

*Phytophthora katsurae*에 의한 밤나무 잉크병

오은성^{1*} · 이종규² · 이상현¹ · 김경희¹

¹국립산림과학원 산림환경부 산림병해충과, ²강원대학교 산림환경과학대학 산림자원보호학과

Chestnut Ink Disease Caused by *Phytophthora katsurae*

E. Oh^{1*}, J.-K. Lee², S.-H. Lee¹ and K.-H. Kim¹

¹Korea Forest Research Institute, Seoul 130-130-712, Korea

²College of Forest and Environmental Sciences, Kangwon National University, Chunchon 200-701, Korea

ABSTRACT : In early 2000's, about six *Phytophthora* species have been newly described leading mortality on coniferous and broad-leaved trees in forests. Also, some species of *Phytophthora* are responsible for ink disease in chestnut plantation near or within forests. Similar symptoms of ink disease were appeared in some areas of Kyungnam and Jeonnam provinces in 2005, and the pathogen was isolated using *Phytophthora*- selective medium in 2006. Morphological and genetic analysis were performed to identify the isolate. Also, the pathogenicity was conducted to complete Köch's postulate and compare susceptibility among chestnut cultivars. The molecular analysis between *P. katsurae* and *P. hevae* were performed with the isolates obtained from different countries including Korea or the sequences downloaded from *Phytophthora* webpage. The result showed that the isolated pathogen from chestnut was *P. katsurae*. There is no report of *P. katsurae* in Korea until now. *P. katsurae* was re-isolated from inoculated chestnut cultivars. Also, there was a slight difference in susceptibility among chestnut cultivars. The rDNA sequence of our isolate showed 100% similarity with sequence of the isolate cultured from Japan and New Zealand.

Keywords : *Phytophthora*, Chestnut ink disease, Molecular analysis

서 론

세계적으로 명명하여 알려진 역병균은 80여종이 넘는다. 이 중에서 1996년까지 병원성이 있는 역병균은 54종이고 1999년 Tomas Jung(1999)에 의해 참나무에 병을 일으키는 *P. quercina*를 분리함으로써 55종이 되었다. 그러나 2006년 현재 새롭게 *P. ramorum*, *P. kernoviae*, *P. nemarosa*, *P. alni*, *P. austrocedrae*, *P. pseudosyringae*을 포함한 6종이 분리되어 60여종이 넘는다(Brasier *et al.*, 2004, 2005; Erwin & Ribeiro, 1996; Hansen *et al.*, 2003; Jung *et al.*, 2003, oral presentation in 4th IUFRO *Phytophthora* Working Group meeting 2007). 역병균들 중에서 밤나무에 잉크병을 일으키는 주요 종들에는 *P. cinnamomi*, *P. cambivora*, *P. katsurae*, and *P. cryptogea* 등이 있다(Boutard 2001). *P.*

*cinnamomi*와 *P. cambivora*는 주로 미국과 유럽밤나무에 피해를 주고 있고 일반적으로 일본과 중국 밤나무는 이 역병균들에 대해 저항성을 보여주고 있다. *P. cryptogea*는 오스트레일리아 남부지역의 밤나무에 피해를 주고 있으며 *P. katsurae*는 일본에서 1969년 일본 밤나무에 보고된 바 있다. *P. katsurae*는 일본을 비롯한 타이완, 하와이, 아프리카의 아이보리 해안, 오스트레일리아, 그리고 파파뉴기니에서 분포하며 최근 2005년에는 중국 남부지역에 하이난 섬에서 발견된 바 있다(Ko *et al.*, 2006; Stamps, 1984). 또한 뉴질랜드에서도 *P.* 'taxon Agathis'로 알려진 균이 *P. katsurae*와 난포자의 돌기의 수와 모양에 차이가 있지만 그 외에 형태학적, 유전학적으로 거의 비슷하다는 보고가 있어 *P. katsurae*와의 상관관계에 대한 연구가 진행 중에 있다(Beever *et al.*, 2007). 이러한 밤나무에 병을 일으키는 균들

