

토마토 유전자원의 *Ralstonia solanacearum*에 의한 풋마름병 저항성 평가

Resistance Evaluation of Tomato Germplasm against Bacterial Wilt by *Ralstonia solanacearum*

정은주¹ · 주해진² · 최수연² · 이승엽² · 정용훈² · 이명환² · 공현기² · 이선우^{1,2*}

¹동아대학교 의생명과학과, ²동아대학교 응용생명과학과

Eun Joo Jung¹, Hae Jin Joo², Soo Yeon Choi², Seung Yeup Lee², Yong Hoon Jung², Myung Hwan Lee², Hyun Gi Kong² and Seon-Woo Lee^{1,2*}

¹Department of Medical Bioscience, Dong-A University, Busan 604-714, Korea

²Department of Applied Bioscience, Dong-A University, Busan 604-714, Korea

*Corresponding author

Tel : +82-51-200-7551

Fax : +82-51-200-7505

E-mail: seonlee@dau.ac.kr

This study was conducted to evaluate tomato plant resistance against bacterial wilt by *Ralstonia solanacearum* using tomato cultivars or tomato breeding lines maintained in RDA-Genebank of Rural Development Administration and to select resistant tomato lines for breeding purpose. We evaluated the disease responses of a total of 13 cultivars and 39 breeding lines from RDA-Genebank using *R. solanacearum* SL341 strain, which is a representative strain in Korea. Tomato cultivar Hawaii 7996 and Moneymaker were used as a resistant control plant and a susceptible control plant, respectively. A total of 32 cultivars were susceptible and 10 cultivars showed various disease response suggesting resistant phenotype segregation in the lines. Five commercial cultivars and 5 breeding lines exhibited strong resistance to bacterial wilt by the SL341 strain. These 5 breeding lines might be used for further study of plant defense response against bacterial wilt and cloning of the resistance gene from tomato plants. Ultimately, the selected lines could be used for tomato breeding to generate bacterial wilt resistant tomato plants.

Keywords : Bacterial wilt, Resistance evaluation, *Solanum lycopersicum*, Tomato lines

Received August 7, 2014

Revised October 10, 2014

Accepted November 10, 2014

서 론

가지과 작물을 주요 기주로 하며 50과 400종의 기주를 감염하는 풋마름병(bacterial wilt)의 원인세균인 *Ralstonia solanacearum*은 열대, 아열대, 온대 기후지역에 널리 분포한다. 풋마름병원 세균은 국제적으로도 토마토, 감자, 바나나 등에 심각한 손실은 유발하며 국내에서도 고추, 담배, 감자 등 많

은 작물의 생산에 심각한 손실을 가져오는 식물 병원세균이다(Hayward, 1991; Hayward, 1994; Lee 등, 2011). 토양에 장기간 서식하고 월동하는 세균은 식물 뿌리의 열린 개구나 상처를 통하여 식물체 내부로 침투하게 되며(Um 등, 2013; Vasse 등, 1995; Wallis와 Truter, 1978), 뿌리 물관을 통하여 지상부로 이동할 수 있다. 물관에 도달한 병원세균은 세균 표면에 존재하는 당지질이나 섬모를 이용하여 물관벽에 부착하여 발병을 시작한다(Graham 등, 1977). 물관에서 병원세균은 정족수 감지신호 기작에 의해 다량의 외피다당류(exopolysaccharide) 및 세포벽 분해효소 들을 생산하고 식물 물관을 폐색하여 급속한 시들음 증상을 유발하며 결국 작물을 고사시키는 것으로 알려져 있다

Research in Plant Disease

©The Korean Society of Plant Pathology

pISSN 1598-2262, eISSN 2233-9191

(Saile 등, 1997; Schell, 2000). 초기의 시들음 증상은 식물의 수분부족과 구별하기 어려워 풋마름병으로 명명되었고 담배에서는 입고병 그리고 감자의 경우는 괴경에서 갈색썩음병으로 불리기도 한다. 이 세균에 의한 풋마름병은 화학적 방제 및 생물학적 방제가 어려우며 주로 운작이나 저항성 품종 육성을 통한 저항성 유전자의 도입과 같은 방법으로 병 발생을 억제하는 방향으로 연구가 진행되고 있다(Balatero 등, 2005).

