

Current status of *Colletotrichum* spp. in Mexico: Taxonomy, characterization, pathogenesis and control

Situación actual de *Colletotrichum* spp. en México: Taxonomía, caracterización, patogénesis y control

Indira Rojo-Báez, Brando Álvarez-Rodríguez, Raymundo S. García-Estrada, Josefina León-Félix, Adriana Sañudo-Barajas, Raúl Allende-Molar*, Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A. C. Coordinación Culiacán. Carretera Culiacán-El dorado km 5.5, Campo El Diez, CP. 80110, Culiacán, Sinaloa, México. *Autor para correspondencia: rallende@ciad.mx.

Recibido: 29 de Marzo, 2017.

Aceptado: 09 de Mayo, 2017.

Rojo-Báez I, Álvarez-Rodríguez B, García-Estrada RS, León-Félix J, Sañudo-Barajas A, Allende-Molar R. 2017. Current status of *Colletotrichum* spp. in Mexico: Taxonomy, characterization, pathogenesis and control. Revista Mexicana de Fitopatología 35(3): 549-570.

DOI: 10.18781/R.MEX.FIT.1703-9

Primera publicación DOI: 09 de Junio, 2017.

First DOI publication: June 09, 2017.

Resumen. Las especies del género *Colletotrichum* son agentes causales de antracnosis en un amplio rango de hospedantes. De acuerdo con estudios taxonómicos, *Colletotrichum* se clasifica filogenéticamente en 9 clados; la identificación molecular de los complejos de especies se basa en distintas regiones genómicas conservadas. En México, se han reportado 46 especies de las cuales 28 se identificaron a nivel morfológico y 18 a nivel molecular. *C. gloeosporioides* y *C. truncatum* son las principales especies reportadas que afectan a un mayor número de hospedantes como papaya, chile, mango, limón y aguacate, entre otros. Este rango

Abstract. *Colletotrichum* species are causal agents of anthracnose in a wide host range. According to taxonomic studies, *Colletotrichum* is phylogenetically classified into nine clades; the molecular identification of species complexes is based on different conserved genomic regions. In Mexico, 46 *Colletotrichum* species have been reported, from which 28 were identified at morphological level and 18 at molecular level. The main species reported are *C. gloeosporioides* and *C. truncatum* as they affect a great number of hosts such as papaya, chili, mango, lemon, avocado, among others. This wide range of hosts may be because these species have different infection strategies according to the host: intramural subcuticular colonization or intracellular colonization. Control strategies for *Colletotrichum* spp. include physical, chemical and biological control, among others. The objective of this review is to know the status of *Colletotrichum* species in Mexico.

Key words: Anthracnose, *C. gloeosporioides*, *C. truncatum*, infection strategies.

amplio de hospedantes puede deberse a la habilidad del hongo de emplear diferentes estrategias de infección: colonización intramural subcuticular o colonización intracelular. Las estrategias de control en *Colletotrichum* spp. incluyen control físico, químico y biológico, entre otras. El objetivo de esta revisión consiste en describir el estado actual de las especies de *Colletotrichum* en México.

Palabras clave: Antracnosis, *C. gloeosporioides*, *C. truncatum*, estrategias de infección.

Colletotrichum es un género de hongos fitopatógenos que ocasiona enfermedades como cánceres, pudriciones y principalmente antracnosis en diferentes hospedantes; se manifiesta en lesiones semicirculares con hundimientos en forma de anillos concéntricos (Figura 1) (Hyde *et al.*, 2009a). A nivel mundial se reporta la antracnosis en frutas, hortalizas, cereales, plantas herbáceas, maderables y ornamentales, entre otras; sobre todo en zonas templadas y tropicales (Udayanga *et al.*, 2013).

Colletotrichum incluye más de 100 especies responsables de antracnosis en casi todos los cultivos destinados a la producción de alimentos, fibras y forrajes a nivel mundial, como por ejemplo *C. gloeosporioides*, *C. truncatum*, *C. graminicola*, *C. boninense*, entre otras (Crouch *et al.*, 2014). Debido a su importancia científica y económica, las especies de *Colletotrichum* ocuparon el octavo lugar en la clasificación mundial de patógenos de plantas (Dean *et al.*, 2012).

La antracnosis genera pérdidas importantes en pre y postcosecha ya que ocasionan una reducción en la calidad y cantidad de diversos cultivos. Las pérdidas pueden llegar hasta el 100 % dependiendo del patógeno y las condiciones climáticas (Landeró-Valenzuela *et al.*, 2016); por ejemplo, en el cultivo intensivo de papaya bajo manejo de fungicidas, la prevalencia de antracnosis en campo y

Colletotrichum is a genus of phytopathogen fungi that causes diseases such as cancer, rot, and particularly anthracnose to different hosts. *Colletotrichum* symptoms appear as semicircular lesions with sunken areas like concentric rings (Figure 1) (Hyde *et al.*, 2009a). Anthracnose has been reported world wide in fruit, vegetables, cereals, herbaceous plants, timber crops and ornamental plants, among other (Udayanga *et al.*, 2013).

Colletotrichum includes over 100 species responsible for anthracnose in almost all food, fiber and forage crops worldwide, including *C. gloeosporioides*, *C. truncatum*, *C. graminicola*, *C. boninense* (Crouch *et al.*, 2014). Due to its scientific and economic importance, *Colletotrichum* species were ranked eighth in the world classification of plant pathogens (Dean *et al.*, 2012).

Anthracnose causes major pre- and postharvest losses by reducing the quality and quantity of various crops. Losses may reach up to 100 % depending on the pathogen and weather conditions (Landeró-Valenzuela *et al.*, 2016). For example, in intensive papaya crops under fungicide management, the prevalence of anthracnose in the field and postharvest has caused losses greater than 50 % (Torres-Calzada *et al.*, 2013).

The population diversity of *Colletotrichum* from previous reports is complicated because of the lack of tools to identify the species and because the traditional methods were based on morphological differences that nowadays are known to be inadequate and inaccurate (Hyde *et al.*, 2009b).

Although there is diverse information about *Colletotrichum* spp., in Mexico there are no publications describing the *Colletotrichum* species that have been studied locally nor of the hosts reported to have caused damage. Therefore, the objective of this study was to describe the current status of *Colletotrichum* in Mexico through a review of published results from taxonomy, identification, reported species, pathogenesis and control.

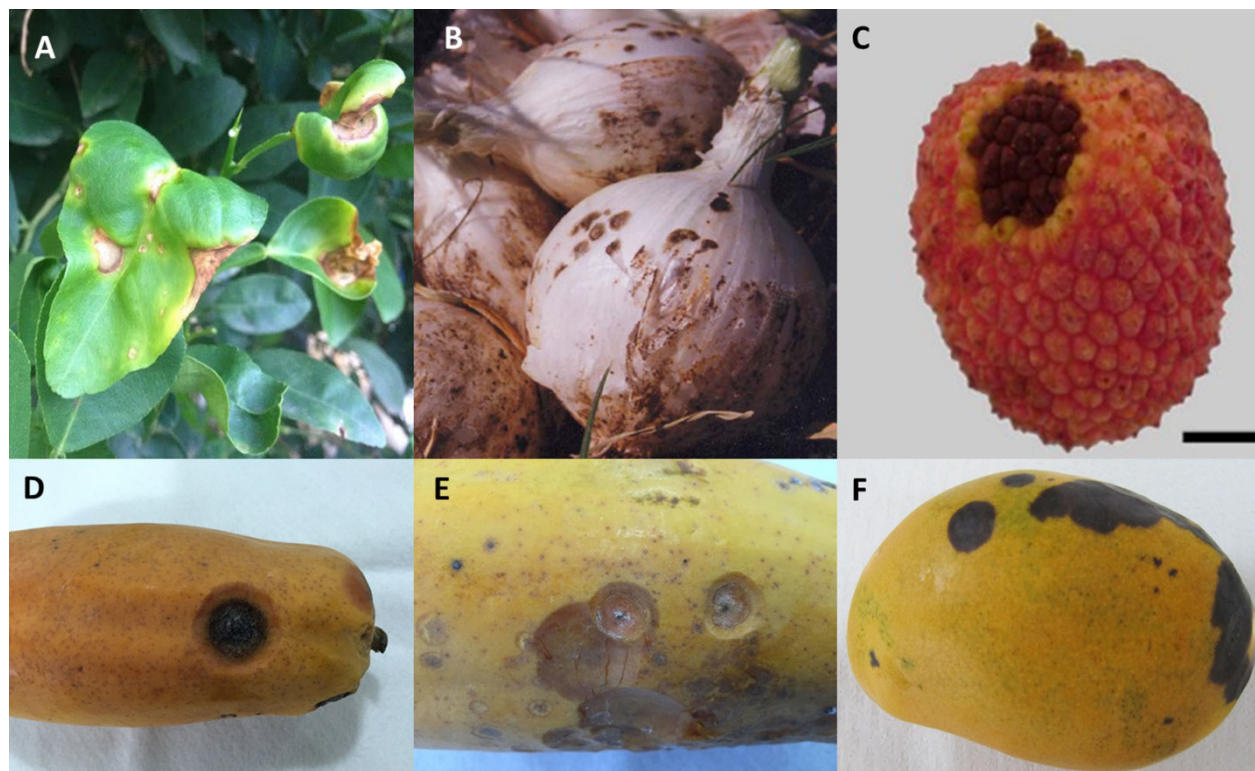


Figura 1. Síntomas de antracnosis ocasionados por *Colletotrichum* spp. A) *Colletotrichum* sp. en hojas de limón mexicano; B) *C. circinans* en cebolla (Tomado de Montes-Belmont *et al.*, 2003); C) *C. gloeosporioides* en litchi (Tomado de Martínez-Bolaños *et al.*, 2015); D) y E) *C. truncatum* y *C. gloeosporioides* en papaya; F) *C. gloeosporioides* en mango.
Figure 1. Anthracnose symptoms caused by *Colletotrichum* spp. A) *Colletotrichum* sp. in leaves of Mexican lemon; B) *C. circinans* in onion (Taken from Montes-Belmont *et al.*, 2003); C) *C. gloeosporioides* in lychee (Taken from Martínez-Bolaños *et al.*, 2015); D) and E) *C. truncatum* and *C. gloeosporioides* in papaya; F) *C. gloeosporioides* in mango.

en postcosecha provocado pérdidas superiores al 50 % (Torres-Calzada *et al.*, 2013).

La diversidad poblacional de *Colletotrichum* a partir de reportes previos es complicada por las limitaciones en cuanto a herramientas de identificación de especies ya que los métodos tradicionales se basaron en diferencias morfológicas que hoy en día se saben insuficientes e imprecisas (Hyde *et al.*, 2009b).

A pesar de que existe diversa información acerca de *Colletotrichum* spp., en México no existen publicaciones que describan a las especies de *Colletotrichum* que han sido estudiadas en el país, así

TAXONOMY

Colletotrichum includes the asexual stage (anamorph) of the *Glomerella* (teleomorph) species that belongs to Phylum Ascomycota, Hypocreomycetidae class, Glomerellales order, Glomerellaceae family (Réblová *et al.* 2011). Glomerellaceae is a monotypical family characterized by non-stromatic dark perithecia, well-developed paraphysed ostioles and abundant thin-walled paraphyses. *Glomerella* was initially considered a member of the order Phyllacorales, but some of its characteristics are clearly different

como los hospedantes donde se han reportado causando daños. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo es describir la situación actual de *Colletotrichum* en México mediante una recopilación de resultados publicados respecto a taxonomía, identificación, especies reportadas, patogénesis y control.

TAXONOMÍA

Colletotrichum comprende el estado asexual (anamorfo) de *Glomerella* (teleomorfo), el cual pertenece al phylum Ascomycota, clase Hypocreomycetidae, orden Glomerellales, familia Glomerellaceae (Réblová *et al.* 2011). Glomerellaceae es una familia monotípica caracterizada por peritecios oscuros no estromáticos, ostiolos perifisados bien desarrollados, abundantes paráfisis de pared delgada. *Glomerella* inicialmente se ubicó en el orden Phyllacorales, pero algunas de sus características son claramente distintas a la de otros miembros: por ejemplo su falta de tejido estromático y sus anamorfos exclusivos de *Colletotrichum* (Zhang *et al.*, 2006).

