

## *Glomerella cingulata*의 병원성과 체세포화합성군 (Vegetative Compatibility Group)과의 관계

남명현 · 유성준<sup>1</sup> · 김홍기<sup>1\*</sup>

충남농촌진흥원 논산딸기시험장, <sup>1</sup>충남대학교 농생물학과

### Relationship Between Virulence and Vegetative Compatibility Group of *Glomerella cingulata* Isolates

Myeong Hyeon Nam, Sung Joon Yoo<sup>1</sup> and Hong Gi Kim<sup>1\*</sup>

Nonsan Strawberry Experiment Station, Chungnam Provincial Rural Development Administration,  
Nonsan 320-860, Korea

<sup>1</sup>Department of Agricultural Biology, College of Agriculture, Chungnam National University,  
Taejeon 305-764, Korea

**ABSTRACT :** Virulence and vegetative compatibility group (VCG) of *Glomerella cingulata* isolates obtained from red pepper, apple, grape, and static were examined. All isolates from apple, grape, and static were pathogenic to the hosts but not to fruits of red pepper. Isolates from red pepper did not show pathogenicity on all the hosts by non-wound inoculation. Nitrate nonutilizing (*nit*) mutants of the isolates were generated by culturing on minimal medium (MM) amended with 1.5% potassium chlorate. *Nit* mutants were divided into four phenotypes *nit1*, *nit2*, *nit3* and *nitM*. VCGs were examined by pairing of phenotypically distinct *nit* mutants. Isolates from apple, grape, and static belonged to one VCG, whereas isolates from red pepper fell into another VCG. This result indicates that VCGs within isolates of *G. cingulata* are closely related to virulence. The isolates having a different host and belonging to the same VCG formed wild-type heterokaryons, but the isolates did not form any ascus in their pairings on MM.

**Key words :** *Glomerella cingulata*, virulence, vegetative compatibility, ascus formation.

국내에서 널리 재배되고 있는 고추, 사과, 딸기, 포도, 스타티스(static) 등에 탄저병이 자주 발생하여 많은 경제적 손실을 초래하고 있다(1, 5, 10, 11). 탄저병을 일으키는 *Colletotrichum*속 균은 형태적 특징과 병원성 등에 의해 분류되고 그 완전세대는 Arx(3)와 Sutton(20), Schrenk와 Spaulding(19) 등에 의해 *Glomerella*속으로 분류되었다. 국내에서는 이(11)와 최 등(5)이 *G. cingulata*가 사과와 스타티스에서 탄저병을 일으키는 균으로 보고하였으며, 붉은 고추에만 병원성이 있으며 자낭각을 형성하는 고추탄저병균이 *G. cingulata*로 분류된 바 있다(17).

체세포화합성군(vegetative compatibility group: VCG) 연구는 auxotrophic mutant중 질소원의 이용능을 marker로 nitrate nonutilizing(*nit*) mutant를 선발한

다음, 체세포화합성을 조사하여 mutant간에 화합성을 나타낼 때에는 형태, 병원성 및 물질생성능 등과 관련된 유전적 특성이 같은 것으로 보고되어 있다(7). 식물 병원 진균의 체세포화합성에 관한 연구로는 수종의 *Fusarium*속 균(7, 12, 18, 24, 25)과 *Neurospora crassa* (6, 13, 21), *Aspergillus nidulans*(9) 등에서 보고되었으나, *G. cingulata*의 VCG에 관한 연구는 그리 많지 않다. Brooker 등(4)은 *Colletotrichum*속 균의 *nit* mutant의 표현형을 *nit1*, *nit2*, *nit3*, *nitM*으로 나누었다. Vailancourt와 Hanau(22)는 *Glomerella graminicola*에서 영양화합성과 heterokaryosis에 관한 연구에서 한 균주 내의 *nit* mutant간에 자가상보성(self complementation)이 있음을 밝힌 바 있다. 한편 Masel 등(14)은 *Stylosanthes*속 식물의 탄저병균중 식물의 중간 기주범위를 달리하는 두 가지 biotype 균주의 *nit* mutant를 이용해 VCG를 조사한 결과, 같은 biotype의 균주간에는 체세포

\*Corresponding author.

