

PATOTIPOS DE *Colletotrichum lindemuthianum* Y SU IMPLICACIÓN EN LA GENERACIÓN DE CULTIVARES RESISTENTES DE FRIJOL*

PATHOTYPES OF *Colletotrichum lindemuthianum* AND THEIR IMPLICATIONS FOR THE DEVELOPMENT OF RESISTANT BEAN CULTIVARS

Raúl Rodríguez-Guerra¹, Jorge Alberto Acosta-Gallegos¹, Mario Martín González-Chavira¹ y June Simpson^{2§}

¹Campo Experimental Bajío, INIFAP. Km. 6.5 carretera Celaya-San Miguel de Allende. Apartado Postal 112. 38010 Celaya, Guanajuato, México. ²Departamento de Ingeniería Genética, CINVESTAV, Unidad Irapuato. [§]Autora para correspondencia: jsimpson@ira.cinvestav.mx

RESUMEN

Colletotrichum lindemuthianum (Sacc. Et Magn.) Scrib., agente causal de la antracnosis del frijol, provoca severas pérdidas en la producción mundial de esta leguminosa. La principal estrategia para su combate es el uso de cultivares resistentes. La amplia variabilidad patogénica que muestra este hongo limita el uso de cultivares resistentes a regiones específicas donde los patotipos son conocidos y para las cuales los cultivares han sido generados. Así, el éxito de los programas de mejoramiento requiere del conocimiento de los patotipos presentes en las regiones para las cuales se generan cultivares mejorados y contar con fuentes de genes de resistencia a los patotipos prevalecientes en las mismas. Los objetivos de este ensayo fueron: 1) Dar a conocer la frecuencia y distribución de los patotipos de *C. lindemuthianum* que se han identificado hasta la fecha en México. 2) Señalar las posibles fuentes de resistencia entre los cultivares diferenciales utilizados para la identificación de patotipos del hongo, que pueden ser utilizados en los programas de mejoramiento genético del frijol. 3) Postular genes de resistencia en genotipos de frijol previamente caracterizados por su reacción a patotipos del hongo. Esta información ofrece a los investigadores y mejoradores del frijol la oportunidad de seleccionar fuentes de resistencia contra el patógeno y la posibilidad de acumular genes

de resistencia en cultivares mejorados de frijol de valor comercial para diversas regiones de México. Tal como puede ser la incorporación de los genes de resistencia de las diferenciales Kaboon (*Co-1*²) y Tu (*Co-5*) a cultivares mejorados, o la combinación de genes de cultivares elite como Negro INIFAP (donde se postula que posee los genes *Co-1*² o *Co-1*³) y Negro 8025 (donde se postula que posee los genes *Co-6* o *Co-8*) en la generación de cultivares de grano negro resistentes a la mayoría de patotipos de *C. lindemuthianum* presentes en el país.

Palabras clave: *Phaseolus vulgaris*, antracnosis, fuentes de resistencia, mejoramiento genético.

ABSTRACT

Colletotrichum lindemuthianum, the causal agent of bean anthracnose causes substantial losses in the production of this legume around the world. The main strategy for the control of this pathogen is the use of resistant cultivars. The great variety of pathotypes shown by *C. lindemuthianum* hampers the wider utilization of resistant cultivars developed for specific regions and resistant to specific local *C. lindemuthianum* pathotypes already characterized. Therefore, the success of breeding programs

* Recibido: Junio de 2005
Aceptado: Febrero de 2006

requires the identification of the pathotypes that are present in the regions for which resistant cultivars will be developed and to use sources of resistance genes against the prevalent pathotypes. The objectives of this essay are: i) Make known the frequency and distribution of the *C. lindemuthianum* pathotypes identified in Mexico to date, ii) Point out possible sources of resistance within the set of differential cultivars used for pathotype identification of the fungus, which could be used in breeding programs in common bean, iii) Postulate the resistance genes carried by bean cultivars previously characterized on the basis of their reaction to pathotypes of the fungus. This information offers researchers and bean breeders the opportunity to select sources of resistance to the pathogen and the possibility of accumulating resistance genes in improved cultivars of commercial value for different regions of Mexico. An example could be the incorporation of the resistance genes from the differentials Kaboon (Co-1²) and Tu (Co-5) into improved cultivars or the combination of genes from elite cultivars such as Negro INIFAP (postulated to carry the genes Co-1² or Co1³) and Negro 8025 (postulated to carry the genes Co-6 or Co-8) in the generation of black seeded cultivars resistant to the majority of *C. lindemuthianum* pathotypes found in the country.

Key words: *Phaseolus vulgaris*, anthracnose, genetic improvement, sources of resistance.

INTRODUCCIÓN

A la fecha se reconocen dos tipos de variación patogénica en hongos con respecto al rango de plantas hospederas. En uno, diferentes aislados de una especie fitopatógena infectan diferencialmente a un grupo de especies hospederas; en el otro, diferentes cepas de una especie o forma especial, infectan diferencialmente un grupo de cultivares de una misma especie hospedera. En el primer caso las poblaciones de la especie fitopatógena se agrupan en formas especiales, mientras que en el segundo se agrupan en razas, razas fisiológicas o patotipos.

La ocurrencia de patotipos en *C. lindemuthianum* (Sacc. *Et Magn.*) Scrib., agente causal de la antracnosis del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.), fue reportada por primera vez por Barrus (1911), quien designó los primeros patotipos

identificados como alfa y beta (Barrus, 1911 y 1918). Después de este descubrimiento y hasta 1990, diferentes grupos de cultivares diferenciales fueron establecidos y los patotipos de *C. lindemuthianum* fueron designados con diferentes sistemas de nomenclatura alrededor del mundo (Chaves, 1980). El uso de diferentes sistemas de denominación de patotipos trajo una enorme confusión respecto a la magnitud de la variabilidad patogénica existente de este hongo en las regiones productoras de frijol. Esta diversidad de sistemas de nomenclatura impedía establecer relación entre los patotipos ya identificados e imposibilitaba usar genotipos comunes de frijol como fuentes de resistencia contra los patotipos comunes presentes en estas regiones.

Con el propósito de resolver estos problemas, varios investigadores señalaron la necesidad de uniformar el grupo de cultivares diferenciales y la forma de denominar los patotipos (Oliari *et al.*, 1973; Ayonoadu, 1974; Chaves, 1980). La primera propuesta formal fue presentada por Menezes y Dianese (1988). En ella se sugería el uso de 12 cultivares diferenciales y la denominación de patotipos con nombres del alfabeto griego. Sin embargo, este sistema no fue adoptado por la comunidad científica dedicada al estudio de la variabilidad patogénica del hongo. Una segunda propuesta fue presentada durante el Taller Latinoamericano de Antracnosis de Frijol en 1988 (CIAT, 1990) y publicada por Pastor-Corrales en 1991; ésta consiste en un sistema de denominación de patotipos que considera la reacción de susceptibilidad de doce cultivares diferenciales, algunas comunes a las sugeridas por Menezes y Dianese (1988). El grupo de diferenciales consta de nueve cultivares de origen mesoamericano y tres de origen andino, con diferentes tipos de color de grano (Cuadro 1). En este sistema cada diferencial posee un valor de 2ⁿ (donde n toma el valor de 0 a 11) asignado (Cuadro 1). Si un aislado es capaz de establecer una interacción de compatibilidad (desarrollo de enfermedad) con una o más de las cultivares, entonces el aislado será denominado con la suma de los valores asignados de las cultivares que fueron susceptibles al aislado probado. Sin embargo, si algún aislado es incapaz de establecer una interacción de compatibilidad con las diferenciales, éste será designado como patotipo cero. Esto no significa que el patotipo cero carezca de genes de avirulencia incapaces de ser reconocidos por otras cultivares del hospedero y causarles la enfermedad.

