

## 병 저항성 기반 십자화과 작물의 검은무늬병 관리

# Disease Resistance-Based Management of Alternaria Black Spot in Cruciferous Crops

### \*Corresponding author

Tel: +82-55-751-3258

Fax: +82-55-751-3257

E-mail: jkhong@gnu.ac.kr

ORCID

<https://orcid.org/0000-0002-9161-511X>

이영희<sup>1,2</sup> · 김수민<sup>1</sup> · 이승빈<sup>1</sup> · 김상희<sup>3</sup> · 윤병욱<sup>4</sup> · 홍점규<sup>1,2\*</sup> 

<sup>1</sup>경상국립대학교 농업생명과학대학 원예과학부, <sup>2</sup>경상국립대학교 농식품바이오융복합연구원

<sup>3</sup>경상국립대학교 자연과학대학 응용생명과학부, <sup>4</sup>경북대학교 농업생명과학대학 응용생명과학부

Young Hee Lee<sup>1,2</sup>, Su Min Kim<sup>1</sup>, Seung Bin Lee<sup>1</sup>, Sang Hee Kim<sup>3</sup>, Byung-Wook Yun<sup>4</sup>,  
and Jeum Kyu Hong<sup>1,2\*</sup> 

<sup>1</sup>Division of Horticultural Science, College of Agriculture and Life Sciences, Gyeongsang National University, Jinju 52725, Korea

<sup>2</sup>Agri-Food Bio Convergence Institute, Gyeongsang National University, Jinju 52725, Korea

<sup>3</sup>Division of Applied Life Science (BK21 Four Program), Plant Molecular Biology and Biotechnology Research Center, Gyeongsang National University, Jinju 52828, Korea

<sup>4</sup>Department of Applied Biosciences, College of Agriculture and Life Sciences, Kyungpook National University, Daegu 41566, Korea

*Alternaria* black spots or blights in cruciferous crops have been devastating diseases worldwide and led to economic losses in broccoli, Chinese cabbage, kale, radish, rapeseed, etc. These diseases are caused by different *Alternaria* spp., including *A. brassicae*, *A. brassicicola* and *A. raphani* transmitted from infected seeds or insect vectors. Efforts to excavate disease resistance traits of cruciferous crops against *Alternaria* black spots or blights have been demonstrated. Genetic resource of disease resistance was investigated in the wild relatives of cruciferous crops, and different cultivars were screened under different inoculation conditions. Development of the disease-resistant lines against *Alternaria* black spots or blights was also tried via genetic transformation of the cruciferous crops using diverse plant defence-associated genes. Plant immunity activated by pre-treatment with chemicals, i. e.  $\beta$ -amino-*n*-butyric acid and melatonin, was suggested for reducing *Alternaria* black spots or blights in cruciferous crops. The disease resistance traits have also been evaluated in model plant *Arabidopsis* originating from different habitats. Various plant immunity-related mutants showing different disease responses from wild-type *Arabidopsis* provided valuable information for managing *Alternaria* black spots or blights in cruciferous crops. In particular, redox regulation and antioxidant responses altered in the *Alternaria*-infected mutants were discussed in this review.

**Keywords:** *Alternaria* black spot, Cruciferous plants, Disease management, Plant immunity

Received September 4, 2023

Revised October 17, 2023

Accepted October 25, 2023

## 서론

십자화과 작물에 발생하는 검은무늬병은 주로 *A. alternata*, *A. brassicae*, *A. brassicicola*, *A. japonica* (syn. *A. raphani*),

Research in Plant Disease

eISSN 2233-9191

[www.online-rpd.org](http://www.online-rpd.org)

© The Korean Society of Plant Pathology

© This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

*A. tenuissima* 등 *Alternaria* 속(genus)에 속하는 병원성 진균 종에 의하여 주로 발생하는 것으로 보고되었으며, 이 밖에 *A. brassicifolii*, *A. telliensis* 등이 십자화과 작물을 가해하는 것으로 알려졌다. 다양한 십자화과 작물이 여러 기후대의 많은 지역들에서 재배되고 있으며, 검은무늬병의 병원균들은 이들 중 식용을 목적으로 하는 채소류인 배추(*Brassica rapa* subsp. *pekinensis*), 양배추(*Brassica oleracea* var. *capitata*), 브로콜리(*Brassica oleracea* var. *italica*), 케일(*Brassica oleracea* var. *acephala*), 무(*Raphanus sativus*) 등의 작물들과 식용 기름 또는 바이오 디젤을 위한 종자 생산용으로 재배하는 유채(*Brassica napus*)와 크람베(*Crambe abyssinica*) 등 유류 유지 작물에 감염하여 큰 경제적인 피해가 우려되고 있다 (Arratia-Castro 등, 2022; Blagojević 등, 2020; Brazauskienė와 Petraitienė, 2002; Cabral 등, 2020; Deng 등, 2018; Keinath 등, 2021; Macagnan 등, 2010; Nira 등, 2022; Poursafar 등, 2020; Rahimloo와 Ghosta, 2015; Reis와 Boiteux, 2010; Shi 등, 2021; You 등, 2005; Yu 등, 1991). 흥미로운 점은 특정 지역 내에서 재배되는 한 종의 십자화과 작물은 다양한 *Alternaria* 종에 의하여 감염될 수 있으나 작물 종에 따라 병 발생을 위한 *Alternaria*의 우점 종이 상이하다는 점으로 양배추, 배추 및 무의 검은무늬병 발생 현황에서 나타났다(Table 1). 이란에서 재배되는 양배추에서는 8종의 *Alternaria* 종이 분리되었다(Rahimloo와 Ghosta, 2015). 그중 *A. tenuissima*가 우점 종으로 보였으며, *A. brassicicola*와 *A. destruens*가 뒤이어 양배추로부터 빈번하게 분리되었다. ‘Koikaze’ 품종의 양배추 잎을 대상으로 실시한 병원성 검정 결과, 병원력에 있어서는 우점종이 아니었던 *A. brassicicola* 종이 가장 강하게 나타났으며, 나머지 *Alternaria* 종들의 병원력은 그리 높지 않고 비슷한 수준이었다. 중국 Shanxi 지역의 검은무늬병 발병 배추 잎에서 4종의 *Alternaria* 종이 동정되었다(Shi 등, 2021). 가장 높

은 빈도로 발견된 병원균은 *A. tenuissima*였으나, ‘Mutianyme’ 배추 품종의 잎에 가장 심한 병 피해를 유발한 종은 *A. brassicicola*였다. 브라질에서 검은무늬병이 발생한 배추, 양배추, 컬리플라워, 브로콜리 재배 포장을 조사한 결과 두 종 *A. brassicae*와 *A. brassicicola*가 주로 이병 작물로부터 동정되었다(Michereff 등, 2012). *A. brassicae*는 주로 배추로부터, *A. brassicicola*는 주로 양배추, 컬리플라워, 브로콜리로부터 분리되었으며, 높은 빈도는 아니지만 네 작물에서 모두 *A. brassicae*와 *A. brassicicola*가 동시에 분리되는 경우도 있어 상이한 *Alternaria* 종에 의한 십자화과 작물에 복합 감염의 가능성을 제시하였다.

십자화과 작물에 발병하는 *Alternaria* spp.는 대표적인 종자 전염성 병원균으로 알려져 왔다. 그러나 *A. brassicicola*가 곤충에 의하여 매개되어 감염 작물로부터 건전한 작물로 전이될 수 있음이 발견되었다(Dillard 등, 1998). *A. brassicicola*에 감염된 양배추 밭에서 발견된 배추잎벌레(*Phyllotreta cruciferae*)에서 *A. brassicicola*가 분리되었으며, 양배추의 수확기에 가까움에 따라 배추잎벌레로부터 *A. brassicicola*가 분리되는 빈도가 증가하였다. *A. brassicicola*에 감염된 양배추를 섭취한 배추잎벌레의 분변에서 *A. brassicicola*의 분생포자가 발견되었으며, 이 분생포자는 포자 발아 능력을 여전히 가지고 있어 2차 전염원으로서 역할을 할 수 있음을 시사하였다. 또한 말냉이(*Thlaspi arvense*), 큰잎다닥냉이(*Lepidium draba*), 흑겨자(*Brassica nigra*)와 같은 십자화과에 속하는 잡초가 검은무늬병 병원균의 전파에 관여할 것이 우려되기도 하였다(Caesar와 Lartey, 2009; Cobb와 Dillard, 1998; Westman 등, 1999). 그 외에 *A. brassicae*와 *A. japonica*에 의하여 감염되는 동안 유채 유묘의 자엽과 본엽에서의 병 발생은 온도의 영향을 받았다(Al-Lami 등, 2020). 온도는 저항성 품종을 선발하기 위한 주요 환경 요인 중 하나이다. 두 병원균의 접종 후 낮 14°C/밤 10°C의 온도 조건에 노출

**Table 1.** Occurrence of *Alternaria* black spot and *Alternaria* species in crucifers

Crop	Country	Frequency	Reference
<i>Brassica napus</i>	Serbia	<i>A. brassicae</i> (42.5%), <i>A. brassicicola</i> (29.2%), <i>A. alternata</i> (23.0%), <i>A. japonica</i> (5.3%)	Blagojević et al. (2020)
<i>B. oleracea</i> var. <i>capitata</i>	Brazil	<i>A. brassicicola</i> (97.3%), <i>A. brassicae</i> (1.3%)	Michereff et al. (2012)
	Iran	<i>A. tenuissima</i> (39.3%), <i>A. brassicicola</i> (28.1%), <i>A. destruens</i> (21.5%), <i>A. infectoria</i> (5.2%), <i>A. turkisafrina</i> (2.2%), <i>A. vaccinii</i> (2.2%), <i>A. arbusti</i> (0.7%), <i>A. perangusta</i> (0.7%)	Rahimloo and Ghosta (2015)
<i>B. rapa</i> subsp. <i>pekinensis</i>	Brazil	<i>A. brassicae</i> (93.8%), <i>A. brassicicola</i> (2.3%)	Michereff et al. (2012)
	China	<i>A. tenuissima</i> (71.2%), <i>A. alternata</i> (27.2%), <i>A. brassicicola</i> (1.2%), <i>A. solani</i> (0.4%)	Shi et al. (2021)
<i>Raphanus sativus</i>	South Korea	<i>A. japonica</i> (66.0%), <i>A. brassicae</i> (32.8%), <i>A. brassicicola</i> (1.2%)	Yu et al. (1991)

된 경우보다, 낮 22°C/밤 17°C의 온도 조건에 노출된 경우 자엽과 본엽에서 병 피해도가 증가하여 온도의 상승에 따른 검은무늬병 발생의 증가를 보였다.

