식물병연구
Res. Plant Dis. 8(3) : 131-145 (2002)

Research in Plant Disease
©The Korean Society of Plant Pathology

고추역병 저항성과 방제에 대한 연구*

황 병 국*
고려대학교 생명환경과학대학 식물병분자생물학실험실

Studies of Resistance of Pepper to Phytophthora Blight and Its Control*

Byung Kook Hwang*
Laboratory of Molecular Plant Pathology, College of Life & Environmental Sciences, Korea University, Seoul 136-701, Korea
(Received on July 18, 2002)

고추는 우리나라에 들어온지 300여 년이 지나는 동안 한국인의 식생활에 뿌리깊이 토착화되어 전통적 식생활에 빼놓을 수 없는 중요한 식품이 되고 있다. 고추는 생산적 면에서도 전체 채소재배면적중에서 가장 많이 재배되고 있는 양념채소작물로서 농가소득에 기여도가 높다. 고추재배면적은 85,000 ha로써 전체 채소재배면적의 22.5%를 차지하고 있는 실정이고(김병수 등, 1995), 고추의 국민 1인당 소비량은 1985년의 1.5 kg에서 매년 평균 7.1%씩 증가하여 1993년에는 2.6 kg이 되고 있다.

고추는 여러 작물 중에서 재배기간이 길며 높은 온도를 요구하는 고온성 채소류에 속하고 약광선에서도 잘 견딜 수 있다. 비닐로 덮은 육묘상에 고추종자를 2월에 보통 파종하여 5월에 본포에 정식, 고추열매를 첫서리가 올 때까지 8월-10월에 수확한다. 특히 농부들에게 고추만큼 수익성이 좋은 대체작물이 없기 때문에 비옥한 경작지에 고추의 연작이 불가피하고, 척박하여 다른 작물의 재배에 부적합한 산간경사지까지 고추재배가 확대되고 있다. 따라서 고추연작으로 인하여 토양의 물리, 화학적 성질의 변화, 유해독성물의 축적, 토양 병원균의 증가로 여러 가지 문제를 야기하여 고추재배에 큰 타격을 주고 있다.

고추역병은 고추재배에 있어 가장 피해가 심한 병으로서 우리나라 고추생산에 큰 감수요인이 되고 있다. 이 병은 묘상부터 전생육기간에 걸쳐 발생하며 특히 비가 많이 오는 6월 하순부터 8월말까지 뿌리와 줄기, 그리고 잎과 열매에 발생하며 이어짓기를 하는 밭이나 비닐하우스에서 고추의 작황을 좌우한다. 역병의 피해는 고추를 이어짓기함으로써 토양전염되는 역병균의 전염원이 매년 증가하기 때문이기도 하지만 역병이 발생하기 쉬운 여름철에 장마가 겹치므로 물빠짐이 나빠지거나 침수가 되기 때문에 피해가 증가하는 요인이 되고 있다. 최근에 고추재배는 노지뿐만 아니라 비닐하우스 재배면적도 급격히 증가되고 있으며 재배기술의 지역적인 특이성으로 인하여 주산지화되고 있다. 이러한 단지에서 고추만큼 소득을 올릴 수 있는 대체작물이 없기 때문에 자연히 이어짓기가 불가피하게 되고 그로 인하여 고추역병이 완전히 고사되는 시기까지를 재배시한으로 보고있는 실정이다.

고추역병을 일으키는 병원균(*Phytophthora capsici*)은 토양전염되기 때문에 방제상의 많은 문제점을 가지고 있다. 고추역병은 토양살균제를 처리하여 쉽게 방제가 되지 않을 뿐 아니라 병든 포기가 생기게 되면 병원균이 비바람에 의하여 식물체 윗부분에 피해를 일으키게 됨으로 윤작을 실시하여 1차전염원을 제거하거나 길항균을 이용한 생물적 방제, 저항성 고추품종을 재배하는 것이 가장 효과적인 역병방제법이라고 할 수 있다. 그럼에도 불구하고 약제살포를 통한 역병방제를 상당히 효과적으로 농가에서 실행하고 있는 실정이다.

고추역병균의 토양전염원을 효율적으로 감소시킬 수 있는 방법이 없어서 우리나라의 고추재배지역에서 역병발생이 자주 일어나고 있다. 연평균 병발생수율(disease incidence)은 주요 고추재배지역에서 8-25%이었으며 역병발생이 심했던 1986년에는 병발생수율이 60%를 초과한 지역이 조사한 지역의 1/3에 달하였다(Yang *et al.*, 1991).

*본고는 제1회 한국식물병리학회 학술상(2002년 4월 26일 충남대학교)수상 기념 초청논문입니다.

*Corresponding author
Phone)+82-2-3290-3061, Fax)+82-2-925-1970
E-mail)bkhwang@korea.ac.kr

우리나라에서는 1980년대에 와서 고추역병에 대한 연구가 활발하게 진행되어 큰 진전을 보이고 있다(Hwang and Kim, 1995). 현재까지 필자의 연구실에서 20여 년 동안 고추역병의 저항성과 방제법에 대해 실험하여 국내 외 학술지 내 발표된 연구내용을 주로 종합하여 분석, 검토하였다.

고추역병균의 유전적 변이

역병균의 병원성 변이. *P. capsici*가 고추식물에서 레이스(pathogenic race)를 생성한다는 증거가 현재까지 알려져 있지 않으나 여러 가지 기주식물에서 역병균주간에 병원력(virulence)이 다르다는 보고가 있다. Polach와 Webster (1972)는 상이한 기주식물에서의 병원성(Pathogenicity)을 토대로 *P. capsici*를 14병원계통(strain)으로 분류하였으나 고추품종에 따라서는 병원성분화를 발견치 못하였다. 이들의 연구에서 A1과 A2교배형을 교배하여 얻은 391단일 난포자 후대에서 병원성과 교배형(mating type)간에 재조합(recombination)이 일어남이 확인되었다. 고추식물의 저항성을 붕괴시키기 위하여 *P. capsici*는 적어도 2개의 병원성 유전자가 역할한다. 한국고추품종에 대하여 세계 여러 지역에서 유래된 *P. capsici*균주에 병원력의 변이가 나타나나 한국고추 유전형으로는 이들 *P. capsici* 균주에서 레이스(pathotype)를 유별시키지 못하였다(Yang *et al.*, 1989; Kim and Hwang, 1992). 그러나 한국, 유럽, New Mexico에서 유래된 이들 균주를 사용하여 mtDNA의 RFLP를 분석하였을 때 역병균주에 크나큰 유전적 변이가 있는 것으로 보아서(Hwang *et al.*, 1991) 자연에 존재하는 역병균주의 병원력에 변이가 있을 것이다. 최근에 Bowers와 Mitchell(1991)는 *P. capsici*균주간에 교배에서 유래된 난포자 후대는 고추식물에 병을 일으키는 병원력에 차이가 있음을 논증하였다.

유묘기의 고추식물에서 한국품종, 미국품종, PI계통등은 모든 *P. capsici*균주에 대하여 감수성을 보였고 양적으로 차이가 있었다(Yang *et al.*, 1989; Kim and Hwang *et al.*, 1994). 이처럼 유묘기의 고추식물에서는 고추역병에 대해 과민형저항성이 발현되지 않는다. 그러나 8엽기의 고추식물에 역병균을 접종하면 고추품종과 *P. capsici*균주간에 수직적으로 판별반응(differential interaction)이 유도된다(Fig. 1).

이 생육기에서 한국품종과 미국품종은 고추역병균주에 고도로 감수성이나 PI 201234와 PI 201238같은 PI계통은 몇가지 고추역병균주와 판별적으로 상호반응하여 *P. capsici*에도 병원성분화의 발생가능성이 있다(Hwang *et al.*, 1996).

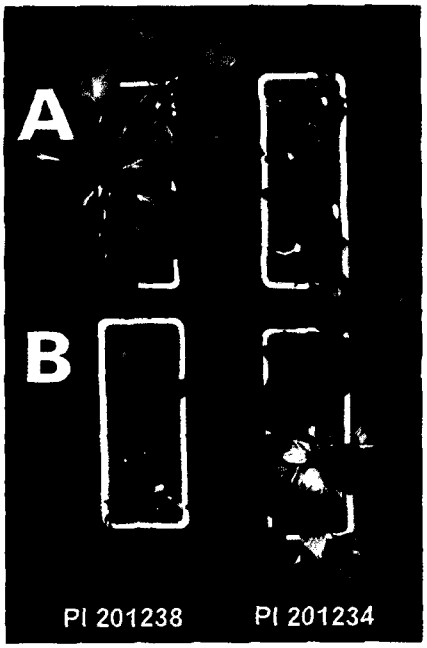

Fig. 1. Differential interaction of the pepper accession PI 201238 and PI 201234 after inoculation by the stem-wound technique with each of *Phytophthora capsici* isolates 87E1(**A**) and CBS178.26(**B**) at eight-leaf stage (Hwang *et al.*, 1996).

*P. capsici*균주내에도 병원력에서 상당히 변이가 있음이 관찰된다. 역병에 대한 고추품종의 저항성은 고추식물의 초기생육기보다 후기 생육기에 뚜렷하게 발현된다. 따라서 이러한 성체식물저항성은 *P. capsici*균주의 비병원성(avirulence)을 탐색하는데 중요한 역할을 한다. PI고추계통은 *P. capsici*에 대해 저항성유전자를 가지고 있으므로 8-12엽기에서 *P. capsici*의 병원성분화(레이스) 발생을 확인할 수 있을 것이다.

결론적으로 역병균의 병원성 특이성은 고추식물의 생육후기에 몇가지 고추 PI계통에서 수직적으로 작동하므로 역병균에도 레이스가 발생할 가능성이 크다. 그러나 *P. capsici*레이스를 동정하기 위한 판별품종(differential cultivars)을 설정하기 위해서는 많은 저항성 유전자를 가진 고추유전자형과 다양한 비병원성 유전자를 지닌 *P. capsici*균주를 수집하여 시험해야 할 것이다.

역병균주의 약제저항성변이. 병원균에 대한 저항성품종의 육종노력의 성패는 병원균집단의 변이능력에 따라 좌우된다. 병원균 다양성(diversity)은 크게 세포 유전적 성질에 달려있다. *P. capsici*에는 2가지 교배형(mating type) A1, A2가 존재하므로 유성적 재조합(sexual recombination)으로 핵유전정보의 교환이 가능하며 체세포균사간의 균사융합(anastomosis)이 일어나 세포질적 유전요인의 교환

도 가능하다. *Phytophthora*종의 병원성의 유전에 대해서는 감자역병균(*P. infestans*)에서는 활발히 연구되어 왔으나 고추역병균은 이의 연구가 미미한 실정이다.

곰팡이는 병원성에서 변이가 크고 변화할 수 있는 특성을 유지하는 여러 가지 방식이 있는 것 같다. 대립유전자의 변이는 돌연변이(mutation)에서 유래되고 실제 돌연변이는 유전적 변화의 급격한 방식이라고 알려져 있다. 유전적 및 체세포적 재조합은 핵유전 정보의 교환과 재배열을 일으킨다. 균사융합(anastomosis)은 세포질과 핵을 교환하게 하여 결과적으로 세포질적 유전요인을 교환하게 하고 異核接合體(heterokaryon)를 생산하게 한다.