* Corresponding author: (E-mail) eunsungoh@forest.go.kr

에 의한 병징은 수피 위에 잉크가 흘러나오며 수피가 갈라진 틈사이로도 흘러나오는 것을 흔히 볼 수 있다. 감염된 조직은 물렁해지며 육안으로 보더라도 짙은 밤색 혹은 붉은색을 띤다. 수피를 벗겨 보았을 때 조직은 뚜렷하게 갈색 혹은 밤색으로 변해 있으며 주로 지제부 근처에서 병징이 나타난다.

한국의 밤나무 줄기나 가지에 생기는 주요 병해는 밤나무줄기마름병이 대표적이며 충해로는 밤나무혹벌과 오리나무좀 등이 있다. 이 세 가지 병충해는 단독으로도 밤나무에 피해를 줄 수도 있지만 하나의 나무에 복합적으로 나타나는 경우도 흔하게 발견된다. 2005년부터 밤나무에 이상 징후가 보였으며 증상은 위에서 언급한 병충해에 의한 피해와 달랐다. 많은 노력에도 불구하고 병원균은 쉽게 분리되지 않았다. 2006년 11월 경상남도 하동과 합천, 그리고 전라남도 영광에서 피해목이 발생되어 조사한 결과 역시 2005년도와 같은 병징을 나타냈으며 역병원균에 의해 발생한 잉크병 증상과 매우 흡사하였다(Fig. 1). 따라서 이번 연구는 최근 한국의 밤나무에 피해를 주고 있는 병의 원인을 밝혀냄과 동시에 특징을 서술하며 그 원인에 따라 밤나무 품종에 따른 민감성 여부를 확립하고자 실시되었다.

재료 및 방법

병원균 분리

전라남도 영광을 비롯한 경상남도 합천과 하동에서 병징이 나타난 목재를 수집하였으며(Table 1), 목재의 변색부분과 건전부분이 포함된 2×2 mm의 목편을 잘라 항생제를 첨가한 CARP 배지(17 g/L cornmeal agar, 200 µg/mL ampicilin,



Fig. 1. Typical symptom of fissured and softened tissue with inky ooze followed by necrosis.

10 µg/mL rifampicin, 10 µg/mL pimarinic)에 병원균 분리를 시도하였다(Winton and Hansen 2001). 3일 동안 25°C에서 배양한 후, 성장된 균사를 β-CMA(17 g/L cornmeal agar, 20 ppm β-sitosterol)에 옮겨 같은 온도에서 일주일 동안 배양하여 순수 분리를 시도하였다.

병원균 동정

형태학적인 분석을 위해 광학 및 전자 현미경을 이용하여 포자의 형태 및 크기를 관찰하였다. 전자 현미경 사용을 위한 시료 준비는 β-CMA 배지위에 Nylon을 올려놓고 균을 접종하거나 혹은 배지위에 직접적으로 접종하여 자란 균사를 떼어내어 Oh & Hansen(2007)의 처리방법을 이용하였다. 난포자와 포자낭을 각각 50개씩 선택하여 크기를 측정하여 평균값을 획득하였다. 분자생물학적 분석을 위해 Winton & Hansen(2001)의 유전자 추출방법에 따라 필요한 유전자를 획득하였으며 rDNA의 보편적인 프라이머 ITS1과 ITS4를 이용하여 ITS 부분을 증폭시켰다. 증폭된 산물은 같은 프라이머를 사용하여 ABI 3730 시퀀서(Applied Biosystems, CA, USA)를 사용하여 유전자 염기서열을 분석하였다. 염기서열은 NCBI(National Center for Biotechnology Information) 웹사이트(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)에서 분석되어졌다.

