



УДК:631.527:633:574

**ВИДЫ ИЗ РОДА COLLETOTRICHUM, ВЫЗЫВАЮЩИЕ АНТРАКНОЗ ЯГОД КРЫЖОВНИКА В СРЕДНЕЙ ПОЛОСЕ РОССИИ**

С.Е. Головин<sup>1\*</sup>, М.Б. Копина<sup>2</sup>

<sup>1</sup>ФГБНУ ФНЦ садоводства, г. Москва; <sup>2</sup>ФГБУ «ВНИИКР», Московская область, Россия

\*Эл. почта: block2410@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 24.0.2022; принята к печати 02.12.2022

Впервые в современной России отмечены грибы из рода *Colletotrichum*, вызывающие антракноз ягод крыжовника в Московской, Ярославской, Костромской и Рязанской областях. Симптомы поражения крыжовника грибами из рода *Colletotrichum* при сильном инфекционном фоне могут проявляться в виде недоразвитых завязей, которые затем опадают. Симптомы поражения на созревающих ягодах, в зависимости от погодных условий, появляются в июле. К августу пораженные ягоды сморщиваются и остаются висеть на кусте до весны. По результатам морфологического и молекулярно-генетических исследований в условиях Московской области на крыжовнике отмечено два вида из рода *Colletotrichum*: *Colletotrichum godetiae* Neerg., *Friesia* и *Colletotrichum dematium* (Pers.) Grove, а в Рязанской области вид *Colletotrichum godetiae*.

**Ключевые слова:** крыжовник, антракноз, грибы из рода *Colletotrichum*, изолят, молекулярно-генетические исследования.

**SPECIES OF THE GENUS COLLETOTRICHUM CAUSING ANTHRACNOSE OF GOOSEBERRIES IN CENTRAL RUSSIA**

S.E. Golovin<sup>1\*</sup>, M.B. Kopina<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Federal Research Center for Horticulture, Moscow; <sup>2</sup>All-Russian Center for Plant Quarantine, Moscow Region, Russia

\*E-mail: block2410@yandex.ru

For the first time in modern Russia, fungi from the genus *Colletotrichum* are detected. The fungi cause anthracnose of gooseberry berries in the Moscow, Yaroslavl, Kostroma and Ryazan regions. Symptoms of gooseberry damage by fungi from the genus *Colletotrichum* with a strong infectious background can be manifested in the form of underdeveloped ovaries, which then fall off. Symptoms of damage on ripening berries, depending on weather conditions, appear in July. By August, the affected berries shrivel and remain hanging on the bush until spring. According to the results of morphological and molecular genetic studies in the conditions of the Moscow region, two species from the genus *Colletotrichum* were detected on gooseberries: *Colletotrichum godetiae* Neerg., *Friesia* and *Colletotrichum dematium* (Pers.) Grove, and, in the Ryazan region, the species *Colletotrichum godetiae*.

**Keywords:** gooseberry, anthracnose, *Colletotrichum* fungi, isolate, molecular genetic studies.

**Сокращения:** АСТ – ген актлина; CHS-1 – ген хитинсинтазы 1; GAPDH – ген глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы; HIS3 – ген имидазол-глицеролфосфатдегидратазы; ITS – ген рибосомальной РНК; TUB2 – участок гена β-тубулина 2

**Введение**

Паразитические грибы из рода *Colletotrichum* поражают различные растения. Одни виды поражают чаще вегетативные органы, другие – плоды. Вредоносность связана с преждевременной гибелью растений, потерей товарности, снижением урожайности. Фитопатологи утверждают, что

болезни, вызываемые видами *Colletotrichum*, в мировом масштабе способны вызывать большие экономические потери значимых культур: злаковых, бобовых, плодовых, технических и других [1, 2].

Многие виды *Colletotrichum* могут выживать на широком круге хозяев, у них могут развиваться уникальные отношения с конкретными хозяевами, не всегда связанные с болезнью, но эти бессимптомные инфекции могут служить источником инфекции для заражения других растений [3-5].