이용가능한 선발용 표현형 marker가 없으며 유성적 교배로 생성된 난포자가 실험실 조건에서 거의 발아하지 않으므로 *Phytophthora capsici*에 있어서 병원성(pathogenicity)과 약제저항성(drug-resistance)의 유전은 잘 규명되어 있지 못한 실정이다(Shaw, 1983). *Phytophthora*에서 균사융합(Long and Keen, 1977)이나 원형질체 융합(Layton and Kuhn, 1988a,b; Lucas *et al.*, 1990)을 행하여 실험적으로 異核接合體(heterokaryon)를 생성했다. 이때에 이핵접합체와 후대(progeny)를 모균주(parental isolate)와 구별하기 위하여 선발용 표현형 marker가 필요하다. 열성영양변이체 돌연변이(recessive auxotrophic mutation)와 우성약제저항성 돌연변이(dominant drug-resistant mutation)가 선발을 위해 사용되지만 약제저항성이 우성형질로서 후대검정에 유용하므로 *Phytophthora*의 유전분석을 위한 표현형 marker로서 더 적당하다. 이핵접합체는 하나의 원형질체나 균사에 유전적으로 다른 핵(nucleus)을 가지고 있다.

*P. capsici*의 약제저항성인 돌연변이 균주에서 원형질체(protoplast)를 얻어 융합시켜서 이핵접합체(heterokaryon)를 형성시켰다(Yi *et al.*, 1993; Hwang and Yi, 1993). 이들 이핵접합체는 metalaxyl과 fluorotryptophan 모두에게 저항성이었다. 약제저항성 돌연변이 균주와 이핵접합체는 모균주와 같은 교배형(mating type)을 나타내고 이들중 몇 균주들은 고추에 대한 병원성을 상실하였다. 이들 이핵접합체의 후대검정결과 고추역병균에서는 체세포융합(somatic fusion)후에 핵융합(karyogamy)이 일어나며, 다른 한편으로는원형질체융합(protoplast fusion)에 의해 이핵융합(heterokaryosis)도 일어난다. 이처럼 *P. capsici*는 이질균사(heterothallic)를 형성하여 교잡(hybridization)을 통하여 변이가 발생하지만 균사접합(anastomosis)의 결과로서 균사세포에 유전적으로 다른 핵을 갖는 이핵융합(heterkaryosis)이 일어나 개체간에 변이가 발생하는 것 같다.

Metalaxyl은 살균효과가 매우 훌륭하지만 노균목(Peronosporales)에 속하는 노균병균과 역병균에 대해 약제저항성 발생보고가 있어 이 metalaxyl의 실용적 사용에 많은 어려움을 야기하고 있다. 특히 네델란드(Davidse *et al.*, 1989), 이스라엘(Cohen *et al.*, 1979; Reuveni *et al.*, 1980)등지에서 토마토역병균(*P. infestans*)과 오이노균병균(*Pseudoperonospora cubensis*)균주중 metalaxyl에 대해 저항성을 보이는 균주들이 실제 재배포장에서 발견되었다. 우리나라에서도 *P. capsici*의 자연발생 균주중에는 약제저항성 균주가 있어 metalaxyl의 방제효과가 떨어지고 있음이 보고되고 있다(Ham *et al.*, 1991a; Oh and Kim, 1992).

우리나라의 고추재배포장에서 분리한 *P. capsici*균주는 metalaxyl에 대한 감수성이 상당히 달랐으나 고도 저항성을 보이는 균주는 없었다(Ham *et al.*, 1991a). 그러나 돌연변이 유도물질(*N*-methyl-*N'*-nitro-*N*-nitrosoguanidine, MNNG)을 *P. capsici*의 유주자에 처리하여 metalaxyl에 저항성인 돌연변이 균주를 얻을 수 있다(Ham *et al.*, 1991b). 이러한 저항성 돌연변이 균주는 배지에서 metalaxyl에 대해 안정한 저항성을 유지하였으나 약제가 첨가되지 않은 배지에서 포자낭형성이 낮아 자연에서 감수성균주에 비하여 낮은 적응도(fitness)를 보일지도 모른다.

시험된 대부분의 한국균주가 metalaxyl에 대해 고도로 감수성이므로 한국의 고추재배지역 포장에는 metalaxyl에 대한 저항성 역병균주가 아직 발생치 않은 것 같다. 특히 우리나라에서는 역병방제를 위하여 metalaxyl을 단독적으로 살포하기보다는 구리제(copper oxychloride)나 mancozeb, dithianon의 혼합제가 사용되기 때문에 역병방제에서 약제저항성 발생이 크게 문제되지 않나 사료된다(Sung and Hwang, 1988).

고추역병에 대한 저항성

고추의 생육기, 접종원농도, 접종방법에 따른 저항성 수준

역병에 대한 고추의 저항성은 1960년에 Kimble과 Grogan이 처음으로 보고하였고(Kimble and Grogan, 1960), 이 저항성은 부가효과(additive effect)가 없이 독립적으로 작용하는 2개의 우성유전자(dominant gene)에 의해 조종되거나(Smith *et al.*, 1967; Polach and Webster, 1972), 수정유전자(modifier)와 함께 단일 우성유전자가 관여한다고 알려져 있다(Barksdale *et al.*, 1984). 그러나, 고추역병균의 접종원 농도를 높이면 저항성 식물이라 할지라도 병징이 발생한다. 줄기 상처 접종방법이나 토양관주로 고추역병균(*Phytophthora capsici*)을 고추식물에 접종하면 감수성식물에서는 줄기가 갈변하며 병반이 신장되고, 전체 식물이 시들고 잎이 떨어지며, 어린식물에서는 잘록현상이 일어난다. 역병이 감염된 저항성식물에서는 병징이 나

타나지 않거나, 암갈색의 띠모양의 과민성병징이 줄기에서서히 진전되거나 정지된다. 저항성 식물에서는 암갈색의 병징이 있어도 낙엽이나 시들음 증상이 나타나지 않는다. 장마철의 고추재배포장에서 저항성품종을 침해할 수 있는 병원력이 강한 고추역병균주가 발생하므로 저항성 고추품종을 재배하여 역병을 방제하는데 많은 어려움이 있다. 그러므로 고추 역병에 대해 저항성고추품종 육종에 이용토록 안정되고 지속적인 저항성원을 찾기 위하여 많은 연구가 행해지고 있다(Kimble and Grogan, 1960; Smith *et al.*, 1967; Pochard and Daubeze, 1980; Barksdale *et al.*, 1984). 고추역병은 실제 고추재배에서 어린식물에서보다 성체식물에서 문제가 되므로 성체식물에 저항성원을 찾아야 한다. 최근에 고추식물이 성숙하여감에 따라 뚜렷하게 발현되는 나이관련저항성(age-related resistance)이 고추역병의 감염을 효과적으로 줄일 수 있다고 알려져 있다(Kim *et al.*, 1989).

고추역병에 대한 고추식물의 저항성발현은 접종원 농도와 배양시간에 따라 영향받는다. 역병균의 접종원 농도가 높으면 저항성식물에서도 병징이 나타난다(Barksdale *et al.*, 1984; Kim *et al.*, 1989). 10^2유주자/m*l*를 엽면살포하면 6엽기와 12엽기의 저항성고추품종 킹건의 병징이 발생하지 않았으나 10^4-10^5유주자/m*l*를 접종하면 6엽기의 어린 식물이 접종 후 5-10일 내에 완전히 고사하였다. 저항성품종과 성숙한 식물에서 역병균 배양기간(incubation period)이 감수성품종과 어린식물에서 보다 더 길다. Smith 등(1967)은 고추식물이 역병균에 오랫동안 노출됨에 따라 고추역병에 대한 저항성이 붕괴된다고 보고하고 있다.

접종방법에 따라 고추역병에 대한 저항성 수준이 다르게 나타날 수 있으므로 저항성 고추품종 선발시 적절한 접종방법을 사용해야 한다. 토양관주, 줄기상처접종법 및 엽면살포접종법을 사용하여 여러생육기의 고추식물에 접종할 수 있다. 그러나 4엽기까지의 어린식물에 위에 언급한 3가지 접종방법을 사용하여 역병균을 접종하면 한별, 킹건 등의 한국고추 품종처럼 저항성 차이가 양적으로 나타나는 고추식물에서는 저항성수준을 구별할 수 없다. 특히 Barksdale 등(1984)은 역병균을 잎접종하여 저항성고추계통을 선별할 수 있고 온실이나 포장에서 감염된 토양에서 얻어진 저항성수준과 비슷한 결과를 얻을 수 있다고 보고하고 있으나, 잎에 접종하면 토양관주나 줄기상처 접종방법보다 제1분지 개화기의 성체식물에서 저항성 수준을 유별시키지 못하는 것 같다(Kim *et al.*, 1989). 고추뿌리나 줄기에서 저항성을 조정하는 유전적요인이 고추잎에서는 작동하지 못하는 것으로 해석된다. 고추품종의 저항성을 평가하는 데는 토양관주, 줄기상처 접종을 사용하는 것이 적절하며 특히 줄기상처 접종법이 저항성 고추 품종선발에 가장 바람직한 접종방법이다. 토양관주 접종시 고추식물의 뿌리에 역병균유주자가 접촉되지 않을 경우 병발생이 기피되어 감수성 식물이라 할지라도 저항성식물로 잘못 평가될 수 있다. 땅갓부분 줄기에 상처를 낸 후 유주자 현탁액이 흠뻑 젖은 솜을 상처 난 줄기에 놓아 접종하면 소수의 식물을 이용하여서도 저항성 정도를 정확하게 평가 가능하다(Kim and Hwang, 1992; Hwang *et al.*, 1993; Hwang *et al.*, 1996).

고추품종의 저항성수준

온실조건에서 토양관주법, 줄기상처법을 이용하여 고추역병균의 유주자 현탁액을 유묘기에서 개화기까지 여러가지 고추생육기에 접종함으로서 고추품종의 역병에 대한 저항성수준을 평가할 수 있다.

역병에 대한 고추식물의 저항성수준을 양적, 질적 평가를 위하여 병피해도(disease severity)와 감염형(infection type)는 다음의 조사기준(0-5 scale)에 따라 조사된다.

0 = 고도저항성(immune or highly resistant), 병징이 나타나지 않음.
1 = 저항성(resistant), 줄기에 과민성, 암갈색 병반이 있고 갈색병징과 함께 잎이 시들음.
2 = 중도저항성(moderately resistant), 갈색병반이 줄기에서서히 진전되고 식물의 30-50%가 병진전.
3 = 중도감수성(moderately susceptible), 줄기병반이 식물체길이의 1/2까지 진전되고 식물의 50-70%가 병진전.
4 = 감수성(susceptible), 줄기병반이 shoot끝까지 진전되고 식물의 70-90%가 병진전.
5 = 고도감수성(highly susceptible), 식물이 완전고사.

