

Keragaman Spesies *Colletotrichum* yang Berasosiasi dengan Buah Jeruk Impor dan Potensinya Menginfeksi Tanaman Cabai, Karet, dan Kakao di Indonesia

Diversity of *Colletotrichum* Species Associated with Imported Citrus Fruits, and their Potential to Infect Chili, Rubber, and Cacao Trees in Indonesia

Joni Hidayat, Sri Hendrastuti Hidayat, Suryo Wiyono, Widodo*

Program Studi Fitopatologi, Departemen Proteksi Tanaman,
Fakultas Pertanian, Institut Pertanian Bogor
Jalan Kamper, Kampus IPB Dramaga, Bogor 16680

(diterima April 2024, disetujui Mei 2024)

ABSTRAK

Spesies *Colletotrichum* telah banyak dilaporkan sebagai agens penyebab penyakit antraknosa pada tanaman jeruk. Importasi buah jeruk dari beberapa negara produsen ke Indonesia berpotensi membawa masuk spesies *Colletotrichum* yang belum dilaporkan terdapat di Indonesia. Penelitian dilakukan untuk mengidentifikasi spesies *Colletotrichum* yang terbawa melalui impor jeruk dan mengevaluasi potensinya menginfeksi tanaman hortikultura dan perkebunan penting di Indonesia. Sebanyak 7 isolat *Colletotrichum* diisolasi dari buah jeruk impor asal Cina, Pakistan dan jeruk lokal asal Indonesia. Isolat-isolat *Colletotrichum* tersebut diamati karakter morfologi dan molekulernya serta patogenisitasnya pada tanaman jeruk, cabai, karet, dan kakao. Analisis filogenetik dilakukan dengan metode analisis multilokus gen (*multilocus sequence analysis*) dengan mengombinasikan lokus gen ITS, ACT, TUB2, dan GAPDH. Identifikasi isolat *Colletotrichum* menghasilkan satu spesies grup *C. boninense* kompleks spesies (*C. karstii*), 3 spesies grup *C. gloeosporioides* kompleks spesies (*C. fructicola*, *C. gloeosporioides sensu stricto*, dan *C. siamense*). Isolat *Colletotrichum* asal jeruk Indonesia diidentifikasi sebagai *C. gloeosporioides s.s.* Strain *C. fructicola* mampu menginfeksi cabai, sedangkan strain *C. karstii* menginfeksi cabai, dan kakao. Strain *C. gloeosporioides s.s.* dan *C. siamense* memiliki kisaran inang yang lebih luas yaitu cabai, karet, dan kakao. Beberapa spesies *Colletotrichum* yang terbawa oleh buah jeruk impor berpotensi menjadi patogen pada beberapa tanaman penting di Indonesia, yaitu cabai, karet, dan kakao.

Kata kunci: analisis multilokus gen, kisaran inang, patogenisitas, spesies kompleks

ABSTRACT

Colletotrichum species have been widely reported as causative agents of anthracnose in citrus trees. The importation of citrus fruits brings the risks of introducing new species of *Colletotrichum* to Indonesian territory. This research was conducted to identify species of *Colletotrichum* from imported citrus fruits and to evaluate their potential to infect important horticultural and plantation crops in Indonesia. A total of 7 *Colletotrichum* isolates were isolated from imported citrus fruit from

*Alamat penulis korespondensi: Departemen Proteksi Tanaman, Fakultas Pertanian, Institut Pertanian Bogor. Jalan Kamper, Kampus IPB Dramaga, Bogor 16680. Tel: 0251-8629364, Surel: widodo@apps.ipb.ac.id

China, Pakistan, and Indonesian local citrus fruit. The *Colletotrichum* isolates were observed for their morphological and molecular characteristics as well as their pathogenicity on citrus fruit, chili, rubber and cocoa trees. Phylogenetic analysis was carried out using the MLSA (multilocus sequence analysis) method which combines the ITS, ACT, TUB2 and GAPDH gene loci. Identification of *Colletotrichum* isolates resulted in one species of the *C. boninense* complex species (*C. karstii*) and 3 species of the *C. gloeosporioides* complex species (*C. fructicola*, *C. gloeosporioides sensu stricto*, and *C. siamense*). The *Colletotrichum* isolate from Indonesian citrus was identified as *C. gloeosporioides sensu stricto*. The *C. fructicola* strain could infect chilies, while the *C. karstii* strain could infect chili and cocoa. Strain of *C. gloeosporioides s.s.* and *C. siamense* have a wider host range, namely chili, rubber, and cocoa. Several species of *Colletotrichum* carried by imported citrus fruits could become pathogens in several important crops in Indonesia, including chili, rubber, and cocoa.

Keywords: host range, multilocus gene analysis, pathogenicity, species complex

PENDAHULUAN

Tanaman jeruk adalah salah satu komoditas perdagangan yang penting di dunia. Pertanian jeruk di Indonesia ditemukan di beberapa daerah, dengan sentra produksi berada di Jawa Timur, Sumatera Utara, Kalimantan Barat, dan Kalimantan Selatan (Kementerian Pertanian 2020). Guna memenuhi kebutuhan konsumsi, Indonesia mengimpor buah jeruk dari beberapa negara seperti Cina, Pakistan, Australia, dan Argentina. Importasi buah jeruk dari beberapa negara produsen ke Indonesia berpotensi membawa masuk spesies *Colletotrichum* yang belum dilaporkan terdapat di Indonesia. Spesies *Colletotrichum* penyebab antraknosa pada jeruk seperti *C. gloeosporioides*, *C. truncatum*, dan *C. siamense* dilaporkan menginfeksi buah jeruk di Cina, dan masih terdeteksi keberadaannya di Jerman pada pemeriksaan buah jeruk impor (Douanla-Meli dan Unger 2017). Buah jeruk impor asal Pakistan dilaporkan terinfeksi *C. gloeosporioides sensu stricto* setelah dilakukan identifikasi secara multilokus gen di Indonesia (Nurholis *et al.* 2023). Sejauh ini telah dilaporkan 2 spesies *Colletotrichum* yang menginfeksi pertanaman jeruk di Pakistan yaitu *C. gloeosporioides s.s.* dan *C. siamense* (Fayyaz *et al.* 2020). Identitas spesies *Colletotrichum* yang terbawa buah melalui impor buah jeruk masih terbatas. Informasi ini penting karena spesies *Colletotrichum* diketahui dapat beradaptasi dengan lingkungan baru sehingga menyebabkan infeksi pada tanaman lain yang

dapat berdampak serius pada penurunan produksi (Sanders dan Korsten 2003; Photita *et al.* 2004; Phoulivong *et al.* 2012).

Sebagian besar spesies *Colletotrichum* dilaporkan tidak spesifik inang (Phoulivong *et al.* 2012) dan memiliki potensi menginfeksi tanaman inang yang lain, khususnya spesies yang tergabung dalam *C. acutatum* dan *C. gloeosporioides* kompleks spesies (Sanders dan Korsten 2003; Peres *et al.* 2008; Kim *et al.* 2009). Spesies *Colletotrichum* di dalam kelompok *C. gloeosporioides* kompleks spesies seperti *C. fructicola* menginfeksi tanaman perkebunan (karet dan kopi) dan tanaman hortikultura (jeruk, cabai, dan mangga). Hal sama tampak pada *C. siamense*, patogen ini dapat menginfeksi karet, kopi, kakao, jeruk, cabai, dan pepaya (Prihastuti *et al.* 2009; Phoulivong *et al.* 2010; Phoulivong *et al.* 2012; James *et al.* 2014; Liu *et al.* 2018; Anggrahini *et al.* 2020). Penelitian dilakukan untuk mengidentifikasi spesies *Colletotrichum* yang berasosiasi dengan buah jeruk impor dan buah jeruk asal Indonesia, serta memahami kisaran inangnya pada beberapa tanaman hortikultura dan tanaman perkebunan penting di Indonesia.