십자화과 작물에 발생하는 검은무늬병의 관리를 위하여 그동안 다양한 방법들이 제시되어 왔다. 전통적으로는 화학 살균제를 바탕으로 검은무늬병의 방제가 이루어져 왔으나 세계 여러 지역에서 몇몇 살균제에 대한 내성 균주의 출현이 꾸준히 보고되고 있는 실정이다(Kreis 등, 2016; Nieto-Lopez 등, 2023; Wang 등, 2021). 화학 살균제의 문제점들을 보완하고 친환경적인 십자화과 작물의 검은무늬병 관리를 위하여 검은무늬병균에 항균 활성을 가지는 길항 미생물을 발굴하고, 이들이 생산하는 신규 항균 물질 및 다양한 항균 활성 식물 추출물 등의 개발이 이루어져 오고 있다(Dethoup 등, 2018; Hassan 등, 2017; Komhorm 등, 2021; Lin 등, 2011; Muto 등, 2006; Wu 등, 2021). 본 총설에서는 병원균의 감염에 대한 식물의 면역 활성을 바탕으로 십자화과 작물의 검은무늬병을 제어할 수 있는 그 동안의 노력과 향후 친환경적인 병 관리법을 제안하고자 한다. 그 동안 검은무늬병 저항성 품종 육성을 위한 저항성 유전 자원 확보를 위하여 십자화과 작물을 대상으로 시도되었던 여러 가지 방안들을 소개하고, 유도 저항성을 이용하여 검은무늬병을 제어하는 방안 중 대표적인 사례를 제시한다. 또한 십자화과 모델로서 애기장대 식물에서 연구된 검은무늬병 발병에 대한 병 저항성 형질 분석과 돌연변이체를 활용한 분자유전학적 식물 면역 활성 연구를 바탕으로 십자화과 작물의 검은무늬병 관리를 위한 정보를 제공하고자 한다.

## 병 저항성 품종의 육성

저항성 품종의 재배는 검은무늬병을 관리하는 데에 가장 효율적인 방법 중 하나로 제시되어왔으나 기대할 만한 병 저항성 형질이 발굴되지 않아 높은 수준의 안정적인 병 저항성 품종에 대한 요구는 지속적으로 이루어져 오고 있다. 이를 위하여 다양한 방법으로 검은무늬병에 대한 저항성 형질을 발굴하고 이를 도입한 품종을 육성하려는 노력이 이루어졌다. 다양한 환경 조건에서 검은무늬병 병원균의 접종 시험을 통하여 검은무늬병 저항성 품종을 선발하거나, 다른 병해에 대하여 저항성 품종으로 선발된 품종에 대하여 검은무늬병에 대한 저항성 수준을 평가하기도 하였다. 십자화과 작물 또는 외래 작물에서 유래한 유전자를 도입하여 형질전환 작물체의 개발이 시도되기도 하였다.

**병 저항성 유전 자원의 발굴.** 검은무늬병 감수성 작물 종과 저항성 근연 종간의 종간 잡종(interspecific hybridisation)을 통하여 병 저항성 형질을 도입하였다. 일반적으로 주요 작

물의 근연 야생종들은 상대적으로 높은 병 저항성 형질을 포함하고 있는 경우가 많다. 이러한 연구들을 바탕으로 유채(*B. napus*)를 이의 다양한 근연 야생종들(wild relatives)과 성공적으로 교잡하였고 후세대로부터 몇몇 *Alternaria* 종에 대한 검은무늬병 저항성 계통을 획득하였다(Siemens, 2002). *B. napus*는 *B. elongata*, *B. souliei*, *B. fruticulosa*, *Camelina sativa*, *Capsella bursa-pastoris*, *Diplotaxis eruroides*, *D. tenuifolia*, *Hemicrambe fruticulosa*, *Hesperis matronalis* 등과의 교배를 통하여 *A. brassicicola*, *A. brassicae*, *A. raphani*에 대하여 저항성 형질을 얻었다. *Sinapis alba*와의 교배를 통하여 *A. raphani*에 대한 저항성을 얻었으며, *S. arvensis*와의 교배를 통하여 *A. brassicicola*와 *A. brassicae*에 대한 저항성을 얻었다. 양배추(*B. oleracea*)와 *C. sativa* 사이의 체세포 잡종체(somatic hybrid)를 생산하고 이들 체세포 잡종체들 중 *A. brassicicola*에 대한 저항성을 보이는 개체들을 확보하기도 하였다(Sigareva와 Earle, 1999). 특히 생산된 총 체세포 잡종체들 중 병 저항성을 보이는 계통들은 검은무늬병 병원균 접종 후 48시간에 항균 활성 저분자 화합물인 파이토알렉신(phytoalexin)의 일종인 카말렉신(camalexin)의 높은 축적을 나타냈으나, 감수성 계통들은 상당히 낮은 수준의 카말렉신의 축적을 보여 검은무늬병 저항성에 항균 활성 카말렉신의 긴밀한 관련성을 나타내었다. *A. brassicae*가 생산하는 기주 특이적 독소인 destruxin B에 대한 꽃가루의 감수성이 검은무늬병 저항성의 수준과 밀접한 관련이 있음이 몇몇 십자화과 작물 종에서 드러났다(Shivanna와 Sawhney, 1993). 독소 destruxin B의 처리에 의하여 십자화과 작물의 꽃가루의 발아와 발아관의 신장은 처리 독소의 농도에 의존적으로 억제되었으며, 독소 처리에 대한 각 작물 종의 꽃가루의 감수성과 잎의 감수성의 수준과 비례하였다. 이는 독소 destruxin B의 처리를 이용하여 꽃가루의 발아 능력을 검정함으로써 보다 수월할 수 있는 십자화과 작물의 검은무늬병 저항성 계통의 선발이 방법을 제시하였다. 이러한 연구들의 성과에도 불구하고 여전히 십자화과 작물에서 더욱 효율적인 검은무늬병 저항성 유전 자원 발굴에 대하여 지속적인 요구가 이루어져 최근에도 십자화과 작물 종의 150 품종을 대상으로 *A. brassicae*에 대한 병 저항성에 대한 평가가 이루어졌다(AI-Lami 등, 2023).

**병 저항성 품종의 선발.** 일본의 검은무늬병 감염 종자로부터 분리한 *A. brassicicola* 균주 Akakura를 접종하여 일본 종자회사와 방글라데시 농업연구소가 보유한 14개 배추 품종의 병 저항성을 판별하였다(Doullah 등, 2006). 이를 위하여 절단 배추 본엽에 분생포자 현탁액을 살포하는 방법, 유묘에 직접적으로 분생포자 현탁액을 살포하는 방법, 그리고 자엽을 분생포자