Colletotrichum es un género confuso taxonómicamente, debido a que existe variación del nombre del género de acuerdo a su estado sexual; en el año 2012, los miembros de la Subcomisión Internacional de Taxonomía de *Colletotrichum* (ISTC) apoyaron el uso del término *Colletotrichum* sobre el de *Glomerella* derivado de su mayor uso en ciencias aplicadas; lo que dio la expectativa de generar menores cambios taxonómicos en las especies de ese género (Damm *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2013).

La identidad de especies importantes de *Colletotrichum* aún requiere consideración y aunque, las técnicas moleculares y filogenéticas mejoran la precisión de los métodos morfológicos y bioquímicos tradicionales, se requiere un diagnóstico integral que brinde mayor robustez.

from those of other members; for example, the lack of stromatic tissue and anamorphs specific to *Colletotrichum* (Zhang *et al.*, 2006).

Colletotrichum is a taxonomically confusing genus because the name of the genus varies depending on its sexual state. In 2012, members of the International Subcommittee on Taxonomy of *Colletotrichum* (ISTC) supported the use of the term *Colletotrichum* over *Glomerella* because it is more widely used in applied science, and this created the expectation to make minor taxonomic changes in the species of that genus (Damm *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2013).

Identifying important *Colletotrichum* species still requires further studies, and although the molecular and phylogenetic techniques improve the accuracy of the traditional morphological and biochemical methods, what is needed is an integrated diagnosis that is more solid.

Based on phylogenetic analysis, species complexes have been identified within the *Colletotrichum* genus which are classified into nine major clades: acutatum clade (includes 29 species) (Damm *et al.*, 2012a), boninense clade (27 species) (Damm *et al.*, 2012b), destructivum clade (13 species) (Damm *et al.*, 2014), gloeosporioides clade (22 species) (Weir *et al.*, 2012), orbiculare clade (8 species) (Damm *et al.*, 2013), graminicola clade (13 species), dematium clade (6 species), spaethianum clade (5 species) and truncatum clade (3 species) (Cannon *et al.*, 2012; Udayanga *et al.*, 2013).

IDENTIFICATION

Morphological

Traditionally, the *Colletotrichum* genus has been identified through morphological traits such as:

De acuerdo a análisis filogenéticos se han identificado complejos de especies dentro del género *Colletotrichum*, los cuales están clasificados en nueve clados principales: clado acutatatum (comprende 29 especies) (Damm *et al.*, 2012a), clado boninense (27 especies) (Damm *et al.*, 2012b), clado destructivum (13 especies) (Damm *et al.*, 2014), clado gloeosporioides (22 especies) (Weir *et al.*, 2012), clado orbiculare (8 especies) (Damm *et al.*, 2013), clado graminicola (13 especies), clado dematium (6 especies), clado spaethianum (5 especies) y clado truncatum (3 especies) (Cannon *et al.*, 2012; Udayanga *et al.*, 2013).

IDENTIFICACIÓN

Morfológica

Tradicionalmente, el género *Colletotrichum* se ha identificado mediante caracteres morfológicos que incluyen: tamaño y forma de conidios, y apresorios; presencia o ausencia de setas, esclerocios, acérvulos, estado teleomorfo; así como características culturales como por ejemplo color de la colonia, textura y tasa de crecimiento (Hyde *et al.*, 2009b). *C. truncatum* presenta conidios unicelulares de tamaño 22.8 - 23.8 x 3 - 3.02 µm, hialinos, de paredes lisas, sin septos, la parte central por lo general se encuentra ligeramente curvada con paredes paralelas, que termina abruptamente en base redonda y truncada, con contenido granular (Figura 2A); en contraste, *C. gloeosporioides* presenta conidios ovoides de tamaño 13.56 - 14.24 x 4 - 4.02 µm (Figura 2B). Las colonias de *C. truncatum* son de forma circular o irregular, con margen entero, de coloración blanco a salmón o gris a negro con masas conidiales producidas en anillos concéntricos (Figura 2C) y las de *C. gloeosporioides* muestran crecimiento micelial de forma radial, con margen entero u ondulado, generalmente de coloración

conidia size and shape, and appressoria; presence or absence of setae, sclerotia, acervuli, teleomorph stage, as well as cultural characteristics, such a colony color, texture and growth rate (Hyde *et al.*, 2009b). *C. truncatum* exhibits unicellular conidia 22.8-23.8 x 3-3.02 µm in size, smooth-wall hyalines without septa; generally the central part is slightly curved, has parallel walls, and ends abruptly in a round short base with granular content. (Figure 2A). In contrast, *C. gloeosporioides* presents ovoid conidia 13.56-14.24 x 4 - 4.02 µm in size (Figure 2B). *C. truncatum* colonies are circular or irregular, with entire margin, white-to-salmon or gray-to-black coloration and conidial masses produced in concentric rings (Figure 2C); *C. gloeosporioides* colonies exhibit radial mycelial growth, with entire or undulated margin usually white in color with orange conidial masses in the middle of the colony (Figure 2D). On the other hand, *Colletotrichum* presents different morphotypes, for example, circular and with entire margin, mycelium gray in color with orange conidial masses (Figure 2E) (Torres-Calzada *et al.*, 2012).

According to Barnett and Hunter (1998), *Colletotrichum* is a genus characterized by exhibiting waxy, subepidermal and separate acervuli shaped like disks or cushions that emerge from the host plant; typically they contain setae or black spines at the edges or among conidiophores; conidiophores are simple and elongated while conidia are hyaline and ovoid or oblong. Not all the *Colletotrichum* species have ovoid or oblong conidia, since there are species that produce curved conidia, such as *C. dematium* and *C. lineola* (Damm *et al.*, 2009).

Crouch *et al.* (2009a) consider that conidia shape and size, just as in appressoria, are of little taxonomic use to characterize cereal grain species. Species with similar morphological characteristics may be highly variable at physiological and pathogenic levels due to environment or incubation

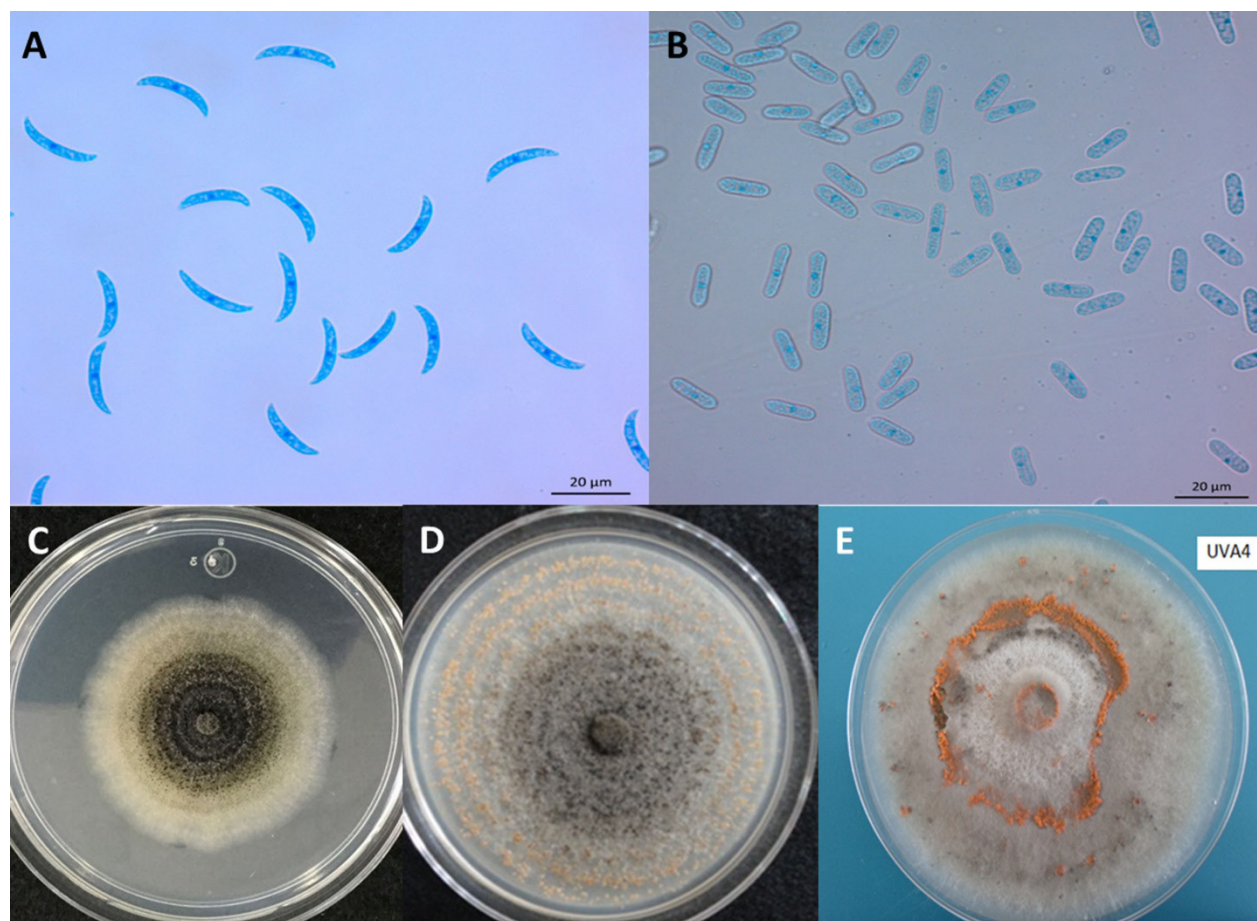


Figura 2. Características morfológicas de las principales especies de *Colletotrichum* en México. A) Conidios asexuales de *C. truncatum*; B) Conidios asexuales de *C. gloeosporioides*; C) Morfología colonial de *C. truncatum* en PDA; D) Morfología colonial de *C. gloeosporioides* en PDA; E) Morfología colonial de *Colletotrichum* sp. aislada de naranja.
Figure 2. Morphological characteristics of the main *Colletotrichum* species in Mexico. A) *C. truncatum* asexual conidia; B) *C. gloeosporioides* asexual conidia; C) Colony morphology of *C. truncatum* in PDA; D) Colony morphology of *C. gloeosporioides* in PDA; E) Colony morphology of *Colletotrichum* sp. isolated from orange.

blanco con masas conidiales de color anaranjado en el centro de la colonia (Figura 2D). Por otra parte, *Colletotrichum* presenta distintos morfotipos, como por ejemplo margen circular, entero, coloración de micelio gris, con masas conidiales anaranjadas (Figura 2E) (Torres-Calzada *et al.*, 2012).

De acuerdo con Barnett y Hunter (1998), *Colletotrichum* es un género que se caracteriza por presentar acérvulos separados en forma de disco o cojín, cerosos, subepidermales que emergen de la planta hospedante, típicamente contienen setas o

conditions, among other factors. Furthermore, their morphological characteristics are not enough for diagnosis because of the great variation on the phenotype morphology among species under different environment conditions (Cai *et al.*, 2009). To address such deficiencies in traditional identification, the combined use of molecular characterization along with the traditional diagnosis are currently considered an appropriate technique to study complexes in *Colletotrichum* species (Hyde *et al.*, 2009b).

espinas negras en los bordes o entre los conidióforos; los conidióforos son simples y elongados; los conidios son hialinos, ovoides u oblongos. No todas las especies de *Colletotrichum* tienen conidios ovoides u oblongos, ya que existen especies con conidios curvados como por ejemplo *C. dematium* y *C. lineola* (Damm *et al.*, 2009).

