

A gafa da oliveira é causada por fungos de diversas espécies, com distinta distribuição geográfica, virulência e preferência pela cultivar

Olive anthracnose is caused by different species of fungi, with distinct geographic distribution, virulence and preference for the cultivar

Andreia Loureiro*, Pedro Talhinhos e Helena Oliveira

LEAF-Linking Landscape, Environment, Agriculture and Food, Instituto Superior de Agronomia, Universidade de Lisboa. Lisboa, Portugal

(* E-mail: andreialoureiro@isa.ulisboa.pt)

<https://doi.org/10.19084/RCA.17073>

Recebido/received: 2018.01.29

Aceite/accepted: 2019.01.29

RESUMO

A gafa da oliveira é o principal fator fitopatológico limitante da produção de azeitona em Portugal, ao causar a queda ou mumificação dos frutos, com consequente quebra de produção e/ou depreciação da qualidade do azeite. Apresenta incidência a nível nacional entre 30 e 50%, com uma severidade média de 14%. A gafa é causada por diversas espécies de fungos pertencentes ao género *Colletotrichum*, sendo *C. nymphaeae* e *C. acutatum sensu stricto* as mais virulentas, enquanto *C. godetiae* e *C. fioriniae* apresentam virulência intermédia e *C. gloeosporioides* (entre outras, pouco frequentes) se apresenta menos virulenta. No centro e sul de Portugal prevalece *C. nymphaeae*, enquanto em Trás-os-Montes *C. godetiae* é mais frequente. As variações na virulência dependem no entanto da interação com a cultivar. Por exemplo, em 'Cobrançosa', *C. godetiae* apresenta maior virulência do que *C. acutatum s.s.*, contrariando a média geral. As variações na virulência destes agentes patogénicos, a sua interação com as cultivares de oliveira, a sua distribuição geográfica e as recentes dinâmicas populacionais deverão ser tidas em conta e compreendidas para a implementação de medidas de proteção do olival.

Palavras-chave: *Colletotrichum nymphaeae*, *Colletotrichum godetiae*, *Colletotrichum acutatum*, *Olea europaea*.

ABSTRACT

Olive anthracnose is the main phytopathological limiting factor affecting olive production in Portugal. It causes the fall or mummification of olive fruits, with the consequent loss of production and/or depreciation of olive oil quality. In Portugal, disease incidence ranged between 30 and 50% while disease severity was on average 14%. Olive anthracnose is caused by several species belonging to the genus *Colletotrichum*, being *C. nymphaeae* and *C. acutatum sensu stricto* the most virulent, while *C. godetiae* and *C. fioriniae* presented intermediate virulence and *C. gloeosporioides* (among others, less frequent) show lesser virulence. In the centre and south of Portugal prevails *C. nymphaeae*, while in Trás-os-Montes *C. godetiae* is more frequent. However, variations in virulence depend on the interaction with the cultivar. For example, in 'Cobrançosa', *C. godetiae* presents greater virulence than *C. acutatum s.s.*, contrary to the general average. Variations in the virulence of these pathogens, their interaction with olive cultivars, their geographic distribution and recent population dynamics should be taken into account and understood for the implementation of measures to protect olive groves.

Keywords: *Colletotrichum nymphaeae*, *Colletotrichum godetiae*, *Colletotrichum acutatum*, *Olea europaea*.

INTRODUÇÃO

A gafa ou antracnose da oliveira, *Olea europaea* ssp. *europaea*, é uma doença que afeta azeitonas maduras, sendo provocada por dois complexos de espécies pertencentes ao género *Colletotrichum*, o complexo *C. acutatum sensu lato* (s.l.) e o complexo *C. gloeosporioides* s.l. (Sreenivasaprasad & Talhinhos, 2005; Damm *et al.*, 2012; Weir *et al.*, 2012). Os sintomas ocorrem tipicamente nos frutos em maturação, sendo visíveis no outono, e caracterizam-se por lesões enegrecidas, geralmente em depressão, com produção abundante de massas mucilaginosas de esporos de cor laranja. Em epidemias severas pode também ocorrer a desfoliação e a morte de ramos da árvore (Talhinhos *et al.*, 2005). O azeite produzido a partir de azeitonas doentes apresenta fraca qualidade devido ao aumento da acidez e dos valores da peroxidase e à diminuição da estabilidade oxidativa e dos compostos fenólicos (Carvalho *et al.*, 2008).

