

푸사리움가지마름병균 *Fusarium circinatum*이 소나무류 묘목의 병 진전과 침엽의 가스교환에 미치는 영향

우관수* · 윤준혁 · 한상익 · 우수영¹
국립산림과학원, ¹서울시립대학교 환경원예학과

Effects of *Fusarium circinatum* on Disease Development and Gas Exchange in the Seedlings of *Pinus* spp.

Kwan-Soo Woo*, Jun-Hyuck Yoon, Sang-Urk Han and Su Young Woo¹

Korea Forest Research Institute, Suwon 441-847, Korea

¹Department of Environmental Horticulture, University of Seoul, Seoul 130-743, Korea

(Received on June 6, 2011; Revised on August 23, 2011; Accepted on August 23, 2011)

Four-year-old seedlings of *Pinus thunbergii*, *Pinus densiflora* and *Pinus rigida* were inoculated with *Fusarium circinatum* isolate (FT-7), the pitch canker fungus, from *P. thunbergii*, to evaluate the effects of the pathogen on disease development and gas exchange rate. Needle dehydration was evident on 2 of 10 seedlings of *P. thunbergii* and *P. rigida* at 18 and 21 days after inoculation, respectively, while no symptoms were observed in *P. densiflora* seedlings throughout the experiment. Gas exchange stopped completely in 4 of 5 measured seedlings of *P. thunbergii* and 2 of 5 measured seedlings of *P. rigida* at 25 days after inoculation, and in the remaining 3 seedlings of *P. rigida* at 39 days after inoculation. Disease development in *P. thunbergii* seedlings was faster than that in *P. rigida* seedlings. By the time, the experiment was ended at 78 days after inoculation, 9 of 10 seedlings of *P. rigida* and 8 of 10 seedlings of *P. thunbergii* seedlings treated with FT-7 was almost dead, but all seedlings of *P. densiflora* were still healthy. We suggest that *P. densiflora* is resistant to *F. circinatum* in the current study, and gas exchange rate of the species after inoculation does not differ significantly compared to that of untreated control.

Keywords : *Fusarium circinatum*, Gas exchange, Inoculation, Pitch canker

서 론

푸사리움가지마름병(pitch canker)은 자낭균류에 속하는 *Fusarium circinatum*에 의해 발생하며 미국의 North Carolina에서 1946년에 처음으로 보고되었고(Hepting과 Roth, 1946) 남아프리카(Viljoen 등, 1994), 멕시코(Guerra-Santos, 1999), 유럽(Carlucci 등, 2007) 등에서도 발생하였다. 국내에서는 1990년대 중반에 인천 지역의 리기다 소나무림에서 가지고사의 원인으로 처음 발견되었다(Lee 등, 2000).

*Fusarium circinatum*은 기주의 상처를 통해서 침투하는

데, 곤충, 바람 또는 가지치기 등의 작업 시 발생하는 상처가 감염의 주 통로이다(Kuhlman, 1987; Sakamoto와 Gordon, 2006). 하지만 병원균의 포자 발아에 부적절한 온도일 경우, 상처에 도달한 병원균이 발아해서 조직을 침투하는데 실패할 수도 있다(Inman 등, 2008). 국내에서는 주로 외국에서 도입된 3엽송인 리기다소나무, 리기테다소나무, 테다소나무가 주된 기주로 알려져 있으며 자생종이면서 2엽송인 해송도 피해가 보고되어 있다(윤 등, 2009). 제주도에 조성된 리기다소나무와 리기테다소나무 채종원 일부는 1990년대 후반부부터 피해를 입기 시작하여 현재 거의 초토화되었고 일부 저항성 개체만 생존해 있는 상태이다.

세계적으로 푸사리움가지마름병에 감수성인 수종으로는 소나무류 57개 수종과 비소나무류로는 *Pseudotsuga*

*Corresponding author

Phone) +82-31-290-1106, Fax) +82-31-292-8468

Email) woo9431@forest.go.kr

menziesii(Douglas-fir)가 있다(Wingfield 등, 2008). 북미대륙에 있는 라디아타소나무 등 5개 수종에 대해 인공접종 실험을 통한 감수성 검정 결과 라디아타소나무의 감수성이 가장 크고 해송이 가장 작은 것으로 나타났으며(Gordon 등, 1998) 그 외 감수성 수종으로는 *Pinus muricata*, *P. pinea*, *P. halepensis* 등이 있다. 최근 스페인 북부의 묘포장과 조림지에서 심각한 피해가 발생한 것으로 보고되었는데(Landeras 등, 2005), 이는 유럽에서 최초로 발생한 사례이며 라디아타소나무, *P. pinaster*, 구주소나무(*P. sylvestris*)가 감수성 수종으로 알려져 있다. 남아프리카에서는 *P. patula*와 라디아타소나무가 주 기주이며(Viljeon 등, 1994), 일본에서는 *P. luchuensis*(Kobayashi와 Muromoto, 1989), 멕시코에서는 라디아타소나무, *P. halepensis*, *P. douglasiana*, *P. leicophylla*, *P. durangensis* 등이 감수성 수종으로 알려져 있고(Guerra-Santos, 1999), 가장 최근에 발생한 이태리에서는 *P. halepensis*와 *P. pinea*가 주요 감염 수종으로 보고되었다(Carlucci 등, 2007). 국내에서 자라는 자생종 및 교잡종 6개 소나무류에 대해 인공접종을 통한 감수성 연구 결과가 일부 보고 되었으나(Kim 등, 2008) 접종 후 침엽의 가스교환 등 생리적 증상 변화에 관한 구체적인 연구는 보고된 바가 없다. 본 연구의 목적은 해송 피해목에서 분리한 푸사리움가지마름병 병원균을 온실 환경에서 4년생 소나무, 해송, 리기다소나무 묘목에 인공접종 후 수종 간 병발생 및 병진전에 따른 침엽의 가스교환율에 미치는 영향을 분석하고자 수행되었다.