포화합성을 나타내지만, 다른 biotype간에는 화합성이 없어 기주범위가 다른 균주간에 VCG가 다르다고 하였다.

현재까지 보고된 *Glomerella*속 균의 VCG에 관한 연구는 단지 동일 기주내의 균주들간 또는 한 균주에서 분리된 *nit mutant*간의 조사에 한정되어 있었다(4, 8, 14, 23). 따라서 본 연구에서는 기주를 달리하여 분리된 *G. cingulata* 균주간의 병원성과 체세포화합성을 조사하고 이들 균주의 병원성과 체세포화합성과의 관련 여부를 탐색하고자 실시하였다.

## 재료 및 방법

**균분리 및 동정.** 1994년 4월부터 11월까지 충북지방의 진천, 보은, 옥천 그리고 충남 청양, 전남 나주의 고추, 사과, 포도 재배포장에서 동심윤문의 포자퇴를 형성하며 부패하는 병반을 수집하였다. 수집된 이병과실과 이병잎은 1% 차아염소산나트륨(NaOCl)용액으로 3분간 표면 소독한 다음 멸균수로 3회 세척후 습실처리하여 생성된 *Colletotrichum*균 포자를 water agar상에 희석평판 배양하여 형성된 단콜로니로부터 분리하였다. 분리균들은 27°C의 PDA(감자한천배지) 상에서 근자외선광(NUV)을 12시간 주기로 조사하며 7일간 배양한 후 현미경하에서 포자의 크기, 형태, 강도의 유무 등을 측정하였고, 배양 약 15일후 완전세대 형성 유무 및 자낭포자의 형태적 특징에 따라 동정하였다. 고추탄저병원균인 CG10, CG24, CG25는 충남 농촌진흥원에서 분양을 받고 스타티스 병원균인 GC

11, GC13, GC15, GC17균주는 전남농촌진흥원 남원 화훼시험장에서 분양 받았다(Table 1). 이들 균주는 PDA배지 상에서 27°C 암상태 하에서 7일간 배양한 후 4°C에 보존하였다.

**병원성 검정.** 공시균주들은 PDA배지에서 27°C로 7일간 배양하여 분생포자를 형성시킨 다음,  $1 \times 10^6$  포자/ml의 농도로 포자 현탁액을 만들었다. 균주 disc는 직접 균총을 cork borer로 찍어 이용하였으며 대조구에는 멸균수와 water agar를 사용하였다. 병원성 검정은 건전한 잎(스타티스: 품종 에밀레)과 과실(고추: 품종 다복, 사과: 품종 홍옥, 포도: 품종 캠벨러리)을 70% ethyl alcohol로 1분간 표면소독후 2~3회 살균수로 세척하여 말린 후, 살균된 핀으로 상처를 낸 다음 무상처구를 대조로 하여 습실처리된 플라스틱 용기에 넣었다. 그후 각 잎과 열매의 표면에 10  $\mu$ l의 포자현탁액 및 균총 disc를 접종하고 용기를 밀폐하여 27°C에서 24시간 처리한 후 뚜껑을 벗기고 7일간 배양하면서 발병 유무와 병반의 크기를 조사하였다.

***nit mutant* 선발.** *nit mutant*의 선발 및 조사는 Correll 등(7, 8)의 방법에 따라 수행하였다. 최소배지(minimal medium: MM)는 기본배지에 NaNO<sub>3</sub> 2g을 첨가하였고 돌연변이원인 minimal medium chlorate(MMC)는 기본배지 1l에 L-asparagine 1.6g, KClO<sub>3</sub> 15g, NaNO<sub>3</sub> 2g을 넣어 조제하였다. *nit mutant*는 MMC배지 상에서 27°C에 3일간 배양후 chlorate에 저항성을 나타내며 빠르게 생장하는 mutant sector의 선단균사를 다시 MM배지에 옮겨 엷은 균사생장을 하는 균주를 *nit mutant*로 선발하였다.

