식물병연구

Res. Plant Dis. 29(3): 205-219 (2023)
https://doi.org/10.5423/RPD.2023.29.3.205

Mini-Review | Open Access

딸기 탄저병: 병원·생태학적 특징 및 방제

Anthracnose of Strawberry: Etiological and Ecological Characteristics, and Management

***Corresponding author**
Tel: +82-41-635-6041
Fax: +82-41-635-7921
E-mail: namtel7@korea.kr

남명현[1]* · 유제혁[1] · 윤덕상[1] · 김학헌[1] · 김홍기[2]

[1]충청남도농업기술원, [2]충남대학교 응용생물학과

Myeong Hyeon Nam[1]*, Je Hyeok Yoo[1], Tugsang Yun[1], Hakhun Kim[1], and Hong Gi Kim[2]

[1]Chungnam ARES, Yaesan 32418, Korea
[2]Dept. Appl. Biol., Chungnam National University, Daejeon 34134, Korea

Received May 17, 2023
Revised June 27, 2023
Accepted June 30, 2023

Anthracnose caused by *Colletotrichum* spp. is a major disease of strawberry plants worldwide. The anthracnose of strawberries in Korea has occurred in most cultivated strawberry varieties since its first report in 1990. Although many studies and efforts have been made to control the disease, anthracnose continues to affect strawberry yields in Korea. In this review, we introduced various management methods to control anthracnose in strawberries, such as identifying pathogens and environmental factors involved in this disease, understanding the importance of latent infection, and developing diagnostic techniques and control methods. Through this review, we propose that researchers can elucidate a comprehensive and practical approach to control anthracnose by understanding this disease and developing strategies to prevent its spread, ultimately benefiting strawberry farmers.

Keywords: Anthracnose, Management, Strawberry

서 론

딸기에 발생하는 탄저병은 전 세계적으로 딸기를 재배하고 있는 나라에서 가장 문제가 되고 있는 주요 병해이다. 딸기 탄저병은 주로 관부(crown)에 피해를 나타내는 관부탄저병(anthracnose crown rot, ACR)과 과실에 발생하는 과실탄저병(anthracnose fruit rot, AFR)으로 구분할 수 있다. 국내 딸기에 발생하는 탄저병은 대부분 ACR이며(Kim 등, 1992; Nam 등, 1998, 2022), AFR은 2008년 강원도 노지재배 포장에서 최초 보고된 이후 발생은 보고되지 않았다(Nam 등, 2008). ACR에 관여하는 주요 병원균은 *Colletotrichum gloeosporioides* complex이며, AFR은 *C. acutatum* complex이다(Mass, 1998). 딸기에 발생하는 ACR 피해는 국내에서 육묘기에 최대 30% 이상 발생되며(Kim과 Nam, 1999), AFR에 의한 피해도 미국 Florida 지역에서는 감수성품종에서 70% 이상 손실을 일으키는 중요한 병해이다(Mertely 등, 2012).

딸기에 발생하는 ACR 증상(Nam 등, 1998)은 육묘기에 감수성품종에서 자묘가 갑자기 시들며 고사하고(Fig. 1A, B) crown을 세로로 잘라보면 바깥부분부터 안쪽으로 갈변되는 증상을 보인다(Fig. 1C). 또한 러너(runner)와 엽병은 작고 검은 반점을 형성하고 진전되면 수침상으로 움푹하게 되고 높은 습도에서 분홍색 포자덩어리를 형성하며(Fig. 1D, E), 잎에는 작은 원형의 검은 반점이 형성되고 마치 검은 먹물을 뿌린 듯한 증상을 보인

Research in Plant Disease
eISSN 2233-9191
www.online-rpd.org

ⓒ The Korean Society of Plant Pathology
ⓒ This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

다(Fig. 2F). 반면 AFR에 의한 딸기 탄저병 증상(Nam 등, 2008; Smith, 2013)은 ACR의 러너와 엽병에서 보이는 증상과 유사하고 성숙된 과실에서는 수침 상으로 원형의 점이 형성되고 검게 되며 높은 습도조건에서는 그 위에 분홍색 포자덩어리를 형성하고(Fig. 1G), 꽃은 마르며 고사한다(Fig. 1H).

딸기 탄저병 발생은 최근 2010년부터 2022년까지 13년간 충청남도농업기술원 딸기연구소에 탄저병 진단을 의뢰한 건수를 비교하였을 때 매년 증가추세에 있다(Fig. 2). 딸기 탄저병 진단 건수는 육묘기보다도 정식기에 높았으며, 정식기에는 9월부터 11월까지 높은 건수를 나타내었으며 10월이 가장 높았다(Fig. 3). 육묘기에는 딸기 탄저병이 4월부터 발생이 높아지기 시작하여 6월과 8월에 높은 진단 건수를 보였다. 일본의 탄저병 발생도 11월 초순이 가장 높고 10월과 8월에도 높은 발생률을 보여 국내와 비슷한 경향을 보이고 있다(Hirayama 등, 2016). 특히 일본에서 딸기 탄저병의 잠재감염률은 육묘 후기인 7월 초순이 가장 높게 나타났는데 이 시기가 장마철로 습도가 높게 형성되기 때문이라 한다. 이처럼 육묘기에 탄저병에 감염된 딸기 묘는 정식 후 30%의 수확 손실을 일으킨다(Rahman과 Louws, 2017). 또한 미국 Florida 지역에 발생하는 AFR에 의한 탄저병은 노지재배 수확 시기인 1월부터 3월에 가장 높은 발생률을 보이는 특징이 있다(Mertely 등, 2012).

2022년 국내 딸기 재배품종은 설향 품종이 82.1%를 차지하여 2005년을 시작으로 급격히 재배면적이 증가하고 있으며 현재는 국내 대표적인 품종으로 자리매김하고 있다(Fig. 4). 그러나 설향 품종은 탄저병에 감수성으로 재배면적이 증가함에 따라 딸기연구소에 진단 의뢰 건수도 매년 증가하는 추세를 보이고 있어 단일 품종의 우점적 재배로 인한 병 발생 피해는 계속적으로 증가할 것으로 예측된다. 따라서 최근 딸기에 발생이 증가하고 있는 탄저병에 대한 효과적인 종합방제체계 구축을 위한 탄저병 원인, 병원학적 및 생태적 특징과 방제 방법 등에 대한 연구결과를 종합적으로 검토하고자 한다.

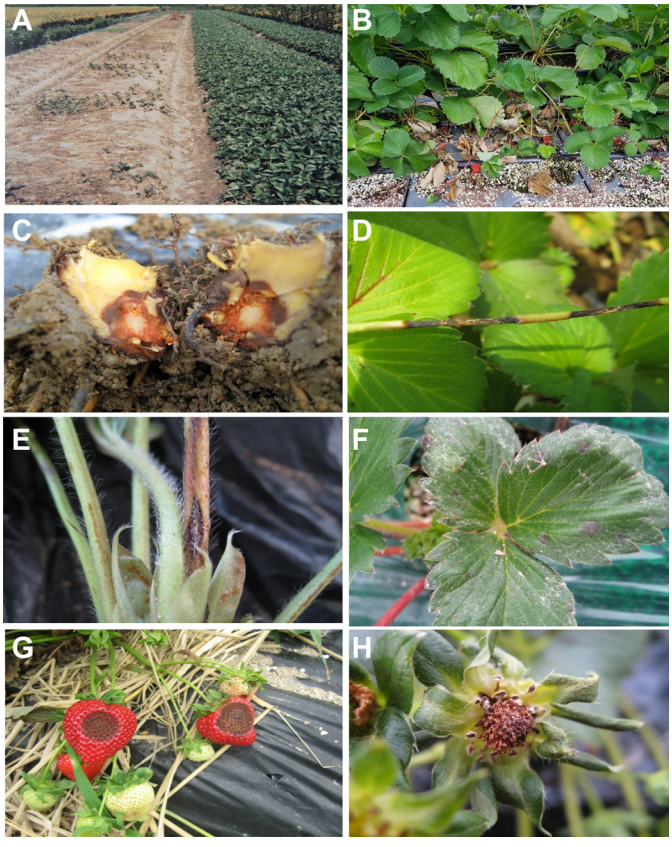

Fig. 1. Anthracnose symptoms of strawberry plants. Anthracnose resistant (cv. Suhong) and susceptible (cv. Nyoho) cultivar of strawberry fields (A), wilted plant (B), crown (C), runner (D), petiole (E), and leaves (F) caused by *Colletotrichum fructicola*. Fruits (G) and flower (H) caused by *C. acutatum*. Photographs courtesy of Myeong Hyeon Nam.

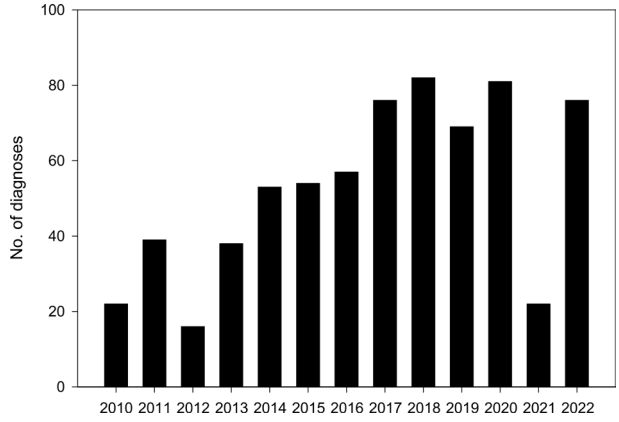

Fig. 2. Number of diagnosis per year requested to Strawberry Research Institute (SRI) for anthracnose of strawberry in Korea.

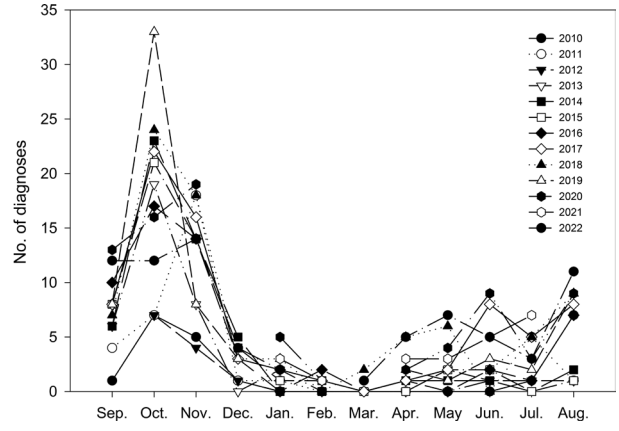

Fig. 3. Number of diagnoses per monthly requested to Strawberry Research Institute (SRI) from 2010 to 2022 for anthracnose of strawberry in Korea.

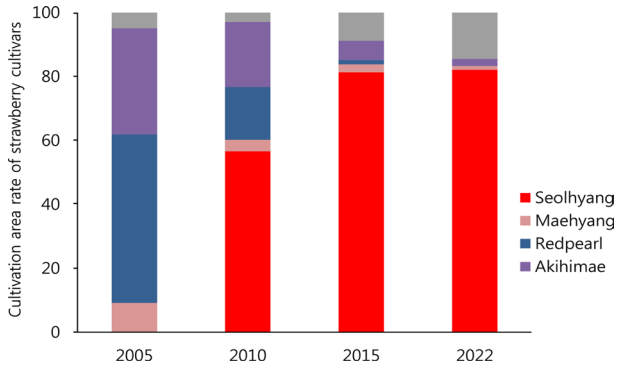

Fig. 4. Change of cultivation area of strawberry cultivars in Korea during the latest 18 years.

