

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora, o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 25/02/2018.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA
FILHO”

FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CAMPUS DE BOTUCATU

**ESTRUTURA DA POPULAÇÃO E EPIDEMIOLOGIA DE
Moniliophthora roreri NO MAGDALENA MEDIO COLOMBIANO**

YEIRME YANETH JAIMES SUÁREZ

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da UNESP – Campus de
Botucatu, para obtenção do título de Doutor
em Agronomia (Proteção de Plantas).

BOTUCATU – SP

Fevereiro – 2016

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JÚLIO DE MESQUITA
FILHO”

FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRONÔMICAS
CAMPUS DE BOTUCATU

**ESTRUTURA DA POPULAÇÃO E EPIDEMIOLOGIA DE
Moniliophthora roreri NO MAGDALENA MEDIO COLOMBIANO**

YEIRME YANETH JAIMES SUÁREZ

Orientador: Prof. Dr. Edson Luiz Furtado

Co-orientador: Dr. Christian Cilas

Tese apresentada à Faculdade de Ciências
Agronômicas da UNESP – Campus de
Botucatu, para obtenção do título de Doutor
em Agronomia (Proteção de Plantas).

BOTUCATU – SP

Fevereiro – 2016

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO - DIRETORIA TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - UNESP - FCA - LAGEADO - BOTUCATU (SP)

J25e Jaimes Suárez, Yeirme Yaneth, 1979-
 Estrutura da população e epidemiologia de *Moniliophthora roreri* no Magdalena Medio Colombiano / Yeirme Yaneth Jaimes Suárez. - Botucatu : [s.n.], 2016
 x, 93 f. : ils. color.; grafs. color., tabs.

 Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu, 2016
 Orientador: Edson Luiz Furtado
 Coorientador: Christian Cilas
 Inclui bibliografia

 1. Cacau - Doenças e pragas. 2. Moniliase. 3. Diversidade genética. 4. Melhoramento genético. 5. Fungos patogênicos. I. Furtado, Edson Luiz. II. Cilas, Christian. III. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Câmpus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agrônômicas. IV. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: "ESTRUTURA DA POPULAÇÃO E EPIDEMIOLOGIA DE *Moniliophthora roreri* NO MAGDALENA MEDIO COLOMBIANO"


AUTORA: YEIRME YANETH JAIMES SUÁREZ

ORIENTADOR: EDSON LUIZ FURTADO

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em AGRONOMIA (PROTEÇÃO DE PLANTAS), pela Comissão Examinadora:



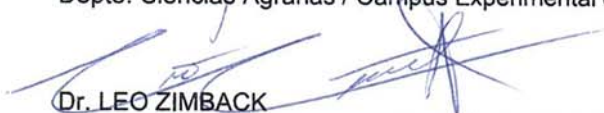
Prof. Dr. EDSON LUIZ FURTADO
Depto. de Proteção Vegetal / Faculdade de Ciências Agrômicas de Botucatu



PROF. DR. WALDIR CINTRA DE JESUS JUNIOR
Depto. Ciências Agrárias / UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS



Profa. Dra. ANA CAROLINA FIRMINO
Depto. Ciências Agrárias / Campus Experimental de Dracena



Dr. LEO ZIMBACK
Horto Florestal de Avaré / INSTITUTO FLORESTAL DE SÃO PAULO



Prof. Dr. WILTON BUCKER MORAES
Centro de Ciências Agrárias / UFES

Botucatu, 25 de fevereiro de 2016.

DEDICO

A Deus,
À minha mãe Gladys María Suárez,
Ao meu pai Alvaro Jaimes Parada,

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, que sempre guia meus passos no sentido de alcançar meus objetivos e sonhos.

Agradeço a meus pais, Gladys e Alvaro, pela educação, amor, compreensão e pelo apoio total e incondicional.

Agradeço a meus irmãos, Carlos, Nelcy e Jan Alvaro, pelo amor e apoio.

Agradeço a minha tia, Ruth Amanda e sua família, pelo apoio e amizade.

À Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” pela oportunidade de realização do curso.

À CAPES pela concessão de bolsa de estudos.

À Corporação Colombiana de Pesquisa Agropecuária – CORPOICA, especialmente ao Diretor Executivo Dr. Juan Lucas Restrepo, pelo apoio institucional na realização dos meus estudos.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Edson Luiz Furtado, pela orientação, ensinamentos, paciência, compreensão, apoio e amizade durante esses anos.

Ao meu co-orientador, Dr. Christian Cilas, pelos ensinamentos, paciência e apoio no desenvolvimento da minha tese.

Ao meu companheiro e amigo, Jairo Rojas Molina, pelo apoio e ajuda no desenvolvimento da minha tese.

A meu companheiro, José Manuel Duarte, pelo apoio e ajuda no desenvolvimento das atividades da tese.

Ao Dr. Rubén Valencia por acreditar nas minhas habilidades e ter aberto a possibilidade para iniciar meus estudos de doutorado.

Aos professores da FCA, em especial aos do Departamento de Proteção Vegetal FCA/UNESP, pelos ensinamentos transmitidos e colaboração.