Cuadro 1. Características de los cultivares de frijol (*Phaseolus vulgaris*) utilizados en la actualidad como diferenciales para la identificación de patotipos de *Colletotrichum lindemuthianum*.

Núm.	Cultivar diferencial ¹	Valor asignado	Origen	Color de grano
1	Michelite	(2 ⁰)=1	Mesoamericano	Blanco
2	Michigan Dark Red Kidney	(2 ¹)=2	Andino	Rojo
3	Pery Marrow	(2 ²)=4	Andino	Blanco
4	Cornell 49242	(2 ³)=8	Mesoamericano	Negro
5	Widusa	(2 ⁴)=16	Mesoamericano	Blanco
6	Kaboon	(2 ⁵)=32	Andino	Blanco
7	México 222	(2 ⁶)=64	Mesoamericano	Blanco
8	PI 207262	(2 ⁷)=128	Mesoamericano	Café
9	To	(2 ⁸)=256	Mesoamericano	Crema con rayas cafés
10	Tu	(2 ⁹)=512	Mesoamericano	Negro
11	AB 136	(2 ¹⁰)=1024	Mesoamericano	Rojo
12	G 2333	(2 ¹¹)=2048	Mesoamericano	Rojo

¹Fuente: Pastor-Corrales, 1991.

Este sistema de identificación ha sido utilizado desde la década pasada por diferentes investigadores para la identificación de patotipos de *C. lindemuthianum* que se presentan en diferentes regiones del mundo (Rodríguez, 1991; Kelly *et al.*, 1994; Rava *et al.*, 1994; Fabre *et al.*, 1995; Balardin *et al.*, 1997; Sicard *et al.*, 1997; González *et al.*, 1998; Carbonell *et al.*, 1999) y ha permitido un gran avance al utilizar un grupo común de diferenciales y la forma de denominar los patotipos. Aunque Drijfhout y Davis (1989) reportaron que las diferenciales Widusa y To mostraron una reacción intermedia (algunas plantas mostraron valores de reacción de dos que significa resistente y otras plantas mostraron valores de tres que significa susceptible) a la inoculación de uno y tres patotipos de *C. lindemuthianum* respectivamente, no se han reportado inconsistencias de su reacción a aislados del hongo que han sido caracterizados patotípicamente a la fecha. Esto permite asegurar que el grupo de diferenciales consta de cultivares homocigóticos para resistencia y muestran una

reacción clara de resistencia o susceptibilidad a aislados del hongo, además de que ofrecen resistencia al menos a alguno de los patotipos identificados a la fecha. Con este sistema se habían identificado 93 patotipos alrededor del mundo hasta 1998 (Hernández-G. *et al.*, 1998).

PATOTIPOS DE *Colletotrichum lindemuthianum* EN MÉXICO

La antracnosis del frijol común está ampliamente distribuida en el mundo y puede ser devastadora en cultivares susceptibles cuando las condiciones climáticas son favorables para el desarrollo del patógeno (Pastor-Corrales y Tu, 1989). En México, esta enfermedad está presente en todas las regiones productoras de frijol, con excepción de regiones donde se cultivó bajo condiciones de riego durante la época seca en el invierno, como en la costa del Pacífico y las siembras de febrero en El Bajío.

Los primeros estudios relacionados a la diversidad patogénica de *C. lindemuthianum* en el país fueron iniciados por Yerkes y Téliz (1956), quienes utilizaron un grupo de cultivares diferenciales de los Estados Unidos en combinación con cinco cultivares de origen mexicano. Este grupo de cultivares fue utilizado hasta 1989 (Garrido y Romero-Cova, 1989) y el sistema de denominación de patotipos fue diferente al usado en otros países. El sistema propuesto por Pastor-Corrales (1991) fue inicialmente utilizado en México por Aceves (1991), López-N. *et al.* (1991), Pastrana (1991) y Rodríguez (1991) para la identificación de patotipos en los estados de Jalisco y Durango.

México es uno de los países donde se ha reportado una gran diversidad patogénica de *C. lindemuthianum* (Balar-din *et al.*, 1997; Sicard *et al.*, 1997; González *et al.*, 1998). Hasta 1998 se habían identificado 93 patotipos del hongo, de los cuales 41 ocurrían en México (Hernández-G. *et al.*, 1998). A la fecha existen 14 trabajos que reportan la identificación de patotipos en México, la mayoría de ellos describe el origen de los aislados. Investigadores nacionales y del extranjero han caracterizado 279 aislados; entre ellos se han identificado 50 patotipos de *C. lindemuthianum* en genotipos cultivados y silvestres (Cuadro 2). Del total de patotipos identificados, sólo el patotipo 2, representado por cuatro aislados, es capaz de infectar exclusivamente a una diferencial de origen andino; 14 patotipos, representados por 19 aislados, infectan tanto diferenciales de origen andino como mesoamericano y 35 patotipos representados por 256 aislados sólo infectan diferenciales mesoamericanas.

No es sorprendente que la mayoría de los aislados del hongo infecten cultivares principalmente de origen mesoamericano, pues se ha señalado que existe coevolución entre el patógeno y su hospedero (Pastor-Corrales, 1996; Araya, 2003); lo que significa que las poblaciones del patógeno desarrollan la capacidad de infectar poblaciones del hospedero del mismo origen con las cuales ha coexistido por períodos prolongados. Dicho de otra manera, aislados del hongo que provienen preferentemente de Mesoamérica serán capaces de infectar genotipos de frijol de este mismo origen, no de origen andino, y viceversa.

De los 50 patotipos identificados, sólo nueve han mostrado un nivel de virulencia de 50 o mayor sobre los cultivares diferenciales, esto significa que son capaces de infectar a seis o más de las diferenciales; 10 patotipos muestran niveles entre 25 y 50 (infectan cuatro o cinco diferenciales) y 31 patotipos tienen niveles de virulencia de 25 o menores (infectan tres diferenciales o menos, incluyendo el patotipo cero, que no infecta ninguna diferencial).

Las diferenciales con mayor nivel de resistencia son Kaboon y G 2333 (90), seguidas por Michigan Dark Red Kidney (86) y Widusa y Tu (84). Lo anterior sugiere que estos cultivares podrían ser utilizados en los programas de mejoramiento del frijol para la obtención de cultivares resistentes a la mayoría, si no a todos, los patotipos que se han identificado en México a la fecha; lo anterior será discutido más adelante.

Los patotipos 448, 256 y 0 han sido identificados con mayor frecuencia en México (Cuadro 3) y con el 320 son los más ampliamente distribuidos por ocurrir en el mayor número de estados del país (Cuadro 4). El mayor número de patotipos ha sido identificado en el estado de Jalisco (11 patotipos), seguido por Durango (8) y por Michoacán, Estado de México, Morelos y Chiapas (7).