재료 및 방법

공시 수종 및 균 배양. 공시 수종은 국립산림과학원 산림자원육성부 내의 시험포지에 파종하여 양묘된 해송(*P. thunbergii*), 리기다소나무(*P. rigida*), 소나무(*P. densiflora*) 4년생 묘목을 사용하였다. 사용된 묘목은 수종 내 개체 간에 유전적 변이가 적은 것으로 활력이 좋은 개체만을 선발하여 화분에 이식하고 활착이 된 개체를 선발하여 환경 적응을 위하여 온실로 운반하였다. 인공접종에 사용된 균주는 푸사리움에 의해 피해를 받고 있는 제주도 자생 해송에서 분리하여 선발한 고병원성 푸사리움 균주(*F. circinatum*: FT-7)로 인공접종 전 PDA(potato dextrose agar)에 치상 후 $24 \pm 2^\circ\text{C}$ 의 항온기에서 배양하였다.

인공접종. 인공접종은 Enebak과 Stanosz(2003)의 방법에 의해 2009년 7월 21일에 온실에서 실시하였다. 인공접종은 해송에서 분리한 병원균을 PDA 상에서 배양하고 균총의 가장자리에서 천공기를 이용하여 동일한 크기의 원형 플러그($\phi=0.5$ cm)로 절단하였다. 2년생 주간

1.0×0.5 cm 크기로 상처를 낸 후 균사편이 자란 면을 목질부에 부착하고 수분유지를 위해 멸균된 솜을 삽입하고 멸균수 50 μl 를 주입하였으며 2차 감염과 상처부위의 건조를 방지하기 위하여 parafilm으로 감아주었다. 인공접종 부위의 직경은 해송이 3.11 ± 1.14 mm, 리기다소나무가 4.07 ± 0.72 mm, 소나무는 7.47 ± 0.65 mm이었다. 인공접종에 사용된 묘목은 수종별로 균이 자란 agar 플러그를 처리한 푸사리움 균 처리 10본(균처리구), 균이 없는 PDA와 멸균수를 처리한 5본(PDA처리구), 무상처(무처리구) 5본, 총 20본이 사용되었다. 관수는 가스교환 측정일에 맞추어 1주일 간격으로 묘목 당 1,000 cc씩 접종부위 하단에 실시하였고 실험기간 동안의 온실 내 온도는 최저 $15.9 \pm 5.3^\circ\text{C}$, 최고 $40.0 \pm 6.42^\circ\text{C}$ 이었다.

병 진행 및 감수성 측정. 인공접종한 3개 수종의 외부적 병 진전을 관찰하기 위하여 4단계[0=무증상, 1=침엽의 탈수, 2=침엽의 변색(50% 이하), 3=침엽의 변색(50% 이상), 4=가지고사]로 증상을 구분하여 관찰하였다. 외부적 병 진행 증상의 관찰과 더불어 푸사리움가지마름병의 감수성 및 저항성 지표로 사용(Schmale과 Gordon 2003; Roux 등, 2007)되고 있는 괴저병반(lesion) 길이를 측정하였다. 병반의 길이는 접종 부위 위·아래로 5 cm씩 절단한 후 수피부분부터 제거하여 상처를 낸 부위를 포함한 수지가 배어 갈색으로 변색된 목질부의 길이를 mm까지 측정하였다.

광합성률, 증산율, 수분이용효율 측정. 실험기간 동안의 소나무류 3개 수종의 광합성률, 증산율, 수분이용효율의 변화는 portable infra-red gas analyzer(LI-6400, LI-COR, Lincoln, NE)로 측정하였다. 측정조건은 Photosynthetic Photon Flux Density(PPFD) $1200 \mu\text{M m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (LED light source, LI-6400-02, LI-COR), $400 \mu\text{M mol}^{-1} \text{CO}_2$ 농도(CO_2 injector system, LI-6400-01, LI-COR) 및 25°C , RH $40 \pm 5\%$ 조건에서 수행하였다. 인공접종 후 1주일 간격으로 13시부터 15시 사이에 수종 당 8본씩 당년생 침엽을 대상으로 측정하여 시간경과에 따른 변화 경향을 파악하였다. 수분공급이 광합성작용에 미치는 영향을 고려하여 측정일 오전에 동일하게 관수하였다.

통계분석. 인공접종에 따른 수종별 병반의 길이는 SAS(SAS Institute Inc. 1989) 프로그램을 이용해 ANOVA로 분석하였으며 처리 평균간 비교를 위하여 Duncan's multiple range test를 실시하였다.