A minha companheira e tutora, Dra. Carolina Gonzalez Almario, e sua equipe de trabalho pelo apoio e acompanhamento no desenvolvimento das atividades de minha tese.

A meus orientados de estagio profissional, Jessica, Albert, Diego e Lizeth por terem contribuído com as atividades da minha tese.

À Dra. Fabienne Ribeyre, pesquisadora do CIRAD, pelo na análise dos dados epidemiológicos.

Ao Dr. Alonso Gonzalez, Diretor de pesquisa da CORPOICA, pelo apoio no desenvolvimento da minha tese.

A meu amigo, Juan Fernando Sierra por ter aberto as portas de sua casa quando precisei.

Ao pessoal do Laboratório de Genética Molecular Animal do Centro de Pesquisa Tibaitata da CORPOICA, em especial ao Dr. Rodrigo Martinez e Yolanda Gomez, pelos ensinamentos e ter me permitido desenvolver parte de meu trabalho nesse espaço.

À Dra. Silvia Restrepo, vice-reitora de pesquisa da Universidad de los Andes, e a sua estudante de doutorado María Fernanda Mideros pelo apoio na análise dos dados das populações.

A todas as pessoas que contribuíram para a realização deste trabalho, muito obrigado.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE TABELAS	VIII
LISTA DE FIGURAS	IX
1. RESUMO	1
2. SUMMARY	3
3. INTRODUÇÃO GERAL	5
4. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	8
4.1. A cultura do cacaueteiro	8
4.1.1. Composição genética do cacaueteiro cultivado	9
4.1.2. Principais doenças do cacaueteiro	10
4.2. <i>Moniliophthora roreri</i>	11
4.2.1. Origem do patógeno	11
4.2.2. Taxonomia de <i>M. roreri</i>	11
4.2.3. Características culturais	12
4.2.4. Morfologia	12
4.2.5. Hospedeiros	13
4.2.6. Variabilidade genética	13
4.2.7. Ciclo de vida	15
4.2.8. Epidemiologia da moniliase	15
5. REFERÊNCIAS	19
CAPITULO I	
Geographic Differentiation and Genetic Structure of <i>Moniliophthora roreri</i> in the Principal Cocoa Production Areas in Colombia	26
ABSTRACT	28
INTRODUCTION	29
MATERIALS AND METHODS	33
RESULTS	38
DISCUSSION	42
LITERATURE CITED	46
CAPITULO II	

Spatio-temporal dynamic of frosty pod rot in the main cocoa producing areas of Santander State, Colombia	70
ABSTRACT	71
INTRODUCTION	73
MATERIALS AND METHODS	75
RESULTS	77
DISCUSSION	79
LITERATURE CITED	81
CONCLUSÕES GERAIS	93

LISTA DE TABELAS

	Página
CAPÍTULO I	
Table 1. Description and geographic origin of <i>M. royeri</i> isolates used in this study	52
Table 2. Characterization of 23 polymorphic simple sequence repeat primer pairs and distribution of allele frequency used to assess genetic variation in <i>M. royeri</i> ...	57
Table 3. Summary statistics of genetic variation within populations of <i>M. royeri</i> isolates according to four strata	60
CAPÍTULO II	
Table 1. Location and data of properties monitored for FPR dynamic	85
Table 2. Analysis of deviance of GLM results, degrees of freedom (d.f.), deviance, residuals degrees of freedom (Resid. d.f), residuals deviance (Resid. Dev) and probability value (P) of chi-squared test (>chi) for Cut disease pods with advanced symptoms of FPR as response variable and locality and clone as explanatory variables	85
Table 3. Summary of GLM results for Cut disease pods with advanced symptoms of FPR as response variable and locality and clone as explanatory variables, excluding San Vicente and block B1 of La Suiza Research Center localities by low levels of diseases	86
Table 4. Analysis of deviance of GLM results, degrees of freedom (d.f.), deviance, residuals degrees of freedom (Resid. d.f), residuals deviance (Resid. Dev) and probability value (P) of chi-squared test (>chi) for Cut disease pods with advanced symptoms of FPR as response variable and block and clone as explanatory variables	86
Table 5. Summary of GLM results for Cut disease pods with advanced symptoms of FPR as response variable and block and clone as explanatory variables	87