BAHAN DAN METODE

Isolasi *Colletotrichum* dari Jeruk Lokal dan Impor

Isolasi, identifikasi, dan pengamatan patogenitas isolat *Colletotrichum* dilakukan di Laboratorium Mikologi Tumbuhan, Departemen Proteksi Tanaman IPB, dan

Balai Uji Terap Teknik dan Metode Karantina Hewan Ikan dan Tumbuhan, Bekasi. Sampel isolat *Colletotrichum* diperoleh dari jeruk impor asal Cina dan Pakistan, serta buah jeruk asal Sumatera Utara, Indonesia. Beberapa buah jeruk impor asal Cina masih terdapat 1–2 helai daun bergejala antraknosa. Oleh karena itu isolasi *Colletotrichum* dari buah jeruk asal Cina juga dilakukan dari daun bergejala.

Bagian buah dan daun jeruk yang bergejala antraknosa dipotong dengan ukuran 1 cm², direndam dalam natrium hipoklorit 1% selama 3 menit, kemudian dibilas 3 kali dengan air steril. Potongan buah dan daun dikeringanginkan di atas kertas saring steril lalu diletakkan pada cawan Petri berisi 5 lembar kertas saring lembap dan diinkubasi selama 7 hari dengan pengaturan 12 jam siklus cahaya. Aservulus yang tumbuh diamati dan dipindahkan ke medium agar-agar dekstrosa kentang (ADK). Pengamatan dilakukan pada 3 hari pertama untuk memastikan biakan tidak terjadi kontaminasi. Pada hari ke-8 biakan disub kultur dengan mengambil 1 ujung jarum miselia muda pada bagian tepi biakan dan dipindahkan pada cawan ADK yang baru untuk mendapatkan biakan murni.

Karakterisasi Molekuler dan Morfologi Isolat

Ekstraksi DNA. Miselium dari biakan murni berumur 8 hari dipanen dan dimasukkan dalam tabung mikro dan ditambahkan 100 µL

buffer GP1. Miselium digerus menggunakan mikropistil steril, ditambahkan kembali 300 µL buffer GP1 dan diinkubasi pada suhu 60 °C selama 10 menit. Prosedur ekstraksi DNA selanjutnya dilakukan dengan mengikuti protokol *Geneaid Genomic DNA Mini Kit* (Plant, Taiwan).

Amplifikasi DNA. Amplifikasi DNA isolat-isolat *Colletotrichum* menggunakan PCR didasarkan pada empat wilayah gen, yaitu ITS rDNA, sebagian Actin (ACT), sebagian *glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase* (GAPDH), dan sebagian β -*tubulin* (TUB2). Primer yang digunakan untuk masing-masing target gen disajikan pada Tabel 1. Reaksi amplifikasi menggunakan master mix *MyTaq HS Red PCR Mix* (Bioline, Amerika Serikat).

Analisis filogenetik berbasis multilokus gen. Peruntukan sikuen nukleotida dilakukan dengan mengirim sampel ke 1st Base Malaysia. Pengolahan data sikuensing dilakukan menggunakan *software* Bioedit versi 7.2.5, sedangkan pensejajaran sikuen DNA menggunakan aplikasi Blastn (<http://ncbi.nlm.nih.gov>) untuk melihat kesesuaian DNA sampel dengan data sikuen *Colletotrichum* yang tersedia di NCBI *GenBank*. Analisis filogenetik menggunakan aplikasi MrBayes dengan replikasi 1000 kali. Pohon filogeni dibentuk dengan metode MLSA (*multilocus sequence analysis*), menggabungkan sikuen ITS, ACT, GAPDH, dan TUB2 setiap isolat dan disejajarkan dengan sikuen ex-tipe isolat

Tabel 1 Primer yang digunakan dalam uji analisis multilokus gen terhadap isolat *Colletotrichum*

Table 1 Primers used in multilocus gene analysis of *Colletotrichum* isolates

Lokus gen <i>Locus gene</i>	Nama primer <i>Primer name</i>	Runutan (5'-3') <i>Sequence (5'-3')</i>	Suhu <i>annealing</i> <i>Annealing</i> <i>temperature</i> (°C)	Referensi <i>Reference</i>
ITS	ITS-1	5'- CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA-3'	55	White <i>et al.</i> (1990)
	ITS-4	5'- TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'		
GAPDH	GDF1	5'- GCCGTCAACGACCCCTTCATTGA-3'	60	Guerber <i>et al.</i> (2003)
	GDR1	5'- GGGTGGAGTCGTACTIONTGGAGCATGT-3'		
TUB2	T1 (F)	5'-AACATGCGTGAGATTGTAAGT-3'	55	Glass and Donaldson (1995)
	B2b (R)	5'-ACCCTCAGTGTAGTGACCCTTGGC-3'		
ACT	ACT-512F	5'-ATGTGCAAGGCCGGTTTCGC-3'	57	Carbone and Kohn (1999)
	ACT-783R	5'-TACGAGTCCTTCTGGCCCAT-3'		

Colletotrichum spesies kompleks mengikuti prosedur Damm *et al.* (2012).

Pengamatan Morfologi Isolat. Karakter morfologi yang diamati ialah warna dan diameter biakan, bentuk dan ukuran konidium, serta karakter apresoria. Konidium diukur secara acak sebanyak 30 konidium setiap isolat.

Patogenesitas Isolat dan Uji Infeksi pada Cabai, Karet, dan Kakao

Patogenesitas isolat. Patogenesitas isolat dilakukan pada buah jeruk. Sebanyak 100 μL suspensi konidium *Colletotrichum* (10^6 konidium mL^{-1}) diinokulasi pada permukaan daun, tangkai buah, dan buah jeruk sesuai tempat awal isolat diisolasi. Daun, tangkai dan buah jeruk kemudian diinkubasi pada ruangan suhu 20–25 °C selama 14 hari.

Uji infeksi pada cabai, karet, dan kakao. Inokulasi tanaman cabai dan karet dilakukan dengan menyemprotkan suspensi konidium (kepadatan 10^6 konidium mL^{-1}). Isolat yang digunakan adalah isolat yang mewakili berdasarkan hasil MLSA. Metode inokulasi dilakukan dengan 2 cara, yaitu tanpa dan dengan pelukaan menggunakan jarum steril. Tanaman cabai yang digunakan berumur 3 bulan, dengan buah yang telah matang (berwarna merah). Inokulum dimasukkan ke dalam botol *sprayer* kemudian disemprotkan pada permukaan buah cabai sebanyak tiga kali. Inokulasi pada karet dilakukan pada bibit karet berumur 1–2 bulan pada daun paling muda (berwarna ungu). Permukaan bawah daun karet disemprot dengan suspensi

inokulum sebanyak tiga kali. Metode inokulasi pada bibit kakao (berumur 2–3 bulan) tidak menggunakan penyemprotan. Daun kakao memiliki rambut halus yang rapat pada permukaannya, hal ini kemungkinan menyebabkan penyemprotan suspensi tidak efektif karena suspensi tidak dapat menempel pada daun. Inokulasi dilakukan pada permukaan bawah daun kakao paling muda dengan menempelkan biakan isolat (diameter 1 cm) yang mengandung konidium, dengan dan tanpa pelukaan. Tanaman selanjutnya disungkup plastik selama 7 hari. Jumlah tanaman yang diuji adalah 4 ulangan, kontrol diinokulasi dengan akuades steril.

Evaluasi penyakit dan analisis data. Evaluasi gejala antraknosa seperti penampilan lesio, ukuran lesio, keberadaan aservulus, dan keparahan penyakit dilakukan 7 hingga 14 hari setelah inokulasi. Tingkat infeksi dinilai berdasarkan deskripsi gejala pada skala 0 sampai 9 berdasarkan persentase area yang terinfeksi (Tabel 2). Skala infeksi kemudian dikonversi dengan rumus Montri *et al.* (2009) menjadi keparahan penyakit dan dikategorisasikan menjadi ringan, sedang, berat, dan sangat berat (Tabel 3).