결과 및 고찰

인공접종에 따른 병 진전 및 감수성 측정. 인공접종

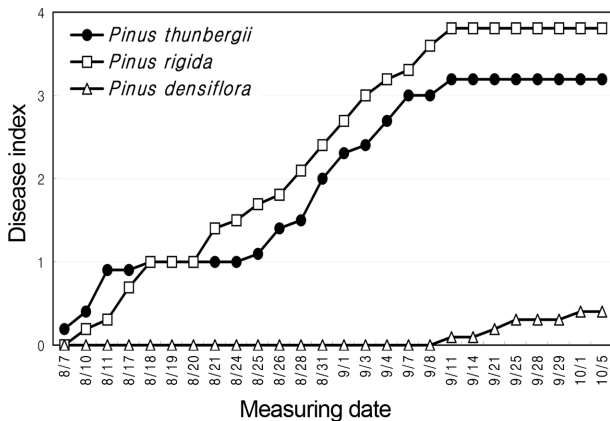


Fig. 1. Disease development of three *Pinus* species inoculated with *Fusarium circinatum* (0: no symptom, 1: dehydration of needle, 2: discoloration of needle (less than 50%), 3: discoloration of needle (more than 50%), 4: inoculated branch died). Ten seedlings of each species treated with FT-7 were scored in each measuring date.

후 17일째 푸사리움 균을 접종한 해송 10본 중 2본이 최초로 침엽의 탈수증상을 보였고 리기다소나무는 접종 후 20일째 10본 중 2본이 같은 증상을 보였다. 병 진행 1단계인 침엽의 평균 탈수 증상은 인공접종 후 21일째 해송에서 가장 먼저 나타났으며 리기다소나무는 해송에 비해 1주일 늦게 나타났다(Fig. 1). 증상이 나타나는 침엽들은 시간이 경과함에 따라 노란색으로 변하였고 결국 말라서 고사하였다. 평균 병 진행 단계는 접종 후 30일까지 해송이 리기다소나무에 비해 빠르게 진전되었으나 그 이후는 리기다소나무가 빠르게 진행되었다. 리기다소나무는 접종 후 40일부터 병 진행 3단계인 50% 이상 침엽이 변색되었고 해송은 접종 후 약 50일 이후부터 3단계로 나타났다.

인공접종 후 고사까지 소요되는 기간은 기주의 수령 및 수종에 따라 상이한 것으로 알려져 있다. Perez-Sierra 등 (2007)은 스페인에서 분리한 푸사리움 균에 의해 7-8개월 된 리기다소나무 묘목이 접종 후 29일째 모두 고사한 반면, 동일한 수령의 *P. sylvestris*는 접종 후 56일경에 고사한 것으로 보고하였다. 일반적으로 가지고사에서 병이 더 진전되면 나무 전체고사로 이어지는 것으로 알려져 있는데(Correll 등, 1991; Wikler 등, 2003) 본 연구에서 증상 4단계인 가지고사는 리기다소나무가 해송보다 빨리 나타났는데 접종 34일 후 리기다소나무 10본 중 1본의 가지가 고사하였고 4일 후에 이 나무 전체가 완전히 고사하였으며 해송은 8일이 늦은 접종 42일 후에 10본 중 3본의 접종 가지가 고사하였다. 조사 마지막 날인 접종 후 76일째 리기다소나무는 균 접종목 10본 중 2본이 고사하였고 7본은 가지만 고사하였으며 해송은 고사목이

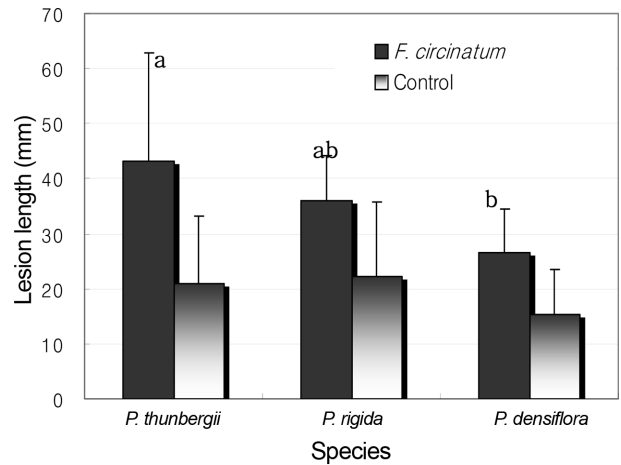


Fig. 2. Differences in lesion length in stems of three *Pinus* species inoculated with *Fusarium circinatum* and PDA for control. Values are mean±SD of ten replicates for *Pinus* species and five replicates for the control.

없었으나 10본 중 8본이 가지고사를 보였다. 소나무는 실험기간 동안 10본 중 1본의 접종가지가 고사하였다. 고사목이나 가지고사목에서 균을 재분리한 결과, 해송과 리기다소나무에서는 푸사리움을 분리하였으나 소나무 피해목(1본)에서는 균을 분리할 수 없어 다른 요인에 의해 고사한 것으로 추정되며 자연 상태에서 비기주로 알려진 소나무가 본 연구의 인공접종에서도 비기주인 것으로 확인되었다. 대조구와 무처리에서도 균이 분리되지 않았다.