병원균 배양

병원성 실내·외 검정을 위해 병원균을 일주일 동안 25°C에서 배양한 후 직경 5 mm cork borer를 이용하여 agar disc를 떼어내어 접종원으로 이용하였다. 실내에서는 하동에서 분리된 1 균주, 실외에서는 하동, 합천, 영광에서 분리된 1 균주씩 사용되었다. 비슷한 균주와 다른 역병원균과의 유전자 염기서열분석을 위해서 하동과 합천에서 분리된 각각 1균주씩을 이용되었다.

Table 1. Infected chestnut trees in different locations

Location	Number of samples*	Host
Hadong	6	<i>C. crenata</i> × <i>C. mollissima</i> (Tsukuba & Ginyose)
Hapcheon	4	
Younggwang	1	

* Collected from individual trees.

병원성 실내·외 검정

실내실험을 위하여 8품종(이평, 이대, 유마, 대보, 박미2호, 은산, 만적, 이취)의 밤나무 가지(30 cm(L) × 5 cm(D))를 하나씩 잘랐으며, 양쪽 끝부분은 파라필름(Parafilm M, PM-996)으로 감싸 수분 증발 및 오염을 예방하였다. 실험에 사용되기 전까지 증류수에 한쪽 끝부분은 침지하여 수분을 공급해 주었다. 양쪽 가지 끝부분으로부터 10 cm 떨어진 지점에 5 mm cork borer를 이용하여 구멍을 뚫고 분리된 균주를 접종한 후, 수피로 다시 구멍을 막았다. 그리고 멸균수에 적신 면(1×1 cm)을 물이 흐르지 않을 정도가 되도록 하여 수피 위에 올렸다. 그 다음 은박지 테이프(5×5 cm), 파라필름 순으로 가지를 감쌌다. 접종 후 가지는 젖은 페이퍼 타올을 넣은 플라스틱 용기(Neo Box 110(453×293×156(H) mm), KOMAX, Korea)에 넣어 25°C에서 10일 동안 배양하였다(Fig. 2A). 그 후 조직 괴사 부분의 가로와 세로 길이를 측정하여 합산 후 ANOVA(SASS, SASS Statistics Inc.)로 분석하였고, 사진촬영을 실시하였다. 또한 코호의 가설을 입증하기 위해 조직이 괴사된 부분으로부터 목편을 떼어내어 다시 분리배지에서 배양한 후 현미경 관찰을 실시하였다.

실외실험을 위해서 2007년 5월 말경 3년생인 두 품종(은기, 대보)의 밤나무 묘목을 시험포지에서 가재와 화분에 심어 나무병원균물 뒤편에 마련된 야외 실험장에 화분을 배치하였다(Fig. 2B). 원활한 활착과 생장을 유도하기 위해 묘목을 두 달간 그대로 방치하여 두었다. 접종은 지제로부터 15 cm 떨어진 지점과 그곳에서 다시 15 cm 되는 부분에 실시하였으며 서로 반대방향으로 되는 지점에 접종하도록 하였다. 각 지역에서 분리된 균주들을 품종별로 세 그루씩 접종하였으며 접종후 처리는 실내검정에서 쓰인 방법을 사용

하였다. 배양은 두주 동안 야외에서 이루어졌으며 배양 후 조직 괴사부분의 길이를 기록하고 역시 ANOVA(SASS, SASS Statistics Inc.)로 분석하였다.

유전자 염기서열 비교분석

여러 나라로부터 분리된 *P. katsurae* 균주간의 유전자 염기서열을 분석하였으며 또한 계통분류학적으로 *P. katsurae*와 가장 가까운 *P. heveae*와의 염기서열 분석도 포함시켰다. *P. katsurae* 균주는 한국 2, 일본 1, 미국 3, 그리고 파파뉴기니 1개를 수집하였고, *P. heveae*는 말레이시아 1개와 뉴질랜드에서 분리된 *Phytophthora* sp. 1개를 수집하였다. 유전자 추출 후 시퀀스를 획득하였으며 그 외에 균주를 획득하지 못한 균들은 역병균 웹페이지(www.phytophthoradb.org)에서부터 시퀀스를 다운로드 받아 TreeView 소프트웨어(Roderic D. M. Page, Scotland, UK)를 통해 분석하였다(Table 2).