Table 1. Origin of *Glomerella cingulata* isolates used in this study

Isolate	Host plant	Source	Collection site
GC10	<i>Capsicum annuum</i>	Seed	CPRDA <sup>a</sup>
CG24	<i>Capsicum annuum</i>	Seed	CPRDA <sup>a</sup>
CG25	<i>Capsicum annuum</i>	Seed	CPRDA <sup>a</sup>
GCM1	<i>Malus pumila</i> var. <i>dulcissima</i>	Fruit	Jincheon, Chungbuk
GCM2	<i>Malus pumila</i> var. <i>dulcissima</i>	Fruit	Jincheon, Chungbuk
GCM3	<i>Malus pumila</i> var. <i>dulcissima</i>	Fruit	Jincheon, Chungbuk
GCM4	<i>Malus pumila</i> var. <i>dulcissima</i>	Fruit	Jincheon, Chungbuk
GCM5	<i>Malus pumila</i> var. <i>dulcissima</i>	Fruit	Jincheon, Chungbuk
GCM6	<i>Malus pumila</i> var. <i>dulcissima</i>	Fruit	Jincheon, Chungbuk
GC11	<i>Limonium sinuatum</i>	Leaf	NAHES <sup>b</sup>
GC13	<i>Limonium sinuatum</i>	Leaf	NAHES <sup>b</sup>
GC15	<i>Limonium sinuatum</i>	Leaf	NAHES <sup>b</sup>
GC17	<i>Limonium sinuatum</i>	Leaf	NAHES <sup>b</sup>
GCV196	<i>Vitis vinifera</i>	Fruit	Naju, Jeonnam

<sup>a</sup> Chungnam Provincial Rural Development Administration.

<sup>b</sup> Namwon Alpine Horticultural Experiment Station.

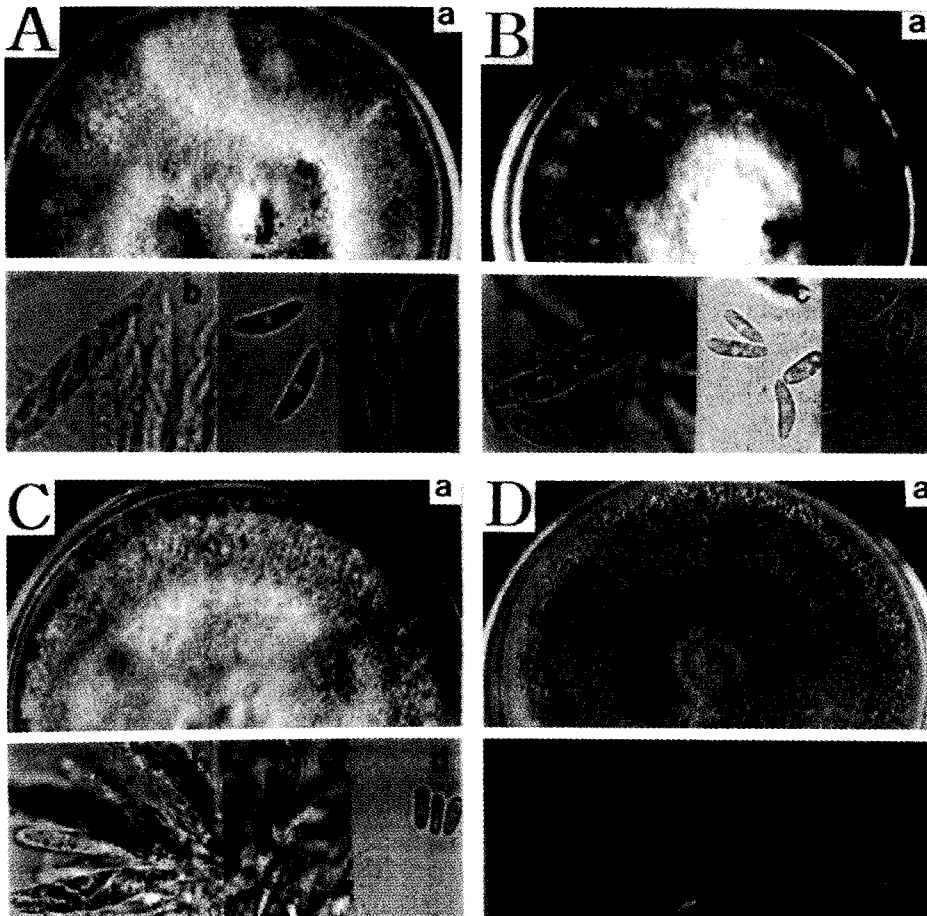
*nit* mutant의 표현형. 분리된 *nit* mutant의 표현형은 5가지 질소원이 함유된 기본배지(nitrate medium, nitrite medium, hypoxanthine medium, ammonium medium, uric acid medium)를 사용하여 Brooker 등(4)의 방법에 따라 표현형을 결정하였다.