저항성 수종은 감수성 수종에 비해 접종부위에서의 괴저병반 길이가 상대적으로 짧았으며, Gordon 등(1998)은 온실에서 푸사리움 인공접종 후 병반의 길이에 따라 기주의 감수성을 검정하는 것이 피해임지에서 푸사리움에 대한 저항성을 추측할 수 있는 방법이라고 제의하였다. 본 연구에서 접종 76일 후 측정된 3개 수종의 평균 병반 길이는 수종 간에 통계적 유의성($P=0.038$)이 있는 것으로 나타났다(Fig. 2). 해송의 평균 병반길이는 43.2 ± 19.7 mm로 가장 길게 나타났고, 다음으로 리기다소나무가 36.1 ± 8.1 mm, 소나무가 26.6 ± 7.8 mm로 해송이 리기다소나무와 소나무보다 감수성이 훨씬 높은 것으로 나타났다. 푸사리움가지마름병 병원균에 대한 이러한 감수성의 차이는 수종 간, 수종 내 개체 간 유전적 특성 차에서 기인되거나 병원균의 병원성에 따라 나타나는 것으로, 본 연구에서 사용한 FT-7이 해송에서 분리한 균이기 때문에 해송의 감수성이 높은 것인지 여부는 여러 기주에서 분리한 푸사리움을 사용하여 구명할 필요가 있는 것으로 사료된다. PDA만 접종한 대조구도 접종부위가 갈색으로 변하였으나 수지는 거의 배어있지 않았으며 수종 간에 통계적 유의차가 나타나지 않았다($P=0.108$). Duncan's

multiple range test 결과, 해송과 소나무 간에 평균 병반 길이가 유의성이 있는 것으로 나타났으나($P < 0.05$), 해송과 리기다소나무, 그리고 리기다소나무와 소나무 간에는 통계적 유의차가 나타나지 않았다($P > 0.05$).

본 연구에서 소나무는 푸사리움에 대해 저항성이 있는 것으로 나타났으며, Gordon 등(1998)은 소나무류 5개 수종의 푸사리움 인공접종에 의한 감수성 검정에서 해송이 저항성이 있는 것으로 보고하였으나 본 연구를 통해 리기다소나무와 함께 해송은 감수성 수종으로 재확인 되었다. 하지만 해송과 동일하게 2엽송인 소나무의 비감염 원인에 대한 병 발생 메커니즘 연구가 향후 필요할 것으로 본다.

광합성률, 증산율, 수분이용효율 측정. 본 연구에서 푸사리움 균을 접종한 해송의 광합성률은 인공접종 8일 후 급격히 떨어졌는데 이러한 내부 생리적 변화는 외형적으로 나타나는 피해 증상에 비해 훨씬 빨리 일어나는 것으로 나타났다. 식물들은 초기감염에 대한 내성의 반응으로 잎의 엽록소 농도를 증가시키거나 새로운 잎의 크기나 새로운 가지의 수를 증가시키기도 한다(Roy와 Kirchner, 2000). Pinto 등(2000)의 보고에 따르면 *Colletotrichum musae*와 *F. moniliforme*에 감염된 어린 식물체는 감염되지 않은 식물체에 비해 광합성률이 크게 떨어지는데 이는 탈라코이드막에서 전자수송체의 약화(균의 유독물질 때문으로 추정) 때문이며 엽록소 함량의 감소와 함께 탄수화물 합성도 줄어드는 것으로 나타났다. Akhkha 등(2003)도 곰팡이 균에 감염된 식물체는 잎에서의 총 엽록소 함량이 현저히 줄어들고 이에 따라 광합성률이 떨어지는 것으로 보고하였다. 그러나 일부 다른 식물체들은 기온이나 식물체 유전자형에 따라 균에 감염된 개체가 비감염 개체에 비해 광합성률이 훨씬 높게 나타나는 경우도 있는 것으로 보고되었다(Clay, 1990; Marks와 Clay, 1996).

본 연구에서는 해송 조사목 5본 중 4본이 접종 25일 후에 가스 교환이 0으로 떨어져 완전히 멈춘 것으로 나타났고 리기다소나무는 해송에 비해 조금 지연되어 나타났는데 조사목 5본 중 2본이 접종 25일 후에 가스 교환이 멈추었으며 39일 후에는 나머지 3본도 완전히 멈추어(Fig. 3) 해송에서의 병 진전도가 리기다소나무에 비해 다소 빠른 것으로 나타났다. 또한 리기다소나무의 경우 균 처리한 대부분 개체들이 접종 후 15일째까지 광합성에 있어 유의성 있는 감소를 보이지 않은 반면 해송의 경우 동일 시기에 대부분 현저한 감소를 나타내었다. 이는 본 실험에 사용한 균주(FT-7)가 해송에서 분리한 균주로 균을 분리한 수종이 다른 기주보다 감수성이 더 강한지 여부는 부가적 연구가 필요하리라 본다. 가스 교환이 완전히 멈

