

딸기 설향품종의 흰가루병 건전 및 감염식물 비교 분석

남명현* · 전이내¹ · 이희철 · 이희덕 · 강희경¹

충남농업기술원 논산딸기시험장, ¹공주대학교 원예학과

Comparative Analysis between Healthy and Powdery Mildew-infected Plants of Strawberry Cultivar Seolhyang

Myeong Hyeon Nam*, Yi Nae Jeon¹, Hee Chul Lee, He Duck Lee and Hee Kyoung Kang¹

Nonsan Strawberry Experiment Station, Chungnam ARES, Nonsan 320-862, Korea

¹Department of Horticulture, Kongju National University, Yeasan 340-702, Korea

(Received on February 15, 2012; Revised on May 29, 2012; Accepted on May 31, 2012)

We examined the incidence of powdery mildew in strawberry cv. Seolhyang plants, and performed a comparative analysis on the temperature, photosynthesis rate, and nutrient content of healthy and powdery mildew-infected plants. Powdery mildew first infected the fruit of the strawberries in mid-January, and the disease severity increased in both fruits and leaves during the late harvest season. The rate of photosynthesis and leaf temperatures of healthy plants were higher than those of powdery mildew-infected leaves and significantly decreased with an increase in the disease severity. The healthy and powdery mildew-infected plants in the soil analysis were not significantly different in chemical compositions. The leaves of the healthy plants contained lower potassium and higher manganese and chlorophyll concentrations than the powdery mildew-infected plants. In particular, manganese was significantly higher in healthy leaves than in infected leaves. Therefore, the concentrations of potassium, manganese and chlorophyll in strawberry leaves may be an important factor for disease suppression.

Keywords : Healthy plant, Manganese, Seolhyang

서 론

국내에서 재배되고 있는 딸기(*Fragaria x ananassa* Duch.)는 2011년 5,816 ha의 재배면적과 195,000톤의 생산량으로 실질도매가격은 7,878원/kg에 달하는 고소득 작물이다. 딸기는 노지보다는 시설재배를 통하여 재배하는 것이 보편화 된 작물로 시설재배와 같이 온난하고 다습한 환경에서 지속적으로 재배됨에 따라 흰가루병 발생이 문제가 되고 있다. *Sphaerotheca aphansis* (Wallr.) U. Braun에 의해 발생하는 딸기 흰가루병(Shin, 1994)은 품종에 따라서 병 발생 정도가 차이가 나는데 ‘아끼히메’, ‘레드필’에서는 흰가루병 발생이 높은 반면(Nam 등, 2005), 재배법이

용이하고 생산량이 많아 재배면적이 증가되고 있는 ‘설향’ 품종은 다른 품종에 비해 발병이 적은 편이다. 그러나 최근 ‘설향’ 품종도 수확 후기와 육묘 초기에 잎과 과실에서 흰가루병 발생이 지속적으로 증가하는 추세를 보이고 있다(Nam 등, 2009).

식물체가 흰가루병에 감염되면 병든 식물체 조직은 고사시키지 않으나, 병원균이 기주식물의 영양분을 빼앗고, 광합성(Allen, 1954)과 증산작용(Priehradny, 1973)을 감소시키는 반면, 호흡(Scott and Smillie, 1966)은 증가시킨다. 딸기의 흰가루병은 과실과 잎에 발생하여 상품성 및 생육의 저하를 초래하며, 밀의 경우에는 흰가루병 발생에 의해 수확량이 감소된다고 한다(Bowen 등, 1991). 흰가루병 발생과 영양원에 대한 상호작용으로 일본 Akita현의 산악지대에 발생하는 여러 종류의 흰가루병은 칼슘농도가 높은 토양에서 발생이 높다고 하였으며(Naito 등, 2009) 오이 흰가루병은 $MnCl_2$ 엽면살포시 병 발생이 억제된다

*Corresponding author

Phone) +82-41-733-3161, Fax) +82-41-733-3163

Email) namtel7@korea.kr

고 하였다(Reuveni 등, 1997).