병원세균 *R. solanacearum*은 기주 범위에 따라 5개의 race로, 탄소원의 활용 능력에 따라 다양한 biovar로 분류되며(Hayward, 1991), 이러한 race와 biovar에 따른 병원성의 차이가 보고되어 있다(Jeong 등, 2011; Lopes 등, 2005). 가장 최근에는 병원세균을 지리적 분포와 기주에 따른 병원성 분자마커를 이용한 분석을 통해 4개의 phylotype으로 구별하기도 한다(Fegan과 Prior, 2005). 본 연구에서 이용한 국내에 광범위하게 분포하고 있는 race 1 (phylotype I)의 균주는 대부분의 가지과 작물을 침해하는 기주범위가 매우 넓은 병원균이다(Jeong 등, 2007). 일반적으로 병원체의 기주특이성은 유전적 요인으로 결정된다. 이는 토마토와 *R. solanacearum* 간의 상호작용 또한 병원균과 기주의 유전적 요인이 저항성 또는 감수성의 결정에 중요한 역할을 한다. 그러나, 기주와 병원체의 유전적 요인뿐만 아니라 이러한 상호 작용은 발생하는 상황의 환경적인 요인에도 영향을 받게 된다(Marco 등, 2005). 기존에 토마토의 풋마름병 저항성은 환경요인인 온도에 의해서도 영향을 받을 수 있음이 알려져 있다(Lee 등, 2011).

토마토(*Solanum lycopersicum*)는 국내 뿐 아니라 전 세계적으로도 작물 시장에서 높은 경제적 가치를 지니는 채소작물이다. 토마토의 유전체는 작물로서는 비교적 작은 유전체 크기를 가지며 최근에 해독이 되어 가지과 작물의 모델로 유전체적 연구가 활발하고 향후 여러 가지 병 저항성 유전자들의 발굴이 가능해질 것이다(The Tomato Genome Consortium, 2012). 또한 *Agrobacterium*을 통한 형질 전환 시스템의 적용이 가능하고, 비교적 짧은 생활사 및 작은 genome을 보유하여 애기장대, 벼와 같이 모델 식물로 연구되고 있다. 풋마름 병원세균인 *R. solanacearum*에 대한 토마토의 주된 저항성 기작은 뿌리로 침투한 병원균의 물관에 안착 및 증식을 억제하는데 있는 것으로 보고되었다. 풋마름병 저항성 계통에서는 병원균이 침입하면 물관부에서 tylose 증대로 인하여 침입한 병원균의 개체수가 감소하는데 반하여, 감수성 계통에서는 이러한 형태의 저항성 기작이 나타나지 않는다고 보고되었다(Grimault 등, 1994). 현재까지 토마토에서 풋마름병에 대한 저항성은 quantitative trait loci (QTL)에 의하여 조절되는 것으로 알려져 있다(Thoquet 등, 1996). 풋마름병에 대하여 매우 강한 저항성을 보이는 것으로 알려진 *S. lycopersicum* var. Hawaii 7996과 강한 감수성 품종인 *S. pimpinellifolium*의 교잡으로 만들어진 F2 세대에서 6번 염색체와 4번 염색체에서 저항성에 관계하는 서로 다른 QTL 들이 확인되는 등 접종 방법 및 유전자 형태에 따라 식물에서 다

양하게 발현되는 다수의 QTL들이 보고되어 있다(Denesh 등, 1994; Grimault 등, 2008; Thoquet 등, 1996). 토마토 염색체의 이들 저항성 부위의 위치는 대략적으로 알려져 있으나 현재 아직 유전자가 분리되지 못하고 있다. 본 연구에서는 농촌진흥청 농업유전자원센터에 보존되어 있는 토마토 품종 및 순계라인들에 대하여 국내에 광범위하게 분포하는 대표 균주인 *R. solanacearum* SL341 균주를 이용하여 풋마름병 저항성 여부를 평가하였다.

재료 및 방법

병원세균 배양 및 접종원 준비. 토마토 풋마름병을 유발하는 병원세균인 *R. solanacearum* SL341 (Jeong 등, 2007) (race 1, phylotype I) 균주는 통상 2, 3, 4-triphenyl tetrazolium chloride (TZC)가 포함된 TZC 고체배지(Kelman, 1954)나 CPG 액체배지(Schaad 등, 2001)를 이용하여 30°C에서 배양하여 실험에 사용하였다. 토마토에 병원균 접종을 위한 접종원의 준비는 병원세균을 CPG 액체배지 5 ml에 *R. solanacearum*을 접종하여 30°C에서 200 rpm으로 24시간 전배양하였다. 이후 전배양된 병원균을 200 ml의 CPG 액체배지에 2 ml 접종한 후, 30°C에서 200 rpm으로 24시간 진탕 배양하였다. 세균 배양액은 상온에서 8,000 rpm으로 10분간 원심분리한 후, 상층액을 제거하였다. 회수한 세균 pellet은 50 ml 멸균수에 현탁하여 상온에서 8,000 rpm으로 10분간 원심분리하여 배지 성분 및 외피다당류 일부를 제거하였다. 확보한 세균 pellet은 OD₆₀₀ = 0.3–0.5 (3–5 × 10⁸ CFU/ml)가 되도록 100 ml 멸균수에 현탁하여 접종에 사용하였다.