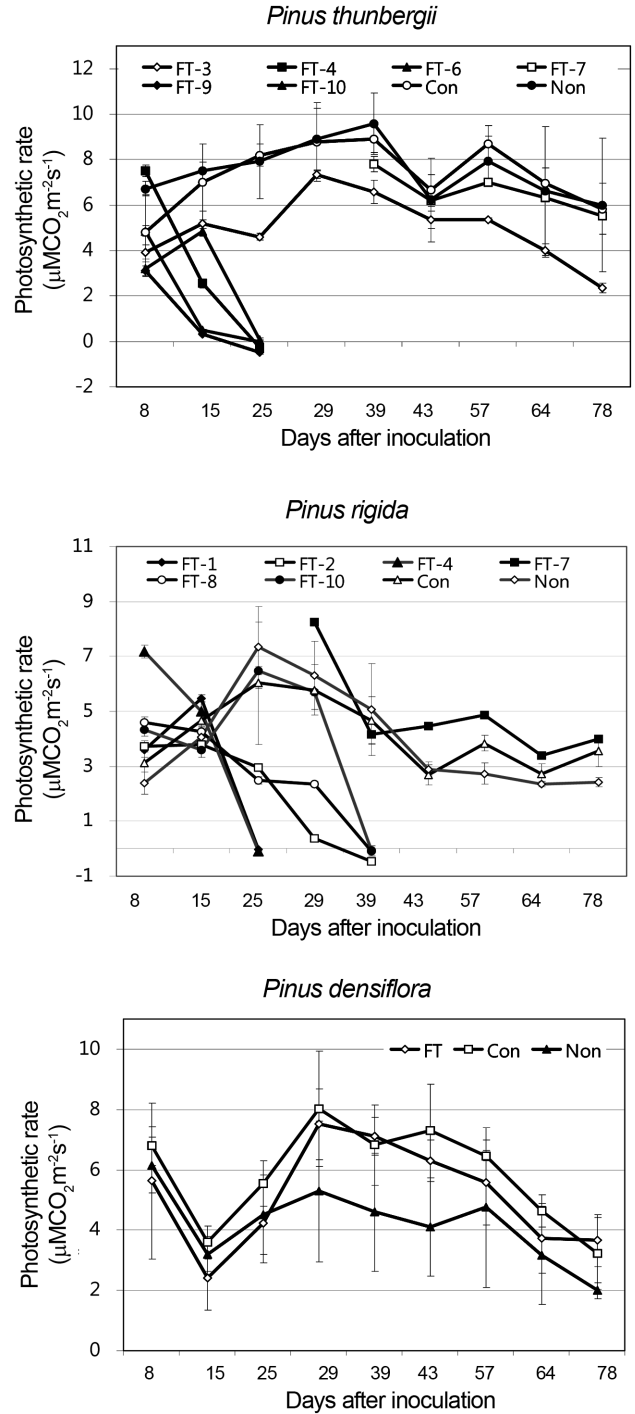


Fig. 3. Changes of photosynthetic rate in needles of three pine species inoculated with *Fusarium circinatum* (FT) and potato dextrose agar for control (Con). Non-treatment (Non) seedlings were also included.

춘 접종 25일째에 조사목들의 외형적 병 진행단계는 침엽의 탈수증상이 나타나는 1단계로 이때쯤 광합성률은 0으로 떨어지는 것으로 나타났다. 그러나 소나무의 경우

접종 25일 이후부터 균처리구 및 PDA 처리구에서의 광합성률이 무처리구에서의 광합성률에 비해 비교적 높게 유지되는 경향을 보여(Fig. 3) 생리적으로도 균에 의한 피해증상이 나타나지 않았으며 이는 저항성을 가지는 소나무가 푸사리움에 대해 생리적 적응반응을 보이는 것으로 생각된다. 솔잎혹파리에 감염된 소나무(*P. densiflora*)와 리기다소나무(*P. rigida*)의 경우에는 균에 의한 감염과는 달리 감염된 침엽이 감염되지 않은 침엽에 비해 광합성 능력이 높은 것으로 보고되었다(Lee와 Sung, 1984).

식물의 유관속 마름증상은 광합성의 주요한 과정인 thylakoid 전자전달, carbon reduction cycle, 이산화탄소 공급과 관련한 기공제어의 기능 등을 잠정적으로 약화시키는 것으로 알려져 있으므로 광합성 과정에 관한 단순한 조사만으로는 병 발생에 의해 유도된 증상을 설명하기는 충분하지 않다(Allen 등, 1998). 일반적으로 곰팡이가 식물체 조직 내로 자라나서 도관에 피해를 주면 식물체내 물 흐름이 방해받게 되고 따라서 잎으로의 수분공급이 줄어들어 결국 잎의 광합성률과 증산율의 감소를 초래하게 된다. 하지만 병원균 감염에 따른 수분스트레스 발생 기작에 관해서는 논란의 여지가 있어왔다(Bowden 등, 1990; Nogués 등, 2002). Nogués 등(2002)은 *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*에 감염된 토마토 잎의 광합성감소는 carboxylation efficiency와 regeneration of RuBP 감소로 인해 발생하며 잎의 수분포텐셜 감소는 기공의 기능마비와 상관성이 높고 이것은 결국 가스교환 기능의 마비를 초래하게 된다고 보고하였다.

Pinto 등(2000)은 30-45일 자란 식물체(바나나, 옥수수)를 곰팡이 균으로 감염시킨 후 감염되지 않은 식물체와 비교한 결과, 감염 식물체의 기공저항성은 떨어지고 증산율은 크게 증가하는 것으로 보고하였다. 본 연구에서는 감수성 개체의 증산율이 0으로 떨어졌는데 이러한 결과가 기공폐쇄와 어느 정도 연관성이 있는지 여부는 부가적 연구가 필요하다.