Cuando los estados son agrupados por regiones, considerando la similitud genética de las poblaciones del patógeno presentes en las regiones Norte-Centro (Chihuahua, Durango y Zacatecas), Pacífico-Centro (Jalisco, Michoacán y Guerrero) y Centro (Hidalgo, Estado de México, Tlaxcala, Puebla y Morelos) (González *et al.*, 1998 y González-Chavira *et al.*, 2004), es posible establecer patotipos con distribución exclusiva en cada una de ellas. Así, los patotipos 192, 467, 1024 y 1088 son exclusivos de la región Norte-Centro; los 8, 72, 128, 385 y 392 sólo están presentes en la región Pacífico-Centro; y los 2, 257, 292 y 300 ocurren en la región Centro. En el estado de Veracruz (región Golfo) sólo se ha identificado el patotipo 73, mientras que en Chiapas (región Sureste) se han identificado siete que son los que han mostrado los mayores niveles de virulencia (58.3 a 83.3; Cuadro 2) sobre los cultivares diferenciales en México hasta la fecha (Ramírez-Rueda *et al.*, 2000). A reserva de realizar una inspección sistemática, estos últimos patotipos son exclusivos de cada estado.

Cuadro 2. Reacción de susceptibilidad causada en 12 cultivares diferenciales de frijol (*Phaseolus vulgaris*) por los 50 patotipos de *Colletotrichum lindemuthianum* identificados en México.

Patotipo	Cultivar diferencial†												N.V.‡	Núm. de aislados	Fuente§	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12				
0														0.0	30	1,2,4,7,9,12
2		S												8.3	4	8,12
3	S	S												16.6	1	6
7	S	S	S											25.0	1	8
8				S										8.3	1	9
9	S			S										16.6	3	5
64								S						8.3	8	4,7,14
65	S							S						16.6	4	5
72				S				S						16.6	2	7
73	S			S				S						25.0	4	5,8,10
128									S					8.3	2	7
129	S								S					16.6	1	5
192								S	S					16.6	10	4
193	S							S	S					25.0	1	8
209	S				S			S	S					33.3	1	8
256										S				8.3	35	2,3,4,7,8,9,14
257	S									S				16.6	3	7,8
264				S						S				16.6	17	7,9,11
292			S			S				S				25.0	1	12
300			S	S		S				S				33.3	1	7
320								S		S				16.6	11	7,8,9,14
321	S							S		S				25.0	5	7,8
328				S				S		S				25.0	5	7,12
357	S		S			S		S		S				41.6	3	8
384								S		S				16.6	10	1,4,9,12
385	S							S		S				25.0	5	1,5
392				S				S		S				25.0	8	1,9
448								S	S	S				25.0	55	2,5,8,9,11,12,14
449	S							S	S	S				33.3	12	8,11,12
453	S		S					S	S	S				41.6	2	8
457	S			S				S	S	S				41.6	4	8
465	S				S			S	S	S				41.6	1	8
467	S	S			S			S	S	S				50.0	3	11
469	S		S		S			S	S	S				50.0	1	8
833	S							S		S				33.3	1	8
1024											S			8.3	1	4
1025	S										S			16.6	1	13
1088								S			S			16.6	1	9
1165	S		S	S				S		S				41.6	1	8
1344								S		S				25.0	1	8
1431	S	S	S		S			S	S	S				58.3	1	8
1472								S	S	S				25.0	6	8,9,12,14
1473	S							S	S	S				41.6	4	5,6
1600								S		S				25.0	1	8
1869	S		S	S				S		S	S			58.3	1	13
3785	S			S				S		S	S			58.3	1	13
3993	S			S	S			S	S	S	S	S		66.6	1	13
3995	S	S		S	S			S	S	S	S	S		75.0	1	13
4027	S	S		S	S	S		S	S	S	S	S		83.3	1	13
4077	S		S	S		S	S	S	S	S	S	S		83.3	1	13
TOTAL	29	7	10	16	8	5	27	24	29	8	15	5				
I.R.‡	42	86	80	68	84	90	46	52	42	84	70	90				

† 1= Michelite; 2= Michigan Dark Red Kidney; 3= Perry Marrow; 4= Cornell 49242; 5= Widusa; 6= Kaboon; 7= México 222; 8= PI207262; 9= To; 10= Tu; 11= AB136; 12= G2333; ‡ N.V.= Nivel de virulencia (No. de cultivares susceptibles al patotipo en cuestión/No. total de cultivares inoculados) X 100; § La fuente corresponde a los siguientes autores: 1= Aceves (1991); 2= López-N. *et al.* (1991); 3= Pastrana (1991); 4= Rodríguez (1991); 5= Pastor-Corrales *et al.* (1994); 6= Pastor-Corrales *et al.* (1995); 7= Sicard *et al.* (1997); 8= Balardín *et al.* (1997); 9= González *et al.* (1998); 10= López-Salinas *et al.* (2000); 11= Rodríguez-Guerra *et al.* (2003); 12= González-Chavira *et al.* (2004); 13= Ramírez-Rueda *et al.* (2000); 14= Kelly (2000); † I.R.= Nivel de resistencia (No. de patotipos que no causan susceptibilidad al cultivar en cuestión/No. de patotipos inoculados sobre el cultivar) X 100.

Cuadro 3. Frecuencia de los patotipos de *Colletotrichum lindemuthianum* que ocurren en frijol (*Phaseolus vulgaris*) en México.

Patotipos	Aislados de cada patotipo	Frecuencia de cada patotipo [†] (%)
448	55	19.71
256	35	12.54
0	30	10.75
264	17	6.09
449	12	4.3
320	11	3.94
192, 384	10	3.58 (7.16)
64, 392	8	2.87 (5.74)
1472	6	2.15
321, 328, 385	5	1.79 (5.37)
2, 65, 73, 457, 1473	4	1.43 (7.15)
9, 257, 357, 467	3	1.08 (4.32)
72, 128, 453	2	0.72 (2.16)
3, 7, 8, 129, 193, 209, 292, 300,	1	0.36 (8.64)
465, 469, 833, 1024, 1025, 1088,		
1165, 1344, 1431, 1600, 1869,		
3785, 3993, 3995, 4027, 4077		

[†] Los valores en paréntesis representan la suma de las frecuencias individuales de los patotipos que comparten el mismo número de aislados.

Cuadro 4. Distribución de patotipos de *Colletotrichum lindemuthianum* en regiones productoras de frijol (*Phaseolus vulgaris*) en México, considerando la información disponible sobre el origen de cada patotipo de las fuentes presentadas en el Cuadro 2.

Patotipo	Región												
	Norte-Centro			Pacífico-Centro				Centro			Golfo	Sureste	
	Chihuahua	Durango	Zacatecas	Jalisco	Michoacán	Guerrero	Hidalgo	México	Tlaxcala	Morelos	Puebla	Veracruz	Chiapas
0	†	X		X	X					X			
2								X	X				
8					X								
64		X		X	X			X					
72				X	X								
73												X	
128				X									
192		X											
256		X	X	X	X			X		X			
257										X			
264				X	X					X			
292								X					
300										X			
320			X	X	X			X		X			
321						X				X			
328				X							X		
384		X		X							X		
385				X									
392				X	X								
448	X	X	X				X	X			X		
449	X										X		
467	X												
1024		X											
1025													X
1088		X											
1472			X				X	X					
1869													X
3785													X
3993													X
3995													X
4027													X
4077													X

[†] Celdas en blanco indican ausencia de patotipo y celdas con una "X" indican presencia del patotipo.