Crouch *et al.* (2009a) consideran que la forma y tamaño de los conidios, al igual que en apresorios, son de poca utilidad taxonómica para caracterizar especies graminícolas. Las especies con características morfológicas similares pueden tener una considerable variación a nivel fisiológico y patogénico debido a las condiciones ambientales o de incubación, entre otras. Así mismo, las características morfológicas no son suficientes para un diagnóstico, puesto que existe gran variación en morfología del fenotipo entre especies bajo diferentes condiciones ambientales (Cai *et al.*, 2009). Para superar las deficiencias de la identificación tradicional, en la actualidad, el uso combinado de caracterización molecular en conjunto con el diagnóstico tradicional constituyen una técnica adecuada para el estudio de complejos en especies de *Colletotrichum* (Hyde *et al.*, 2009b).

Molecular

Debido a las limitaciones de la identificación tradicional, el análisis de ácidos nucleicos se considera confiable para identificar especies de *Colletotrichum*; sin embargo, un inconveniente importante de la dependencia de una pequeña porción del genoma para comprender las relaciones filogenéticas entre cepas de *Colletotrichum* es el riesgo de crear árboles filogenéticos de genes en lugar de árboles filogenéticos de especies; por lo tanto, se ha empleado la filogenética de múltiples genes para caracterizar sistemáticamente relaciones entre especies de *Colletotrichum*, lo cual sirve como base

Molecular

Due to the limitations of the traditional identification approaches, nucleic acid analysis is considered a reliable technique for identifying *Colletotrichum* species. However, a very important disadvantage of depending on a small portion of the genome to understand the phylogenetic relationships between isolates of *Colletotrichum* is the risk of creating phylogenetic trees of genes instead of phylogenetic trees of species; therefore, phylogenetics of multiple genes has been used to systematically characterize the relationships among *Colletotrichum* species, which serves as a base for identification in a complex of species (Cai *et al.*, 2009).

Currently, conserved gene regions or genetic barcodes are used to identify fungal species. The most used region is the internal transcribed spacer (ITS) of nuclear ribosomal DNA (Schoch *et al.*, 2012). As for *Colletotrichum* spp., to study the *Colletotrichum* species closely related, in addition to the ITS region, other regions are also used such as: partial actin (ACT), β -tubulin (TUB2), calmodulin (CAL), glutamine synthetase (GS), chitin synthase (CHS1), histamine (HIS3), lyase (APN2), *apn2* intergenic region and MATI-2-1 (ApMat), and glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) (Cai *et al.*, 2009; Hyde *et al.*, 2014). Phylogenetics of multiple genes has been successfully applied to determine relations among species with curved conidia in herbal hosts. An example of this are the new taxon of *C. hanau*, *C. nicholsonii*, *C. paspali* species, among others (Crouch *et al.*, 2009a).

Although phylogenetics of multiple genes is an accurate and reliable method to diagnose *Colletotrichum* spp., it is not very efficient or economically viable. It is currently impractical to use phylogenetics of multiple genes for all

para la identificación en un complejo de especies (Cai *et al.*, 2009).

En la actualidad se utilizan regiones génicas conservadas o códigos de barras genéticos para la identificación de especies fúngicas. La región más utilizada es el espaciador interno transcrito (ITS) del ADN ribosomal nuclear (Schoch *et al.*, 2012). En *Colletotrichum* spp., además de la región ITS, para estudiar especies de *Colletotrichum* estrechamente relacionadas, se utilizan también regiones como: actina parcial (ACT), β -tubulina (TUB2), calmodulina (CAL), glutamina sintetasa (GS), quitina sintasa (CHS1), histamina (HIS3), liasa (APN2), región intergénica de *apn2* y *MATI-2-1* (ApMat), y gliceraldehído 3-fosfato deshidrogenasa (GAPDH) (Cai *et al.*, 2009; Hyde *et al.*, 2014). La filogenie de múltiples genes se ha aplicado con éxito para resolver relaciones entre especies con conidios curvados en hospedantes herbáceos, ejemplo de ello son los nuevos taxos de especies *C. hanau*, *C. nicholsonii*, *C. paspali*, entre otras (Crouch *et al.*, 2009a).

Aunque la filogenia de genes múltiples es una forma precisa y confiable para el diagnóstico de *Colletotrichum* spp., no es tan eficiente ni económicamente viable; actualmente es poco práctico utilizar la filogenética múltiple para todas las especies, por lo que distintos grupos de investigación utilizan diferentes regiones génicas. La región ITS es la más ampliamente secuenciada; sin embargo, las secuencias de esta región no son totalmente confiables en cuanto a la discriminación entre especies de *Colletotrichum* (Cai *et al.*, 2009), ya que por ejemplo Crouch *et al.* (2009b) reportaron una tasa alta de errores de identificación (86 %) basada en la comparación de secuencias dentro del complejo de especies *C. graminicola*. Por otro lado, las secuencias ITS depositadas en bases de datos públicas (Genbank) pueden causar confusión puesto que se introducen secuencias con nombres erróneos y pueden comprender especies crípticas.

the species, and this is the reason why different research groups use different gene regions. The ITS region continues to be the most sequenced, but its sequences are not completely reliable for discriminating among *Colletotrichum* species (Cai *et al.*, 2009), given that, for example, Crouch *et al.* (2009b) reported a high rate of identification errors (86 %) based on sequences compared within the complex of *C. graminicola* species. On the other hand, the ITS sequences deposited in public databases (Genbank) can cause confusion because sequences are introduced into them under the wrong names or they may include cryptic species.

Therefore, the study of the genotype includes sequencing to combine phylogenetic traits, while the phenotypic study should be expanded to a polyphasic sense to include morphology, physiology, pathogenicity, infection process, cultural characteristics and secondary metabolites (Cai *et al.*, 2009). Thus, both studies about *Colletotrichum* must be used to perform a reliable and effective diagnosis.

***Colletotrichum* species DESCRIBED IN MEXICO**

In Mexico, several *Colletotrichum* species have been reported as anthracnose causal agents in different hosts. Eighty two *Colletotrichum* species have been reported in monocotyledon plants such as corn (*Zea mays*) (Álvarez, 1976), henequen (*Agave fourcroydes*) (Quijano-Ramayo *et al.*, 2002), sorghum (*Sorghum vulgare*) (Álvarez, 1976), as well as in dicotyledons such as banana (*Musa* spp.) (Marin *et al.*, 1996), strawberry (*Fragaria chiloensis* var. *Ananassa*) (Fraire-Cordero *et al.*, 2003) and rose (*Rosa* spp.) (Álvarez, 1976), among other crops.

Based on morphological characterization, 28 species have been described, 23 of which

Por lo tanto, el estudio del genotipo incluye secuenciación para realizar una combinación de caracteres filogenéticos, mientras que el estudio fenotípico debe ampliarse en un sentido polifásico que incluya morfología, fisiología, patogenicidad, proceso de infección, características culturales y metabolitos secundarios (Cai *et al.*, 2009). Así, la identificación de *Colletotrichum* debe utilizar ambos estudios para establecer un diagnóstico confiable y eficaz.

ESPECIES DE *Colletotrichum* DESCRITAS EN MÉXICO

Diversas especies de *Colletotrichum* han sido reportadas como agentes causales de antracnosis en distintos hospedantes en México. Se han reportado 82 especies de *Colletotrichum* en plantas monocotiledóneas como maíz (*Zea mays*) (Álvarez, 1976), henequén (*Agave fourcroydes*) (Quijano-Ramayo *et al.*, 2002), sorgo (*Sorghum vulgare*) (Álvarez, 1976), y dicotiledóneas como plátano (*Musa* spp.) (Marin *et al.*, 1996), fresa (*Fragaria chiloensis* var. *Ananassa*) (Fraire-Cordero *et al.*, 2003) y rosál (*Rosa* spp.) (Álvarez, 1976), entre otros.

Veintiocho especies se han descrito con base en la caracterización morfológica, de las cuales, 23 son anamórficas y cinco son teleomórficas (Cuadro 1). *C. gloeosporioides* es la especie más reportada de acuerdo al número de hospedantes. Las características morfológicas de *C. gloeosporioides* pueden variar incluso en el mismo hospedante; un claro ejemplo es el hallazgo de Torres-Calzada *et al.* (2013), quienes identificaron seis distintos morfotipos de *C. gloeosporioides* en papaya, éstos presentaron características culturales tales como crecimiento micelial de forma circular con margen entero u ondulado, de coloración blanca con masas conidiales de color naranja en el centro de la

are anamorphic and 5 teleomorphic (Table 1). *C. gloeosporioides* is the most reported species according to the number of hosts. *C. gloeosporioides* morphological characteristics may vary even in the same host. A clear example of this are the results reported by Torres-Calzada *et al.* (2013), who identified six different morphotypes of *C. gloeosporioides* in papaya. The morphotypes presented cultural characteristics such as circular mycelial growth with entire or undulate margin, white in color with orange conidial masses in the middle or distributed in concentric rings along the colony. Some of them developed olive-green, dark gray-to dark coloration with conidia 13.56 - 14.24 x 4 - 4.02 μm in average size.

Based on molecular characterization, 18 species have been reported: 15 species in anamorph stage and three in teleomorph stage (Table 2). An integral identification was made (morphological and molecular) in most of the species; the latter was made based on analysis of the internal transcribed spacer (ITS). Although this genome region is not completely reliable, it is the most widely used because it includes a conserved organization in the genome of all eukaryotes (18S, 5.8S and 28S), it is found in repeated units and has a great number of copies, which facilitates its amplification and makes it useful to design primers. On the other hand, these conserved regions are separated by divergent, highly variable and polymorphic in length sequences that provide information and represent a genomic fingerprinting for each species (Rodríguez-Tovar *et al.*, 2004).

Currently, identification at molecular level based on a single conserved region is not enough. Two or more regions are generally used. For example, for *C. godetiae* and *C. karstii* species the ITS and GADPH regions were used (Hernández-Lauzardo *et al.*, 2015; Velázquez-del Valle *et al.*, 2016), and for *C. gigasporum*, *C. gloeosporioides*, *C. karstii*,

**Cuadro 1. Especies de *Colletotrichum* reportadas en México con base en caracterización morfológica.
Table 1. *Colletotrichum* species reported in Mexico based on morphological characterization.**