토마토 품종의 확보 및 육성. 국내에 보존 중인 토마토 품종의 풋마름병 저항성 검정을 위해 국립농업유전자원센터로부터 토마토 전 품종 52 계통을 각 50립씩 분양받아 검정하였다. 풋마름병 검정 대조구 품종으로는 토마토 순계라인으로 풋마름병 저항성 순계품종인 Hawaii 7996과 감수성 순계품종으로 Moneymaker 품종을 이용하였다. 또 다른 대조구 감수성 품종으로 상업재배 품종인 서건이 이용되기도 하였다. 이들 토마토 품종들은 유리온실에서 23–28°C 온도조건에서, 광은 자연광 조건에서 4–6주간 재배하여 실험에 사용하였다. 각 식물의 종자는 지피포트(또는 작은 포트)에 직파한 후 옮겨심기하여 파종 후 총 4–6주차에 유묘검정하기까지 육묘하였다. 종자는 원예용 부농상태에 파종하며 별도의 시비를 하지 않았으며 수돗물을 관주하여 재배하였다. 각 실험마다 품종당 10개체의 식물체를 이용하여 2회 반복실험 하였다.

접종 방법 및 발병률 조사. 본 연구에서는 식물체가 생육된 포트에 세균 현탁액을 직접 부어주는 토양 관주방법이 사용되었다(Park 등, 2007; Um 등, 2013). 이때 관주한 병원균의 최

종 밀도가 토양 1 g당 10^7 colony forming unit (CFU)이 되도록 처리하였다. 모든 조건에서 각 처리 당 10개체의 반복을 두어 연구를 수행하였다. 세균을 현탁하지 않은 동량의 멸균수로 처리된 식물체가 대조구로 사용되었고, 병원균에 접종된 식물체와 비교하였다.

R. solanacearum 접종에 의한 풋마름병의 발병 확인은 접종 후 14일간 대조구와 비교하며 실시하였고, 이때 접종한 토마토 식물체는 상대습도 70%로 조정된 생육상에서 광주기 14시간 동안 32°C로 암주기 10시간 동안 28°C로 유지하였다. 이병률 (disease index)에 따라 0-4 (0, 풋마름병 증상 없음; 1, 전체 잎의 1-25% 시들음 증상; 2, 전체 잎의 26-50% 시들음 증상; 3, 전체 잎의 51-75% 시들음 증상; 4, 전체 잎의 76%-식물체 전체 시들음; Roberts 등, 1988)로 기록하였다. 이때 저항성 판정을 위해 감수성 식물체의 경우 5일 이내에 초기 병징이 관찰되거나 접종 당시의 식물체 상태, 접종 조건 및 접종 후 식물체 관리 환경에 따라 10일 이후에 병이 진전되는 경우를 관찰하였다. 감수성 식물체의 경우 접종 후 14일 이전에 고사 반응이 진행되며, 14일까지 병이 진전되지 않는 경우 일부 저항성으로 판단하였다. 최종 식물의 반응은 접종 후 15일을 기준으로 접종된 식물체의 disease index 값이 평균 1 이하면 저항성, 2 이하면 중도 저항성(추가 접종 혹은 3주 이상 관찰 필요), 2 초과인 경우 감수성으로 판단하였다.