Многие виды *Colletotrichum*, в том числе виды, встречающиеся на крыжовнике, имеют биотрофную стадию в начале своего жизненного цикла на растении, за которой следует переход к некротрофному образу жизни, и поэтому их называют гембиотрофами. Как отмечает ряд исследователей [6-7], у этих видов первичные инфекционные везикулы образуются во время первоначального инфицирования клеток эпидермиса без гибели клеток. Затем следует некротрофическая стадия, на которой вторичные инфекционные гифы проникают в соседние клетки и убивают их. Степень гембиотрофии различается у разных видов *Colletotrichum* в зависимости от их типичного образа жизни, а время перехода от биотрофии к некротрофии зависит от стадии развития хозяина и условий окружающей среды [8-10].

В России до настоящего времени отсутствовали сообщения о поражаемости видов смородины и крыжовника грибами из рода *Colletotrichum*. Хотя в 1950-1970-х годах в СССР были сообщения о поражении ягод крыжовника грибом *Colletotrichum grossularia* на Украине и в Ленинградской области [11, 12]. Тем не менее, изменения современной систематики рода *Colletotrichum* [13] ставят под сомнение видовую идентификацию вида *Colletotrichum* на крыжовнике, проведенную ранее [14]. В частности, У. Дамм и соавт. [13] сообщали, что при проведении мультилокусного молекулярно-филогенетического анализа (ITS, ACT, TUB2, CHS-1, GAPDH, HIS3) 331 штамма, ранее идентифицированных как *C. acutatum*, удалось разделить на близкородственные виды. На основании проведенных исследований эти авторы выделили комплекс видов *C. acutatum*.

В 1990 г. появилось сообщение о поражении ягод смородины красной грибом *Colletotrichum gloeosporioides* в Германии [15]. В 2006 г. исследователи из Финляндии [16] сообщили об обнаружении *Colletotrichum acutatum* на смородине черной. Другие исследователи из Европы в 2018 г. сообщили, что при изучении микробиты смородины красной и белой на растениях встречались грибы из рода *Colletotrichum* [17].

В связи со слабой изученностью видов из рода *Colletotrichum*, их биологии и вредоносности на крыжовнике в современной России в 2019-2021 гг. были проведены микологические исследования, представленные ниже.

### Материалы и методы исследований

Основные исследования проводились в 2019-2021 гг. в насаждениях крыжовника в Москве (Плодовая станция ТСХА), Московской области, а также анализировался растительный материал, полученный из Ярославской, Рязанской и Костромской областей.

Исследования видового состава микромицетов на ягодах крыжовника проводили с использованием классических микологических методик. Для идентификации фитопатогенных микромицетов, выделенных из растений, использовали фрагменты растений (плодовых почечек, завязей и ягод), которые после отмывания в проточной воде и поверхностной стерилизации 70% этиловым спиртом или 5% гипохлоритом натрия помещали во влажные камеры или на картофельно-глюкозный агар (КГА) или на искусственную питательную среду [18].

Для точной видовой идентификации видов из рода *Colletotrichum* был проведен анализ двух изолятов *Colletotrichum*, выделенных из ягод крыжовника, отобранных из Московской и Рязанской областей с постановкой классической ПЦР и последующим секвенированием.

Геномную ДНК изолятов экстрагировали методом Damm et al. [19].

Для постановки классической ПЦР использовали две пары праймеров: ITS4 (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3') и ITS5 (5'-GGAAGTAAAAGTCGTAACAAG G-3'), универсальных для грибов и грибоподобных организмов, подобранных к участку гена ITS рибосомальной РНК [20] и TUB2Fd (5'-GTB CAC CTY CAR ACC GGY CAR TG-3') и TUB4Rd (5'-CCRGAYTGRCCRAARACRAAGTTGTC-3'), подобранных к участку гена  $\beta$ -тубулина 2 ( $\beta$ -tub2) [21].

Длина фрагмента ДНК, амплифицируемого праймерами ITS4/ITS5, – 500 п.о. Длина фрагмента ДНК, амплифицируемого праймерами TUB2Fd/TUB4Rd, составляет 550 п.о.

Условия амплификации: 5 мин – 94°C; 40 циклов: 45 сек – 94°C, 30 сек – 52°C, 90 сек – 72°C; 1 цикл: 6 мин – 72°C (условия амплификации, за исключением температуры отжига праймеров (52°C), в зависимости от применяемой реакционной смеси для ПЦР).