Especie	Hospedante	Referencia
<i>C. acutatum</i>	<i>Citrus aurantifolia</i>	Orozco-Santos <i>et al.</i> , 2004
<i>C. agaves</i>	<i>Agave atrovirens</i> , <i>Agave sisalana</i> , <i>Agave tequilana</i>	Álvarez, 1976
<i>C. cerei</i>	<i>Cereus</i> spp.	Álvarez, 1976
<i>C. circinans</i>	<i>Allium cepa</i>	Montes-Belmont <i>et al.</i> , 2003
<i>C. coccodes</i>	<i>Solanum lycopersicum</i> , <i>Solanum tuberosum</i>	Álvarez, 1976; Lira-Saldívar <i>et al.</i> , 2006
<i>C. coffeanum</i>	<i>Cocothrinax readii</i>	Álvarez, 1976
<i>C. gigasporum</i>	<i>Coffea arabica</i>	Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017
<i>C. gloeosporioides</i>	<i>Anacardium occidentale</i> , <i>Annona muricata</i> , <i>Annona</i> spp., <i>Annona cherimola</i> , <i>Bactris gasipae</i> , <i>Bixa Orellana</i> , <i>Byrsonima crassifolia</i> , <i>Carica papaya</i> , <i>Capsicum annuum</i> , <i>Chamaedorea elegans</i> , <i>Chamaedorea tepejilote</i> , <i>Citrullus vulgaris</i> , <i>Citrus aurantifolia</i> , <i>Citrus limetta</i> , <i>Citrus limón</i> , <i>Citrus maxima</i> , <i>Citrus nobilis</i> , <i>Citrus reticulata</i> , <i>Citrus sinensis</i> , <i>Citrus</i> spp., <i>Coffea arabica</i> , <i>Cordia alliodora</i> , <i>Dalbergia retusa</i> , <i>Eucalyptus citriodora</i> , <i>Euphorbia pulcherrima</i> , <i>Ficus carica</i> , <i>Ficus</i> spp., <i>Leucaena leucocephala</i> , <i>Litchi chinensis</i> , <i>Malus</i> spp., <i>Mangifera indica</i> , <i>Persea americana</i> , <i>Phoenix dactylifera</i> , <i>Phoradendron falcifer</i> , <i>Pouteria campechiana</i> , <i>Psidium guajava</i> , <i>Psidium</i> spp., <i>Pyrus communis</i>	Fernández-Pavía <i>et al.</i> , 2012; Álvarez, 1976; Nava-Díaz <i>et al.</i> , 2000; Fernández-Pavía <i>et al.</i> , 2015; Casarrubias-Carrillo <i>et al.</i> , 2003; Zavala-León <i>et al.</i> , 2005; Torres-Calzada <i>et al.</i> , 2013; Lagunes-Castro <i>et al.</i> , 2015; Martínez-Bolaños <i>et al.</i> , 2015; Benítez-Camilo <i>et al.</i> , 2003; Macedo <i>et al.</i> , 2012; Álvarez, 1976; Fucikovský y Luna, 1987; Gutiérrez-Alonso <i>et al.</i> , 2002; Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017
<i>C. graminicola</i>	<i>Avena sativa</i> , <i>Sorghum halepense</i> , <i>Sorghum</i> spp., <i>Triticum aestivum</i>	Leyva-Mir <i>et al.</i> , 2004; Fernández-Pavía <i>et al.</i> , 2015
<i>C. gossypii</i>	<i>Gossypium hirsutum</i>	Álvarez, 1976
<i>C. karstii</i>	<i>Coffea arabica</i>	Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017
<i>C. lindemuthianum</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i>	Álvarez, 1976; Groenewold-Labrada <i>et al.</i> , 2003; Rodríguez-Guerra <i>et al.</i> , 2003; Sánchez-García <i>et al.</i> , 2009
<i>C. luxificum</i>	<i>Theobroma cacao</i>	Álvarez, 1976
<i>C. lycopersici</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	Álvarez, 1976
<i>C. musae</i>	<i>Musa sapientum</i> , <i>Musa paradisiaca</i>	Fernández-Pavía <i>et al.</i> , 2015; Lagunes-Castro <i>et al.</i> , 2015
<i>C. nigrum</i>	<i>Capsicum annuum</i>	Álvarez, 1976
<i>C. orbiculare</i>	<i>Citrullus vulgaris</i> , <i>Cucumis melo</i> , <i>Cucumis sativus</i> , <i>Cucurbita pepo</i>	Álvarez, 1976
<i>C. siamense</i>	<i>Coffea arabica</i>	Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017
<i>C. theobromicola</i>	<i>Coffea arabica</i>	Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017
<i>C. trichellum</i>	<i>Agave</i> spp.	Álvarez, 1976
<i>C. trifolii</i>	<i>Medicago sativa</i> , <i>Trifolium pratense</i>	Álvarez, 1976
<i>C. truncatum</i>	<i>Capsicum annuum</i> , <i>Carica papaya</i>	Álvarez, 1976; Torres-Calzada <i>et al.</i> , 2013
<i>C. viciae</i>	<i>Vicia fabae</i>	Álvarez, 1976
<i>G. cingulata</i>	<i>Agave atrovirens</i> , <i>Capsicum</i> spp., <i>Carica papaya</i> , <i>Cydonia oblonga</i> , <i>Malus</i> spp., <i>Mangifera indica</i> , <i>Persea schiedeana</i> , <i>Pimienta dioica</i> , <i>Prunus persica</i> , <i>Prunus</i> spp., <i>Psidium guajava</i> , <i>Pyrus communis</i> , <i>Pyrus malus</i> , <i>Solanum lycopersicum</i> , <i>Vanilla planifolia</i>	Álvarez, 1976
<i>G. gossypii</i>	<i>Gossypium hirsutum</i>	Álvarez, 1976
<i>G. rufomaculans</i>	<i>Pyrus malus</i> , <i>Solanum lycopersicum</i>	Álvarez, 1976
<i>Glomerella</i> sp.	<i>Agave wislizeni</i> , <i>Capsicum annuum</i> , <i>Persea americana</i>	Álvarez, 1976
<i>G. tucumanensis</i>	<i>Saccharum officinarum</i>	Álvarez, 1976

colonia o distribuidas en anillos concéntricos a lo largo de la colonia. Algunos morfotipos mostraron coloración oliva, gris oscuro a negro, con conidios de tamaño promedio de 13.56 - 14.24 x 4 - 4.02 µm.

Se han reportado 18 especies con base en caracterización molecular: 15 especies en estado anamorfo y tres en estado teleomorfo (Cuadro 2). En la mayoría de las especies, se realizó una identificación integral (morfológica y molecular), esta última se realizó con base en análisis de la región

C. siamense and *C. theobromicola* species, the regions: ACT, CAL, GAPDH, TUB2 and ITS (Cristóbal-Martínez *et al.*, 2017).

The reported species with a greater number of hosts are *C. truncatum* (6 hosts) and *C. gloeosporioides* (5 hosts), according to preliminary identification using the ITS region (primers ITS1-ITS4) and then using CcapF-CcapR and CgInt-ITS4, respectively (Torres-Calzada *et al.*, 2011b; Tapia-Tussell *et al.*, 2008).

Cuadro 2. Especies de *Colletotrichum* reportadas en México con base en caracterización molecular.
Table 2. *Colletotrichum* species reported in Mexico based on molecular characterization.

Especie	Hospedante	Núm. acceso NCBI	Referencia
<i>C. acutatum</i>	<i>Leucaena</i> spp.	DQ286130	Farr <i>et al.</i> , 2006
<i>C. agaves</i>	<i>Agave</i> spp.	DQ286221	Farr <i>et al.</i> , 2006
<i>C. boninense</i>	<i>Persea americana</i>	EU294266	Silva-Rojas y Ávila-Quezada, 2011
<i>C. dematium</i>	<i>Liriope</i> sp.	DQ286154	Farr <i>et al.</i> , 2006
<i>C. fragarie</i>	<i>Annona cherimola</i>	AY605089	Villanueva-Arce <i>et al.</i> , 2005
<i>C. gigasporum</i>	<i>Coffea arabica</i>	KT122924	Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017
<i>C. godetiae</i>	<i>Persea americana</i>	KM873226	Hernández-Lauzardo <i>et al.</i> , 2015
<i>C. gloeosporioides</i>	<i>Annona cherimola</i>	AY841132	Villanueva-Arce <i>et al.</i> , 2008 Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017 Torres-Calzada <i>et al.</i> , 2011b
	<i>Coffea arabica</i>	KT122923	
	<i>Carica papaya</i>	HM562710	
	<i>Mangifera indica</i>	HM562712	
<i>C. karstii</i>	<i>Persea americana</i>	KP729610	Velázquez-del Valle <i>et al.</i> , 2016
	<i>Coffea arabica</i>	KT122910	Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017
<i>C. liriope</i>	<i>Liriope muscari</i>	GU227804	Damm <i>et al.</i> , 2009
<i>C. magnum</i>	<i>Carica papaya</i>	KT949404	Tapia-Tussell <i>et al.</i> , 2016
<i>C. orbiculare</i>	<i>Annona cherimola</i>	AY841133	Villanueva-Arce <i>et al.</i> , 2008
<i>C. siamense</i>	<i>Coffea arabica</i>	KT122936	Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017
<i>C. theobromicola</i>	<i>Coffea arabica</i>	KT122919	Cristóbal-Martínez <i>et al.</i> , 2017
	<i>Hibiscus sabdariffa</i>	KM519187	Ortega-Acosta <i>et al.</i> , 2015 Torres-Calzada <i>et al.</i> , 2011a Torres-Calzada <i>et al.</i> , 2011b
	<i>Jatropha curcas</i>	HM450126	
	<i>Tithonia rotundifolia</i>	HM450127	
	<i>Capsicum annuum</i>	HM562706	
	<i>Citrus limonium</i>	HM562705	
<i>Carica papaya</i>	HM562709		
<i>G. acutata</i>	<i>Persea americana</i>	EF221832	Ávila-Quezada <i>et al.</i> , 2007
<i>G. cingulata</i>	<i>Hibiscus sabdariffa</i>	KM519191	Ortega-Acosta <i>et al.</i> , 2015
<i>G. lindemuthiana</i>	<i>Phaseolus vulgaris</i>	AY724682	Rodríguez-Guerra <i>et al.</i> , 2005

espaciadora interna transcrita (ITS); a pesar de que esta región del genoma no es totalmente confiable, es la más ampliamente utilizada debido a que esta región tiene una organización conservada en el genoma de todos los eucariotes (18S, 5.8S y 28S), se encuentra en unidades repetidas y tiene un gran número de copias, lo que facilita su amplificación; y hace que estas regiones sean útiles para el diseño de iniciadores. Por otro lado, estas regiones conservadas están separadas por secuencias divergentes, muy variables, polimórficas en longitud, que son muy informativas y representan una huella genómica para cada especie (Rodríguez-Tovaret *et al.*, 2004).

En la actualidad, la identificación a nivel molecular con base en una sola región conservada es insuficiente. Generalmente se utilizan dos o más regiones; por ejemplo, para las especies *C. godetiae* y *C. karstii* se utilizaron las regiones ITS y GADPH (Hernández-Lauzardo *et al.*, 2015; Velázquez-del Valle *et al.*, 2016) y para las especies *C. gigasporum*, *C. gloeosporioides*, *C. karstii*, *C. siamense* y *C. theobrominicola* las regiones: ACT, CAL, GAPDH, TUB2 e ITS (Cristóbal-Martínez *et al.*, 2017).

Las especies reportadas con mayor número de hospedantes son *C. truncatum* (6 hospedantes) y *C. gloeosporioides* (5 hospedantes) basado en la identificación inicial con la región ITS (iniciadores ITS1-ITS4) y posterior uso de CcapF-CcapR y CgInt-ITS4, respectivamente (Torres-Calzada *et al.*, 2011b; Tapia-Tussell *et al.*, 2008).

PROCESO DE INFECCIÓN

Durante el proceso de patogenicidad; en especies de *Colletotrichum* se desarrollan eventos progresivos como la adhesión al hospedante, germinación (incluye la formación de tubos germinativos),

INFECTION PROCESS

In *Colletotrichum* species, progressive events take place during the pathogenicity process, including adherence to the host, germination (including formation of germ tubes), penetration (formation of melanized appressoria) and nutrition (colonization through intracellular hyphae and secondary infection hyphae). Today, we know the processes involved in differentiating the infectious structures of *Colletotrichum* spp., as well as the means of plant-pathogen interaction (Cannon *et al.*, 2012).

The *Colletotrichum* species use two main infection strategies: hemibiotrophic intracellular and intramural subcuticular colonization. The preliminary infection stage is very similar in both: the conidium adheres, germinates on the surface of the plant, produces the germ tube, and then produces a melanized appressorium that directly penetrates the cuticle. However, the colonization process is different in both strategies (Perfect *et al.*, 1999).

During the hemibiotrophic intracellular colonization, when penetrating the epidermic cells of the host, hyphae increases in size and form infection vesicles and a wide primary hypha around of which the plasmatic membrane invaginates. The infection vesicle and the primary hypha are surrounded by a interfacial matrix that keeps the host protoplast alive during that interaction stage. Then, the primary hypha progressively colonizes new epidermic and mesophile cells; primary hyphae produce thin necrotic secondary hyphae that quickly expand and degrade the cell walls through enzymes and cause necrotic lesions (Perfect *et al.*, 1999).

Conversely, during the intramural subcuticular strategy, after penetrating, the pathogen develops under the cuticle and creates an intramural hyphae

penetración (formación de apresorios melanizados) y nutrición (colonización mediante hifas intracelulares e hifas secundarias de infección). En la actualidad se conocen los procesos involucrados en la diferenciación de las estructuras de infección de *Colletotrichum* spp. así como los medios de interacción planta-patógeno (Cannon *et al.*, 2012).

Las especies de *Colletotrichum* utilizan dos estrategias principales de infección: colonización hemibiotrófica intracelular o colonización intramural subcuticular. El estado inicial de infección es muy similar en ambas: el conidio se adhiere, germina sobre la superficie de la planta, produce el tubo germinativo y luego forma el apresorio melanizado con el cual penetra directamente la cutícula; sin embargo, el proceso de colonización es diferente en ambas estrategias (Perfect *et al.*, 1999).