결과 및 고찰

가지과 작물 풋마름병에 대한 저항성을 평가하기 위해 국립 농업유전자원센터로부터 보존중인 토마토 전 품종 52 계통을 분양받았는데 이들은 13품종의 육성품종으로 시판품종이었으며 39개의 육성계통으로 육종에 활용할 수 있는 품종을 포함하였다. 각 품종들을 10반복으로 2회에 걸쳐 풋마름병에 대한 저항성을 *R. solanacearum* 균주 SL341을 이용하여 평가하였다. 평가한 방법은 토양관주 방법을 사용하였는데 이는 줄기에 상처주입하거나 뿌리침지 법에 비해 자연 포장에서 발병하는 방식과 가장 유사한 방식이라고 할 수 있다. 다만 단점은 발병의 균일성이 낮아 표준편차가 항상 크게 나온다는 점이다(Lee 등 2011). Table 1은 사용한 품종들의 정보와 그 저항성 검정 결과이다. 총 52품종 및 계통을 확보하여 품종 및 계통을 검정하였으며 그 결과 5 계통의 저항성 육성품종인 시판품종들과 5 계통의 저항성 계통으로 육종에 활용할 수 있는 품종이 저항성을 보유하는 것으로 나타났다. 풋마름병 저항성 육성품종은 Daehyungboksu, Youngkwang, Seokwang, Naebyungjansu, Mansujosaeng 이었으며 저항성 육성계통은 Ailsa Craughp, Divisoria, Osu 474, LA624-76L-1223-1, Satrum로 나타났다.

평가한 52 품종 중에서 명확한 감수성 품종은 모두 32 품종이었으며 나머지 10개의 품종같이 다수의 개체는 명확하게 감수성이며 다수의 개체는 명확하게 저항성으로 나타나는 경우의 품종이나 계

통은 'Segregation(저항성분리)'로 구별하였다(Table 1). 예를 들면, Brodley 육성계통의 경우에는 전체 10개체중 4개의 개체는 접종 3일부터 발병하여 8일 사이에 고사하는 개체가 4개체 인데 비해 6개체는 14일까지 전혀 발병하지 않았으며 2회의 접종결과에서도 동일하게 나타났다(data not shown). 따라서 '저항성분리'로 구별한 품종이나 계통들은 풋마름병 저항성 측면에서 저항성 형질이 고정되지 않는 계통으로 여겨진다. 이와 같은 저항성분리 중인 품종과 계통은 총 10계통으로 나타났다. LA624-76L-1223-1 계통은 15일까지 거의 완벽히 건전한 상태로 완벽한 저항성을 보이고 있으며 Divisoria 품종의 경우는 약한 발병이 관찰되었으나 고사하지는 않는 저항성을 보였다(Fig. 1). 반면에 품종 Cast mart는 검정된 대부분의 개체가 고사하는 양상의 감수성 반응을 보였다. 한편, Segyeil 품종은 일부는 15일까지 건전하나 일부 개체는 완벽히 고사하는 양상을 보여 'Segregation(저항성분리)'로 구별하였다.

육성계통 중에서 몇 개의 대표적인 저항성 계통과 감수성 계통에서 풋마름병 병진전 곡선을 날짜별로 Fig. 2에 나타내었다. 감수성 대조품종인 Moneymaker와 저항성 대조품종인 Hawaii 7996과 비교하여 Photomac 품종은 접종 후 3일에서 4일 사이에 발병을 시작하여 대부분의 개체가 7일에 고사하는 양상의 전형적인 감수성 결과를 나타내었다. 반면에, Satrum, Ailsa Craughp, LA624-76L-1223-1 등의 계통은 5일에서 약하게 그리고 늦게는 12일에 약한 발병을 보이나 병의 진전이 급속하지 않으며 고사하는 개체가 14일까지 나타나지 않았다. 특히, LA624-76L-1223-1 계통은 14일까지 전혀 발병하지 않았다(Fig. 2). 이들 육성계통들은 Hawaii 7996 품종처럼 전형적인 저항성 품종의 병진전 유형을 보여주었다.

이전에 Lee 등(2011)이 보고한 결과에 따르면 한국에서 분리한 병원균을 처리하였을 경우 고온 조건에서 대부분의 토마토가 쉽게 고사하며 한국형 *R. solanacearum*의 균주들이 높은 병원성이 있을 가능성을 제시하였다. 그러나, 이는 균주나 race에 따라 다양한 결과로 나올 수 있으므로 본 연구결과가 다른 균주나 race를 처리하면 저항성/감수성 반응에 변이가 있을 수 있음을 제시한다. 기존의 연구에서 토마토가 SL341에 대하여서는 쉽게 감염되지만 담배에서 분리한 SL1944 균주에 의해서는 발병 반응이 느리게 진행되는 것으로 나타났다(Lee 등, 2011). 이것은 *R. solanacearum*의 병원성이 race 사이에서만 달라지는 것이 아니라 동일한 race에 속하는 균주 사이에서도 다양한 병원성이 나타나는 것으로 생각된다.