Em Portugal, as epidemias mais graves ocorrem principalmente em olivais tradicionais no centro e no sul do país, onde perdas até 100% não são invulgares. Estas perdas resultam muitas vezes da existência de condições agroecológicas específicas tais como o uso de variedades suscetíveis em detrimento de variedades mais resistentes, abundância de reservatórios de inóculo, associados a uma humidade e precipitação elevadas assim como à ocorrência de temperaturas amenas durante o outono (Talhinhos *et al.*, 2011).

Portugal ultrapassou recentemente uma situação deficitária de várias décadas na produção de azeite, na sequência de um forte esforço de renovação e modernização de olivais e de lagares. Para garantir a sustentabilidade do setor a longo prazo, os fatores limitantes devem ser cuidadosamente estudados. A capacidade para prever o risco de ocorrência da doença em novas áreas de olival é bastante complexa, devido não só às diferentes relações estabelecidas entre hospedeiros (diversos) e agentes patogénicos (diversas *Colletotrichum* spp.) assim como às mudanças climáticas que estão a ocorrer. No entanto, é expectável que o clima altere a suscetibilidade do hospedeiro e a virulência de agentes patogénicos, bem como o leque de espécies concorrentes e antagonistas (Fones e Gurr, 2017). Além disso, como a maioria das espécies de

Colletotrichum não são específicas de um hospedeiro, é plausível admitir que o movimento de olivais para outras regiões poderá resultar em novas interações hospedeiro-agente patogénico, com espécies locais que afetam outros hospedeiros.

INCIDÊNCIA E SEVERIDADE

Em Portugal, entre 2003 e 2007 foi registada uma elevada incidência desta doença onde 41% dos 908 olivais analisados apresentaram sintomas de gafa. Foi ainda possível identificar a presença do agente patogénico noutros 127 olivais onde não foram detetados sintomas. A incidência e severidade da doença variaram, de acordo com a região geográfica, sendo notoriamente mais elevadas no Centro e Sul de Portugal contrastando com valores mais reduzidos em Trás-os-Montes (Talhinhos *et al.*, 2011). Mais recentemente, durante o Outono de 2016, e como consequência de condições meteorológicas menos favoráveis ao desenvolvimento do fungo, foram registados níveis pouco usuais de incidência e severidade da doença em todo o país. Neste ano, dos cerca de 300 olivais analisados apenas 28 mostraram sintomas da doença e 61 mostraram presença de inóculo em azeitonas sem sintomas (Loureiro *et al.*, 2017).

ETIOLOGIA E TAXONOMIA

O agente causal da gafa da oliveira foi descrito pela primeira vez em Portugal por Veríssimo de Almeida em 1899 como *Gloeosporium olivarum* (Almeida, 1899), sendo mais tarde designado por *C. gloeosporioides* (von Arx, 1957). Em 1999, Martín e García-Figueroles reconhecem a existência de dois agentes causais da gafa da oliveira – *C. acutatum* e *C. gloeosporioides*. Com base na análise das sequências das regiões rDNA-ITS e β -tubulina 2 foi encontrada diversidade genética dentro das populações de *C. acutatum* tendo sido identificados oito grupos moleculares (A2-A9) (Talhinhos *et al.*, 2005; White-law-Weckert *et al.*, 2007). Os grupos intra-específicos identificados têm gradualmente sido elevados a espécie (Shivas e Tan, 2009; Damm *et al.*, 2012). Atualmente são reconhecidas seis espécies pertencentes ao complexo *C. acutatum* s.l.: (*C. simmondsii*, *C. fioriniae*, *C. godetiae*, *C. acutatum sensu stricto* (s.s.), *C. nymphaeae* e *C. rhombiforme*) e duas espécies

pertencentes ao complexo *C. gloeosporioides* (*C. theobromicola* e *C. gloeosporioides* s.s.) como agentes causais da gafa da oliveira (Weir *et al.*, 2012; Schena *et al.*, 2014; Mosca *et al.*, 2014; Baroncelli *et al.*, 2017). Por outro lado, fungos pertencentes a outras espécies do género *Colletotrichum* (quatro pertencentes ao complexo *C. gloeosporioides* e uma pertencente ao complexo *C. boninense*) foram também isolados a partir de azeitonas exibindo sintomas da doença, contudo a sua patogenicidade não foi confirmada (Schena *et al.*, 2014; Mosca *et al.*, 2014).