우리나라의 재배품종, 미국재배 및 육성품종, PI계통 등의 다양한 유전자원의 고추품종들이 역병에 대해 2-4엽기의 고추유묘 식물에서 감수성을 보였으나 식물이 성숙하여감에 따라 저항성이 증가한다(Kim *et al.*, 1989). 불란서, 네델란드, 불가리아, 이탈리아, 뉴멕시코, 미국, 한국에서 유래한 여러 가지 고추역병균주를 한국의 고추재배품종에 접종하였을 때 모든 고추식물에 병징이 발생했으며 과민성인 저항성 병징이 발견되지 않았다(Kim and Hwang, 1992). 역병에 대해 현재 재배되고 있는 한국고추 품종에서는 일반적으로 고도 저항성을 보이는 품종은 없는 것 같으며 저항성 수준의 차이는 질적으로 나타나지 않고 양적인 차이를 보였다. 킹건, 만강, 진솔 등의 한국고추 품종이 역병에 대해 저항성이 있었고 한별, 적토

마, 일월근이 고도감수성이다.

고추식물이 성숙하여감에 따라 8엽기 이후의 몇가지 PI 계통의 고추식물에서 과민성을 보이는 뚜렷한 저항성 반응이 관찰되었다(Hwang *et al.*, 1996). 아세아채소연구소(The Asian Vegetable Research and Development Center)에서 유래한 고추계통 CO 1176(PI 201234), CO 2227(PI 188478), CO 0352(PM 217), CO 3289(T.C. 3191), CO 2289(PI 201238)는 8엽기에서 여러지역에서 유래된 몇 가지 고추역병균(*P. capsici*)균주에 대해 고도저항성(scale 0)을 보였고 또한 고추품종과 균주간에 수직적으로 판별반응(differential reaction)이 유도되었다. 이들 고추계통은 12엽기에서도 고도저항성을 나타내었다. 8엽기에서 고도로 감수성인 한국품종과 미국품종에서도 12엽기에서 고추역병이 서서히 진전되었다(Hwang *et al.*, 1996). 고추식물이 성숙하여감에 따라 모든 고추품종이 점차 저항성으로 변하지만(Kim *et al.*, 1989), 성체식물저항성(age-related resistance)은 역병진전을 억제시킬 수 있는 몇가지 저항성유전자를 지닌 고추유전자형(pepper genotype)에서 더 분명하게 발현된다. 더욱이 특정 고추식물생육기에서 저항성유전자의 발현은 몇가지 *P. capsici*균주에서 이에 해당하는 비병원성유전자(avirulence gene)의 발현을 동반하게 될 것이다. 한국고추품종, 미국지역품종(Cayenne Cajun 1, 2A, 1A, 2), Durkee Cayenne는 여러 고추생육기에서 여러가지 고추역병균주에 대해 고도로 감수성이므로 고추역병에 대한 저항성 유전자를 가지고 있지 않은 것 같다. 그러나, 역병균주 CBS 178.26과 87L19에 대해 고추품종 킹건과 Capritto Cayenne는 저항성유전자를 가져서 저항성을 발현한다. 아세아채소연구소(AVRDC)유래 고추계통은 여러가지 고추역병균주에 대해 저항성을 보여 몇가지 저항성유전자가 있다고 판단된다. 고추역병에 대한 고추의 저항성유전자원을 탐색하기 위하여 전세계적으로 다양한 고추유전자형을 수집하여 유전적으로 병원성이 다양한 고추역병균주를 상이한 고추생육기에 접종, 저항성유전자분석이 체계적으로 수행될 것이 절실히 요청된다.

한국의 고추재배에서 역병이 자주 발생하는 주요 원인의 하나로 재배되고 있는 한국산 고추품종에 저항성 수준이 낮다는 것이다. 현재까지 약 140종류의 고추품종이 나왔으나 약 20개의 품종만이 널리 재배되고 있다. 이들 대부분은 F1 잡종이며 1988년 포장시험에서 시판되고 있는 15개의 주요 품종에서 고추역병에 고도저항성을 보이는 한국품종은 없었다(Yang *et al.*, 1989). 시험된 품종에 대한 역병발생수율은 역병균주에 따라 23-65% 범위를 보였다. 1990년 시험에서 만강, 킹건같은 저항성고추품종은 낮은 수준의 병발생수율을 보였다(Yeh and Kim, 1991). 역병발생이 심한 지역에서 저항성품종재배의 중요성을 인식한 농민들은 포장에서 저항성품종재배를 원하나 저항성고추품종이 열매의 질이 나쁘고 수량이 적어 재배하기를 꺼리는 농민들도 많다. 이러한 이유 때문에 역병발생이 격심하여 다른 방제법을 이용할 수 없는 고추재배지역에서만 저항성품종 이용이 국한되어 있다. 그러므로 바람직한 재배학적 특성을 지닌 저항성 고추품종의 육성이 시급하여 종묘회사와 농촌진흥청 원예연구소에서 저항성품종육종에 최대의 노력을 경주하고 있다.

저항성반응의 세포학적, 생화학적, 분자유전학적 특성

세포학적 반응. 고추역병균(*P. capsici*)에 감염된 뿌리와 줄기를 광학현미경으로 관찰하였을 때 이 병균의 균사는 피층유조직세포, 관다발(vascular bundle)과 수(pith)에 정착함을 알 수 있었다(Kim and Hwang, 1989). *P. capsici*에 감염된 고추뿌리와 줄기의 유조직세포가 완전히 파괴되며 유관속조직세포가 완전히 파괴되며 유관속조직이 심하게 피해 받지 않는다(Kim and Hwang, 1989; Hwang *et al.*, 1989). 전자현미경으로 관찰하였을 때 고추역병균에 감염된 친화적, 불친화적 반응에서 초미세구조에서 뚜렷한 차이가 없었다(Lee *et al.*, 2000e). 그러나 불친화적 반응에서 고추세포의 세포간극에 전자밀집물질적과 균사 미토콘드리아의 비정상적 구조가 관찰되었고, 이들 물질과 구조변화가 불친화적 반응에서 *P. capsici*감염에 화학적장애물로서 기능할지 모른다.

세포내용물질과 phytoalexin capsidiol의 저항성에 역할. 고추역병에 대해 저항성이며 특히 성숙한 식물에서 저항성이 뚜렷한 고추품종 킹건은 감수성품종 한별보다 여러 고추생육기에서 줄기에 낮은 수준의 fructose, glucose, sucrose을 함유하고 있다(Jeun and Hwang, 1991). 이처럼 저항성 고추품종의 줄기에 탄수화물함량이 낮으면 기주-병원체 접촉위치의 형태적 구조에 영향을 미치거나, 본래 형성된 항균성 물질이 생성되어 고추줄기에서 역병진전을 억제할지 모른다. 탄수화물과 병발생(pathogenesis)의 관계가 아직 분명하게 밝혀져 있지 않으나 저항성고추품종에 낮은 수준의 탄수화물이 존재하면 *P. capsici*이 영양소를 이용하는데 불리한 에너지원을 제공하게 된다.

고추열매가 여러 가지 병원균과 비병원균의 감염시 항균성 sesquiterpenoid phytoalexin인 capsidiol을 생성한다고 Stössl 등 (1972)이 처음으로 연구, 보고하였다. 다른 진균과 세균도 고추에 capsidiol축적을 유도한다(Stössl *et al.*, 1972; Ward *et al.*, 1973). Capsidiol축적율과 크기에 대한

연구들이 감염된 고추열매와 줄기에서 역병균의 생장과 진전을 억제할 때 이 capsidiol의 역할을 구명하기 위하여 전자현미경적 초미세구조 연구가 함께 수행되어졌다(Jones *et al.*, 1974; Hwang *et al.*, 1990). Capsidiol이 역병균에 국부감염된 고추잎부위에 축적하나(Ward, 1973), 이러한 capsidiol축적이나 capsidiol에 대한 병원진균의 감수성으로 고추식물의 저항성이나 감수성을 설명할 수는 없다. 성숙한 고추열매와 병원진균간의 친화적, 불친화적 상호작용에서 capsidiol축적이 어떠한 역할을 하는지 연구, 평가되었다(Ward and Stössl, 1972; Ward *et al.*, 1973; Stössl *et al.*, 1973; Jones *et al.*, 1975). Molot *et al.*(1981)은 *P. capsici*에 감수성이거나 저항성인 고추줄기에 capsidiol농도와 곰팡이 침입속도와의 관계를 연구한 결과, 감염부위에 capsidiol유도와 병방진전의 억제간에 연관이 없으며 저항성 반응에서 뚜렷한 차이가 없음을 확인하였다.

고추식물의 감염된 줄기에 축적된 capsidiol농도는 고추역병에 대한 저항성 수준과 상관관계가 있었다. 저항성 고추품종 킹건은 감수성품종 한별에서 보다 감염된 줄기에 더 많은 양의 capsidiol을 함유하고 있었다(Fig. 2, Hwang and Kim, 1990). 그러나 Molot *et al.*(1981)이 이미 관찰한 것처럼 capsidiol축적은 저항성 고추식물에서 역병균의 생장을 제한시키는 주요 요인은 아니며 capsidiol과 함께 다른 항균성화합물 합성이 역병균 감염으로 유도될지 모른다. 감수성 고추식물에서도 상당한 양의 capsidiol이 축적되는 것으로 보아서 감수성 고추품종도 capsidiol의 생성능력을 가지지만 capsidiol분해 등의 다른 기작이 있음을 배제하지 말아야 한다.

역병감염이 성숙된 고추식물에서 억제되면 이때에 고추의 줄기, 뿌리에서 capsidiol이 더 많이 축적된다. 역병감염이 지연되는 제1분지기의 줄기, 뿌리에서 6엽기보다 capsidiol축적이 조장되었다(Hwang and Kim, 1990). 이처럼 성숙된 고추식물의 감염된 줄기와 뿌리에 capsidiol이 축적되어 역병저항성 증대에 역할할 것이다. 고추줄기의 역병 감염시 줄기의 중간 부위보다 기부에서 역병균의 생장이 느리다. 그렇지만 역병균의 줄기접종시 줄기의 기부보다 중간부위에서 capsidiol이 더 많이 생성되었다(Hwang and Kim, 1990). 이처럼 저항성이 증가함에도 불구하고 줄기의 늙은 조직에서 capsidiol생성이 감소되는 현상은 기주 조직에서 축적되는 phytoalexin함량과 병진전과의 부(否)의 관계가 있다는 일반적 이론과는 일치하지 않는다. 따라서 줄기의 늙은 조직에서 역병저항성이 증대되는 것은 capsidiol외의 다른 억제화합물의 생성이나 형태적 장애물의 생성 등의 다른 저항성기작에 연유되리라 추측된다.