딸기 탄저병균 분류

딸기에 발생하는 탄저병균은 1931년 미국에서 Brooks에 의해 *C. fragariae*로 세계 최초 보고되었으며 1983년 Howard와 Albregts가 *C. gloeosporioides*에 의한 탄저병균을 보고한 이후, 한국(Kim 등, 1992)과 일본(Okayama와 Tsujimoto, 1994) 등에서도 발견되었다. *C. acutatum*은 1965년 호주의 Simmonds에 의해 최초 보고되었으며, 프랑스(1990년), 미국(1992년), 이스라엘(1997년), 스페인(1999년), 아르헨티나(2000년), 노르웨이와 핀란드(2001년), 불가리아(2002년), 덴마크와 스웨덴(2005년), 중국(2006년), 체코(2007년), 한국(2008년), 이집트(2009년), 일본(2010년), 이탈리아(2011년), 몬테네그로(2012년) 등에서 발생이 보고되었다(Table 1). 그 외, 딸기 탄저병에 관여하는 병원균으로 *C. dematium* (Beraha와 Wright, 1973), *C. boninense* (Bi 등, 2017b), *C. truncatum* (Bi 등, 2017a) 등이 있다. 최근에는 *Colletotrichum* spp.균 분류에서 epitypification의 비교분석을 통해 정확한 동정이 가능하였다(Cannon 등, 2008). Type strains의 염기서열분석은 *Colletotrichum* spp.균 동정과 계통학적분석에 있어서 가장 중요한 요소이다(Cai 등, 2009; Phoulivong 등, 2010). 비록 internal transcribed spacer (ITS) sequence는 *C. gloeosporioides* complex를 구별할 수 없지만 glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH)와 glutamine synthetase와 같은 단일 유전자 또는 다중 유전자 조합의 DNA 염기서열 분석으로 탄저병균을 구별할 수 있다(Weir 등, 2012). 이런 DNA sequencing분석으로 딸기 탄저병에 관여하는 *C. gloeosporioides* complex는 기존의 *C. fragariae* (syn. to *C. theobromicola*)와 *C. gloeosporioides* 이외 *C. aenigma*, *C. aliemum*, *C. changpingense*, *C. fructicola*, *C. murrayae* (syn. to *C. siamense*), *C. siamense*, *C. theobromicola*, *C. viniferum* 등 8종이 새롭게 보고되었다(Table 1). 또한 *C. acutatum* complex는 *C. acutatum*외 *C. cuscutae*, *C. fioriniae*, *C. godetiae*, *C. miaoliense*, *C. nymphaeae*, *C. salicis*, *C. simmondsii* 등 7종이 보고되었다. 최근, 미국에서 딸기의 과실과 뿌리에 발생하는 탄저병균은 *C. nymphaeae*와 *C. fioriniae*의 2종이며 *C. nymphaeae*가 우점종임을 보고하였다(Wang 등, 2019). 국내에서도 딸기에 관여하는 병원균은 분자생물학적 기법을 이용한 분류 방법을 통해 2013년에 *C. gloeosporioides*는 *C. fructicola*로 재분류되었으며(Nam 등, 2013), 2022년 *C. siamense* (Nam 등, 2022)가 추가로 보고되었다. 중국의 경우 딸기에 발생하는 주요 병원균은 *C. fructicola*와 *C. siamense*으로 그중 *C. siamense*가 45.9%를 차지하는 우점종이며(Ji 등, 2022) crown에 발생하는 *C. siamense*는 *C. fructicola*보다 병원성이 강하다고 보고하였다(Zhang 등, 2022). 미국 Florida 지역에 발생하는 딸기 탄저병균도 *C. siamense*가 86%를 차지하며 *C. theobromicola*와 *C. fructicola* 순으로 드러났다(Oliveira 등, 2022). 또한 *C. fructicola*는 homothallic인 반면 *C. siamense*는 heterothallic으로 유전적 다양성이 높은 특징을 가지고 있다고 한다. 특히 *C. siamense*는 *C. fructicola*보다 고온성 병원균으로 기후변화로 온도가 상승하면 국내 탄저병균의 개체군(population) 변화에도 영향을 미칠 가능성이 높으며 그래서 지속적으로 탄저병균 발생 모니터링이 필요하다.

잠재감염주 중요성 및 진단기술

잠재감염. 딸기 탄저병균 *C. acutatum*은 병징이 나타나지 않은 잠재감염상태의 딸기 잎에서 2차 분생포자와 부착기로 몇 주 혹은 몇 달간 잠재감염 상태로 남아 있을 수 있다(Leandro 등, 2001, 2003a, 2003b; Sreenivasaprasad와 Talhinhas 2005). 특히 잠재감염주의 하엽과 엽병, 엽병기부에서 감염 빈도가 높으며(Chikuo, 1994; Okayama 등, 2007), 육묘기에는 탄저병균이 잠재감염주로부터 4월부터 7월까지 노지재배나 두상관수 육묘장에서 빗물 등 물을 통하여 자묘로 전반된다(Inada 등, 2005). 딸기 과실에서 *C. acutatum*의 잠재감염시간은 25°C에서는 2–3일, 5°C는 6–17일로 온도의 영향이 크다(King 등, 1997). 위와 같이 딸기 탄저병의 전염원으로 잠재감염주가 중요한 역할을 하며 탄저병징이 나타나기 전 잠재감염주를 진단하여 제거하는 방법이 중요한 방제수단이 되고 있다(Debode 등, 2015).

진단기술. 딸기 탄저병을 진단하는 기술로 배양법, 분자생물학적 기법을 이용하는 방법 등이 개발되었다. 배양법에 의한 진단은 잠재감염 식물체를 제초제 paraquat나 냉동(Mertely와 Legard 2004; Nam 등, 2004a; Pérez-Hernández 등, 2008), 에탄

Table 1. *Colletotrichum* spp. reported from strawberry plants

Species	First reported year	Country	Reference
***C. gloeosporioides* complex**			
C. aenigma	2015	UK, China, Japan	Baroncelli et al. (2015), Han et al. (2016), Gan et al. (2017), Chen et al. (2020)
C. aliemum	2016	Australia	Shivas et al. (2016)
C. changpingense	2016	China	Jayawardena et al. (2016)
C. fragariae (syn. to *C. theobromicola*)	1931	USA	Brooks (1931)
C. fructicola	2012	Canada, USA, Japan, Korea, China	Weir et al. (2012), Nam et al. (2013), Han et al. (2016), Gan et al. (2017), Chen et al. (2020)
C. gloeosporioides	1983	Argentina, France, Japan, Korea, USA, Egypt, China	Howard and Albregts (1983), Kim et al. (1992), Okayama and Tsujimoto (1994), Mónaco et al. (2000), Chen et al. (2020)
C. kahawae	2017	Japan	Gan et al. (2017)
C. murrayae (syn. to *C. siamense*)	2016	China	Han et al. (2016), Liu et al. (2016)
C. siamense	2012	Bangladesh, Japan, USA, China, Korea	Weir et al. (2012), Gan et al. (2017), Gupta et al. (2019), Chen et al. (2020), Nam et al. (2022), Wang et al. (2022)
C. theobromicola	2012	USA	Weir et al. (2012)
C. viniferum	2019	China	He et al. (2019)
***C. acutatum* complex**			
C. acutatum	1965	Argentina, Australia, Bulgaria, China, Czech Republic, Denmark, Egypt, France, Finland, Israel, Italy, Japan, Korea, Montenegro, Norway, Spain, Sweden, USA	Simmonds (1965), Reulet and Nourrisseau (1990), Freeman and Katan (1997a), de los Santos et al. (1999), Ramallo et al. (2000), Stensvand et al. (2001), Parikka and Kokkola (2001), Bobev et al. (2002), Sundelin et al. (2005), Nilsson et al. (2005), Dai et al. (2006), Novotný et al. (2007), Nam et al. (2008), Embaby et al. (2010), Misawa et al. (2010), Polizzi et al. (2011), Latinovic et al. (2012)
C. cuscutae	2012	New Zealand, UK, USA	Damm et al. (2012)
C. fioriniae	2012	France, New Zealand, UK, USA	Damm et al. (2012), Baroncelli et al. (2015)
C. godetiae	2012	Belgium, France, Ireland, Netherlands, Norway, Spain, UK	Damm et al. (2012), Baroncelli et al. (2015)
C. miaoliense	2020	Taiwan	Chung et al. (2020)
C. nymphaeae	2012	Australia, Bulgaria, Canada, China, Colombia, Costa Rica, Denmark, France, Iran, Israel, Italy, Kenya, Netherlands, Portugal, South Africa, Spain, Switzerland, UK, USA	Damm et al. (2012), Baroncelli et al. (2015), Bragança et al. (2016), Han et al. (2016), Karimi et al. (2017)
C. salicis	2012	New Zealand	Damm et al. (2012)
C. simmondsii	2009	Australia, Italy	Shivas and Tan (2009)
***C. boninense* complex**			
C. boninense	2017	China	Bi et al. (2017b)
***C. dematium* complex**			
C. dematium	1973	USA	Beraha and Wright (1973), Singh et al. (2003)
***C. truncatum* complex**			
C. truncatum	2017	China	Bi et al. (2017a)

Table 2. Primers for detecting *Colletotrichum* species isolated from strawberry plants using PCR-based diagnostics

Pathogen species	Type of assay	Target locus	Primers/Probes	Reference
C. gloeosporioides	Conventional PCR	ITS	CgInt/ITS4	Mills et al. (1992)
	Conventional PCR	β-Tublin 2	TBCG/TB5	Talhinhas et al. (2005)
	PCR-MTH		MAT1-2	Furuta et al. (2017)
	LAMP	5.8S RNA	CgF3/CgB2/CgFIP/CgBIP/ CgLF/CGLB	Katoh et al. (2016)
	LAMP	β-Tublin	Tu-FIP/Tu-BIP	Wu et al. (2019)
C. fructicola	Conventional PCR	Intergenic region	Cg-m_2F/Cg-m_2R	Gan et al. (2017)
	LAMP	β-Tublin	ApMat/Marker2/Marker1	Liu et al. (2021)
C. fragariae	Conventional PCR	RAPD	Fra1/Fra2	Martinez-Culebras et al. (2002, 2003)
C. acutatum	Conventional PCR	ITS	CaInt2/ITS4	Sreenivasaprasad et al. (1996)
	Conventional PCR	β-Tublin 2	TBCG/TB5	Talhinhas et al. (2005)
	Nested PCR	ITS	ITS1/ITS4, CaInt2/Its4	Pérez-Hernández et al. (2008)
	TaqMan qPCR	ITS	ACUT-F1/ACUT-R1/ACUT-PB	Garrido et al. (2009)
	TaqMan qPCR	ITS	CaITS_F701/R699/P710	Debode et al. (2009)
	LAMP	ITS	LITSG1	Zhang et al. (2016)
	PCR-MTH		MAT1-2	Furuta et al. (2017)

PCR, polymerase chain reaction; ITS, internal transcribed spacer; MTH, microtube hybridization; LAMP, loop-mediated isothermal amplification; qPCR, quantitative polymerase chain reaction.