따라서 본 연구에서는 재배포장에서 흰가루병에 감염된 딸기 식물체와 건전식물체의 광합성 효율 및 무기성분 등을 비교분석함으로써 흰가루병 발생을 줄일 수 있는 요인을 찾고자 하였다.

재료 및 방법

딸기 식물체 및 흰가루병 이병율 조사. 2010년과 2011년 9월 논산딸기시험장 비닐하우스 재배포장에 ‘설함’ 품종을 정식 후 다음 해 3월까지 시기별 흰가루병 이병과율을 조사하였다. 관수는 점적호스를 이용하여 정식 직후 1주일동안은 2일 간격, 그 후부터는 7일 간격으로 실시하였고 11월 중순부터 야간온도를 5°C로 유지하기 위해 온풍기를 가동하였으며 낮 온도는 30°C를 넘지 않게 재배 관리하였다. 약제살포는 응애 방제를 위해 2011년과 2012년 2월 중순 milbemectin(1%, 밀베노크 유제, 바이엘)+etoxazole(10%, 주움 액상수화제, 동방아그로), 진딧물 방제를 위해 3월 중순 flonicamid(10%, 세티스 입상수화제, 동부한농)+thiacloprid(10%, 칼립소 액상수화제, 바이엘)를 처리하였다. 조사구 면적은 15 m²에 완전임의배치 3반복으로 조사하였다.

광합성과 잎 온도 조사. 동일포장의 비닐하우스내 딸기 흰가루병 발병 정도에 따라 무 발병, 소 발병(1-20%), 다 발병(20% 이상)으로 구분하여 처리 당 5주의 식물체에 대하여 광합성 량과 잎 온도를 2010년 5월 28일과 2012년 3월 19일에 측정하였다. 조사는 식물체 각각의 3번째 잎의 중앙을 조사하였으며 광합성 량과 잎 온도 측정은 광합성측정기(PAM fluorometer, MONI-PAM, Walz, Effeltrich, Germany)를 이용하였다.

건전주와 이병주의 토양과 식물체 분석. 흰가루병 건전식물체와 이병식물체의 토양과 3번째 잎을 2010년 5월 28일과 2012년 3월 19일에 채취하였다. 토양은 반복 당 3지점씩 3반복, 잎은 반복 당 5주씩 4-5반복으로 시료를 채취하여 분석에 이용하였다. 토양은 표토 15 cm 깊이까지 채취한 후 풍건하여 2 mm체를 통과시켜 분석시료로 이용하였고 식물체는 건조시킨 후 완전히 분쇄하여 농촌진흥청 농업과학기술원의 토양과 식물체 분석법에 준하여 분석하였다(NIAST, 2000). pH는 토양과 증류수를 1:5로 희석하여 pH meter로 측정하였고, electrical conductivity(EC)는 EC meter로 측정하였으며, 토양유기물은 Tyurin법, 총질소는 Kjeldahl 증류법, 유효인산은 Lancaster법으로 분석하였다. 또한 토양의 치환성양이온과 식물체 무기성분은 유도결합 플라즈마분광분석기(Inductively coupled Plasma

Spectroscopy, GBC Integra, XL)를, 잎의 엽록소 함량은 엽록소측정기(SPAD-502, Minolta, Japan)를 이용하여 분석하였다.

데이터 분석. 얻어진 데이터는 SAS(SAS institute, Inc., 1989, Cary, NC) program을 이용해 두 처리간 비교는 t-test($P=0.05$), 세 처리간 비교는 Duncan multiple range test ($P=0.05$) 검정을 실시하였다.