HASIL

Hubungan Filogenetik Berbasis Multilokus Gen

Sebanyak 7 isolat asal jeruk lokal dan impor dianalisis secara MLSA. Data sikuen DNA tersebut disejajarkan dengan 11 sikuen DNA

Tabel 2 Deskripsi gejala penyakit pada tanaman uji berdasarkan skor dengan skala 0 sampai 9 (Montri *et al.* 2009) (Table 2 Description of disease symptoms in test plants based on score with a scale of 0 to 9 (Montri *et al.* 2009).)

Skala Scale	Deskripsi gejala Symptom description
0	Tidak ada infeksi. (<i>No infection</i>)
1	1 sampai 2% daun menunjukkan nekrotik. (<i>1 to 2% of leaves show necrotic spots</i>)
3	Lebih dari 2–5% daun menunjukkan nekrotik, aservuli mungkin ada. (<i>More than 2–5% of leaves show necrotic spots, ascervuli may be present.</i>)
5	Lebih dari 5–15% daun menunjukkan nekrotik, terdapat aservuli. (<i>More than 5–15% of leaves show necrotic spots, ascervuli are present.</i>)
7	Lebih dari 15–25% daun menunjukkan nekrotik dengan aservuli. (<i>More than 15–25% of leaves show necrotic spots with ascervuli.</i>)
9	Lebih dari 25% area daun menunjukkan nekrotik, aservuli melimpah. (<i>More than 25% of leaf area shows necrotic spots, ascervuli are abundant.</i>)

Tabel 3 Kategorisasi tingkat infeksi antraknosa pada tanaman uji hasil konversi skor 0–9 (Montri *et al.* 2009)

(Table 3 Categorization of anthracnose infection levels in test plants resulting from the conversion of scores 0–9 (Montri *et al.* 2009).)

Keparahan penyakit <i>Disease severity</i>	Kategori tingkat infeksi <i>Infection level category</i>
Tidak bergejala (<i>Asymptomatic</i>)	Tidak terinfeksi (<i>No infection</i>)
1%–10%	Ringan (<i>Mild</i>)
11%–25%	Sedang (<i>Moderate</i>)
26%–75%	Berat (<i>Severe</i>)
75%–100%	Sangat berat (<i>Very severe</i>)

ex-type C. boninense kompleks spesies dan 19 *ex-type C. gloeosporioides* kompleks spesies yang diperoleh dari Genbank. Hasil analisis menunjukkan bahwa isolat *Colletotrichum* dibagi menjadi 2 grup, yaitu isolat grup 1 (J2) merupakan *C. boninense* kompleks spesies, dan grup 2 (J1, J3, J4, J6, S1, S42) adalah *C. gloeosporioides* kompleks spesies. Analisis multilokus gen (gabungan sekuen ITS, ACT, GAPDH dan TUB2) dilakukan pada masing-masing grup. Pada pohon filogeni *C. gloeosporioides* kompleks spesies isolat asal jeruk impor teridentifikasi sebagai *C. fructicola* (J1), *C. gloeosporioides s.s.* (J3 dan J4), *C. siamense* (J6), dan isolat asal jeruk Indonesia sebagai *C. gloeosporioides s.s.* (S1 dan S42) (Gambar 1A). Pohon filogeni *C. boninense* kompleks spesies menunjukkan bahwa isolat J2 asal Cina teridentifikasi sebagai *C. karstii* dengan peluang sebesar 100% (Gambar 1B). Sikuen DNA isolat *Colletotrichum* telah didaftarkan di GenBank, nomor aksesori isolat dan *ex-type* tersaji pada Tabel 4.

Karakter Morfologi Isolat *Colletotrichum*

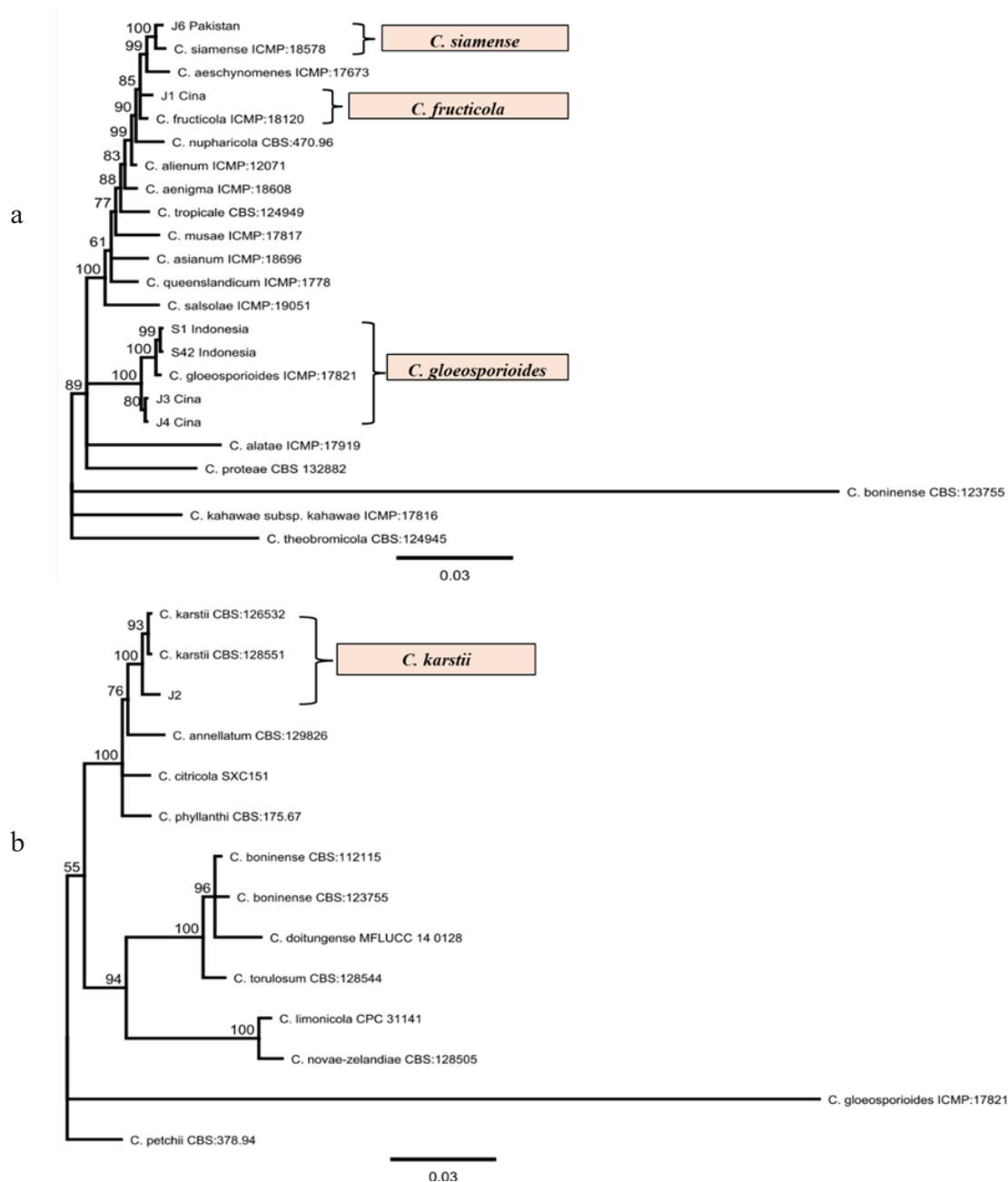
Pengamatan makroskopis dan mikroskopis terhadap 7 isolat *Colletotrichum* spp. menghasilkan data karakter morfologi yaitu biakan seperti kapas, berwarna putih hingga sedikit kemerahan dan tidak terdapat perbedaan diameter biakan pada semua isolat. Konidium semua isolat berbentuk silindris dengan kedua ujung membulat, dan bentuk apesoria bervariasi mulai dari bulat hingga tidak beraturan (Tabel 5).

