

ASSOCIAÇÕES DE VIRULÊNCIA EM *COLLETOTRICHUM GRAMINICOLA*, AGENTE CAUSAL DA ANTRACNOSE EM SORGO

CARLOS R. CASELA¹ & ALEXANDRE S. FERREIRA¹

¹Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo, EMBRAPA, Caixa Postal 151, 35700, Sete Lagoas, MG.

(Aceito para publicação em 15/07/94)

CASELA, C.R. & FERREIRA, A.S. Associações de virulência em *Colletotrichum graminicola*, agente causal da antracnose em sorgo. Fitopatol. bras. 20: 33-38. 1995.

RESUMO

Analisou-se, por dois anos, a estrutura de virulência na população de *Colletotrichum graminicola*, agente causal da antracnose do sorgo, através das frequências esperadas e observadas de virulência a todos os pares possíveis dentro de uma série diferencial formada por dez cultivares de sorgo. Calculou-se também, para cada par, um coeficiente de associação de patogenicidade (CAP) e um coeficiente de associação de virulência (CAV). Associação negativa de virulência foi observada apenas em relação a duas cultivares Tx378 e SC748-5. Tal fato é indicativo de que indivíduos na popula-

ção do patógeno com virulência a estes genótipos possuem uma menor agressividade. Um grande número de pares analisados apresentou um alto valor de CAP e um baixo valor de CAV. Combinações de genótipos ou de genes de resistência para as quais a população do patógeno apresenta um menor valor adaptativo podem determinar uma resistência de maior durabilidade à antracnose.

Palavras chaves: análise de virulência, estrutura de virulência, associação de patogenicidade.

ABSTRACT

Virulence associations in the sorghum anthracnose fungus *Colletotrichum graminicola*.

Virulence structure in the population of the sorghum anthracnose fungus *Colletotrichum graminicola*, was investigated for two years through the expected and observed frequencies of virulence to all possible pair combinations within a set of ten differential sorghum cultivars. For each pair, a pathogenicity association coefficient (CAP) and a virulence association coefficient (CAV) was also determined. A negative association of virulence was observed in

relation to two cultivars - Tx378 and SC748-5. This is an indication of a possible lower fitness of individuals in the pathogen population with this associated virulence. High values of CAP and low values of CAV were observed for a large number of cultivar pairs. Combinations of genotypes or resistance factors to which the pathogen population shows a reduced fitness may determine a more durable resistance to sorghum anthracnose.

INTRODUÇÃO

A antracnose do sorgo (*Sorghum bicolor* L.), causada pelo patógeno *Colletotrichum graminicola*, é uma das mais importantes doenças a afetar a cultura do sorgo nas condi-

ções brasileiras, estando presente em todas as regiões de plantio com esta gramínea no país.

C. graminicola é um patógeno de alta variabilidade, conforme demonstrado em estudos já conduzidos no Brasil e em outros países (Cardwell *et al.*, 1989; Ferreira & Casela, 1986; Pande *et al.*, 1991).

A variabilidade de *C. graminicola* tem sido normalmente caracterizada pela identificação de raças fisiológicas, com base nas reações diferenciais produzidas por isolados do patógeno em uma série de cultivares diferenciadoras (Cardwell *et al.*, 1989; Casela & Ferreira, 1987; Pande *et al.*, 1991). Um sistema para a caracterização de raças deste patógeno no Brasil foi proposto por Casela & Ferreira (1987). Através deste procedimento, raças de alta virulência têm sido identificadas e utilizadas na avaliação e seleção de genótipos para resistência à antracnose (Casela & Ferreira, 1991a; Casela & Ferreira, 1991b). Dois fatores entretanto têm dificultado a utilização destas informações como suporte a trabalhos de desenvolvimento de resistência genética: o elevado número de raças identificadas a cada ano e a perda gradual de importância de alguns dos genótipos da série diferencial dentro do programa de melhoramento de sorgo, fazendo com que os resultados obtidos sejam de pouca utilidade prática.

Um procedimento alternativo aos estudos de determinação de raças fisiológicas tem sido a caracterização da estrutura de virulência da população de um patógeno (Alexander *et al.*, 1984; Browder & Eversmeyer, 1977; Lela, 1981; Vanderplank, 1984). Através deste tipo de análise é possível verificar se indivíduos em uma determinada população apresentam combinações particulares de virulência ou de avirulência a um par de cultivares em frequências acima ou abaixo daquelas esperadas se tais combinações ocorressem por acaso (Browder & Eversmeyer, 1977; Alexander *et al.*, 1984).