결과 및 고찰

병원균 분리 및 동정

세 지역의 11 그루에서 채집한 목편 시료들로부터 선택 배지를 이용하여 분리한 결과, 11개의 균이 분리되었으며 분리 비율은 100%이었고 각 지역별로는 85%로 조직으로부터의 병원균 분리는 비교적 용이하였다(Fig. 3A). 분리된 모든 균들이 배지상에서의 균사생장 형태와 모양은 같게 관찰되었다. β -CMA에서 순수 배양된 균들을 광학 현미경을 사용하여 관찰한 결과, 균사의 모양은 불규칙하게 짧은 가지를 형성하였으며 격막은 나타나지 않았다. 또한 매우 많



Fig. 2. Inoculation on chestnut branches and seedlings *in vitro* and *in situ*.

Table 2. Descriptions of *Phytophthora katsurae* and *P. heveae* culture isolates used in rDNA ITS sequence analysis

Species	Isolate	Host species	Common name	Country	Culture collection
<i>P. katsurae</i>	AF266771	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Ivory Coast	IMI 360596
	P1372	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Hawaii, USA	ATCC 60184
	P1373	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Hawaii, USA	ATCC 60182
	P3146	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Ivory Coast	
	P3389	<i>Auracaria</i> sp.	Monkey Puzzle Tree	Papua New Guinea	IMI 198426
	P3638	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Hawaii, USA	ATCC 58426
	P6920	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Hawaii, USA	
	P6921	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Hawaii, USA	
	P6924	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Hawaii, USA	
	P6925	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Hawaii, USA	
	P7785	<i>Theobroma cacao</i>	Cacao	Ivory Coast	
	P8271	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Ivory Coast	
	P8274	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Ivory Coast	
	P8275	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Ivory Coast	
	P8276	<i>Cocos nucifera</i>	Coconut	Ivory Coast	
	22H6	<i>Castanea crenata</i>	Japanese chestnut	Japan	Dr. Chuan Hong, Virginia Tech. Ins.
	Korea 11	<i>C. crenata</i> × <i>C. mollissima</i>	Chestnut	Hapcheon, Korea	
	Korea 12	<i>C. crenata</i> × <i>C. mollissima</i>	Chestnut	Hadong, Korea	
<i>P. heveae</i>	AF266770	<i>Hevea brasiliensis</i>	Rubber	Malaysia	ATCC 16700
	P1000	<i>Persea americana</i>	Avocado	Guatemala	
	P1102	<i>Persea americana</i>	Avocado	Guatemala	
	P3428	<i>Hevea brasiliensis</i>	Rubber	Malaysia	
	P3604	<i>Theobroma cacao</i>	Cacao	Malaysia	
	P3947		Soil	USA	
	P6246	<i>Rhododendron</i> sp.	Rhododendron	USA	
	P6247	<i>Rhododendron</i> sp.	Rhododendron	USA	
	P8240				
	P10604		Soil	USA	
P10660		Forest soil	China		
<i>Phytophthora</i> sp.	EF067922	<i>Agathis australis</i>	Kauri	New Zealand	ATCC 32256

은 난포자가 형성되었다(Fig. 3B, C). 난포자의 크기는 34.0~46.2 × 21.9~26.7 μm이며 포자 표면에 돌기가 나타나 있는 것이 특징이었다(Fig. 3E). 또한 난포자의 형성은 하나의 균사에서 장란기와 장정기 모두 형성되었으며 장정기는 깔때기 모양으로 장란기의 아랫부분에 위치하여 있었다(Fig. 3B). 후막포자는 배지상에서 형성되지 않았고, 유주자낭은 드물지만 관찰할 수 있었다. 포자낭의 크기는 17.0~38.9 × 14.6~29.2 μm이었으며 아랫부분이 둥근 계란형 모

양이며 끝부분은 약간 뾰족하고 부풀어 올라 있었다(Fig. 3C).