После амплификации 4 мкл (в зависимости от размера лунки в gele 4-8 мкл) ПЦР-продукта раскапывали в лунки 1,0% агарозного геля с бромистым этидием в 0,5 × TBE-буфере и разделяли с помощью электрофореза. В дальнейшем проводили визуализацию результатов с использованием геледокументирующей системы.

Режим электрофореза: 1 час 10 минут при 115 В, 165 мА и 40 Вт.

Тест считался положительным, если размер ампликона равен 500 п.о. с праймерами ITS4/ITS5 и 550 п.о. с праймерами TUB2Fd/TUB4Rd.

В результате ПЦР-реакции полученные фрагменты ДНК (ампликоны) подвергали секвенированию по модифицированному методу Сенгера.

Для анализа нуклеотидной последовательности использовали программное обеспечение BioEdit 7.0.5.3. Сравнение участков генов ITS и TUB2 для установления видовой принадлежности проводили с использованием программы BLASTN 2.12.0+.

### Результаты исследований и обсуждение

Исследования, проведенные в 2019-2021 г., показали, что грибы из рода *Colletotrichum*, встречаются на крыжовнике в 5 обследованных регионах (табл. 1). Как видно в табл.1), *Colletotrichum spp.* выделялись из пораженных и бессимптомных ягод крыжовника в пяти регионах средней полосы России. Следует отметить, что из ягод крыжовника также выделялись более десяти видов микромицетов. Большинство из них относятся к сапротрофам и эпифитам, кроме возбудителя серой гнили *Botrytis cinerea* и американской мучнистой росы смородины аскомицета *Sphaerotheca mors-uae*.

Встречаемость отдельных видов грибов в основном зависела от региона, где выращивался крыжовник. Хотя, некоторые виды, т.к. *Alternaria spp.*, *Aureobasidium pullans* и *Cladosporium spp.* были отмечены на ягодах в большинстве регионов.

Как показано в табл. 2, *Colletotrichum spp.* были выделены из ягод таких сортов крыжовника, как Колобок, Уральский изумруд и Белорусский сахарный (Московская обл.), Смена (Москва и Костромская обл.), Краснославянский (Московская и Ярославская обл.), Родник (Москва), Черный негус (Рязанская обл.), Северный капитан (Костромская обл.). Отмечалась пораженность сортов разного происхождения, и их пораженность в основном зависела от уровня инфекционного потенциала *Colletotrichum spp.* в насаждении и погодных условий.

Виды *Colletotrichum spp.* в Подмоскowie выделялись из завязей крыжовника уже в третьей декаде мая 2021 г. Как правило, завязь, зараженная этими патогенами в сильной степени, была плохо развита и к концу первой декады июня опадала. С другой стороны, никаких других симптомов заражения завязей *Colletotrichum spp.* больше отмечено не было (некрозы, сморщивание и мумификация).

Этот факт указывает на то, что эти патогены при заражении завязей крыжовника ведут себя как биотрофы, что согласуется с сообщениями некоторых зарубежных ученых [21, 22]. На биотрофную стадию *Colletotrichum spp.* указывает тот факт, что спороношение этих грибов на завязях и незрелых ягодах во влажной камере наступало через 12-14 дней, а в то же время на плохо развитых и мумифицированных ягодах, где эти грибы находились в некротрофной стадии, на 3-4 день.

Табл. 1

Табл. 2

Частота встречаемости (%) микромицетов на ягодах крыжовника (2019-2021 гг.)

