001. Taxonomia, Patogênese e Controle de Espécie do Gênero *Colletotrichum*. **RAPP**, 5:291-338.
- MAUSETH, J.D., 1995. Fungi. In: \_\_\_\_\_. **Botany: an Introduction to Plant Biology**. 2.ed. San Marino/California: Saunders College Publishing, p.542-574.
- MERCER, P.C.; WOOD, R.K.S.; GREENWOOD, A.D., 1975. Ultrastructure of the Parasitism of *Phaseolus vulgaris* by *Colletotrichum lindemuthianum*. **Physiol. Plant Pathol.**, 5:203-214.
- MUNIZ, M.F.; MUCHOVEJ, J.J.; MUCHOVEJ, R.M.C.; ALVAREZ- VENEGAS, V.H.; BROMMOSCHENKEL, S.H.; MAFFIA, L.A., 1991. Influência da Nutrição de Cálcio sobre a Antracnose em Feijão. **PAB.**, 26(11/12):2025-2031.
- PASCHOLATI, S.F.; LEITE, B., 1995. Hospedeiro: Mecanismo de Resistência. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. **Manual de Fitopatologia: Princípios e Conceitos**. 3.ed, São Paulo: Ceres, p.417-453.
- RAVA, C.A.; SARTORATO, A.; BOTELHO, S.A., 1998. Eficiência "In Vitro" e "In Vivo" de Fungicidas no Controle de *Colletotrichum lindemuthianum*. **Summa Phytopathol.**, 24(1):45-48.

- SKIPP, R.A.; DEVERALL, B.J., 1972. Relationship Between Fungal Growth and Host Changes Visible by Light Microscopy During Infection of Bean Hypocotyls (*Phaseolus vulgaris*) Susceptible and Resistant to Physiological Races of *Colletotrichum lindemuthianum*. **Physiol. Plant Pathol.**, **2**:357-374.
- SOMAVILLA, L.L.; PRESTES, A.M., 1999. Identificação de Patótipos de *Colletotrichum lindemuthianum* de Algumas Regiões Produtoras de Feijão do Rio Grande do Sul. **Fitopatol. Bras.**, **24**(3):416-421.
- SUTTON, B.C., 1992. The Genus *Glomerella* and its Anamorph *Colletotrichum*. In: BAILEY, J.A.; JEGER, M.J. *Colletotrichum: Biology, Pathology and Control*. Melksham: Redwood Press, p.1-26.
- TEBEEST, D.O.; TEMPLETONO, G.E.; SMITH Jr., R.J., 1978. Histopathology of *Colletotrichum gloeosporioides* f.sp. *aeschenomene* on Northern Jointvetch. **Phytopathology**, **68**(121):1271-1275.
- VECHIATO, M.H.; KOHARA, E.Y.; MENTEN, J.O.M., 1997. Transmissão de *Colletotrichum lindemuthianum* em Sementes de Feijoeiro Comum. **Summa Phytopathol.**, **23**(3/4):265-269.
- ZULFIQAR, M.; BRLANSKY, R.H; TIMMER, L.W., 1996. Infection of Flower and Vegetative Tissues of Citrus by *Colletotrichum acuntatum* and *C. gloeosporioides*. **Mycologia**, **88**(1):121-128.