형태학상으로 보았을 때, 밤나무에 잉크병을 일으키는 병원균 중에 난포자의 표면에 돌기가 있는 것은 *P. cambivora*이며 *P. cinnamomi*와 *P. cryptogea*는 표면이 매끄럽다. 그러나 *P. cambivora*는 두 개의 서로 다른 성(mating type)이 있어야 난포자를 형성할 뿐만 아니라 포자낭도 끝이 부풀어 오른 것이 아니라 매끄럽다. 또한 Erwin and Ribeiro(1996)

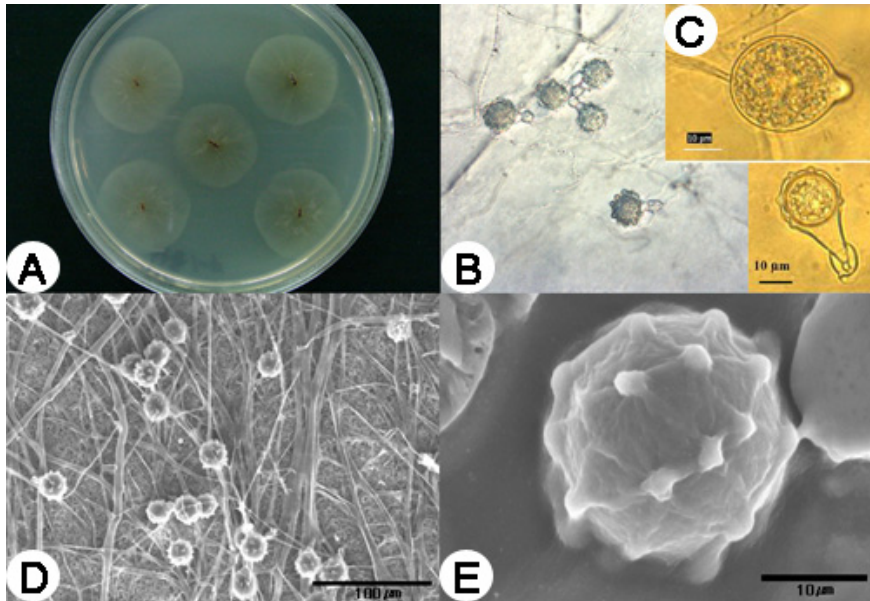


Fig. 3. Characteristics of the isolated fungus. **A** Isolation of the fungus using the selective medium, **B, D** numerous oospores attached with a funnel-shaped antheridium, **C** a papillated sporangium, and **E** the protuberances on the surface of an oospore.

이 묘사한 난포자의 모양과는 매우 흡사하여 분리된 균주의 형태학적 특징들은 *P. katsurae*와 가장 근접하다고 할 수 있었다. 그러나 Liyanage & Wheeler(1989)에 따르면 성숙된 난포자에 형성된 돌기가 4-6개라고 하였으나 분리된 균주는 10개 이상인 것으로 확인되었다. 또한 그들은 후막포자를 언급하였으나 본 실험에서는 후막포자를 관찰할 수는 없었다.

rDNA의 ITS를 프라이머를 이용하여 특정부위의 유전자를 증폭시킨 결과 ITS1과 ITS4에 의해 각각 809 bp와 843 bp의 산물이 얻어졌으며, 염기서열을 분석하였을 때 *P. katsurae*(AF266771)와 세 개의 염기가 달랐으며 이는 99%의 상동성을 보여주었다. 세 지역에서 분리된 균주는 서로 100% 일치하는 것으로 확인되어 형태학적·분자생물학적 결과를 바탕으로 한국의 밤나무에서 분리된 병원균은 *P. katsurae*로 것으로 결론지어졌다.