올(Hirayama 등, 2016; Ishikawa 2003) 등의 방법으로 처리 한 후 병원균을 배양하여 진단하는 방법이다. 이런 방법은 진단하는데 5–7일이 소요되며 잎에 형성된 분생포자퇴를 육안으로 보고 정확히 *Colletotrichum* spp.를 구분하기 어려운 측면이 있다. 따라서 이런 문제를 해결하고자 최근 식물병 진단의 정확성과 신속성 향상을 위해 분자생물학적 진단기술이 개발되고 있다(McCartney 등, 2003). 딸기에 발생하는 탄저병균 *Colletotrichum* spp.의 정확한 진단을 위한 분자생물학적 기술로 특이적 primer들이 개발되었다(Table 2). *C. gloeosporioides* 진단을 위한 primer는 1992년에 Mills 등에 의해 ITS 영역의 CgInt/ITS4 primer가 최초로 보고되었으며 그 후 β-tublin 영역(Talhinhas 등, 2005; Yang 등, 2022)의 primer도 발표되었다. 최근에는 5.8S rRNA와 β-tublin 영역을 이용한 loop-mediated isothermal amplification (LAMP) (Katoh 등, 2016; Liu 등, 2021; Wu 등, 2019)와 polymerase chain reaction (PCR)-amplified probes and microtube hybridization (MTH)를 이용한 진단 방법도 선보이고 있다(Furuta 등, 2017). 또한 *C. gloeosporioides* complex 내 *C. fructicola*와 *C. fragariae*를 구분할 수 있는 특이적 primer들도 연구되고 있다(Gan 등, 2017).

반면 *C. acutatum* 특이적 primer는 1996년에 ITS 영역에서 Sreenivasaprasad 등(1996)이 최초 보고된 이후 이 primer를 이용한 잠재감염주 진단에 이용되고 있다(Parikka와 Lemmetty, 2004). 이후 β-tublin2을 이용한 conventional PCR (Talhinhas 등, 2005), TaqMan quantitative polymerase chain reaction (Debode 등, 2009; Garrido 등, 2009), LAMP (Zhang 등, 2016), PCR-MTH (Furuta 등, 2017) 등도 개발되어 탄저병 진단에 활용되고 있다.

최근 개발된 lateral flow devices로 2분 안에 딸기 조직에서 DNA를 분리하고 LAMP assay를 이용하여 딸기 탄저병을 1시간 이내 진단하는 기술도 보고되었다(Liu 등, 2021; Wu 등, 2019). 그 외, 영상이미지를 이용한 딸기 탄저병 진단은 stepwise discriminant analysis가 실내외 검정에서 우수하였고 k-Nearest Neighbor는 실외에서 잠재감염잎을 구분하는 데 효과적이라 하였다(Lu 등, 2017). 또한, gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS)와 chemometric를 이용한 탄저병균 감염 시 발생하는 대사물질(Dai 등, 2019)을 이용한 딸기 재배포장에서의 탄저병 검출 기술도 최근에 새롭게 연구되고 있는 분야이다.

딸기 탄저병의 전염원

식물병 방제에서 가장 효과적인 방제 방법 중 하나는 전염원을 제거하는 것으로 딸기 탄저병의 1차 전염원은 이병 잔재물과 잠재감염주(McInnes 등, 1992), 딸기 재배 포장 근처의 잡초,

다른 작물 등이 있다.

이병 잔재물. 건전한 딸기묘는 토양에 *C. fragariae*에 감염된 딸기 식물체가 있으면 탄저병이 발생되지만 토양에서는 이 균이 생존하지 않는다고 하였다(Horn과 Carver, 1968). 또한 *C. acutatum*은 미국 Ohio주에서 감염된 토양과 딸기 과실에서 월동하지만(Eastburn과 Gubler, 1990; Wilson 등, 1992), *C. gloeosporioides*는 이병 식물체에서 월동할 수 있다. 분생포자는 토양에서 10일 이내 개체군의 40%까지 감소하며 생존율은 온도가 낮고 건조한 조건일수록 높았지만(Feil 등, 2003; Freeman 등, 2002; Nam 등, 2004b), 딸기의 crown 조직에서는 월하(oversummer)하지 못한다고 하였다(Ureña-Padilla 등, 2001). 따라서 딸기 탄저병의 전염원으로써 이병 잔재물은 중요한 역할을 할 것으로 보인다.

잡초. 딸기 재배포장 근처의 잡초도 딸기 탄저병의 전염원이 된다. 딸기 탄저병균 *C. fructicola*는 바랭이, 털별꽃아재비, 양미역취, 개망초, 방가지똥 등의 잡초에서 발견되었으며, *C. acutatum*은 딸기 재배 포장 근처 나비나물속과 망초속 잡초에서 colonizing가 보고되었다(Hirayama 등, 2018).

타기주. 딸기 탄저병균 *C. acutatum*은 다른 작물인 토마토, 고추, 가지 잎과 같은 작물에서 3달동안 생존할 수 있으며(Freeman 등, 2001), 국내 딸기 탄저병균 *C. gloeosporioides*는 감, 대추, 사과, 고추에 병원성이 있으며(Kim 등, 2004), 일본에서는 누에콩, 완두콩, cyclamen의 잎과 사과, 아보카도의 과실에 병원성이 보고되었고, 미국에 발생하는 탄저병균은 딸기 재배 포장 근처 야생식물들에서도 발견되었다(MacKenzie 등, 2007; Xiao 등, 2004). 반면 *C. fragariae*는 딸기보다는 대추야자(silver date palm)와 cyclamen과 같은 식물에 발생하는 병원균이라 하였다(MacKenzie 등, 2008). 따라서 딸기 탄저병을 일으키는 병원균의 종(species)에 따라 딸기 외 다른 작물의 기주 범위가 달라 정확한 탄저병균 분류가 중요하다고 생각된다.

딸기 탄저병 발생에 미치는 요인

환경조건. 딸기 탄저병 발달은 환경요인에 의해 상당한 영향을 받는다(Peres 등, 2005). *C. acutatum*에 의한 딸기 탄저병은 15–30°C에서 발달할 수 있고 최적 온도는 25°C이나, 탄저병 발달에 온도의 영향은 leaf wetness와의 상호작용에 의존한다(Wilson 등, 1990). 21–33°C에서 탄저병균의 포자 발아는 4시간 혹은 이상의 leaf wetness가 요구된다(Leandro 등, 2003a). 또한 딸기 과실에 *C. acutatum* 감염의 최적 조건은 25–30°C에서 13시간의 leaf wetness가 유지될 때이다(Wilson 등, 1990). 미국의 Florida에서는 leaf wetness 시간을 24시간 계속 유지하는 것보다 중간에 건조시간을 6시간 혹은 그 이상 유지할 경우 탄저병 발생은 급감한다고 하였다(Forcelini 등, 2017). 습실 처리시간이나 습도 유지시간은 딸기 탄저병 발생과 밀접한 관련이 있는데 Delp와 Milhalland (1980)에 의하면 *C. fragariae* 경우 탄저병 발생에 미치는 습실 처리시간은 48시간 이상이며, 저항성 품종도 100% 포화습도를 72시간 이상 유지시켰을 때 감염한다고 하였다.

딸기 탄저병의 2차 전염은 비 오는 동안 빗물에 의해 발생한다(Inada와 Furuta, 2011; Mass, 1998; Ntahimpera 등, 1997, 1999). 빗물에 의한 탄저병 발생은 비의 세기와 지속시간이 관련된다(Madden과 Boudreau, 1997; Madden 등, 1996). 노지재배에서 많은 비는 과실로부터 병원균을 씻어내는 효과로 중간 정도의 비보다 탄저병 발생을 줄일 수 있지만, 빗물에 의한 탄저병 발생은 딸기묘의 재식거리가 넓을수록 감소하였다(Boudreau와 Madden, 1995). 반면, 노지재배에서는 볏짚을 피복한 포장이 미피복 포장보다 탄저병 발생은 감소하였다(Madden 등, 1993). Yang 등(1990a, 1990b, 1992)은 포자가 점액질로 둘러싸인 탄저병균은 전반거리가 멀지 않으며 *C. acutatum* 분생포자의 경우 전염원으로부터 30 cm까지 전반될 수 있다고 한다.

영양원. 식물의 병은 식물이 필요로 하는 영양원에 따라 병 발생 정도의 차이가 나타난다(Marschner, 1995). 이 가운데 질소는 병 발생과 밀접한 관련이 있어 질소 형태에 따라 발병 정도가 다양하다는 점이 Huber와 Watson (1974)에 의해 밝혀졌다. 특히 딸기에 발생하는 탄저병은 영양원인 질소와 칼륨 농도가 증가할수록 증가하는 경향을 보였다(Nam 등, 2006; Smith, 2009).

기타. 딸기 작업 시 필연적으로 발생하는 상처도 탄저병 발생과 직결되는데 딸기 육묘 과정 중 러너 절단 작업 후 상처가 난 러너를 통하여 crown 부위까지 침입하여 묘 고사를 일으키고(Kim 등, 2002b, 2002c), 과도한 하엽 제거, 정식 때 뿌리 다듬기 등에 의해 병 발생이 증가한다. 또한 제초제인 paraquat와 glyphosate는 탄저병균의 균사 생육, 포자 형성과 발아, 토양의 생존력을 촉진하며 무처리 재배포장보다 탄저병 발생이 증가한다(Kao 등, 2019). 따라서 딸기 재배 포장 근처의 잡초 방제를 위해 제초제를 처리할 경우 딸기 잔재물은 철저히 제거해야 할 것이다. 그 외, 딸기 탄저병균 *C. gloeosporioides*는 딸기 재배 토양에 존재하는 *p*-coumaruc acid와 ferulic acid의 높은 농도에서 딸기 탄저병 발생을 증가시킨다(Tian 등, 2015).

딸기 탄저병 방제

재배적 방법. 딸기 탄저병 방제에서 잠재감염주 제거, 저항성 품종 이용, 비가림 재배, 조직배양묘 이용, 이병잔재물 제거 등 재배적 방법은 가장 중요하며 근본적인 방제법이다(Freeman, 2008; Poling, 2008; Smith, 2008). 국내 딸기 육묘는 1995년까지 거의 대부분 노지에서 육묘했으나 탄저병에 감수성 품종인 여봉(Nyoho) 품종이 일본에서 도입됨에 따라 막대한 탄저병 피해를 보게 되었다(Nam 등, 1998). 따라서 탄저병 확산을 막기 위해 비가림육묘 방법이 도입되기 시작하여 현재는 95% 이상이 비가림하우스에서 육묘가 되고 있다. 국내 딸기 육묘는 비가림하우스에서 자묘는 연결포트를 이용한 점적관수로 재배하고 있어 탄저병 발생은 예전보다 많은 감소를 가져왔지만 완전 방제에는 한계가 있는 실정이다.