La ocurrencia de patotipos representados por un solo aislado, y la amplia combinación de genes de avirulencia entre las poblaciones del patógeno de diferentes regiones de México, sugiere que existen patotipos de reciente formación y que nuevos patotipos se están desarrollando. Debido a que se desconoce que el hongo lleve a cabo un ciclo de reproducción sexual en la naturaleza, es posible que eventos de mutación y de recombinación parasexual estén jugando un papel importante en la generación de nuevos patotipos, como ha sido señalado por Rodríguez *et al.* (2003). Los autores del presente trabajo identificamos en México cepas de *C. lindemuthianum* sexualmente compatibles; sin embargo, aún falta por determinar la ocurrencia de este tipo de cepas en campos de producción de frijol y la importancia que pudieran tener en la generación de nuevos patotipos en la naturaleza.

El monitoreo continuo en las poblaciones de *C. lindemuthianum* en México, principalmente de epifitias de antracnosis en genotipos con resistencia conocida al patógeno, permitirá la identificación de nuevos patotipos en desarrollo. El conocimiento de la frecuencia y distribución de los patotipos apoyará los esfuerzos de los programas de mejoramiento del frijol en la generación de cultivares resistentes. Esta información será útil para generar cultivares resistentes a los patotipos presentes en las diferentes regiones del país.

FUENTES DE RESISTENCIA CONTRA LA ANTRACNOSIS

Se utilizan diversas estrategias para el combate de la antracnosis del frijol (Tu, 1988), pero la más adecuada es el uso de cultivares resistentes. El éxito ésta depende del uso de fuentes de resistencia efectiva contra los patotipos del hongo presentes en las regiones donde serán cultivados. Actualmente se dispone de diversas fuentes de resistencia a *C. lindemuthianum* (Pastor-Corrales *et al.*, 1995; Schwartz *et al.*, 1982); sin embargo, la ocurrencia de patotipos capaces de vencer la resistencia de la cultivar G 2333, que posee al menos tres genes distintos de resistencia, ha llevado a la búsqueda de nuevas fuentes en otras especies del género *Phaseolus* (Mahuku *et al.*, 2002).

Cultivares diferenciales como fuentes de resistencia

La interacción entre *C. lindemuthianum*-*P. vulgaris* es del tipo gen x gen (Flor, 1942; Flor, 1956; Flor 1971), que

considera que por cada gen de resistencia en el hospedero existe un gen de avirulencia en el patógeno. Dentro del grupo de cultivares diferenciales de frijol, compuesto por genotipos de origen andino y mesoamericano, se han identificado a la fecha nueve genes de resistencia, ocho dominantes y uno recesivo; tres de éstos son multialélicos (Cuadro 5).

El gen *Co-1* se encuentra en la diferencial Michigan Dark Red Kidney y sus alelos *Co-1²*, *Co-1³* y *Co-1⁵* se encuentran en las diferenciales Kaboon, Perry Marrow y Widusa, respectivamente. El gen *Co-2* se identificó en Cornell 49242, *Co-3* en México 222, *Co-4* y sus alelos *Co-4²* y *Co-4³* en las diferenciales To, G2333 y PI 207262, respectivamente. El gen *Co-5* se ha identificado en las diferenciales Tu y G 2333, *Co-6* en AB 136, y *Co-7* en G 2333. El único gen recesivo identificado es el *co-8* en la diferencial AB 136. Finalmente, el gen *Co-9* y su alelo *Co-9³* están presentes en las diferenciales PI 207262 y Widusa, respectivamente. El gen *Co-10* y los alelos *Co-1⁴* y *Co-9²* han sido identificados en los genotipos Ouro Negro (Honduras 35), AND 277 y BAT 93, respectivamente, los cuales no forman parte del grupo de cultivares diferenciales (Alzate-Marin *et al.*, 2003a; Alzate-Marin *et al.*, 2003b; Alzate-Marin *et al.* 2003c). Seguramente nuevos genes de resistencia contra *C. lindemuthianum* (y su posible condición multialélica) serán descritos en las cultivares diferenciales durante los próximos años (Ferreira *et al.*, 2003).

Con base en lo anterior, y considerando la teoría del gen x gen, en los patotipos que ocurren en México existen al menos los genes de avirulencia (*avr*): *avrCo-1*, *avrCo-1²*, *avrCo-1³*, *avrCo-1⁵*, *avrCo-2*, *avrCo-3*, *avrCo-4*, *avrCo-4²*, *avrCo-4³*, *avrCo-5*, *avrCo-6*, *avrCo-7*, *avrco-8*, *avrCo-9* y *avrCo-9³* (Cuadro 5); los cuales producen una reacción de resistencia en genotipos de frijol que portan los respectivos genes y alelos de resistencia. Así, si un aislado de *C. lindemuthianum* es incapaz de causar una reacción de susceptibilidad sobre la diferencial Michigan Dark Red Kidney que porta el gen de resistencia *Co-1*, significará que el aislado en cuestión porta el gen *avrCo-1*. Considerando lo anterior, los genes de avirulencia que posiblemente poseen patotipos particulares pueden ser establecidos, como se muestra para cinco de ellos (Cuadro 5) utilizados previamente por González-Chavira *et al.* (2004) para caracterizar germoplasma élite de frijol del Programa de Frijol del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) por su reacción al patógeno.

Cuadro 5. Reacción de cultivares diferenciales a cinco patotipos de *Colletotrichum lindemuthianum*, genes de resistencia identificados a la fecha en las diferenciales y genes de avirulencia postulados en los patotipos.

Cultivar	Patotipos					Genes de resistencia	Fuente [†]
	0	2	292	448	1472		
Michelite	R	R	R	R	R		
Michigan Dark	R	S	R	R	R	<i>Co-1</i>	1
Red Kidney							
Perry Marrow	R	R	S	R	R	<i>Co-1³</i>	2
Cornell 49242	R	R	R	R	R	<i>Co-2</i>	3
Widusa	R	R	R	R	R	<i>Co-1⁵, Co-9³</i>	4,5
Kaboon	R	R	S	R	R	<i>Co-1²</i>	2
México 222	R	R	R	S	S	<i>Co-3</i>	6
PI207262	R	R	R	S	S	<i>Co-4³, Co-9</i>	5,7
To	R	R	S	S	S	<i>Co-4</i>	8,9
Tu	R	R	R	R	R	<i>Co-5</i>	8,9
AB136	R	R	R	R	S	<i>Co-6, co-8</i>	10,11
G2333	R	R	R	R	R	<i>Co-4², Co-5, Co-7</i>	12,13,14
Genes de Avirulencia [‡]	<i>avrCo-1, Co-1², Co-1³, Co-1⁵, Co-2, Co-3, Co-4, Co-4², Co-4³, Co-5, Co-6, Co-7, co-8, Co-9, Co-9³</i>	<i>avrCo-1², Co-1³, Co-1⁵, Co-2, Co-3, Co-4, Co-4², Co-4³, Co-5, Co-6, Co-7, co-8, Co-9, Co-9³</i>	<i>avrCo-1, Co-1⁵, Co-2, Co-3, Co-4², Co-4³, Co-5, Co-6, Co-7, Co-9³</i>	<i>avrCo-1, Co-1², Co-1³, Co-1⁵, Co-2, Co-4², Co-4³, Co-5, Co-6, Co-7, co-8, Co-9³</i>	<i>avrCo-1, Co-1², Co-1³, Co-1⁵, Co-2, Co-4², Co-4³, Co-5, Co-6, Co-7, co-8, Co-9³</i>		

[†] Fuente: 1= McRostie (1919); 2= Melotto y Kelly (2000); 3= Mastenbrock (1960); 4= Goncalves-Vidigal *et al.* (2003); 5= Alzate-Marin *et al.* (2003c); 6= Bannerot (1965); 7= Alzate-Marin *et al.* (2001b); 8= Fouilloux (1976); 9= Fouilloux (1979); 10= Schwartz *et al.* (1982); 11= Alzate-Marin *et al.* (1997); 12= Pastor-Corralles *et al.* (1994); 13= Young y Kelly (1996b); 14= Young *et al.* (1998); [‡] Los genes de avirulencia son postulados con base en la teoría de gen por gen (Flor, 1956) y los genes de resistencia conocidos en las diferenciales.