Em Portugal a gafa é maioritariamente causada pelo complexo *C. acutatum* s.l. (97%) e esporadicamente pelo complexo *C. gloeosporioides* (3%). Dentro do complexo *C. acutatum*, *C. nymphaeae* é a espécie dominante (80% dos isolados) seguida por *C. godetiae* (12% dos isolados) e *C. acutatum* s.s. (3-4% dos isolados). Por outro lado, *C. fioriniae* tem sido identificado em anos diferentes e em diferentes localizações, mas muito esporadicamente, enquanto *C. rhombiforme* foi isolado uma única vez, em Trás-os-Montes (Talhinhas *et al.*, 2005, 2011). *Colletotrichum nymphaeae* é dominante praticamente em todas as regiões do país à exceção de Trás-os-Montes, onde *C. godetiae* foi identificado mais frequentemente (Talhinhas *et al.*, 2011). A região do Algarve é a que tem apresentado maior diversidade genética, tendo sido identificadas quatro espécies diferentes (*C. gloeosporioides*, *C. nymphaeae*, *C. godetiae* e *C. acutatum* s.s.), com níveis de frequência semelhantes.

Enquanto em Portugal o padrão de estrutura populacional se tem mantido, a nível da bacia do Mediterrâneo a espécie *C. godetiae* que era predominante parece estar a ser substituída por *C. acutatum* s.s., de acordo com dados publicados recentemente em Itália, Tunísia e Grécia (Mosca *et al.*, 2014; Chattaoui *et al.*, 2016; Iliadi *et al.*, 2018). Esta espécie é também o agente patogénico predominante no Hemisfério Sul, nomeadamente na África do Sul e Austrália (embora atualmente também se tenha encontrado na Austrália *Colletotrichum theobromicola* associado à gafa da oliveira).

VIRULÊNCIA

Num estudo efetuado envolvendo seis espécies de *Colletotrichum*, obtidas em Portugal, ficou demonstrado por Talhinhas *et al.* (2015) que isolados de *C. acutatum* s.s. e de *C. nymphaeae* são mais

virulentos, enquanto que *C. gloeosporioides* s.s. e *C. rhombiforme* são menos virulentos. *Colletotrichum godetiae* e *C. fioriniae* apresentaram virulência intermédia. As variações na virulência dependem não só do agente patogénico como da interação com a cultivar. Neste mesmo estudo, no conjunto de oito cultivares testadas, 'Cobrançosa', 'Galega Vulgar' e 'Maçanilha de Tavira' foram as que apresentaram, em média, níveis de severidade de doença mais elevados enquanto 'Azeitoneira', 'Blanqueta', 'Negrinha de Freixo' e 'Picual' se revelaram menos suscetíveis. Verificaram-se também importantes interações entre a cultivar e a espécie de fungo (Talhinhas *et al.*, 2015). Por exemplo, em 'Cobrançosa', *C. godetiae* apresenta maior virulência do que *C. acutatum* s.s., contrariando a média geral (Talhinhas *et al.*, 2015).

EPIDEMIOLOGIA E CICLO DE VIDA

O sucesso de *Colletotrichum* spp. como agentes patogénicos é determinado, quase exclusivamente, pelo modo como infetam e colonizam os tecidos hospedeiros. Os seus modos de ação são muito variáveis, indo desde o endofítico até ao necrotrófico e têm sido alvo de extensas revisões (Perfect *et al.*, 1999; Peres *et al.*, 2005; de Silva *et al.*, 2017).

Os principais aspetos do ciclo e da epidemiologia da gafa da oliveira são conhecidos praticamente desde a primeira descrição do agente patogénico (Almeida, 1899) e foram revistos frequentemente (Moral *et al.*, 2009; Talhinhas *et al.*, 2011; Cacciola *et al.*, 2012; Moral *et al.*, 2014). Nos últimos anos, a investigação efetuada contribuiu para melhorar o conhecimento sobre aspetos específicos do ciclo de vida, nomeadamente fornecendo dados quantitativos que permitiram elucidar a importância relativa de cada estágio. Fatores regionais, práticas culturais, cultivares preferenciais, condições climáticas/meteorológicas e populações do agente patogénico predominantes estão a emergir como variáveis de ajuste fino que visam contribuir para a construção de modelos epidemiológicos detalhados que podem vir a ser aplicados por melhoradores para a implementação de estratégias de controlo da doença.

Sabe-se que *Colletotrichum* spp. são capazes de sobreviver na ausência de frutos maduros, em

folhas e ramos de oliveira (e de outras plantas) como conídios latentes. Nestes órgãos o fungo é capaz de um crescimento epifítico e até de esporular (Talhinhas *et al.*, 2011). Sabe-se que nas folhas e ramos, os conídios possuem a capacidade de germinar (embora com taxas de germinação mais baixas do que em azeitonas maduras) e formar longos tubos germinativos (contrariamente aos tubos germinativos observados nos frutos) originando frequentemente conidiogênese secundária (Talhinhas *et al.*, 2011). Aquando da floração, as flores podem estar infetadas assintomaticamente – desde os estádios iniciais de floração até ao desenvolvimento dos frutos. Sabe-se que tanto isolados de *C. acutatum s.l.* como de *C. gloeosporioides s.l.* podem estar presentes no cálice, pétalas, estames e pistilo das flores, sendo capazes de esporular (Sergeeva *et al.*, 2008; Moral *et al.*, 2009; Talhinhas *et al.*, 2011; Iliadi *et al.*, 2018).