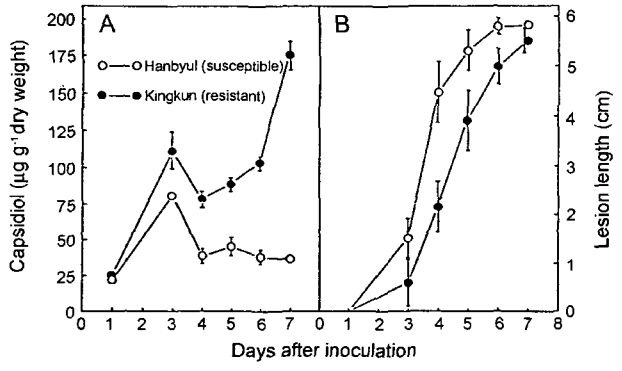

Fig. 2. Time courses of (**A**) capsidiol accumulation and (**B**) disease development in the stems of pepper cultivars Hanbyul (susceptible) and Kingkun (resistant) inoculated with zoospore suspensions of *Phytophthora capsici* at the bottom of stems at the six leaf stage. The vertical bars represent standard deviations (Hwang and Kim, 1990).

저항성관련단백질 및 유전자 발현. 식물병원균에 대해 식물세포에서 병발생관련단백질(pathogenesis-related(PR) proteins)이 새로이 합성된다는 현상이 최근에 많은 관심의 대상이 되고 있다(Van Loon, 1985). PR-protein중에서 β-1,3-glucanase와 chitinase같은 식물가수분해효소(plant hydrolase)는 진균병에 대한 식물저항성에 연관이 있다고 알려져 있다(Boller, 1985, 1987). 이들 가수분해효소는 병원균이나 $HgCl_2$ 같은 화학물질에 의해 유도되며(Nasser *et al.*, 1990), *in vitro*에서 곰팡이 세포벽을 분해시키며(Mauch *et al.*, 1988; Mauch and Staehelin, 1989), phytoalexin생성을 유도하는 oligosaccharide elicitor를 방출케 한다. β-1,3-glucan과 chitin은 곰팡이의 주요 구성성분이므로 β-1,3-glucanase와 chitinase가 식물병원곰팡이에 대해 기능을 한다고 추정된다. 더구나 이들 가수분해효소들이 곰팡이 세포벽을 분해하여 여러 가지 곰팡이의 생장을 억제시킬 수 있는 항균작용(antifungal activity)을 가지고 있다고 알려져 있어 이들 효소가 병저항성에 중요한 역할을 하리라는 가정을 뒷받침해 주고 있다(Schlumbaum *et al.*, 1986; Mauch *et al.*, 1988).

2차원적 SDS-polyacrylamide gel 전기영동을 행한 결과 건전한 고추줄기에 없는 몇가지 수용성 단백질이 병원성균주나 비병원성 *P. capsici*균주 감염에 의해 유도되었다(Hwang *et al.*, 1991). 특히 *P. capsici*에 감염된 줄기에는 건전한 줄기나 *P. capsici*균사에 없는 단백질을 함유하고 있어 이들 결과에서 β-1,3-glucanase와 chitinase같은 PR-protein이 역병감염으로 고추줄기에 유도, 축적되리라고 추정할 수 있다. 역병감염은 고추줄기조직에 β-1,3-glucanase와 chitinase합성과 축적을 유도한다(Kim and Hwang,

1994). 역병균접종후 이들 가수분해효소 활성은 증가되며 병징이 나타난 후에 β-1,3-glucanase의 축적은 저항성반응에서 뚜렷하다. 그러나 역병감염시 chitinase유도는 저항성, 감수성 반응에서 비슷하다.

PAGE와 Isoelectric focusing gel을 사용하면 *P. capsici* 감염동안 세포대사에 상이하게 기능할 β-1,3-glucanase와 chitinase의 동위효소(isoform)을 탐색할 수 있다. 2개의 산성 β-1,3-glucanase isoform이 발견되었으며 pI 4.8 isoform이 접종 후 3-4일 저항성반응에서만 높은 활성을 띠고 나타나서 저항성발현과 연관이 있는 것 같다. 그러나 대부분의 염기성 β-1,3-glucanase isoform은 감수성 및 저항성 반응에서 축적되며 이들은 저항성발현보다는 병징발현에 역할하는 것 같다. 여러 가지 chitinase isoform이 역병에 감염된 고추줄기에서 유도, 축적되나 감수성과 저항성반응에서 차이가 없다. 이처럼 이들 두가지 가수분해효소의 isoform 모두가 병저항성이나 병징발현에 관여하지 않고 어떠한 isoform은 저항성발현에, 또 다른 isoform은 병발생(pathogenesis)에 역할할 것이다. 더 나아가서 고추줄기 조직에서 순수분리한 chitinase와 β-1,3-glucanase는 항균활성을 보여서 저항성반응에 역할하는 것을 확인할 수 있었다(Kim and Hwang, 1996, 1997).

식물은 방어관련단백질을 코딩하는 많은 유전자를 함유하고 있다. 이들 방어관련 유전자에는 과민적 세포죽음을 가져오는 유전자 대 유전자 상호작용에 관여하는 유전자, 신호전달 단백질을 코딩하는 유전자, 병생성관련 단백질(PR-protein)을 코딩하는 유전자, phytoalexin생성에 관여하는 효소, 산화 스트레스보호, 조직수선 및 리그닌화에 관여하는 효소를 코딩하는 유전자들이 알려져 있다. 이들 유전자들은 병원균이 식물을 공격할때에 유도, 발현된다(Jung and Hwang, 2000b). 우리 실험실에서는 고추병 감염시에 고추잎에서 발현되어 방어반응에 역할한다고 규명된 방어관련 유전자 PR-1(Kim and Hwang, 2000; Lee *et al.*, 2000d), chitinase(Hong *et al.*, 2000; Lee *et al.*, 2000c), β-1,3-glucanase(Jung and Hwang, 2000a), thionin (Lee *et al.*, 2000a, b), chitin binding protein(Lee *et al.*, 2001), cyclophillin(Kong *et al.*, 2001)등에 대하여 활발히 연구를 진행하고 있다.

고추역병의 방제법

살균제 살포

살균제 살포에 의해서 고추역병을 효율적으로 방제할 수 있다. metalaxyl, oxadixyl, propamocarb, copper oxychloride, chlorothalonil, dithianon등이 한국에서 고추역병 방제약제로 사용되고 있다. 이들 살균제중에서 metalaxyl-copper oxychloride, metalaxyl-dithianon, oxadixyl-chlorothalonil등의 혼합제가 고추재배에서 가장 자주 살포되고 있다(Sung and Hwang, 1988). 고추역병을 효율적으로 방제하기 위하여 10일 간격으로 6번 엽면살포가 현재 농부들에게 권장되고 있다. 그러나, 역병방제를 위해 살균제 살포가 효과가 없을 때가 자주 발생한다(Lee *et al.*, 1991).

고추줄기주변에 관주하여 살균제를 살포하는 것이 엽면살포하는 것보다 역병방제효과가 더 컸다. 1982년의 포장시험에서 metalaxyl을 3번 토양관주했을 때 역병발생수율을 3%까지 억제할 수 있었으나 엽면살포시 역병이 20% 발생하였고 이때 무살포구는 31% 역병이 발생하였다(Kim *et al.*, 1982). 그러나, 살균제의 토양관주는 비교적 가격이 비싸서 농민들에게 실용화되지 못하고있는 실정이다. 또한 살균제 살포시기가 고추역병을 효율적으로 방제하기 위하여 매우 중요한 것 같다. 비가 오기 바로 전에 살균제를 살포하는 것이 비가 온 후 즉시 살포하는 것보다 훨씬 더 방제효과가 크다(Kim *et al.*, 1982).

고추품종의 역병에 대한 저항성 수준이 살균제 살포효과에 크게 영향을 미친다. 또한 침투성 살균제 metalaxyl은 역병의 직접 방제효과를 보일 뿐만 아니라 phytoalexin인 capsidiol의 생성을 증진시켜 역병억제에 간접적으로 효과를 발휘한다는 실험적 증거가 있다(Hwang and Sung, 1989; Hwang *et al.*, 1990; Hwang, 1995). 1990년의 포장시험에서 감수성 품종에 6번 metalaxyl을 살포하여도 단지 11% 방제효과를 보였으나 중도저항성, 저항성품종에서는 각각 48%, 56%이 방제가를 보여 감수성품종의 방제가보다 4-5배 더 방제효과가 컸다(Yeh and Kim, 1991). 더구나 metalaxyl을 3번 살포해서도 감수성과 중도저항성 품종에서 역병을 억제시키지 못하였으나 저항성 품종에서는 효과적으로 역병을 방제하였다. 일반적으로 감수성 품종에서 6번 metalaxyl처리하였을때의 역병발생상황과 살균제를 살포하지 않았을 때의 저항성품종에서 역병발생양과 비슷하였다. 이러한 실험결과를 토대로해서 저항성품종을 재배할 경우 살균제 살포회수를 줄이고 더 나아가서 metalaxyl저항성 발생위험을 감소시켜서 살균제 살포효과를 크게 증대시킬 수 있을 것이다.

많은 역병 방제 농약중 metalaxyl은 침투성 살균제로서 가장 널리 사용되고 있으며 이의 작용기작에 대해서 많이 연구가 되고 있다(Cohen and Coffey, 1986). 이 metalaxyl은 저농도에서도 유주자 방출, 포자낭형성을 억제시켜서 역병균에 효과를 보인다(Sung and Hwang, 1988). 고추식물에 토양관주나 경엽살포하면 이 살균제는 역병에 대해 보호적, 치료적 효과를 나타낸다. 이 metalaxyl은 증산류

(transpiration stream)와 함께 뿌리, 줄기, 잎을 통해 상향적 이동(acropetal transport)을 하며 작용기작으로는 RNA 합성을 억제하여 효과를 발휘한다고 알려져 있다. Metalaxyl의 처리후에 역병균의 세포벽이 두꺼워지며 곰팡이 균사벽에서 떨어져나간 세포막이 세포질내로 함입되어 여기에 소포(vesicle)가 많이 존재한다고 알려져 있다(Hwang *et al.*, 1990). *P. capsici*의 고추 줄기에서 기주-기생체 접촉면(host-parasite interface)의 초미세구조에 대한 metalaxyl의 효과 연구에서 metalaxyl의 처리는 곰팡이 세포의 미세구조에 직접 영향을 미칠 뿐만 아니라 간접적으로 식물방어반응을 일으킨다고 밝히고 있다(Hwang *et al.*, 1990).

Metalaxyl같은 침투성살균제는 가격이 비싸 보호살균제와 혼합하여 보통 사용한다. 보호살균제만을 처리하였을 때와 비교하여 metalaxyl과 보호살균제를 제형화한 혼합제는 효능이 우수하고 살포간의 기간을 길게 할 수 있는 이점이 있다. 일반적으로 침투성살균제 사용시 쉽게 야기되는 약제저항성의 발생을 저지시킬 수가 있고 살균제의 약효상승효과가 기대되어 여러 가지 식물병을 동시 방제할 수 있을 뿐만 아니라 방제가 어려운 식물병도 효율적으로 방제할 수 있고 또 농약값이 저렴해질 수 있으며 취급이 쉽고 省力의 효과가 있다.