현탁액에 침지하는 방법 등 세 가지 접종법을 사용하였다. 병 저항성 평가에 사용된 14개 배추 품종 중 8개 품종은 접종 방법에 관계없이 유사한 병 피해도를 보였으나 6개 품종은 접종 방법에 따라 상이한 병 피해도를 보여 십자화과 작물의 검은무늬병 병 저항성 품종 선발을 위하여 병원균을 접종하는 방법이 중요함을 시사하였다. 국내 검은무늬병 발생 무(*R. sativus*)로부터 분리한 *A. brassicicola* 균주(KACC 40036)를 접종한 국내 시판 배추 87 품종의 병 저항성 평가 결과, '천하장군', '만수무강', '파워춘광', '탐이나쌈', 'CR 강산' 다섯 품종의 병 발생이 적게 나타났다(Lee 등, 2022). 그러나 병원균을 접종한 배추 식물이 상대적으로 높은 습도에 오랜 동안 노출될 경우 이 다섯 배추 품종의 검은무늬병 진전은 감수성 품종에서의 병 발생과 크게 다르지 않아 상대 습도가 지속되는 환경에서 이들 품종의 병 저항성이 붕괴될 수 있음을 시사하였다. *Colletotrichum higginsianum*에 의한 배추 탄저병에 대하여 저항성을 보이는 'CR-하광' 배추 품종은 *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*에 의한 검은썩음병과 *A. brassicicola* MUCL 20297 감염에 의한 검은무늬병에 대해서도 감수성 품종 '불암3호'보다 낮은 병 피해도를 보여 검은무늬병에 대한 배추의 품종 저항성의 형질은 십자화과의 다른 주요 병 탄저병과 검은썩음병에 대해서도 공통적으로 관여할 수 있었다(Lee와 Hong, 2015). 국내 상업적으로 판매되고 있는 무 61 품종에 대하여 위의 배추 품종의 검은무늬병 저항성 품종 선발에 사용한 것과 동일한 균주 *A. brassicicola* (KACC 40036) 감염에 대한 저항성 수준을 무 잎의 병반 면적으로 평가한 결과 '금봉', '백춘', '가을김장', '새롬' 등의 무 품종이 상대적으로 높은 병 저항성을 보였다(Lee 등, 2017). 선발 과정 결과 선정된 2개의 저항성 품종과 2개의 감수성 품종을 대상으로 재배 온도와 병원균의 접종원의 농도를 상이하게 변동한 결과 검은무늬병에 대한 무의 품종 저항성이 달라졌다(Lee 등, 2017). 두 유채 품종 'Bienvenu'와 'Cobra'는 각각 *A. brassicicola* 접종에 대하여 상이한 병 피해도를 나타냈으며, 병 저항성의 수준은 병원균 접종 전후에 잎에서 발견되는 총 글루코시놀레이트(glucosinolates) 함량과 긴밀한 관계가 있었다(Doughty 등, 1991). 병원균이 접종되지 않은 본엽 제6엽에서의 총 글루코시놀레이트 함량은 이미 두 품종에서 차이를 보였는데, 'Bienvenu' 품종은 'Cobra' 품종보다 상대적으로 높은 총 글루코시놀레이트 함량을 가지고 있었다. 병원균 접종 14일 후 유채 식물 6엽의 병 피해도를 평가한 결과 'Bienvenu' 품종은 'Cobra' 품종보다 상대적으로 낮은 병 피해도를 보여 각각 저항성과 감수성 품종으로 판단하였다. 병원균 접종 후 두 품종의 총 글루코시놀레이트 함량은 각 품종의 병원균을 접종하지 않은 잎에서의 함량보다 상당히 증가하였고, 증가된 총 글루코시놀레이트

트 함량은 저항성 품종인 'Bienvenu' 품종에서 더 높아진 것으로 보아 총 글루코시놀레이트 함량이 저항성 발현에 중요한 역할을 하는 것으로 여겨진다.

**형질전환 병 저항성 작물의 개발.** 검은무늬병에 대하여 저항성 유채, 갓, 브로콜리 계통을 육성하기 위하여 항진균 활성(antifungal activity)을 가지는 단백질을 코딩하는 외래 유전자를 도입하는 형질전환 작물체의 개발이 시도되었다. 병 저항성 형질전환 작물체 개발의 도입기에는 주로 대표적인 항진균 활성 단백질로 알려진 글루칸분해효소(glucanase)와 키틴분해효소(chitinase)를 십자화과 작물에 도입하였다. 토마토의 class I 염기성 글루칸분해효소 유전자를 갓 식물에 도입한 *A. brassicicola* 감염에 저항성인 갓과 담배의 class I 염기성 키틴분해효소 유전자를 도입한 갓의 독립적인 형질전환 계통 중 일부는 *A. brassicicola*의 감염에 대해 50% 정도의 작물 보호 수준을 보였다(Mondal 등, 2003, 2007). 생물적 방제 효능을 가지는 진균으로 알려진 *Trichoderma harzianum* 유래의 42 kDa 크기의 endochitinase 효소를 과발현시킨 브로콜리가 *A. brassicicola* 감염에 대하여 저항성을 보이기도 하였다(Mora와 Earle, 2001). 그러나 이 형질전환 브로콜리는 십자화과 작물의 또다른 주요 병원균인 *Sclerotinia sclerotiorum*에 의한 균핵병에 대해서는 저항성을 보이지 않았다. 병 저항성 브로콜리의 도입된 endochitinase 효소는 키틴(chitin)을 포함하는 *A. brassicicola*의 세포벽을 분해하여 병 발생을 줄인 것이라고 생각되었으나 동일하게 키틴을 그들의 세포벽에 포함하고 있는 *S. sclerotiorum*에 감염에 대해서는 저항성을 보이지 않는 점은 앞으로 연구 되어야 할 부분이다. 또 다른 생물적 식물병 방제용 진균인 *T. virens*에서 유래한 endochitinase를 갓 식물에 발현시켜 두 종의 검은무늬병균 *A. brassicicola*와 *A. brassicicola* 모두에 의한 병 진전을 늦출 수 있었다(Kamble 등, 2016). 전통적인 식물 병 발생 관련 단백질 외에 신규 항균성 펩티드에 의한 병저항성 십자화과 작물 개발 가능성이 평가되기도 하였는데 잣나무 털녹병 발병 중인 몬티콜라잣나무로부터 얻은 항균 펩티드 PmAMP1가 그 조사 대상이었다. 이 펩티드를 발현하는 유채는 *A. brassicicola* 감염뿐 아니라 *Leptosphaeria maculans*와 *S. sclerotiorum*에 의한 감염에 대해서도 병 감소가 발견되어 다수의 병에 대하여 저항성을 보이는 십자화과 작물 개발의 좋은 예가 되었다(Verma 등, 2012). 분류학적으로 거리가 멀거나 발병 기작이 상이한 다양한 병원균들에 대해서 보편적으로 병 저항성을 가지는 십자화과 작물의 개발은 여전히 주요 관심사이다. 이를 위하여 직접적인 항균 활성을 가지는 단백질 또는 펩티드

**Table 2.** Enhanced plant immunity of crucifers against *Alternaria* black spot by chemical treatments

Plant	Chemical	Treatment	Pathogen	Reference
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Ascorbic acid	Foliar spray	<i>Alternaria brassicicola</i>	Botanga et al. (2012)
	Methyl jasmonate	Vapour	<i>A. brassicicola</i>	Thomma et al. (2000)
	Trehalose	Foliar spray	<i>A. brassicicola</i>	Botanga et al. (2012)
	Ulvan	Foliar spray	<i>A. brassicicola</i>	de Freitas and Stadnik (2015)
<i>Brassica rapa</i> subsp. <i>pekinensis</i>	BABA	Foliar spray	<i>A. brassicicola</i>	Kim et al. (2013)
<i>B. carinata</i>	BABA	Foliar spray	<i>A. brassicae</i>	Chavan and Kamble (2014)
<i>B. juncea</i>	Abscisic acid	Foliar spray	<i>A. brassicicola</i>	Mazumder et al. (2013)
	BABA	Foliar spray	<i>A. brassicae</i>	Kamble and Bhargava (2007)
	Phosphatidic acid	Foliar spray	<i>A. brassicicola</i>	Saha et al. (2016)
<i>Raphanus sativus</i>	Melatonin	Foliar spray	<i>A. brassicae</i>	Li et al. (2023)

BABA, β-amino-n-butyric acid.

를 코딩하는 유전자의 도입을 넘어서 방어 신호 전달 과정의 상위에서 이들 유전자들의 발현을 동시에 촉진시킬 수 있는 조절 단백질을 십자화과 작물에 도입하게 되었다. 갓의 유전체로부터 *BjNPR1* 유전자를 분리하여 특성을 조사한 결과 병 방어 관련 단백질 유전자들을 신호 전달의 상위에서 조절하고 있는 기존에 보고된 *NPR1* 유전자들과 구조적인 상동성이 높았으며, *A. brassicae*와 흰가루병균 *Erysiphe cruciferarum*의 감염 및 살리실산의 처리에 의해서 발현이 증가하는 양상을 보여 식물 면역 활성화에 관여할 수 있음을 보였다(Ali 등, 2017). *BjNPR1* 유전자를 과발현하는 갓 식물은 병원균의 접종 없이도 *PR1*, *PR2*, *PR3*, *PR5*, *PR12* 및 *PR13* 유전자들의 발현을 상향 조절하였으며 검은무늬병과 흰가루병 발생 중 모두 저항성을 나타냈다. 갓에 발생하는 검은무늬병과 흰가루병은 각각 전형적인 사물기생성균과 활물기생성균에 의하여 발병한다는 점은 *BjNPR1* 유전자가 십자화과 작물이 넓은 범위의 병 저항성을 가지는 데에 좋은 유전 재료임을 알 수 있다. 또한 갓의 개화 조절 유전자인 *BjFLD*의 발현을 높인 형질전환 갓 식물체는 병 저항성과 종자 수확량을 동시에 높일 수 있었다(Shekhar 등, 2023). *BjFLD* 형질전환 갓은 *A. brassicae*에 의한 검은무늬병과 더불어 균핵병에 대하여 저항성을 보였으며, 이는 형질전환 식물체에서의 살리실산의 함량 증가와 높은 *NPR1* 유전자 발현과 관련이 있었다. 또한 *BjFLD* 유전자 과발현으로 개화 시기를 앞당겼고 높은 종자 수확을 가져왔다.

### 작물 면역 활성화 유도

발병 이전에 비 생물적인 물질의 전처리를 통하여 작물에 병

저항성을 유도하는 ‘유도저항성(induced resistance)’은 다양한 작물 병을 친환경적으로 관리하기 위하여 적용되어 왔으며 일부의 물질은 상업적으로 성공을 하기도 하였다. 십자화과 작물의 검은무늬병 발생을 제어하기 위하여 몇몇 화합물이 작물 면역 활성화를 위하여 적용되어 왔다(Table 2). 이들 물질 중 두 물질 β-amino-n-butyric acid (BABA)와 멜라토닌(melatonin)의 적용법과 이에 의한 십자화과 작물 검은무늬병 감소 효과에 대하여 논하고자 한다.