Виды микромицетов	2019-2020 гг.		2021 г.		
	Москва*	Ярославская обл.	Московская обл.	Рязанская обл.	Костромская обл.
<i>Alternaria spp.</i>	8,3	33,3	66,7	70,0	16,7
<i>Al. tenuissima</i>	8,3	0	50,0	0	0
<i>As. ribesia</i>	16,7	0			
<i>Botrytis cinerea</i>	8,3	0	0	0	66,7
<i>Cladosporium spp.</i>	8,3	33,3	16,7	0	0
<i>Cl. cladosporioides</i>	8,3	33,3	0	0	0
<i>Colletotrichum spp.</i>	58,3	66,7	83,3	80,0	41,7
<i>Colletotrichum dematium</i>	8,3	0	16,7	0	0
<i>Coniothyrium spp.</i>	50,0	0	0	0	0
<i>Coryneum microstictum</i>	0	16,7	0	0	0
<i>Shaerotheca mors-uvae</i>	0	0	0	0	33,3
<i>Fusarium spp.</i>	41,7	16,7	0	0	75,0
<i>Periconia cookei</i>	8,3	0	0	0	8,3
<i>Seimatosporium spp.</i>	0	16,7	0	0	0
<i>Auerobasidium pullans</i>	25,0	0	33,3	10,0	0
<i>Fumago vagans</i>	0	0	0	0	16,7
<i>Cryptococcus spp.</i>	0	0	0	20,0	0
<i>Rhodotorula spp.</i>	16,7	0	0	10,0	0
<i>Acremonium spp.</i>	0	0	16,7	0	8,3
<i>Rhizopus stolonifera</i>	0	0	0	20,0	0

Примечание: \* в Москве анализировался крыжовник из Плодовой станции ТСХА и из Загорья (ФНЦ Садоводства).

Встречаемость видов *Colletotrichum spp.* на сортах крыжовника в 5-ти регионах России (2019-2021 гг.)

Сорта	Ярославская область	Московская область	Москва ПС ТСХА	Костромская область	Рязанская область
Белорусский сахарный	-**	+++*	-	-	-
Колобок	-	+++	-	-	-
Краснославянский	++	+++	-	-	-
Родник	-	-	+++	-	-
Смена	-	-	+++	+++	-
Северный капитан	-	-	-	+++	-
Уральский изумруд	-	++	-	-	-
Черный негус	-	-	-	-	+++

Примечание: \* встречаемость патогенов: +++ часто; ++ - умеренно; + - редко; \*\* «-» - анализ этих сортов в данном регионе не проводилось



Рис. 1. Ягоды крыжовника сорта Черный негус, пораженные антракнозом (Рязанская обл., июль, 2021 г.)

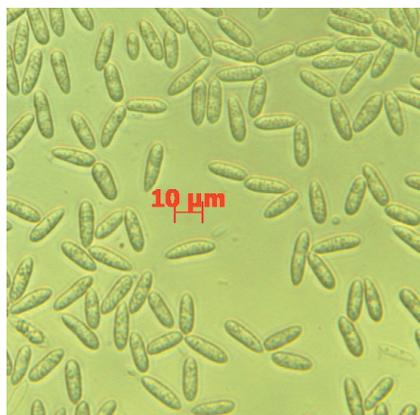


Рис. 2. Конидии изолята *Colletotrichum godetiae* GCM 04 из ягод крыжовника (Московская область, 2021).

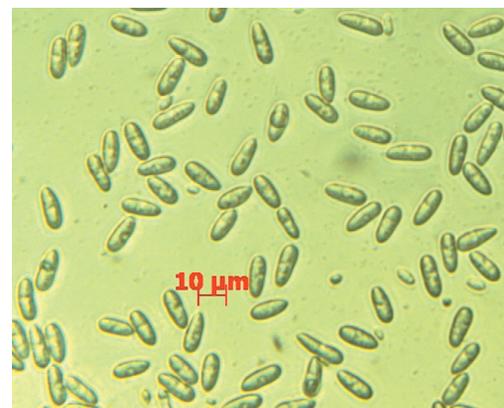


Рис. 3. Конидии *Colletotrichum sp.* из ягод крыжовника (Костромская область, 2021).

Симптомы поражения ягод крыжовника антракнозом, вызываемым грибами из рода *Colletotrichum*, начинают появляться во второй декаде июля. На ягодах появляются вдавленные некрозы (язвы), на которых во влажную погоду начинает развиваться спороношение гриба (рис. 1).

Морфологические исследования изолята *Colletotrichum sp.* GCM 04 из ягод крыжовника (Московская обл.) показали следующее.