본 연구에서는 해송과 리기다소나무에서 광합성률의 감소와 상응하게 대부분의 균 처리 개체들의 증산율이 현저히 감소하는 것으로 나타났다(Fig. 4). 또한 광합성 동화 산물에 대한 수분손실률을 나타내는 수분이용효율(Fig. 5)도 접종 후 일정기간 내 0으로 떨어졌는데 이는 침엽에서의 수분 부족과 연관성이 있는 것으로 사료된다. 증상을 보이지 않은 개체와 저항성을 보인 소나무는 대조구와 동일한 생리적 특성을 나타냈다. 구상나무(*Abies koreana*)의 경우에는 일반적으로 건전한 개체가 쇠약한 개체에 비해 광합성능력은 높은 것으로 나타났으나 수분이용효율은 낮은 것으로 보고된 바 있다(임 등, 2006). 특

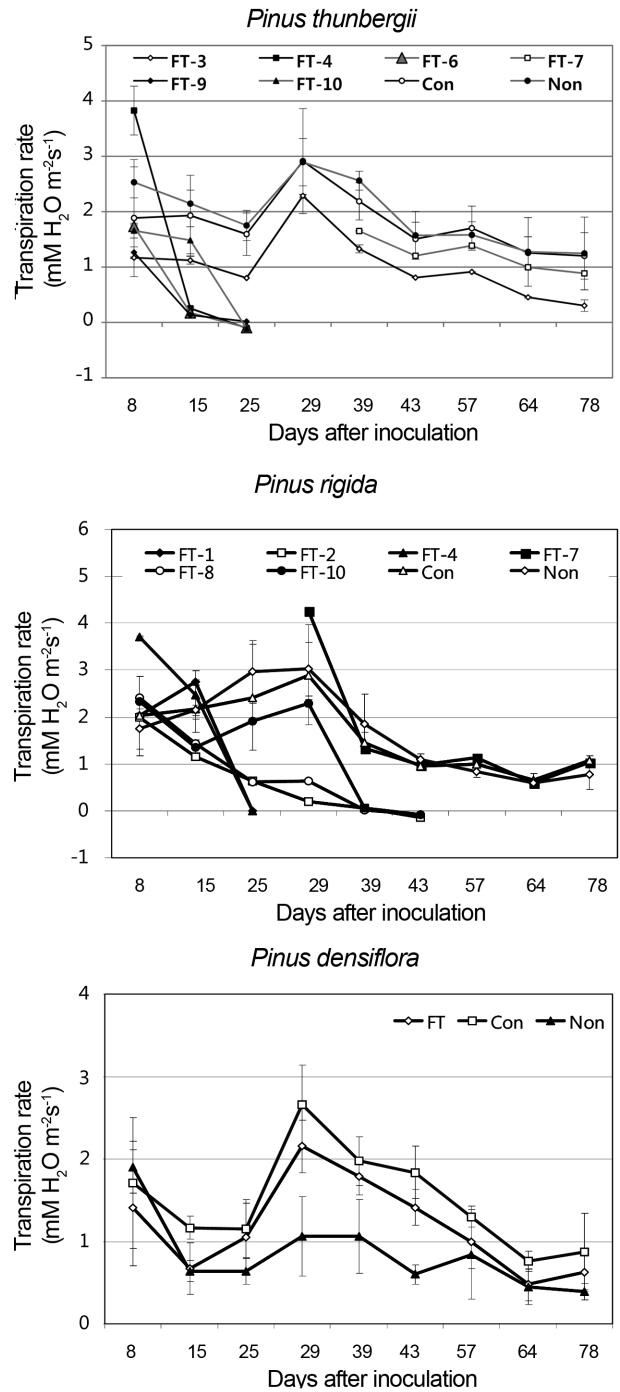


Fig. 4. Changes of transpiration rate in needles of three pine species inoculated with *Fusarium circinatum* (FT) and potato dextrose agar for control (Con). Non-treatment (Non) seedlings were also included.

히 본 연구에서 리기다소나무 균 처리구 가운데 접종 25일 이후까지 생존한 3개체의 경우에는 접종 후 29일까지 PDA 처리구 및 무처리구에 비해 높은 수분이용효율을 유지하는 것으로 나타났다(Fig. 5). 수분이용효율의 증대는