**BABA.** 비 단백질성(non-proteinous) 아미노산인 BABA의 전처리는 토마토, 고추, 포도, 벼 등 많은 주요 작물에서 다양한 병원균 감염에 대한 식물 면역을 촉진하여 병 발생을 감소시키는 물질로 오랫동안 알려져 왔다(Farahani와 Taghavi, 2017; Ji 등, 2015; Li 등, 2020; Roylawar와 Kamble, 2017; Wang 등, 2019). 최근에는 식물체에서 BABA의 정량법이 개발되어 이 물질이 병원균의 침입에 의하여 식물체 내에서 합성이 유도되는 물질임이 밝혀졌다(Balmer 등, 2019; Thevenet 등, 2017).

십자화과 작물 검은무늬병 관리를 위하여 BABA에 의한 유도 저항성 효과가 배추(*B. rapa*), 갓(*B. juncea*)과 고면(*B. carinata*)에서 조사되었으며, 특히 갓과 고면에서는 방어관련 유전자의 발현, 항산화효소의 활성, 페놀류의 집적 등 식물 면역 활성화 과정에 관련된 다양한 생화학적 요인들이 분석되었다(Chavan와 Kamble, 2013, 2014; Chavan 등, 2013; Kamble와 Bhargava, 2007). 배추 유묘에서 *A. brassicicola*에 의한 검은무늬병에 대한 BABA의 병 관리 효과는 전처리되는 BABA의 농도에 따라 상이하였다(Kim 등, 2013). 2엽기의 배추 유묘에 BABA를 농도별로 엽면 살포하고 1일 후 *A. brassicicola*의 분생포자 현탁액을

접종한 후 4일에 병 평가하였다. 상대적으로 낮은 농도(0.1 mM과 0.2 mM)나 높은 농도(5 mM과 10 mM)의 BABA 전처리에 의해서는 배추 검은무늬병 감소가 이루어지지 않으나 0.5–2 mM 농도 범위의 BABA 전처리에 의해서 검은무늬병의 발병이 줄어들었다. 이는 특정 범위의 BABA 농도가 배추 검은무늬병 발생을 감소시키는 데 유효하며 다른 십자화과의 검은무늬병 관리를 위하여 BABA를 적용하고자 할 때 유도 저항성이 발휘되는 농도를 찾는 것이 중요한 과제를 제시하였다. 이 연구에서 BABA는 검은무늬병 병원균 접종 1일 전에 전처리되어 유도 저항성을 유도할 수 있었는데 배추 유묘에서의 BABA에 의한 유도 저항성의 지속 기간을 규명하는 연구도 앞으로 수행해야 할 일이다.

BABA를 적용하여 식물 면역을 활성화시켜 십자화과 작물에 발생하는 진균병과 더불어 세균병과 난균병을 줄이려는 노력이 이루어져 왔다. 3주된 유채 식물의 반쪽 시들음병이 병원균 포자 현탁액에 뿌리 침지 접종 1일 전 0.5 mM BABA의 토양관주 처리에 의해 감소하였다(Kamble 등, 2013). 30일된 양배추 식물에 1,000 µg/ml의 BABA를 엽면 살포하고 4일 후 검은썩음병 세균 *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*을 2차 엽맥의 가장자리를 절단하는 방법으로 접종한 양배추 잎 조직에서 병원성 세균의 생장은 BABA를 살포하지 않은 잎 조직에서의 세균 생장에 비하여 상당히 제한되었으며 이는 저항성 품종 'Pusa Mukta'와 감수성 품종 'Golden Acre'에서 공통적으로 발견되었다(Raghavendra와 Singh, 2017). 3–4개월 동안 성장하여 머리가 형성된 브로콜리 식물에 병원성 세균 *Pseudomonas fluorescens* 접종 3일 전에 20 mM의 BABA를 살포하여 두 감수성 브로콜리 품종 'Marathon'과 'Shogun'의 브로콜리 머리 썩음 증상을 감소시켰다(Pajot와 Silué, 2005). 특히 두 품종 'Marathon'과 'Shogun'은 브로콜리 머리 썩음 증상의 병 저항성은 차이가 없는 감수성 품종이었으나, BABA 전처리에 의한 병 감소 수준은 Marathon 품종이 Shogun 품종보다 의미 있게 더욱 효과적인 것을 볼 때 BABA에 의한 유도 저항성이 품종에 따라 상이할 수 있음을 알 수 있다. 흥미로운 점은 BABA 전처리에 의한 브로콜리 머리 썩음 경감 효과는 이미 작물 면역 활성제로서 상업화에 성공한 acibenzolar-S-methyl (0.23 mM)에 의한 브로콜리 머리 썩음 경감 효과와 비슷한 수준을 보였다는 것이다. 7일된 콜리플라워 유묘에 20 mM의 BABA 용액을 엽면 살포하면 최소 15일간 노균병으로부터 콜리플라워 유묘를 보호하였다(Silué 등, 2002). 병원균 접종 1일 전 엽면 살포했을 경우 BABA는 충분히 노균병의 발달을 억제하였으나, BABA의 이성질체인  $\gamma$ -amino-*n*-butyric acid는 같은 농도로 적용되어도 콜리플라워의 노균병 발생을 줄이지 못하였다. 이러한 연구들은 십자화과 작물에서 BABA를 적용하여 다양한 병원균에 대

하여 식물 면역 활성을 유도할 수 있음을 시사한다. 한가지 종의 십자화과 작물에 대하여 여러 종류의 주요 병해충에 대한 BABA의 식물 면역 활성 증진 효능을 평가하여 광범위한 병해충 관리법을 제안할 수 있다. 개별적인 연구 사례에서 보듯이 십자화과 작물에 면역 활성화를 위하여 BABA를 적용하기 위하여 처리 농도, 처리 방법, 병원균 접종 전 처리 간격 및 병원균의 종류 등이 조사된 각 작물에 따라 상이하여 그 효과들을 상호 비교할 수 없어 어떠한 방법이 검은무늬병 감소를 위하여 가장 효과적인지 결정하기 어렵다. 각 십자화과 작물의 생육 단계별로 BABA에 의한 면역 활성 효과를 안정적이고 실용적으로 적용하기 위하여 향후 이러한 측면을 고려하여 농업 현장에서의 정밀한 사례 연구가 필요하다.

**멜라토닌.** 멜라토닌은 동물의 활동 주기를 조절하는 호르몬으로 알려져 있었으나 최근 몇 년 동안 식물 생리의 전반에 걸쳐서도 멜라토닌이 역할을 할 수 있음이 제시되어 왔다. 특히 환경 장애와 병원균 감염에 대한 식물의 내성 증진에 멜라토닌의 외부적인 처리가 매우 효과적이라는 증거들이 축적되기 시작하였다. 수박 흰가루병, 감자 역병, 토마토 열매 잿빛곰팡이병, 사과 열매 푸른곰팡이병, 사과 갈색무늬병, 벼 흰잎마름병, 육지면(upland cotton) 반쪽시들음병 등 주요 작물병을 관리하기 위하여 멜라토닌의 외부적인 처리가 효율적이었으며, 각 작물에서 발견된 멜라토닌 처리에 의한 병 감소 현상은 해당 작물의 면역 활성화와 긴밀하게 연관되었다(Chen 등, 2020; Li 등, 2019; Liu 등, 2019; Mandal 등, 2018; Wang 등, 2023; Yin 등, 2013; Zhang 등, 2017).

십자화과 작물의 식물 면역 증진 방안으로 멜라토닌을 적용한 사례들이 보고 되었으나, 유채(*B. napus*)에서의 과량의 카드뮴, 알루미늄, 코발트, 셀레늄 등의 중금속 독성과 저온 장애, 갓(*B. juncea*)에서의 고염류 장애, 배추에서의 고온 건조 장애, 무에서의 납 독성과 고온 장애 등을 경감시키는 등 주로 비 생물적인 스트레스에 대하여 제안되었다(Ali 등, 2023; Jia 등, 2020; Lee 등, 2021; Lei 등, 2022; Park 등, 2021; Sami 등, 2020; Tang 등, 2021; Ulhassan 등, 2019). *A. brassicae* 감염에 의한 무(*R. sativus*) 검은 무늬병을 제어할 수 있다는 최근의 보고가 십자화과 작물의 병 관리를 위한 멜라토닌의 사용을 보여준 유일한 사례이다(Li 등, 2023). 20일 동안 자란 2엽기의 무 유묘에 상이한 농도의 멜라토닌 용액을 이틀마다 엽면 살포하여 유묘 성장과 검은무늬병 발생에 미치는 영향을 조사하였다. 멜라토닌 처리 후 15일 후에 2엽의 정단부(apex)를 1 cm 가량 잘라내고 *A. brassicae* 분생포자 현탁액에 상처 낸 잎을 2분간 침지하여 검은무늬병 병 발생을 14일 동안 관찰하였다. 멜라토닌의 전처리에 의하여 무의 검은무늬병 감소 현상은 BABA에서 나타난 현상과 유

사하게 멜라토닌의 농도에 따라 다르게 나타났는데, 처리한 멜라토닌의 농도가 높을수록 검은무늬병이 감소하지만 일정 수준 이상의 멜라토닌의 처리에서는 병 감소 현상이 오히려 줄어드는 모습을 보였다. 이러한 멜라토닌 농도에 따른 상이한 유도 저항성 효과는 무 잎에서의 멜라토닌에 의한 항산화효소들의 활성 조절과의 연관성이 제시되었다. 일반적인 유도 저항성 발현 연구에서는 병원균 접종 1일 또는 며칠 전에 유도 물질을 1회 처리하는 것이 보편적이거나 이 연구에서는 일정 생육 단계의 유묘에 병원균 접종 전까지 반복적으로 멜라토닌을 엽면 살포 처리하였다. 향후 멜라토닌의 엽면 처리 횟수가 어느 정도까지 줄어들어도 검은무늬병의 방제 효과가 나타날 수 있는지도 평가할 의미가 있을 것이다. 특히 이 연구에서 사물기생성으로 분생포자를 형성하는 검은무늬병 병원균의 접종 방식이 일반적인 식물 면역 활성 평가 방법과 다르다는 점은 향후 십자화과 작물에 멜라토닌을 처리하여 검은무늬병을 관리하려는 시도에서 다시 검토되어야 할 필요가 있다.