El uso de cultivares diferenciales puede permitir la incorporación de sus genes de resistencia a cultivares de interés comercial (Alzate *et al.*, 2002; Miklas y Kelly, 2002) y la piramidación de estos genes puede permitir su acumulación en cultivares particulares de frijol y conferir resistencia a un mayor número de patotipos del hongo (Young y Kelly, 1996a).

La acumulación de los genes de resistencia que poseen las diferenciales en cultivares destinados a regiones particulares, no ejercería más presión sobre el patógeno que la que ejercerían los genes de resistencia particulares contra los patotipos presentes en esas mismas regiones.

Sin embargo, el desarrollo del patógeno en un cultivar que posee un mayor número de genes acumulados sería un indicador de la pérdida de genes de avirulencia en las poblaciones del patógeno, ya sea que hayan existido individuos que carecen de esos genes de avirulencia o se hayan desarrollado por recombinación o mutación en las poblaciones del patógeno (Alzate-Marin *et al.*, 1998; Rodríguez-Guerra *et al.*, 2003).

Considerando la gran diversidad patotípica del hongo en México (Cuadro 2) es posible seleccionar algunos cultivares diferenciales cuyos genes de resistencia conocidos pueden conferir resistencia a cultivares

comerciales contra la mayoría de estos patotipos. Tal es el caso de la diferencial Kaboon (*Co-1*²) y G 2333 (*Co-4*², *Co-5* y *Co-7*), que son resistentes al 90% de los patotipos. Así como Michigan Dark Red Kidney y Tu, que portan los genes *Co-1* y *Co-5*, que confieren resistencia al 86 y 84% de los patotipos, respectivamente. Es interesante notar que este grupo de cultivares sólo han sido susceptibles a 19 de los 279 aislados caracterizados patotípicamente, los cuales ocurren principalmente en la región Centro de México y el estado de Chiapas. Así, la resistencia de las diferenciales mencionadas, como la de la diferencial Tu sugerida previamente por González-Chavira *et al.* (2004) como una importante fuente de resistencia a la mayoría de los patotipos presentes en México, puede ser incorporada a cultivares comerciales de las regiones Norte-Centro y Pacífico-Centro donde sólo ocurren patotipos con los respectivos genes de avirulencia incapaces de causar una reacción de susceptibilidad a los cultivares que se generen y porten los genes de resistencia de estas diferenciales.

El uso de cultivares diferenciales como fuentes de resistencia en México no se ha llevado a cabo posiblemente por las siguientes razones: i) En el país existe una gran diversidad genética en el germoplasma de frijol que ofrece fuentes de resistencia contra patotipos del patógeno y una gran cantidad de características agronómicas y comerciales que permite el desarrollo rápido de cultivares mejorados con adaptación a diversas regiones. ii) Las características de tipo de grano y hábito de crecimiento de las diferenciales pueden ofrecer más dificultad en la obtención de cultivares comerciales con resistencia a la antracnosis. iii) Una pobre adaptación de los cultivares diferenciales también puede limitar su uso por los programas nacionales de mejoramiento. iv) Por su susceptibilidad a otras enfermedades comunes en México.

Fuentes de resistencia en genotipos élite de frijol

En México, la identificación y selección de genotipos de frijol resistentes a *C. lindemuthianum* se ha basado principalmente en la reacción del germoplasma a poblaciones naturales del hongo, sin conocimiento previo de los patotipos presentes en las áreas de selección donde las poblaciones del patógeno pueden contener distintos patotipos. De esta manera se han identificado y seleccionado genotipos de frijol resistentes a este patógeno y se han liberado cultivares comerciales que han alcanzado un elevado impacto en la producción de esta leguminosa en México.

Son escasos los trabajos realizados en México que permiten definir posibles fuentes de resistencia entre genotipos de frijol contra patotipos particulares de *C. lindemuthianum* (Rodríguez, 1991; Ruiz, 1998; González-Sánchez *et al.*, 2000). Previamente se reportó la caracterización de 21 genotipos élite de frijol, del programa de mejoramiento del INIFAP, por su reacción a cinco patotipos del hongo (0, 2, 292, 448 y 1472; González-Chavira *et al.*, 2004). Información adicional sobre otras características de estos genotipos y los criterios utilizados para su selección puede consultarse en el trabajo original. En este ensayo se postulan los posibles genes de resistencia que llevan estos genotipos (Cuadro 6) y el uso potencial que tienen en la generación de nuevos cultivares mejorados resistentes contra el patógeno.

La estrategia que se utilizó para postular los posibles genes de resistencia consistió en determinar su reacción de resistencia-susceptibilidad a los cinco patotipos del hongo para los cuales se conocen los respectivos genes de resistencia en las cultivares diferenciales (Cuadro 5), de manera similar a la investigación realizada por Huerta-Espino *et al.* (2003) en trigo a la roya de la hoja (*Puccinia triticina*). Así, si un patotipo de *C. lindemuthianum* que se sabe no infecta a la diferencial Michigan Dark Red Kidney (*Co-1*) también es incapaz de infectar a uno o más genotipos distintos de frijol, sugerirá que éste o estos genotipos portan el mismo gen de resistencia (*Co-1*) que tiene Michigan Dark Red Kidney. De igual manera es posible determinar si un genotipo de frijol podría portar dos o más genes de resistencia. Esta estrategia permitió establecer que en el grupo de los 21 genotipos (Cuadro 6) existen genotipos con un solo gen de resistencia postulado (Bola 60 días y Canario 107) hasta genotipos con seis posibles genes de resistencia (Bayo Mecertral 90, G19428, Pinto Villa y TLP 19). En algunos de estos genotipos se postula la presencia de genes de resistencia como los que han sido reportados en Kaboon (*Co-1*²), Tu (*Co-5*) y G2333 (*Co-4*², *Co-5*, *Co-7*), y que confieren resistencia a la mayoría de los patotipos presentes en México.