Совершенная стадия не отмечена. Конидиальная стадия на среде КГА. Вегетативные гифы диаметром 1,5–6,5 мкм, от гиалиновых до бледно-коричневых, гладкостенные, перегородчатые, разветвленные. Хламидоспоры отсутствуют. Конидиомы отсутствуют, конидиеносцы образуются непосредственно на гифах. Щетинок не наблюдается. Конидиеносцы прозрачные, гладкостенные, простые, длиной до 13,5 мкм. Конидиогенные клетки гиалиновые, гладкостенные, цилиндрические, часто только с короткими шейками, 4,5–13,5 × (1,5–) 3–6 мкм, диаметр отверстия 1,5–2 мкм. Конидии прозрачные, гладкостенные, аseptические, прямые, от цилиндрических до веретеновидных, с обоими концами заостренными или один конец круглый и один конец слегка заостренный (рис. 2), (9–) 9,5–15,5 (–16,5) × (3,5–) 4–5 (–6,0) мкм, отношение Д/Ш = 2,9.

Для точной видовой идентификации видов из рода *Colletotrichum* нами были проведены молекулярно-генетические исследования изолятов *Colletotrichum sp.* GCM 04 и *Colletotrichum sp.* GCM 05. Сравнение участка гена ITS рибосомальной ДНК изолята *Colletotrichum sp.* GCM 04 при помощи программы BLASTN 2.12.0+ показало 100% идентичность изолятам и штаммам *Colletotrichum godetiae* - BRD 3-124A; CBS 129942; CBS 129911; CBS 129912; CBS 129913; CBS 126376; CBS 126520 и др.

В 2021 г. из крыжовника (Рязанская область) был выделен изолят *Colletotrichum sp.* GRR 01. С помощью молекулярно-генетических исследований было установлено, что этот изолят также принадлежит к виду *Colletotrichum godetiae*. Изолят *Colletotrichum sp.* GRR 01. при сравнении участка гена ITS рибосомальной ДНК показал высокую идентичность (100%) штаммам *Colletotrichum godetiae* - CBS 129942; CBS 129912; CBS 129911; CBS 126522; CBS 126520; CBS 126516 и др. При сравнении этого изолята по участку гена β-тубулин 2 (TUB2) была выявлена высокая идентичность (97,93%) изолятам *Colletotrichum godetiae* - PPO-44377; C183; к штамму 3830.

Таким образом, на крыжовнике в Московской и Рязанской областях был идентифицирован вид *C. godetiae*, в частности молекулярно-генетические исследования по гену рибосомальной ДНК ITS и гену  $\beta$ -тубулин 2 (TUB2) показали высокую идентичность данных изолятов этому виду.

Следует отметить, что в Московской области в 2020 г. на крыжовнике был отмечен сборный вид *Colletotrichum dematium* (рис. 4 и 5), и предварительные молекулярно-генетические исследования по ITS показали высокую идентичность (100%) данного изолята видам *C. dematium* и *C. lineola*.

Морфологические исследования изолята *Colletotrichum sp.* GCM 05 на ягодах крыжовника (Московская обл.) показали следующее:

Совершенная стадия не отмечена. Конидиальная стадия на пораженных ягодах крыжовника. Щетинки обильные (рис. 4), от средне до темно коричневого цвета, гладкостенные, 3–8 перегородок длиной 35–145 мкм (сред. 92,5 мкм), основание цилиндрическое, 4–10,5 мкм диаметром (сред. 7,25 мкм), кончик острый. Конидиеносцы гиалиновые, гладкостенные, простые, 4–8,5 мкм в длину. Конидиогенные клетки 4,5–14,5 мкм  $\times$  2,8–4,5 мкм прозрачные, гладкостенные, цилиндрические или слегка вздутые. Конидии 19,5–25,5 мкм  $\times$  3,0–4,5 мкм (сред. 22,5  $\times$  3,75 мкм) соотношение длина/ширина = 6,5, гиалиновые, гладкие, иногда бородавчатые, асептические, изогнутые, с обеих сторон постепенно сужающийся к круглой слегка заостренной вершиной и слегка усеченным основанием.

Согласно исследованиям У. Дамма и соавт. [22] этот изолят относится к комплексу видов *Colletotrichum* с изогнутыми конидиями, эти виды паразитируют в основном на травянистых растениях. Изоляты этого вида на крыжовнике в России встречались очень редко, и в основном на участках, заросших травянистыми сорняками.