Hasil morfologi menunjukkan bahwa bentuk konidium semua isolat ialah silindris dengan kedua ujung membulat, tetapi isolat J2 yang berasal dari daun jeruk asal Cina berukuran lebih panjang dibandingkan dengan isolat lainnya, dan terdapat hilum pada bagian pangkalnya. Terdapat pola menyerupai gelembung (*guttule*) pada kedua ujung permukaan spora, dan ciri ini tidak dimiliki oleh 6 isolat lainnya. Berdasarkan karakter morfologi, isolat ini mengarah ke dalam grup *C. boninense* kompleks spesies (Damm *et al.* 2012). Enam isolat lainnya yang berasal dari buah jeruk impor asal Cina (J1, J3, dan J4), Pakistan (J6) dan asal Indonesia (S1 dan S42) memiliki ukuran yang lebih pendek dibandingkan grup *boninense*, tidak terdapat *guttule*. Karakter morfologi isolat-isolat ini mengarah ke dalam *C. gloeosporioides* kompleks spesies (Gambar 2).

Patogenisitas Isolat dan Uji Infeksi pada Tanaman Cabai, Karet dan Kakao

Patogenisitas pada jeruk. Uji patogenisitas dilakukan untuk memastikan bahwa isolat yang akan digunakan bersifat patogenik pada inang asalnya. Seluruh isolat *Colletotrichum* menginfeksi inang aslinya yaitu daun, tangkai buah, dan buah sesuai tempat isolat diisolasi (Gambar 3). Gejala pada daun berupa bercak nekrotik melingkar, berwarna coklat pucat hingga abu-abu dan membentuk aservulus. Gejala pada tangkai buah adalah layu, mengering, kemudian menghitam. Gejala yang muncul pada buah yaitu bercak nekrotik cekung tidak beraturan, dengan ukuran bervariasi, berwarna coklat hingga hitam disertai aservulus.

Infeksi pada cabai. Inokulasi suspensi konidium 5 isolat *Colletotrichum* pada buah cabai menghasilkan gejala yang berbeda-beda. Bercak nekrotik yang meluas membentuk area cekung, pembusukan bagian buah, hifa yang menyelimuti permukaan buah, dan massa konidium berwarna oranye ditemukan pada buah cabai 7 sampai 10 hari setelah inokulasi (Gambar 4). Pada tanaman cabai dan karet cenderung tidak ada perbedaan keparahan penyakit antara metode pelukaan dan tanpa



Gambar 1 Filogenetika isolat *Colletotrichum* asal jeruk impor yang dibentuk dengan analisis Bayesian menggunakan kombinasi sekuen ITS, ACT, GAPDH, dan TUB2. a, Filogeni *C. gloeosporioides* kompleks spesies dengan isolat J1 (*C. fructicola*), J6 (*C. siamense*), J3, J4, S1 dan S42 (*C. gloeosporioides*), serta *C. boninense* sebagai *outgroup*. b, Filogeni *C. boninense* spesies kompleks dengan isolat J2 (*C. karstii*) dan *C. gloeosporioides* sebagai *outgroup*.

(Figure 1 Phylogenetics of *Colletotrichum* isolates from imported citrus constructed using Bayesian analysis using combined ITS, ACT, GAPDH, AND TUB2 sequences. a, Phylogeny of the *C. gloeosporioides* species complex with isolates J1 (*C. fructicola*), J6 (*C. siamense*), J3, J4, S1, and S42 (*C. gloeosporioides*), and *C. boninense* as *outgroup*. b, Phylogeny of the *C. boninense* species complex with isolate J2 (*C. karstii*) and *C. gloeosporioides* as *outgroup*.)

pelukaan. Perbedaan hanya pada persentase keparahan penyakit, tetapi kategori keparahan cenderung tetap sama. Perbedaan hanya terlihat pada isolat *C. siamense* Pakistan yang menyebabkan keparahan sedang pada cabai

dengan metode tanpa pelukaan, dan berat dengan metode pelukaan.

Inokulasi *C. fructicola* Cina (J1) dan *C. gloeosporioides* s.s. Indonesia (S1) menginduksi gejala kebusukan buah

Tabel 4 Isolat *Colletotrichum* dan *ex-type* yang digunakan dalam analisis filogenetik
(Table 4 *Colletotrichum* isolates and *ex-type* used in the phylogenetic analysis)

Species (Species)	Isolat (Isolate)	Inang (Host)	Negara (Country)	Nomor akses GenBank (GenBank accession number)			
				ITS	ACT	TUB2	GAPDH
<i>Gloeosporioides</i> kompleks (<i>Gloeosporioides</i> complex)							
<i>C. aenigma</i>	ICMP:18608	<i>Persea americana</i>	Israel	JX010244	JX009443	JX010044	JX010389
<i>C. aesTchymomenes</i>	ICMP:17673	<i>Aeschynomene virginica</i>	USA	JX010176	JX009483	JX009930	JX010392
<i>C. alatae</i>	ICMP:17919	<i>Discorea alata</i>	India	JX010190	JX009471	JX009990	JX010383
<i>C. alienum</i>	ICMP:12071	<i>Malus domestica</i>	New Zealand	JX010251	JX009572	JX010028	JX010411
<i>C. asianum</i>	ICMP:18580	<i>Coffea arabica</i>	Thailand	FJ972612	JX009584	JX010053	JX010406
<i>C. asianum</i>	ICMP:18696	<i>Mangifera indica</i>	Australia	JX010192	JX009576	JX009915	JX010384
<i>C. fructicola</i>	CBS:125395	<i>Theobroma cacao</i>	Panama	JX010172	JX009543	JX009992	JX010408
<i>C. fructicola</i>	ICMP:18120	<i>Discorea alata</i>	Nigeria	JX010182	JX009436	JX010041	JX010401
<i>C. fructicola</i>	J1*	Citrus leaves	China	PP494225	PP681327	PP681334	PP681341
<i>C. gloeosporioides</i>	CBS:112999	<i>Citrus sinensis</i>	Italy	JQ005152	JQ005500	JQ005239	JQ005587
<i>C. gloeosporioides</i>	ICMP:17821	<i>Citrus sinensis</i>	Italy	JX010152	JX009531	JX010056	JX010445
<i>C. gloeosporioides</i>	J3*	Citrus fruit	China	PP494227	PP681329	PP681336	PP681343
<i>C. gloeosporioides</i>	J4*	Citrus fruit	China	PP494228	PP681330	PP681337	PP681344
<i>C. gloeosporioides</i>	S1*	Citrus fruit	Indonesia	PP494223	PP681325	PP681332	PP681339
<i>C. gloeosporioides</i>	S42*	Citrus fruit	Indonesia	PP494224	PP681326	PP681333	PP681340
<i>C. kahawae</i> subsp. kahawae	ICMP:17816	<i>Coffea arabica</i>	Kenya	JX010231	JX009452	JX010012	JX010444
<i>C. musae</i>	ICMP:17817	<i>Musa</i> sp.	Kenya	JX010142	JX009432	JX010015	JX010395
<i>C. nupharicola</i>	CBS:470.96	<i>Nuphar polysepala</i>	USA	JX010187	JX009437	JX009972	JX010398
<i>C. proteae</i>	CBS 132882	<i>Protea</i> sp.	South Africa	KC297079	KC296940	KC297009	KC297101
<i>C. queenslandicum</i>	ICMP:1778	<i>Carica papaya</i>	Australia	JX010276	JX009447	JX009934	JX010414
<i>C. salsolae</i>	ICMP:19051	<i>Salsola tragus</i>	Hungary	JX010242	JX009562	JX009916	JX010403
<i>C. siamense</i>	ICMP:12567	<i>Persea americana</i>	Australia	JX010250	JX009541	JX009940	JX010387
<i>C. siamense</i>	ICMP:18578	<i>Coffea arabica</i>	Thailand	JX010171	FJ907423	JX009924	JX010404
<i>C. siamense</i>	J6*	Citrus fruit	Pakistan	PP494229	PP681331	PP681338	PP681345
<i>C. tropicale</i>	CBS:124949	<i>Theobroma cacao</i>	Panama	JX010264	JX009489	JX010007	JX010407