VCG 분석 및 자낭형성 조사. 각각의 *nit* mutant는 MM배지에서 2~3 cm 간격으로 대치 배양하여 27°C에서 15일간 배양후 상보성이 있는 *nit* mutant간의 접촉 부위에서 wild type균주의 균사형태와 같은 기중균사의 형성 유무로써 heterokaryon형성을 확인하였다. 또한 선발된 *nit* tester를 이용하여 동일 기주 분리균주 및 다른 기주 분리균주간의 체세포화합성을 조사하여 체세포 화합성군(vegetative compatibility groups)을 결정하였으며, heterokaryon이 형성된 기중균사 위에 자

낭의 형성 유무를 조사하였다.

## 결 과

형태적 특징. 각 기주의 병반에서 순수 분리된 균은 Arx(3)와 Mordue(15)의 분류기준에 따라 *G. cingulata*로 동정되었으며, 공시균주들의 균총형태는 모두 15일 후 암갈색으로 나타났고, 약 15일간 배양후에 자낭세대가 형성되었다. 강모의 크기는 평균  $100 \mu\text{m} \times 2.5 \mu\text{m}$ 이며 고추, 스타티스, 사과에서 분리한 균들은 강모를 형성하였지만, 포도 분리균은 형성하지 않았다. 자낭과 자낭포자는 균주간 모두 유사하며 자낭은 긴 자루모양안에 8개의 자낭포자를 형성하며 크기는 평균  $63.5 \mu\text{m} \times 10 \mu\text{m}$ 였다. 자낭포자는 분생포자와

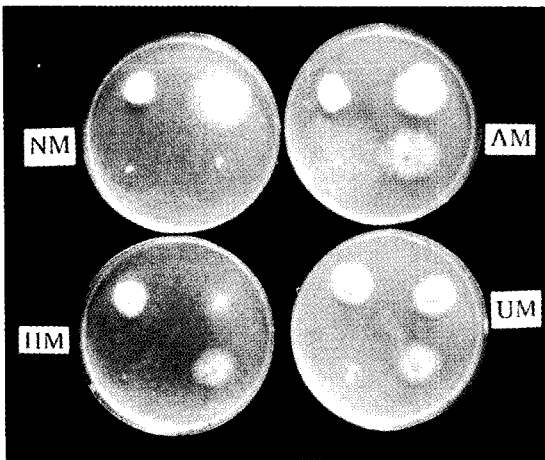


**Fig. 1.** Morphological and cultural characteristics of *Glomerella cingulata* isolated from four hosts (A: GCM4, apple; B: GCC25, red pepper; C: GCV196, grape; D: GCS11, statice). Each picture shows; a: colony morphology, b: asci (400 $\times$ ), c: ascospores (400 $\times$ ), d: conidia (400 $\times$ ).

**Table 2.** Pathogenicity of *Glomerella cingulata* isolates on fruits and leaves of hosts by artificial inoculation

Source of isolate	Pathogenicity on <sup>a</sup>							
	Apple		Grape		Statice		Red pepper	
	NW	W	NW	W	NW	W	NW	W
Red pepper	-	+	-	+	-	++	-	+
Statice	+	++	++	++	++	++	-	-
Apple	+	+	+	+	+	++	-	-
Grape	+	+	+	+	+	++	-	-

<sup>a</sup> The symbols ++, + and - represent severe, weak and no symptom, respectively. NW : non-wound inoculation, W : wound inoculation.



**Fig. 2.** Growth of four kinds of nitrate nonutilizing (*nit*) mutant phenotypes of *Glomerella cingulata* on media with different nitrogen sources. Upper left : *nit1*, upper right : *nitM*, lower left : *nit2*, lower right : *nit3*. NM : nitrite medium, AM : ammonium medium, HM : hypoxanthine medium, UM : uric acid medium.