## 모델 식물 *Arabidopsis*로부터 얻은 검은무늬병 저항성 정보

**검은무늬병 저항성 유전 자원의 새로운 보고.** *Arabidopsis* 식물은 다양한 분야의 식물학 영역에 모델 식물로 일반적인 작물 연구에서의 병목 현상을 해결하기 위한 많은 유용한 정보를 제공해 오고 있으며, 검은무늬병균을 포함한 병원균 감염에 대한 식물 면역 활성에 대하여 많은 기초 자료를 제시하였다. 검은무늬병에 대한 저항성 생태형들의 발견은 감수성 생태형에서의 병 반응과의 비교 연구를 가능하게 하여 저항성 반응에서의 특이한 식물 면역 활성에 대한 기초를 제시하여 왔으며, 저항성 생태형과 감수성 생태형들과의 교배를 통하여 병 저항성 형질의 유전 탐색에 유용하게 사용되기도 하였다.

모델 식물 *Arabidopsis*를 대상으로 하는 식물학 연구는 주로 Columbia-0(Col-0) 생태형(ecotype)을 재료로 수행하여 상당한 연구 결과가 집적되어 오고 있으나, 이 생태형뿐만 아니라 *Arabidopsis*는 세계의 여러 지역에서 수집된 다양한 생태형을 대상으로 특정 형질에 대한 변이(variation) 연구를 가능하게 해 주었다. 여러 *Arabidopsis* 생태형에서 검은무늬병의 발병 후 병 진전의 정도가 상이하다는 사실도 밝혀졌다. 24개의 *Arabidopsis* 생태형에 대하여 *A. brassicicola*의 포자 현탁액을 전체 식물에 엽면 살포 접종하여 나타나는 병 반응을 기준 생태형으로 여겨지는 Col-0에서의 병 반응과 비교 분석한 결과, 저항성, 중도 저항성 및 감수성의 몇몇 그룹으로 구분할 수 있었다(Kagan와 Hammerschmidt, 2002). 이 초기 연구에서 생태

형 Col-0는 중도 저항성 생태형으로 분류되어 최근의 검은무늬병에 대한 *Arabidopsis*의 식물 면역 연구의 중요한 근간이 되어 왔다. 하지만 해당 연구에서는 사용한 병원균의 균주명이 제시되지 않았기 때문에 향후 특정 균주 또는 레이스와의 생태형 간의 특이적인 분자 상호작용을 세밀하게 분석하기 위해서는 과거 연구에서 평가된 *Arabidopsis* 생태형들의 검은무늬병의 저항성 수준을 재평가할 필요가 있다. *Arabidopsis*에서의 검은무늬병 발생 과정과 식물 면역 활성화에 관한 다수의 주요 연구 결과들이 양배추로부터 분리된 *A. brassicicola* MUCL 20297 균주 접종을 통하여 얻어지면서 이 균주는 한 동안 검은무늬병 발생 연구의 기준 균주처럼 활용되었다(Penninckx 등, 1998; Thomma 등, 1998, 1999; Tierens 등, 2002; van Wees 등, 2003). 몇 가지 *Arabidopsis* 생태형에서의 검은무늬병 발병 조사를 위하여 MUCL 20297 균주를 활용한 것은 이후에 *Arabidopsis* 검은무늬병 상호작용 연구에서 감수성과 저항성을 비교 분석을 하게 되는 계기가 되었다(Mukherjee 등, 2009). *A. brassicicola* MUCL 20297 균주를 접종에 의하여 Col-6, Di-G, Ws 및 *Ler* 생태형은 Col-0 생태형에서의 병 진전에 비교하여 빠른 병 발생을 보였으며 이 중 Di-G 생태형은 다른 어떤 생태형에서의 병 진전보다 월등히 빠른 병 진전을 보였다. 이러한 검은무늬병 진전에 상당한 차이를 보이는 저항성 생태형 Col-0과 감수성 생태형 Di-G에 *A. brassicicola* MUCL 20297 균주를 접종 후 차별적인 발현을 보이는 몇몇 유전자들이 소개되었다. 특히 *PDIOX* 유전자와 *GLIP1* 유전자는 두 *Arabidopsis* 생태형에서 *A. brassicicola* MUCL 20297 균주를 접종없이 발현되지 않으나 병원균 접종 후 두 생태형에서 발현이 유도되는 유전자였으며 특히 저항성 생태형인 Col-0에서의 발현이 더욱 강하게 조절되는 것으로 볼 때 *Arabidopsis*에서 나타나는 *A. brassicicola*에 대한 적극적인 식물 면역 활성에 두 유전자가 관여되었다고 제시되었다. 특히 *A. brassicicola*에 대한 *Arabidopsis*의 식물 면역에 관여하는 *GLIP1* 유전자의 발현 조절과 이의 단백질 산물의 기능에 대하여 분자유전학적으로 또한 생화학적으로 상세하게 입증되었다(Kwon 등, 2009; Oh 등, 2005; Yang 등, 2021). Col-0과 Di-G 생태형에서 사물기생성 진균인 잣빛곰팡이병균(*Botrytis cinerea*), 균핵병균(*Sclerotinia sclerotiorum*), 흰비단병균(*Sclerotium rof-sii*)의 감염에 대해서 유사한 병 진전의 차이가 있는 것으로 보아 병 진전의 차이가 검은무늬병균(*A. brassicicola*)에 대해서만 특이적으로 나타나지 않는 것을 제시한다(Lee 등, 2019).

십자화과 작물 검은무늬병을 일으키는 다른 병원균인 *A. brassicae* 감염에 대한 병 저항성 유전 형질의 발굴을 위하여 상이한 *Arabidopsis* 생태형의 병 반응을 조사하였다(Rajarammohan 등, 2017). 검은무늬병에 걸린 갖의 잎으로부터 분리

한 균주 *A. brassicae* J3의 분생포자를 15개의 *Arabidopsis* 생태형에 접종하여 잎에서의 검은무늬병 진전을 평가하여 해당 균주에 대한 각 생태형의 저항성 수준을 제시하였다. 세 개의 저항성 생태형 CIBC-5, Ei-2 및 Cvi-0와 두 개의 감수성 생태형 Gre-0와 Zdr-1의 교배를 통하여 분리집단(biparental mapping population)을 확보하고 이를 통하여 6개의 병 저항성에 관여하는 양적형질 유전자좌(quantitative trait locus)를 동정하기에 이르렀다. 이어서 동일한 *A. brassicae* J3 균주 접종에 대하여 *Arabidopsis* 생태형의 수를 늘려 검은무늬병 저항성 수준을 재평가하였다(Rajarammohan 등, 2018). 123개의 *Arabidopsis* 생태형에 대하여 *A. brassicae* J3 균주 접종에 의한 검은무늬병 발병 수준이 평가되었으며 전장 유전체 연관성(genome-wide association)을 바탕으로 유전자 지도화(mapping)를 수행하여 검은무늬병에 대한 식물 면역 활성화와 관련된 후보 유전자들을 선별하였다. *A. brassicae* J3 균주에 저항성인 생태형(Ei-2, Cv8, Lz-0, Ull2-3)과 감수성인 생태형(Zdr-1, Est-1, Gre-0)을 비교하여 감수성 생태형에서는 검은무늬병 발생 동안에 식물 조직의 사멸 수준과 상당히 높은 수준의 활성 산소류(reactive oxygen species)의 축적과의 깊은 연관성을 밝혔다(Mandal 등, 2019). 이를 통하여 검은무늬병 발생 과정 중 생성되는 활성 산소류의 수준 제어 및 항산화 반응 조절이 검은무늬병의 관리 방안의 하나로 제안될 수 있었다.

**항산화 대사 관련 병 저항성 돌연변이체들.** *Alternaria* spp. 접종에 대하여 야생형(wild-type)과 상이한 병 반응을 보이는 *Arabidopsis* 돌연변이체들에 대한 연구를 통하여 *Arabidopsis*에서의 검은무늬병에 대한 면역 활성화에 매우 다양한 신호 전달 경로가 관여하고 있음이 밝혀졌다.