Durante la colonización hemibiotrófica intracelular, al penetrar las células epidérmicas del hospedante, las hifas aumentan de tamaño, formando vesículas de infección y una hifa primaria amplia, alrededor de la cual se invagina la membrana plasmática. La vesícula de infección y la hifa primaria están rodeadas por una matriz interfacial, por lo que el protoplasto del hospedante se mantiene vivo durante esta etapa de la interacción; posteriormente, la hifa primaria coloniza progresivamente nuevas células epidérmicas y mesófilas, a partir de las hifas primarias se forman hifas necrotóficas secundarias delgadas, las cuales se expanden rápidamente y degradan las paredes celulares mediante enzimas, lo que ocasionan lesiones necróticas (Perfect *et al.*, 1999).

En contraste, durante la estrategia de infección intramural subcuticular, después de la penetración, el patógeno se desarrolla debajo de la cutícula formando una red de hifas intramurales. Durante las etapas posteriores de infección, las hifas inter e intracelulares penetran células epidérmicas y mesófilas, lo que ocasiona la muerte del hospedante (Perfect *et al.*, 1999).

network. During the following infection stages, inter- and intracellular hyphae penetrate the epidermic and mesophile cells and cause the host to die (Perfect *et al.*, 1999).

In Mexico, few studies about the infectious process of *Colletotrichum* in its interaction with its hosts have been conducted, and they have reported only that *Colletotrichum* species use a subcuticular intramural strategy and that the period during which the infection occurs varies depending on the host. Those studies, at a histological level, need to be complemented by gene expression studies focused on pathogenicity-related genes (Figure 3). Casarrubias-Carrillo *et al.* (2002) studied the infectious process of *C. gloeosporioides* in its interaction with papaya. Conidia germination and direct penetration took place between 48 and 72 h after inoculation (hai). Colonization through intercellular hyphae occurred between 90 and 120 hai. Eight days after inoculation, cells collapsed and separated, the cuticle broke and acervuli and conidia developed; as a result, the sunken lesions typical of anthracnose were formed. This indicated that in its interaction with papaya, *C. gloeosporioides* uses a subcuticular intramural strategy.

On the other hand, Villanueva-Arce *et al.* (2006) studied the pathogenesis of *C. fragariae* in its interaction with chirimoya. Conidia germinated on the epidermis and trichomes of unripe fruit, penetration was achieved directly through trichomes and epidermal cells through appressoria at 24 hai. The pathogen colonization was inter and intracellular without visible biotrophic stage; after necrosis, subcuticular acervuli developed, and the life cycle of *C. fragariae* ended at 72 hai. This indicates that infection is produced through an intramural subcuticular strategy.

Rodríguez-López *et al.* (2013) studied the infection process of *C. gloeosporioides* in its interaction with avocado. The infection strategy used consisted of intramural subcuticular

En México, los estudios del proceso de infección de *Colletotrichum* en su interacción con sus hospedantes son escasos y solo han reportado que las especies de *Colletotrichum* utilizan la estrategia intramural subcuticular y que el periodo en que ocurre la infección es distinto de acuerdo al hospedante. Estos estudios, a nivel histológico, es necesario complementarlos con estudios de expresión génica que se enfoquen en los genes relacionados a patogenicidad (Figura 3). Casarrubias-Carrillo *et al.* (2002) estudiaron el proceso de infección de *C. gloeosporioides* en su interacción con frutos de papaya. La germinación de conidios y penetración directa ocurrió entre las 48 y 72 h después de inoculación (hdi). La colonización mediante hifas intercelulares ocurrió entre las 90 y 120 hdi. Ocho

colonization. No direct penetration was observed through appressoria. However, they observed a mucilaginous layer associated with the germ tubes; the colonization was intra- and intercellular, and the production of acervuli started 12 after inoculation.

Rojo-Báez *et al.* (2016) studied the infection process of *C. truncatum* in its interaction with leaves of papaya and of pea. In both hosts, the penetration was directly achieved through appressoria at 20 hai (Figure 4A-B). In papaya, the colonization was inter- and intracellular (Figure 4C-D). In contrast, in pea, the colonization was intracellular; primary infection hyphae were observed at 36 hai, and secondary hyphae during the necrotrophic stage at 72 hai. Acervuli were observed in both hosts at 96 hai (Figure 4E). *C. truncatum* acted as an

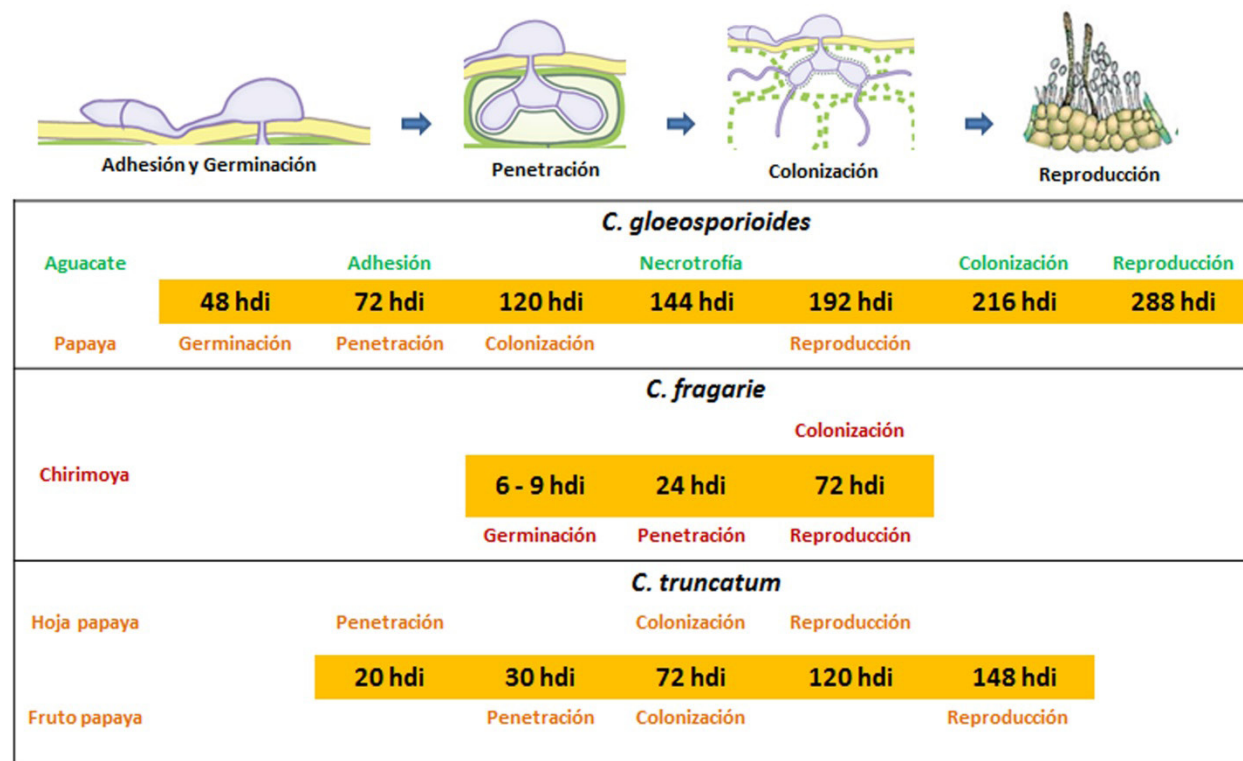


Figura 3. Etapas del proceso de infección de *Colletotrichum* spp. reportadas en México.
Figure 3. Stages of *Colletotrichum* spp. infection process reported in Mexico.

días después de la inoculación ocurrió el colapso y la separación celular, así como el rompimiento de cutícula y formación de acérvulos y conidios, dando lugar a la formación de lesiones hundidas típicas de antracnosis, por lo que *C. gloeosporioides* en su interacción con papaya desarrolla una estrategia intramural subcuticular.

Por otro lado, Villanueva-Arce *et al.* (2006) estudiaron la patogénesis de *C. fragariae* en su interacción con frutos de chirimoya. Los conidios germinaron sobre la epidermis y tricomas de frutos inmaduros, la penetración fue directa a través de tricomas y células epidermales por medio de apresorios a las 24 hdi. La colonización del patógeno fue inter e intracelular sin etapa biótrofa visible, después de la necrosis, se formaron acérvulos subcuticulares, completando el ciclo de vida de *C. fragariae* a las 72 hdi, por lo que la estrategia de infección fue intramural subcuticular.

Por otra parte, Rodríguez-López *et al.* (2013) estudiaron el proceso de infección de *C. gloeosporioides* en su interacción con frutos de aguacate. La estrategia de infección fue colonización subcuticular intramural. No se detectó penetración directa por medio de apresorios; no obstante, se observó una capa mucilaginoso asociada a los tubos germinativos, la colonización fue intra e intercelularmente y la producción de acérvulos inició a partir de los doce días después de inoculación.

Rojo-Báez *et al.* (2016) estudiaron el proceso de infección de *C. truncatum* en su interacción con hojas de papaya y de chícharo. En ambos hospedantes, la penetración ocurrió de manera directa por medio de apresorios a las 20 hdi (Figura 4A-B). En papaya, la colonización fue inter e intracelular (Figura 4C-D); en contraste, en chícharo la colonización fue intracelular, se observaron hifas primarias de infección a las 36 hdi y durante el estado necrótrofo se observaron hifas secundarias a las 72 hdi. En ambos hospedantes se observaron acérvulos a las 96 hdi (Figura 4E). *C. truncatum* se comportó

intramural subcuticular pathogen in papaya and as intracellular hemibiotroph in pea, which confirms that the infection strategy depends on the host.

Rojo-Báez *et al.* (2017) studied the infection process of *C. truncatum* in its interaction with papaya. Direct penetration through appressoria took place at 30 hai, intramural hyphae grew on the cellular walls of the epidermis between 30-48 hai, the necrotrophic colonization started at 72 hai, parenchyma cells were extensively degraded and the cuticle was broken through acervuli between 96-148 hai. Microscopic observation in papaya fruit showed that *C. truncatum* uses the subcuticular intramural infection strategy.

CONTROL

Controlling diseases caused by *Colletotrichum/ Glomerella* mainly depends on cultural practices such as using disease-free seed, crop rotation, resistant crop varieties, remove dead branches and infected fruit; physical treatment (for example, hydrothermal treatment, ozone and modified atmospheres for fruit); chemical (fungicides) and biological control (extracts of plants, antagonistic microorganisms) (Phoulivong, 2011; Landero-Valenzuela *et al.*, 2016).

As for chemical control, benzimidazole and strobilurin fungicides (that inhibit nuclear division and mitochondrial respiration, respectively) are widely used in the field. These fungicides are listed in the sanitary registry of plaguicides of the Comisión Federal para la Protección contra Riesgos Sanitarios (Torres-Calzada *et al.*, 2015; COFEPRIS, 2017); azoxystrobin, clortalonil, mancozeb and tiabendazole fungicides are also used for controlling anthracnose in papaya and are registered by the Agencia de Protección al Ambiente (EPA) of the United States of America (Santamaría-Basulto *et al.*, 2011).