O presente trabalho teve por objetivo investigar a ocorrência de associações de virulência no patossistema *Sorghum bicolor*-*C. graminicola* com base em dados de levantamento de raças realizados nos anos de 1990 e 1991.

MATERIAL E MÉTODOS

Isolados de *C. graminicola* foram coletados nas localidades de Capinópolis e Sete Lagoas (MG); Anápolis, Goiânia, Itumbiara e Jataí (GO) e Pelotas (RS) nos anos de 1990 e 1991.

Os procedimentos para obtenção, desenvolvimento e multiplicação de culturas monospóricas, produção e preparo de inóculo, inoculação e avaliação foram aqueles descritos por Ferreira e Casela (1986). Isolados foram inoculados em uma série diferencial formada pelas cultivares Tx378 (BR008B), SC326-6 (BR005R), SC283 (CMSXS136), Tx623 (BR009), Brandes (BR501), SC112-14 (BR006R), Tx398, Tx2536 (BR003R), Theis (BR503), e SC748-5 (CMSXS173R).

Os dados sobre a estrutura de virulência na população de *C. graminicola* foram obtidos de um total de 67 e 134 isolados coletados respectivamente nos anos de 1990 e de 1991. Para se avaliar a ocorrência de associação de virulência a um determinado par de cultivares a e b, os isolados foram separados em cada uma das quatro categorias: VaVb - virulentos a ambas as cultivares, VaAb - virulentos a cultivar A e avirulentos a cultivar B, AaVb - avirulentos a cultivar A e virulentos a cultivar B e AaAb - avirulentos a ambas as cultivares.

A determinação da ocorrência de associação de patogenicidade de virulência foi realizada conforme Browder & Eversmeyer (1977). Para cada combinação de cultivares foi calculado um coeficiente de associação de patogenicidade (CAP) e um coeficiente de associação de virulência (CAV) como segue:

$$CAP = N^{\circ} \text{ de isolados AaAb} + N^{\circ} \text{ de isolados VaVb} / \text{Total de isolados na amostra}$$

$$CAV = N^{\circ} \text{ de isolados VaVb} / \text{Total de isolados na amostra.}$$

Combinações desejáveis de cultivares ou de genes de resistência são caracterizadas por uma alta associação de patogenicidade (alto valor de CAP) e uma baixa associação de virulência (baixo valor de CAV). Tais combinações são potencialmente efetivas para o controle da doença em relação à estrutura de virulência da população (Browder & Eversmeyer, 1977; Lebeda, 1981).

Dados sobre a estrutura de virulência foram também obtidos através da análise de virulência conforme Alexander *et al.* (1984). Nesta análise uma associação positiva de virulência ocorre quando o número de isolados observados significativamente excede àqueles esperados na categoria VaVb e uma associação negativa ou uma dissociação de virulência ocorre se o número de isolados observados é significativamente superior ao esperado nas categorias VaAb e AaVb. Associações podem ocorrer porque os genes controlando a patogenicidade estão ligados ou são alélicos ou ainda porque os genes que determinam patogenicidade a uma determinada cultivar têm efeitos pleiotrópicos ou epistáticos que alteram a resposta de uma outra cultivar. É também possível que a seleção favoreça os indivíduos com uma determinada combinação de genes para patogenicidade. Comparações entre frequências observadas e esperadas foram feitas através do teste de qui-quadrado (Lebeda, 1981; Ott, 1988).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Um pequeno número de isolados apresentou-se virulento aos genótipos SC748-5 e SC283. Por outro lado virulência à cultivar Tx623, apresentou-se quase que totalmente fixada na população nos dois anos de estudo pois a maioria dos isolados apresentaram-se virulentos a esta cultivar, considerada como padrão de suscetibilidade a *C. graminicola* em testes de resistência a este patógeno em condições de campo e de casa de vegetação. Uma alta frequência de virulência foi também observada em relação às cultivares Tx2536 e Tx398 (Tabela 1).