검은무늬병 감염 식물 조직에서의 활성 산소류의 생성과 항산화 기작의 활성화는 식물 면역 활성을 조절하는 대표적인 경로이며 이를 통하여 검은무늬병을 관리할 수 있는 방안들이 제시되었다. 식물 세포의 원형질막에 존재하여 활성 산소류의 생성에 관여하는 NADPH oxidase 효소는 *Arabidopsis*의 유전체에서 *rbohA*부터 *rbohJ*까지 10개의 유전자 가족(gene family)을 이루고 있으며 이 중 *rbohD*의 돌연변이체 *atrbohD*는 *A. brassicicola* 감염 동안 야생형과는 상이한 병 반응을 보였다(Pogány 등, 2009). *A. brassicicola* 감염에 의해 *Arabidopsis*에서 *AtrbohD* 유전자는 발현이 증가하였으며 이 유전자의 돌연변이체는 더 빠르고 넓은 범위의 식물 조직의 괴사를 보여 *Arabidopsis*에서 RBOHD는 검은무늬병 발생 동안 발현이 유도되어 병원균 감염에 의한 식물 세포 사멸을 제어하는 역할을 함을 제시하였다. 그러나 일반적으로 식물 세포 사멸이 증가한

경우 식물 조직 내에서 사멸 기생성 병원균의 식물 조직 내에서의 생장이 촉진되는 반면, 세포 사멸이 감소된 *atrbohD* 돌연변이체에서는 반대로 *A. brassicicola*의 생장이 제한되는 반대 현상을 보였다. *A. brassicicola*의 감염에 의한  $H_2O_2$ 의 축적에 있어서도 *atrbohD* 돌연변이체는 야생형과는 다른 양상을 보였다. 야생형에서는 표피 세포와 엽육 세포에서 단일 세포 수준으로  $H_2O_2$ 가 축적되었으나 *atrbohD* 돌연변이체는 감염 잎의 넓은 범위에 발생한 세포 사멸 부위의 엽록체에서만 축적되었다. 이 연구 결과로 보아 식물 조직 전체에서의  $H_2O_2$ 의 집적 수준이 아닌 식물 조직과 세포 내에서의  $H_2O_2$ 의 분포 양상이 식물 세포 사멸과 검은무늬병 저항성과 연관되어 있음을 보였는데 이는  $H_2O_2$ 의 단순한 수준 조절로 검은무늬병을 제어하는 전략에 조심스럽게 접근해야 함을 말한다. *Arabidopsis*의 아포플라스트(apoplast)에 존재하여 활성 산소류를 생산하는 peroxidase PRX33 또한 *A. brassicicola*의 감염에 대한 식물 면역에 깊이 관련되어 있었다(Kámán-Tóth 등, 2019). PRX33 유전자는 야생형 *Arabidopsis* 잎 조직에서 *A. brassicicola*의 감염에 의하여 그 발현이 증가하였으며 이 유전자의 발현이 상당히 감소한 *prx33* 돌연변이체에서 검은무늬병 발생과 식물 조직 내에서의 병원균의 생장이 감소하였다. 그러므로 *A. brassicicola* 감염에 의해 유도되는 PRX33 peroxidase가 생성하는 활성 산소류는 병원균의 성장과 검은무늬병 발생을 증진하는 데에 연관되었다. 이 *prx33* 돌연변이체의 병 감소 과정에서 *A. brassicicola* 감염에 의해 발생하는 세포 간극에서  $H_2O_2$ 의 축적은 상당히 감소하였으나 *rbohD* 돌연변이체에서의 완전한 생성 억제와는 차이가 있었다.

*A. brassicicola* 감염 동안 *Arabidopsis*에서의 대사체들(metabolites)의 변화를 조사함으로써 항산화 대사에 대한 이해를 통하여 검은무늬병의 제어 방안이 제시되었다(Botanga 등, 2012). Ascorbic acid의 함량이 *A. brassicicola* 감염에 의하여 감소된 반면 ascorbate의 산화형인 dehydroascorbic acid의 함량은 약간 증가하여 검은무늬병 병원균의 감염 동안 식물 조직은 전반적으로 산화 쪽으로 redox가 조절되었다. 한편 ascorbic acid 수준이 낮은 돌연변이체 *vtc1*과 *vtc2*에서는 검은무늬병 발생이 증가되어 검은무늬병의 발병 제어를 위하여 ascorbic acid가 필요하다는 것과 ascorbic acid가 직접적으로 *A. brassicicola* 균사 성장을 억제하는 항균 활성 물질임이 증명되었다. 이에 검은무늬병 감수성 돌연변이체 *dde2*에 ascorbic acid를 100 mg/ml 농도로 처리하면 검은무늬병 발생이 약간 감소하는 것을 보면 향후 십자화와 작물의 검은무늬병 관리를 위하여 ascorbic acid의 외부적인 처리의 적용 가능성을 검토할 필요가 있다. 또한 몇몇 십자화와 작물에 ascorbic acid를 처리하여 건조해를 경감할 수 있음이 알려졌다. 파종 전 ascorbic acid에 종자를 침

지했던 콜리플라워 유묘는 파종 후 20일째의 건조해에 대한 내성이 증가되었으며 이때 ascorbic acid가 전처리된 유묘의 식물 조직내에는 증가된 ascorbic acid 함량과 반비례하여  $H_2O_2$ 의 축적이 줄어들었다(Latif 등, 2016). 양액 재배 중의 *B. napus*, *B. campestris* 및 *B. juncea*의 10일된 유묘는 양액 내 1 mM ascorbic acid를 처리함으로써 polyethylene glycol에 의한 삼투 스트레스가 경감되었으며 이러한 과정 중  $H_2O_2$ 의 발생이 감소하였다(Alam 등, 2014). 이러한 예들은 검은무늬병을 포함하여 다양한 병해충 및 환경 장애 관리를 위하여 십자화과 작물에 ascorbic acid 적용의 방법과 이에 따른 작물 보호의 효과에 대한 연구의 필요성을 더욱 강조하고 있다.

*A. brassicicola* 감염에 감수성을 보이는 돌연변이체 *pad2*는 흥미롭게도 식물 면역 활성화에 연관된 두 가지의 신호 전달 대사의 관련성을 나타냈다. 돌연변이체 *pad2*는 *A. brassicicola* 감염에 의하여 야생형에 비해 매우 낮은 카말렉신 축적량을 보이는 다른 돌연변이체들 *pad1*, *pad3*, *pad5*과 함께 분석되었으며 이 네 돌연변이체들은 모두 검은무늬병 감수성이 높아졌다(van Wees 등, 2003). 이러한 *pad2*에서의 빠른 병 진전은 또다른 사물기생성 진균인 *B. cinerea*와 *Plectosphaerella cucumerina*의 감염, 세균 *Pseudomonas syringae*와 난균 *Phytophthora brassicae*에 의한 감염에 대해서도 관찰되는 것으로 보아 돌연변이체 *pad2*의 증가된 병 감수성은 다수의 식물 병원균의 감염에 PAD2가 공통적으로 상이한 병원균의 침입에 대응하여 식물 면역에 관여함을 알려 주었다(Parisy 등, 2006). PAD2 유전자는 ascorbic acid와 함께 대표적인 비 효소적인 항산화물질로 glutathione 생합성의 주요 효소인  $\gamma$ -glutamylcysteine synthase ( $\gamma$ -ECS)를 코딩하고 있어 *A. brassicicola* 감염에 대한 식물 면역에 glutathione이 관여할 가능성을 보였다. 애기장대  $\gamma$ -ECS 유전자 *AtECS1*을 과발현하여 식물체 내 glutathione의 수준을 높이기 위해 만들어진 형질전환체는 야생형에 비해 *A. brassicicola* 감염에 대한 식물 면역 상승과 감염 식물 조직에서 감소된  $H_2O_2$ 의 축적이 나타났다(Datta 등, 2022). 그러나 지금까지 glutathione의 외부적인 처리에 의한 애기장대의 검은무늬병 감소 효과에 대해서는 증명된 바가 없다. 유채 식물에 외부적인 glutathione의 처리로 카드뮴에 의한 중금속 피해 경감 가능성을 제시한 연구 결과를 참고하여 glutathione을 활용한 십자화과 작물의 검은무늬병 관리 방안을 개발할 필요가 있다(Jung 등, 2021; Nakamura 등, 2013).

## 결론

십자화과 작물에 발생하는 검은무늬병을 효율적으로 관리

할 수 있는 방안으로 저항성 품종의 재배가 필요하지만 지금까지 뚜렷한 저항성 품종이 개발되지 않아 재배자들은 그동안 화학 살균제를 활용한 병 제어법을 주로 사용하여 왔다. 시판 중인 품종들을 대상으로 검은무늬병에 대한 저항성 수준을 판단하는 작업들이 몇몇 작물에서 시도되었으나, 검은무늬병에 대한 품종 저항성은 선발하는 방법에 따라 같은 품종이라도 병 저항성을 다르게 판별하게 된다는 점이 재배 현장에서의 해당 품종을 재배하여 발생하는 검은무늬병 관리를 어렵게 할 수 있다. 그 동안 검은무늬병 저항성의 유전 형질 확보를 위하여 야생 십자화과 식물이나 모델 식물인 *Arabidopsis*의 유전체를 탐색하기도 하고 항균 활성 단백질 등을 활용한 형질전환 십자화과 작물을 개발하기도 하였으나 만족스러운 품종 육성의 단계까지 이르지 못한 실정이다. 몇몇 화합물을 이용하여 십자화과 작물에 저항성을 유도하는 시험 연구가 이루어져 그 중 BABA를 활용하는 사례가 다수를 차지하였으며, 최근에는 다양한 작물에서 환경 장애 극복을 위하여 적용되었던 멜라토닌을 검은무늬병 관리를 위한 유도 저항성 물질로 적용되기도 하였다. 각 십자화과 작물의 재배 환경과 식물 성장 상황에 따라 이를 병 저항성 유도 물질들의 효능 또한 달라질 수밖에 없으므로 유도 저항성 효과를 가장 효율적으로 이끌어 낼 수 있는 세부 기술 개발에 관한 연구가 필요하다. 모델 식물 *Arabidopsis*는 검은무늬병 저항성 유전 형질 탐색의 재료가 될 뿐 아니라 검은무늬병에 대한 식물 면역 활성화의 기작을 위한 분자유전학적 연구가 용이하다. 이를 통하여 신규 방어 관련 유전자 및 대사체의 발굴이 더욱 활발히 이루어져 십자화과 작물의 품종 육성 및 유도 저항성 기술 개발에 광범위한 기반 지식이 제공되길 기대한다.