Следует отметить, что *Colletotrichum dematium* был зарегистрирован на *Lilium pensylvanicum* Ker Gawl. (*Liliaceae*) в Азиатской части России у границы с Китаем [23] и на *Tilia cordata* Mill. (*Malvaceae*) на Северо-Западе Европейской части России [24] и на *Vitis vinifera* L. (*Vitaceae*) на юге России [25]. На крыжовнике в России этот вид ранее не был отмечен. Вид *Colletotrichum godetiae*, идентифицированный нами на крыжовнике в Московской и Рязанской областях, в России на этой культуре ранее также отмечен не был, хотя в 2019 г. А.А. Кузнецова и соавт. [26] сообщали, что в результате секвенирования была установлена видовая принадлежность гриба из рода *Colletotrichum* на декоративной яблоне, им оказался вид *C. godetiae*.

Если говорить о видовом разнообразии грибов из рода *Colletotrichum* на крыжовнике, то предварительно можно сказать, что в России на этой культуре может быть несколько видов из этого рода. В частности, морфологические исследования показали, что существуют заметные морфологические различия между изолятами *Colletotrichum*, выделенных в разных регионах России. Так, на рисунках 2 и 3 представлены микрофотографии конидий двух изолятов *Colletotrichum*, выделенных из крыжовника. Конидии второго изолята из Костромской области (рис. 3) несколько меньше, чем у изолята *Colletotrichum godetiae* GCM 04 (рис. 2), хотя и присутствуют похожие по форме конидии, у которых один конец круглый и один конец слегка заостренный. Очевидно, что эти два изолята относятся к одному комплексу видов *Colletotrichum acutatum* [Damm et al., 2012]. Эти авторы отмечали, что конидиальная форма является ненадежным признаком для распознавания видов и, по-видимому, зависит от хозяина или происхождения изолята, или питательной среды. Так, они сообщали, что конидии экс-типа штамма *C. godetiae*, CBS 133.44, редко булавоподобные и в основном веретеновидные или коротко цилиндрические, кроме того, конидии CBS 125972 из земляники на КГА равномерно веретеновидные, в то время как конидии CBS 193.32 из оливы в основном булавоподобные [13].

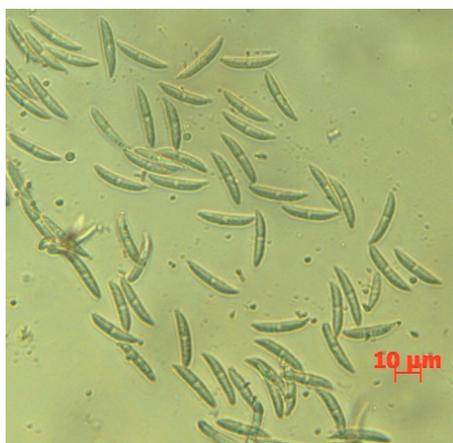


Рис. 4. Конидии *Colletotrichum dematium*, выделенного из ягод крыжовника (Московская обл., 2020).

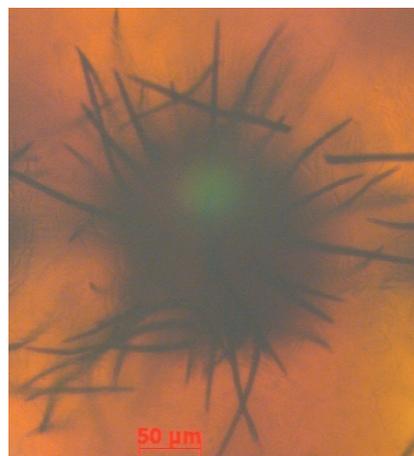


Рис. 5. Конидиома (споролоче) со щетинками *C. dematium*, на ягоде крыжовника (Московская обл., 2020).

*Colletotrichum godetiae* отделен от других видов в видовом комплексе *C. acutatum* всеми генами, кроме CHS-1, который имеет ту же последовательность, что и у *C. johnstonii*; TUB2, ACT и HIS3 лучше всего разделяют виды [13].