난균류 방제용 살균제의 혼용 사용시 상가(additive) 또는 상승(synergistic)작용이 있다는 실험적 근거가 많이 제시되고 있다. 감자역병, 포도노균병 방제에 120개의 상이한 혼합제를 실험해본 결과 mancozeb과 혼합한 acylanilide계, cymoxanil, fosetyl-Al 등의 약 30% 살균제가 강한 상승효과를 보였다 한다. 특히 최근에 보고된 오이노균병균의 방제에서 metalaxyl/mancozeb의 훌륭한 상승효과를 볼 수 있다. 이처럼 침투성살균제와 보호살균제의혼합사용에서 상승효과가 나타나는 것은 이들 살균제가 병원균에 대한 생물적 작용기작에서 서로 상이하게 나타나 상호 보완해 주기 때문인 것 같다. 필자의 연구실에서 행한 실험에서 현재 고추역병방제에 시판되고 있는 리도밀동 혼합제(metalaxyl 15% + copper oxychloride 35%)는 metalaxyl 처리시와 비슷한 방제효과를 보였으나 동은 거의 효과가 없었다(Sung and Hwang, 1988). 이러한 리도밀동 혼합제의 방제효과가 뚜렷한 것은 metalaxyl과 비슷한 균사생장 억제효과를 가지고 있고, metalaxyl보다 동의 포자낭에서 유주자 방출, 발아를 탁월하게 억제시킬 수 있는 상이한 작용기작을 가지고 있기 때문이다.

경종적 방제

비기주식물로 윤작(rotation)하는 것이 토양전염병을 효율적으로 방제할 수 있는 방법으로 오랫동안 알려져 왔다. 그러나, 농민들에게 고추에 버금가는 경제적 이익을 줄 수 있는 대체작물이 없기 때문에 우리나라의 고추재배에서 윤작이 체계적으로 실용화되지 못하고 있다. 참깨와 땅콩재배가 고부가가치작물로 추천되고 있으나 농민들은 아직도 고추의 연작을 계속하는 것을 선호하고 있다. 고추역병을 억제하기 위해 고추와 참깨나 땅콩을 간작(間作)하는 것은 매우 효과적임이 확인되었다(Fig. 3, Kim, 1989). 그럼에도 불구하고 하나의 포장에서 두 작물을 재배관리하는데 어려움이 있기 때문에 농민들은 간작을 널리 이용하지 않고 있다. 땅콩과 고추를 혼작했을 경우 고추만 재배했을 때 보다 곰팡이와 방선균의 수가 증가하였다. 땅콩이나 참깨재배토양의 추출액과 이들 작물의 뿌리삼출액과 추출액은 *P. capsici*의 균사생장, 포자낭형성, 유주자 방출을 저지했다(Lee *et al.*, 1990, 1991). 역병의 발생수율도 이러한 추출액을 첨가한 토양에서 크게 감소하였다. 양파, 생강, 완두콩 등의 비기주식물도 *P. capsici*에 대해 비슷한 억제효과를 가지고 있다. 심하게 *P. capsici*에 감염된 포장에서 땅콩이나 참깨로 고추를 윤작하면 역병발생수율을 각각 39%, 11%까지 감소시켰다(Lee *et al.*, 1990). 고추를 단작했을 경우보다 윤작이나 전작(precropping)의 결과로써 16-47%까지 고추수확량을 증가시켰다. 온실실험에서 완두콩, 참깨, 땅콩, 시름치, 마늘을 고추와 혼작했을 경우 역병발생수율을 상당히 감소시켰다. 그러나, 역병감소효과는 포장에서 뚜렷하지 않았다. 살균제 살포를 줄이고 땅콩을 사용하여 혼작하면 포장에

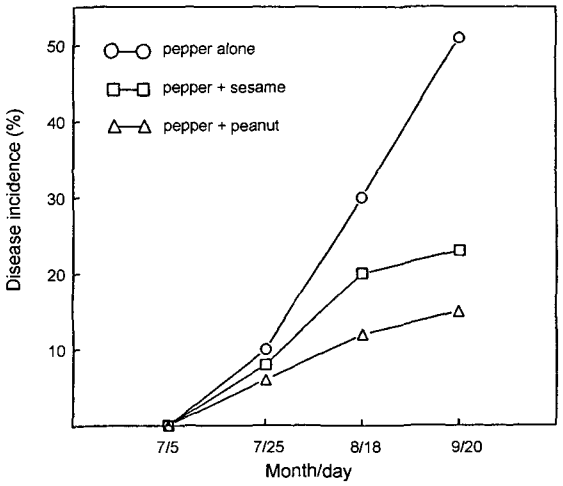

Fig. 3. Inhibitory effects of intercropping with sesame or peanut on the incidence of Phytophthora blight in pepper plants (cv. Oryun) in the field during the 1988 growing season in Eusung, Korea. Disease incidences on 252 pepper plants within a plot(60 m^2) were rated at different time intervals after transplanting on 2 June 1988 (Kim, 1989).

서 역병을 다소 더 잘 방제하였으나 정규적인 살균제 살포와 고추의 단작만큼 경제적이지 않다(Lee *et al.*, 1991).

작부체계의 변화로 얻어진 고추역병의 방제효과는 토양에 있는 접종원 수준의 억제에 의해 주로 영향을 받는다. 2차 전염원이 생성되기 전에 역병발생의 초기단계에서 비기주식물의 재배는 고추역병발생수율을 크게 억제시킨다. 여러 가지 수준의 접종원이 있을 때 혼합재배에서 역병억제가 가장 크다.

고추식물은 雨期에서 보다 부족한 강우에서 더 잘 견디어 자란다. 결과적으로 고추를 잘 재배하려면 이랑을 높여 배수가 잘되게 하도록 농민들에게 권장한다. 그러나, 비닐로 멀칭을 하는 높은 이랑을 관리하는데 비용이 많이 들므로 농민들은 높은 이랑을 만드는 것을 꺼린다. 0-45 cm까지 여러 가지 높이의 이랑에 고추를 재배했을 때 15-30 cm의 이랑에서 고추역병발생을 크게 줄였으며 고추수확량도 증가시켰다. 그렇지만 가장 높은 45 cm의 이랑에서는 고추식물의 뿌리가 쉽게 가뭄의 영향을 받으므로 고추 수확량을 감소시켰다. 역병에 의한 피해가 이랑을 제작하는 비용보다 더 클 때 고추재배지에서 이랑을 만드는 것이 유용할 수 있다.

고추유묘를 정식(transplanting)할 때의 깊이도 고추역병발생에 영향을 미친다. 가장 널리 사용하는 정식기술로는 토양표면 아래 1 cm에 유묘의 묘관(crown)이 놓이게 심는다. 그러나 정식깊이에 대한 시험에서 토양표면아래 1 cm에나 토양표면에 묘관이 놓이게 고추유묘를 정식하면 역병이 심하게 발생한다. 토양표면에서 4 cm 떨어진 높이에 묘관이 놓이게 고추를 정식하면 초기역병발생수율과 병피해도를 감소시켰다.

생물적 방제

길항미생물 및 토양미생물유래 항균물질에 의한 고추역병방제 실제. 환경오염물질로서 살균제의 부작용에 대한 관심이 증가됨에 따라 최근에 고추재배에서 역병의 생물적 방제에 대한 연구가 활발히 진행되고 있다. 고추가 재배되고 있는 토양에 역병균에 길항효과가 있는 여러 가지 방선균, 세균, 곰팡이가 존재한다(Jee *et al.*, 1988; Ahn and Hwang, 1992; Kim and Hwang, 1992; Lee and Hwang, 2002). 특히 실험실과 온실조건에서 *Streptomyces violaceoniger*(Hwang *et al.*, 1994), *Pseudomonas cepacia* (Jee *et al.*, 1988), *P. aeruginosa*(Kim and Hwang, 1992), Trichoderma harzianum(Jee *et al.*, 1988)이 고추재배에서 역병방제에 매우 효과적이었다. *S. violaceoniger* strain A 50은 nucleoside항생물질인 tubercidin을 생성하고 이 항생

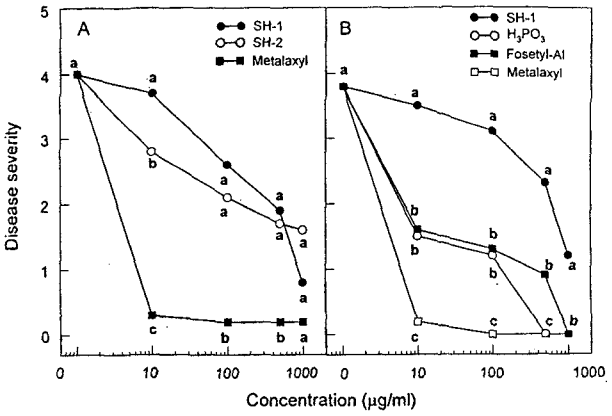

Fig. 4. In vivo control efficacy of SH-1(phenylacetic acid), SH-2(sodium phenylacetate), H_3PO_3, fosetyl-AI, and metalaxyl against *Phytophthora capsici* infection on pepper plants at the first-branch stage. (**A**) Foliar spray treatment on pepper plants just before stem wound inoculation. (**B**) Soil drench treatment 1 day before soil drench inoculation. The disease severity rating is based on a scale of 0 to 5 scale, with a score of 0 for no visible symptoms and a score of 5 for a dead plant. Means at each concentration followed by the same letter are not significantly different (P=0.05) according to the least significant difference test(Hwang *et al.*, 2001).

물질은 *P. capsici*의 균사생장을 크게 억제시켰다(Hwang *et al.*, 1994). TLC plate 위에서 대조약제로서 metalaxyl과 비교했을 때 tubercidin은 비슷하거나 더 크게 *P. capsici*의 균사생장을 억제하였다. 최근에 *Streptomyces libani* As1 균주에서 분리된 oligomycin A(Kim *et al.*, 1999), *Micromonospora coerulea* Am 58 균주에서 분리된 streptimidone(Kim *et al.*, 1999), Actinomadura roseola Ao 108 균주에서 분리된 daunomycin(Kim *et al.*, 2000), Streptomyces humidus S5-55균주에서 분리된 phenylacetic acid(Fig. 4, Hwang *et al.*, 2001)가 고추역병방제에 효과적이었다. *Pseudomonas aeruginosa* strain B 5도 역병균에 매우 억제효과가 큰 몇가지 항생물질을 또한 생성한다(Kim and Hwang, 1993). 길항균 *Pseudomonas cepacia*와 *T. harzianum*을 포장살포하기 위하여 alginate입제로 제형화하여 묘상의 토양에 넣거나 물에 현탁시켜 토양관주를 위해 토탄에 흡착시킨다. 온실시험에서 길항균의 처리방법, 길항균 농도, 병원균 농도에 따라 역병방제수준이 0-86%범위에 있었다(Jee *et al.*, 1988). 길항균 처리후 3주일까지는 역병억제가 매우 효과적이었으나 그후에 점차 효과가 감소되었다. 길항균 현탁액으로 고추유묘뿌리를 침지하거나 토양관주하면 고추종자를 도말(coating)하고 침지하는 것보다 역병방제에 더 효과적이다. 역병을 억제하기 위해 필요한 길항균의 최소농도는 *T. harzianum*과

*Pseudomonas cepacia*를 위해 토양 1 g당 각각 10^5, 10^7 cfu 이었다(Jee *et al.*, 1988). 토양에서 길항균의 밀도는 처리한 후 2-3주동안 증가하나 초기수준아래까지 점차 감소했다.