LISTA DE FIGURAS

	Página
CAPÍTULO I	
Figure 1. Geographical distribution of <i>M. roreri</i> isolates from four states in Colombia. Red points are located in the sampling areas. The temple map was obtained using the <i>RgoogleMaps</i> package for R Software v1.0.3.	63
Figure 2. Bi-plot of morphological observed in <i>M. roreri</i> isolates based on principal coordinate analysis (PCA). First and second component of a principal components analysis (PCA) for 11 morphological variables	64
Figure 3. Index of association standardized to (A) uncorrected and (B) corrected data, using the <i>Poppr</i> package for R Software v1.0.3.	65
Figure 4. STRUCTURE analysis of 23 SSR markers for <i>M. roreri</i> isolates. Plot of results for STRUCTURE output at different K organized by Q value. Each color represents one cluster defined by STRUCTURE. Vertical bars represent isolates, and the length of each colored segment in each vertical bar represents the proportion contributed by ancestral populations. A) Admixture model; B) No-admixture model	66
Figure 5. Scatterplot of the genetic differentiation observed in <i>M. roreri</i> isolates based on principal coordinate analysis (PCA). First and second component of a principal components analysis (PCA) for 23-locus microsatellite genotypes. Ellipses grouped isolates into geographic location	67
Figure 6. Summary of genetic relatedness among <i>M. roreri</i> obtained from Discriminant Analysis of Principal Components (DAPC). Scatter plot of the first two principal components from DAPC with a minimum-spanning tree based on the squared distance between populations, showing the connection between clusters for each stratum. A) Clone stratum; B) Altitude stratum; C) Locality stratum; and D) State stratum	68
Figure 7. Dendrogram showing the relationships between <i>M. roreri</i> isolates using microsatellite markers. Distances among genotypes were calculated using Nei genetic distance and visualized with an unrooted neighbor-joining tree. Colors represent different geographic locations used in this study	69

CAPÍTULO II

- Figure 1. Design of experimental plot in La Suiza Research Center located in Rionegro (Santander – Colombia). 1 to 12 column and 1 to 12 row delimit the block 1 (B1); 13 to 24 column and 1 to 12 row delimit the block 2 (B2); 1 to 12 column and 13 to 24 row delimit the block 3 (B3); and 13 to 24 column and 13 to 24 row delimit the block 4 (B4). 88
- Figure 2. Interaction plot of Cut disease pods with advanced symptoms of FPR for ICS 95, CCN 51 and SCC 61 cacao clones in Cimitarra, El Carmen de Chucurí, San Vicente de Chucuri and B1, B2, B3 and B4 blocks in Rionegro (Santander – Colombia). 89
- Figure 3. Spatial distribution of sum of Cut Disease pod with advanced symptoms of FPR at each block of experimental plot in La Suiza Research Center. Black circles represent block 1 (B1); red circles represent block 2 (B2); green circles represent block 3 (B3); and blue circles represent block 4 (B4). 90
- Figure 4. Interaction plot of Cut disease pods with advanced symptoms of FPR for ICS 95, CCN 51, ICS 60 and SCC 61 cacao clones in B1, B2, B3 and B4 blocks in Rionegro (Santander – Colombia). 91
- Figure 5. Dynamic of fructification of cacao varieties SCC61 (a), ICS 60 (b), CCN 51 (c) and ICS 95 (d) at experimental plot in La Suiza Research Center in Rionegro (Santander – Colombia). 92

1. RESUMO

A Moniliase do cacauero, causada pelo fungo *Moniliophthora roreri*, é uma das doenças mais devastadoras do cacauero na região oeste da América do Sul e Central, por exemplo, a região do Vale do Magdalena na Colômbia, considerada o possível centro de origem para a espécie. Para analisar a diversidade genética foram utilizados isolados dos estados de Santander, Antioquia, Tolima e Huila da Colômbia utilizando vinte-três marcadores microssatélites (SSR). No total, 117 genótipos multilocus diferentes se encontraram entre os 120 isolados, cada um representado como um haplótipo único. O índice de associação observado e estandardizado (I_A e \hat{r}_d) indicaram que as populações de *M. roreri* são clonais. Além disso, dada a alta diversidade de haplótipos com desequilíbrio de ligação se sugere que *M. roreri* poderia ser uma espécie assexual possivelmente com recombinação rara ou parcial devida à parassexualidade. Enquanto a estrutura populacional, três grupos geográficos foram reconhecidos entre os isolados utilizando métodos de agrupamento bayesianos. Resultados similares se obtiveram depois do análises discriminante de componentes principais (DAPC), análise de coordenadas principais (PCA) e a árvore de semelhança com os loci dos microssatélites baseados na distância de Nei. A identificação destes agrupamentos explicasse pela diferenciação geográfica e clones de cacauero e variáveis ambientais não contribuem significativamente à diferenciação genéticas entre os grupos. Em relação a epidemiologia da doença foi monitorada a incidência da moniliase no tempo e no espaço em clones com diferente grau de resistência em quatro localidades do Estado de Santander entre Julho de 2013 até Maio de 2015. O modelo linear generalizado se utilizou para analisar o progresso temporal e espacial da Moniliase. A distribuição de Poisson com função de ligação logarítmica se selecionou pela superdispersão dos dados. Uma interação significativa se

encontrou entre os clones e localidades sobre os parâmetros epidemiológicos. O clone suscetível SCC 61 apresentou o maior intensidade de doença na maioria das localidades, a exceção de San Vicente onde tive o mais baixo nível. A localidade de San Vicente apresentou a mais baixa intensidade de doença em todos os clones de cacauero, quando comparado com as outras localidades. Depois de aplicar o teste de Moran I aos dados de frutos doentes cortados no centro de pesquisa La Suiza, foi evidente a autocorrelação espacial. O estudo da dinâmica demonstrou que as epidemias da moniliase variam de acordo com a localidade e o material vegetal e sua localização no campo. As informações obtidas neste trabalho podem ser empregadas para melhorar o manejo da moniliase ao nível regional e as práticas deverão ser ajustadas considerando a variação do microambiente.