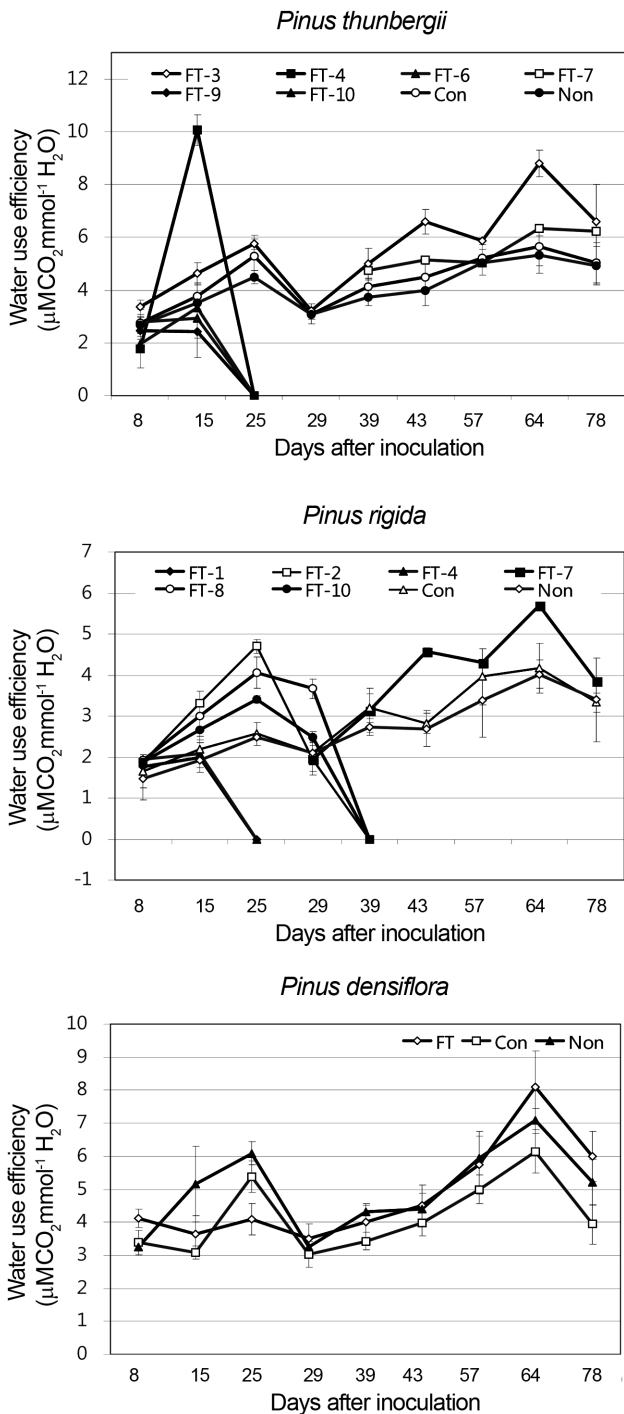


Fig. 5. Changes of water use efficiency in needles of three pine species inoculated with *Fusarium circinatum* (FT) and potato dextrose agar for control (Con). Non-treatment (Non) seedlings were also included.

건조스트레스와 같이 수분이용이 제한되는 상황에서 광합성 기구를 보존하는데 중요한 기작으로 작용할 수 있으며, 이같은 관점에서 리기다소나무에서의 병진전도가

다소 느린 것은 수분이용효율 증대와 관련이 있을 수 있다. 특히 수분이용효율의 증대가 기공 전도도 감소를 통한 증산율 감소에 기인한다는 점에서 볼 때 기공관련 요소가 병 저항성과 관련이 있을 수 있으며 이는 특히 추가적인 감염경로를 차단한다는 점에서도 의미가 있을 것으로 생각된다.

요 약

해송에서 분리한 *Fusarium circinatum*(FT-7)을 2009년 7월 21일에 4년생 해송, 소나무 및 리기다소나무 묘목에 인공접종한 후 병 진전 및 가스교환 특성을 조사하였다. 접종 18일 후 해송 10본 중 2본에서, 그리고 접종 21일 후에는 리기다소나무 10본 중 2본에서 각각 침엽탈수 증상이 나타났으나 소나무는 실험기간동안 아무런 증상이 나타나지 않았다. 해송의 경우 가스교환을 모니터링을 실시한 5본 중 4본이 접종 25일 후 가스교환이 완전히 멈추었으나 리기다소나무는 5본 중 2본이 25일 이내, 나머지 3본은 39일 후 완전히 정지하는 것으로 나타나 해송의 병 진전도가 리기다소나무에 비해 더 빠른 것으로 나타났다. 실험기간인 78일 동안 리기다소나무 10본 중 9본, 해송 10본 중 8본이 거의 고사하였으나 소나무는 아무런 피해 증상이 나타나지 않았다. 본 연구 결과, 소나무는 *F. circinatum*(FT-7)에 저항성이 있는 수종으로 나타났다며 인공접종 후 가스교환율은 대조구와 유사한 양상을 보였다.

Acknowledgement

We would like to thank Seong Han Lee and Myeong Ja Kwak, Department of Environmental Horticulture, University of Seoul for their technical assistance.

참고문헌

윤준혁, 우관수, 신한나, 이승규. 2009. 제주도 해송에서 분리한 푸사리움가지마름병균에 대한 교잡종(리기다소나무x리기테다소나무) 소나무와 해송 묘목의 감수성 변이. 한육지 41: 420-428.

임중환, 우수영, 권미정, 천정화, 신준환. 2006. 한라산 구상나무 건전개체와 쇠약개체의 온도변화에 따른 광합성능력과 수분 이용효율. 한국임학회지 95: 705-710.

Akhkha, A., Clarke, D. D. and Dominy, P. J. 2003. Relative tolerances of wild and cultivated barley to infection by *Blumeria graminis* f. sp. *hordei* (Syn. *Erysiphe graminis* f. sp.