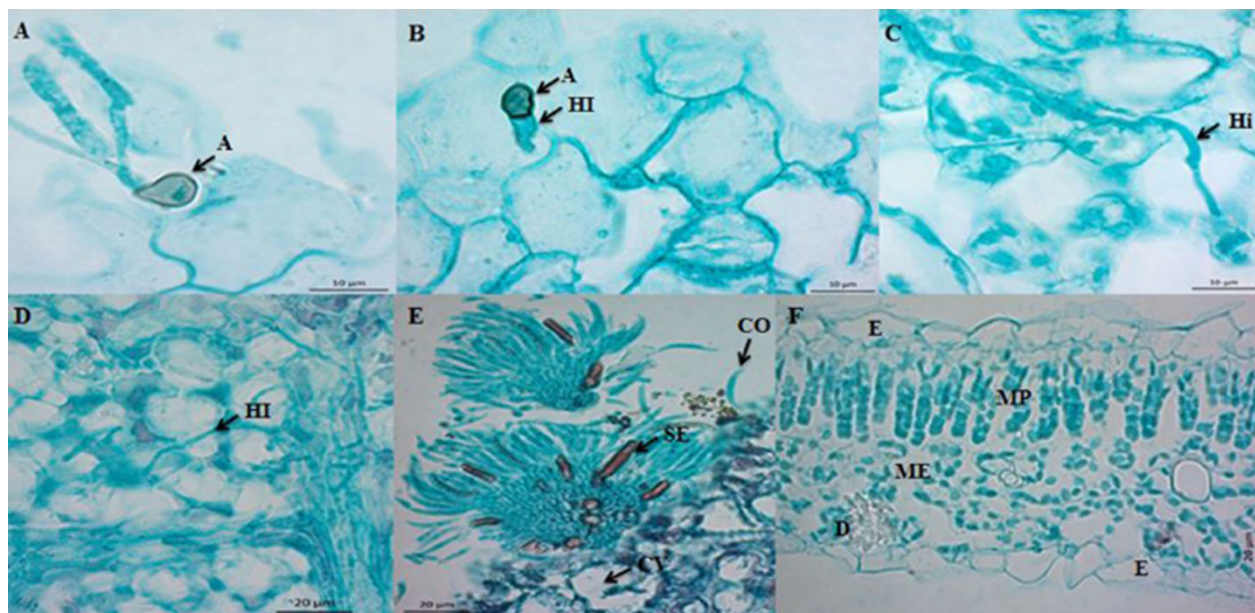


Figura 4. Colonización intramural subcuticular de *C. truncatum* en hojas escindidas de papaya cv. Maradol (Tomado de Rojo-Báez et al., 2016). A) y B) Penetración, A=apresorio, HI= hifa de infección; C) y D) Colonización, Hi= hifa intramural, HI= hifa intracelular; E) Reproducción, acérvulos con CO=conidios y SE=setas y F) Tejido sano, E=epidermis, MP=mesófilo en empalizada, ME=mesófilo esponjoso y D=drusa.

Figure 4. Intramural subcuticular colonization of *C. truncatum* in split papaya leaves cv. Maradol (Taken from Rojo-Báez et al., 2016). A) and B) penetration, A=appressorium, HI= hyphae from infection; C) y D) Colonization, Hi= intramural hyphae, HI= intracellular hyphae; E) Reproduction, acervuli with CO=conidia and SE=setae and F) healthy tissue, E=epidermis, MP=mesophyll palisade, ME=spongy mesophyll and D=druse.

como patógeno intramural subcuticular en papaya y como hemibiótrofo intracelular en chicharo, por lo que la estrategia de infección depende del hospedante.

Además, Rojo-Báez *et al.* (2017) estudiaron el proceso de infección de *C. truncatum* en su interacción con fruto de papaya. La penetración directa por medio de apresorios ocurrió a las 30 hdi, las hifas intramurales crecieron en paredes celulares de la epidermis entre 30-48 hdi, la colonización necrotrofica inició a las 72 hdi causando una extensa degradación en células de parénquima y el rompimiento de cutícula por medio de acérvulos ocurrió entre 96-148 hdi. Las observaciones microscópicas en frutos de papaya revelaron que *C. truncatum* utiliza la estrategia de infección intramural subcuticular.

In Mexico, there are pesticides whose use is banned or restricted due to their high risk to human health; there are also fungicides such as benzimidazoles, maneb and captafol, that are banned in other countries but whose use is authorized in Mexico. The reason that pesticides that have been taken off the market and banned in developed countries such as the US and Japan can be used in Mexico is possibly that Mexico's pesticide regulations have not been updated and there is no constant monitoring to provide reliable results for establishing policies on pesticide use and management (Gutierrez-Alonso *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2013).

On the other hand, it has been reported that because of the constant use of synthetic fungicides,

CONTROL

El control de enfermedades producidas por *Colletotrichum/Glomerella* depende principalmente de prácticas culturales tales como el uso de semillas libres de enfermedad, rotación de cultivos, variedades vegetales resistentes, remoción de ramas muertas y frutos infectados; tratamiento físico (ejemplo: tratamiento hidrotérmico, ozono y atmósferas modificadas en frutos); control químico (fungicidas) y biológico (extractos de plantas, microorganismos antagonistas) (Phoulivong, 2011; Landero-Valenzuela *et al.*, 2016).

Dentro del control químico, los fungicidas de la clase benzimidazol y estrobilurinas (actúan inhibiendo la división nuclear y la respiración mitocondrial, respectivamente) se usan ampliamente en campo, estos fungicidas se encuentran vigentes en el registro sanitario de plaguicidas de la Comisión Federal para la Protección contra Riesgos Sanitarios (Torres-Calzada *et al.*, 2015; COFEPRIS, 2017); además, fungicidas como azoxystrobin, clorotalonil, mancozeb y tiabendazol se usan para el control de antracnosis en papaya y cuentan con registro por parte de la Agencia de Protección al Ambiente (EPA) de los Estados Unidos de América (Santamaría-Basulto *et al.*, 2011).

En México, existen plaguicidas prohibidos y restringidos por su alto riesgo en la salud humana; además existen fungicidas de la clase benzimidazoles, maneb y captafol, los cuales están prohibidos en otros países pero están autorizados en México. El uso de plaguicidas que se han retirado del mercado y se ha prohibido su uso en países desarrollados como EEUU y Japón, puede deberse a la falta de actualización en la regulación de plaguicidas en México, así como la falta de monitoreo continuo que proporcione resultados certeros para establecer políticas de uso y manejo de plaguicidas (Gutiérrez-Alonso *et al.*, 2004; Pérez *et al.*, 2013).

Colletotrichum isolates have developed resistance. For example, Torres-Calzada *et al.* (2015) reported *C. truncatum* isolates resistant to azoxystrobin and tiabendazole, and susceptible to mancozeb and cyprodinil-fludioxonil fungicides. This confirms that the resistance to tiabendazol is caused by a mutation in the β -tubulin gen caused by the replacement of glutamic acid by alanine. The presence of resistant isolates to some chemical products has increased the interest in creating other control methods that are effective and safe for the end users and the environment, such as biological control.

There are examples of biological control of anthracnose in apple, papaya, avocado and mango, among other crops (Carrillo-Fasio *et al.*, 2005; Landero-Valenzuela *et al.*, 2016). *Bacillus subtilis* is widely used to control anthracnose due to its competitive and antibiotic antagonistic potential. Carrillo-Fasio *et al.* (2005) evaluated the efficacy of *B. subtilis*, *Rhodotorula minuta* and their combination in postharvest applications for controlling anthracnose (caused by *C. gloeosporioides*) in mango at postharvest level. The combination of *R. minuta* plus *B. subtilis* ($10^6 + 10^4$ ufc mL⁻¹) was better than the chemical control (benomyl), which was promising for its commercial use. Furthermore, Patiño-Vera *et al.* (2005) developed a fermentation process at plant level-pilot to produce *R. minuta* yeast and then developed a low-cost formula to reduce anthracnose in mango.

Resistance inducers are also part of the methods for the control of *Colletotrichum* spp. Resistance induction to pathogens includes the use of physical, chemical and biological elicitors, including salicylic and jasmonic acids (Landero-Valenzuela *et al.*, 2016). Other studies have been conducted focused on cultivar characterization of species resistant to *Colletotrichum*. Rodríguez-Guerra *et*

Por otro lado, se ha reportado que el uso continuo de fungicidas sintéticos ha generado resistencia en cepas de *Colletotrichum*. Por ejemplo, Torres-Calzada *et al.* (2015) determinaron que en *C. truncatum* existieron aislados resistentes a los fungicidas azoxystrobin y tiabendazol, y susceptibles a los fungicidas mancozeb y cyprodinil-fludioxonil; confirmando que la resistencia a tiabendazol se debe a una mutación en el gen β -tubulina debido a la sustitución de ácido glutámico a alanina. La presencia de cepas resistentes, a algunos productos químicos, ha incrementado el interés por desarrollar otros métodos de control que sean efectivos y seguros para el consumidor y el ambiente, tal es el caso del control biológico.

Existen ejemplos del control biológico de antracnosis en manzana, papaya, aguacate, mango, entre otros (Carrillo-Fasio *et al.*, 2005; Landero-Valenzuela *et al.*, 2016). *Bacillus subtilis* es ampliamente utilizada en el control de antracnosis debido a su potencial antagonista por competencia y antibiosis. Carrillo-Fasio *et al.* (2005) evaluaron la efectividad de *B. subtilis*, *Rhodotorula minuta* y su combinación en aplicaciones precosecha para el control de antracnosis (ocasionada por *C. gloeosporioides*) en mango a nivel postcosecha. La combinación de *R. minuta* más *B. subtilis* ($10^6 + 10^4$ ufc mL⁻¹), superó al control químico (benomil), lo que resultó prometedor para su uso comercial. Además, Patiño-Vera *et al.* (2005) desarrollaron un proceso de fermentación a nivel planta-piloto para la producción de la levadura *R. minuta*, lo que permitió desarrollar una formulación de bajo costo para la reducción de antracnosis en mango.

Por otra parte, los inductores de resistencia también forman parte del control de *Colletotrichum* spp. La inducción de resistencia a patógenos incluye el uso de elicitores físicos, químicos y biológicos; como por ejemplo el ácido salicílico y el ácido jasmónico, entre otros (Landero-Valenzuela *et al.*,

al. (2006) suggested resistance genes in improved bean cultivars of commercial value in Mexico such as Negro INIFAP (that contains the resistance genes Co-1) and Negro 8025 (genes Co-6 or Co-8) resistant to most *C. lindemuthianum* pathotypes.

CONCLUSIONS

Colletotrichum species are important pathogens due to its wide range of hosts. In Mexico, this species has been identified mainly at the morphological level, but in recent studies a more extensive identification has been conducted based on morphological characterization and molecular analysis. Due to the existing complex of *Colletotrichum* species, in addition to the analysis of ITS regions, we need to include additional conserved regions. The major species reported in Mexico at morphological and molecular level are *C. gloeosporioides* and *C. truncatum*. Studies have been also conducted on pathogenesis and control for these species, but we still need to conduct further studies for other *Colletotrichum* spp. in order to establish future control strategies.