길항미생물의 제형화. 효과적인 길항균을 실용화시키려면 제형화가 요구된다. 몇가지 증량제와 alginate를 시험한 결과 *T. harzianum*의 경우 kaolin과 pyrophylite를 증량제로 alginate제형이 유용성이 입증되었다. 실제로 alginate는 식물에 첨가물로 사용하는 무해한 다당류이므로 식물이나 농업 환경에 무해할 것이다(Kim, 1989).

길항세균 *P. cepacia*의 제형화를 위해서는 고분자 탄소원에 길항균을 넣어 수분활성을 높이면서 기타 세균과 곰팡이에 의해 오염되지 않도록 길항균을 보존해야 한다. *P. cepacia*의 제형으로 입제는 sodium alginate 10 g, kaoline 또는 pyrophylite 200 g, 길항세균 10 g, 균체와 살균수 800 ml이었고 제조된 입제의 크기는 평균직경 2.1±0.6 mm 이었다. 이 입제의 보관으로는 25°C의 습윤상태가 양호했고, *P. cepacia* 입제처리시 4주까지 54.3%의 발병율로 무처리 대조구 100%보다 현저한 역병억제효과를 보였다.

길항미생물의 고추생육 촉진. 식물병 방제용 유용 길항미생물의 길항효과와 동시에 기주식물의 생육촉진효과를 보이기도 한다(Kloeppe *et al.*, 1980). 고추역병에 길항효과가 있는 *P. cepacia*를 토양 처리했을 때 고추생육을 17-26%까지 대조구에 비해 촉진시켰다(박경석, 1994). 이처럼 길항균이 근권에 생존하면 식물생장조정물질을 생산하기도 하고 철분결핍토양에서 sidepore를 형성하여 다른 미생물이 이용하지 못하게 하거나 불용화된 무기원소를 가용화시켜 기주식물이 이용가능케 하기 때문일 것이다. 이처럼 길항세균 *P. cepacia*는 역병균 억제효과를 보일 뿐만 아니라 고추생육 촉진효과를 보여주어 역병방제용 길항미생물로 기대가 된다.

길항미생물의 포장에서 역병방제효과. 폴리에칠렌 비닐하우스에서 몇가지 길항균으로 제조된 입제나 토탄제형을 처리하면 대조구에 비하여 64-73%까지 역병발생수율을 효과적으로 감소시켰다(Lee *et al.*, 1990). 이러한 역병감소는 길항균 처리에 의한 초기감염의 지연 때문이다. 그러나 길항균의 포장실험에서 역병억제효과는 해와 포장에 따라서 크게 달라서 역병방제가 일관성이 없었다. 대부분의 포장시험에서 길항균 처리는 살균제 처리에 의해서 얻은 수준까지 역병발생수율을 억제하지 못했다. 포장시험에서 길항균의 효과가 보잘 것 없는 것은 성공적으로 길항균이 정착하지 못했기 때문이다. 포장토양에서 길항균 밀도가 처리후 1개월 내에 크게 떨어진다. 그러므로 고추역병을 성공적으로 생물적방제를 하기 위하여 토양에서 길항균의 활동에 대한 더 많은 이해가 필요하다. 토양의 물리, 화학적 및 생물적 성질을 포함한 여러 가지 유전적 또는 환경적 요인과 관련이 있는 길항균의 뿌리 정착을 향상시키기 위한 많은 연구가 한국에서 행해지고 있다.

유도저항성의 이용. 식물은 저항성을 유도하여 식물병원균의 감염에 대해 보호받는다(Ku, 1982; Ouchi, 1983). 동일한 병원균이나 다른 병원균을 미리 접종하거나 동시에 접종하면 식물병원균에 대한 저항성이 식물에 유도된다. 이러한 유도저항성에 의해 온실(Hwang and Heitefuss, 1982)에서나 포장(Caruso and Ku, 1977)에서 식물병방제 가능성이 있음이 잘 알려져 있다. 유도저항성은 일반적으로 비특이적으로 나타나며, 세균, 진균, 바이러스에 의해 야기되며 국부적으로 나타나거나 전신적으로 발현될 수 있다.

감수성고추품종 한별과 저항성품종 킹건의 고추식물줄기에 *P. capsici* 비병원성균주를 접종하여 저항성을 유도함으로써 병원성균주에 의해 유기된 고추역병을 억제할 수 있다(Hwang and Kim, 1992). 고추역병에 비병원성균주를 전접종하거나 병원성균주와 비병원성균주를 토양균주와 줄기상처접종법을 이용하여 동시 접종하면 효율적으로 고추역병이 억제된다.

비생물적 inducers를 처리하여서도 식물에 저항성을 유

Table 1. Effects of antagonistic *Pseudomonas aeroginosa* strain 950923-29 and BABA application on incidence of Phytophthora blight of pepper plants in fields, Suwon, Korea, in 1998 (Lee *et al.*, 1999)

Treatment	% plants diseased			Average
	Rep I	Rep II	Rep III	
Antagonistic agent(A)	18.1	17.6	19.4	18.4 ± 0.5
BABA(B)	29.2	20.6	26.4	25.4 ± 2.5
(A)+(B)	13.9	11.8	9.7	11.8 ± 1.2
Metalaxyl-copper	9.7	2.9	13.9	8.8 ± 3.2
Untreated control	91.7	41.2	44.4	59.1 ± 16.3

도시킬 수 있다. 최근 연구에서 비단백질 아미노산인 DL-β-amino-n-butyric acid(BABA)를 고추식물에 처리하였을 때 고추역병에 대해 저항성이 유도되었다(Sunwoo *et al.*, 1996). 고추역병균(*Phytophthora capsici*)이 감염후에 BABA가 처리되어 유도된 저항성반응에서 균사생장과 유주자낭 형성이 억제되었고 전자현미경으로 초미세구조를 관찰한 결과 전자밀집 체포벽집적(electron-dense wall apposition)이 형성됨이 발견되었다(Lee *et al.*, 2000e). BABA를 처리하였을 때 고추줄기조직에 항균활성을 지닌 β-1,3-glucanase와 chitinase가 합성, 축적되었고 salicylic acid가 또한 축적되었다(Hwang *et al.*, 1997). 포장과 비닐하우스실험에서 BABA를 처리하였을 때 고추역병발생을 현저하게 억제시켜 실제 농가에서 식물병방어활성제(plant defense activator)로서 BABA 사용가능성을 시사해주고 있다(Table 1, Lee *et al.*, 1999). 따라서 앞으로 고추역병방제에 BABA같은 저항성유도화합물의 실용화에 대한 집중적인 연구가 필요하다.

결 론

고추역병은 고추생산에서 가장 큰 피해를 주는 토양병으로서 알려져 있다. 고추를 이어짓기함에 따라 토양내에 충분한 전염원(inoculum)이 조성, 여름철 장마에 쉽게 감염되어 고추의 피해가 늘어나고 있다. 약제살포나 위생적 처치를 행하여 고추역병균(*Phytophthora capsici*)의 토양전염원을 효율적으로 제거할 수 없으므로 길항미생물을 이용하여 고추역병을 방제하려고 시도하고 있으나 훌륭한 길항미생물의 선발이 어렵고 이들 길항미생물들이 지속적으로 토양에 정착하여 바람직한 방제효과를 보여주지 않기 때문에 현재 실용화되지 않고 있다. 그러므로 역병에 대해 저항성을 보이는 고추품종을 육성, 재배하는 것이 재배자의 입장에서 가장 경제적이고 다른 방제수단을 적용하지 않고도 성과를 올릴 수 있는 이상적인 역병방제방법이다. 역병에 대한 고추저항성 품종을 육성하기 위해서는 병원균의 면에서 역병균(*P. capsici*)의 유전적 변이 현상과 고추-역병균 상호작용에서 저항성 기작, 고추에서 저항성발생 양상에 대한 기초적 지식이 필요하다.

*P. capsici*는 이질균사(heterothallic)를 형성하여 교잡(hybridization)을 통하여 변이가 발생하지만 그 뿐만 아니라 균사접합(anastomosis)의 결과로서 이핵융합(heterokaryosis)이 일어나 개체간 변이가 발생하는 것 같다. 이러한 현상은 원형질체 융합기술을 토대로 우성약제 저항성 marker를 이용, *P. capsici*의 후대를 유전분석하여 확인가능하다. 역병균DNA의 제한절편길이다형현상(RFLP)을 분자유전적으로 분석하여 세계 여러 지역에서 유래된 *P. capsici* 균주들이 어느 정도의 유전적 변이가 있는지 밝혀졌다. *P. capsici*의 미토콘드리아 DNA와 핵 DNA는 진화과정중 상이한 기원에서 유래, 생성되었으며 고추가 집약적으로 재배되고 있는 한국의 *P. capsici*균주와 유럽균주는 근연관계가 멀었다. 고추역병균에 화학돌연변이원을 처리하면 고추역병방제용 침투성 살균제 metalaxyl에 대해 저항성균을 생성시킬 수는 있으나 실제 포장에서 수집한 역병균주에는 저항성이 발생하지 않았다. *P. capsici*에도 병원성 분화(race)가 발생함이 PI계통에서 수직적으로 작동하므로 역병균에도 레이스가 발생할 가능성이 크다.

역병에 대한 고추저항성은 소수의 저항성 유전자가 관여한다고 알려져 있으며 어린 고추식물은 일반적으로 역병에 대해 감수성이며 성체식물에서는 PI같은 어떠한 고추유전자형이 저항성을 보이므로 이러한 고추 계통에서 역병저항성 유전자원을 찾아야 한다. 역병에 대한 저항성을 선발시 접종원 농도, 접종방법이 크게 영향을 미치며 줄기상처 접종방법이 역병저항성 선발을 위한 가장 효율적인 접종방법인 것 같다. 고추에 비병원성 균주나 침투성 살균제 metalaxyl처리시 저항성이 유도되며 이때 phytoalexin capsidiol생성이 역할한다. 역병에 대한 고추의 저항성은 생육후기에 뚜렷하며 이의 저항성 기작으로는 낮은 수준의 fructose, glucose, sucrose가 저항성 고추에 함유하여 형태적 구조에 영향을 주며 항균성물질 capsidiol, β-1,3-glucanase 등의 식물가수분해효소가 축적되기 때문이다. 또한 현재 역병저항성의 분자유전적 연구가 절실하게 필요하며 고추역병에 대한 방어관련 유전자(PR-1, chitinase, β-1,3-glucanase, thionin, chitin binding protein, cyclophilin 등)가 분리되어 이들 유전자의 특성이 밝혀지고 있으므로 이들 유전자를 이용한 역병저항성 transgenic고추식물의 창출에 앞으로의 연구가 진행되어야 한다.