- hordei*). II-the effects of infection on photosynthesis and respiration. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 62: 347–354.
- Allen, D. J., Nogués, S. and Baker N. R. 1998. Ozone depletion and increased UV-B radiation: is there a real threat to photosynthesis? *J. Exp. Bot.* 49: 1775–1788.
- Bowden, R. L., Rouse, D. I. and Sharkey, T. D. 1990. Mechanism of photosynthesis decrease by *Verticillium dahliae* in potato. *Plant Physiol.* 94: 1048–1055.
- Carlucci, A., Colatruglio, L. and Frisullo, S. 2007. First report of pitch canker caused by *Fusarium circinatum* on *Pinus halepensis* and *P. pinea* in Apulia (Southern Italy). *Plant Dis.* 91: 1683.
- Clay, K. 1990. Fungal endophytes of grasses. *Annu. Rev. Ecol. System.* 21: 275–297.
- Correll, J. C., Gordon, T. R., McCain, A. H., Fox, J. W., Koehler, C. S., Wood, D. L. and Schultz, M. E. 1991. Pitch canker disease in California : pathogenicity, distribution, and canker development on Monterey pine (*Pinus radiata*). *Plant Dis.* 75: 676–682.
- Enebak, S. A. and Stanosz, G. R. 2003. Responses of conifer species of the Great Lakes region of North America to inoculation with the pitch canker pathogen *Fusarium circinatum*. *For. Path.* 33: 333–338.
- Gordon, T. R., Okamoto, D. Storer, A. J. and Wood, D. L. 1998. Susceptibility of five landscape pines to pitch canker disease, caused by *Fusarium subglutinans* f. sp. *pini*. *HortScience* 33: 868–871.
- Guerra-Santos, J. J. 1999. Pitch canker in Monterey pine in Mexico. In : Current and Potential Impacts of Pitch Canker in Radiata Pine. Proceedings of IMPACT Monterey Workshop, Monterey, Calif., 30 November-3 December 1998. ed. by M. E. Devey, A. C. Matheson, and T. R. Gordon. pp. 58–61. CSIRO, Australia.
- Hepting, G. H. and Roth, E. R. 1946. Pitch canker, a new disease of some southern pines. *J. For.* 44: 742–744.
- Inman, A. R., Kirkpatrick, S. C., Gordon, T. R. and Shaw, D. V. 2008. Limiting effects of low temperature on growth and germination in *Gibberella circinata*, the cause of pitch canker in pine species. *Plant Dis.* 92: 542–545.
- Kim, Y. S., Woo, K. S., Koo, Y. B. and Yeo, J. K. 2008. Variation in susceptibility of six pine species and hybrids to pitch canker caused by *Fusarium circinatum*. *For. Path.* 10: 1–10.
- Kobayashi, T. and Muramoto, M. 1989. Pitch canker of *Pinus luchuensis*, a new disease in Japanese forests. *For. Pests* 38: 169–173.
- Kuhlman, E. G. 1987. Effects of inoculation treatment with *F. moniliforme* var *subglutinans* on dieback of slash and loblolly pine seedlings. *Plant Dis.* 71: 161–162.
- Landeras, E., Garcia, P., Fernandez, Y., Brana, M., Fernandez-Alonso, O., Mendez-Lodos, S., Perez-Sierra, A., Leon, M., Abad-Campos, P., Berbegal, M., Beltran, R., Garcia-Jimenez, J. and Armengol, J. 2005. Outbreak of pitch canker caused by *Fusarium circinatum* on *Pinus* spp. in Northern Spain. *Plant Dis.* 89: 1015.
- Lee, J. K., Lee, S. H., Yang, S. I. and Lee, Y. W. 2000. First report of pitch canker disease on *Pinus rigida* in Korea. *Plant Pathol. J.* 16: 52–54.
- Lee, D. K. and Sung, J. H. 1984. Variation in photosynthesis and leaf pigments of susceptible *Pinus densiflora* and resistant *Pinus rigida* following pine gall midge attack. *J. Kor. For. Soc.* 65: 1–11.
- Marks, S. and Clay, K. 1996. Physiological responses of *Festuca arundinacea* to fungal endophyte infection. *New Phytologist* 133: 727–733.
- Nogués, S., Cotxattera, L., Alegre, L. and Trillas, M. I. 2002. Limitations to photosynthesis in tomato leaves induced by *Fusarium* wilt. *New Phytologist* 154: 461–470.
- Perez-Sierra, A., Landeras, E., Leon, M., Berbegal, M., Garcia-Jimenez, J. and Armengol, J. 2007. Characterization of *Fusarium circinatum* from *Pinus* spp. in northern Spain. *Mycol. Res.* 111: 832–839.
- Pinto, L. S. R. C., Azevedo, J. L., Pereira, J. O., Vieira, M. L. C. and Labate, C. A. 2000. Symptomless infection of banana and maize by endophytic fungi impairs photosynthetic efficiency. *New Phytol.* 147: 609–615.
- Roux, J., Eisenberg, B., Kanzler, A., Nel, A., Coetzee, V., Kietzka, E. and Wingfield, M. J. 2007. Testing of selected South African *Pinus* hybrids and families for tolerance to the pitch canker pathogen, *Fusarium circinatum*. *New Forest* 33: 109–123.
- Roy, B. A. and Kirchner, J. W. 2000. Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution* 54: 51–63.
- Sakamoto, J. M. and Gordon, T. R. 2006. Factors influencing infection of mechanical wounds by *Fusarium circinatum* on Monterey pines (*Pinus radiata*). *Plant Pathol.* 55: 130–136.
- SAS Institute Inc. 1989. SAS/STAT user's guide, version 6.4th ed. SAS Institute Inc., Gary, N. C.
- Schmale, D. G. and Gordon, T. R. 2003. Variation in susceptibility to pitch canker disease, caused by *Fusarium circinatum*, in native stands of *Pinus muricata*. *Plant Pathol.* 52: 720–725.
- Viljoen, A., Wingfield, M. J. and Marasas, W. F. O. 1994. First report of *Fusarium subglutinans* f. sp. *pini* on pine seedlings in South Africa. *Plant Dis.* 78: 309–312.
- Wikler, K., Storer, A. J., Newman, W., Gordon, T. R. and Wood, D. L. 2003. The dynamics of an introduced pathogen in a native Monterey pine (*Pinus radiata*) forest. *For. Ecol. Manag.* 179: 209–221.
- Wingfield, M. J., Hammerbacher, A., Ganley, R. J., Steenkamp, E. T., Gordon, T. R., Wingfield, B. D. and Coutinho, T. A. 2008. Pitch canker caused by *Fusarium circinatum* - a growing threat to pine plantations and forests worldwide. *Aust. Plant Pathol.* 37: 319–334.