딸기 탄저병은 잠재감염주가 1차 전염원으로부터 발생되므로 잠재감염주를 심지 않는 것이 가장 중요한 방제 방법이다(Calleja 등, 2013; Debode 등, 2015; Rahman 등, 2015; Sjulin, 2008). 일본에서는 딸기묘를 –2°C에서 150일 이상 장기냉장처리 시 잠재감염주 발생이 감소한다고도 한다(Okayama와 Hirayama, 2013). 이는 탄저병균이 *in vitro*상에서 –2°C, 56일간 처리 시 균사가 100% 생장할 수 없기 때문이라 하였다. 반면 독일, 영국, 네덜란드, 벨기에 등에서는 딸기묘를 –2°C에서 11월말부터 1–3개월 단기 저장하거나 12월 중순부터 3–9개월 장기 저장하여 보관한다(Lieten 등, 2005). 그러나 이런 방식으로 딸기묘를 장단기 저장할 경우 탄저병 발생을 경감시킬 수 있다는 결과는 아직 국내에는 없는 상황이다. 따라서 잠재감염주 방제를 위해 육묘용 모주를 –2°C에서 5개월간 저장할 경우 탄저병 방제 효과 여부에 대한 검토가 필요한 것으로 보인다.

국내 재배되고 있는 딸기 품종의 탄저병 저항성 정도는 육보(Redpearl) 품종을 제외하고 대부분의 품종이 탄저병에 감수성을 보였다(data not shown). 특히 최근 개발된 써니베리, 두리향, 하이베리 품종 등은 설향 품종보다 탄저병에 약한 특성을 보여 이들 품종은 재배현장에서 탄저병 방제에 철저를 기해야 할 것이다. 반면 딸기연구소에서 개발된 탄저병 저항성 품종인 NS9호(Kim 등, 2017)는 새로운 품종 개발 시 교배모본으로 좋은 자원이 될 것이다.

탄저병 발생을 감소할 수 있는 방법으로 육묘기에 자묘용상토로서의 왕겨는 마사나 혼합상토보다 탄저병 이병율을 낮출 수 있었다(Park 등, 2016). 그 외, 점적호스(Daugovish 등, 2012), 친수성 부직포를 이용한 관수방법(Yonemoto 등, 2008) 등도 탄저병 발생을 줄일 수 있다고 한다.

물리적 방법. 딸기 탄저병에 잠재감염된 묘를 열처리로 방제하는 방법도 연구가 진행되고 있다. John 등(2006)은 딸기 탄저병균 *C. acutatum*에 감염된 자묘를 35°C, 7분 처리 후 50°C에서 3분 온탕처리시 탄저병 발생을 감소시킬 수 있다고 하였다. 또한 딸기 탄저병에 감염된 딸기묘를 49°C 물에 5분간 처리해도 75% 정도 높은 탄저병 방제효과가 보고되었지만 식물체 활력을 저하시킬 수 있어(Freeman 등, 1997b) 광범위하게 사용되지 않고 있다.

생물적 방법. 길항미생물을 이용한 딸기 탄저병 방제방법은 중복기생균인 *Trichoderma harzianum* (Freeman 등, 2004), 유도저항성을 형성하는 비병원성 *C. fragariae* M23 (Chalfoun 등, 2011), 딸기 근관부에서 분리한 *Talaromyces flavus* SAY-Y-94-01 (Ishikawa, 2013), 딸기 잎에서 분리한 *Bacillus velezensis* NSB-1 (Nam 등, 2014a) 등이 개발되었다. 이 중 *Bacillus velezensis* NSB-1는 국내에서 새시대, 딸기탄탄으로, *Talaromyces flavus* SAY-Y-94-01는 일본에서 biotrust WP로 상용화되어 딸기 재배포장에서 사용되고 있다. 최근에는 미국 California 지역에 발생하는 quinone-outside inhibitor (QoI)계 살균제에 저항성을 보이는 *C. acutatum*균에 대해 pimaricin으로 알려진 *Streptomyces* spp.에서 추출한 natamycin은 딸기묘 정식 전 약제에 침지시 방제효과가 보고되었다(Haack 등, 2018). Natamycin은 미국에서 버섯재배상에 발생하는 *Verticillium fungicola* var. *fungicola*에 의한 bubble병과 stone fruit과 citrus의 수확 후 관리를 위해 biopesticide로 등록된 약제이다.

Thyme과 cinnamon bark오일은 딸기 탄저병균에 대해 *in vitro*와 *in vivo*에서 효과적인 억제효과를 보유하여 방제제로의 가능성이 보고되었다(Duduk 등, 2015). 또한 꿀풀과 식물인 lemon balm과 oregano추출물에서 각각 rosmarinic acid와 luteolin 성분 및 apigenin과 protocatechuic acid 성분이 딸기 탄저병 억제효과가 있음이 보고되었다(Ahmad와 Matsubara, 2020).

그 외, 식물의 생장과 발달에 필수적인 brassinosteroid도 딸기 식물체의 면역 활성화에 영향을 미쳐 새로운 방제 전략으로 사용될 수 있다(Furio 등, 2019).

화학적 방법. 딸기 탄저병 방제를 위한 살균제는 chloronitrile, imidazole, methoxy-acrylates, triazole그룹에 속하는 약제들이 육묘기와 수확기로 구분하여 27여종이 국내에 등록되어 있다(Table 3). 딸기 탄저병 방제를 위해 주로 사용되고 있는 살균제는 azoxystrobin (Kim 등, 2002a; MacKenzie 등, 2009), pyraclotrobin (MacKenzie 등, 2009), iminoctadine (Nam 등,

Table 3. Fungicides list registered in Korea for control anthracnose of strawberry plants

Target site and code[a]	Chemical group	Common name	Spray timing[b]
C2+C3	Pyridine-carboxamides+methoxy-carbamates	Boscalid+pyraclostrobin	N
C2+C3	Pyrazole-4-carboxamides+methoxy- carbamates	Fluxapyroxad+pyraclostrobin	N
C2+G1	Pyridinyl-ethyl-benzamides+oximino-acetates	Fluopyram+trifloxystrobin	H
C3	Methoxy-acrylates	Azoxystrobin	H
C3	Methoxy-acrylates	Picoxystrobin	N
C3	Methoxy-carbamates	Pyraclostrobin	N, H
C3	Oximino-acetates	Trifloxystrobin	H
C3+G1	Methoxy-acrylates+triazoles	Azoxystrobin+tebuconazole	N
C3+G1	Methoxy-carbamates+triazoles	Pyraclostrobin+tebuconazole	N
E3+C3	Dicarboximides+oximino-acetates	Iprodione+trifloxystrobin	N
E3+G1	Dicarboximides+imidazoles	Iprodione+prochloraz manganease	N
G1	Imidazoles	Prochloraz manganease	N, H
G1	Triazoles	Difenoconazole	N, H
G1+C3	Triazoles+oximino-acetates	Flusilazole+kresoxim-methyl	N
G1+C3	Triazoles+oximino-acetates	Fluquinconazole+trifloxystrobin	N
G1+C3	Triazoles+methoxy-carbamates	Mefentrifluconazole+pyraclostrobin	N
G1+C5	Triazoles+2,6-dinitro-anilines	Difenoconazole+fluazinam	N
G1+G1	Triazoles+triazoles	Prochloraz manganease+tebuconazole	N, H
G1+G1	Triazoles+imidazoles	Fluquinconazole+prochloraz manganease	N
G3+G1	Hydroxyanilides+imidazoles	Fenhexamid+prochloraz manganease	N
M4	Phthalimides	Captan	N
M5	Chloronitriles	Chlorothalonil	N
M7	Bis-guqnidines	Iminoctadine tris (albesilate)	N
M5+G1	Chloronitriles+triazoles	Chlorothalonil+difenoconazole	N
M5+C3	Chloronitriles+methoxy-acrylates	Chlorothalonil+pyraclostrobin	H
M7+C3	Bis-guqnidines+benzyl-carbamates	Iminoctadine tris (albesilate)+pyribencarb	N
M9+C3	Quinones+methoxy-carbamates	Dithianon+pyraclostrobin	N

[a]FRAC, Fungicide Resistance Action Committee.
[b]N, nursery; H, harvesting.

2011), thiophanate-methyl (MacKenzie 등, 2009), metconazole (Nam 등, 2011), prochloraz (Freeman 등, 1997b; Nam 등, 2011), benzimidazolecarbamic acid (Akhter 등, 2009) 등이 보고되었다. 미국 Florida에서는 일반적으로 딸기 탄저병을 예방적으로 방제하기 위해 captan을 주로 살포하며, 일단 병원균이 감염되면 QoI 살균제를 다작용점 저해 살균제와 함께 처리하여 방제하고 있다(Mertely 등, 2012). 국내 딸기 탄저병 방제용으로 등록된 chlorothalonil는 미국의 딸기 탄저병 방제에는 효과가 미미하다고 하였다(Daugovish 등, 2009; Haack 등, 2018). 최근에는 succinate-dehydrogenase-inhibitor 살균제인 fluopyram, isofetamid, penthiopyrad, fluxapyroxad, benzovindiflupyr의 딸기 탄저병균 *C. gloeosporioides*와 *C. acutaum*에 대한 방제효과를 조사한 결과 benzovindiflupyr가 가장 효과적이었고(Ishii 등, 2022), fluazinam도 효과적이었다(Oliveira

등, 2020; Rebello 등, 2022).

딸기 탄저병 방제를 위해 엽면 살포 외 딸기묘를 정식 전 azoxystrobin (Daugovish 등, 2009; Kim 등, 2002a; Nam 등, 2014b), carbendazim, bitertanole, thiabendazole (Paredes와 Muñoz, 2002), prochloraz-Mn (Nam 등, 2014b) 침지 시 효과적으로 잠재감염주를 방제할 수 있다고 하였다. 특히, 미국 California에서는 정식 전 딸기묘를 azoxystrobin과 fludioxonil-cyprodinil에 침지처리하는 방법이 광범위하게 사용되고 있다(Daugovish 등, 2009; Haack 등, 2018). Prochloraz 경우 침지 시간을 1시간 이상 처리할 경우 생육을 억제하는 경향이 있어 주의해야 한다. 또한 일본에서는 탄저병균 감염배양토에 diethofencarb·thiophanate-methyl을 관주처리 시 방제효과가 있었다(Okayama와 Hirayama, 2011).

딸기 탄저병 방제로 미국에서 광범위하게 사용되었던 benomyl과 captan에 대한 약제 저항성균 출현과 그로 인한 약효 저하 현상이 보고되었다(Freeman 등, 1997b; Inada 등, 2009; Kim 등, 2007; Nam 등, 2011; Okayama 등, 2007). 2013년 미국 Florida의 딸기에서 분리한 *C. acutatum*은 QoI계 살균제에 대해 저항성이 보고되었으며(Forcelini 등, 2016, 2018a, 2018b), *cytb*의 G143A와 F129L 변이가 높거나 중도저항성수준에 관여한다는 것이 밝혀졌다. 또한 2008년 일본의 딸기에 발생하는 *C. gloeosporiodies*균이 azoxystrobin에 저항성을 보인다고 하였다(Inada 등, 2008). 중국에 발생하는 딸기 탄저병균 *C. siamense*는 prochloraz에 더 감수성을 보이지만 *C. fracticola*는 defenoconazole과 tebuconazole에 더 감수성을 보인다고 하였다(Zhang 등, 2020). Carbendazim의 경우에도 중국에서는 *C. fructicola*와 *C. siamense*에 대해 저항성을 보여 사용을 자제해야 한다고 하였다(Zhong 등, 2021).