병원성 실내·외 검정

여덟 품종을 병원균을 접종한 후 관찰한 결과, 수피 위로 잉크색의 액이 흘러나와 있었다. 그 수피를 멸균된 칼로 벗겨 보았을 때 대조구에 비해 병징 즉 갈변된 조직괴사를 관찰할 수 있었다. 특히 여덟 품종 중에 이평 품종이 다른 품종들에 비해 조직괴사 부분이 적게 나타났고 대조구와 비슷

하였다. 그러나 대조구보다는 괴사부분의 색깔과 크기가 달랐다. 또한 대조구에 비교할 때 접종된 품종들의 조직괴사 길이가 통계학적으로 다르다는 것을 확인되었다(Fig. 4). 조직이 괴사된 부분에서 목편조각을 떼어내어 역병균 선택배지에서 분리를 시도한 결과 처음 접종한 병원균과 같은 균

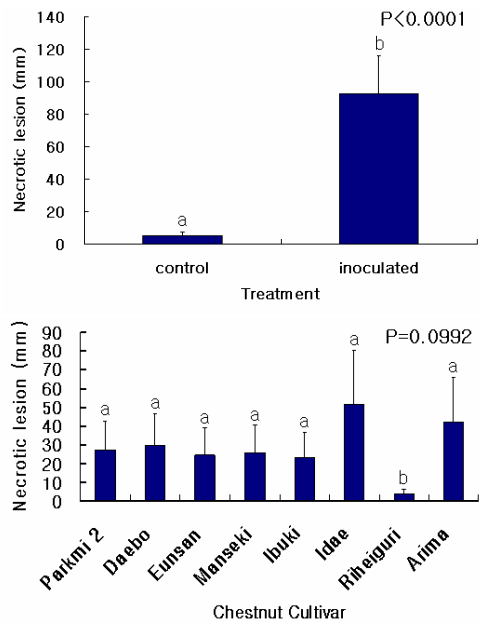


Fig. 4. Comparison of chestnut cultivars inoculated by agar discs with *P. katsurae* versus with pathogen free.

이 분리되어 코흐의 가설을 완성하였다. 또한 저항성과 민감성을 보이는 품종을 각각 선택하여 전자현미경으로 관찰한 결과, 민감성을 보이는 품종에서는 변재부의 도관 내에 많은 균사들이 생장하고 있었으며 그에 반해 저항성인 품종에서는 균사생장이 관찰되지 않았으며 타일로스가 발견되었다. 역병균들이 주로 형성층을 침입하는 것으로 알려져 있었지만 최근에 변재까지 침입한다는 것이 입증되었고 저항성인 품종에서는 저항성물질이 발견된다는 사실들(Oh & Hansen, 2007; Parke *et al.*, 2007)이 이번 연구의 결과와 일치하는 것을 알 수 있었다.

실외에서 대보와 은기 품종을 세 개의 분리균들로 접종하여 배양한 결과, 세 균주 간에 조직괴사의 길이에 있어서는 차이가 있지 않은 것으로 나타났다. 외관상으로 관찰하였을 때 은기와 대보 품종은 각각 89%, 44%가 잎이 아래를 향해 있으면서 시들어 말랐다. 그러나 수피를 벗겨 보았을 때 은기 품종은 뚜렷한 병징이 있는 부분이 있는 것이

아니라 묘목전체가 고사된 것이 44%였다. 반면 대보 품종은 뚜렷한 병징이 나타나 설사 잎이 시들어 말라 있었더라도 묘목은 살아 있는 것으로 나타났다. 실내·외 검정실험을 통하여 밤나무의 품종들이 각각 저항성과 민감성인 것으로 나누어지는 것을 알 수 있었으며 실험에 사용되었던 대부분의 품종들이 *P. katsurae*에 민감성을 나타내는 것으로 보아 앞으로 밤나무 농가에 크게 영향을 미칠 것으로 사료된다.