Se a flor não for destruída, a infeção pode ficar quiescente até ao amadurecimento dos frutos, embora o impacto dessas infeções na perda de rendimentos não tenha sido estimado (Moral *et al.*, 2009). Num estudo realizado por Talhinhas *et al.* (2011), em duas variedades diferentes, ao longo de duas estações de crescimento, verificou-se que as folhas possuem níveis mais elevados de inóculo do que os ramos. Por outro lado, a quantidade de inóculo diminui mais acentuadamente nas folhas do que nos ramos ao longo do Verão, sugerindo que as folhas podem servir como reservatórios de inóculo a curto prazo enquanto os ramos servirão como reservatórios de inóculo a longo prazo. Este estudo indica também que a severidade da doença estará mais correlacionada com as condições meteorológicas ocorridas no outono do que na primavera, sugerindo que as infeções de flores e frutos jovens podem não ser relevantes para explicar o desenvolvimento final da doença. O cultivo de oliveiras em climas não mediterrânicos, nomeadamente em climas subtropicais, pode enfrentar um risco adicional, pois as chuvas de verão favorecem a manutenção e acumulação de inóculo.

Na superfície da azeitona os conídios germinam e diferenciam um apressório melanizado. É a partir do apressório melanizado que ocorre a penetração dos tecidos do hospedeiro com formação de uma hifa de penetração (quer para *C. nymphaeae* ou *C. gloeosporioides*; Talhinhas *et al.*, 2011). Em azeitonas verdes, as hifas de penetração que se formam

na cutícula, não prosseguem o seu crescimento até ocorrer a maturação do fruto. Em azeitonas maduras, o fungo diferencia uma hifa primária multilobada, na primeira célula da epiderme invadida, abaixo do poro de penetração (denotando a existência duma curta fase biotrófica), seguida por uma colonização intensa de hifas primárias e secundárias que se ramificam em células necrosadas do hospedeiro (fase necrotrófica). Esta colonização dos tecidos do hospedeiro corresponde ao aparecimento de lesões e formação de acérvulos, acompanhada pela rutura da cutícula, levando ao aparecimento de sintomas da doença (Talhinhas *et al.*, 2011). Os frutos doentes geram um número extremamente elevado de conídios, capazes de originar infeções secundárias. As azeitonas doentes acabam por mumificar devido à desidratação e podridão dos tecidos, podendo permanecer na árvore ou cair para o solo. A importância epidemiológica dos frutos mumificados encontrados no solo parece baixa, já que eles são rapidamente decompostos (Zachos e Makris, 1963; Talhinhas *et al.*, 2011; Moral e Trapero, 2012). Todavia, os frutos que permanecem mumificados na árvore são importantes fontes de inóculo, sendo capazes de libertar conídios a taxas constantes ao longo de pelo menos seis meses (Moral e Trapero, 2012). Contudo, os frutos mumificados não permanecem na árvore por muito tempo. Moral e Trapero (2012) estimaram que, em média, um fruto mumificado permanecerá na árvore até ao Outono seguinte, sugerindo que os órgãos vegetativos da árvore sejam importantes reservatórios de inóculo.

A temperatura ideal para que ocorra a germinação de conídios de *C. nymphaeae* e *C. godetiae* varia entre 20-25°C (Moral *et al.*, 2012), embora em condições de Outono mediterrânico esses valores raramente ocorram em simultâneo com precipitação e humidade elevada. A infeção do hospedeiro requer a presença de água livre ou humidade relativa superior a 98%, a uma temperatura ideal de 17-20°C, embora a infeção possa ocorrer com temperaturas entre 5 e 30°C, mas com períodos de latência menores (Moral *et al.*, 2012). A presença de feridas na cutícula dos frutos devido a pragas, nomeadamente a mosca da azeitona mediterrânica, foram relatadas como potenciais pontos de entrada para os agentes causais da gafa, contribuindo assim para o aparecimento da doença (Graniti *et al.*, 1993; Sergeeva e Spooner-Hart, 2010).