Palavras chave: Moniliase, diversidade genética, *Theobroma cacao*, epidemias

***Moniliophthora roreri* POPULATION STRUCTURE AND EPIDEMIOLOGY IN THE COLOMBIAN MIDDLE MAGDALENA REGION**

Botucatu, 2015. 86p. Tese (Doutorado em Agronomia – Proteção de plantas) – Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista.

Author: YEIRME YANETH JAIMES SUÁREZ

Adviser: Edson Luiz Furtado

Co-adviser: Christian Cilas

2. SUMMARY

Frosty pod rot disease (FPR) on cocoa, caused by *Moniliophthora roreri*, is one of the most devastating cocoa diseases in the Western Hemisphere, including the Magdalena Valley areas in Colombia, which is considered the possible center of origin for the species. We analyzed the genetic diversity of isolates from the states Santander, Antioquia, Tolima and Huila of Colombia using twenty-three simple sequence repeats (SSR) markers. In total, 117 different multilocus genotypes were found among 120 isolates, each one represented as a unique haplotype. The observed and standardized index of association (I_A and $\bar{r}d$) indicates that the populations of *M. roreri* are clonal populations. Furthermore, given the high haplotype diversity with linkage disequilibrium are suggest that *M. roreri* could be an asexual species possibly undergoing rare recombination or partial recombination due to parasexuality. Three geographical groups were recognized among the isolates using

Bayesian clustering methods. Similar results were obtained after discriminant analysis of principal components (DAPC), principal coordinate analysis (PCA) and a neighbor-joining tree from microsatellite loci based on Nei distance. The identified clusters were explained by geographical differentiation and cacao clones and environmental variables did not contribute significantly to the genetic differentiation between groups. Regarding to the disease epidemiology, incidence of Frosty Pod Rot (FPR) disease, caused by *Moniliophthora roreri*, in time and space on clones with different level of resistance were investigated in four localities of Santander State between July 2013 and May 2015. Generalized linear model was used to analyze the temporal and spatial progress of FPR. Poisson distribution with logarithm link function was chosen because of data overdispersion. A significant interaction was found between clones and localities on epidemics parameters. The susceptible clone SCC61 had the higher levels of disease in the most localities, excepted in San Vicente where it obtained the lower level. The locality in San Vicente had the lower levels of disease in all cacao clones, when compared with the other localities. After applied Moran's I test to data of cut disease pod in La Suiza Research Center, were evident in spatial autocorrelation. The dynamic study provide that FPR epidemics vary according to location and plant material and its location on the plot. The information obtained in this work could be used to improve the management of FPR at the regional level and the practices will be adjusted to local level considering microenvironmental variation.

Keywords: Frosty pod rot, genetic diversity, *Theobroma cacao*, epidemics

3. INTRODUÇÃO GERAL

O cacau, produzido por *Theobroma cacao* L., é a matéria-prima para o chocolate e constitui-se na base de uma agroindústria com conexões econômicas e sociais em todo o mundo. Cerca de três milhões de toneladas de grão de cacau seco são consumidos anualmente, portanto este produto é considerado uma das “commodities” mais importante nas regiões tropicais. A agricultura familiar de pequena escala é responsável pelo 80% a 90% da produção mundial deste produto, sendo a principal fonte de renda para aproximadamente seis milhões de pequenos produtores (WFC, 2014).

No mundo, estima-se que aproximadamente entre o 30% e 40% da produção de cacau se dana pela ação de pragas e patógenos. Em condições ótimas para o desenvolvimento destes agentes causais, as perdas podem exceder o 80%. Em termos econômicos, as perdas totais são de \$2 bilhões de dólares anuais, onde o impacto direto, nesta cadeia de produção, é sobre a renda familiar dos produtores. (DUFFEY, 2009).

Na América Latina, as doenças causadas por *Moniliophthora roreri*, *Moniliophthora perniciosa* e *Phytophthora palmivora* são os mais limitantes da produção de cacau. Sendo que a monilíase é a doença fúngica mais grave (LEACH; MUMFORD; KRAUSS, 2002). A presença desta doença nas árvores de cacauzeiro tem efeitos tão devastadores na produção que a viabilidade econômica em longo prazo pode ser comprometida. Nos diferentes países da América Latina, onde ela se encontra estabelecida, as perdas atribuídas tem sido tão serias que as culturas inteiras têm sido abandonadas (PHILLIPS-MORA; AIME; WILKINSON, 2007).

M. roreri é um fungo altamente especializado que destrói os frutos de espécies pertencentes aos gêneros *Theobroma* e *Herrania*. O fungo é capaz de crescer sob uma vasta gama de condições ambientais. Este alto nível de adaptação do fungo e o grande

número de esporos de longa vida que produz fazem de *M. royeri* um fitopatógeno altamente eficaz e um formidável invasor de novas regiões geográficas (PHILLIPS-MORA; AIME; WILKINSON, 2007).