딸기 탄저병균에 대한 살균제 저항성 검정 방법으론 희석평판법(Inada 등, 2010), 선택 배지 이용(Okayama 등, 2007), microtiter assay를 이용한 방법(Smith 등, 2013), 딸기 잎을 살균제 처리 후 탄저병균 포자현탁액을 접종하여 병반 길이를 측정하는 생물검정법(Higuchi와 Omatsu, 2014)과 LAMP를 이용한 QoI저항성 탄저병균을 검출하는 기술(Wu 등, 2019) 등이 새롭게 개발되어 적용되고 있다.

딸기 육묘기 탄저병방제를 위한 방제력은 국내 등록된 살균제를 4월 초중순, 5월 상순, 6월 중하순, 7–8월 상중순 처리 시 효과적으로 방제할 수 있었다(Nam 등, 2011, 2015). 그러나 이런 방제력은 환경조건에 따라 기대하지 않는 시기에 발생할 수 있다. 그래서 살균제 처리 시기가 효과 면에서 상당히 중요한 부분을 차지하고 있다. 살균제의 작용 기작 계통에 따라 예방적, 치료적 방제효과에 차이가 있으며 pyraclostrobin은 다른 strobilurin계 살균제와 다르게 탄저병균 감염 전과 후 모두 탄저병 방제효과가 보고되었다(Turechek 등, 2006).

최근에는 leaf wetness와 온도를 이용한 탄저병 예측방제시스템도 개발되어 딸기재배 포장에서 사용되고 있다(Cordova 등, 2017; MacKenzie와 Peres, 2012; Peres 등, 2010; Zhang 등, 2019). 이 시스템은 온도와 leaf wetness조건으로 탄저병 발생 모델(Wilson 등, 1990)의 threshold를 설정하여 방제하는 Strawberry Advisory System (Pavan 등, 2011)을 개발하였으나 식물체, 품종 간 저항성 정도, 초기 감염원농도는 고려되지 않아 이에 대한 연구가 필요하다.

살균제외 미산성수는 탄저병 방제를 위해 두상 관수할 경우 효과적인데 염소 농도는 10 ppm으로 10일 간격처리하고 살균제와 혼용도 가능하다고 한다(Hirayama 등, 2016).

요 약

Colletotrichum spp.에 의해 발생하는 딸기 탄저병은 전 세계적으로 문제가 되는 중요한 병해이다. 우리나라 딸기 탄저병은 1990년에 최초 보고된 이후 현재까지 재배되고 있는 대부분 딸기 품종에 발생하여 피해를 주고 있다. 현재 딸기 탄저병을 효과적으로 방제하기 위한 많은 노력과 연구들이 진행되고 있지만 지속적으로 발병되고 있어 탄저병 방제를 위한 종합적 검토가 필요한 실정이다. 본 리뷰에서는 현재까지 연구된 논문들을 기초로 탄저병에 관여하는 병원균, 잠재감염주 중요성과 진단기술, 탄저병 발생에 미치는 환경요인 및 방제 방법 등 다양한 딸기 탄저병 관리방법을 소개하였다. 본 리뷰를 통해 딸기 탄저병을 더 이해하고 최신 방제와 관련된 연구들을 살펴봄으로써 딸기 재배농가들과 연구자들이 종합한 탄저병 방제를 위해 종합적이고 효과적인 접근에 도움이 되길 기대한다.

Conflicts of Interest

No potential conflict of interest relevant to this article was reported.

References

Ahmad, H. and Matsubara, Y.-I. 2020. Suppression of anthracnose in strawberry using water extracts of *Lamiaceae* herbs and identification of antifungal metabolites. *Hortic. J.* 89: 359-366.

Akhter, M. S., Alam, S., Islam, M. S. and Lee, M. W. 2009. Identification of the fungal pathogen that causes strawberry anthracnose in Bangladesh and evaluation of *in vitro* fungicide activity. *Mycobi-*

ology 37: 77-81.

Baroncelli, R., Zapparata, A., Sarrocco, S., Sukno, S. A., Lane, C. R., Thon, M. R. et al. 2015. Molecular diversity of anthracnose pathogen populations associated with UK strawberry production suggests multiple introductions of three different *Colletotrichum* species. *PLoS ONE* 10: e0129140.

Beraha, L. and Wright, W. R. 1973. A new anthracnose of strawberry caused by *Colletotrichum dematium*. *Plant Dis. Rep.* 57: 445-448.

Bi, Y., Guo, W.., Zhang, G. J., Liu, S. C. and Chen, Y. 2017a. First report of *Colletotrichum truncatum* causing anthracnose of strawberry in China. *Plant Dis.* 101: 832.

Bi, Y., Guo, W., Zhang, G. J., Liu, S. C. and Yang, B. D. 2017b. First report of *Colletotrichum boninense* causing anthracnose of strawberry in China. *Plant Dis.* 101: 250.

Bobev, S. G., Zveibil, A. and Freeman, S. 2002. First report of *Colletotrichum acutatum* on strawberry in Bulgaria. *Plant Dis.* 86: 1178.

Boudreau, M. A. and Madden, L. V. 1995. Effects of strawberry density on dispersal of *Colletotrichum acutatum* by simulated rain. *Phytopathology* 85: 934-941.

Bragança, C. A. D., Damm, U., Baroncelli, R., Massola Júnior, N. S. and Crous, P. W. 2016. Species of the *Colletotrichum acutatum* complex associated with anthracnose disease of fruit in Brazil. *Fungal Biol*. 120: 547-561.

Brooks, A. N. 1931. Anthracnose of strawberry caused by *Colletotrichum fragariae*, n. sp. *Phytophthology* 21: 739-744.

Cai, L., Hyde, K. D., Taylor, P. W. J., Weir, B. S., Waller, J. M., Abang, M. M. et al. 2009. A polyphasic approach for studying *Colletotrichum*. *Fungal Divers.* 39: 183-204.

Calleja, E. J., Ilbery, B., Spence, N. J. and Mills, P. R. 2013. The effectiveness of phytosanitary controls in preventing the entry of *Colletotrichum acutatum* in the UK strawberry sector. *Plant Pathol.* 62: 266-278.

Cannon, P. F., Buddie, A. G. and Bridge, P. D. 2008. The typification of *Colletotrichum gloeosporioides*. *Mycotaxon* 104: 189-204.

Chalfoun, N. R., Castagnaro, A. P. and Díaz Ricci, J. C. 2011. Induced resistance activated by a culture filtrate derived from an avirulent pathogen as a mechanism of biological control of anthracnose in strawberry. *Biol. Control* 58: 319-329.

Chen, X. Y., Dai, D. J., Zhao, S. F., Shen, Y., Wang, H. D. and Zhang, C. Q. 2020. Genetic diversity of *Colletotrichum* spp. causing strawberry anthracnose in Zhejiang, China. *Plant Dis.* 104: 1351-1357.

Chikuo, Y. 1994. Transmission of strawberry anthracnose caused by *Colletortrichum acutatum*. *Proc. Assoc. Plant Prot. Kyushu* 40: 47-50. (In Japanese)

Chung, P.-C., Wu, H.-Y., Wang, Y.-W., Ariyawansa, H. A., Hu, H.-P., Hung, T.-H. et al. 2020. Diversity and pathogenicity of *Colletotrichum* species causing strawberry anthracnose in Taiwan and description of a new species, *Colletotrichum miaoliense* sp. nov. *Sci. Rep.* 10: 14664.

Cordova, L. G., Madden, L. V., Amiri, A., Schnabel, G. and Peres, N. A. 2017. Meta-analysis of a web-based disease forecast system for control of anthracnose and botrytis fruit rots of strawberry in southeastern United States. *Plant Dis*. 101: 1910-1917.

Dai, F. M., Ren, X. J. and Lu, J. P. 2006. First report of anthracnose fruit rot of strawberry caused by *Colletotrichum acutatum* in China. *Plant Dis.* 90: 1460.

Dai, T. Chang, X., Hu, Z., Liang, L., Sun, M., Liu, P. et al. 2019. Untargeted metabolomics based on GC-MS and chemometrics: a new tool for the early diagnosis of strawberry anthracnose caused by *Colletotrichum theobromicola*. *Plant Dis*. 103: 2541-2547.

Damm, U., Cannon, P. F., Woudenberg, J. H. C. and Crous, P. W. 2012. The *Colletotrichum acutaum* species complex. *Stud. Mycol.* 73: 37-113.

Daugovish, O., Bolda, M., Kaur, S., Mochizuki, M., Marcum, D. and Epstein, L. 2012. Drip irrigation in California strawberry nurseries to reduce the incidence of *Colletotrichum cutatum* in fruit production. *HortScience* 47: 368-373.

Daugovish, O., Su, H. and Gubler, W. D. 2009. Preplant fungicide dips of strawberry transplants to control anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* in California. *HortTechnology* 19: 317-323.

De los Santos, B., de Paredes, G. and Muñoz, F. R. 1999. Occurrence of *Colletotrichum acutatum*, causal organism of strawberry anthracnose in southwestern Spain. *Plant Dis.* 83: 301.

Debode, J., Van Hemelrijck, W., Baeyen, S., Creemers, P., Heungens, K. and Maes, M. 2009. Quantitative detection and monitoring of *Colletotrichum acutatum* in strawberry leaves using real-time PCR. *Plant Pathol.* 58: 504-514.

Debode, J., Van Hemelrijck, W., Xu, X.-M., Maes, M., Creemers, P. and Heungens, K. 2015. Latent entry and spread of *Colletotrichum acutatum* (species complex) in strawberry fields. *Plant Pathol.* 64: 385-395.

Delp, B. R. and Milhalland, R. D. 1980. Evaluating strawberry plants for resistance to *Colletotrichum fragariae*. *Plant Dis.* 64: 1071-1073.

Duduk, N., Markovic, T., Vasic, M., Duduk, B., Vico, I. and Obradovic, A. 2015. Antifungal activity of three essential oils against *Colletotrichum acutatum*, the causal agent of strawberry anthracnose. *J. Essent. Oil Bear. Plants* 18: 529-537.

Eastburn, D. M. and Gubler, W. D. 1990. Strawberry anthracnose: detection and survival of *Colletotrichum acutatum* in soil. *Plant Dis.* 74: 161-163.

Embaby, E. M., Ragab, M. E., Doug Doug, K. A. A., Ahmed, R., Zveibil, A., Maymon, M. et al. 2010. First report of *Colletotrichum acutatum* and *C. gloeosporioides* causing anthracnose diseases on strawberry in Egypt. *Plant Pathol*. 59: 808.

Feil, W. S., Butler, E. E., Duniway, J. M. and Gubler, W. D. 2003. The effects of moisture and temperature on the survival of *Colletotrichum acutatum* on strawberry residue in soil. *Can. J. Plant Pathol.* 25: 362-370.

Forcelini, B. B., Gonçalves, F. P. and Peres, N. A. 2017. Effect of inoculum concentration and interrupted wetness duration on the development of anthracnose fruit rot of strawberry. *Plant Dis*. 101: 372-377.

Forcelini, B. B., Lee, S., Oliveira, M. S. and Peres, N. A. 2018b. Devel-

opment of high-throughput SNP genotyping assays for rapid detection of strawberry *Colletotrichum* species and the G143A mutation. *Phytopathology* 108: 1501-1508.

Forcelini, B. B., Rebello, C. S., Wang, N.-Y. and Peres, N. A. 2018a. Fitness, competitive ability, and mutation stability of isolates of *Colletotrichum acutatum* from strawberry resistance to QoI fungicides. *Phytopathology* 108: 462-468.