고추재배에서 역병을 효율적으로 방제하기 위한 대책을 수립하기 위하여 역병균(*P. capsici*)의 생물학, 고추-역병균 상호작용의 생리, 유전학에 대한 충분한 정보를 얻어야 한다. 고추생산에서 역병피해를 최소화하기 위하여 여러 가지 방제법이 이용되고 있지만 완전방제는 불가능하다. 오늘날 역병을 효율적으로 방제하기 위하여 한가지 방제법으로 소기의 목적을 달성하기 어렵다. 지난 수년동안 우리나라에서는 역병에 감수성인 고추품종이 대량으로 재배되어 종묘회사에서 고품질의 역병저항성품종 육성에 노력을 경주해야 한다. 또한 특히 농민들은 종합적 방제(Integrated Disease Management)의 필요성을 인식해야 한다. 고추역병의 종합적 방제는 환경친화적인 적절한

살균제를 저항성품종 재배와 함께 조화롭게 사용하여 이룩할 수 있다. 더욱이 높은 이랑을 이용하여 적절한 배수, 윤작, 간작, 혼작 등의 경종적 방제(Cultural Control)법, 길항미생물을 이용한 효율적인 생물적 방제, 무공해 천연 생리활성 항균물질을 이용 등이 전반적인 역병방제 계획에 포함시켜야 한다.

감사의 말

이 논문은 제1회 한국식물병리학회 학술상(2002년 4월 26일, 충남대학교) 수상 초청논문이다. 20여년 동안 고추 역병연구를 지속적으로 수행하도록 연구비를 지원해 주신 한국과학재단, 교육부, 한국학술진흥재단에 심심한 감사를 드린다. 또한 고추역병연구를 위해 열악한 연구환경에서도 열심히 실험하고 실험결과를 분석하여 논문을 작성해준 고려대학교 생명환경과학대학 식물병분자생물학 실험실의 석·박사과정 대학원생들에게 고마움을 전한다.

참고문헌

Ahn, S. J. and Hwang, B. K. 1992. Isolation of antibiotic-producing actinomycetes antagonistic to *Phytophthora capsici* from pepper-growing soils. *Korean J. Mycol.* 20: 259-268.

Barksdale, T. H., Papavizas, G. S. and Johnston, S. A. 1984. Resistance to foliar blight and crown rot of pepper caused by *Phytophthora capsici. Plant Dis.* 68: 506-509.

Boller, T. 1985. Induction of hydrolases as a defense reaction against pathogens. In: Cellular and Molecular Biology of Plant Stress. ed. by J. L. Key and T. Kosuge, Alan R. Liss, New York, pp. 247-262.

Boller, T. 1987. Hydrolytic enzymes in Plant Disease resistance. In: Plant-Microbe Interactions, Molecular and Genetics Perspectives, Vol. 2. ed. by T. Kosuge and E. W. Nester, Macmillan, New York, pp. 385-413.

Bowers, J. H. and Mitchell, D. J. 1991. Relationship between inoculum level of *Phytophthora capsici* and mortality of pepper. *Phytopathology* 81: 178-184.

Caruso, F. L. and Kuć, J. 1977. Field protection of cucumber, watermelon, and muskmelon against *Colletotrichum lagenarium. Phytopathology* 67:1290-1292.

Cohen, Y. and Coffey, M. D. 1986. Systemic fungicides and the control of Oomycetes. *Ann. Rev. Phytopathol.* 24: 311-338.

Cohen, Y., Reuveni, M. and Eyal, H. 1979. The systemic antifungal activity of Ridomil against *Phytophthora infestans* on tomato plants. *Phytopathology* 69: 645-649.

Davidse, L. C., Henken, J., Van Dalen, A., Jespers, A. B. K. and Mantel, B. C. 1989. Nine years of practical experience with phenylamide resistance in *Phytophthroa infestans* in the Netherlands. *Neth. J. Pl. Path.* 95 (supplement) 1:197-213.

Ham, J. H., Hwang, B. K., Kim, Y. J. and Kim, C. H. 1991a. Differential sensitivity to metalaxyl of isolates of *Phytophthora capsici* from different geographic areas. *Korean J. Plant Pathol.* 7(4): 212-220.

Ham, J. H., Kim, Y. J. and Hwang, B. K. 1991b. Induction of resistance to metalaxyl of *Phytophthora capsici* by chemical mutagenesis. *Korean J. Plant Pathol.* 7(3): 133-139.

Hong, J. K., Jung, H. W., Kim, Y. J. and Hwang, B. K. 2000. Pepper gene encoding a basic class II chitinase is inducible by pathogen and ethephon. *Plant Sci.* 2000: 39-49.

Hwang, B, K., Kim, W. B. and Kim, W. K. 1989. Ultrastructure at the host-parasite interface of *Phytophthora capsici* in roots and stems of *Capsicum annuum. J. Phytopathology* 127: 305-315.

Hwang, B. K, Kim, E. S. and Kim, Y. J. 1993. Screening of pepper genotypes resistant to *Phytophthora capsici* and pathogenesis-related proteins in infected pepper plants. RDA. *J. Agri. Sci.* (Agri.Inst. Cooperation). 35: 251-260.

Hwang, B. K. 1995. Effects of age-related resistance and metalaxyl on capsidiol production in pepper plants infected with *Phytophthora capsici.* In: Handbook of phytoalexin Metabolism and Action. ed. by M. Daniel and R. P. Purkayastha. Marcel Dekker, Inc., New York. pp. 503-523.

Hwang, B. K. and Heitefuss, R. 1982. Induced resistance of spring barley to *Erysiphe graminis* f.sp. *hordei. Phytopathol.* Z. 103: 41-47.

Hwang, B. K., Ahn, S. J. and Moon, S. S. 1994. Production, purification, and antifungal activity of the antibiotic nucleoside, tubercidin, produced by *Streptomyces violaceoniger. Can. J. Bot.* 72: 480-485.

Hwang, B. K. and Kim, C. H. 1995. Phytophthora blight of pepper and its control in Korea. *Plant Disease* 79: 221-227.

Hwang, B. K. and Kim, E. S. 1992. Protection of pepper plants against Phytophthora blight by an avirulent isolate of *Phytophthora capsici. Korean J. Plant Pathol.* 8(1): 1-7.

Hwang, B. K. and Kim, Y. J. 1990. Capsidiol production in pepper plants associated with age-related resistance to *Phytophthora capsici. Korean J. Plant Pathol.* 6(2): 193-200.

Hwang, B. K. and Sung, N. K. 1989. Effect of metalaxyl on capsidiol production in stems of pepper plants infected with *Phytophthora capsici. Plant Disease* 73: 748-751.

Hwang, B. K. and Yi, S. Y. 1993. Analysis of heterokaryons of *Phytophthora capsici* from protoplast fusion of drug-resistant mutants. *Korean J. Plant Pathol.* 9(2): 104-111.

Hwang, B. K., de Cock, A. W. A. M., Bahnweg, G., Prell, H. H. and Heitefuss, R. 1991. Restriction fragment length polymorphisms of mitochondrial DNA among *Phytophthora capsici* isolates from pepper(*Capsicum annuum*). *Systematic Appl. Microbiol.* 14: 111-116.

Hwang, B. K., Ebrahim-Nesbat, F., Ibenthal, W. D. and Heitefuss, R. 1990. An ultrastructual study of the effect of metalaxyl on *Phytophthora capsici* infected stems of *Capsicum annuum. Pesticide Science* 29: 151-162.

Hwang, B. K., Kim, Y. J. and Kim, C. H. 1996. Differential interactions of *Phytophthora capsici* isolates with pepper genotypes at various plant growth stages. *European J. Plant Pathol.* 102: 311-316.

Hwang, B. K., Lim, S. W., Kim, B. S., Lee, J. Y. and Moon, S. S. 2001. Isolation and *in vivo* and *in vitro* antifungal activity of phenylacetic acid and sodium phenylacetate from *Streptomyces humidus*. *Appl. Environ. Microbiol.* 67: 3739-3745.

Hwang, B. K., Yoon, J. Y., Ibenthal, W. K. and Heitefuss, R. 1991. Soluble proteins, esterases and superoxide dismutase in stem tissue of pepper plants in relation to age-related resistance to *Phytophthora capsici*. *J. Phytopathology* 132: 1129-1138.

Hwnag, B. K., Sunwoo, J. Y., Kim, Y. J. and Kim, B. S. 1997. Accumulation of β-1,3-glucanase and chitinase isoform, and salicylic acid in the DL-β-amino-n-butylic acid-induced resistance response of pepper stems to *Phytophthora capsici*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 51: 305-322.

Jee, H. J., Nam, C. G. and Kim, C. H. 1988. Studies on biological control of Phytophthora blight of red-pepper. I. Isolation of antagonists and evaluation of antagonistic activity in vitro and in greenhouse. *Korean J. Plant Pathol.* 4: 305-312.

Jeun, Y. C. and Hwang, B. K. 1991. Carbohydrate, amino acid, phenolic and mineral nutrient contents of pepper plants in relation to age-related resistance to *Phytophthora capsici*. *J. Phytopathology* 131: 40-52.

Jones, D. R., Graham, W. G. and Ward, E. W. B. 1974. Ultrastrural changes in pepper cells in a compatible interaction with *Phytophthora capsici*. *Phytopathology* 64: 1084-1090.

Jones, D. R., Unwin, C. H. and Ward, E. W. B. 1975. The significance of capsidiol induction in pepper fruit during an incompatible interaction with *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 65: 1286-1288.

Jung, H. W. and Hwang, B. K. 2000a. Pepper gene encoding a basic β-1,3-glucanase is differentially expressed in pepper tisues upon pathogen infection and ethephon or methyl jasmonate treatment. *Plant Sci.* 2000: 97-106.

Jung, H. W. and Hwang, B. K. 2000b. Isolation, partial seqencing, and expression of pathogenesis-related cDNA genes from pepper leaves infected by *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 13: 136-142.

김병수, 김광용, 김상기, 성진근. 1995. 고추-수지맞는 기술과 유통전략. 농민신문사. 331p.

Kim, B. S. and Hwang, B. K. 1993. Production, purification and antifungal activity of antibiotic substances produced by *Pseudomonas aeruginosa* stain B 5. *J. Microbiol. Biotechnol.* 3: 12-18.

Kim, B. S., Moon, S. S. and Hwang, B. K. 1999. Isolation, antifungal activity, and structure elucidation of the glutarimide antibiotic, streptimidone, produced by *Micromonospora coerulea*. *J. Agricul. Food Chem.* 47: 3372-3380.

Kim, B. S., Moon, S. S. and Hwang, B. K. 1999. Isolation, structure elucidation and antifungal activity of a macrolide antibiotic, oligomycin A, produced by *Streptomyces libani*. *Canadian J. Bot.* 77: 1-9.

Kim, B. S., Moon, S. S. and Hwang, B. K. 2000. Structure elucidation and antifungal activity of an anthracycline antibiotic, daunomycin, isolated from *Actinomadura roseola*. *J. Agric. Food Chem.* 48: 1875-1881.

Kim, C. H. 1989. Phytophthora blight and other diseases of red pepper in Korea. Disease and pest problems from continuous copping. II. Soilborne diseases. *FFTC Ext. Bull.* 302: 10-17.