다르게 약간 굽어진 타원형으로 19.5 μm × 5.0 μm의 크기였다. 분생포자는 평균 10.0~20.5 μm × 3.0~5.0 μm 크기로서 *C. gloeosporioides*보다는 작고 끝이 둥근 형태를 띄며, 고추분리균이 다른 분리균보다는 작고 그 밖의 다른 기주 분리균들은 서로 유사하였다 (Fig. 1).

병원성. 무상처 접종시 고추 분리균은 다른 작물 뿐만 아니라 고추에도 발병시키지 못했으나, 상처 접종시에는 고추 뿐만 아니라 다른 기주에도 약한 병원성을 나타냈다. 그 밖의 사과, 포도, 스타티스 분리균은 무상처 및 상처 접종시 모두 각각의 기주에 강한 병원성을 나타냈을 뿐만 아니라 고추를 제외한 다른 기주에도 병원성을 나타냈다 (Table 2).

*nit* mutant 선발 및 표현형 결정. 다른 기주로부터

**Table 3.** Frequency and phenotype of nitrate nonutilizing (*nit*) mutants of *Glomerella cingulata* recovered from 1.5% chlorate medium

Isolate	% <i>nit</i> mutant-classes <sup>a</sup>			
	<i>nit1</i>	<i>nit2</i>	<i>nit3</i>	<i>nitM</i>
CG10	83.3	-	-	16.7
CG24	66.7	-	33.3	-
CG25	100	-	-	-
GCM1	44.4	-	55.6	-
GCM2	60.0	40.0	-	-
GCM3	100	-	-	-
GCM4	100	-	-	-
GCM5	100	-	-	-
GCM6	100	-	-	-
GC11	100	-	-	-
GC13	100	-	-	-
GC15	100	-	-	-
GC17	100	-	-	-
GCV196	-	-	100	-

<sup>a</sup> *Nit* mutant phenotypes determined according to growth on basal medium amended with different nitrogen sources; *nit* mutants were screened on the chlorate medium.

분리한 *G. cingulata* 균주로부터 *nit* mutant를 선발하여 표현형 (phenotype)을 결정한 결과, *nit1* 80.5%, *nit2* 1.9%, *nit3* 12.0%, 그리고 *nitM*이 0.9% 출현하였고, 그 중 *nit1*의 출현 빈도가 가장 높았다. 사과에서 분리한 GCM3 균주에서만 특이하게도 *nit2*가 40.0% 출현하였다 (Fig. 2, Table 3).

VCG 검정. 사과, 포도, 스타티스 분리균들간에 VCG를 조사한 결과, 각 기주 분리균들 간에 모두 화합성을 나타내었다 (Fig. 3). 또한 고추에서 분리된 *G. cingulata* 균주들은 무상처 접종시 고추뿐만 아니라 다른 기주에서도 병원성을 나타내지 않는 균주로서 이들 균주로부터 분리된 *nit* mutant간에 VCG를 조사한 결과, 고추 분리균들간에는 모두 화합성을 보

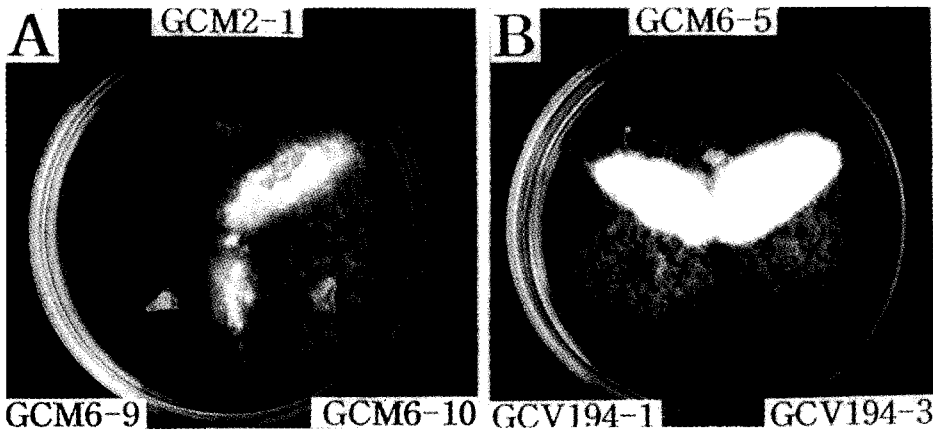
**Table 4.** Vegetative compatibility grouping<sup>a</sup> and ascus formation<sup>b</sup> among *nit* mutants of *Glomerella cingulata* obtained from apple, statice, grape and red pepper