결과 및 고찰

흰가루병 발생조사. ‘설함’ 품종의 수확기 흰가루병 발생은 2011년 3월 10일과 2012년 1월 20일부터 과실에서 발생이 시작되어 시간이 갈수록 이병과율은 증가하였고 2012년의 이병과율은 2011년보다 10% 이내로 높게 발생되었다(Fig. 1A, B). ‘설함’ 품종은 기존의 재배되는 ‘아끼히메’, ‘레드필’ 품종들보다 흰가루병 발생이 적고 주로 수확후기나 육묘초기에 발생된다(Nam 등, 2009). 2011년 수확기 ‘설함’ 품종의 흰가루병은 3월 하순부터 발생이 시작된다는 ‘매향’ 품종의 결과와 비슷하였으나(Nam 등, 2008), 2012년에는 발생시기가 빠른 경향을 보였다. 이런 원인은 시험기간 동안의 비닐하우스내 기상을 분석한 결과 다른 요인보다도 일교차가 2011년과 2012년의 경우 각각 2월 중순과 1월 초순부터 커진 것(Fig. 1C, D)과 관련이 있는 것으로 보인다. 따라서 비닐하우스내 일교차가 큰 시기는 비닐하우스내 결로현상이 증가하여 흰가루병균의 발아 및 감염에 좋은 환경조건으로 병 발생이 시작된 것으로 사료되며 비닐하우스내 미기상요인과 흰가루병 발생에 대한 자세한 연구가 필요하다.

광합성과 잎 온도. 흰가루병 건전식물체의 광합성 량과 잎 온도는 이병식물체보다 높게 나타났으며 흰가루병 발생이 심할수록 광합성 량은 뚜렷하게 감소하였다(Table 1). 식물체의 잎 온도는 대기온도, 습도, 바람과 같은 환경조건과 식물의 증산작용에 의해 결정된다(Mahlein 등, 2012). 딸기 ‘Marmolada’와 ‘Darselect’ 품종의 잎에서 광합성 량의 최고점 온도는 30°C이며 그 이상이나 이하 온도부터는 감소하기 시작한다고 하였다(Carlen 등, 2009). 또한 노균병 감염시 오이의 잎 온도는 감소하기 시작하여 조직이 괴사하면 증가되고(Lindenthal 등, 2005), 최대 잎온도차(Maximum temperature difference)는 오이의 노균병(Lindenthal 등, 2005; Oerke 등, 2006)과 사과의 검은별무늬병(Oerke 등, 2011) 감염시 병 진단에 이용되기도 한다. 따라서 추후 thermography에 의한 온도측정은 딸기의 흰가루병 감염을 진단하는 수단으로 활용 가능성이 있다고 사료된다.