CONTROLO DA DOENÇA

No olival, o controlo da gafa é geralmente conseguido através da combinação de vários métodos que vão desde as práticas culturais, à aplicação de fungicidas ou à utilização de controlo biológico. No que diz respeito às práticas culturais, a seleção da cultivar a utilizar é de extrema importância uma vez que a suscetibilidade é muito diversificada e dependente das espécies de fungo existentes na região (Cacciola *et al.*, 2012; Talhinhos *et al.*, 2015; Moral *et al.*, 2017). Por outro lado, são também recomendadas técnicas de cultivo adequadas à manutenção da saúde das plantas nomeadamente através de fertilização equilibrada, irrigação e poda (Sergeeva, 2011). Todas as medidas que promovam o arejamento, passagem da luz solar e consequente redução da humidade estarão a diminuir a fonte e dispersão do inóculo e, consequentemente, a severidade da doença. A poda das árvores, a remoção de folhas, ramos e de órgãos atacados, assim como de frutos mumificados promovem a redução das potenciais fontes de inóculo, que poderão estar na origem de ataques nos anos seguintes (Sergeeva, 2011).

Em áreas de elevada incidência da doença, o controlo da doença é alcançado principalmente através da aplicação de fungicidas cúpricos e/ou por uma seleção criteriosa das datas de colheita tendo em conta: a maturação da azeitona (compromisso entre quantidade de azeite obtido e níveis de compostos fenólicos), condições meteorológicas (antecipação da colheita em relação aos períodos mais húmidos/chuvosos) e restrições agronómicas (frutos verdes são mais difíceis de colher mecanicamente). Recomenda-se a aplicação dos fungicidas cúpricos aquando das primeiras chuvas outonais, antes do aparecimento dos primeiros sintomas. As pulverizações devem ser repetidas dependendo da suscetibilidade da cultivar, do grau de maturidade do fruto/data da colheita assim como da frequência e intensidade da precipitação (Moral *et al.*, 2014). Todavia, sob condições ambientais particularmente favoráveis ao desenvolvimento da doença, esta estratégia pode revelar-se ineficaz uma vez que algumas espécies de *Colletorichum* são tolerantes ao cobre, o produto é facilmente lixiviado quando chove e a repetição dos tratamentos pode ser adiada por longos períodos se as chuvas outonais persistirem. Além disso, o uso de cobre

pode ter consequências a longo prazo devido à sua acumulação no solo e nas águas. O uso alternativo de fungicidas orgânicos tem permitido uma proteção adequada [conforme revisto por Cacciola *et al.* (2012) e Moral *et al.* (2014)], mas estes ou não estão autorizados a ser aplicados em olivais de países europeus ou são menos eficientes em termos económicos. Os fungicidas cúpricos (hidróxido de cobre, oxicloreto de cobre, sulfato de cobre e sulfato de cobre e cálcio – mistura bordalesa) com ação preventiva e a trifloxistrobina (fungicida sistémico) com ação preventiva e também curativa são os únicos pesticidas homologados para o combate à gafa em Portugal e com venda autorizada pela DGAV – Direção Geral de Alimentação e Veterinária (http://www.dgav.pt/fitofarmacuticos/guia/finalidades_guia/Insec&Fung/Culturas/oliveira.htm).

A antecipação da colheita poderá ser uma das estratégias mais importantes a aplicar para que as azeitonas não sejam afetadas pela doença, uma vez que se sabe que a suscetibilidade da azeitona aumenta com o aumento do grau de maturidade (Gomes *et al.*, 2009; Moral *et al.*, 2015).

As restrições regulamentares sobre o uso de pesticidas, juntamente com a consciencialização sobre seu impacto na saúde e no meio ambiente, têm direcionado a investigação no sentido de se desenvolverem alternativas de controlo de doenças mais ecológicas, como por exemplo o controlo biológico.

Os avanços alcançados na identificação e investigação de agentes endófitos e epifíticos permitiram selecionar agentes de controlo biológico contra agentes patogénicos causadores de antracnose. Três espécies de fungos epifíticos encontrados em oliveiras, *Quambalaria cyaneascens*, *Epicoccum nigrum* e *Chaetomium globosum* mostraram inibir o crescimento (coeficientes de inibição até 30,9%), esporulação (de 46 a 86%) e germinação (de 21 a 74%), bem como causar anomalias nas hifas de um agente patogénico causador de gafa obtido no Nordeste de Portugal (Preto *et al.*, 2017). Também Landum *et al.* (2016) verificaram a inibição do crescimento, em cerca de 27%, num isolado de *C. acutatum* s.l. causado por *Alternaria* sp. epifítica da oliveira, um efeito presumivelmente devido à presença de compostos voláteis. Recentemente foi obtida da romãzeira uma preparação natural antifúngica que se revelou segura e eficaz no controlo da gafa.