Isolate	GCM (apple)	GCV (grape)	GC (statice)	CG (red pepper)
CG (red pepper)	- (-)	- (-)	- (-)	+ (+)
GC (statice)	+ (-)	+ (-)	+ (+)	
GCV (grape)	+ (-)	d <sup>c</sup>		
GCM (apple)	+ (+)			

<sup>a</sup> + : formation of heterokaryotic zone, - : no formation of heterokaryotic zone.

<sup>b</sup> (+) : formation of ascus, (-) : no formation of ascus.

<sup>c</sup> d : not determined.



**Fig. 3.** Vegetative compatibility reactions among *nit* mutants of *Glomerella cingulata* isolates (GCM : apple, GCV : grape). A : Apple isolates GCM2-1 and GCM6-10 formed heterokaryons, and *nit* mutant from one isolate GCM6-9 and GCM6-10 formed self complementation. B : Apple isolate (GCM6-5) and grape isolates (GCV194-1, GCV194-3) formed visible heterokaryons.

여 한 group으로 나타났다. 그러나 고추분리균주는 사과, 포도, 스타티스 분리균주와는 체세포화합성을 보이지 않았다(Table 4). 이와 같이 동일 종의 균이 분리 기주에 따라 VCG가 다르다는 결과는 현재까지 *nit* mutant를 이용한 여러 종의 식물 병원 진균의 VCG 연구에서 보고된 바 없다.

분리한 *G. cingulata* 균주들에서 같은 VCG를 나타내는 *nit* mutant들의 phenotype간에 상보성(complementation)을 조사한 결과, *nit1*과 *nitM*이 다른 phenotype의 *nit* mutant들과 상보성을 가장 잘 나타냈고, *Fusarium oxysporum*과는 다르게(7) *nitM*과 *nitM* 사이에는 상보성을 나타내지 않았다. 그러나 *nit1*, *nit3*간에는 상보성을 나타내는 것도 존재하였다.

동일 VCG내 *nit* mutant간의 자낭형성. 유전적 상호관계를 알기 위해 heterokaryon이 성립된 같은 기주에서 분리된 균주 그리고 다른 기주에서 분리된 균주의 *nit* mutant간의 대치배양시 자낭의 형성 유무를 조사하였다. 그 결과 고추, 사과, 포도, 스타티스 분리균

들은 동일 기주분리 균주간에는 heterokaryon을 형성한 후 자낭을 형성하였다. 그러나 다른 기주에서 분리된 균주간에는 비록 VCG를 나타내어 heterokaryon은 형성되었지만 자낭은 형성되지 않았다(Table 4).

## 고 찰

국내의 *G. cingulata* 연구는 고추에서 분리한 *Colletotrichum gloeosporioides*를 포자의 형태 및 크기, 병원성, Isozyme pattern 등의 차이에 의해 G-type과 R-type으로 구분한 이후(10), 최근에 G-type은 *C. gloeosporioides*로, R-type은 *G. cingulata*인 것으로 밝혀졌다(16, 17). 사과에서 분리한 *C. gloeosporioides*와 *G. cingulata*는 자낭세대의 형성 유무에 따라 구분하였는데 국내에는 *G. cingulata*가 우점종으로 분포하고 있으며(11), 또한 statice 탄저병균으로는 *G. cingulata*만 보고되어 있다(5). 그러나 같은 탄저병균이면서도 분리 기주를 달리한 균주들간의 VCG를 통한 유전적 유원

관계나 병원성 관련 분석은 시도된 바가 없었다(2).