A monilíase manifesta-se como lesões marrons espalhadas na superfície do fruto, e no final produz-se nela uma massa de esporos cor creme. Geralmente, os frutos infetados em fases muito precoces morrem. Em alguns casos, na superfície dos frutos podem aparecer deformações, antes da formação dos conídios (GRIFFITH *et al.*, 2003). Os frutos doentes tornam-se na principal fonte de inoculo, já que o fungo produz um grande número de esporos na superfície da lesão (cerca de 7 bilhões de esporos por fruto (PHILLIPS-MORA; WILKINSON, 2007).

O controle químico da monilíase não é economicamente viável, adota-se o manejo integrado desta doença, que envolve melhores práticas agronômicas combinadas com materiais de plantio melhorados para resistência e o controle biológico. Na atualidade, estas são as únicas estratégias factíveis para o manejo desta doença (ALI *et al.*, 2015).

Para o manejo desta doença também deve-se considerar a epidemiologia deste patógeno, ou seja, estabelecer as bases teóricas para compreender as epidemias no tempo e no espaço (MILGROOM; PEEVER, 2003). Da monilíase conhece-se que a dispersão dos esporos do patógeno depende da temperatura e a umidade, da mesma forma que o aumento da incidência e da quantidade de tecido doente tem uma relação positiva com a quantidade da chuva em 2 a 3 meses antes da infecção. A dispersão dos propágulos se dá por meio da água, material vegetal infectado, animais, ferramentas ou o homem (LEANDRO, 2011).

No que se refere a resistência, não há materiais de cacaueteiro conhecidos com resistência do tipo imune a *M. royeri*, só há matérias resistentes ao fungo desenvolvidos pelo CATIE, na Costa Rica. A classificação dos materiais de cacaueteiro se baseou no índice de severidade em resistente (0 – 1,25), moderadamente resistente (1,260 – 2,50), moderadamente susceptíveis (2,51 – 3,75) e susceptível (3,76 – 5) (PHILLIPS-MORA *et al.*, 2005). Porém, a perda de resistência na maioria dos clones selecionados tem aumentado ao longo dos últimos 15 anos (ALI *et al.*, 2015). A infecção de clones com alta resistência por *M. royeri* tem sido observada em ambientes desfavoráveis ao hospedeiro, incluindo alterações no metabolismo neste patógeno e indução de respostas a estresses para enganar os mecanismos de defesa da planta (BAILEY *et al.*, 2014).

Uma boa parte desta adaptação é devida a genética na população do fungo, o que permite que indivíduos específicos na população se adaptem às mudanças das condições ambientais, em particular ao tipo de resistência apresentada pelo hospedeiro, a partir da pressão seletiva natural ou a modificação do hospedeiro feita pelos fitomelhoradores. Portanto, o conhecimento apropriado da variação genética na população de *M. royeri* é fundamental para o estabelecimento de um programa de melhoramento genético de resistência eficaz e sustentável. Com a recente designação do Nordeste da Colômbia como o centro de diversidade e origem deste fitopatógeno, estudo como este pode ser relevante no entendimento deste patossistema, se a pesquisa for efetuada nesta região (ALI *et al.*, 2015).

Neste sentido, para elucidar a variabilidade genética dos isolado de *M. royeri* no Magdalena Medio Colombiano e a dinâmica temporal e espacial da doença. Assim, o presente trabalho teve como objetivos:

- a) estudar a variação e estrutura genética entre as populações de *M. royeri* no centro de origem.
- b) estudar a relação da dinâmica temporal e espacial em diferentes ambientes, para a moniliase.

A tese foi dividida em dois capítulos na forma de artigos científicos, sendo o primeiro capítulo intitulado: “Geographic Differentiation and Genetic Structure of *Moniliophthora royeri* in the Principal Cocoa Production Areas in Colombia”, e o segundo capítulo intitulado: “Spatio-temporal dynamic of frosty pod rot in the main cocoa producing areas of Santander State, Colombia” ambos regidos conforme as normas da revista Plant Disease.

5. REFERÊNCIAS

AIKPOKPODION, P.O. Defining Genetic Diversity in the Chocolate Tree, *Theobroma cacao* L. Grown in West and Central Africa. In: CALISKAN, M. (Ed.), Genetic diversity in plants. Croatia: **InTech**, p. 185-212, 2012.

ALI, S.S.; SHAO, J.; STREM, M.D.; PHILLIPS-MORA, W.; ZHANG, D.; MEINHARDT, L.W.; BAILEY, B.A. Combination of RNAseq and SNP nanofluidic array reveals the center of genetic diversity of cacao pathogen *Moniliophthora roreri* in the upper Magdalena Valley of Colombia and its clonality. **Frontiers in Microbiology**, v. 6, p. 850, 2015.