Una forma en que se podría determinar con mayor precisión los genes que llevan estos genotipos, es inoculándolos con patotipos capaces de vencer cada uno de los genes que se postula en este ensayo. Por ejemplo, si el patotipo 8 (Cuadro 2) que es capaz de vencer la resistencia de Cornell 49242 (porta el gen de resistencia *Co-2*) (Cuadro 5) se inocula sobre los genotipos Bayo Mecertral, G19428, Pinto Villa y TLP 19, en los que se postula que existen de uno hasta seis genes de resistencia (incluyendo *Co-2*),

y les causa una reacción de susceptibilidad; entonces se puede establecer que estos genotipos portan el mismo gen de resistencia que la diferencial Cornell 49242, ya que este patotipo sólo es capaz de infectar a genotipos que portan el gen *Co-2*. Si la reacción es de resistencia, esto indicará que los cuatro genotipos no poseen este gen. Otra forma de determinar si los genes postulados en cada genotipo efectivamente están presentes en éste, es mediante el uso de marcadores moleculares previamente identificados que están relacionados a cada uno de los genes de resistencia (Alzate-Marin *et al.*, 2001a; Mendoza *et al.*, 2001; de Vigo

et al., 2002). Adicionalmente, el uso de líneas de frijol con genes simples de resistencia, generadas a partir de cruza que involucran cultivares diferenciales que portan dos o más de estos genes, y en los cuales se conoce el gen que portan, pueden ser caracterizadas por su reacción a cada patotipo y determinar por comparación de la reacción los genes de resistencia que portan los 21 genotipos (Mendoza *et al.*, 2001). Las estrategias anteriores permitirían validar en el grupo élite de frijol del INIFAP la postulación hecha de los genes de resistencia.

Cuadro 6. Reacción de genotipos elite de frijol a cinco patotipos de *Colletotrichum lindemuthianum* y genes de resistencia postulados en cada genotipo.

Genotipos de frijol (origen/raza) [†]	Patotipos					Genes de resistencia postulados
	0	2	292	448	1472	
Bayo Mecentral 90 (M/J)	R	R	R	R	R	<i>Co-1</i> ⁵ o <i>Co-2</i> o <i>Co-4</i> ² o <i>Co-5</i> o <i>Co-7</i> o <i>Co-9</i> ³
G19428 (A/P)	R	R	R	R	R	<i>Co-1</i> ⁵ o <i>Co-2</i> o <i>Co-4</i> ² o <i>Co-5</i> o <i>Co-7</i> o <i>Co-9</i> ³
Pinto Villa (M/D)	R	R	R	R	R	<i>Co-1</i> ⁵ o <i>Co-2</i> o <i>Co-4</i> ² o <i>Co-5</i> o <i>Co-7</i> o <i>Co-9</i> ³
TLP 19 (M/Mes)	R	R	R	R	R	<i>Co-1</i> ⁵ o <i>Co-2</i> o <i>Co-4</i> ² o <i>Co-5</i> o <i>Co-7</i> o <i>Co-9</i> ³
Bayo Criollo del Llano (M/D)	R	R	R	R	S	<i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
Flor de Mayo 2000 (M/J)	R	R	R	R	S	<i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
Pinto Zapata (M/D)	R	R	R	R	S	<i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
TLP 20 (M/Mes)	R	R	R	R	S	<i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
Negro 8025 (M/Mes)	R	R	R	R	S	<i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
Negro INIFAP (M/Mes)	R	R	S	R	R	<i>Co-1</i> ² o <i>Co-1</i> ³
Bola 60 Días (A/N G)	R	S	R	R	R	<i>Co-1</i>
Canario 107 (A/N G)	R	S	R	R	R	<i>Co-1</i>
Amarillo de Calpan (M/J)	R	R	R	S	S	<i>Co-3</i> o <i>Co-4</i> ³ o <i>Co-9</i>
Flor de Mayo 94006 (M/J)	R	R	R	S	S	<i>Co-3</i> o <i>Co-4</i> ³ o <i>Co-9</i>
G17717 (A/P)	R	R	S	R	S	<i>Co-1</i> ² o <i>Co-1</i> ³ y <i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
MAM 48 (M/D)	R	R	S	R	S	<i>Co-1</i> ² o <i>Co-1</i> ³ y <i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
México 332 (M/J)	R	R	S	R	S	<i>Co-1</i> ² o <i>Co-1</i> ³ y <i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
Negro Tacaná (M/Mes)	R	R	S	R	S	<i>Co-1</i> ² o <i>Co-1</i> ³ y <i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
EPRI 20 (A/N G)	R	S	R	R	S	<i>Co-1</i> y <i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
ICA Palmar (A/N G)	R	S	S	R	S	<i>Co-1</i> , <i>Co-1</i> ² o <i>Co-1</i> ³ , y <i>Co-6</i> o <i>co-8</i>
Cacahuete 72 (A/N G)	R	S	S	S	S	<i>Co-1</i> y <i>Co-4</i>

[†] A= Origen andino; M= Origen mesoamericano; Mes= Mesoamericana; NG= Nueva Granada; J= Jalisco; D= Durango; P= Perú.

Debido a que este grupo élite de 21 genotipos reúnen características muy diversas en cuanto a su base genética, color de grano, hábito de crecimiento y respuesta a diferentes patotipos de *C. lindemuthianum* en México, deben ser considerados por los programas de mejoramiento en la generación de una amplia gama de cultivares de

interés comercial con resistencia a *C. lindemuthianum* (González-Chavira *et al.*, 2004). Los cultivares Pinto Villa y Bayo Mecentral 90, liberados comercialmente con resistencia a la antracnosis, han sido cultivados en diferentes regiones y bajo diferentes condiciones en México (Acosta-Gallegos *et al.*, 1995; Campos y Pérez,

1998) y no se cuenta con reportes de que hayan sufrido una epifitía por antracnosis. Esto sugiere que ambas cultivares son excelentes candidatos como progenitores para incorporar su resistencia, al menos a cinco patotipos (Cuadro 6), a cultivares de frijol de diferente color de grano que satisfagan las distintas necesidades de los productores en el país.

CONCLUSIONES

En México existe una gran diversidad de patotipos de *C. lindemuthianum*. A pesar de que los cultivares diferenciales son una importante fuente de resistencia con genes conocidos contra el patógeno, éstos no han sido utilizados en la generación de cultivares mejorados. El amplio acervo genético que existe en el país ofrece fuentes de resistencia similares o diferentes a las que poseen los cultivares diferenciales, pero los genes de resistencia que portan son desconocidos. La caracterización de más genotipos mejorados de frijol por su reacción a un mayor número de patotipos, particularmente a los más ampliamente distribuidos y con mayor nivel de virulencia permitirá identificar nuevas fuentes. La disponibilidad de progenitores superiores en los programas de mejoramiento genético del frijol, proporcionará ventajas en tiempo y esfuerzo en la generación de cultivares con adaptación, características agronómicas superiores y grano de valor comercial. El conocimiento de los genes de resistencia presentes en el germoplasma mexicano de frijol y de otros acervos genéticos, facilitará la acumulación de diferentes genes de resistencia en nuevos cultivares mejorados para el país.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo financiero otorgado por los proyectos K159-A9702 (CONACyT/SAGARPA) y 28275 (CONACyT).