*Fusarium oxysporum*의 경우 대부분이 표현형 *nit1*, *nitM*이 고르게 분리되고 *nit3*이 다소 적게 분리되는 경향을 보이며 *nit2*는 출현하지 않는데 비해(7) *Colletotrichum* spp.에서는 균주에 따라 표현형이 다양하게 출현하는데 그중 *nit2*가 출현하였음이 Brooker 등(4)에 의해 보고되었다. 본 실험에서도 사과에서 분리한 GCM3 균주에서 *nit2*가 40% 출현하여 *Colletotrichum* spp.의 표현형과 일치하였다. 체세포화합성을 나타내는 *nit* mutant사이의 phenotype간에 상보성(complementation)을 조사한 결과, *nit1*과 *nitM*이 다른 phenotype *nit* mutant 등의 결과와 일치하였다. 그러나 보고된 모든 연구에서 사용된 균주수가 적고 *Glomerella*속 균의 질소원을 이용하는 biochemical pathway가 완전히 밝혀지지 않았다고 생각되어 *Neurospora*속 균(21)이나 *Fusarium*속 균(7)의 경우처럼 앞으로 새로운 표현형이나 상보성이 출현할 가능성도 있다.

사과, 포도, 스타티스 분리 균주간에는 체세포화합성을 보였으나 고추분리균과는 화합성을 나타내지 않아 고추분리균은 사과, 스타티스, 포도와는 다른 체세포화합성으로 나타났다. 사과, 포도, 스타티스분리균은 유전학적 및 병원학적으로 같은 형태로 분화되어 기주들에 적응하였고 고추 분리균은 독립적으로 분화한 것으로 생각되지만 보다 더 많은 연구가 뒷받침되어야 할 것으로 생각된다. 같은 기주에서 분리한 균은 상호간에 유성세대가 형성되었으나 다른 기주분리균과는 유성세대 형성이 없었다. Heterokaryon이 성립된 다른 기주 분리균간의 *nit* mutant간에 유성세대가 형성되지 않은 것에 대해서는 앞으로 연구검토가 요망된다.

따라서 분화형이 확실히 구분되는 *F. oxysporum*과는 달리(7, 12, 24, 25) *G. cingulata*는 병원성의 분화가 밝혀져 있지 않음에도 불구하고 체세포화합성은 병원성과 관련되어 있음이 밝혀졌다. *Glomerella*속 균은 완전세대를 형성하는 좋은 장점이 있기 때문에 앞으로 이 병원균의 progeny분석을 통하여 병원성과 VCG의 유전연구와 아울러 다양한 표현형을 가진 mutant사이의 allelic과 dominance 관계를 밝히는데 유용하게 이용될 수 있을 것으로 생각된다.

## 요 약

국내의 고추, 사과, 포도, 스타티스(static)에서 분리한 *Glomerella cingulata* 균주들의 병원성과 체세포화

합성군(vegetative compatibility group : VCG)과의 관계를 조사하였다. 사과, 포도, 스타티스에서 분리된 균주들은 전기주에 모두 병원성을 나타내었으나 고추에는 병원성이 없었다. 한편 고추에서 분리된 균주들은 무상처접종시 병원성을 나타내지 못하였다. Nitrate nonutilizing(*nit*) mutant는 1.5%의  $KClO_3$ 을 첨가한 최소배지에서 선발하였다. *nit* mutant들은 *nit1*, *nit2*, *nit3*, *nitM*의 4가지 표현형 중 하나에 속하였다. VCG는 표현형이 다른 *nit* mutant간의 대치배양을 통해 결정하였는데 사과, 포도, 스타티스에서 분리한 균주들간에는 같은 VCG를 나타낸 반면 고추에서 분리된 균주들은 다른 VCG로 나타났다. 따라서 *G. cingulata* 균주들의 체세포화합성은 병원성과 밀접하게 관련되어 있음을 알 수 있었다. 또한 동일한 VCG에 속하며 기주가 다른 균주들의 대치배양시 heterokaryon을 형성했으나 자낭을 형성하지는 않았다.