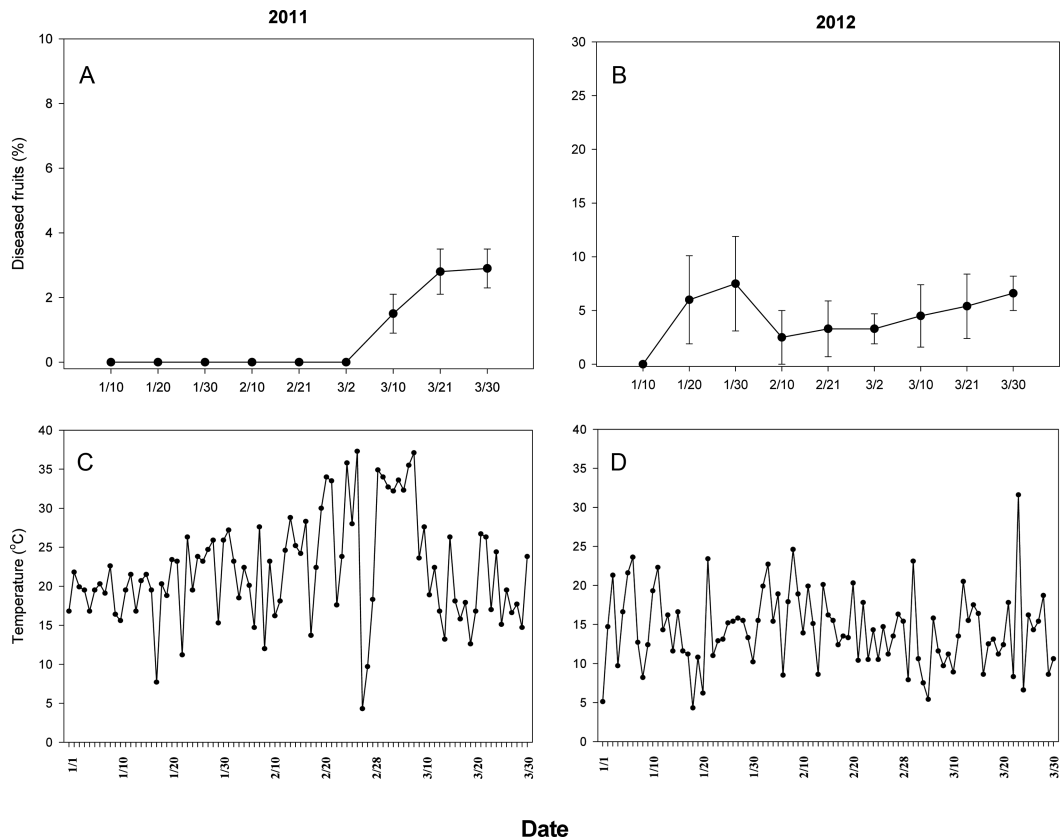


Fig. 1. Incidence of powdery mildew and the daily temperature difference for 2011 and 2012 seasons. **A** and **B**, Incidence of powdery mildew on harvested fruit on strawberry cv. Seolhyang; **C** and **D**, the daily temperature difference. Error bars represent \pm standard error of mean.

Table 1. Variations of photosynthesis and leaf temperature according to the symptom degrees to powdery mildew in strawberry cv. Seolhyang leaves

Treatment	PAR ^a ($\mu\text{mol}^{-2}\text{s}^{-1}$)		Leaf temperature ($^{\circ}\text{C}$)	
	2000	2012	2000	2012
No symptom	1598.4 a ^b	1612.4 a	29.0 a	20.3 a
1–20% symptom	271.2 b	187.7 b	25.4 b	18.8 b
>20% symptom	185.8 c	141.8 c	24.5 c	18.9 b

^aPAR : Photosynthetically active radiation.

^bValues followed by the same letter within a column do not significantly differ at Duncan multiple range test ($P=0.05$).

병원균이 식물체에 침입하게 되면 후기단계에서는 엽록체를 침해하고 퇴화시킴으로써 광합성량을 감소시킨다. 어떤 진균과 세균병은 병원균에 의해 만들어진 tentoxin과 tabtoxin 같은 독소에 의해 직·간접적으로 광합성과 관련된 효소를 저해하며, 병이 진전된 단계에서의 광합성량은 정상의 1/4에 달하는 감소를 보인다고 한다(Agrios, 2005). 특히, sugar beet에 흰가루병이 감염되면 비순환적 광인산화 반응(noncyclic photophosphorylation)에서 adenosine

triphosphate(ATP) 형성과 전자전달율이 감소함으로써 광합성율이 저하된다고 보고하였다(Magyarosy 등, 1976).

토양 및 식물체 비교분석. 건전식물체와 흰가루병 이병식물체의 토양을 비교분석한 결과, 건전식물체 토양에서는 2010년에 EC와 마그네슘 함량이, 2012년에는 칼슘 함량이 이병식물체 토양보다 높게 나타났으나 2010년과 2012년 모두에서 유의성이 있는 성분은 없었다(Table 2). 다만 EC 농도는 2년 모두 건전식물체의 토양에서 높게 나타난 경향을 보였다. 상추의 경우에도 수경재배에서 EC 농도를 3–3.5 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$ 로 높임으로써 노균병 발생을 줄일 수 있다고 하여 EC 농도 증가가 병 억제에 중요한 요인이 된다고 하였으며(Garibaldi 등, 2012) 추후 이에 대한 자세한 연구가 필요할 것으로 사료된다.