O extrato obtido a partir da casca revelou possuir uma grande atividade antifúngica *in vitro* contra *C. acutatum* s.s. e foi muito eficaz tanto em testes preventivos quanto curativos em frutos inoculados artificialmente. Dependendo da concentração do produto, a incidência da doença foi reduzida em 77,6, 57,0 e 51,8%, através de dois tratamentos realizados 30 e 15 dias antes do surto epidêmico esperado. Também foi registada uma resistência induzida nos tecidos de azeitonas tratadas (Pangallo *et al.*, 2017).

CONCLUSÕES E PERSPETIVAS FUTURAS

Nos últimos anos têm ocorrido mudanças profundas no que diz respeito aos sistemas de produção, colheita e processamento pós-colheita

da azeitona e produção de azeite. Por outro lado também estão a ocorrer mudanças na distribuição geográfica das populações dos agentes patogénicos e na sua taxonomia. Um conhecimento detalhado da diversidade dos agentes patogénicos, da dinâmica populacional e das interações hospedeiro-agente patogénico é fundamental para a implementação de estratégias duradouras e eficazes. Neste sentido, deve ser tido em conta que no centro e sul de Portugal predomina *C. nymphaeae* sendo *C. gode-tiae* minoritário, situação que se inverte em Trás-os-Montes. Deve ainda ser tido em conta a recente e súbita dispersão de *C. acutatum* s.s. em diversos países da bacia mediterrânica. Os programas de melhoramento de plantas visando a resistência à gafa deverão tomar em consideração estas dinâmicas populacionais e estar preparados para lidar com elas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, J.V. (1899) – La gaffa des olives en Portugal. *Bulletin de la Société Mycologique de France*, vol. 15, p. 90-94.
- Baroncelli, R.; Talhinhos, P.; Pensec, F.; Sukno, S.A.; Le Floch, G. & Thon, M. (2017) – The *Colletotrichum acutatum* Species Complex as a Model System to Study Evolution and Host Specialization in Plant Pathogens. *Frontiers in Microbiology*, vol. 8, art. 2001. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02001>
- Carvalho, M.T.; Simões-Lopes, P. & Silva, M.J.M. (2008) – Influence of different olive infection rates of *Colletotrichum acutatum* on some important olive oil chemical parameters. *Acta Horticulturae*, vol. 791, p. 555-559. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2008.791.85>
- Chattaoui, M.; Raya, M.C.; Bouri, M.; Moral, J.; Perez-Rodriguez, M.; Trapero, A.; Msallem, M. & Rhouma, A. (2016) – Characterization of a *Colletotrichum* population causing anthracnose disease on olive in northern Tunisia. *Journal of Applied Microbiology*, vol. 120, n. 5, p. 1368-1381. <https://doi.org/10.1111/jam.13096>
- Damm, U.; Cannon, P.F.; Woundenberg, J.H.C. & Crous, P.W. (2012) – The *Colletotrichum acutatum* species complex. *Studies in Mycology*, vol. 73, n. 1, p. 27-113. <https://doi.org/10.3114/sim0010>
- De Silva, D.D.; Crous, P.W.; Ades, P.K.; Hyde, K.D. & Taylor, P.W.J. (2017) – Life styles of *Colletotrichum* species and implications for plant biosecurity. *Fungal Biology Reviews*, vol. 31, n. 3, p. 155-168. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2017.05.001>
- Fones, H.N. & Gurr, S.J. (2017) – NO_x gases and the unpredictability of emerging plant pathogens under climate change. *BMC Biology*, vol. 15, n. 36. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0376-4>
- Gomes, S.; Bacelar, E.; Martins-Lopes, P.; Carvalho, T. & Guedes-Pinto, H. (2012) – Infection Process of Olive Fruits by *Colletotrichum acutatum* and the Protective Role of the Cuticle and Epidermis. *Journal of Agricultural Science*, vol. 4, n. 2, p. 101-110. <http://dx.doi.org/10.5539/jas.v4n2p101>
- Graniti, A.; Frisullo, S.; Pennisi, A.M. & Magnano di San, & Lio G. (1993) – Infections of *Glomerella cingulata* on olive in Italy. *EPPO Bulletin*, vol. 23, n. 3, p. 457-465. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2338.1993.tb01353.x>
- Iliadi, M.K.; Tjamos, E.; Antoniou, P. & Tsitsigiannis, D.I. (2018) – First Report of *Colletotrichum acutatum* causing anthracnose on Olives in Greece. *Plant Disease*, vol. 102, n. 4, p. 820. <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS-09-17-1451-PDN>