풋마름병균인 *R. solanacearum*에 대한 토마토의 저항성 반응은 QTLs에 의해 저항성이 결정되는 것으로 보고가 되었다(Agrama와 Scott, 2006; Pflieger 등, 1999). 이미 다양한 식물체에서 병원체에 대한 저항성 QTLs가 보고된 바 있으며(Pflieger 등, 1999; Sakata 등, 2006), 토마토에서도 Hawaii 7996에서 저항성에 관계된 QTLs가 보고되었다(Wang 등, 1998). 따라서, 육종과정에 있으며 병저항성에 대한 유전형질이 고정되지 않은

Table 1. Disease responses of 52 lines or cultivars of tomato plants from RDA-Genebank against bacterial wilt by *Ralstonia solanacearum*

Plant germplasm No.	Plant name	Cultivar/line	Average disease index	Disease response
IT 100500	Daehyungboksu	Cultivar F1 (commercial)	0.9	Resistant
IT 100501	Youngkwang	"	0.6	Resistant
IT 100502	Seokwang	"	0.8	Resistant
IT 100503	Naeyungjangsu	"	0.4	Resistant
IT 100504	Mansujosaeng	"	1.0	Resistant
IT 100505	Gangyuk	"	3.4	Susceptible
IT 100507	Daepungdaehyung	"	3.6	Susceptible
IT 100508	Mansudaehyung	"	2.0	Segregating
IT 100509	Kwangsu	"	2.8	Susceptible
IT 100510	Boksu 2	"	2.6	Susceptible
IT 229370	Pinky	"	2.8	Susceptible
IT 229371	Bogopa	"	1.8	Segregating
IT 229707	ABC	"	3.3	Susceptible
IT 229708	Ailsa Craughp	Line	1.3	Resistant
IT 229709	GCR26	"	3.1	Susceptible
IT 229711	Ponderose	"	3.4	Susceptible
IT 229712	Salad Master	"	2.8	Susceptible
IT 229713	VF48-IGS	"	4.0	Susceptible
IT 229714	Sigyo 1	"	2.7	Susceptible
IT 229715	Yoolwon	"	1.6	Segregating
IT 229716	Brodley	"	1.6	Segregating
IT 229717	Donbito	"	1.8	Susceptible
IT 235573	Divisoria	"	1.0	Resistant
IT 235574	Wake field	"	3.2	Susceptible
IT 235575	Mulya	"	1.6	Segregating
IT 235576	Sigyo 6	"	3.3	Susceptible
IT 235577	Enter Priser	"	2.8	Susceptible
IT 235578	Fareolog	"	3.2	Susceptible
IT 235579	KL-1	"	4.0	Susceptible
IT 235580	Mandel 502VFN	"	2.8	Susceptible
IT 235581	Osu 474	"	0.2	Resistant
IT 235582	Peasen Improved	"	1.6	Segregating
IT 235583	Red Top Uo 7	"	4.0	Susceptible
IT 235584	Stome	"	2.9	Susceptible
IT 235585	Tamusalatte	"	2.8	Susceptible
IT 236511	75-4-16-1-3-1-1	"	3.4	Susceptible
IT 236512	LA624-76L-1223-1	"	0.2	Resistant
IT 236513	New Yoker	"	2.0	Susceptible
IT 236514	Segyeil	"	1.2	Segregating
IT 236515	Josaengsegyeil	"	3.3	Susceptible
IT 236516	82-4-118-1-1-1-1	"	1.6	Segregating
IT 236517	82-4-120-1-1-1-1	"	1.2	Segregating
IT 236518	82-4-122-1-2-1-1	"	1.6	Segregating
IT 236519	82-4-110-1-1-1-1	"	2.9	Susceptible
IT 236520	C125F2	"	3.1	Susceptible
IT 236521	Cast mart	"	3.5	Susceptible
IT 236522	Homsted	"	3.9	Susceptible
IT 236523	84-4-267-2-2-1-1	"	3.3	Susceptible
IT 236524	L385Dwart	"	3.8	Susceptible
IT 236525	KA608-79L10743-1	"	4.0	Susceptible
IT 236526	Photomac	"	4.0	Susceptible
IT 236527	Satrum	"	0.8	Resistant