As Tabelas 2 e 3 apresentam os valores de CAP e de CAV obtidos nos anos de 1990 e de 1991 para 16 pares de cultivares, de um total de 45 analisados, aos quais o patógeno apresentou associações de patogenicidade e de virulência constantes nestes dois anos de estudo. Altos valores de CAP e de CAV foram, por exemplo, observados em relação aos pares Tx623 * Tx398, Tx623 * Tx2536 e Tx2536 * Tx398 em decorrência da alta frequência de virulência a estas cultivares na população. Valores próximos, porém mais baixos de CAP e de CAV, foram também obtidos em relação aos pares Tx623 * Brandes e Tx623 * SC112-14. Altos

TABELA 1 - Frequência de virulência a 10 cultivares de sorgo em isolamentos de *Colletotrichum graminicola* obtidos nos anos de 1990 e 1991.

Cultivar	Frequência de Virulência/Ano	
	1990	1991
Tx378	0,463	0,276
SC326-6	0,642	0,410
SC283	0,045	0,082
Tx623	0,896	0,978
Brandes	0,478	0,530
SC112-14	0,716	0,426
Tx398	0,851	0,701
Tx2536	0,881	0,806
Theis	0,567	0,224
SC748-5	0,194	0,194

TABELA 2 - Associações de patogenicidade e de virulência de *Colletotrichum graminicola* em 17 pares de cultivares de sorgo. 1990.

Par de Cultivares	Coeficiente de Associação ¹	
	CAP	CAV
Tx623*Tx2536	0,791	0,761
TX623*Tx398	0,863	0,806
TX2536*Tx398	0,925	0,821
Tx623*Brandes	0,522	0,463
Tx623*SC112-14	0,672	0,642
Theis*SC748-5	0,567	0,164
Tx378*SC283	0,239	0,015
Tx378*SC748-5	0,313	0,000
SC283*SC326-6	0,343	0,015
SC283*Tx623	0,149	0,045
Sc283*Brandes	0,507	0,015
SC283*SC112-14	0,328	0,045
SC283*Tx2536	0,209	0,045
SC283*Tx398	0,164	0,045
SC283*Theis	0,478	0,045
SC283*SC748-5	0,776	0,000

¹ CAP e CAV = Coeficientes de Associação de Patogenicidade e de Virulência respectivamente, onde:
CAP = N° de Isolados AaAb+N° de Isolados VaVb/Total de Isolados, e
CAV = N° de Isolados VaVb/Total de Isolados

TABELA 3 - Associações de patogenicidade e de virulência de *Colletotrichum graminicola* em 17 pares de cultivares de sorgo. 1991.

Par de Cultivares	Coeficiente de Associação ¹	
	CAP	CAV
Tx623*Tx2536	0,731	0,701
TX623*Tx398	0,828	0,806
TX2536*Tx398	0,701	0,522
Tx623*Brandes	0,532	0,530
Tx623*SC112-14	0,448	0,425
Theis*SC748-5	0,761	0,090
Tx378*SC283	0,806	0,082
Tx378*SC748-5	0,560	0,015
SC283*SC326-6	0,619	0,060
SC283*Tx623	0,104	0,082
Sc283*Brandes	0,522	0,067
SC283*SC112-14	0,493	0,000
SC283*Tx2536	0,373	0,075
SC283*Tx398	0,284	0,090
SC283*Theis	0,791	0,000
SC283*SC748-5	0,724	0,000

¹ CAP e CAV = Coeficientes de Associação de Patogenicidade e de Virulência respectivamente, onde:
CAP = N° de Isolados AaAb+N° de Isolados VaVb/Total de Isolados, e
CAV = N° de Isolados VaVb/Total de Isolados

valores de CAP e baixos valores de CAV foram verificados em relação aos demais pares apresentados na Tabela 2. Estes seriam, de acordo com Browder & Eversmeyer (1977), potencialmente efetivos para o controle da antracnose. É preciso considerar, entretanto, que nas combinações SC283 * Tx623, SC283 * Tx398 e SC283 * Tx2536, os baixos CAV observados foram determinados apenas pela maior resistência da cultivar SC283, já que as cultivares Tx623, Tx2536 e Tx398 apresentaram suscetibilidade à maioria dos isolados nos dois anos de estudo.

Um total de 90 tabelas de contingência foi gerado para a análise de virulência considerando-se os anos de 1990 e 1991. Deste total, 23 tabelas no primeiro e 19 no segundo ano não puderam ser analisadas por apresentarem frequência esperada inferior a 5 (Ott, 1984). Isto foi determinado principalmente pelo fato de a população do patógeno apresentar uma alta frequência de virulência ou de avirulência a determinadas cultivares; por exemplo, das 23 tabelas não analisadas em 1990, 9 envolveram combinações com a cultivar SC283 (frequência de virulência de 0,045), enquanto 8 envolveram combinações com a cultivar Tx623 (frequência de virulência de 0,896) (Tabela 1).