LITERATURA CITADA

- Aceves R., J. J. 1991. Identificación de razas de *Colletotrichum lindemuthianum* en frijol en Jalisco con un nuevo juego de diferenciales y nomenclatura utilizada actualmente a nivel internacional. *In*: Memorias del XVIII Congreso de la Sociedad Mexicana de Fitopatología. Puebla, México. p.14.
- Acosta-Gallegos, J. A.; Ochoa-Márquez, R.; Arrieta-Montiel, M. P.; Ibarra-Pérez, F.; Pajarito R., A. and Sánchez V., I. 1995. Registration of "Pinto Villa" common bean. *Crop Sci.* 35:1211.
- Alzate-Marin, A. L.; Baía, G. S.; de Paula Júnior, T. J.; de Carvalho, G. A.; de Barros, E. G. and Moreira, M. A. 1997. Inheritance of anthracnose resistance in common bean differential cultivar AB 136. *Plant Dis.* 81:996-998.
- Alzate-Marin, A. L.; Alves, M. M. and de Barros, E. G. 1998. Evolution of races of *Colletotrichum lindemuthianum* that occur in some regions of Brazil. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 41:169.
- Alzate-Marin, A. L.; Costa, M. R.; Sartorato, A.; Rava, C. A.; de Barros, E. G. and Moreira, M. A. 2001a. Use of markers as a tool to investigate the presence of disease resistance genes in common bean cultivars. *CBAB* 1:125-133.
- Alzate-Marin, A. L.; de Almeida, K. S.; de Barros, E. G. and Moreira, M. A. 2001b. Preliminary results of allelism studies for anthracnose resistance genes of common bean cultivar PI 207.262. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 44:113-114.
- Alzate M., A. L.; de Moraes S., M. G.; Moreira, M. A. and de Barros, E. G. 2002. Inheritance of anthracnose resistance in common bean differential cultivar PI 207.262. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 45:112-113.
- Alzate-Marin, A. L.; Arruda, K. M.; de Barros, E.G. and Moreira, M. A. 2003a. Allelism studies for anthracnose resistance of common bean cultivar AND 277. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 46:173-174.
- Alzate-Marin, A.L.; Costa, M.R.; Arruda, K.M.; de Barros, E.G. and Alves M., M. 2003b. Characterization of the anthracnose resistance gene present in Ouro Negro (Honduras 35) common bean cultivar. *Euphytica* 133:165-169.
- Alzate-Marin, A. L.; de Moraes S., M. G.; de Oliveira, E. J.; Moreira, M. A. and de Barros, E. G. 2003c. Identification of the second anthracnose resistant gene present in the common bean cultivar PI 207.262. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 46:177-178.
- Araya, C. M. 2003. Coevolución de interacciones hospedante-patógeno en frijol común. *Fitopatol. Bras.* 28:221-228.
- Ayonoadu, U. W. U. 1974. Races of bean anthracnose in Malawi. *Turrialba* 24:311-314.
- Bannerot, H. 1965. Resultats de l'infection d'une collection de haricots par six races physiologiques d'anthracnose. *Annales de l'Amélioration des Plantes* 15:210-222.

- Balardin, R. S.; Jarosz, A. M. and Kelly, J. D. 1997. Virulence and molecular diversity in *Colletotrichum lindemuthianum* from South, Central, and North America. *Phytopathology* 87:1184-1191.
- Barrus, M. F. 1911. Variation of varieties of beans in their susceptibility to anthracnose. *Phytopathology* 1:191-195.
- Barrus, M. F. 1918. Varietal susceptibility of beans to strains of *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. & Magn.) B.& C. *Phytopathology* 3:51-56.
- Campos E., A. y Pérez G., P. 1998. Bayo Mecentral-90 cultivar de frijol de temporal para los valles altos de la mesa central. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Campo Experimental Valle de México. Texcoco, Edo. de México, México. 14 p. (Folleto Técnico No. 14).
- Carbonell, S. A. M.; Ito, M. F.; Pompeu, A. S.; Francisco, F. G.; Ravagnani, S. and Almeida, A.L.L. 1999. Raças fisiológicas de *Colletotrichum lindemuthianum* e reação de cultivares e linhagens de feijoeiro no estado de São Paulo. *Fitopatol. Brás.* 24:60-65.
- Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). 1990. Informe anual 1988. Programa de frijol. Cali, Colombia. 399 p. (Documento de trabajo No. 72).
- Chaves, G. 1980. La antracnosis. *In*: Schwartz, H.F. y Gálvez, G.E. (eds.). Problemas de producción del frijol. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. p. 37-53.
- de Vigo, B.M.; Rodríguez, C.; Pañeda, A.; Giraldez, R. and Ferreira, J. 2002. Development of a SCAR marker linked to *Co-9* in common bean. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 45:116-117.
- Drijfhout, E. and Davis, J. H. C. 1989. Selection of a new set of homogeneously reacting bean (*Phaseolus vulgaris*) differentials to differentiate races of *Colletotrichum lindemuthianum*. *Plant Pathol.* 38(3):391-396.
- Fabre, J. V.; Julien, J.; Parisot, D. and Dron, M. 1995. Analysis of diverse isolates of *Colletotrichum lindemuthianum* infecting common bean using molecular markers. *Mycol. Res.* 99:429-435.
- Ferreira, J. J.; Rodríguez, C.; Pañeda, A. and Giraldez, R. 2003. Allelism test for resistance to race 38 of anthracnose in common bean differential cultivar, 'Widusa'. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 46:169-170.
- Flor, H. H. 1942. Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopathology* 32:653-669.
- Flor, H. H. 1956. The complementary genetic system in flax and flax rust. *Adv. Genet.* 8:29-54.
- Flor, H. H. 1971. Current status of the gene-for-gene concept. *Annu. Rev. Phytopathol.* 9:275-296.
- Fouilloux, G. 1976. Bean anthracnose: New genes for resistance. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 19:36-37.
- Fouilloux, G. 1979. New races of bean anthracnose and consequences on our breeding programs. *In*: Maraite, H. and Meyer, J.A. (eds.). Diseases of Tropical Food Crops. Université Catholique de Louvain-la-Neuve, Belgium. p. 221-235.
- Garrido R., E. R. y Romero-Cova, S. 1989. Identificación de razas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. y Magn.) Scrib. en México y búsqueda de resistencia genética a este hongo. *Agrociencia* 77:139-156.
- Gonçalves-Vidigal, M. C.; Vallejo, V. and Kelly, J. D. 2003. Characterization of the anthracnose resistance in the differential cultivar Widusa. *Ann. Rep. Bean Improv. Coop.* 46:175-176.
- González, M.; Rodríguez, R.; Zavala, M. E.; Jacobo, J. L.; Hernández, F.; Acosta, J.; Martínez, O. and Simpson, J. 1998. Characterization of Mexican isolates of *Colletotrichum lindemuthianum* by using differential cultivars and molecular markers. *Phytopathology* 88:292-299.
- González-Chavira, M.; Rodríguez Guerra, R.; Hernández-Godínes, F.; Acosta-Gallegos, J. A.; Martínez de la Vega, O. and Simpson, J. 2004. Analysis of pathotypes of *Colletotrichum lindemuthianum* found in the central region of Mexico and resistance in elite germ plasm of *Phaseolus vulgaris*. *Plant Dis.* 88:152-156.
- González-Sánchez, F. del A.; Frias-Treviño, G. A.; García-Salinas, A. y Flores-Olivas, A. 2000. Resistencia de genotipos de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) a razas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. y Magn.). *Rev. Mex. Fitopatol.* 18:87-91.
- Hernández-G., F.; González-Chavira, M.; Rodríguez-Guerra, R.; Acosta-Gallegos, J. y Simpson, J. 1998. La variación patogénica de *Colletotrichum*