## 요약

검은무늬병은 세계적으로 재배되는 십자화과 작물을 황폐화시키고 있으며, 브로콜리, 배추, 케일, 무, 유채 등의 생산에 경제적인 손실을 가져왔다. 십자화과 작물의 검은무늬병은 *A. brassicae*, *A. brassicicola*, *A. raphani* 등을 포함하는 다수의 *Alternaria* 종에 의하여 발생하며 이러한 병원균들은 감염된 종자나 매개충에 의하여 전파된다. 본 총설에서는 검은무늬병에 대한 십자화과 작물의 병 저항성 형질을 발굴하기 위한 그동안의 노력을 보여주었다. 병 저항성을 위한 유전 자원이 십자화과 작물의 근연 야생종으로부터 조사되었으며, 십자화과 작물의 상이한 품종들이 다른 접종 조건에서 선별되었다. 검은무늬병 저항성 작물의 개발을 위하여 다양한 식물 방어 관련 유전자들을 이용한 십자화과 작물의 형질 전환이 이루어지기도 하

였다.  $\beta$ -Amino-*n*-butyric acid나 멜라토닌과 같은 화학 물질을 전처리하여 활성화된 식물 면역이 십자화과 작물의 검은무늬병을 줄이기 위하여 제안되었다. 검은무늬병 저항성 형질은 다른 서식지에서 유래한 모델 식물 *Arabidopsis* 생태형들에서도 평가되었다. 야생형 *Arabidopsis*와는 상이한 병 저항성을 보이는 식물 면역 관련 돌연변이체들은 십자화과 작물에서 검은무늬병을 관리하는 데에 가치있는 정보를 제공하였다. 특히 이러한 돌연변이체에서 변동된 산화-환원 조절과 항산화 반응에 대하여 본 총설에서 논하였다.

## Conflicts of Interest

Jeum Kyu Hong, a contributing editor of the Research in Plant Disease, was not involved in the editorial evaluation or decision to publish this article. All remaining authors have declared no conflicts of interest.

## Acknowledgments

This work was financially supported by National Research Foundation (NRF) of Korea, Ministry of Education, Science and Technology (MEST) of Korea government (grant no. NRF-2020R1A2C1101613), Republic of Korea.

## References

- Alam, M. M., Nahar, K., Hasanuzzaman, M. and Fujita, M. 2014. Alleviation of osmotic stress in *Brassica napus*, *B. campestris*, and *B. juncea* by ascorbic acid application. *Biol. Plant.* 58: 697-708.
- Ali, S., Gill, R. A., Ulhassan, Z., Zhang, N., Hussain, S., Zhang, K. et al. 2023. Exogenously applied melatonin enhanced the tolerance of *Brassica napus* against cobalt toxicity by modulating antioxidant defense, osmotic adjustment, and expression of stress response genes. *Ecotoxic. Environ. Saf.* 252: 114624.
- Ali, S., Mir, Z. A., Tyagi, A., Mehari, H., Meena, R. P., Bhat, J. A. et al. 2017. Overexpression of *NPR1* in *Brassica juncea* confers broad spectrum resistance to fungal pathogens. *Front. Plant Sci.* 8: 1693.
- Al-Lami, H. F. D., You, M. P., Banga, S. S. and Barbetti, M. J. 2023. Novel resistances provide new avenues to manage *Alternaria* leaf spot (*Alternaria brassicae*) in canola (*Brassica napus*), mustard (*B. juncea*), and other Brassicaceae crops. *Plant Dis.* 107: 372-381.
- Al-Lami, H. F. D., You, M. P. and Barbetti, M. J. 2020. Temperature drives contrasting *Alternaria* leaf spot epidemic development in canola and mustard rape from *Alternaria japonica* and *A. brassicae*. *Plant Dis.* 104: 1668-1674.
- Arratia-Castro, A. A., Fernández-Herrera, E., Gómez-Espinoza, M. G., Herrera-Flores, T. S., Moreno-Contreras, M. G., Licea-de Anda, E. M. et al. 2022. *Alternaria alternata*, *Fusarium oxysporum* and *Fusarium verticillioides* identified as causal agents of broccoli head rot in Mexico. *Rev. Chapingo Ser. Hortic.* 28: 175-188.
- Balmer, A., Glauser, G., Mauch-Mani, B. and Bacelli, I. 2019. Accumulation patterns of endogenous  $\beta$ -aminobutyric acid during plant development and defence in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Biol.* 21: 318-325.
- Blagojević, J. D., Vukojević, J. B. and Ivanović, Ž. S. 2020. Occurrence and characterization of *Alternaria* species associated with leaf spot disease in rapeseed in Serbia. *Plant Pathol.* 69: 883-900.
- Botanga, C. J., Bethke, G., Chen, Z., Gallie, D. R., Fiehn, O. and Glazebrook, J. 2012. Metabolite profiling of *Arabidopsis* inoculated with *Alternaria brassicicola* reveals that ascorbate reduces disease severity. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 25: 1628-1638.
- Brazauskienė, I. and Petraitiene, E. 2002. Dark leaf and pod spot (*Alternaria brassicae*) on oilseeds (*Brassica napus*) in Lithuania. *Plant Prot. Sci.* 38: 384-387.
- Cabral, C. S., Barboza, E. A., Lopes, L. H. R., Rossato, M., Borges, R. C. F. and Reis, A. 2020. Characterization of *Alternaria* isolates causing leaf spots in radish in Brazil. *Summa Phytopathol.* 46: 340-341.
- Caesar, A. J. and Lartey, R. T. 2009. First report of a leaf spot caused by *Alternaria brassicae* on the invasive weed *Lepidium draba* in North America. *Plant Dis.* 93: 846.
- Chavan, A., Bhargava, S. and Kamble, A. 2013. Temporal modulation of oxidant and antioxidative responses in *Brassica carinata* during  $\beta$ -aminobutyric acid-induced resistance against *Alternaria brassicae*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 83: 35-39.
- Chavan, V. and Kamble, A. 2013.  $\beta$ -Aminobutyric acid primed expression of WRKY and defence genes in *Brassica carinata* against *Alternaria* blight. *J. Phytopathol.* 161: 859-865.
- Chavan, V. and Kamble, A. 2014. Induction of total phenolics and defence-related enzymes during  $\beta$ -aminobutyric acid-induced resistance in *Brassica carinata* against *Alternaria* blight. *Arch. Phytopathol. Plant Pathol.* 47: 2200-2212.
- Chen, X., Laborda, P. and Liu, F. 2020. Exogenous melatonin enhances rice plant resistance against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Plant Dis.* 104: 1701-1708.
- Cobb, A. C. and Dillard, H. R. 1998. *Thlaspi arvense*, a new host for *Alternaria brassicicola*. *Plant Dis.* 82: 960.
- Datta, R., Mandal, K., Boro, P., Sultana, A. and Chattopadhyay, S. 2022. Glutathione imparts stress tolerance against *Alternaria brassicicola* infection via miRNA mediated gene regulation. *Plant Signal. Behav.* 17: 2047352.
- de Freitas, M. B. and Stadnik, M. J. 2015. Ulvan-induced resistance in *Arabidopsis thaliana* against *Alternaria brassicicola* requires reactive oxygen species derived from NADPH oxidase. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 90: 49-56.
- Deng, J. X., Li, M. J., Paul, N. C., Oo, M. M., Lee, H. B., Oh, S.-K. et al. 2018. *Alternaria brassicifolia* sp. nov. isolated from *Brassica rapa* subsp. *pekinensis* in Korea. *Mycobiology* 46: 172-176.