- Landum, M.C.; Félix, M.R.; Alho, J.; Garcia, R.; Cabrita, M.J.; Rei, F. & Varanda, C. (2016) – Antagonistic activity of fungi of *Olea europaea* L. against *Colletotrichum acutatum*. *Microbiological Research*, vol. 183, p. 100-108. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2015.12.001>
- Loureiro, A.; Talhinhos, P.; Ramos, A.P.; Cabral, A. & Oliveira, H. (2017) – Population dynamics of olive anthracnose pathogens in Portugal. In: 4.^a Conferência Anual Rede Agro, 3 de Maio, Lisboa. P03.
- Martín, M.P. & García-Figueres, F. (1999) – *Colletotrichum acutatum* and *C. gloeosporioides* cause anthracnose on olives. *European Journal of Plant Pathology*, vol. 105, n. 8, p. 733-741. <https://doi.org/10.1023/A:1008785703330>
- Moral, J.; Bouhmidi, K. & Trapero, A. (2008) – Influence of fruit maturity, cultivar susceptibility, and inoculation method on infection of olive fruit by *Colletotrichum acutatum*. *Plant Disease*, vol. 92, n. 10, p. 1421-1426. <https://doi.org/10.1094/PDIS-92-10-1421>
- Moral, J.; de Oliveira, R. & Trapero, A. (2009) – Elucidation of disease cycle of olive anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum*. *Phytopathology*, vol. 99, n. 5, p. 548-556. <https://doi.org/10.1094/PHTO-99-5-0548>
- Moral, J.; Jurado-Bello, J.; Sánchez, M.I.; Oliveira, R. & Trapero, A. (2012) – Effect of temperature, wetness duration, and planting density on olive anthracnose caused by *Colletotrichum* spp. *Phytopathology*, vol. 102, n. 10, p. 974-981. <https://doi.org/10.1094/PHTO-12-11-0343>
- Moral, J. & Trapero, A. (2012) – Mummified fruit as a source of inoculum and disease dynamics of olive anthracnose caused by *Colletotrichum* spp. *Phytopathology*, vol. 102, n. 10, p. 982-989. <https://doi.org/10.1094/PHTO-12-11-0344>
- Moral, J.; Xaviér, C.; Roca, L.F.; Romero, J.; Moreda, W. & Trapero, A. (2014) – La Antracnosis del olivo y su efecto en la calidad del aceite. *Grasas y Aceites*, vol. 65, n. 2, art. e028. <https://doi.org/10.3989/gya.110913>
- Moral, J.; Xaviér, C.; Roca, L.F.; Viruega, J.R.; Roca, L.F.; Caballero, J. & Trapero, A. (2017) – Variability in Susceptibility to Anthracnose in the World Collection of Olive Cultivars of Cordoba (Spain). *Frontiers in Plant Science*, vol. 8, art. 1892. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01892>
- Mosca, S.; Li Destri Nicosia, M.G.; Cacciola, S.O. & Schena, L. (2014) – Molecular Analysis of *Colletotrichum* Species in the Carposphere and Phyllosphere of Olive. *PLoS One*, vol. 9, art. e114031. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114031>
- Pangallo, S.; Nicosia, M.G.L.D.; Agosteo, G.E.; Abdelfattah, A.; Romeo, F.V.; Cacciola, S.O.; Rapisarda, P. & Schena, L. (2017) – Evaluation of a pomegranate peel extract as an alternative means to control olive anthracnose. *Phytopathology*, vol. 107, n. 12, p. 1462-1467. <https://doi.org/10.1094/PHTO-04-17-0133-R>
- Peres, N.A.; Timmer, L.W.; Adaskaveg, J.E. & Correll, J.C. (2005) – Life styles of *Colletotrichum acutatum*. *Plant Disease*, vol. 89, n. 8, p. 784-796. <https://doi.org/10.1094/PD-89-0784>
- Perfect, S.E.; Hughes, H.B.; O'Connell, R.J. & Green, J.R. (1999) – *Colletotrichum*: a model genus for studies on pathology and fungal-plant interactions. *Fungal Genetics and Biology*, vol. 27, n. 2-3, p. 186-198. <https://doi.org/10.1006/fgbi.1999.1143>
- Preto, G.; Martins, F.; Pereira, J.A. & Baptista, P. (2017) – Fungal community in olive fruits of cultivars with different susceptibilities to anthracnose and selection of isolates to be used as biocontrol agents. *Biological Control*, vol. 110, p. 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.03.011>
- Schena, L.; Abdelfattah, A.; Mosca, S.; Li Destri Nicosia, M.G.; Agosteo, G.E. & Cacciola, S.O. (2017) – Quantitative detection of *Colletotrichum godetiae* and *C. acutatum sensu stricto* in the phyllosphere and carposphere of olive during four phenological phases. *European Journal of Plant Pathology*, vol. 149, n. 2, p. 337-347. <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1185-x>
- Schena, L.; Mosca, S.; Cacciola, S.O.; Faedda, R.; Sanzani, S.M.; Agosteo, G.E.; Sergeeva, V. & Magnano di San Lio, G. (2014) – Species of the *Colletotrichum gloeosporioides* and *C. boninense* complexes associated with olive anthracnose. *Plant Pathology*, vol. 63, n. 2, p. 437-336. <https://doi.org/10.1111/ppa.12110>
- Sergeeva, V. (2011) – Anthracnose in olives: symptoms, disease cycle and management. In: 4th International Conference for Olive Tree and Olive Products – OLIVEBIOTEQ, Chania, Greece, vol. 1, p. 269-274.
- Sergeeva, V. & Spooner-Hart, R. (2010) – Anthracnose and Queensland fruit fly in olives. *The Olive Press*, vol. 16, p. 23-24.
- Sergeeva, V.; Spooner-Hart, R. & Nair, N.G. (2008) – First report of *Colletotrichum acutatum* and *C. gloeosporioides* causing leaf spots of olives (*Olea europaea*) in Australia. *Australasian Plant Disease Notes*, vol. 3, n. 1, p.143-144. <https://doi.org/10.1071/DN08055>