유전자 염기서열 비교분석

*P. katsurae*와 *P. heveae*의 균주를 여러 나라에서 획득하여 분석한 염기서열과 역병균 웹페이지에서 획득한 염기서열을 비교·분석한 결과, 버지니아에서 분양받은 일본 균주와 뉴질랜드에서 분양받은 미동정된 역병균이 한국에서 분리된 균들과 유전적으로 100% 일치하는 것으로 나타났다. 그러나 나머지 *P. katsurae* 균주들과는 99%가 일치하며 단지 세 개의 염기가 달랐다. 한편 *P. katsurae*는 *P. heveae*와 세 개 이상의 염기들이 다른 것으로 확인되었다(Fig. 5). *P. katsurae*가 *P. heveae*와 계통분류학적으로 서로 매우 근접해 있다는 것은 잘 알려져 있는 사실이었으며(Erwin and Ribeiro, 1996; Kroon *et al.*, 2004) 이번 연구에서도 그것을 증명해줄 뿐만 아니라 한국에서 분리된 *P. katsurae*의 계통분류학적 위치를 확립할 수 있었다.

요 약

2000년대에 이르러 새로운 역병균들이 발생되어 산림에 피해를 주고 있는 가운데 최근 산림에 식재되어 있는 밤나무에서도 역병균에 의해 잉크병이 큰 문제가 되고 있다. 우리나라에서도 2005년 경상남도와 전라남도 일부지역에서 잉크병과 비슷한 증상이 나타나 2006년 11월 역병균 선택 배지를 이용하여 분리하여 형태학적·분자생물학적 비교분석하였으며, 코흐의 법칙을 완성하기 위해 병원성 실내·외 검정을 실시하였다. 또한 *P. katsurae*와 계통분류학상 매우 비슷한 *P. heveae*와 유전적 관계를 살펴보기 위해 다른 나라에 분리된 균주들과 비교분석을 실시하였다. 그 결과, 한국에서는 아직까지 보고되어 있지 않은 *Phytophthora katsurae*로 동정되었으며 병원성 검정실험을 통해 코흐의 법칙을 만족시켰다. 밤나무 품종별 민감도에 약간의 차이를 확인하였으며 일본균주와 뉴질랜드균주와 유전자 염기서열상 100% 일치하는 것으로 나타났다.

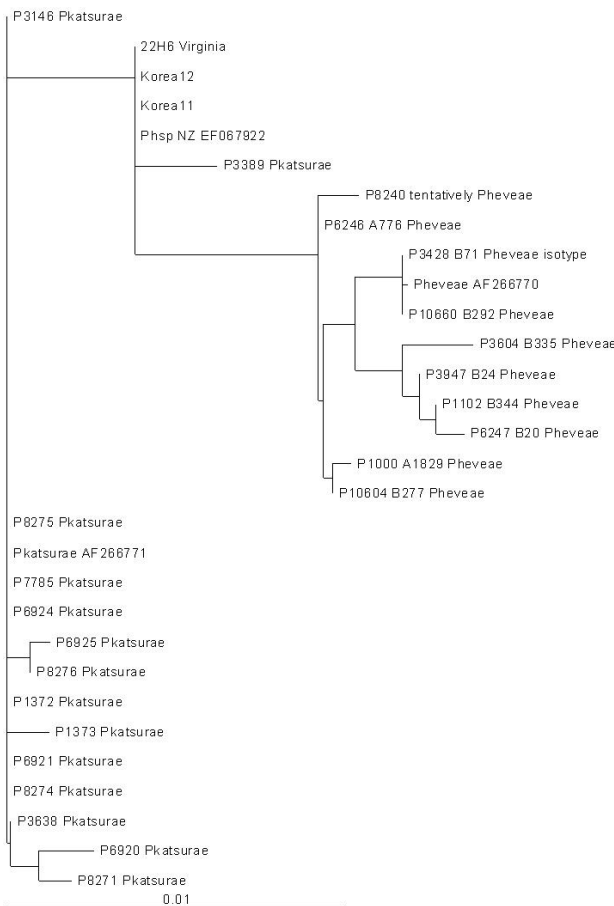


Fig. 5. Relationship between *P. katsurae* and *P. heveae* isolates based on molecular analysis.