건전식물체와 흰가루병 이병식물체의 잎 분석결과, 2010년 건전식물체는 이병식물체보다 인산과 칼륨은 낮고 칼슘, 마그네슘, 망간, 아연 등은 높았으며 2012년 건전식물체에서는 칼륨은 낮고 망간은 높은 경향을 보여 2010년과 2012년 모두에서 유의성이 있는 식물체 무기성분은 칼륨과 망간이었다(Table 3). 특히 건전식물체에서의

Table 2. Chemical properties of cultured soils between infected and non-infected plant to powdery mildew in strawberry cv. Seolhyang

Treatment	pH (1:5)	OM ^a (g·kg ⁻¹)	EC ^b (dS m ⁻¹)	Av. P ₂ O ₅ (mg·kg ⁻¹)	K	Ca	Mg
					Ex. cations (cmol ⁺ ·kg ⁻¹)		
2010							
Healthy plant	5.7 a ^c	19.67 a	2.42 a	285.33 a	0.23 b	7.37 a	3.80 a
Infected plant	5.8 a	21.33 a	1.47 b	401.67 a	0.33 a	7.33 a	3.23 b
2012							
Healthy plant	6.0 a	18.27 a	1.05 a	260.33 a	0.27 a	5.83 a	1.97 a
Infected plant	6.2 a	20.17 a	0.74 a	300.00 a	0.26 a	5.40 b	1.87 a

^aOM : Organic matter.

^bEC : Electrical conductivity.

^cValues followed by the same letter within a column do not significantly differ at t-test ($P=0.05$).

Table 3. Chemical properties between infected and non-infected plant to powdery mildew in strawberry cv. Seolhyang leaves

Treatment	N (%)	P (%)	K (%)	Ca (%)	Mg (%)	Mn	Zn	Fe	B
						(mg·kg ⁻¹)			
2010									
Healthy plant	2.02 a ^a	0.15 b	1.05 b	1.60 a	0.55 a	141.24 a	40.67 a	309.47 a	26.05 a
Infected plant	1.87 a	0.22 a	1.19 a	1.19 b	0.46 b	48.63 b	32.80 b	289.13 a	26.36 a
2012									
Healthy plant	2.94 a	0.24 a	1.39 b	0.58 a	0.31 a	93.65 a	23.51 a	198.23 a	19.79 a
Infected plant	2.98 a	0.28 a	1.58 a	0.60 a	0.33 a	52.09 b	23.98 a	216.21 a	19.70 a

^aValues followed by the same letter within a column do not significantly differ at t-test ($P=0.05$).

Table 4. Chlorophyll quantity of leaves between infected and non-infected plants to powdery mildew in strawberry cv. Seolhyang leaves

Treatment	Chlorophyll quantity (SPAD-502 index)	
	2010	2012
Healthy plant	48.2 a ^a	44.9 a
Infected plant	36.4 b	37.0 b

^aValues followed by the same letter within a column do not significantly differ at t-test ($P=0.05$).

망간농도는 이병식물체보다 현저하게 높음을 알 수 있었다. 또한 흰가루병 이병식물체의 엽록소 함량 SPAD 값도 건진식물체에 비해 낮게 조사되었다(Table 4). 이런 원인으로 이병식물체는 칼륨함량이 높아 병원균 침입에 유리하며, 흰가루병에 의한 잎 조직의 퇴락과 엽록소 함량의 감소로 이와 관련이 깊은 망간이 영향을 받게 된 경우와 식물체내 낮은 망간 농도가 흰가루병에 저항성을 감소시킬 요인이 될 것으로 사료된다.

식물체내 영양원 농도에 따른 병 발생의 증가 또는 감소는 작물, 병원균, 환경에 의존한다. *Erysiphe graminis*에 의해 발생하는 보리, 밀 등의 흰가루병은 칼륨농도가 높

을수록 감소하지만(Prabhu 등, 2007) 딸기 탄저병은 칼륨 농도 증가에 따라 병 발생도 증가한다고 하였다(Nam 등, 2006). K₂HPO₄, KH₂PO₄와 같은 칼륨염은 오이에 엽면살포시 흰가루병에 대한 유도저항성을 촉진하는 반면(Reuveni 등, 1995), *Phomopsis juniperovora*에 감수성인 노간주나무의 불포화 카르복실산의 높은 칼륨농도의 삼출액은 병원균의 포자발아를 촉진하고 red cedar의 병원성을 증가시킨다고 한다(Pero and Howard, 1970).