Kim, C. H., Cho, W. D. and Kim, S. C. 1982. An investigation of the control of red pepper fruit rot caused by *Phytophthora capsici* Leonian. *Res. Rep. ORD(S.P.M.U.)* 24: 46-50.

Kim, E. S. and Hwang, B. K. 1992. Virulence to Korean pepper cultivars of isolates of *Phytophthora capsici* from different geographic areas. *Plant Disease* 76: 486-489.

Kim, W. B. and Hwang, B. K. 1989. Histological changes in the roots and stems of pepper plants infected with *Phytophthora capsici*. *Korean J. Plant Pathol.* 5: 40-48.

Kim, Y. J. and Hwang, B. K. 1996. Purification, N-terminal amino acid sequencing and antifungal activity of chitinases from pepper stems treated with mercuric chloride. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 48: 417-432.

Kim, Y. J. and Hwang, B. K. 1997. Isolation of a basic 34-kilodalton β-1,3-glucanase with inhibitory activity against *Phytophthora capsici* from pepper stems. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 50: 103-115.

Kim, Y. J. and Hwang, B. K. 2000. Pepper gene encoding a basic pathogenesis-related 1 protein is pathogen and ethylene inducible. *Physiol. Plant.* 108: 51-60

Kim, Y. J. and Hwang, B. K. 1994. Differential accumulation of β-1,3-glucanase and chitinase isoforms in pepper stems infected by compatible and incompatible isolates of *Phytophthora capsici*. *Physiol. Molecular Plant Pathol.* 45: 195-209.

Kim, Y. J., Hwang, B. K. and Park, K. W. 1989. Expression of age-related resistance in pepper plants infected with *Phytophthora capsici*. *Plant Disease* 73: 745-747.

Kimble, K. A. and Grogan, R. G. 1960. Resistance to Phytophthora root rot in pepper. *Plant Dis.* Rep. 44: 872-873.

Kloepper, J. W., Schroth, M. N. and Miller, T. O. 1980. Effects of rhizosphere colonization by plant growth-promoting rhizobacteria on potato plant development and yield. *Phytopathology* 70: 1078-1082.

Kong, H. Y., Lee, S. C. and Hwang, B. K. 2001. Expression of pepper cyclophilin gene is differentially regulated during the pathogen infection and abiotic stress conditions. *Physiol. Molecular Plant Pathol.* 59: 189-199

Layton, A. C. and Kuhn. D. N. 1988a. Heterokaryon formation by protoplast fusion of drug-resistant mutants in *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea*. *Exp. Mycol.* 12: 180-194.

Layton, A. C. and Kuhn. D. N. 1988b. The virulence of interracial heterokaryons of *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea*.

Phytopathology 78: 961-966.

Lee, S. C., Kim, Y. J. and Hwang, B. K. 2001. A pathogen-induced chitin-binding protein gene from pepper: its isolation and differential expression in pepper tissues treated with pathogens, ethephon, methyl jasmonate or wounding. *Plant Cell Physiol.* 42(12): 1321-1330.

Lee, E. J., Jee, H. T., Park, K. S. and Kim, C. H. 1990. Studies on biological control of Phytophthora blight of red-pepper. IV. Performance of antagonistic agents in field under polyethylene filmhouse. *Korean J. Plant Pathol.* 6: 58-64.

Lee, H. U., Kim, C. H. and Lee, E. J. 1990. Effect of pre- and mixed cropping with non-host plants on incidence of Phytophthora blight of red-pepper. *Korean J. Plant Pathol.* 6: 440-446.

Lee, H. U., Kim, C. H. and Nam, K. W. 1991. Suppression of Phytophthora blight incidence of red pepper by cropping system. *Korean J. Plant Pathol.* 7: 140-146.

Lee, J. Y., Kim, B. S., Lim, S. W., Lee, B. K., Kim, C. H. and Hwang B. K. 1999. Field control of Phytophthora blight of pepper plants with antagonistic rhizobacteria and DL--amino-n-butyric acid. *Plant Pathol. J.* 15: 217-222.

Lee, J. Y. and Hwang, B. K. 2002. Diversity of antifungal actinomycetes in various vegetative soils of Korea. *Can. J. Microbiol.* 48: 407-417

Lee, S. C., Hong, J. K., Kim, Y. J. and Hwang, B. K. 2000a. Pepper gene encoding thionin is differentially induced by pathogens, ethylene and methyl jasmonate. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 56: 207-216

Lee, S. C., Lee, Y. Y., Kim, K. D. and Hwang, B. K. 2000b. In situ hybridization study of organ- and pathogen-dependent expression of a novel thionin gene in pepper (*Capsicum annuum*). *Physiol. Plant.* 110: 384-392.

Lee, Y. K., Hippe-Sanwald, S., Jung, H. W., Hong, J. K., Hause, B. and Hwang, B. K. 2000c. In situ localization of chitinase mRNAand proteins in compatible and incompatible interactions of pepper stems with *Phytophthora capsici*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 57: 111-121.

Lee, Y. K., Hippe-Sanwald, S., Lee, S. C., Hohenberg, H. and Hwang, B. K. 2000d. In situ localization of PR-1 mRNA and PR-1 protein in compatible and incompatible interactions of pepper stems with *Phytophthora capsici. Protoplasma* 211: 64-75.

Lee, Y. K., Hong, J. K., Hippe-Sanwald, S. and Hwang, B. K. 2000e. Histological and ultrastuructural comparisons of compatible, incompatible and DL-β-amino-n-butyric acid-induced resistance responses of pepper stems to *Phytophthora capsici. Physiol. Mol. Plant Pathol.* 57: 269-280.

Long. M. and Keen, N. T. 1977. Evidence for heterokaryosis in *Phytophthora megasperma* var. sojae. *Phytopathology* 67: 670-674.

Lucas, J. A., Greer, G., Oudemans, P. V. and Coffey, M. D. 1990. Fungicide sensitivity in somatic hybrids of *Phytophthora capsici* obtained by protoplast fusion. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 36: 175-187.

Mauch, F. and Staehelin, L. A. 1989. Functional implications of the subcellular localization of ethylene-induced chitinase and β-1,3-glucanase in bean leaves. *Plant Cell* 1: 447-457.

Mauch, F., Mauch-Mani, B. and Boller, T. 1988. Antifungal hydrolases in pea tissue. II. Inhibition of fungal growth by combinations of chitinase and β-1,3-glucanase. *Plant Physiol.* 88: 936-942.

Molot, P. M., Mas, P., Conus, M., Ferriers, H. and Ricci, P. 1981. Relations between capsidiol concentration, speed of fungal invasion and level of induced resistance in cultivars of pepper (*Capsicum annuum*) susceptible or resistant to *Phytophthora capsici. Physiol. Plant Pathol.* 18: 379-389.

Nasser, W., De Tapia, M. and Burkard, G. 1990. Maize pathogenesis-related proteins: characterization and cellular distribution of β-1,3-glucanase and chitinases induced by brom mosaic virus infection or mercuric chloride treatment. *Physiol. Molecular Plant Pathol.* 36: 1-14.

Oh, J. S. and Kim, C. H. 1992. Varying sensitivity to metalaxyl of Korean isolates of *Phytophthora capsici* from red pepper fields. *Korean J. Plant Pathol.* 8: 29-33.

박경석. 1994. 고추역병균에 길항세균인 *Pseudomonas cepacia* 가 생산하는 항균물질의 분리 및 동정. 충북대학교 대학원 농학박사학위논문 97 p.

Pochard, E. and Daubeze, A. M. 1980. Rocherche et évaluation descomposantes d'une resistance polygenique: la resistance du Piment á *Phytophthora capsici. Ann. Amelior. Plant.* 30: 377-398.

Polach, F. J. and Webster, R. K. 1972. Identification of strains and inheritance of pathogenicity in *Phytophthora capsici. Phytopathology* 62: 20-26.

Reuveni, M., Eyal, H. and Cohen, Y. 1980. Development of resistance to metalaxyl in *Pseudoperonospora cubensis. Plant Disease* 64: 1108-1109.

Schlumbaum, A., Mauch, F., Vögeli, U. and Boller, T. 1986. Plant chitinase are potent inhibitors of fungal growth.. *Nature* 324: 365-367.

Shaw, D. S. 1983. The cytogenetics and genetics of *Phytophthora*. In: Phytophthora: Its Biology, Taxonomy, Ecology, and Pathology. ed. by D. C. Erwin, S. Bartnicki-Garcia and P. H. Tsao. Amer. Phytopathol. Soc. St. Paul, Minnesta, pp. 81-94.

Simth, P. G., Kimble, K. A., Grogan, R. G. and Millett, A. H. 1967. Inheritance of resistance in peppers to Phytophthora root rot. *Phytopathology* 57: 377-379.

Stössl, A., Robinson, J. R., Rock, G. L. and Ward, E. W. B. 1977. Metabolism of capsidiol by sweet pepper tissue: Some possible implications for phytoalexin studies. *Phytopathology* 67: 64-66.

Stössl, A., Unwin, C. H. and Ward, E. W. B. 1972. Post-infectional inhibitors from plants. I. Capsidiol, an antifungal compound from *Capsicum frutescens. Phytopathol. Z.* 74:

141-152.

Stössl, A., Unwin, C. H. and Ward, E. W. B. 1973. Postinfectional fungus inhibitors from plants: Fungal oxidation of capsidiol in pepper fruit. *Phytopathology* 63: 1225-1231.

Sung, N. K. and Hwang, B. K. 1988. Comparative efficacy and *in vitro* activity of metalaxyl and metalaxyl-copper oxychloride mixture for control of Phytophthora blight of pepper plants. *Korean. J. Plant. Pathol.* 4(3): 185-196.

Sunwoo, J. Y., Lee, Y. K. and Hwang, B. K. 1996. Induced resistance against *Phytophthora capsici* in pepper plants in response to DL-β-amino-n-butyric acid. *Eur. J. Plant Pathol.* 102: 663-670.

Van Loon, L. C. 1985. Pathogenesis-related proteins. *Plant Mol. Biol.* 4: 111-116.

Ward, E. W. B., Unwin, C. H. and Stössl, A. 1973. Post-infectional inhibitors from plants. VII. Tolerance of capsidiol by fungal pathogens of pepper fruit. *Can. J. Bot.* 51: 2327-2332.

Yang, S. S., Kim, C. H., Cho, E. K. and Lee, E. J. 1991. Distribution and characteristics of suppressive soil to Phytophthora blight of red-pepper in Korea. *Res. Rep. RDA(C.P.)* 33: 18-22.

Yang, S. S., Sung, N. K., Choi, D. I. and Kim, C. H. 1989. Pathogenic variation of *Phytophthora capsici* on red-pepper in Korea. *Korean J. Plant Pathol.* 5: 370-376.

Yeh, W. H. and Kim, C. H. 1991. Integrated management of Phytophthora blight of red pepper by host resistance and fungicide application. *Korea J. Plant Pathol.* 7: 226-229

Yi, S. Y., Kim, Y. J. and Hwang, B. K. 1993. Protoplast formation and regeneration from mycelia of *Phytophthora capsici*. *Kor. J. Mycol.* 21(1): 1-8.