Dentre as associações analisadas, apenas 4 em 1990 e 3 em 1991 foram não significativas ao nível de 5% de proba-

bilidade ($X^2=3,841$; $GL=1$), enquanto 18 associações em 1990 e 23 em 1991 apresentaram-se significativas ao nível de 1% de probabilidade ($X^2=7,815$; $GL=1$). Apenas a associação negativa de virulência às cultivares Tx378 e SC748-5 apresentou significância estatística nos dois anos analisados. Virulências aos pares Tx378 * SC326-6, Tx378 * Tx398, SC326-6 * Brandes, SC326-6 * Tx2536, SC326-6 * Theis, SC326-6 * SC748-5, Brandes * Tx398, Brandes * Theis, SC112-14 * Theis e Theis * SC748-5 apresentaram-se positivamente associadas. Nas Tabelas 4 e 5 estão apresentadas as frequências esperadas e observadas de virulência aos pares Tx378 * SC748-5 e SC326-6 * Brandes, as quais ilustram, respectivamente, uma associação negativa ou dissociação e uma associação positiva de virulência.

Informações sobre a frequência de virulência e sobre a ocorrência de associações positivas e negativas de virulência podem ser de grande utilidade em programas de melhoria para resistência a doenças. Híbridos de sorgo, por exemplo, poderiam ser desenvolvidos baseados nas informações sobre as combinações de linhagens macho-estéreis e restauradoras para as quais virulência na população apresenta-se dissociada.

O grande número de associações positivas de virulência observadas pode ter sido, pelo menos em parte, determinado pela ausência de processos sexuais em *C. graminicola* em sorgo. Em organismos de reprodução predominantemente assexuada, uma determinada combinação de genes de virulência pode ser mantida na população devido à ausência de recombinação, ainda que os referidos genes não estejam efetivamente ligados (Wolfe & Knott, 1982). O efeito da ausência de recombinação genética tem sido verificado em levantamentos onde há a predominância de uma ou poucas raças na população (Roelfs & Groth, 1980; Roelfs *et al.* 1986; Illot *et al.* 1987). As associações de virulência ou de avirulência presentes nas raças identificadas irão obviamente predominar na população.

Ausência de recombinação sexual como uma provável explicação para as associações positivas de virulência observadas parece não ser, entretanto, totalmente aplicável à situação de *C. graminicola*, pelo menos nas condições brasileiras, onde um elevado número de raças é observado a cada ano (Casela & Ferreira, 1987; Casela, 1992). A ausência de processos sexuais como fonte de variabilidade em *C. graminicola* parece ser compensada pela presença de outros mecanismos de variabilidade os quais parecem envolver a presença de transposons (Casela & Frederiksen, 1994).

A presença de associações positivas de virulência em *C. graminicola* pode também ter resultado da presença de genes de resistência em comum entre as cultivares da série diferencial. Tal situação é bastante provável pelo fato de tais cultivares não serem linhas isogênicas desenvolvidas especificamente para estudos de caracterização de raças deste patógeno. Esta situação é coincidente com aquela observada por Alexander *et al.* (1984) em que associações de virulência em *Puccinia graminis tritici* estavam correlacionadas à existência de genes de resistência em comum entre as diferenciais estudadas.

Um outro aspecto a ser considerado é que associações positivas de virulência podem indicar a presença de fatores desnecessários de virulência na população do patógeno. A

TABELA 4 - Número esperado e observado de isolados de *Colletotrichum graminicola* nas quatro categorias de virulência e de avirulência aos pares de cultivares Tx378 * SC748-5 (associação negativa) e SC326-6* Brandes (associação positiva). 1990.

Associação ¹	Cultivar	Virulência/Avirulência ²			
Negativa ³	Tx378	V	V	A	A
	SC748-5	V	A	V	A
	Observado	0,0	31,0	13,0	23,0
	Esperado	6,0	25,0	7,0	29,0
	$X^2 = 13,82$				
	Positiva ⁴	SC326-6	V	V	A
Brandes		V	A	V	A
Observado		31,0	13,0	3,0	20,0
Esperado		20,6	22,4	17,2	18,8
$X^2 = 20,99$					

¹ Associações analisadas pelo teste qui-quadrado. Valores observados e esperados em cada célula são baseados na hipótese de nulidade de que as reações são independentes.