ACKNOWLEDGMENTS

To the project 2011-163213 “El manejo integral del cultivo de papaya en México, un acercamiento innovador” funded by SAGARPA, and to CONACyT for funding the studies of I. Rojo-Báez.

~~~~~ End of the English version ~~~~~

2016). Además, se han realizado estudios enfocados a la caracterización de cultivares resistentes a especies de *Colletotrichum*. Rodríguez-Guerra *et al.* (2006) postularon genes de resistencia en

cultivares mejorados de frijol de valor comercial en México como Negro INIFAP (el cual posee los genes de resistencia Co-1) y Negro 8025 (genes Co-6 o Co-8), los cuales son resistentes a la mayoría de los patotipos de *C. lindemuthianum*.

## CONCLUSIONES

Las especies de *Colletotrichum* son patógenos importantes debido a su amplio rango de hospedantes. En México, la identificación de especies es principalmente a nivel morfológico; sin embargo, en estudios recientes se ha realizado una identificación integral, la cual se basa en caracterización morfológica y análisis molecular. Debido al complejo de especies que existen en *Colletotrichum*, además del análisis de regiones ITS, es necesario incluir regiones conservadas adicionales. Las principales especies reportadas en México a nivel morfológico y molecular son *C. gloeosporioides* y *C. truncatum*; se han realizado estudios sobre patógenesis y control en estas especies; sin embargo, es necesario ampliar los estudios al resto de *Colletotrichum* spp. para establecer futuras estrategias de control.

## AGRADECIMIENTOS

Al proyecto 2011-163213 “El manejo integral del cultivo de papaya en México, un acercamiento innovador” financiado por SAGARPA, al CONACyT por el financiamiento a los estudios de I. Rojo-Báez.

## LITERATURA CITADA

- Álvarez MG. 1976. Primer catálogo de enfermedades de plantas Mexicanas. *Fitofilo* 71:169 p.
- Ávila-Quezada G, Silva-Rojas HV and Teliz-Ortiz D. 2007. First report of the anamorph of *Glomerella acutata* causing anthracnose on avocado fruits in Mexico. *Plant Disease* 91:1200. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-91-9-1200A>
- Barnett H y Hunter B. 1998. Illustrated genera of imperfect fungi. Fourth Edition. APS Press. Minesota, USA. 197p.
- Benítez-Camilo FA., Huerta-Palacios G, Holguín-Meléndez F y Toledo-Arreola J. 2003. Efecto de *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. y Sacc. en la caída de frutos de mango cv. Ataulfo en el Soconusco, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 21:223-227. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61221218>
- Cai L, Hyde KD, Taylor PWJ, Weir BS, Waller JM, Abang MM, Zhang JZ, Yang YL, Phoulivong S, Liu ZY, Prihastuti H, Shivas RG, McKenzie EHC and Johnston PR. 2009. A polyphasic approach for studying *Colletotrichum*. *Fungal Diversity* 39:183-204. Disponible en línea: <http://www.fungaldiversity.org/fdp/sfdp/FD39-8.pdf>
- Cannon PF, Damm U, Johnston PR and Weir BS. 2012. *Colletotrichum* - current status and future directions. *Studies in Mycology* 73:181-213. <http://dx.doi.org/10.3114/sim0014>
- Carrillo-Fasio JA, García-Estrada RS, Muy-Rangel MD, Sañudo-Barajas A, Márquez-Zequera I, Allende-Molar R, de la Garza-Ruiz Z, Patiño-Vera M y Galindo-Fentanes E. 2005. Control biológico de antracnosis [*Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. y Sacc.] y su efecto en la calidad postcosecha del mango (*Mangifera indica* L.) en Sinaloa, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 23:24-32. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61223104>
- Casarrubias-Carrillo U, Cárdenas-Soriano E, Nieto-Ángel D y Gutierrez-Alonso JG. 2002. Histopatología de frutos de papaya (*Carica papaya* L.) infectados por *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. *Revista Mexicana de Fitopatología* 20:88-93. Disponible en línea: <http://www.socmexfito.org/2014-01-08-17-34-56/2013-06-19-02-09-15/001-vol-20/101-revista-smf/2002/001/234-histopatologia-de-frutos-de-papaya-carica-papaya-l-infectados-por-colletotrichum-gloeosporioides-penz>
- Casarrubias-Carrillo U, González-Chavira MM, Cruz-Hernández A, Cárdenas-Soriano E, Nieto-Ángel D y Guevara-González RG. 2003. Variabilidad genética de *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. y Sacc. aislado de frutos de papaya (*Carica papaya* L.) mediante el uso de marcadores moleculares RAPD. *Revista Mexicana de Fitopatología* 21:338-345. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61221315>
- COFEPRIS, Comisión Federal para la Protección contra Riesgos Sanitarios. 2017. Registro sanitario de plaguicidas y nutrientes vegetales. <http://www.cofepris.gob.mx> (Consulta, Febrero 2017).
- Cristóbal-Martínez AL, Yáñez-Morales MJ, Solano-Vidal R, Segura-León O and Hernández-Anguiano AM. 2017. Diversity of *Colletotrichum* species in coffee (*Coffea arabica*) plantations in Mexico. *European Journal of Plant Pathology* 147:605-614. <http://dx.doi.org/10.1007/s10658-016-1029-0>
- Crouch JA, Clarke BB, White JFF and Hillman BI. 2009a. Systematic analysis of the falcate spored gramminicolous *Colletotrichum* and a description of six new species from warm-season grasses. *Mycologia* 101:717-732. <http://dx.doi.org/10.3852/08-230>
- Crouch JA, Clarke BB and Hillman BI. 2009b. What is the value of ITS sequence data in *Colletotrichum* systematics and species diagnosis? A case study using the falcate-

- spored gramminicolous *Colletotrichum* group. *Mycologia* 101:648-656. <http://dx.doi.org/10.3852/08-231>
- Crouch JA, O'Connell R, Gan P, Buiate E, Torres MF, Beirn L, Shirasu K and Vaillancourt L. 2014. The genomics of *Colletotrichum*. Pp. 69-102. In: Dean RA, Lichens-Park A y Kole C (eds.) *Genomics of Plant-Associated Fungi: Monocot Pathogens*. Vol 1. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Alemania. 201p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-44053-7>
- Damm U, Woudenberg JHC, Cannon PF and Crous PW. 2009. *Colletotrichum* species with curved conidia from herbaceous host. *Fungal Diversity* 39:45-87. Disponible en línea: <http://www.fungaldiversity.org/fdp/jinds3.php#vol39>
- Damm U, Baroncelli R, Cai L, Kubo Y, O'Connell R, Weir B, Yoshino K and Cannon PF. 2010. *Colletotrichum*: species, ecology and interactions. *International Mycological Association Fungus* 1:161-165. Disponible en línea: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3348780/>
- Damm U, Cannon PF, Woudenberg JHC and Crous PW. 2012a. The *Colletotrichum acutatum* species complex. *Studies in Mycology* 73:37-113. <http://dx.doi.org/10.3114/sim0010>
- Damm U, Cannon PF, Woudenberg JHC, Johnston PR, Weir BS, Tan YP, Shivas RG and Crous PW. 2012b. The *Colletotrichum boninense* species complex. *Studies in Mycology* 73:1-36. <http://dx.doi.org/10.3114/sim0002>
- Damm U, Cannon PF, Liu F, Barreto RW, Guantimosim E and Crous PW. 2013. The *Colletotrichum orbiculare* species complex: Important pathogens of field crops and weeds. *Fungal Diversity* 61:29-59. <http://dx.doi.org/10.1007/s13225-013-0255-4>
- Damm U, O'Connell RJ, Groenewald JZ and Crous PW. 2014. The *Colletotrichum destructivum* species complex – hemibiotrophic pathogens of forage and field crops. *Studies in Mycology* 79:49-84. <http://dx.doi.org/10.1016/j.simyco.2014.09.003>
- Dean R, Van JAL, Preorius ZA, Hammond-Kosack KE, Di PA, Spanu PD, Rudd JJ, Dickman M, Kahmann R, Ellis J and Foster GD. 2012. The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. *Molecular Plant Pathology* 13:414-430. <http://dx.doi.org/10.1111/J.1364-3703.2011.00783.x>
- Farr DF, Aime MC, Rossman AY and Palm ME. 2006. Species of *Colletotrichum* on *Agavaceae*. *Mycological Research* 110:1395-1480. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mycres.2006.09.001>
- Fernández-Pavía SP, Rodríguez-Alvarado G, Gómez-Dorantes N, Gregorio-Cipriano MR y Fernández-Pavía L. 2012. Enfermedades en plantas en el estado de Michoacán. *Biológicas* 14:75-89. Disponible en línea: <http://www.biologicas.umich.mx/index.php/biologicas/articulo/view/140>
- Fernández-Pavía SP, Gregorio-Cipriano R, Rodríguez-Alvarado G, Fernández-Pavía L, Mondragón FA, Gómez-Dorantes N, Lozoya-Saldaña H, Rodríguez-Fernández R y Herrera CJ. 2015. Enfermedades de especies vegetales en México. Primera edición. Morevalladolid. Morelia, Michoacán, México. 425p.
- Fraire-Cordero ML, Yáñez Morales MJ, Nieto-Ángel D, y Vázquez-Gálvez G. 2003. Hongos patógenos en fruto de fresa (*Fragaria x ananassa* Duch.) en postcosecha. *Revista Mexicana de Fitopatología* 21:285-291. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61221307>
- Fucikovskiy L and Luna I. 1987. Avocado fruit diseases and their control in Mexico. *South African Avocado Growers' Association Yearbook* 10:119-121. Disponible en línea: <http://www.avocadosource.com>
- Groenewald-Labrada B, Mayek-Pérez N y Padilla-Ramírez JS. 2003. Hongos asociados a la semilla de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 21:375-378. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61221320>
- Gutiérrez-Alonso O, Nieto-Ángel D, Gutiérrez-Alonso JG, Delgadillo-Sánchez F. y Domínguez-Álvarez JL. 2002. Características morfológicas, culturales y patogenicidad de aislamientos de *Colletotrichum* spp. obtenidos de frutos de guayaba (*Psidium guajava* L.). *Revista Mexicana de Fitopatología* 20:24-30. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61220105>
- Gutiérrez-Alonso JG, Gutiérrez-Alonso O, Nieto-Ángel D, Téliz-Ortiz D, Zavaleta-Mejía E y Delgadillo-Sánchez F. 2004. Manejo integrado de la antracnosis [*Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. y Sacc.] del mango (*Mangifera indica* L.) durante la postcosecha. *Revista Mexicana de Fitopatología* 22:395-402. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61222313>
- Hernández-Lauzardo AN, Campos-Martínez A, Velázquez-del Valle MG y Flores-Moctezuma HE. 2015. First report of *Colletotrichum godetiae* causing anthracnose on avocado in Mexico. *Plant Disease* 99:555. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-10-14-1019-PDN>
- Hyde KD, Cai L, Cannon PF, Crouch JA, Crous PW, Damm U *et al.* 2009a. *Colletotrichum* – names in current use. *Fungal Diversity* 39:147-182. Disponible en línea: <http://www.fungaldiversity.org/fdp/sfdp/FD39-7.pdf>
- Hyde KD, Cai L, McKenzie EHC, Yang YL, Zhang JZ and Prihastuti H. 2009b. *Colletotrichum*: a catalogue of confusión. *Fungal Diversity* 39:1-17. Disponible en línea: <http://www.fungaldiversity.org/fdp/sfdp/FD39-1-E.pdf>
- Hyde KD, Nilsson RH, Alias SA, Ariyawansa HA, Blair JE, *et al.* 2014. One stop shop: backbones trees for important phytopathogenic genera: I (2014). *Fungal Diversity* 67:21-125. <http://dx.doi.org/10.1007/s13225-014-0298-1>
- Lagunes-Castro MS, López-Monteon A, Ramos-Ligonio A, Trigos A, Salinas A y Espinoza C. 2015. Actividad antibacteriana de extractos metanol:cloroformo de hongos fitopatógenos. *Revista Mexicana de Fitopatología* 33: 87-94. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61240687008>
- Landero-Valenzuela N, Lara-Viveros FM, Andrade-Hoyos P, Aguilar-Pérez LA y Aguado RGJ. 2016. Alternativas para el control de *Colletotrichum* spp. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 7:1189-1198. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=263146723018>
- Leyva-Mir SG, Soto-Herrera A, Espitia-Rangel E, Villaseñor-Mir HE, González-Iñiguez RM y Huerta-Espino J. 2004. Etiología e incidencia de la antracnosis [*Colletotrichum graminicola* (Ces.) G.W. Wils.] de la avena (*Avena sativa* L.) en Michoacán, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 22:351-355. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61222306>
- Lira-Saldivar RH, Hernández-Suárez M and Hernández-Castillo FD. 2006. Activity of *Larrea tridentata* (D.C.) Coville



- L. extracts and chitosan against fungi that affect horticultural crops. *Revista Chapingo Serie Horticultura* 12:211-216. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=60912212>