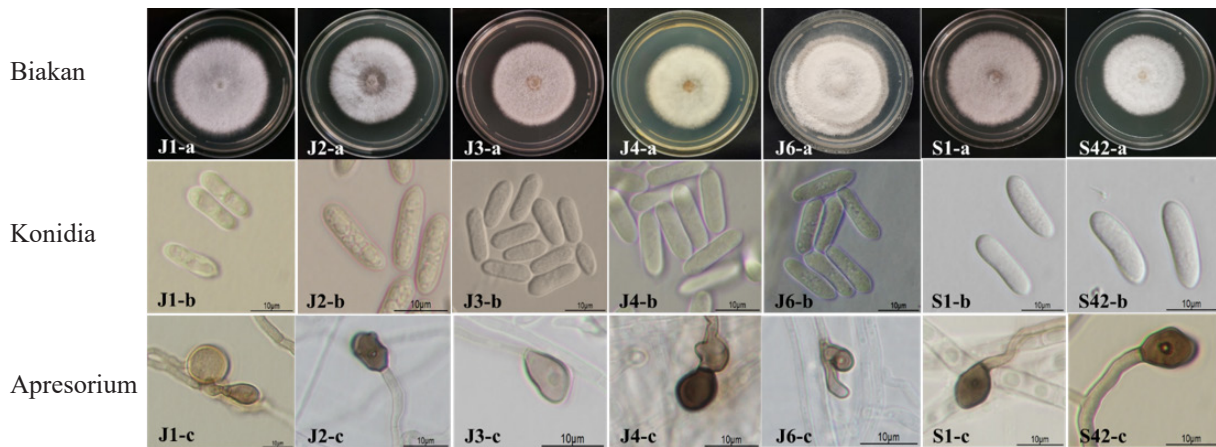
..... lanjutan (continued)
 Tabel 4 Isolat *Colletotrichum* dan *ex-type* yang digunakan dalam analisis filogenetik
 (Table 4 *Colletotrichum* isolates and *ex-type* used in the phylogenetic analysis)

Spesies (Species)	Isolat (Isolate)	Inang (Host)	Negara (Country)	Nomor aksesori GenBank (GenBank accession number)			
				ITS	ACT	TUB2	GAPDH
<i>Boninense</i> kompleks (<i>Boninense</i> complex)							
<i>C. anellatum</i>	CBS:129826	<i>Hevea brasiliensis</i>	Columbia	JQ005222	JQ005570	JQ005309	JQ005656
<i>C. boninense</i>	CBS:112115	<i>Leucospermum</i> sp.	Australia	JQ005160	JQ005508	JQ005247	JQ005594
<i>C. boninense</i>	CBS:123755	<i>Crinum asiaticum</i> var. <i>sinticum</i>	Japan	JQ005153	JQ005501	JQ005240	JQ005588
<i>C. citricola</i>	SXC151	Proteaceae	Unknown	KC293576	KC293616	KC293736	KC293656
<i>C. doitungense</i>	MFLUCC_14_0128	<i>Dendrobium</i> sp.	Thailand	MF448524	MH376385	MH049480	MH351277
<i>C. karstii</i>	CBS:126532	<i>Citrus</i> sp.	South Africa	JQ005209	JQ005557	JQ005296	JQ005643
<i>C. karstii</i>	CBS:128551	<i>Citrus</i> sp.	New Zealand	JQ005208	JQ005556	JQ005295	JQ005642
<i>C. karstii</i>	J2*	Citrus leaves	China	PP494226	PP681328	PP681335	PP681342
<i>C. limonicola</i>	CPC 31141	<i>Citrus limon</i>	Malta	KY856472	KY856045	KY856296	KY856554
<i>C. novae-zelandiae</i>	CBS:128505	<i>Capiscum annuum</i>	New Zealand	JQ005228	JQ005576	JQ005315	JQ005662
<i>C. phyllanthi</i>	CBS:175.67	<i>Phyllanthus acidus</i>	India	JQ005221	JQ005569	JQ005308	JQ005655
<i>C. torulosum</i>	CBS:128544	<i>Solanum melongena</i>	New Zealand	JQ005164	JQ005512	JQ005251	JQ005598

Tabel 5 Karakter morfologi biakan, konidium, dan apresoria isolat *Colletotrichum* asal jeruk impor dan asal Indonesia
 (Table 5 Morphological characters of cultures, conidia, and appressoria of *Colletotrichum* isolates from imported and Indonesian citrus)

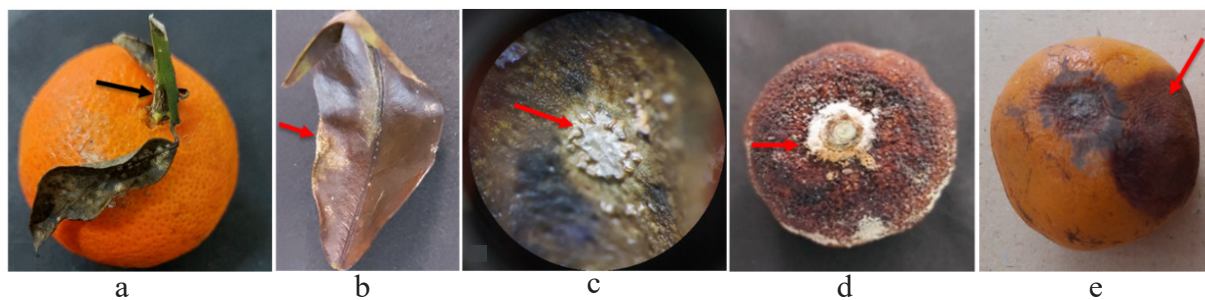
Grup (Group)	Isolat (Isolate)	Asal isolat (Isolate origin)	Diameter biakan (Culture diameter) (cm)	Konidium (Conidium) (µm)			Bentuk apresoria (Appressoria shape)
				Bentuk (Shape)	Panjang (Length)	Lebar (Width)	
1	J2	Cina	7.03 a	Cylindrical, terdapat hilum (hilum present)	14.78 a	4.39 ab	Ovoid, irregular
2	J1	Cina	7.60 a	cylindrical	13.26 b	4.68 a	Ovoid, irregular
	J3	Cina	7.28 a	cylindrical	11.76 c	4.01 c	Ovoid, irregular
	J4	Cina	7.07 a	cylindrical	12.03 c	4.14 bc	Ovoid, irregular
	J6	Pakistan	7.05 a	cylindrical	13.59 b	3.94 cd	Ovoid, irregular
	S1	Indonesia	6.68 a	cylindrical	13.94 ab	3.88 cd	Ovoid, irregular
	S42	Indonesia	7.97 a	cylindrical	13.46 b	3.67 d	Ovoid, irregular

Ket: angka kolom yang sama yang diikuti huruf yang sama menunjukkan tidak berbeda nyata berdasarkan uji Tukey dengan tingkat kepercayaan 95%.
 (Note: Numbers in the same column followed by the same letter indicate no significant difference based on Tukey's test with a confidence level of 95%.)



Gambar 2 Karakter biakan, konidium, dan apresorium isolat *Colletotrichum* asal jeruk. J1-J4, Isolat asal jeruk impor dari Cina; J6, Isolat asal jeruk impor dari Pakistan; dan S1 serta S42 Isolat asal jeruk Indonesia.

(Figure 2 Characters of cultures, conidia, and apressoria of *Colletotrichum* isolates from citrus. J1-J4, Isolates from imported citrus from China; J6, Isolates from imported citrus from Pakistan; and S1 and S42 Isolates from Indonesian citrus.)