Abia(1977) 등은 호박 유묘에서 망간이 부족하면 균핵병 발생을 증가시키고, 흰가루병에 감염된 식물 조직에서는 현저하게 낮은 농도를 나타낸다고 보고하였다(Huber and Wilhelm, 1988). 딸기 흰가루병도 감염된 식물체에서 망간 함량이 건진식물체보다 적게 나타나 유사한 결과를 얻었다. 망간은 식물의 질병을 통제하는 역할을 하는데 질소와 함께 합성하여 식물체가 병에 감염되지 않도록 한다(Huber and McCay-Buis, 1993). 특히 망간은 흰가루병의 포자 형성을 억제하는 역할을 하기 때문에(Thompson and Huber, 2007) 추후 망간 단독 및 살균제 등과 혼용처리에 의한 흰가루병 발생 억제 및 치료효과 증진에 대한 검토가 이루어져야 할 것이다.

요 약

딸기 ‘설향’ 품종을 대상으로 흰가루병 발생양상 및 건전식물체와 흰가루병 이병식물체 사이의 잎 온도, 광합성, 영양성분 등을 비교분석하였다. 흰가루병 발생은 1월 중순부터 과실에 발병이 시작되어 수확 후기에는 과실과 잎에도 발생되었다. 건전 식물체의 광합성 량과 잎 온도는 흰가루병 감염 식물체보다 높았으며 병 발생이 증가함에 따라 뚜렷하게 감소하였다. 건전 식물체와 이병식물체의 토양분석에서는 영양성분간 유의성이 없었다. 반면, 잎에서는 건전식물체가 이병식물체보다 칼륨 농도는 낮고 망간과 엽록소 함량은 높은 경향을 보였는데, 특히 망간농도가 건전식물체에서 현저하게 높음을 알 수 있었다. 따라서 딸기 잎의 칼륨, 망간, 엽록소 함량은 흰가루병 억제에 중요한 요인이 될 것이다.

Acknowledgement

This work was carried out with the support of “Cooperative Research Program for Agriculture Science & Technology Development (Project No. PJ90703904)” Rural Development Administration, Republic of Korea.