Forcelini, B. B., Seijo, T. E., Amiri, A. and Peres. N. A. 2016. Resistance in strawberry isolates of *Colletotrichum acutatum* from Florida to quinone-outside inhibitor fungicides. *Plant Dis*. 100: 2050-2056.

Freeman, S. 2008. Management, survival strategies, and host range of *Colletotrichum acutatum* on strawberry. *HortScience* 43: 66-68.

Freeman, S., Horowitz, S. and Sharon, A. 2001. Pathogenic and nonpathogenic lifestyles in *Colletotrichum acutatum* from strawberry and other plants. *Phytopathology* 91: 986-992.

Freeman, S. and Katan, T. 1997a. Identification of *Colletotrichum* species responsible for anthracnose and root necrosis of strawberry in Israel. *Phytopathology* 87: 516-521.

Freeman, S. Minz, D., Kolesnik, I., Barbul, O., Zveibil, A., Maymon, M. et al. 2004. *Trichoderma* biocontrol of *Colletotrichum acutatum* and *Botrytis cinerea* and survival in strawberry. *Eur. J. Plant Pathol.* 110: 361-370.

Freeman, S., Nizani, Y., Datan, S., Even, S. and Sando, T. 1997b. Control of *Colletotrichum acutatum* in strawberry under laboratory, greenhouse, and field conditions. *Plant Dis.* 81: 749-752.

Freeman, S., Shalev, Z. and Katan, J. 2002. Survival in soil of *Colletotrichum acutatum* and *C. gloeosporioides* pathogenic on strawberry. *Plant Dis.* 86: 965-970.

Furio, R. N., Albornoz, P. L., Coll, Y., Martínez Zamora, G. M., Salazar, S. M., Martos, G. G. et al. 2019. Effect of natural and synthetic Brassinosteroids on strawberry immune response against *Colletotrichum acutatum*. *Eur. J. Plant Pathol.* 153: 167-181.

Furuta, K., Nagashima, S., Inukai, T. and Masuta, C. 2017. Construction of a system for the strawberry nursery production towards elimination of latent infection of anthracnose fungi by a combination of PCR and microtube hybridization. *Plant Pathol. J.* 33: 80-86.

Gan, P., Nakata, N., Suzuki, T. and Shirasu, K. 2017. Markers to differentiate species of anthracnose fungi identify *Colletotrichum fructicola* as the predominant virulent species in strawberry plants in Chiba prefecture of Japan. *J. Gen. Plant Pathol.* 83: 14-22.

Garrido, C., Carbú, M., Fernández-Acero, F. J., Boonham, N., Colyer, A., Cantoral, J. M. et al. 2009. Development of protocols for detection of *Colletotrichum acutatum* and monitoring of strawberry anthracnose using real-time PCR. *Plant Pathol.* 58: 43-51.

Gupta, D. R., Kabir, M. K., Hassan, O., Sabir, A. A., Mahmud, N. U., Surovy, M. Z. et al. 2019. First report of anthracnose crown rot of strawberry caused by *Colletotrichum siamense* in Rajshahi district of Bangladesh. *Plant Dis.* 103: 580.

Haack, S. E., Ivors, K. L., Holmes, G. J., Förster, H. and Adaskaveg, J. E. 2018. Natamycin, a new biofungicide for managing crown rot of strawberry caused by QoI-resistant *Colletotrichum acutatum*. *Plant Dis.* 102: 1687-1695.

Han, Y. C., Zeng, X. G., Xiang, F. Y., Ren, L., Chen, F. Y. and Gu, Y. C. 2016. Distribution and characteristics of *Colletotrichum* spp. associated with anthracnose of strawberry in Hubei, China. *Plant Dis.* 100: 996-1006.

He, L., Li, X., Gao, Y., Li, B., Mu, W. and Liu, F. 2019. Characterization and fungicide sensitivity of *Colletotrichum* spp. from different hosts in Shandong, China. *Plant Dis.* 103: 34-43.

Higuchi, K. and Omatsu, N. 2014. A bioassay to test the sensitivity to several to fungicides for the causal agent of strawberry anthracnose by suing detached leaves. *Kyushu Plant Prot. Res.* 60: 20-23. (In Japanese)

Hirayama, Y., Asano, S., Okayama, K., Ohki, S. T. and Tojo, M. 2018. Weeds as the potential inoculum source of *Colletotrichum fructicola* responsible for strawberry anthracnose in Nara, Japan. *J. Gen. Plant Pathol.* 84: 12-19.

Hirayama, Y., Asano, S., Watanabe, K., Sakamoto, Y., Ozaki, M., Okayama, K. et al. 2016. Control of *Colletotrichum fructicola* on strawberry with a foliar spray of neutral electrolyzed water through an overhead irrigation system. *J. Gen. Plant Pathol.* 82: 186-189.

Horn, N. L. and Carver, R. G. 1968. Overwintering of *Colletotrichum fragariae* in strawberry crowns. *Phytopathology* 58: 540-541.

Howard, C. M. and Albregts, E. E. 1983. Black leaf spot phase of strawberry anthracnose caused by *Colletotrichum gloeosporioides* (=*C. fragariae*). *Plant Dis.* 67: 1144-1146.

Huber, D. M. and Watson, R. D. 1974. Nitrogen form and plant disease. *Annu. Rev. Phytopathol.* 12: 139-165.

Inada, M. and Furuta, A. 2011. Dispersal of strawberry anthracnose in symptomless plants infected with *Glomerella cingulata* by rainfall and irrigation. *Kyushu Plant Prot. Res.* 57: 45-50. (In Japanese)

Inada, M., Ishii, H., Chung, W. H., Yamada, T., Yamaguchi, J. and Furuta, A. 2008. Occurrence of strobilurin resistant strains of *Colletotrichum gloeosporioides* (*Glomerella cingulata*), the causal fungus of strawberry anthracnose. *Jpn. J. Phytopathol.* 74: 114-117. (In Japanese)

Inada, M., Yamaguchi, J. and Furuta, A. 2005. Return of strawberry anthracnose in symptomless mother plants infected with *Glomerella cingulata* and transmission to daughter plants. *Kyushu Plant Proc. Res.* 51: 11-14. (In Japanese)

Inada, M., Yamaguchi, J. and Furuta, A. 2009. Occurrence of benzimidazole and diethofencarb-resistant strains of *Glomerella cingulata*, the causal fungus of strawberry anthracnose in Saga prefecture and the effects of several fungicides. *Kyushu Plant Prot. Res.* 55: 31-36. (In Japanese)

Inada, M., Yamaguchi, J. and Furuta, A. 2010. An agar dilution method to test the sensitivity of *Glomerella cingulata*, causal fungus of strawberry anthracnose, to azoxystrobin. *Jpn. J. Phytopathol.* 76: 1-6. (In Japanese)

Ishii, H., Watanabe, H., Yamaoka, Y. and Schnabel, G. 2022. Sensitivity to fungicides in isolates of *Colletotrichum gloeosporioides* and *C. acutatum* species complexes and efficacy against anthracnose diseases. *Pestic. Biochem. Physiol.* 182: 105049.

Ishikawa, S. 2003. Method to diagnose latent infection by *Glomerella cingulata* in strawberry plants using ethanol. *J. Gen. Plant Pathol.* 69: 372-377.

Ishikawa, S. 2013. Integrated disease management of strawberry anthracnose and development of a new biopesticide. *J. Gen. Plant Pathol*. 79: 441-443.

Jayawardena, R. S., Huang, J. K., Jin, B. C., Yan, J. Y., Li, X. H., Hyde, K. D. et al. 2016. An account of *Colletotrichum* species associated with strawberry anthracnose in China based on morphology and molecular data. *Mycosphere* 7: 1147-1163.

Ji, Y., Li, X., Gao, Q.-H., Geng, C. and Duan, K. 2022. *Colletotrichum* species pathogenic to strawberry: discovery history, global diversity, prevalence in China, and the host range of top two species. *Phytopathol Res*. 4: 42.

John, A. W., Simpson, D. W. and Berrie, A. 2006. Hot water treatment to eliminate *Colletortrichum acutatum* from strawberry runner cuttings. *Acta Hortic*. 708: 255-258.

Karimi, K., Ahari, A. B., Arzanlou, M., Amini, J., Pertot, I. and Rota-Stabelli, O. 2017. Application of the consolidated species concept to identify the causal agent of strawberry anthracnose in Iran and initial molecular dating of the *Colletotrichum acutatum* species complex. *Eur. J. Plant Pathol.* 147: 375-387.

Kao, H.-Y., Chung, K.-R. and Huang, J.-W. 2019. Paraquat and glyphosate increase severity of strawberry anthracnose caused by *Colletotrichum gloeosporioides. J. Gen. Plant Pathol.* 85: 23-32.

Katoh, H., Fukuda, T., Nishigawa, H. and Natsuaki, T. 2016. Rapid detection of *Colletotrichum gloeosporioides* in infected strawberry plants using loop-mediated isothermal amplification. *J. Gen. Plant Pathol.* 82: 190-198.

Kim, H. G. and Nam, M. H. 1999. Anthracnose of strawberry in Korea. *Plant Dis. Agric.* 5: 8-13. (In Korean)

Kim, H. S., Nam, M. H., Ham, I, K., Jang, W. S., Kim, T. I. and Lee, H. C. 2017. Breeding for resistance to anthracnose in strawberry NS-9. *Hortic. Sci. Techonol.* 35(Suppl 1): 105.

Kim, S.-H., Choi, S.-Y., Lim, Y.-S., Yoon, J.-T. and Choi, B.-S. 2002a. Effect of chemical treatment on the control of strawberry anthracnose by *Colletotrichum* sp. *Res. Plant Dis.* 8: 50-54. (In Korean)

Kim, S.-H., Choi, S.-Y., Lim, Y.-S., Yoon, J.-T. and Choi, B.-S. 2002b. Seasonal occurrence and infection site of strawberry anthracnose. *Res. Plant Dis.* 8: 45-49. (In Korean)

Kim, S.-H., Kim, D.-G., Choi, S.-G., Yoon, J.-T. and Lee, J.-T. 2002c. Primary inoculum of strawberry anthracnose in nursing field. *Res. Plant Dis*. 8: 228-233. (In Korean)

Kim, S.-H., Yoon, J.-T. and Lee, J.-T. 2004. Pathogenicity of *Colletotrichum gloeosporioides* from other hosts on strawberry. *Res. Plant Dis*. 10: 130-134. (In Korean)

Kim, W. G., Cho, W. D. and Lee, Y. H. 1992. Anthracnose of strawberry caused by *Colletotrichum gloeosporioides* Penz. *Korean J. Plant Pathol.* 8: 213-215.

Kim, Y.-S., Min, J. Y., Kang, B. K., Bach, N. V., Choi, W. B., Park, E. W. et al. 2007. Analyses of the less benzimidazole-sensitivity of the isolates of *Colletotrichum* spp. causing the anthracnose in pepper and strawberry. *Plant Pathol. J.* 23: 187-192.

King, W. T., Madden, L. V., Ellis, M. A. and Wilson, L. L. 1997. Effects of temperature on sporulation and latent period of *Colletotrichum* spp. infecting strawberry fruit. *Plant Dis*. 81: 77-84.