- lindemuthianum* y su importancia en los programas de mejoramiento genético del frijol. Rev. Mex. Fitopatol. 16(S1):63.
- Huerta-Espino, J.; Singh, R. P.; Villaseñor-Mir, H. E.; Espitia-Rangel, E. y Leyva-Mir, S. G. 2003. Postulación de genes de resistencia a la roya de la hoja (*Puccinia triticina* Ericks.) en plántula y planta adulta en genotipos élite de trigo harinero (*Triticum aestivum* L.). Rev. Mex. Fitopatol. 21:239-247.
- Kelly, J. D. 2000. Anthracnose races present on both wild and cultivated *Phaseolus vulgaris* in Mexico. Ann. Rep. Bean Improv. Coop. 43:184-185.
- Kelly, J. D.; Afanador, L. and Cameron, L. S. 1994. New races of *Colletotrichum lindemuthianum* in Michigan and implications in dry bean resistance breeding. Plant Dis. 78:892-894.
- López-N., G.; Rodríguez-G., R. y Pastrana-L., G. G. 1991. Identificación de razas patogénicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. & Magn.) Scrib. en el estado de Durango mediante la inoculación de hojas desprendidas de doce cultivares diferenciales. In: Resumen del XVIII Congreso de la Sociedad Mexicana de Fitopatología. Puebla, México. p. 13.
- López-Salinas, E.; Acosta-Gallegos, J. A.; Awale, H. E. and Kelly, J. D. 2000. An unusual outbreak of anthracnose in the lowlands of Veracruz, Mexico. Ann. Rep. Bean Improv. Coop. 43:182-183.
- Mahuku, G. S.; Jara, C. E.; Cajiao, C. and Beebe, S. 2002. Sources of resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in the secondary gene pool of *Phaseolus vulgaris* and crosses of primary and secondary gene pools. Plant Dis. 86:1383-1387.
- Mastenbrock, C. 1960. A breeding programme for resistance to anthracnose in dry shell haricot beans, based on a new gene. Euphytica 9:177-184.
- McRostie, G. P. 1919. Inheritance of anthracnose resistance as indicated by a cross between a resistant and a susceptible bean. Phytopathology 9:141-148.
- Melotto, M. and Kelly, J. D. 2000. An allelic series at the *Co-1* locus conditioning resistance to anthracnose in common bean of Andean origin. Euphytica 116:143-149.
- Mendoza, A.; Hernández, F.; Hernández, S.; Ruíz, D.; Martínez de la Vega, O.; Mora, G.; Acosta, J. and Simpson, J. 2001. Identification of *Co-1* anthracnose resistance and linked molecular markers in common bean line A193. Plant Dis. 85:252-255.
- Menezes, J.R. and Dianese, J.C. 1988. Race characterization of Brazilian isolates of *Colletotrichum lindemuthianum* and detection of resistance to anthracnose in *Phaseolus vulgaris*. Phytopathology 78:650-655.
- Miklas, P.N. and Kelly, J. D. 2002. The use of MAS to develop pinto bean germplasm possessing *Co-4*² gene for anthracnose resistance. Ann. Rep. Bean Improv. Coop. 45:68-69.
- Oliari, L.; Vieira, C. and Wilkinson, R. E. 1973. Physiologic races of *Colletotrichum lindemuthianum* in the state of Minas Gerais, Brazil. Plant Dis. Rep. 57:870-872.
- Pastor-Corrales, M. A. 1991. Estandarización de cultivares diferenciales y designación de razas de *Colletotrichum lindemuthianum*. (Abstr.) Phytopathology 81:694.
- Pastor-Corrales, M. A. 1996. Tradicional and molecular confirmation of the coevolution of beans and pathogens in Latin América. Ann. Rep. Bean Improv. Coop. 39:46-47.
- Pastor-Corrales, M. A.; Erazo, O. A.; Estrada, E. I. and Singh, S. P. 1994. Inheritance of anthracnose resistance in common bean accession G 2333. Plant Dis. 78:959-962.
- Pastor-Corrales, M. A.; Otoya, M. M.; Molina, A. and Singh, S. P. 1995. Resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Middle America and Andean South America in different common bean races. Plant Dis. 79:63-67.
- Pastor-Corrales, M. A. and Tu, J. C. 1989. Anthracnose. In: Schwartz, H. F. and Pastor-Corrales, M. A. (eds.). Bean production problems in the tropics. Centro Internacional de Agricultura Tropical, Cali, Colombia. p:77-104.
- Pastrana L., G. G. 1991. Comparación de dos métodos de inoculación de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. & Magn.) Scrib. e identificación de razas patogénicas utilizando doce cultivares diferenciales de frijol (*Phaseolus vulgaris*). Tesis Licenciatura. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Buenavista, Coahuila, México. 38 p.
- Ramírez-Rueda, M. T.; Cabral-Enciso, M.; Rodríguez-Guerra, R., Acosta-Gallegos, J. A. y Simpson, J.

2000. Variación patogénica de *Colletotrichum lindemuthianum* en el estado de Chiapas, México. In: Resúmenes del XXVII Congreso de la Sociedad Mexicana de Fitopatología. Puerto Vallarta, Jalisco, México. L-9.
- Rava, C. A.; Purchio, A. F. and Sartorato, A. 1994. Caracterizacáo de patótipos de *Colletotrichum lindemuthianum* que ocorrem em algumas regioes productoras de feijoeiro comum. Fitopatol. Bras. 19:167-172.
- Rodríguez G., R. 1991. Identificación de razas patogénicas de *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. & Magn.) Scrib. en el estado de Durango mediante un sistema propuesto internacionalmente y respuesta de genotipos de frijol tolerantes a sequía a razas del patógeno. Tesis de Mestría en Ciencias. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. Parasitología Agrícola. Buenavista, Coahuila, México. 51p.
- Rodríguez-Guerra, R.; Ramírez-Rueda, M. T.; Martínez de la Vega, O. and Simpson, J. 2003. Variation in genotype, pathotype and anastomosis groups of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Mexico. Plant Pathol. 52:228-235.
- Ruiz, J. D. 1998. Nuevas fuentes de resistencia a *Colletotrichum lindemuthianum* (Sacc. y Magn.) Briosi y Cav. en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. 75p.
- Schwartz, H. F.; Pastor-Corrales, M. A. and Singh, S. P. 1982. New sources of resistance to anthracnose and angular leaf spot of beans (*Phaseolus vulgaris* L.). Euphytica 31:741-754.
- Sicard, D.; Michalakis, Y.; Dron, M. and Neema, C. 1997. Genetic diversity and pathogenic variation of *Colletotrichum lindemuthianum* in three centers of diversity of its host, *Phaseolus vulgaris*. Phytopathology 87:807-813.
- Tu, J. C. 1988. Control of bean anthracnose caused by the delta and lambda races of *Colletotrichum lindemuthianum* in Canada. Plant Dis. 72:5-8.
- Yerkes, W. D. Jr., and Teliz, O. M. 1956. New races of *Colletotrichum lindemuthianum* in Mexico. Phytopathology 46:564-567.
- Young, R. A. and Kelly, J. D. 1996a. Gene pyramiding using marker assisted selection for stable resistance to bean anthracnose. Ann. Rep. Bean Improv. Coop. 39:57-58.
- Young, R. A. and Kelly, J. D. 1996b. Characterization of the genetic resistance to *Colletotrichum lindemuthianum* in common bean differential cultivars. Plant Dis. 80:650-654.
- Young, R. A.; Melotto, M.; Nodari, R. O. and Kelly, J. D. 1998. Marker-assisted dissection of the oligogenic anthracnose resistance in the common bean cultivar, 'G 2333'. Theor. Appl. Genet. 96:87-94.