인용문헌

- Beever, R. E., Waipara, N. W., Gadgil, P. D., Ramsfield, T. D., Dick, M. A., and Horner, I. J. 2007. Kauri (*Agathis australis*) under threat from Phytophthora? In: Meeting Abstracts. 4th IUFRO Phytophthoras in Forests and Natural Ecosystems, August 26-31. Asilomar Conference Center, Monterey, CA. U.S.A. P.15.
- Boutard, A. 2001. The Western Chestnut: More Information on Chestnuts and Ink Disease. The Western Chestnut Growers Assn., Inc. 3(3): 6-11.
- Brasier, C. M., Beales, P. A., Kirk, S. A., Denman, S., and Rose, J. 2005. *Phytophthora kernoviae* sp. nov., and invasive pathogen causing bleeding stem lesions on forest trees and foliar necrosis of ornamentals in the UK. Mycol. Res. 109(8): 853-859.
- Brasier, C. M., Kirk, S. A., Delcan, J., Cooke, D. E. L., Jung, T., and Man In't Veld, W.A. 2004. *Phytophthora alni* sp. nov. and its variants: designation of emerging heteroploid hybrid pathogens spreading on Alnus trees. Mycol. Res. 108(10): 1172-1184.
- Erwin, D. C. and Ribeiro, O. K. 1996. Phytophthora Diseases Worldwide. APS Press, The American Phytopathological Society St. Paul, Minnesota.
- Jung, T., Cooke, D. E. L., Blaschke, H., Duncan, J. M., and Oßwald, W. F. 1999. *Phytophthora quercina* sp. nov., causing root rot of European oaks. Mycol. Res. 103(7): 785-798.
- Hansen, E. M., Reeser, P. W., Davidson, J. M., Garbelotto, M., Ivors, K., Douhan, L., and Rizzo, D. M. 2003. *Phytophthora nemorosa*, a new species causing cankers and leaf blight of forest trees in California and Oregon, U.S.A. Mycotaxon, LXXXVIII: 129-138.
- Jung, T., Nechwatal, J., Cooke, D. E. L., Hartmann, G., Blaschke, M., Oßwald, W. F., Duncan, J. M., and Delatour, C. 2003. *Phytophthora pseudosyringae* sp. nov., a new species causing root and collar rot of deciduous tree species in Europe. Mycol. Res. 107(7): 772-789.
- Ko, W.-H., Wang, S. Y., and Ann, P. J. 2006. The possible origin and relation of *Phytophthora katsurae* and *P. heveae*, discovered in a protected natural forest in Taiwan. Botanical Studies 47: 273-277.
- Kroon, L. P. N. M., Bakker, F. T., van den Bosch, G. B. M., Bonants, P. J. M., and Flier, W. G. 2004. Phylogenetic analysis of *Phytophthora* species based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. Fungal Genetics and Biology 41: 766-782.
- Liyanage, N. I. S. and Wheeler, B. E. J. 1989. *Phytophthora katsurae* from cocoa. Plant Pathology 38: 627-629.
- Oh, E. and Hansen, E. M. 2007. Histopathology of Infection and Colonization of Susceptible and Resistant Port-Orford-Cedar by *Phytophthora lateralis*. Phytopathology 97(6): 684-693.
- Parke, J. L., Oh, E., Voelker, S., Hansen, E. M., Buckles, G., and Lachenbruch, B. 2007. *Phytophthora ramorum* colonizes Tanoak xylem and is associated with reduced stem water transport. Phytopathology (In press).
- Stamps, D. J. 1984. *Phytophthora katsurae*. C. M. I. Descriptions of Pathogenic Fungi and Bacteria No. 837.
- Winton, L. M. and Hansen, E. M. 2001. Molecular diagnosis of *Phytophthora lateralis* in trees, water, and foliage baits using multiplex polymerase chain reaction. Forest Pathology 31: 275-283.