ARANZAZU, F. Comportamiento de los frutos de cacao afectados por monilia dejados sobre el suelo. 10ª Conferencia Internacional de Investigación en Cacao. Santo Domingo, República Dominicana, p. 457-460, 1987.

ARGOUT, X.; SALES, J.; AURY, J.M.; GUILTINAN, M.J.; DROC, G.; GOUZY, J.; ALLEGRE, M.; CHAPARRO, C.; LEGAVRE, T.; MAXIMOVA, S.N.; ABROUK, M.; MURAT, F.; FOUET, O.; POULAIN, J.; RUIZ, M.; ROGUET, Y.; RODIER-GOUD, M.; BARBOSA-NETO, J.F.; SABOT, F.; KUDRNA, D.; AMMIRAJU, J.S.S.; SCHUSTER, S.C.; CARLSON, J.E.; SALLET, E.; SCHIEX, T.; DIEVART, A.; KRAMER, M.; GELLEY, L.; SHI, Z.; BERARD, M.J.; VIOT, C.; BOCCARA, M.; RISTERUCCI, A.M.; GUIGNON, V.; SABAU, X.; AXTELL, M.J.; MA, Z.; ZHANG, Y.; BROWN, S.; BOURGE, M.; GOLSER, W.; SONG, X.; CLEMENT, D.; RIVALLAN, R.; TAHI, M.; AKAZA, J.M.; PITOLLAT, B.; GRAMACHO, K.; D'HONT, A.; BRUNEL, D.; INFANTE, D.; PANAUD, O.; WINCKER, P.; BOCS, S.; LANAUD, C. The genome of *Theobroma cacao*. **Nature Genetics**, v. 43, n. 2, p. 101-109, 2011.

BAILEY, B.A.; CROZIER, J.; SICHER, R.C.; STREM, M.D.; MELNICK, R.; CARAZOLLE, M.F.; COSTA, G.G.L.; PEREIRA, G.A.G.; ZHANG, D.; MAXIMOVA, S.; GULTINAN, M.; MEINHARDT, L. Dynamic changes in pod and fungal physiology associated with the shift from biotrophy to necrotrophy during the infection of *Theobroma cacao* by *Moniliophthora roreri*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v. 81, p. 84-96, 2013.

BAILEY, B.A.; MELNICK, R.L.; STREM, M.D.; CROZIER, J.; SHAO, J.; SICHER, R.; PHILLIPS-MORA, W.; ALI, S.S.; ZHANG, D.; MEINHARDT, L.W. Differential gene expression by *Moniliophthora roreri* while overcoming cacao tolerance in the field. **Molecular Plant Pathology**, v. 15, n. 7, p. 711-729, 2014.

BAKER, R. E. D.; COPE, F. W.; HOLLIDAY, P. C.; BARTLEY, B. G.; TAYLOR, D. J. The Anglo-Colombian cacao-collecting expedition. **Report of Cacao Research**, Trinidad, v. 1953, p. 8-29, 1954.

BHATTACHARJEE, R.; KUMAR, L.P. Cacao. In: KOLE, C. (Ed.), **Technical Crops**, Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, v. 6, pp. 127-142, 2007.

CIFERRI, R.; PARODI, E. Descrizione del fungo che causa la "Moniliasi" del cacao. **Phytopathologische Zeitschrift**, v. 6, p. 539-542, 1933.

CUBILLOS, G. Exploraciones acerca de la importancia que tienen los frutos enfermos dejados sobre el suelo como fuentes primarias de infecciones de *Moniliophthora roreri* (Cif. y Par.) Evans *et al.* **El Cacaotero Colombiano**, v. 18, p. 38-43, 1981.

DESROSIERS, R.; SUAREZ, C. Monilia pod rot of cacao. In: Gregory P.H. (ed.). **Phytophthora Disease of Cocoa**, pp. 273-277. Logman Group, London, UK, 1974.

DUFFEY, T. Managing Pest and Disease Pressures – Cocoa Farmers' Perspective. **Forum for Agricultural Risk Management in Development**. 2009. Disponível em: <<https://www.agriskmanagementforum.org/sites/agriskmanagementforum.org/files/Documents/2009.03%20-%20Managing%20Pest%20and%20Disease%20Pressures%20-%20T.%20Duffey%20%28Final%20Submitted%29.pdf>>. Acesso em: 9 de setembro de 2015.

ENRIQUEZ, G. A. La moniliasis irrumpe en las zonas cacaoteras en Costa Rica. **Actividades en Turrialba**, Turrialba, v. 9, p. 8-9, 1981.

EVANS, H.C.; STALPERS, J.A.; SAMSON, R.A.; BENNY, G.L. On the taxonomy of *Monilia roreri*, an important pathogen of *Theobroma cacao* in South America. **Canadian Journal of Botany**, v. 56, p. 2528-2532, 1978.

EVANS, H.C. Pod rot of Cacao caused by *Moniliophthora (Monilia) roreri*. **Phytopathological Pappers**, Kew, England. Commonwealth Mycological Institute, n. 24, 44 p, 1981.