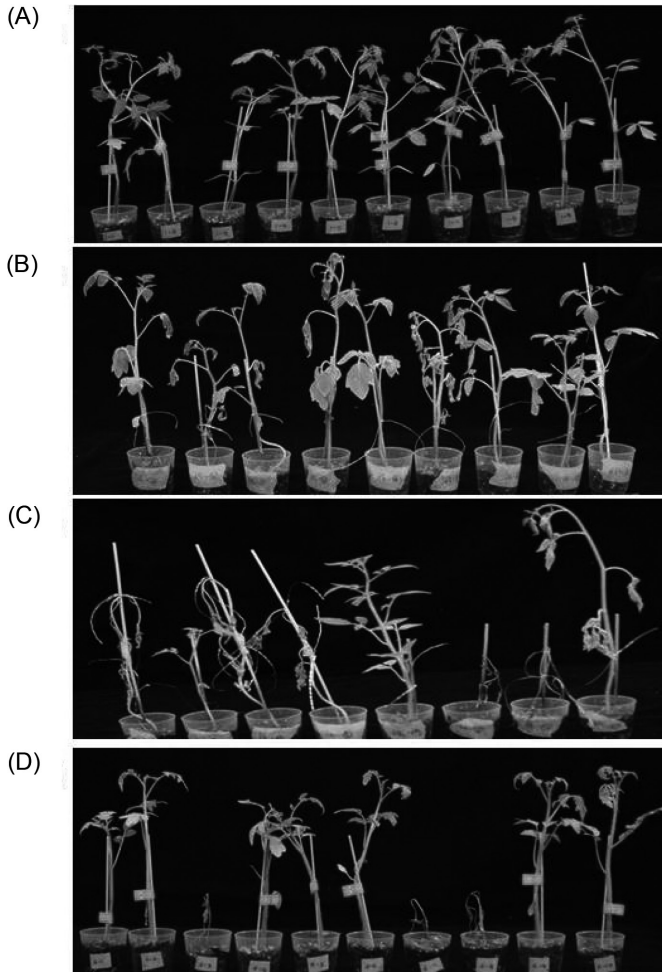


Fig. 1. Bacterial wilt symptoms on tomato cultivars inoculated by *Ralstonia solanacearum* SL341. Photos were taken 15 days after inoculation. A: cultivar LA624-76L-1223-1, B: cultivar Divisoria, C: cultivar Cast mart, D: cultivar Segyeil.

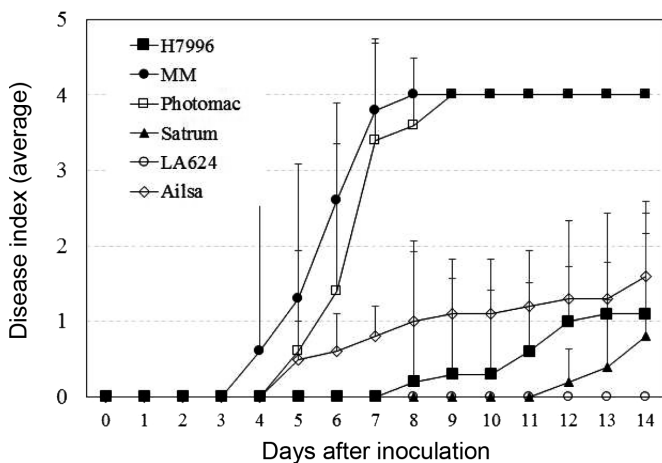


Fig. 2. Disease progress of 6 tomato cultivars over days after inoculation of *Ralstonia solanacearum* SL341. The error bars represent the standard deviations from disease indices of 10 plants. The abbreviations for tomato cultivars are as follows. H7996, Hawaii 7996; MM, Moneymaker; LA624, LA624-76L-1223-1; Ailsa, Ailsa Craughp.

계통들에서는 풋마름병에 대한 저항성이 후대에서 분리가 되는 표현형이 나타날 수 있다. 본 연구결과에서 다수의 품종이나 계통이 개체별로 상이한 병 반응을 나타내는 ‘저항성분리’는 아마도 풋마름병 저항성 형질이 고정되지 않은 결과라고 생각된다. 한편, 본 연구에서 ‘저항성분리’로 구별한 계통들이 관주접종의 과정에서 개체별 병회피의 결과로 발병에서 개체별 차이가 상당했을 가능성을 배제할 수는 없다고 판단된다. 그럼에도 불구하고 명백하게 저항성 반응을 보이는 것으로 나타난 5개의 육성계통은 후속연구에 유용하게 활용될 수 있을 것으로 여겨진다. 예를 들면, 해당 육성계통들이 국내의 다른 풋마름병 병원균에 대하여 저항성인지 여부를 평가하여야 하지만 이들 계통을 *R. solanacearum*에 의해 발현이 유도되는 방어관련 유전자나 저항성 유전자의 탐색에 활용할 수 있을 것이다. 또한 궁극적으로는 토마토 풋마름병에 대하여 높은 수준으로 저항성을 가지는 저항성 토마토 육종에도 활용할 수 있을 것으로 기대된다.