Gambar 3 Gejala antraknosa pada jeruk (14 hari setelah inokulasi). a, *C. fructicola* (J1) pada daun dan tangkai buah; b, *C. karstii* (J2) pada daun; c, aservulus *C. gloeosporioides* (J3 dan J4) pada buah; d, *C. siamense* (J6) pada buah; dan e, *C. gloeosporioides* (S1 dan S42) pada buah jeruk.

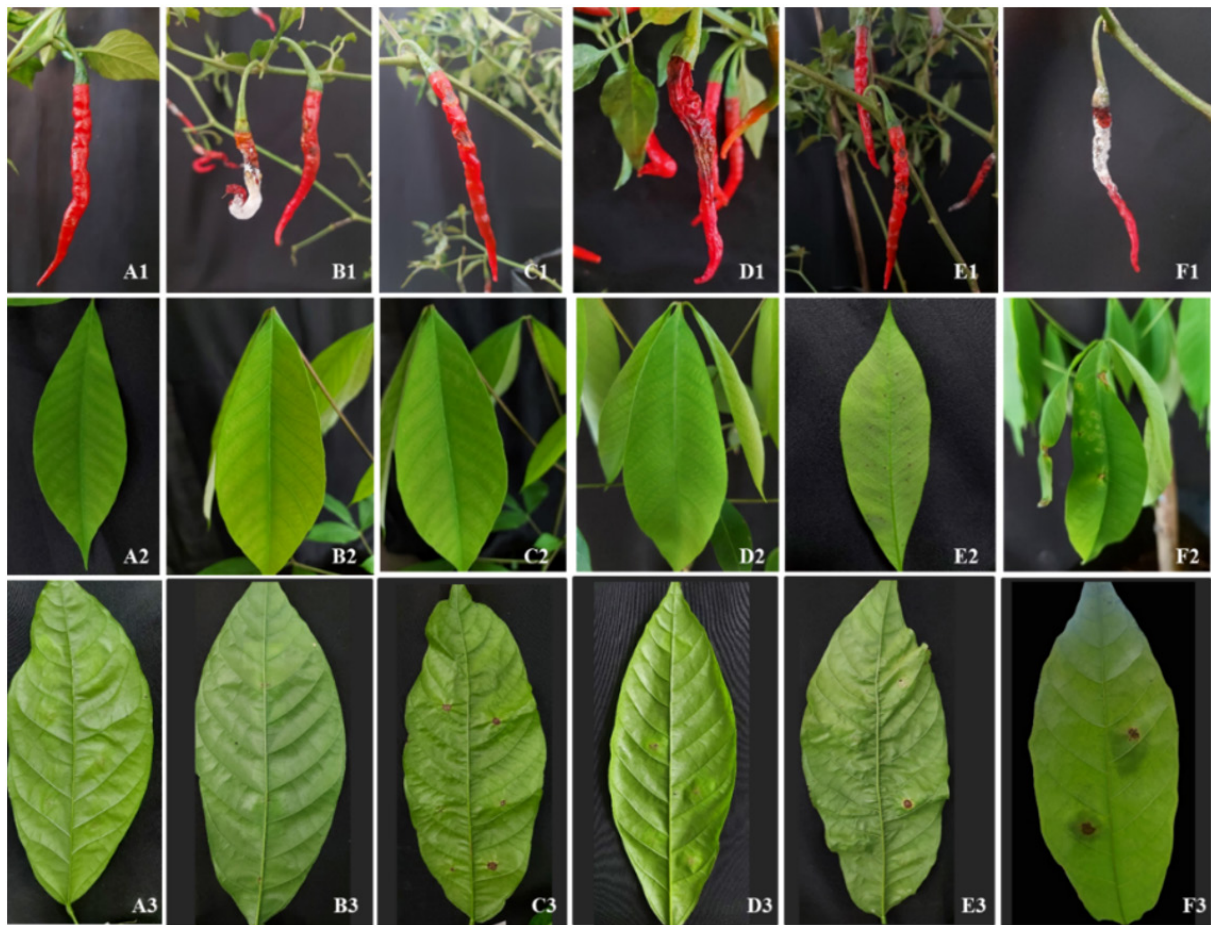
(Figure 3 Anthracnose symptoms on citrus (14 days after inoculation). a, *C. fructicola* (J1) on leaves and fruit stems; b, *C. karstii* (J2) on leaves; c, *C. gloeosporioides* aservuli (J3 and J4) on fruit; d, *C. siamense* (J6) on fruit; and e, *C. gloeosporioides* (S1 and S42) on citrus fruit.)

yang disertai miselia yang menutupi permukaan buah. Isolat *C. karstii* Cina (J2), *C. gloeosporioides* s.s. Cina (J3), dan *C. siamense* Pakistan (J6) menyebabkan bercak coklat kehitaman berbentuk cekung yang luas, buah menjadi layu dan mengering. Keparahan penyakit akibat infeksi *C. fructicola* Cina dan *C. gloeosporioides* s.s. Indonesia lebih besar dibandingkan spesies *Colletotrichum* lainnya, dengan kategori infeksi sangat berat (Tabel 6).

Keparahan penyakit disebabkan *C. karstii* dan *C. siamense* dikategorikan sedang, namun paling rendah dibandingkan dengan isolat lainnya. Keparahan penyakit akibat infeksi *C. gloeosporioides* s.s. asal Indonesia berbeda

dengan spesies yang sama asal Cina, dimana strain asal Indonesia dikategorikan sangat berat, sedangkan strain asal Cina kategori berat.

Infeksi pada karet dan kakao. Terdapat 2 isolat *Colletotrichum* yang menghasilkan gejala antraknosa pada tanaman karet, yaitu *C. siamense* Pakistan dan *C. gloeosporioides* s.s. Indonesia, ditandai dengan adanya bercak nekrotik terpusat disertai cincin berwarna kuning. Keparahan penyakit yang disebabkan kedua isolat sama besarnya, dengan kategori tingkat infeksi sedang. Hasil yang berbeda diperoleh pada tanaman kakao, yaitu semua isolat tidak menimbulkan gejala pada metode tanpa pelukaan. Semua isolat menghasilkan



Gambar 4 Patogenisitas isolat *Colletotrichum* asal jeruk pada tanaman cabai (1), karet (2), dan kakao (3). a, Kontrol; b, isolat *C. fructicola* Cina; c, isolat *C. karstii* Cina; d, *C. gloeosporioides* Cina; e, *C. siamense* Pakistan; dan f, *C. gloeosporioides* Indonesia.

(Figure 4 Pathogenicity of *Colletotrichum* isolates from citrus on chili (1), rubber (2), and cocoa plants (3). a, Control; b, isolate *C. fructicola* from China; c, isolate *C. karstii* from China; d, *C. gloeosporioides* from China; e, *C. siamense* from Pakistan; and f, *C. gloeosporioides* from Indonesia.)

gejala antraknosa pada metode pelukaan kecuali *C. fructicola*. Keparahan penyakit akibat infeksi *C. karstii*, *C. siamense*, dan *C. gloeosporioides* dikategorikan ringan, ditunjukkan dengan adanya bercak nekrotik yang sempit pada area inokulasi.

Strain *C. gloeosporioides* s.s. asal jeruk Cina menginfeksi cabai dan kakao, sedangkan *C. gloeosporioides* s.s. yang diisolasi dari jeruk Indonesia menginfeksi seluruh tanaman yang diuji yaitu cabai, karet, dan kakao. Strain *C. siamense* asal jeruk Pakistan juga menginfeksi tanaman cabai, karet, dan kakao. Dua strain *Colletotrichum* yang diisolasi dari daun jeruk menginfeksi lebih sedikit inang, yaitu *C. fructicola* hanya menginfeksi cabai, sedangkan *C. karstii* menginfeksi cabai dan kakao.