## 참고문헌

1. Agrios, G. N. 1988. *Plant Pathology*. Academic Press, pp. 381-390.
2. Alahakoon, P., Brown, A. E. and Sreenivasaprasad, S. 1994. Cross infection potential genetic groups of *Colletotrichum gloeosporioides* on tropical fruits. *Physiol. Mol. Plant Pathology* 44 : 93-103.
3. Arx, J. A. V. 1954. Beitr. Kryptogamen Schweiz. 11(1) : 1-434.
4. Brooker, N. L., Leslie, J. F. and Dickman, M. B. 1991. Nitrate non-utilizing mutants of *Colletotrichum* and their use in studies of vegetative compatibility and genetic relatedness. *Phytopathology* 81 : 672-677.
5. 최정식, 정성수, 김정만, 소인영. 1994. *G. cingulata* (Stonem.) Spauld & Schrenle에 의한 스타티스 탄저병. *한식병지* 10(2) : 148-150.
6. Collins, R. A. and Saville, B. J. 1990. Independent transfer of mitochondrial chromosomes and plasmids during unstable vegetative fusion in *Neurospora*. *Science* 345 : 177-179.
7. Correll, J. C., Klittich, C. J. R. and Leslie, J. F. 1987. Nitrate nonutilizing mutants of *Fusarium oxysporum* and their use in vegetative compatibility tests. *Phytopathology* 77 : 1640-1646.
8. Correll, J. C., Klittich, C. J. R. and Leslie, J. F. 1989. Nitrate nonutilizing mutants used to study heterokaryosis and vegetative compatibility in *Colletotrichum* spp. *Exp. Mycol.* 18 : 311-319.
9. Cove, D. J. 1976. Chlorate toxicity in *Aspergillus nidulans*: The selection and characterization of chlorate resistant. *Heredity* 36 : 191-203.
10. 김완규, 조의규, 이은중. 1986. 고추탄저병균 *Col-*

- letotrichum gloeosporioides*의 2계통. 한식병지 2(2) : 107-113.
11. 이두형. 1994. 사과에서 분리한 *C. acutatum*, *C. gloeosporioides* 및 *G. cingulata*의 병원학적 특징. 한식병지 10(2) : 105-111.
  12. Leslie, J. F. 1993. Fungal vegetative compatibility. *Annu. Rev. Phytopathol.* 31 : 127-150.
  13. Marzluf, G. A. 1981. Regulation of nitrogen metabolism and gene expression in fungi. *Microbial. Rev.* 45 : 437-461.
  14. Masel, A. M., Poplawski, A. M., Irwin, J. A. G. and Manners, J. M. 1996. Molecular evidence for chromosome transfer between biotypes of *Colletotrichum gloeosporioides*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 9(5) : 339-348.
  15. Mordue, J. E. M. 1971. *Glomerella cingulata*. CMI Descriptions of Pathogenic Fungi, Bacteria. No. 315.
  16. 오인석. 1995. 고추 탄저병균 *Colletotrichum* spp.의 분류 및 병원성에 관한 연구. 충남대 대학원 박사논문.
  17. 박경석, 김충희. 1992. 국내 고추탄저병의 동정, 분포 및 병원학적 특성. 한식병지 8(1) : 61-69.
  18. Puhalla, J. E. 1984. A visual indicator of heterokaryosis in *Fusarium oxysporum* from celery. *Can. J. Bot.* 62 : 540-545.
  19. Schrenk, H. von and Spaulding, P. 1903. The bitter rot of apples. *U. S. Dept. Agr. Bur. Plant Ind. Bull.* 44 : 1-54.
  20. Sutton, B. C. 1992. The *Glomerella* and its anamorph *Colletotrichum*, In : *Colletotrichum, Biology, Pathology and Control*, ed. by J. A. Baley and M. J. Feger, pp. 1-26. CAB International U.K.
  21. Tomsett, A. B. and Garrett, R. H. 1980. The isolation and characterization of mutants defective in nitrate assimilation in *Neurospora crassa*. *Genetics* 95 : 649-660.
  22. Vaillancourt, L. J. and Hanau, R. M. 1994. Nitrate-nonutilizing mutants used to study heterokaryosis and vegetative compatibility in *Glomerella graminicola*. *Exp. Mycol.* 18 : 311-319.
  23. Vaillancourt, L. J. and Hanau, R. M. 1991. A method for genetic analysis of *Glomerella cingulata* (*Colletotrichum gloeosporioides*) from maize. *Phytopathology* 81 : 530-534.
  24. 유성준, 김홍기, 유승현. 1995. 국내에서 분리한 토마토 시들음병균(*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*)의 체세포 화합성균. 한식병지 11(4) : 330-337.
  25. Yoo, S. J., Watanabe H., Kobayashi, K., Ogoshi, A and Kodama, F. 1993. Vegetative compatibility grouping of formae speciales of *Fusarium oxysporum* pathogenic to the Liliaceae. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 59(1) : 3-9.