요 약

*Ralstonia solanacearum*에 의해 발생하는 토마토 풋마름병에 대하여 저항성 품종이나 육성계통을 선발하기 위하여 국립 농업유전자원센터로부터 국내 유전자원을 분양받아 국내 병원균에 대한 저항성 여부를 평가하였다. 한국에서 분리된 *R. solanacearum* SL341 균주로 52개의 품종과 계통의 저항성을 Hawaii 7996 품종과 Moneymaker 품종을 각각 저항성, 감수성 대조품종으로 사용하여 저항성 반응을 평가하였다. 그 결과 32개의 품종이 감수성이며, 10개의 품종과 계통은 저항성이 고정되지 않은 품종으로 나타났다. 5개의 시판품종과 5개의 육성계통이 저항성 반응을 보였다. 본 연구결과를 통해 5개의 육성계통은 저항성/방어반응의 후속연구와 저항성 품종 육종에 활용할 수 있음을 제시한다.

Acknowledgement

This study was supported by a grant (Project No. 609002-5) from the Screening Center for Disease Resistant Vegetable Crops of TDPAF funded by MIFAFF of Korean government and with the support of “Cooperative Research Program for Agricultural Science & Technology Development (Project No. PJ009465)”, Rural Development Administration, Republic of Korea.

References

Agrama, H. A. and Scott, J. W. 2006. Quantitative trait loci for tomato yellow leaf curl virus and tomato mottle virus resistance in tomato. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 131: 267–272.