PEMBAHASAN

Identitas spesies *Colletotrichum* yang berasosiasi dengan buah jeruk impor maupun jeruk asal Indonesia telah diketahui menggunakan analisis filogenetik multilokus gen, karakter morfologi isolat, dan uji patogenisitas. Kombinasi lokus gen ITS, ACT, GAPDH, dan TUB2 terbukti akurat mengidentifikasi spesies didalam grup *C. boninense* kompleks dan *C. gloeosporioides* kompleks. Spesies *Colletotrichum* yang menginfeksi buah jeruk di Indonesia dilaporkan sebagai *C. endophyticum*; *C. queenslandicum*; *C. gloeosporioides* s.s., menggunakan 3 lokus gen yaitu ACT, GAPDH, dan TUB2 (Shidiq *et al.* 2024),

Tabel 6 Keparahan penyakit dan kategori infeksi isolat *Colletotrichum* asal jeruk pada tanaman cabai, karet, dan kakaoTable 6 Disease severity and infection category of *Colletotrichum* isolates from citrus on chili, rubber, and cocoa plants

Tanaman uji (Test plants)	Spesies (Species)	Asal isolat (Isolate origin)	Keparahan penyakit (Disease severity) (%)		Kategorisasi infeksi (Infection category)
			Tanpa pelukaan (Without wounds)	Dengan pelukaan (With wounds)	
Buah cabai (Chili fruit)	<i>C. fructicola</i>	Cina	88.89	88.89	Sangat berat (Very severe)
	<i>C. karstii</i>	Cina	11.11	16.67	Sedang (Moderate)
	<i>C. gloeosporioides s.s</i>	Cina	33.89	44.44	Berat (Severe)
	<i>C. siamense</i>	Pakistan	16.67	27.78	Sedang-berat
	<i>C. gloeosporioides s.s</i>	Indonesia	77.78	77.78	Sangat berat (Very severe)
Daun karet (Rubber leaves)	<i>C. fructicola</i>	Cina	0	0	Tidak terinfeksi (No infection)
	<i>C. karstii</i>	Cina	0	0	Tidak terinfeksi (No infection)
	<i>C. gloeosporioides s.s</i>	Cina	0	0	Tidak terinfeksi (No infection)
	<i>C. siamense</i>	Pakistan	11.11	11.11	Sedang (Moderate)
	<i>C. gloeosporioides s.s</i>	Indonesia	16.67	22.22	Sedang (Moderate)
Daun kakao (Cocoa leaves)	<i>C. fructicola</i>	Cina	0	0	Tidak terinfeksi (No infection)
	<i>C. karstii</i>	Cina	0	8.33	Ringan (Mild)
	<i>C. gloeosporioides s.s</i>	Cina	0	5.56	Ringan (Mild)
	<i>C. siamense</i>	Pakistan	0	5.56	Ringan (Mild)
	<i>C. gloeosporioides s.s</i>	Indonesia	0	8.33	Ringan (Mild)

sedangkan dalam penelitian ini telah digunakan 4 lokus gen. Hasil penelitian mempertegas laporan sebelumnya bahwa *C. gloeosporioides s.s.* menginfeksi tanaman jeruk di Indonesia.

Spesies *Colletotrichum* menginfeksi berbagai jenis tanaman inang, namun strain *Colletotrichum* memiliki perilaku yang berbeda. Strain *C. fructicola* menginfeksi tanaman jeruk, cabai, karet, dan kakao (Huang

et al. 2013; Phoulivong *et al.* 2012; James *et al.* 2014; Liu *et al.* 2018) namun dalam penelitian ini strain *C. fructicola* asal jeruk Cina menginfeksi jeruk dan cabai, namun tidak menginfeksi tanaman karet dan kakao. Strain *C. siamense* dilaporkan menginfeksi tanaman jeruk, cabai, karet, kakao dan pisang (James *et al.* 2014; Liu *et al.* 2018; Anggrahini *et al.* 2020; Fayyaz *et al.* 2020; Zhafarina *et al.*

2021) dan hasil yang serupa diperoleh dalam percobaan ini dimana strain *C. siamense* asal jeruk Cina juga menginfeksi inang yang sama. Pada penelitian lainnya diketahui bahwa *C. karstii* tidak bersifat spesifik inang karena dapat menginfeksi jeruk, cabai, karet, dan kakao (Damm *et al.* 2012; Lijuan *et al.* 2012; Cai *et al.* 2016; De Silva *et al.* 2019), sedangkan dalam penelitian ini strain *C. karstii* asal jeruk Cina menimbulkan gejala antraknosa pada jeruk, cabai, kakao, tetapi tidak bergejala pada tanaman karet. Strain *C. gloeosporioides* asal buah jeruk Cina hanya menginfeksi cabai dan kakao, sedangkan spesies yang sama asal Indonesia menginfeksi semua tanaman yang diuji.

Perbedaan hasil percobaan dengan data penelitian-penelitian sebelumnya kemungkinan disebabkan oleh kurangnya faktor-faktor patogenesitas yang dapat dikenali oleh sel buah atau daun tanaman untuk terjadinya infeksi dan kolonisasi (Than *et al.* 2008; Sanders dan Korsten 2003). Informasi ini penting karena menunjukkan bahwa spesies yang sama yang diisolasi dari inang yang berbeda memiliki kemampuan infeksi yang berbeda. Penelitian ini membuktikan bahwa strain *Colletotrichum* dapat menginfeksi lebih dari satu inang dan satu inang dapat terinfeksi oleh beberapa spesies *Colletotrichum*.

Penelitian yang dilakukan mengkonfirmasi bahwa sebagian besar spesies *Colletotrichum*, terutama grup *C. gloeosporioides* dan *C. boninense* spesies kompleks mempunyai kisaran inang yang luas (tidak spesifik inang) (Phoulivong *et al.* 2010; Damm *et al.* 2012; Weir *et al.* 2012). Infeksi pada buah dan daun tanaman kemungkinan bergantung pada berbagai faktor seperti varietas dan kondisi buah, kelembapan dan suhu, serta konsentrasi inokulum, dan bukan bergantung pada spesies *Colletotrichum* yang mengkolonisasi (Freeman *et al.* 1998).

Uji patogenesitas dilakukan dengan metode pelukaan maupun tanpa pelukaan, sehingga hasil penelitian ini cukup akurat mencerminkan potensi virulensi strain *Colletotrichum*. Strain *Colletotrichum* asal buah jeruk impor bersifat patogenik terhadap

tanaman lain yaitu cabai, dan karet, karena menginfeksi tanaman tanpa melalui pelukaan; sedangkan pada tanaman kakao, strain *Colletotrichum* asal buah impor berpotensi sebagai patogen karena menyebabkan infeksi ringan hanya melalui metode pelukaan daun. Dalam perspektif karantina, penting untuk menetapkan kisaran inang dari spesies *Colletotrichum*, karena penyebaran strain yang spesifik inang (contoh *C. kahawae*) harus dibatasi. Hingga kini *C. fructicola*, dan *C. karstii* belum dilaporkan menginfeksi tanaman jeruk dan karet di Indonesia. Begitu juga *C. siamense*, belum dilaporkan dapat menginfeksi karet di Indonesia. Strain *C. siamense* ditemukan pada tanaman kakao di Pinrang, Sulawesi Selatan namun berperan sebagai cendawan endofit (Rehner *et al.* 2023).

Berdasarkan hasil penelitian dapat disimpulkan bahwa spesies *Colletotrichum* yang berasosiasi dengan buah jeruk impor asal Cina dan Pakistan diidentifikasi sebagai *C. fructicola*, *C. karstii*, *C. gloeosporioides* s.s. dan *C. siamense*. Isolat *Colletotrichum* asal jeruk Indonesia diidentifikasi sebagai *C. gloeosporioides* s.s. Strain *Colletotrichum* asal jeruk impor bersifat patogenik terhadap tanaman cabai, dan karet, namun hanya berpotensi sebagai patogen pada tanaman kakao karena menginfeksi hanya melalui pelukaan daun.