Что касается «сборного» вида *Colletotrichum dematium*, который был выявлен нами на ягодах крыжовника несмотря на то, что предварительные молекулярно-генетические исследования по ITS показали высокую идентичность (100%) данного изолята видам *C. dematium* и *C. lineola*, мы предполагаем, что это все-таки вид *C. dematium*. Так, У. Дамм и соавт. [22] указывали на то, что *C. lineola* характеризуется небольшой сжатой ацервулой, появляющиеся рядами с линиями («линеола») на стебле типового растения-хозяина, связанного с короткими коричневыми сосудистыми полосками. С другой стороны, *C. dematium* образует большие черные сферические формы («*Sphaeria dematium*») строматические ацервулы неправильной формы. В нашем случае на ягодах крыжовника формировались черные сферические формы, что указывает на *C. dematium*.

#### Заключение

Впервые в современной России отмечены грибы из рода *Colletotrichum*, вызывающие антракноз ягод крыжовника в Московской, Ярославской, Костромской и Рязанской областях.

Симптомы поражения крыжовника грибами из рода *Colletotrichum* при сильном инфекционном фоне могут проявляться в виде недоразвитых завязей, которые затем опадают. Симптомы поражения на созревающих ягодах, в зависимости от погодных условий, появляются в июле. К августу пораженные ягоды сморщиваются и остаются висеть на кусте до весны. В остающихся мумифицированных ягодах, а также в плодовых почках крыжовника сохраняется инфекция грибов из рода *Colletotrichum*.

Весной происходит заражение крыжовника *Colletotrichum spp.*, которое совпадает с массовым цветением этих культур. Инфекция носит латентный характер, и зараженные цветки и завязи не имеют видимых симптомов поражения.

По результатам морфологического и молекулярно-генетических исследований в условиях Московской области на крыжовнике отмечено два вида из рода *Colletotrichum*: *Colletotrichum godetiae* Neerg., *Friesia* и *Colletotrichum dematium* (Pers.) Grove, а в Рязанской области вид *Colletotrichum godetiae*.

Пораженные ягоды сморщиваются и остаются висеть на кусте до весны. В остающихся мумифицированных ягодах, а также в плодовых почках крыжовника сохраняется инфекция грибов из рода *Colletotrichum*.

Весной происходит заражение крыжовника *Colletotrichum spp.*, которое совпадает с массовым цветением этих культур. Инфекция носит латентный характер и зараженные цветки и завязи не имеют видимых симптомов поражения.