Latinovic, J., Latinovic, N., Tiodorovic, J. and Odalovic, A. 2012. First report of anthracnose fruit rot of strawberry caused by *Colletotrichum acutatum* in Montenegro. *Plant Dis.* 96: 1066.

Leandro, L. F. S., Gleason, M. L., Nutter, F. W. Jr., Wegulo, S. N. and Dixon, P. M. 2001. Germination and sporulation of *Colletotrichum acutatum* on symptomless strawberry leaves. *Phytopathology* 91: 659-664.

Leandro, L. F. S., Gleason, M. L., Nutter, F. W. Jr., Wegulo, S. N. and Dixon, P. M. 2003a. Influence of temperature and wetness duration on conidia and appressoria of *Colletotrichum acutatum* on symptomless strawberry leaves. *Phytopathology* 93: 513-520.

Leandro, L. F. S., Gleason, M. L., Nutter, F. W. Jr., Wegulo, S. N. and Dixon, P. M. 2003b. Strawberry plant extracts stimulate secondary conidiation by *Colletotrichum acutatum* on symptomless leaves. *Phytopathology* 93: 1285-1291.

Lieten, P., Evenhuis, B. and Baruzzi, G. 2005. Cold storage of strawberry plants. *Int. J. Fruit Sci.* 5: 75-82.

Liu, F., Wang, M., Damm, U., Crous, P. W. and Cai, L. 2016. Species boundaries in plant pathogenic fungi: a *Colletotrichum* case study. *BMC Evol Biol.* 16: 81.

Liu, Y., Ji, Y., Han, Y., Song, L., Zhang, L., Ning, Z. et al. 2021. Loop-mediated isothermal amplification and PCR combined assay to detect and distinguish latent *Colletotrichum* spp. infection on strawberry. *J. Plant Pathol.* 103: 887-899.

Lu, J., Ehsani, R., Shi, Y., Abdulridha, J., de Casro, A. I. and Xu, Y. 2017. Field detection of anthracnose crown rot in strawberry using spectroscopy technology. *Comput. Electron. Agric*. 135: 289-299.

MacKenzie, S. J., Mertely, J. C. and Peres, N. A. 2009. Curative and protectant activity of fungicides for control of crown rot of strawberry caused by *Colletotrichum gloeosporioides. Plant Dis.* 93: 815-820.

MacKenzie, S. J., Mertely, J. C., Seijo, T. E. and Peres, N. A. 2008. *Colletotrichum fragariae* is a pathogen on hosts other than strawberry. *Plant Dis.* 92: 1432-1438.

MacKenzie, S. J. and Peres, N. A. 2012. Use of leaf wetness and temperature to time fungicide applications to control anthracnose fruit rot of strawberry in Florida. *Plant Dis.* 96: 522-528.

MacKenzie, S. J., Seijo, T. E., Legard, D. E., Timmer, L. W. and Peres, N. A. 2007. Selection for pathogenicity to strawberry in populations of *Colletotrichum gloeosporioides* from native plants. *Phytopathology* 97: 1130-1140.

Madden, L. V. and Boudreau, M. A. 1997. Effect of strawberry density on the spread of anthracnose caused by *Colletotrichum*

acutatum. *Phytopathology* 87: 828-838.

Madden, L. V., Wilson, L. L. and Ellis, M. A. 1993. Field spread of anthracnose fruit rot of strawberry in relation to ground cover and ambient weather conditions. *Plant Dis.* 77: 861-866.

Madden, L. V., Yang, X. and Wilson, L. L. 1996. Effects of rain intensity on splash dispersal of *Colletotrichum acutatum*. *Phytopathology* 86: 864-874.

Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd ed. Academic Press, London, UK. 889 pp.

Martinez-Culebras, P. V., Barrio, E., Suarez-Fernandez, M. B., Garcia-Lopez, M. D. and Querol, A. 2002. RAPD analysis of *Colletotrichum* species isolated from strawberry and the design of specific primers for the identification of *C. fragariae*. *J. Phytopathol.* 150: 680-686.

Martinez-Culebras, P. V., Querol, A., Suarez-Fernandez, M. B., Garcia-Lopez, M. D. and Barrio, E. 2003. Phylogenetic relationships among *Colletotrichum* pathogens of strawberry and design of PCR primers for their identification. *J. Phytopathol.* 151: 135-143.

Mass, J. L. 1998. Compendium of Strawberry Diseases. 2nd ed. APS Press, St. Paul, MN, USA. 98 pp.

McCartney, H. A., Foster, S. J, Fraaije, B. A. and Ward, E. 2003. Molecular diagnostics for fungal plant pathogens. *Pest Manag. Sci.* 59: 129-142.

McInnes, T. B., Black, L. L. and Gatti, J. M. Jr. 1992. Disease-free plants for management of strawberry anthracnose crown rot. *Plant Dis.* 76: 260-264.

Mertely, J. C., Forcelini, B. B. and Peres, N. A. 2012. Anthracnose Fruit Rot of Strawberry. Publ. No. PP-207. University of Florida, IFAS, EDIS, Gainesville, FL, USA. 4 pp.

Mertely, J. C. and Legard, D. E. 2004. Detection, isolation, and pathogenicity of *Colletotrichum* spp. from strawberry petioles. *Plant Dis*. 88: 407-412.

Mills, P. R., Sreenivasaprasad, S. and Brown, A. E. 1992. Detection and differentiation of *Colletotrichum gloeosporioides* isolates using PCR. *FEMS Microbiol. Lett*. 98: 137-143.

Misawa, T., Kayamori, M. and Horita, H. 2010. Anthracnose crown rot of strawberry caused by *Colletotrichum acutatum* Simmonds ex Simmonds. *Jpn. J. Phytopathol.* 76: 92-96. (In Japanese)

Mónaco, M. E., Salazar, S. M., Aprea, A., Diaz Ricci, J. C., Zembo, J. C. and Castagnaro, A. 2000. First report of *Colletotrichum gloeosporioides* on strawberry in northwestern Argentina. *Plant Dis.* 84: 595.

Nam, M. H., Jeong, S. K., Lee, Y. S., Choi, J. M. and Kim, H. G. 2006. Effects of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium nutrition on strawberry anthracnose. *Plant Pathol*. 55: 246-249.

Nam, M. H., Jung, S. K., Yoo, S. J., Seo, K. S. and Kim, H. G. 1998. Cultural and pathogenic characteristics between *Colletotrichum gloeosporioides* and *Glomerella cingulata* isolated from strawberry in Korea. *Korean J. Plant Pathol.* 14: 654-660. (In Korean)

Nam, M. H., Kim, H. S., Kim, T. I. and Lee, E. M. 2015. Comparison of environmental-friendly and chemical spray calendar for controlling diseases and insect pests of strawberry during nursery seasons. *Res. Plant Dis.* 21: 273-279. (In Korean)

Nam, M. H., Kim, H. S., Lee, H. D., Whang, K. S. and Kim, H. G. 2014a. Biological control of anthracnose crown rot in strawberry using *Bacillus velezensis* NSB-1. *Acta Hortic.* 1049: 685-688.

Nam, M. H., Kim, H. S., Nam, Y. G., Peres, N. A. and Kim, H. G. 2011. Fungicide spray program to reduce application in anthracnose of strawberry. *Res. Plant Dis.* 17: 295-301. (In Korean)

Nam, M. H., Kim, T. I., Gleason, M. L., Song, J. Y. and Kim, H. G. 2008. First report of anthracnose fruit rot caused by *Colletotrichum acutatum* on strawberry in Korea. *Plant Dis*. 92: 1247.

Nam, M. H. Lee, I. H. and Kim, H. G. 2014b. Dipping strawberry plants in fungicides before planting to control anthracnose. *Res. Plant Dis.* 20: 54-58. (In Korean)

Nam, M. H., Lee, I. H., Kwon, K. H. and Kim, H. G. 2004a. Significance and detection of latent infection of *Colletotrichum gloeosporioides* on strawberry. *Korean J. Hortic. Sci. Technol.* 22: 294-297. (In Korean)

Nam, M. H., Park, M. S., Lee, H. D. and Yu, S. H. 2013. Taxonomic re-evaluation of *Colletotrichum gloeosporioides* isolated from strawberry in Korea. *Plant Pathol. J.* 29: 317-322.

Nam, M. H., Park, M. S., Yoo, J. H., Lee, B. J. and Lee, J. N. 2022. First report of anthracnose crown rot caused by *Colletotrichum siamense* on strawberry in Korea. *Korean J. Mycol.* 50: 235-241.

Nam, M. H., Song, J. Y. and Kim, H. G. 2004b. Overwinter and survival of *Colletotrichum gloeosporioides* and *Glomerella cingulata* in soil and plant debris of strawberry. *Res. Plant Dis.* 10: 198-202. (In Korean)

Nilsson, U., Carlson-Nilsson, U. and Svedelius, G. 2005. First report of anthracnose fruit rot caused by *Colletotrichum acutatum* on strawberry in Sweden. *Plant Dis.* 89: 1242.

Novotný, D., Křížková, I., Krátká, J. and Salava, J. 2007. First report of anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* on strawberry in the Czech Republic. *Plant Dis.* 91: 1516.

Ntahimpera, N., Madden, L. V. and Wilson, L. L. 1997. Effect of rain distribution alteration on splash dispersal of *Colletotrichum acuatum*. *Phytopathology* 87: 649-655.

Ntahimpera, N., Wilson, L. L., Ellis, M. A. and Madden, L. V. 1999. Comparison of rain effects on splash dispersal of three *Colletotrichum* species infecting strawberry. *Phytopathology* 89: 555-563.

Okayama, K. and Hirayama, Y. 2011. Anthracnose of strawberry in nursery medium infested with *Glomerella cingulata* (*Colletotrichum gloeosporioides*) and fungicidal control of the disease. *Jpn. J. Phytopathol.* 77: 83-87. (In Japanese)

Okayama, K. and Hirayama, Y. 2013. Reduction of latent infection of strawberry anthracnose by long-term cold seeding storage below freezing. *Jpn. J. Phytopathol.* 79: 269-274. (In Japanese)

Okayama, K., Hirayama, Y. and Nishizaki, M. 2007. Detection of benomyl-resistant *Glomerella cingulata* from latently infected strawberry plants and infested nursery medium using a semiselective medium. *Jpn. J. Phytopathol.* 73: 155-161. (In Japanese)

Okayama, K. and Tsujimoto, A. 1994. Occurrence of strawberry an-

thracnose caused by *Glomerella cingulata* (Stoneman) spaulding et Schrenk and pathogenicity of the fungus. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 60: 617-623. (In Japanese)

Oliveira, M. S., Cordova, L. G. and Peres, N. A. 2020. Efficacy and baseline sensitivity of succinate-dehydrogenase-inhibitor fungicides for management of *Colletotrichum* crown rot of strawberry. *Plant Dis*. 104: 2860-2865.

Oliveira, M. S., Wang, N.-Y. and Peres, N. A. 2022. Multilocus phylogenetic analyses *of Colletotrichum gloeosporioides* species complex causing crown rot on strawberry in Florida. *Phytopathology* 112: 898-906.

Paredes, B. S. G. and Muñoz, F. R. 2002. Effect of different fungicides in the control of *Colletotrichum acutatum*, causal agent of anthracnose crown rot in strawberry plants. *Crop Prot*. 21: 11-15.