² V = Virulência; A = Avirulência

³ Associação significativamente negativa para virulência ($P < 0,01$)

⁴ Associação significativamente positiva para virulência ($P < 0,01$)

TABELA 5 - Número esperado e observado de isolados de *Colletotrichum graminicola* nas quatro categorias de virulência e de avirulência aos pares de cultivares Tx378 * SC748-5 (associação negativa) e SC326-6 * Brandes (associação positiva). 1991.

Associação ¹	Cultivar	Virulência/Avirulência ²			
Negativa ³	Tx378	V	V	A	A
	SC748-5	V	A	V	A
	Observado	2,0	35,0	24,0	73,0
	Esperado	7,2	29,8	18,8	78,2
	$X^2 = 6,04$				
	Positiva ⁴	SC326-6	V	V	A
Brandes		V	A	V	A
Observado		43,0	13,0	28,0	50,0
Esperado		29,0	25,8	42,0	37,2
$X^2 = 22,5$					

¹ Associações analisadas pelo teste qui-quadrado. Valores observados e esperados em cada célula são baseados na hipótese de nulidade de que as reações são independentes.

² V = Virulência; A = Avirulência

³ Associação significativamente negativa para virulência ($P < 0,05$)

⁴ Associação significativamente positiva para virulência ($P < 0,01$)

ausência de uma correlação negativa entre agressividade e virulência foi demonstrada no patossistema trigo-*Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* (Bronson & Ellingboe, 1986). Raças complexas de *C. graminicola* têm sido isoladas de cultivares de alta suscetibilidade como a cultivar de sorgo BR009 (Tx623), considerada como suscetível universal em estudos de variabilidade deste patógeno (Casela & Ferreira, 1987). A presença de fatores desnecessários de virulência não estaria, aparentemente, influenciando na agressividade de *C. graminicola*.

Virulência desnecessária parece não ser entretanto de ocorrência generalizada em *C. graminicola*. Tal fato é demonstrado pela presença de associação negativa de virulência aos genótipos Tx378 e SC748-5, observada nos dois anos de estudo e seria indicativo da possibilidade de se utilizar fatores de resistência a este patógeno, com base em sua capacidade de impor restrições à adaptabilidade do patógeno. Informações sobre a estrutura de virulência em populações de *C. graminicola* poderão contribuir significativamente em futuros trabalhos visando um mais eficiente controle da antracnose do sorgo.

Em sua análise do desequilíbrio gamético de genes de virulência em populações do oídio da cevada (*Erysiphe graminis*), Hovmoller & Ostergard (1991) demonstraram que associações negativas de virulência podem ser geradas por forças de seleção induzidas por genes de resistência presentes em cultivares diferentes, enquanto seleção induzida por genes de resistência presentes em uma mesma cultivar irá gerar associações positivas de virulência na população do patógeno. Nesta situação a combinação de genes de resistência em uma mesma cultivar iria inevitavelmente conduzir à seleção e à fixação dos fatores correspondentes de virulência na população. Uma forte dissociação ou associação negativa de virulência é, entretanto, indicativa de uma resistência mais durável. Quanto mais desvantajosa a situação para o patógeno antes da introdução de uma determinada combinação de genes de resistência, menor a frequência de indivíduos na população com os fatores de virulência correspondentes e, portanto, mais difícil o seu estabelecimento na população (Vanderplank, 1984; Gale, 1987).