#### Литература/References

- Farr DF, Rossman AY. Fungal Databases, U.S. National Fungus Collections, ARS, USDA. <https://nt.ars-grin.gov/fungaldatabases/>
- Котова ВВ, Кунгурцева ОВ. Антракноз сельскохозяйственных растений. СПб, 2014. [Kotova VV, Rungutseva OV. Antraktoz Selskokhoziaystvennykh Rasteniy. Saint Petersburg; 2014 (In Russ.)]
- Yang YL, Liu ZY, Cai L, Hyde KD, Yu ZN, McKenzie EHC. *Colletotrichum* anthracnose of Amaryllidaceae. *Fungal Divers.* 2009;39:123-46.
- Phouilivong S, McKenzie E, Hyde K. Cross infection of *Colletotrichum* species; a case study with tropical fruits. *Curr Res Environ Appl Mycol.* 2012;(2):99-111.
- Udayanga D, Manamgoda DS, Liu X, Chukeatirote E, Hyde KD. What are the common anthracnose pathogens of tropical fruits? *Fungal Divers.* 2013;61:165-79.
- Perfect SE, Hughes HB, O'Connell RJ, Green JR. *Colletotrichum*—a model genus for studies on pathology and fungal-plant interactions. *Fungal Genet Biol.* 1999;27:186-98.
- Barimani M, Pethybridge SJ, Vaghefi N, Hay FS, Taylor PWJ. A new anthracnose disease of pyrethrum caused by *Colletotrichum tanacetii* sp. nov. *Plant Pathol.* 2013;62:1248-57.
- Arroyo FT, Moreno J, Garcia-Herdugo G et al. Ultrastructure of the early stages of *Colletotrichum acutatum* infection of strawberry tissues. *Can J Bot.* 2005;83:491-500.
- Crouch JA, Beirn LA. Anthracnose of cereals and grasses. *Fungal Divers.* 2009;39:19-44.
- Ranathunge NP, Mongkolporn O, Ford R, Taylor PWJ. *Colletotrichum truncatum* pathosystem on *Capsicum* spp: infection, colonization and defense mechanisms. *Aust Plant Pathol.* 2012;41:463-73.
- Власова ЭА, Кривченко ВИ. Методические указания по инвентаризации болезней и микрофлоры культурных и дикорастущих ягодных растений. Ленинград, 1976. [Vlasova TA, Krivchenko VI. Metodicheskiye Ukazaniya po Inventarizatsii Bolezney i Mikroflory Kulturnykh i Dikorastuschikh Yagodnykh Rasteniy. Leningrad, 1976. (In Russ.)]
- Пидопличко НМ. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель. Т. 2. Грибы несовершенные. Киев: Наукова думка, 1977. [Pidoplichko NM. Griby-Parazity Kulturnykh Rasteniy Opredelitel Tom 2 Griby Nesovershennyye. Kiev: Naukova Dumka; 1977. (In Russ.)]
- Damm U, Cannon PF, Woudenberg JHC, Crous PW. The *Colletotrichum acutatum* species complex. *Stud Mycol.* 2012;73:37-113.
- Василевский НИ, Каракулин БП. Паразитные несовершенные грибы. Ч. 2. Меланкониевые. М.-Л.: Изд-во АН СССР; 1950. [Vasilevskiy NI, Rarakulin BP. Parazitnyye Nesovershennyye Griby Ch 2 Melankoniyevye. Moscow-Leningrad: Izdarelstvo AN SSSR;1950. (In Russ.)]
- Rapp L, Richter J. *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Sacc. on fruits of red currant. *Gesunde Pflanzen.* 1990;42(5):173.
- Parikka P, Lemmetty A. Detection of *Colletotrichum acutatum* and Black Currant reversion virus (BRV) from planting material of strawberry and currants. *Julkaisusarja IOBC/WPRS Bull.* 2006;(9):93.
- Lukšaa J, Vepštaitė-Monstavičėa I, Yurchenkob V, Servac S, Servienėa E. High content analysis of sea buckthorn, black chokeberry, red and white currants microbiota—A pilot study. *Food Res Int.* 2018;111:597-6.
- Гагкаева ТЮ, Гаврилова ОП, Левитин ММ, Новожилов КВ. Фузариоз зерновых культур. Защита и карантин растений. 2011;(5): Приложение 69-120. [Gagkayeva TYu, Gavrilova OPm Levitin MM, Novozhilov KV. Fusariosis of grain crops. *Zasxhita i Karantin Rasteniy* 2011;(5, Suppl): 69-120
- Damm U, Mostert L, Crous PW, Fourie PH. Novel *Phaeoacremonium* species associated with necrotic wood of *Prunus* trees. *Persoonia.* 2008;20:87-102.
- White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JJ, White TJ, eds. *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications.* San Diego, USA: Academic Press. P. 315-22.
- Cannon PF, Damm U, Johnston PR, Weir BS. *Colletotrichum*—current status and future directions. *Stud Mycol.* 2012;73(1):181-213.
- Damm U, Woudenberg JHC, Cannon PF, Crous PW. *Colletotrichum* species with curved conidia from herbaceous hosts. *Fungal Divers.* 2009;39:45-87.
- Egorova LN. Anamorphic fungi from Bolshekhokhtsirsky Nature Reserve (Khabarovsk region). *Mikologia and Fitopatologia.* 2007; 41:120-5.
- Mel'nik VA, Shabunin DA, Popov ES. Contributions to the studies of mycobiota in Novgorod and Pskov regions. II. Coelomycetes. *Mikologia and Fitopatologia.* 2008;42:43–52.
- Jayawardena RS, Hyde KD, Chethana KWT, Daranagama DA et al. Mycosphere Notes 102–168: Saprotrophic fungi on *Vitis* in China, Italy, Russia and Thailand. *Mycosphere.* 2018;(9):1-114.
- Кузнецова АА, Копина МБ., Головин СЕ. Внутривидовое различие комплекса *Colletotrichum acutatum* Simmonds на плодовых и ягодных культурах. Плодоводство и ягодоводство России. 2019;56:246-7. [Kuznetsova AA, Kopina MB, Golovin SE. Intraspecies differences of the *Colletotrichum acutatum* Simmonds complex in fruit and berries cultures. *Plodovodstvo i Yagodovodstvo v Rossii.* 2019;56:246-7. (In Russ.)]

⟷