EVANS, H. A reassessment of *Moniliophthora roreri* (Monilia) pod rot of cocoa. **Cocoa Grower's Bulletin**, v. 37, p. 34-43, 1986.

FAO - Food and Agriculture Organization. FAOSTAT - Food and Agriculture Organization of the United Nations Statistics division: Production/crops. Disponível em: <<http://faostat3.fao.org/download/Q/QC/E>>. Acesso em 011 de setembro de 2015.

GIDOIN, C.; AVELINO, J.; DEHEUVELS, O.; CILAS, C., NGO BIENG, M.A. Shade tree spatial structure and pod production explain frosty pod rot intensity in cacao agroforests, Costa Rica. **Phytopathology**, v. 104, p. 275-281, 2013.

GRIFFITH, G.W.; NICHOLSON, J.; NENNINGER, A.; BIRCH, R.N. Witches' brooms and frosty pods: two majors pathogens of cacao. **New Zealand Journal of Botany**, v. 41, p. 423-435, 2003.

GULTINAN, M.J.; VERICA, J.; ZHANG, D.; FIGUEIRA, A. Genomics of *Theobroma cacao*, "the Food of the Gods". In: MOORE, P.H.; MING, R. (Eds). **Genomics of tropical crop plants**. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2008, cap. 6, p. 145-170.

HEBBAR, P. K. Cacao diseases: A global perspective from an industry point of view. **Phytopathology**, v. 97, p. 1658-1663, 2007.

ICCO - International Cocoa Organization. Quarterly Bulletin of Cocoa Statistics. Maio 29, 2015. Disponível em: < http://www.icco.org/about-us/international-cocoa-agreements/cat_view/30-related-documents/46-statistics-production.html>. Acesso em: 9 de setembro de 2015

JAIMES, Y; ARANZAZU, F. Manejo de las enfermedades del cacao (*Theobroma cacao* L.) en Colombia, con énfasis en monilia (*Moniliophthora roreri*). Colombia. Corpoica, 90 p, 2010.

JAIMES, Y.; ARANZAZU, F.; RODRÍGUEZ, E.; MARTÍNEZ, N. Behavior of introduced clones of *Theobroma cacao* towards the infection *Moniliophthora roreri* in three different regions of Colombia. **Agronomía Colombiana**, v. 29, n. 2, p. 361-371, 2011.

LEACH, A.W.; MUMFORD, J.D.; KRAUSS, U. Modelling *Moniliophthora roreri* in Costa Rica. **Crop Protection**, v 21, n 4, p. 317-326, 2002.

LEANDRO, M.E. Efectos de los factores macro y microclimáticas y las características productivas del cacao sobre la epidemiología de la moniliasis. 2011. 97 f. Tese (Mestrado em Agricultura Ecológica) – Escuela de posgrado, Centro Agronómico de Agricultura Tropical, Turrialba, Costa Rica, 2011.

LIVINGSTONE III, D.S.; FREEMAN, B.; MOTAMAYOR, J.C.; SCHNELL, R.J.; ROYAERT, S.; TAKRAMA, J.; MEEROW, A.W.; KUHN, D.N. Optimization of a SNP assay for genotyping *Theobroma cacao* under field conditions. **Molecular Breeding**, v. 30, n. 1, p. 33-52, 2011.

LOOR, R.G.; RISTERUCII, A. M.; COURTOIS, B.; FOUET, O.; JEANNEAU, M.; ROSENQUIST, E.; AMORES, F.; VASCO, A.; MEDINA, M.; LANAUD, C. Tracing the native ancestors of the modern *Theobroma cacao* L. population in Ecuador. **Tree Genetics & Genomes**, v. 5, p. 421-433, 2009.

LOPES, M; MARTINS, E. Principais doenças do cacauero no Brasil. Ilhéus, CEPLAC/CEPEC/SEFIT, 132 p., 2005.

LOPES, U.V.; MONTEIRO, W.R.; PIRES, J.L.; CLEMENT, D.; YAMADA, M.M.; GRAMACHO, K.P. Cacao breeding in Bahia, Brazil – strategies and results. **Crop Breeding and Applied Biotechnology**, v.11, n. spe, p.73-81, 2011.

MACDONALD, B. The population genetics of fungi: Tools and Techniques. **Phytopathology**, v. 87, p. 448-453, 1997.

MADR – Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. **Anuario estadístico del sector agropecuario 2013**. Oficina Asesora de Planeación y Prospectiva, Grupo de información y estadísticas sectoriales. Bogotá D.C., 2014. 303p.

MEINHARDT, L.W.; COSTA, G.G.L.; THOMAZELLA, D.P.T.; TEIXEIRA, P.J.P.L.; CARAZOLLE, M.F.; SCHUSTER, S.C.; CARLSON, J.E.; GUILTINAN, M.J.; MIECZKOWSKI, P.; FARMER, A.; RAMARAJ, T.; CROZIER, J.; DAVIS, R.E.; SHAO, J.; MELNICK, R.; PEREIRA, G.A.G.; BAILEY, B.A. Genome and secretome analysis of the hemibiotrophic fungal pathogen, *Moniliophthora roreri*, which causes frosty pod rot disease of cacao: mechanisms of the biotrophic and necrotrophic phases. **BMC Genomics**, v. 15, p. 164, 2014.