Park, G. S., Nam, M. H. and Choi, J. M. 2016. The effect of expanded rice hulls as a root substrate on the suppression of anthracnose crown rot in strawberry. *Korean J. Hortic. Sci Technol.* 34: 242-248.

Parikka, P. and Kokkola, M. 2001. First report of *Colletotrichum acutatum* on strawberry in Finland. *Plant Dis.* 85: 923.

Parikka, P. and Lemmetty, A. 2004. Tracing latent infection of *Colletotrichum acutatum* on strawberry by PCR. *Eur. J. Plant Pathol.* 110: 393-398.

Pavan, W., Fraisse, C. W. and Peres, N. A. 2011. Development of a web-based disease forecasting system for strawberries. *Comput. Electron. Agric.* 75: 169-175.

Peres, N. A., Seijo, T. E. and Turechek, W. W. 2010. Pre- and post-inoculation activity of a protectant and a systemic fungicide for control of anthracnose fruit rot of strawberry under different wetness durations. *Crop Prot*. 29: 1105-1110.

Peres, N. A., Timmer, L. W., Adaskaveg, J. E. and Correll, J. C. 2005. Lifestyles of *Colletotrichum acutatum*. *Plant Dis.* 89: 784-796.

Pérez-Hernández, O., Nam, M. H., Gleason, M. L. and Kim, H. G. 2008. Development of a nested polymerase chain reaction assay for detection of *Colletotrichum acutatum* on symptomless strawberry leaves. *Plant Dis*. 92: 1655-1661.

Phoulivong, S., Cai, L., Chen, H., McKenzie, E. H. C., Abdelsalam, K., Chukeatirote, E. et al. 2010. *Colletotrichum gloeosporioides* is not a common pathogen on tropical fruits. *Fungal Divers.* 44: 33-43.

Poling, E. B. 2008. Anthracnose on strawberry: its etiology, epidemiology, and pathology, together with management strategies for strawberry nurseries: introduction to the workshop. *HortScience* 43: 59-65.

Polizzi, G., Aiello, D., Guarnaccia, V., Vitale, A., Perrone, G. and Stea, G. 2011. First report of damping-off on strawberry tree caused by *Colletotrichum acutatum* and *C. simmondsii* in Italy. *Plant Dis.* 95: 1588.

Rahman, M. and Louws, F. J. 2017. Epidemiological significance of crown rot in the fruiting field in relation to *Colletotrichum gloeosporioides* infection of strawberry nursery plants. *Plant Dis*. 101: 907-915.

Rahman, M., Ojiambo, P. and Louws, F. 2015. Initial inoculum and spatial dispersal of *Colletotrichum gloeosporioides*, the causal agent of strawberry anthracnose crown rot. *Plant Dis.* 99: 80-86.

Ramallo, C. J., Ploper, L. D., Ontivero, M., Filippone, M. P., Castagnaro, A. and Díaz Ricci, J. 2000. First report of *Colletotrichum acutatum* on strawberry in Northwestern Argentina. *Plant Dis.* 84: 706.

Rebello, C. S., Baggio, J. S., Forcelini, B. B. and Peres, N. A. 2022. Sensitivity of *Colletotrichum acutatum* species complex from strawberry to fungicide alternatives to quinone-outside inhibitors. *Plant Dis*. 106: 2053-2059.

Reulet, P. and Nourrisseau, J. G. 1990. L'anthracnose: état actuel des connaissances et stratégie de lutte possible. *Fruits Lég*. 75: 34-37. (In French)

Shivas, R. G. and Tan, Y. P. 2009. A taxonomic re-assessment of *Colletotrichum acutatum,* introducing *C. fioriniae* comb. et stat. nov. and *C. simmondsii* sp. nov. *Fungal Divers.* 39:111-122.

Shivas, R., Tan, Y. P., Edwards, J., Dinh, Q., Maxwell, A., Andjic, V. et al. 2016. *Colletotrichum* species in Australia. *Australas. Plant Pathol.* 45: 447-464.

Simmonds, J. H. 1965. A study of the species of *Colletotrichum* causing ripe fruit rots in Queensland. *Queensl. J. Agric. Anim. Sci.* 22: 437-459.

Singh, B., Singh, S. K., Agarwal, P. C., Rani, I. and Khetarpal, R. K. 2003. *Colletotrichum dematium* causing anthracnose in hybrid strawberry (*Fragaria* × *ananassa*): a new host record for India. *Indian J. Agric. Sci.* 73: 238-239.

Sjulin, T. M. 2008. Special problems in nursery propagation of day-neutral strawberry cultivars susceptible to *Colletotrichum acutatum*. *HortScience* 43: 78-80.

Smith, B. J. 2008. Epidemiology and pathology of strawberry anthracnose: a North American perspective. *HortScience* 43: 69-73.

Smith, B. J. 2009. Influence of nitrogen, phosphorus, and potassium on the severity of strawberry anthracnose crown rot. *Acta Hortic*. 842: 235-238.

Smith, B. J. 2013. Strawberry anthracnose: progress toward control through science. *Int. J. Fruit Sci.* 13: 91-102.

Smith, B. J., Wedge, D. E. and Pace, P. F. 2013. A microtiter assay shows effectiveness of fungicides for control of *Colletotrichum* spp. from strawberry. *Int. J. Fruit Sci.* 13: 205-216.

Sreenivasaprasad, S., Sharada, K., Brown, A. E. and Mills, P. R. 1996. PCR-based detection of *Colletotrichum acutatum* on strawberry. *Plant Pathol.* 45: 650-655.

Sreenivasaprasad, S. and Talhinhas, P. 2005. Genotypic and phenotypic diversity in *Colletotrichum acutatum*, a cosmopolican pathogen causing anthracnose on a wide range of host. *Mol. Plant Pathol.* 6: 361-378.

Stensvand, A., Strømeng, G. M., Langnes, R., Hjeljord, L. G. and Tronsmo, A. 2001. First report of *Colletotrichum acutatum* in strawberry in Norway. *Plant Dis.* 85: 558.

Sundelin, T., Schiller, M., Lübeck, M., Jensen, D. F., Paaske, K. and Petersen, B. D. 2005. First report of anthracnose fruit rot caused by *Colletotrichum acutatum* on strawberry in Denmark. *Plant Dis.*

89: 432.

Talhinhas, P., Sreenivasaprasad, S., Neves-Martins, J. and Oliveira, H. 2005. Molecular and phenotypic analyses reveal association of diverse *Colletotrichum acutatum* groups and a low level of *C. gloeosporioides* with olive anthracnose. *Appl*. *Environ*. *Microbiol*. 71: 2987-2998.

Tian, G., Bi, Y., Sun, Z. and Zhang, L. 2015. Phenolic acids in the plow layer soil of strawberry fields and their effects on the occurrence of strawberry anthracnose. *Eur. J. Plant Pathol.* 143: 581-594.

Turechek, W. W., Peres, N. A. and Werner, N. A. 2006. Pre- and post-infection activity of pyraclostrobin for control of anthracnose fruit rot of strawberry caused by *Colletotrichum acutatum*. *Plant Dis.* 90: 862-868.

Ureña-Padilla, A. R., Mitchell, D. J. and Legard, D. E. 2001. Oversummer survival of inoculum for *Colletotrichum* crown rot in buried strawberry crown tissue. *Plant Dis.* 85: 750-754.

Wang, C., Tang, Y., Qiao, N., Zhang, D., Chi, W., Liu, J. et al. 2022. First report of *Colletotrichum* black leaf spot on strawberry caused by *Colletotrichum siamense* in China. *J. Phytopathol.* 170: 279-281.

Wang, N.-Y., Forcelini, B. B. and Peres, N. A. 2019. Anthracnose fruit and root necrosis of strawberry are caused by a dominant species within the *Colletotrichum acutatum* species complex in the United States. *Phytopathology* 109: 1293-1301.

Weir, B. S., Johnston, P. R. and Damm, U. 2012. The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex. *Stud*. *Mycol*. 73: 115-180.

Wilson, L. L., Madden, L. V. and Ellis, M. A. 1990. Influence of temperature and wetness duration on infection of immature and mature strawberry fruit by *Colletotrichum acutatum*. *Phytopathology* 80: 111-116.

Wilson, L. L., Madden, L. V. and Ellis, M. A. 1992. Overwinter survival of *Colletotrichum acutatum* in infected strawberry fruit in Ohio. *Plant Dis.* 76: 948-950.

Wu, J. Y., Hu, X. R. and Zhang, C. Q. 2019. Molecular detection of QoI resistance *in Colletotrichum gloeosporioides* causing strawberry anthracnose based on loop-mediated isothermal amplification assay. *Plant Dis.* 103: 1319-1325.

Xiao, C. L., MacKenzie, S. J. and Legard, D. E. 2004. Genetic and pathogenic analyses of *Colletotrichum gloeosporioides* isolates from strawberry and noncultivated hosts. *Phytopathology* 94: 446-453.

Yang, J., Duan, K., Liu, Y., Song, L. and Gao, Q.-H. 2022. Method to detect and quantify colonization of anthracnose causal agent *Colletotrichum gloeosporioides* species complex in strawberry by real-time PCR. *J. Phytopathol.* 170: 326-336.

Yang, X., Madden, L. V., Reichard, D. L., Wilson, L. L. and Ellis, M. A. 1992. Splash dispersal of *Colletotrichum acutatum* and *Phytophthora cactorum* from strawberry fruit by single drop impactions. *Phytopathology* 82: 332-340.

Yang, X., Madden L. V., Wilson, L. L. and Ellis, M. A. 1990a. Effects of surface topography and rain intensity on splash dispersal of *Colletotrichum acutatum*. *Phytophthology* 80: 1115-1120.

Yang, X., Wilson, L. L., Madden, L. V. and Ellis, M. A. 1990b. Rain splash dispersal of *Colletotrichum acutatum* from infected strawberry fruit. *Phytopathology* 80: 590-595.

Yonemoto, K., Miki, T., Hirota, K. and Bando, K. 2008. Suppression of transmission of *Glomerlla cingulata* with a hydrophilic, nonwoven fabric sheet. *Jpn. J. Phytopathol.* 74: 328-334. (In Japanese)

Zhang, L., Song, L., Xu, X., Zou, X., Duan, K. and Gao, Q. 2020. Characterization and fungicide sensitivity of *Colletotrichum* species causing strawberry anthracnose in eastern China. *Plant Dis*. 104: 1960-1968.

Zhang, X., Batzer, J. C., Li, X., Peres, N. A. and Gleason, M. L. 2019. Validation of a Florida strawberry anthracnose fruit rot (AFR) warning system in Iowa. *Plant Dis.* 103: 28-33.

Zhang, X., Harrington, T. C., Batzer, J. C., Kubota, R., Peres, N. A. and Gleason, M. L. 2016. Detection of *Colletotrichum acutatum* sensu lato on strawberry by loop-mediated isothermal amplification. *Plant Dis.* 100:1804-1812.

Zhang, Y., Yu, H., Hu, M., Wu, J. and Zhang, C. 2022. Fungal pathogens associated with strawberry crown rot disease in China. *J. Fungi* 8: 1161.

Zhong, S., Miao, J., Liu, X. and Zhang, G. 2021. Characterization of *Colletotrichum* spp. sensitivity to carbendazim for isolates causing strawberry anthracnose in China. *Plant Dis.* 105: 87-95.