References

- Abia, J. A., Hess, W. M. and Smith, B. N. 1977. Increased susceptibility of Mg- and Mn-deficient pumpkin seedlings to fungal attack. *Naturwissenschaften* 64: 437–438.
- Agrios, G. N. 2005. *Plant Pathology* 5th ed. Elsevier Academic Press, Burlington, USA. 922 pp.
- Allen, P. J. 1954. Physiological aspects of fungus diseases of plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 5: 225–248.
- Bowen, K. L., Everts, K. L. and Leath, S. 1991. Reduction in yield of winter wheat in North Carolina due to powdery mildew and leaf rust. *Phytopathology* 81: 503–511.
- Garibaldi, A., Gilardi, G., Cogliati, E. E. and Gullino, M. L. 2012. Silicon and increased electrical conductivity reduce downy mildew of soilless grown lettuce. *Eur. J. Plant Pathol.* 132: 123–132.
- Carlen, C., Potel, A. M. and Ancay, A. 2009. Phytosynthetic response of strawberry leaves to changing temperatures. *Acta Hort.* 838: 73–76.
- Huber, D. M. and Wilhelm, N. S. 1988. The Role of Manganese in Resistance of Plant Diseases. In: *Manganese in Soils and Plants*, eds. by R. D. Graham, R. J. Hannam, and N. C. Uren, pp. 155–173. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Huber, D. M. and McCay-Buis, T. S. 1993. A multiple component analysis of the take-all disease of cereals. *Plant Dis.* 77: 437–447.
- Lindenthal, M., Steiner, U., Dehne, H. W. and Oerke, E. C. 2005. Effect of downy mildew development on transpiration of cucumber leaves visualized by digital infrared thermography. *Phytopathology* 95: 233–240.
- Magyarosy, A. C., Schurmann, P. and Buchanan, B. B. 1976. Effect of powdery mildew infection on photosynthesis by leaves and chloroplasts of sugar beets. *Plant Physiol.* 57: 486–489.
- Mahlein, A. K., Oerke, E. C., Steiner, U. and Dehne, H. W. 2012. Recent advances in sensing plant diseases for precision crop protection. *Eur. J. Plant Pathol.* 133: 197–209.
- Naito, H., Kikuchi, Y., Miura, A., Tomioka, S., Fujita, M., Fuji, S., Furuya, H. and Sato, Y. 2009. Host range and distribution of powdery mildew fungi and soil calcium as a major factor affecting disease incidence in mountainous regions of Akita Prefecture, Japan. *Jpn. J. Phytopathol.* 75: 9–20.
- Nam, M. H., Jung, S. K., Jang, C. S., Song, J. Y. and Kim, H. G. 2005. Efficacy by application schedule of fungicides before harvest stage for control of strawberry powdery mildew. *Res. Plant Dis.* 11: 39–42. (In Korean)
- Nam, M. H., Jeong, S. K., Choi, J. M. and Kim, H. G. 2006. Effects of nitrogen, phosphorus, potassium and calcium nutrition on strawberry anthracnose. *Plant Pathol.* 55: 246–249.
- Nam, M. H., Kim, H. S., Lee, W. K., Seong, Y. K., Gleason, M. L., Song, J. Y. and Kim, H. G. 2008. Application of an IPM-based spray program to protected cultivation of strawberry in Korea. *Hort. Environ. Biotechnol.* 49: 352–356.
- Nam, M. H., Nam, Y. G., Kim, T. I., Kim, H. S., Jang, W. S., Lee, W. K., Lee, I. H., Kang, H. K., Park, Y. J., Choi, J. M. and Whang, K. S. 2009. *Compendium of Strawberry Diseases and Pests*. Chungnam Strawberry Association, Nonsan, Korea. pp. 204. (In Korean)
- NIAS (National Institute of Agricultural Science and Technology). 2000. *Methods of soil and plant analysis*. Suwon, Korea. (In Korean)
- Oerke, E. C., Steiner, U., Dehne, H. W. and Lindenthal, M. 2006. Thermal imaging of cucumber leaves affected by downy mildew and environmental conditions. *J. Exp. Bot.* 57: 2121–2132.
- Oerke, E. C., Frohling, P. and Steiner, U. 2011. Thermographic assessment of scab disease on apple leaves. *Precision Agric.* 12: 699–715.
- Pero, R. W. and Howard, F. L. 1970. Activity of juniper diffusates on spores of *Phomopsis juniperovora*. *Phytopathology* 60: 491–495.
- Prabhu, A. S., Fageria, N. K., Huber, D. M. and Rodrigues, F. A. 2007. Potassium and Plant Disease. In: *Mineral Nutrition and Plant Disease*, ed. by L. E. Datnoff, W. H. Elmer, and D. M. Huber, pp. 139–153. American Phytopathological Society, St.

- Paul, Minn., USA.
- Priehradny, S. 1973. Changes in the transpiration rate of barley plants infected with powdery mildew in the light and in the dark. *Biologia Plantarum* 15: 57–64.
- Reuveni, R., Agapov, V. and Reuveni, M. 1995. Suppression of cucumber powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) by foliar sprays of phosphate and potassium salts. *Plant Pathol.* 44: 31–39.
- Reuveni, M., Agapov, V. and Reuveni, R. 1997. A foliar spray of micronutrient solutions induces local and systemic protection against powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) in cucumber plants. *Eur. J. Plant Pathol.* 103: 581–588.
- Scott, K. J. and Smillie, R. M. 1966. Metabolic regulation in diseased leaves. I. The respiratory rise in barley leaves infected with powdery mildew. *Plant Physiol.* 41: 289–297.
- Shin, H. D. 1994. Powdery mildew fungi and their host plants from Kangwon province. *Korean J. Mycol.* 22: 229–246. (In Korean)
- Thompson, I. A. and Huber, D. M. 2007. Manganese and Plant Disease. In: Mineral Nutrition and Plant Disease, ed. by L. E. Datnoff, W. H. Elmer, and D. M. Huber, pp. 139–153. American Phytopathological Society, St. Paul, Minn., USA.