MERCHAN, V Avances de la investigación de la moniliasis del cacao en Colombia. **El Cacaotero Colombiano**, v. 16, p. 26 – 41, 1981.

MILGROOM, M.G.; PEEVER, T.L. Population biology of plant pathogens. **Plant Disease**, v. 87, n. 6, p. 608-617, 2003.

MOTAMAYOR, J.C.; RISTERUCCI, A.M.; LOPEZ, P.A.; ORTIZ, C.F.; MORENO, A.; LANAUD, C. Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. **Heredity**, v. 89, p. 380-386, 2002.

MOREIRA, R.F.C. Estrutura genética de populações de *Crinipellis perniciosa* e *Moniliophthora roreri* utilizando marcadores RADP e SSR. 2006. 115 f. Tese (Doutorado em Agronomia – Genética e melhoramento de Plantas) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Campus de Jaboticabal, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, Brasil, 2006.

PHILLIPS-MORA, W. Origin, biogeography, genetic diversity and taxonomic affinities of the Cacao (*Theobroma cacao*) fungus *Moniliophthora roreri* (Cif.) Evans *et al.* as determined using molecular, phytopathological and morpho-physiological evidence. 2003, 349 f. Thesis (Doctor of Philosophy) – Department of Agricultural Botany, University of Reading, United Kingdom, 2003.

PHILLIPS-MORA, W.; CASTILLO, J.; KRAUSS, U.; RODRÍGUEZ, E.; WILKINSON, M.J. Evaluation of cacao (*Theobroma cacao*) clones against seven Colombian isolates of *Moniliophthora roreri* from four pathogen genetic groups. **Plant Pathology**, v. 54, p. 483-490, 2005.

PHILLIPS-MORA, W.; AIME, M.C.; WILKINSON, M.J. Biodiversity and biogeography of the cacao (*Theobroma cacao*) pathogen *Moniliophthora roreri* in tropical America. **Plant Pathology**, v. 56, p. 911-922, 2007.

PLOETZ, R. Cacao diseases: important threats to chocolate production worldwide. **Phytopathology**, v. 97, p. 1634-1639, 2007.

PORRAS, V. Epifitología de la moniliasis (*Monilia roreri* Cif. y Par.) del cacao y su relación con la producción del árbol en la zona de Matina. **El Cacaotero Colombiano**, v. 25, p. 28-29, 1983.

RAM, A; VALLE, R, ARÉVALO, E. A monilia do cacaueiro. São Paulo, SP. Fundação Cargill. 36 p, 2004.

RORER, J. B. Enfermedades y plagas del cacao em el Ecuador y métodos modernos apropiados al cultivo del cacao. Guayaquil: Asociación de Agricultores, p. 17-40, 1918.

TIVOLI, B.; BANNIZA, S. Comparison of the epidemiology of ascochyta blights on grain legumes. **European Journal of Plant Pathology**, v. 119, p. 59-76, 2007.

TORRES DE LA CRUZ, M; ORTIZ C.F.G.; TÉLIZ, D.O.; MORA, A.A.; NAVA, C.D. Temporal progress and integrated management of frosty pod rot (*Moniliophthora roreri*) of cocoa in Tabasco, Mexico. **Journal of Plant Pathology**, v. 93, n. 1, p. 31-36, 2011.

WCF - World Cocoa Foundation. Cocoa Market Update. Washington, DC: **World Cocoa Foundation**. 2014. Disponível em: <<http://worldcocoafoundation.org/wp-content/uploads/Cocoa-Market-Update-as-of-4-1-2014.pdf>>. Acesso em: 9 de setembro de 2015.

YANG, J.Y.; SCASCITELLI, M.; MOTILAL, L.A.; SVEINSSON, S.; ENGELS, J.M. M.; KANE, N.C.; DEMPEWOLF, H.; ZHANG, D.; MAHARAJ, K.; CRONK, Q.C. B. Complex origin of Trinitario-type *Theobroma cacao* (Malvaceae) from Trinidad and Tobago revealed using plastid genomics. **Tree Genetics & Genomes**, v. 9, n. 3, p. 829-840, 2012.

ZHANG, D.; MOTILAL, L. Origin, Dispersal, and Current Global Distribution of Cacao Genetic Diversity. In: BAILEY, B.A.; MEINHARDT, L.W. (Ed.), Cacao Diseases. **Springer International Publishing**, pp. 3-31, 2016.

CONCLUSÕES GERAIS

A alta variabilidade genética e a natureza clonal das populações de *M. royeri* nos principais estados produtores da Colômbia sugerem uma recombinação rara o parcial devida à parassexualidade.

As populações de *M. royeri* nos principais estados produtores da Colômbia agrupassem em três grupos genéticos associados à sua origem observando-se alto fluxo gênico entre as populações.

Às epidemias da Moniliase estão influenciadas pelas localidades, e o material vegetal e sua localização no campo.