DAFTAR PUSTAKA

- Anggrahini DS, Wibowo A, Subandiyah S. 2020. Morphological and molecular identification of *Colletotrichum* spp. associated with chili anthracnose disease in Yogyakarta region. *Jurnal Perlindungan Tanaman Indonesia*. 24(2):161–174. DOI: <https://doi.org/10.22146/jpti.58955>.
- Cai ZY, Liu YX, Shi YP, Mu HJ, Li GH. 2016. First report of leaf anthracnose caused by *Colletotrichum karstii* of rubber tree in China. *Plant disease*. 100(12):2528. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-16-0577-PDN>.
- Carbone I, Kohn LM. 1999. A method for designing primer sets for speciation studies

- in filamentous ascomycetes. *Mycologia*. 91:553–556. DOI: <https://doi.org/10.1080/00275514.1999.12061051>.
- Damm U, Cannon PF, Woudenberg JHC, *et al.* 2012. The *Colletotrichum boninense* species complex. *Studies in Mycology*. 73: 1–36.
- Damm U, Woudenberg JHC, Cannon PF, *et al.* 2009. *Colletotrichum* species with curved conidia from herbaceous hosts. *Fungal Diversity* 39:45–87.
- De Silva DD, Groenewald JZ, Crous PW, Ades PK, Nasruddin A, Mongkolporn O, Taylor PW. 2019. Identification, prevalence, and pathogenicity of *Colletotrichum* species causing anthracnose of *Capsicum annuum* in Asia. *IMA Fungus*. 10:1–32. DOI: <https://doi.org/10.1186/s43008-019-0001-y>.
- Douanla-Meli C, Unger JG. 2017. Phylogenetic study of the *Colletotrichum* species on imported citrus fruits uncovers a low diversity and a new species in the *C. gigasporum* complex. *Fungal Biology*. 121(10):858–868. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2017.06.003>.
- Fayyaz A, Sahi ST, Nawaz-ul-Rehman MS, Amrao L. 2020. Molecular characterization of fungal pathogens associated with citrus withertip/dieback from major citrus growing areas of Punjab, Pakistan. *International Journal of Agriculture and Biology*. 23(6):1165–1170.
- Freeman S, Katan T, Shabi E. 1998. Characterization of *Colletotrichum* species responsible for anthracnose diseases of various fruits. *Plant Disease*. 82:596–605. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS.1998.82.6.596>.
- Glass NL, Donaldson G. 1995. Development of primer sets designed for use with PCR to amplify conserved genes from filamentous ascomycetes. *Applied Environmental Microbiology*. 61:1323–1330. DOI: <https://doi.org/10.1128/aem.61.4.1323-1330.1995>.
- Guerber JC, Liu B, Correll JC, Johnston PR. 2003. Characterisation of the diversity of *Colletotrichum acutatum* sensu lato by sequence analysis of two gene introns, mtDNA and intron RFLP's and mating compatibility. *Mycologia*. 95:872–895. DOI: <https://doi.org/10.1080/15572536.2004.11833047>.
- Huang F, Chen GQ, Hou X, *et al.* 2013. *Colletotrichum* species associated with cultivated citrus in China. *Fungal Diversity*. 61:61–74. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13225-013-0232-y>.
- James RS, Ray J, Tan YP, Shivas RG. 2014. *Colletotrichum siamense*, *C. theobromicola* and *C. queenslandicum* from several plant species and the identification of *C. asianum* in the northern territory, Australia. *Australasian Plant Disease Notes*. 9:1–6. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13314-014-0138-x>.
- Kementerian Pertanian. 2020. Analisis Kinerja Perdagangan Jeruk. Pusat Data dan Informasi Kementerian Pertanian, Jakarta. Hlm 1-51
- Kim H, Lim TH, Kim J, Kim YH, Kim HT. 2009. Potential of cross-infection of *Colletotrichum* species causing anthracnose in persimmon and pepper. *The Plant Pathology Journal*. 25(1):13–20. DOI: <https://doi.org/10.5423/PPJ.2009.25.1.013>.
- Liu X, Li B, Cai J, Zheng X, Feng Y, Huang G. 2018. *Colletotrichum* species causing anthracnose of rubber trees in China. *Scientific Reports*. 8(1):1–14. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-018-28166-7>.
- Montri P, Taylor PWJ, Mongkolporn O. 2009. Pathotypes of *Colletotrichum capsici*, the causal agent of chili anthracnose, in Thailand. *Plant Disease*. 93:17–20. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS-93-1-0017>.
- Nurholis, Hidayat SH, Mutaqin KH, Widodo S, Widodo. 2023. Morphological, molecular, and pathogenic characterization of *Colletotrichum gloeosporioides* sensu stricto associated with imported citrus fruits. *Agronomy Research*. 21:1499–1518.
- Lijuan P, Youlian Y, Bahkali AH, Zuoyi L. 2012. *Colletotrichum* species on Citrus leaves in Guizhou and Yunnan provinces, China. *Cryptogamie. Mycologie*. 33(3): 267–283.

- Peres NA, MacKenzie SJ, Peever TL, Timmer LW. 2008. Postbloom fruit drop of citrus and key lime anthracnose are caused by distinct phylogenetic lineages of *Colletotrichum acutatum*. *Phytopathology*. 98(3):345–352. DOI: <https://doi.org/10.1094/PHYTO-98-3-0345>.
- Photita W, Lumyong S, Lumyong P, McKenzie EHC, Hyde KD. 2004. Are some endophytes of *Musa acuminata* latent pathogens? *Fungal Diversity*. 16:131–140.
- Phoulivong S, Cai L, Chen H, McKenzie EHC, Abdelsalam K, Chukeatirote E, Hyde KD. 2010. *Colletotrichum gloeosporioides* is not a common pathogen on tropical fruits. *Fungal Diversity*. 44:33–43. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13225-010-0046-0>.
- Phoulivong S, McKenzie EHC, Hyde KD. 2012. Cross infection of *Colletotrichum* species; a case study with tropical fruits. *Current Research in Environmental & Applied Mycology*. 2(2):99–111. DOI: <https://doi.org/10.5943/cream/2/2/2>.
- Prihastuti H, Cai L, Chen H, McKenzie EHC, Hyde KD. 2009. Characterization of *Colletotrichum* species associated with coffee berries in northern Thailand. *Fungal Diversity*. 39:89–109.
- Rehner SA, Gazis R, Doyle VP, Vieira WAS, Campos PM, Shao J. 2023. Genome resources for the *Colletotrichum gloeosporioides* species complex: 13 tree endophytes from the neotropics and paleotropics. *Microbiology Resource Announcements*. 12(4):e01040-22. doi: 10.1128/mra.01040-22.
- Sanders GM, Korsten L. 2003. A comparative morphology of South African avocado and mango isolates of *Colletotrichum gloeosporioides*. *Canadian Journal of Botany*. 81:877–885. DOI: <https://doi.org/10.1139/b03-073>.
- Shidiq MAA, Widyaningsih S, Wibowo A, Widiastuti A. 2024. First report of *Colletotrichum quenslandicum* and *Colletotrichum endophyticum* causing citrus anthracnose in Indonesia. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*. (Article In Press: 30 March 2024).
- Than PP, Jeewon R, Hyde KD, Pongsupasamit S, Mongkolporn O, Taylor PWJ. 2008. Characterization and pathogenicity of *Colletotrichum* species associated with anthracnose disease on chili (*Capsicum* spp.) in Thailand. *Plant Pathology*. 57:562–572. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01782.x>.
- Weir BS, Johnston PR, Damm U. 2012. The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex. *Studies in Mycology*. 73:115–180.
- White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Dalam: Innis MA, Gelfand DH, Sninsky JH, White TJ. *PCR Protocols*. San Diego (US): Academic Press. hlm. 315–322.
- Zhafarina S, Wibowo A, Widiastuti A. 2021. Multi-genetic analysis of *Colletotrichum* spp. associated with post harvest disease of fruit anthracnose in Special Region of Yogyakarta, Indonesia. *Pakistan Journal of Biological Sciences*. 24(1):53–65. DOI: <https://doi.org/10.3923/pjbs.2021.53.65>.