- Macedo CA, Martínez HA y Lara RJ. 2012. Rizobacterias aisladas del trópico húmedo con actividad antagónica sobre *Colletotrichum gloeosporioides*, evaluación cuantitativa e identificación molecular. *Revista Mexicana de Fitopatología* 30:11-30. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61225129002>
- Marin DH, Sutton TB, Blankenship SM and Swallow WH. 1996. Pathogenicity of fungi associated with Crown rot of bananas in Latin America on Grande Naine and disease-resistant hybrid bananas. *Plant Disease* 80:525-528. Disponible en línea: [http://www.apsnet.org/publications/PlantDisease/BackIssues/Documents/1996Abstracts/PD\\_80\\_525.htm](http://www.apsnet.org/publications/PlantDisease/BackIssues/Documents/1996Abstracts/PD_80_525.htm)
- Martínez-Bolaños M, Téliz-Ortiz D, Mora-Aguilera A, Valdovinos-Ponce G, Nieto-Ángel D, García-Pérez E y Sánchez-López V. 2015. Anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides* Penz.) of Litchi Fruit (*Litchi chinensis* Soon.) in Oaxaca, Mexico. *Revista Mexicana de Fitopatología* 33:140-155. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61242145002>
- Montes-Belmont R, Nava-Juárez RA, Flores-Moctezuma HE y Mundo-Ocampo M. 2003. Hongos y nematodos en raíces y bulbos de cebolla (*Allium cepa* L.) en el estado de Morelos, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 21:300-304. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61221309>
- Nava-Díaz C, Osada-Kawasoe S, Rendón-Sánchez G y Ayala-Escobar V. 2000. Organismos asociados a Chirimoyo (*Annona cherimola* Mill.) en Michoacán, México. *Agrociencia* 34:217-226. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30234211>
- Orozco-Santos M, Manzo-Sánchez G, Guzmán-González S, Fariás-Larios J y Timmer LW. 2004. Crecimiento y cambios morfológicos de *Colletotrichum acutatum* Simmonds, agente causal de la antracnosis del limón Mexicano (*Citrus aurantifolia* Christm. Swingle) incubado en diferentes medios de cultivo sólidos y líquidos. *Revista Mexicana de Fitopatología* 22:423-428. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61222316>
- Ortega-Acosta SA, Hernández-Morales J, Sandoval- Islas JS, Ayala-Escobar V, Soto-Rojas L y Alejo-Jaimes A. 2015. Distribución y Frecuencia de Organismos Asociados a la Enfermedad "Pata Prieta" de la Jamaica (*Hibiscus sabdariffa* L.), en Guerrero, México. *Revista Mexicana de Fitopatología* 33: 173-194. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61242145004>
- Patiño-Vera M, Jiménez B, Balderas K, Ortiz M, Allende R, Carrillo A and Galindo E. 2005. Pilot-scale production and liquid formulation of *Rhodotorula minuta*, a potential biocontrol agent of mango anthracnose. *Journal of Applied Microbiology* 99:540-550. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2672.2005.02646.x>
- Pérez MA, Navarro H y Miranda E. 2013. Residuos de plaguicidas en hortalizas: problemática y riesgo en México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 29:45-64. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=37028958003>
- Perfect ES, Hughes BH, O'Connell JR and Green RJ. 1999. *Colletotrichum*: a model genus for studies on pathology and fungal-plant interactions. *Fungal Genetics and Biology* 27:186-198. <http://dx.doi.org/10.1006/fgbi.1999.1143>
- Phoulivong S. 2011. *Colletotrichum*, naming, control, resistance, biocontrol of weeds and current challenges. *Current Research in Environmental & Applied Mycology* 1:53-75. Disponible en línea: <http://www.creamjournal.org/volume-1/issue-1.html>
- Quijano-Ramayo A, Herrera-Herrera JL, Canul-Salazar M. y Robert ML. 2002. Microbial diseases affecting henequen (*Agave fourcroydes* Lem.) in Yucatan, Mexico. *Revista Mexicana de Fitopatología* 20:18-23. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61220104>
- Réblová M, Gams W and Seifert KA. 2011. *Monilochaetes* and allied genera of the *Glomerellales*, and a reconsideration of families in the *Microascales*. *Studies in Mycology* 68:163-191. <http://dx.doi.org/10.3114/sim.2011.68.07>
- Rodríguez-Guerra R, Ramírez-Rueda MT, Martínez VO and Simpson J. 2003. Variation in genotype, pathotype and anastomosis groups of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Mexico. *Plant Pathology* 52:228-235. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-3059.2003.00808.x>
- Rodríguez-Guerra R, Ramírez-Rueda MT, Cabral-Enciso M, García-serrano M, Lira-Maldonado Z and Guevara-González G. 2005. Heterothallic mating observed between Mexican isolates of *Glomerella lindemuthiana*. *Mycologia* 97:793-803. <http://dx.doi.org/10.3852/mycologia.97.4.793>
- Rodríguez-Guerra R, Acosta-Gallegos JA, González-Chavira MM y Simpson J. 2006. Patotipos de *Colletotrichum lindemuthianum* y su implicación en la generación de cultivares resistentes de frijol. *Agricultura Técnica en México* 32:101-114. Disponible en línea: [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0568-25172006000100010](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0568-25172006000100010)
- Rodríguez-López ES, Cárdenas-Soriano E, Hernández-Delgado S, Gutiérrez-Diez A y Mayek-Pérez N. 2013. Análisis de la infección de *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc. de frutos de aguacatero. *Revista Brasileira de Fruticultura* 35:898-905. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452013000300029>
- Rodríguez-Tovar A, Xoconostle-Cásarez B y Valdés M. 2004. Ecología molecular de los hongos ectomicorrízicos. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27:267-278. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=61027307>
- Rojo-Báez I, García-Estrada RS, León-Félix J, Sañudo-Barajas A y Allende-Molar R. 2016. Histopatología del proceso de infección de *Colletotrichum truncatum* en hojas de papaya y chicharo. *Revista Mexicana de Fitopatología* 34: 316-325. <http://dx.doi.org/10.18781/R.MEX.FIT.1604-3>
- Rojo-Báez I, García-Estrada RS, Sañudo-Barajas A, León-Félix J y Allende-Molar R. 2017. Proceso de infección de antracnosis por *Colletotrichum truncatum* en papaya Maradol. *Revista Brasileira de Fruticultura* 39: 1-5. <http://dx.doi.org/10.1590/0100-29452017379>
- Sánchez-García BM, Flores-olivas A, Sánchez-Arizpe A, Pineda-Rodríguez S, López-Jiménez G, Fraire-Velásquez S, Garrido-Ramírez ER, Acosta-Gallegos JA, Simpson WJ y Rodríguez-Guerra R. 2009. Patotipos de *Colletotrichum lindemuthianum* en Oaxaca y San Luis Potosí, México y resistencia en genotipos de frijol. *Agricultura Técnica en México* 35:49-60. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=60835105>

- Santamaría-Basulto F, Díaz-Plaza R, Gutiérrez-Alonso O, Santamaría-Fernández J y Larqué-Saavedra A. 2011. Control de dos especies de *Colletotrichum* y su efecto sobre el color y sólidos solubles totales en frutos de papaya Maradol. Revista Iberoamericana de Tecnología Postcosecha 12:19-27. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=81318808004>
- Schoch CL, Seifert KA, Huhndorf S, Robert V, Spouge JL, Levesque CA, Chen W and Fungal Barcoding Consortium. 2012. Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for *Fungi*. Proceedings of the National Academy of Sciences 109:6241-6246. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
- Silva-Rojas HV and Ávila-Quezada GD. 2011. Phylogenetic and morphological identification of *Colletotrichum boninense*: a novel causal agent of anthracnose in avocado. Plant Pathology 60:899-908. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-3059.2011.02452.x>
- Tapia-Tussell R, Quijano-Ramayo A, Cortes-Velázquez A, Lappe P, Larque-Saavedra A and Perez-Brito D. 2008. PCR-based detection and characterization of the fungal pathogens *Colletotrichum gloeosporioides* and *Colletotrichum capsici* causing anthracnose in papaya (*Carica papaya* L.) in the Yucatan peninsula. Molecular Biotechnology 40:293-298. <http://dx.doi.org/10.1007/s12033-008-9093-0>
- Tapia-Tussell R, Cortes-Velázquez A, Valencia-Yah, Navarro C, Espinosa E, Moreno B and Perez-Brito D. 2016. First report of *Colletotrichum magnum* causing anthracnose in papaya in Mexico. Plant Disease 100:2323. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-03-16-0324-PDN>
- Torres-Calzada C, Tapia-Tussell R, Garcez-Nexticapan A, Matin-Mex R, Quijano-Ramayo A, Cortes-Velázquez A, Higuera-Ciapara I and Perez-Brito D. 2011a. First report of *Colletotrichum capsici* causing anthracnose in *Jatropha curcas* in Yucatan, Mexico. New Disease Reports 23:6. <http://dx.doi.org/10.5197/j.2044-0588.2011.023.006>
- Torres-Calzada C, Tapia-Tussell R, Quijano-Ramayo A, Matin-Mex R, Rojas-Herrera R, Higuera-Ciapara I and Pérez-Brito D. 2011b. A species-specific polymerase chain reaction assay for rapid and sensitive detection of *Colletotrichum capsici*. Molecular Biotechnology 49:48-55. <http://dx.doi.org/10.1007/s12033-011-9377-7>
- Torres-Calzada C, Tapia-Tussell R, Higuera-Ciapara I and Perez-Brito D. 2013. Morphological, pathological and genetic diversity of *Colletotrichum* species responsible for anthracnose in papaya (*Carica papaya* L.). European Plant Pathology 135:67-79. <http://dx.doi.org/10.1007/s10658-012-0065-7>
- Torres-Calzada C, Tapia-Tussell R, Higuera-Ciapara I, Martin-Mex R, Nexticapan-Garcez A, and Perez-Brito D. 2015. Sensitivity of *Colletotrichum truncatum* to four fungicides and characterization of thiabendazole-resistant isolates. Plant Disease 99:1590-1595. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-11-14-1183-RE>
- Udayanga D, Manamgoda DS, Liu X, Chukeatirote E and Hyde KD. 2013. What are the common anthracnose pathogens of tropical fruits? Fungal Diversity 61:165-179. <http://dx.doi.org/10.1007/s13225-013-0257-2>
- Velázquez-del Valle MG, Campos-Martínez A and Flores-Moctezuma HE. 2016. First report of avocado anthracnose caused by *Colletotrichum karstii* in Mexico. Plant Disease 100:534. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-03-15-0249-PDN>
- Villanueva-Arce R, Hernández-Anguiano AM, Yáñez-Morales MJ, Téliz-Ortíz D, Mora-Aguilera A, Cárdenas-Soriano E y Castañeda-Vildózola A. 2005. Caracterización e identificación de *Colletotrichum fragariae* en frutos de chirimoya. Agrociencia 39:93-106. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30239109>
- Villanueva-Arce R, Cárdenas-Soriano E, Hernández-Anguiano AM, Mora-Aguilera A y Téliz-Ortíz D. 2006. Patogénesis de la antracnosis (*Colletotrichum fragariae*) en frutos de chirimoya. Agrociencia 40:773-782. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30240609>
- Villanueva-Arce R, Yáñez-Morales MJ, Téliz-Ortíz D y Hernández-Anguiano AM, 2008. Especies de *Colletotrichum* en chirimoya (*Annona cherimola* Mill). Agrociencia 42:689-701. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30211218009>
- Weir BS, Johnston PR and Damm U. 2012. The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex. Studies in Mycology 73:115-180. <http://dx.doi.org/10.3114/sim0011>
- Zhang N, Castlebury LA, Miller AN, Huhndorf SM, Schoch CL, Seifert KA, Rossman AY, Rogers JD, Volkman-Kohlmeyer JKB and Sung GH. 2006. An overview of the systematics of the Sordariomycetes based on a four-gene phylogeny. Mycologia 98:1076-1087. <http://dx.doi.org/10.3852/mycologia.98.6.1076>
- Zhang N, Rossman AY, Seifert K, Bennett JW, Cai G, Cai L, Hillman B, Hyde KD, Luo J, Manamgoda D, Meyer W, Molnar T, Schoch C, Tadych M and White JF Jr. 2013. Impacts of the International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) on the scientific names of plant pathogenic fungi. APS Feature. <http://dx.doi.org/10.1094/APSFeature-2013-06>
- Zavala-león MJ, Tun-Suárez JM, Cristóbal-Alejo J, Ruiz-Sánchez E, Gutiérrez-Alonso O, Vázquez-Calderón M y Méndez-González R. 2005. Control postcosecha de la antracnosis en papaya y sensibilidad de *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Sacc. a fungicidas organosintéticos. Revista Chapingo Serie Horticultura 11:251-255. Disponible en línea: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=60911210>