Um último aspecto a ser considerado é aquele relacionado à obtenção e interpretação de dados para a análise de virulência. Falsas informações podem ser obtidas, por exemplo, se a amostragem não for feita ao acaso ou se indivíduos de diferentes populações são agrupados em uma mesma análise (Wolfe & Knott, 1982). Estudos sobre a estrutura de virulência de *C. graminicola* nas condições brasileiras envolvendo procedimentos de amostragem mais adequados para obtenção deste tipo de informação estão sendo atualmente conduzidos pelo CNPMS. Ao mesmo tempo um conhecimento mais detalhado sobre a genética de resistência a este patógeno faz-se necessário para uma mais efetiva utilização das informações geradas pela análise de virulência. Indubitavelmente a escolha de fatores de resistência baseada nos seus efeitos sobre a população do patógeno podem aumentar as possibilidades de uma resistência mais duradoura à antracnose do sorgo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, L.E., ROELFS, A.P. & GROTH, J.V. Pathogenicity associations in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in the United States. *Phytopathology* 74:1161-1166. 1984.
- BRONSON, C.R. & ELLINGBOE, A.H. The influence of four unnecessary genes for virulence on the fitness of *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*. *Phytopathology* 76:154-158. 1986.
- BROWDER, L.E. & EVERSMEYER, M.G. Pathogenicity associations in *Puccinia recondita tritici*. *Phytopathology* 67:766-771. 1977.
- CARDWELL, K.F., HEPPELY, P.R. & FREDERIKSEN, R.A. Pathotypes of *Colletotrichum graminicola* and seed transmission of sorghum anthracnose. *Plant Dis.* 73:255-257. 1989.
- CASELA, C.R. & FERREIRA, A.S. Proposta de um sistema para classificação de raças de *Colletotrichum graminicola*, agente causal da antracnose em sorgo (*Sorghum bicolor*). *Fitopatol. Bras.* 12:337-344. 1987.
- CASELA, C.R. Investigations on the variability of the sorghum anthracnose fungus *Colletotrichum graminicola*. Ph.D. Dissertation. Texas A&M University. 1992. 166pp.
- CASELA, C.R. & FERREIRA, A.S. Identificação de raças fisiológicas de *Colletotrichum graminicola*, agente causal da antracnose do sorgo. In: Relatório Técnico Anual do Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo 1985-1987. EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo. 1991a.
- CASELA, C.R. & FERREIRA, A.S. Identificação de genótipos de sorgo com resistência vertical a *Colletotrichum graminicola*. In: Relatório Técnico anual do Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo 1985-1987. EMBRAPA, Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo. 1991b.
- CASELA, C.R. & FREDERIKSEN, R.A. Pathogenic variation in monoconidial cultures of *Colletotrichum graminicola* from a single lesion and from monoconidial subcultures. *Fitopatol. bras.* 19:149-153. 1994.
- FERREIRA, A.S. & CASELA, C.R. Raças patogênicas de *Colletotrichum graminicola*, agente causal da antracnose em sorgo (*Sorghum bicolor* (L.) Moench.). *Fitopatol. bras.* 11:83-87. 1986.
- GALE, J.S. Factors delaying the spread of a virulent mutant of a fungal pathogen: some suggestions from the population genetics. In: *Populations of Plant Pathogens: their Dynamics and Genetics*. M.S. Wolfe & C.E. Caten, Eds. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1987.
- HOVMOLLER, M.S. & OSTERGARD, J. Gametic disequilibrium between virulence genes in barley mildew populations in relation to selection and recombination II. Danish observations. *Plant Pathol.* 40:178-189. 1991.

- ILLOT, T.W., DURAN, M.F. & MICHELMORE, R.W. Genetics of virulence in Californian populations of *Bremia lactucae* (lettuce downy mildew). *Phytopathology* 77:1381-1386. 1987.
- LEBEDA, A. Population genetics of lettuce downy mildew (*Bremia lactucae*). *Phytopathol. Z.* 101:228-239. 1981.
- OTT, L. An Introduction to Statistical Methods and Data Analysis. PWS Kent Publishing Company, Boston. 835p. 1988.
- PANDE, S., MUGHOGHO, L.K., BANDHYOPADHYAY, R., KARUNAKAR, R.J. Variation in pathogenicity and cultural characteristics of sorghum isolates of *Colletotrichum graminicola* in India. *Plant Dis.* 75:778-783. 1991.
- ROELFS, A.P. & GROTH, J.V. A comparison of virulence phenotypes in wheat stem rust populations reproducing sexually an asexually. *Phytopathology* 70:855-862. 1980.
- ROELFS, A.P., CASPER, D.H. & LONG, D.L. Races of *Puccinia graminis* in the United States and Mexico during 1985. *Plant Dis.* 70:1010-1013. 1986.
- WOLFE, M.S. & KNOTT, D.K. Population of plant pathogenes: some constraints on analysis of variation in pathogenicity. *Plant Pathol.* 31:79-90. 1982.
- VANDERPLANK, J.E. Disease Resistance in Plants. Academic Press, Orlando. 194pp. 1984.

93104