- Shivas, R.G. & Tan, Y.P. (2009) – A taxonomic re-assessment of *Colletotrichum acutatum* in Australia, introducing *C. fioriniae* comb. nov. and *C. simmondsii* sp. nov. *Fungal Diversity*, vol. 39, p. 111-122.
- Sreenivasaprasad, S. & Talhinhas, P. (2005) – Genotypic and phenotypic diversity in *Colletotrichum acutatum*, a cosmopolitan pathogen causing anthracnose on a wide range of hosts. *Molecular Plant Pathology*, vol. 6, n. 4, p. 361-378. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2005.00291.x>
- Talhinhas, P.; Gonçalves, E.; Sreenivasaprasad, S. & Oliveira, H. (2015) – Virulence diversity of anthracnose pathogens (*Colletotrichum acutatum* and *C. gloeosporioides* complexes) on eight olive cultivars commonly grown in Portugal. *European Journal of Plant Pathology*, vol. 142, n. 1, p. 73-83. <https://doi.org/10.1007/s10658-014-0590-7>
- Talhinhas, P.; Mota-Capitão, C.; Martins, S.; Ramos, A.P.; Neves-Martins, J.; Guerra-Guimarães, L.; Várzea, V.; Silva, M.C.; Sreenivasaprasad, S. & Oliveira, H. (2011) – Epidemiology, histopathology and aetiology of olive anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum* and *C. gloeosporioides* in Portugal. *Plant Pathology*, vol. 60, n. 3, p. 483-495. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02397.x>
- Talhinhas, P.; Neves-Martins, J.; Oliveira, H. & Sreenivasaprasad, S. (2009) – The distinctive population structure of *Colletotrichum* species associated with olive anthracnose in the Algarve region of Portugal reflects a host-pathogen diversity hot spot. *FEMS Microbiology Letters* vol. 296, n. 1, p. 31-38. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2009.01613.x>
- Talhinhas, P.; Sreenivasaprasad, S.; Neves-Martins, J. & Oliveira, H. (2005) – Molecular and phenotypic analyses reveal the association of diverse *Colletotrichum acutatum* groups and a low level of *C. gloeosporioides* with olive anthracnose. *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 71, n. 6, p. 2987-2998. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.6.2987-2998.2005>
- von Arx, J.A. (1970) – A revision of the fungi classified as *Gloeosporium*. *Bibliotheca Mycologica*, vol. 24, p. 1-203.
- Weir, B.; Johnston, P.R. & Damm, U. (2012) – The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex. *Studies in Mycology*, vol. 73, n. 1, p. 115-180. <https://doi.org/10.3114/sim0011>
- Whitelaw-Weckert, M.; Curtin, S.J.; Huang, R.; Steel, C.C.; Blanchard, C.L. & Roffey, P.E. (2007) – Phylogenetic relationships and pathogenicity of *Colletotrichum acutatum* isolates from grape in subtropical Australia. *Plant Pathology*, vol. 56, n. 3, p. 448-463. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01569.x>
- Zachos, D.G. & Makris, S.A. (1963) – Recherches sur le *Gloeosporium olivarum* Alm. en Grèce III. Épidémiologie de la maladie. *Annales de l'Institut Phytopathologique Benaki, Nouvelle Série*, vol. 5, p. 238-259.