- Balatero, C. H., Hautea, D. M., Narciso, J. O. and Hanson, P. M. 2005. QTL mapping for bacterial wilt resistance in Hawaii 7996 using AFLP, RGA, and SSR markers. In: Bacterial Wilt Disease and the *Ralstonia solanacearum* Species Complex, ed. by C. Allen, P. Prior and A. C. Hayward, pp. 301–307. APS Press, St. Paul, USA.
- Denesh, D., Aarons, S., McGill, G. E. and Young, N. D. 1994. Genetic dissection of oligogenic resistance to bacterial wilt in tomato. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 7: 464–471.
- Fegan, M. and Prior, P. 2005. How complex is the *Ralstonia solanacearum* species complex. In: Bacterial Wilt Disease and the *Ralstonia solanacearum* Species Complex, eds. by C. Allen, P. Prior and A. C. Hayward, pp. 449–462. Madison, APS Press.
- Graham, T., Sequeira, L. and Huang, T. 1977. Bacterial lipopolysaccharides as inducers of disease resistance in tobacco. *Appl. Environ. Microbiol.* 34: 424–432.
- Grimault, V., Gélie, B., Lamattre, M., Prior, P. and Schimidt, J. 1994. Comparative histology of resistant and susceptible tomato cultivars infected by *Pseudomonas solanacearum*. *Physiol. Mol. Pathol.* 44: 105–1230
- Grimault, V., Prior, P. and Anaïs, G. 2008. A monogenic dominant resistance of tomato to bacterial wilt in Hawaii 7996 is associated with plant colonization by *Pseudomonas solanacearum*. *J. Phytopathol.* 143: 349–352.
- Hayward, A. C. 1991. Biology and epidemiology of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum*. *Ann. Rev. Phytopathol.* 29: 65–87.
- Hayward, A. C. 1994. Systematics and phylogeny of *Pseudomonas solanacearum* and related bacteria. In: Bacterial Wilt: the Disease and its Causative Agent *Pseudomonas solanacearum*. ed. by A. C. Hayward and G. L. Hartman, pp. 127–135. CAB International, Oxford, UK.
- Jeong, Y., Cheong, H., Choi, O., Kim, J. K., Kang, Y., Kim, J., Lee, S., Koh, S., Moon, J. S. and Hwang, I. 2011. An HrpB-dependent but type III-independent extracellular aspartic protease is a virulence factor of *Ralstonia solanacearum*. *Mol. Plant Pathol.* 12: 373–380.
- Jeong, Y., Kim, J., Kang, Y., Lee, S. and Hwang, I. 2007. Genetic diversity and distribution of Korean isolates of *Ralstonia solanacearum*. *Plant Dis.* 91: 1277–1287.
- Kelman, A. 1954. The relationship of pathogenicity in *Pseudomonas solanacearum* to colony appearance on a tetrazolium medium. *Phytopathology* 44: 693–695.
- Lee, H. J., Jo, E. J., Kim, N. H., Chae, Y. and Lee, S.-W. 2011. Disease responses of tomato pure lines against *Ralstonia solanacearum* strains from Korea and susceptibility at high temperature. *Res. Plant Dis.* 17: 326–333.
- Lopes, C. A., Carvalho, S. I. C. and Boiteux, L. S. 2005. Search for resistance to bacterial wilt in a Brazilian *Capsicum* germplasm collection. In: Bacterial Wilt Disease and the *Ralstonia solanacearum* Species Complex, ed. by C. Allen, P. Prior and A. C. Hayward, pp. 247–251. APS press, St. Paul, USA.
- Marco, Y., Trigalet, A., Vasse, J., Oliver, J., Feng, D. X. and Deslandes, L. 2005. Host resistance to *Ralstonia solanacearum*. In: Bacterial Wilt Disease and the *Ralstonia solanacearum* Species Complex, ed. by C. Allen, P. Prior and A. C. Hayward, pp. 275–283. APS Press, St. Paul, USA.
- Park, E. J., Lee, S. D., Chung, E. J., Lee, M. H., Um, H. Y., Murugaiyan, S., Moon, B. J. and Lee, S.-W. 2007. MicroTom-A model plant system to study bacterial wilt by *Ralstonia solanacearum*. *Plant Pathology J.* 23: 239–244.
- Pflieger, S., Lefebvre, V., Caranta, C., Blattes, A., Goffinet, B. and Palloix, A. 1999. Disease resistance gene analogs as candidates for QTLs involved in pepper-pathogen interactions. *Genome* 42: 1100–1110.
- Roberts, P. D., Denny, T. P. and Schell, M. A. 1988. Cloning of the *egl* genes of *Pseudomonas solanacearum* and analysis of its role in phytopathogenicity. *J. Bacteriol.* 170: 1445–1451.
- Saile, E., McGarvey, J. A., Schell, M. A. and Denny, T. P. 1997. Role of extracellular polysaccharide and endoglucanase in root invasion and colonization of tomato plants by *Ralstonia solanacearum*. *Phytopathology* 87: 1264–1271.
- Sakata, Y., Kubo, N., Morishita, M., Kitadani, E., Sugiyama, M. and Hirai, M. 2006. QTL analysis of powdery mildew resistance in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Theor. Appl. Genet.* 112: 243–250.
- Schaad, N. W., Jones, J. B. and Chun, W. 2001. Laboratory Guide for Identification of Plant Pathogenic Bacteria. 3rd ed. APS Press, St. Paul, USA.
- Schell, M. A. 2000. Control of virulence and pathogenicity genes of *Ralstonia solanacearum* by an elaborate sensory network. *Ann. Rev. Phytopathol.* 38: 263–292.
- The Tomato Genome Consortium. 2012. The tomato genome sequence provides insights into fleshy fruit evolution. *Nature* 485: 635–641.
- Thoquet, P., Oliver, J., Sperisen, C., Rogowsky, P., Laterrot, H. and Grimsley, N. 1996. Quantitative trait loci determining resistance to bacterial wilt in tomato cultivar Hawaii 7996. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 9: 826–836.
- Um, H. Y., Kong, H. G., Lee, H. J., Choi, H. K., Park, E. J., Kim, S. T., Murugaiyan, S., Chung, E., Kang, K. Y. and Lee, S.-W. 2013. Altered gene expression and intracellular changes of the viable but nonculturable state in *Ralstonia solanacearum* by copper treatment. *Plant Pathol. J.* 29: 374–385.
- Vasse, J., Frey, P. and Trigalet, A. 1995. Microscopic studies of intercellular infection and protoxylem invasions of tomato roots by *Pseudomonas solanacearum*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 8: 241–251.
- Wallis, F. M. and Truter, S. J. 1978. Histopathology of tomato plants infected with *Pseudomonas solanacearum*, with emphasis on ultrastructure. *Physiol. Plant Pathol.* 13: 307–317.
- Wang, J. F., Hanson, P. and Barnes, J. A. 1998. World wide evolution of an international set of resistance source to bacterial wilt in tomato. In: Bacterial Wilt Disease: Molecular and Ecological Aspects. eds. by P. Prior, C. Allen and J. Elphinstone, pp. 269–275. INRA Springer.