- Dethoup, T., Songkumarn, P., Rueangrit, S., Suesa-ard, S. and Kaewkrajay, C. 2018. Fungicidal activity of Thai medicinal plant extracts against *Alternaria brassicicola* causing black spot of Chinese kale. *Eur. J. Plant Pathol.* 152: 157-167.
- Dillard, H. R., Cobb, A. C. and Lamboy, J. S. 1998. Transmission of *Alternaria brassicicola* to cabbage by flea beetles (*Phyllotreta cruciferae*). *Plant Dis.* 82: 153-157.
- Doughty, K. J., Porter, A. J. R., Morton, A. M., Kiddle, G., Bock, C. H. and Wallsgrove, R. 1991. Variation in the glucosinolate content of oilseed rape (*Brassica napus* L.) leaves. II. Response to infection by *Alternaria brassicae* (Berk.) Sacc. *Ann. Appl. Biol.* 118: 469-477.
- Doullah, M. A. U., Meah, M. B. and Okazaki, K. 2006. Development of an effective screening method for partial resistance to *Alternaria brassicicola* (dark leaf spot) in *Brassica rapa*. *Eur. J. Plant Pathol.* 116: 33-43.
- Farahani, A. S. and Taghavi, S. M. 2017. Induction of resistance in pepper against *Xanthomonas euvesicatoria* by  $\beta$ -aminobutyric acid. *Australas. Plant Dis. Notes* 12: 1.
- Hassan, N., Nakasuji, S., Elsharkawy, M. M., Nazmin, H. A., Kubota, M., Ketta, H. et al. 2017. Biocontrol potential of an endophytic *Streptomyces* sp. strain MBCN152-1 against *Alternaria brassicicola* on cabbage plug seedlings. *Microbes Environ.* 32: 133-141.
- Ji, H., Kyndt, T., He, W., Vanholme, B. and Gheysen, G. 2015.  $\beta$ -Aminobutyric acid-induced resistance against root-knot nematodes in rice is based on increased basal defense. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 28: 519-533.
- Jia, C., Yu, X., Zhang, M., Liu, Z., Zou, P., Ma, J. et al. 2020. Application of melatonin-enhanced tolerance to high-temperature stress in cherry radish (*Raphanus sativus* L. var. *radculus pers*). *J. Plant Growth Regul.* 39: 631-640.
- Jung, H.-I., Lee, T.-G., Lee, J., Chae, M.-J., Lee, E.-J., Kim, M.-S. et al. 2021. Foliar-applied glutathione mitigates cadmium-induced oxidative stress by modulating antioxidant-scavenging, redox-regulating, and hormone-balancing systems in *Brassica napus*. *Front. Plant Sci.* 12: 700413.
- Kagan, I. A. and Hammerschmidt, R. 2002. *Arabidopsis* ecotype variability in camalexin production and reaction to infection by *Alternaria brassicicola*. *J. Chem. Ecol.* 28: 2121-2140.
- Kámán-Tóth, E., Dankó, T., Gullner, G., Bozsó, Z., Palkovics, L. and Pogány, M. 2019. Contribution of cell wall peroxidase- and NADPH oxidase-derived reactive oxygen species to *Alternaria brassicicola*-induced oxidative burst in *Arabidopsis*. *Mol. Plant Pathol.* 20: 485-499.
- Kamble, A. and Bhargava, S. 2007.  $\beta$ -Aminobutyric acid-induced resistance in *Brassica juncea* against the necrotrophic pathogen *Alternaria brassicae*. *J. Phytopathol.* 155: 152-158.
- Kamble, A., Koopmann, B. and von Tiedemann, A. 2013. Induced resistance to *Verticillium longisporum* in *Brassica napus* by  $\beta$ -aminobutyric acid. *Plant Pathol.* 62: 552-561.
- Kamble, S., Mukherjee, P. K. and Eapen, S. 2016. Expression of an endochitinase gene from *Trichoderma virens* confers enhanced tolerance to *Alternaria* blight in transgenic *Brassica juncea* (L.) Czern and Coss lines. *Physiol. Mol. Biol. Plants* 22: 69-76.
- Keinath, A. P., Toporek, S. M., DuBose, V. B., Zardus, S. H. and Ballew, J. B. 2021. First report of *Alternaria japonica*, a causal agent of black spot, on kale in South Carolina, U.S.A. *Plant Dis.* 105: 2016.
- Kim, Y. C., Kim, Y. H., Lee, Y. H., Lee, S. W., Chae, Y.-S., Kang, H.-K. et al. 2013.  $\beta$ -Amino-*n*-butyric acid regulates seedling growth and disease resistance of kimchi cabbage. *Plant Pathol. J.* 29: 305-316.
- Komhorm, A., Thongmee, S., Thammakun, T., Oiuphisittraiwat, T. and Jantason, A. 2021. *In vivo* testing of antagonistic fungi against *Alternaria brassicicola* causing Chinese kale black spot disease. *J. Plant Dis. Prot.* 128: 183-189.
- Kreis, R. A., Dillard, H. R. and Smart, C. D. 2016. Population diversity and sensitivity to azoxystrobin of *Alternaria brassicicola* in New York State. *Plant Dis.* 100: 2422-2426.
- Kwon, S. J., Jin, H. C., Lee, S., Nam, M. H., Chung, J. H., Kwon, S. I. et al. 2009. GDSL lipase-like 1 regulates systemic resistance associated with ethylene signaling in Arabidopsis. *Plant J.* 58: 235-245.
- Latif, M., Akram, N. A. and Ashraf, M. 2016. Regulation of some biochemical attributes in drought-stressed cauliflower (*Brassica oleracea* L.) by seed pre-treatment with ascorbic acid. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 91: 129-137.
- Lee, J. H., Jang, K. S., Choi, Y. H., Kim, H. and Choi, G. J. 2017. Development of an effective method for testing resistance to black spot of radish caused by *Alternaria brassicicola*. *Hortic. Sci. Technol.* 35: 210-219. (In Korean)
- Lee, J., Lee, H., Wi, S., Yu, I., Yeo, K.-H., An, S. et al. 2021. Enhancement of growth and antioxidant enzyme activities on kimchi cabbage by melatonin foliar application under high temperature and drought stress conditions. *Hortic. Sci. Technol.* 39: 583-592. (In Korean)
- Lee, S. M., Choi, Y. H., Lee, J. J., Kim, H. and Choi, G. J. 2022. Development of an efficient screening method for Chinese cabbage cultivars resistant to *Alternaria brassicicola* and determination of their resistance characteristics. *Hortic. Sci. Technol.* 40: 94-108. (In Korean)
- Lee, Y. H. and Hong, J. K. 2015. Differential defence responses of susceptible and resistant kimchi cabbage cultivars to anthracnose, black spot and black rot diseases. *Plant Pathol.* 64: 406-415.
- Lee, Y. H., Kim, Y. J., Moon, J. Y., Kim, H. J., Park, J. M., Hwang, I. S. et al. 2019. Response of two *Arabidopsis* ecotypes Columbia-0 and Dijon-G to necrotrophic and biotrophic pathogens. *Biol. Plant.* 63: 654-661.
- Lei, Y., He, H., Raza, A., Liu, Z., Xiaoyu, D., Guijuan, W. et al. 2022. Exogenous melatonin confers cold tolerance in rapeseed (*Brassica napus* L.) seedlings by improving antioxidants and genes expression. *Plant Signal. Behav.* 17: 2129289.
- Li, C., He, Q., Zhang, F., Yu, J., Li, C., Zhao, T. et al. 2019. Melatonin enhances cotton immunity to *Verticillium* wilt via manipulating lignin and gossypol biosynthesis. *Plant J.* 100: 784-800.

- Li, J., Huang, T., Xia, M., Lu, J., Xu, X., Liu, H. et al. 2023. Exogenous melatonin mediates radish (*Raphanus sativus*) and *Alternaria brassicae* interaction in a dose-dependent manner. *Front. Plant Sci.* 14: 1126669.
- Li, R., Sheng, J. and Shen, L. 2020. Nitric oxide plays an important role in  $\beta$ -aminobutyric acid-induced resistance to *Botrytis cinerea* in tomato plants. *Plant Pathol. J.* 36: 121-132.
- Lin, T.-C., Fan, M.-C., Wang, S.-Y. and Huang, J.-W. 2011. Identification of the *Solanum nigrum* extract component involved in controlling cabbage black leaf spot disease. *J. Agric. Food Chem.* 59: 1667-1672.
- Liu, C., Chen, L., Zhao, R., Li, R., Zhang, S., Yu, W. et al. 2019. Melatonin induces disease resistance to *Botrytis cinerea* in tomato fruit by activating jasmonic acid signaling pathway. *J. Agric. Food Chem.* 67: 6116-6124.
- Macagnan, D., Chaves, Z. M. and Café-Filho, A. C. 2010. First report of *Alternaria brassicicola* on *Crambe abyssinica* in Goiás state, Brazil. *Summa Phytopathol.* 36: 260.
- Mandal, M. K., Suren, H., Ward, B., Boroujerdi, A. and Kousik, C. 2018. Differential roles of melatonin in plant-host resistance and pathogen suppression in cucurbits. *J. Pineal Res.* 65: e12505.
- Mandal, S., Rajarammohan, S. and Kaur, J. 2019. ROS accumulation and associated cell death mediates susceptibility to *Alternaria brassicae* in *Arabidopsis* accessions. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 107: 51-59.
- Mazumder, M., Das, S., Saha, U., Chatterjee, M., Bannerjee, K. and Basu, D. 2013. Salicylic acid-mediated establishment of the compatibility between *Alternaria brassicicola* and *Brassica juncea* is mitigated by abscisic acid in *Sinapis alba*. *Plant Physiol. Biochem.* 70: 43-51.
- Michereff, S. J., Noronha, M. A., Filha, M. S. X., Câmara, M. P. S. and Reis, A. 2012. Survey and prevalence of species causing *Alternaria* leaf spots on brassica species in Pernambuco. *Hortic. Bras.* 30: 345-348.
- Mondal, K. K., Bhattacharya, R. C., Koundal, K. R. and Chatterjee, S. C. 2007. Transgenic Indian mustard (*Brassica juncea*) expressing tomato glucanase leads to arrested growth of *Alternaria brassicae*. *Plant Cell Rep.* 26: 247-252.
- Mondal, K. K., Chatterjee, S. C., Viswakarma, N., Bhattacharya, R. C. and Grover, A. 2003. Chitinase-mediated inhibitory activity of Brassica transgenic on growth of *Alternaria brassicae*. *Curr. Microbiol.* 47: 171-173.
- Mora, A. A. and Earle, E. D. 2001. Resistance to *Alternaria brassicicola* in transgenic broccoli expressing a *Trichoderma harzianum* endochitinase gene. *Mol. Breed.* 8: 1-9.
- Mukherjee, A. K., Lev, S., Gepstein, S. and Horwitz, B. A. 2009. A compatible interaction of *Alternaria brassicicola* with *Arabidopsis thaliana* ecotype DiG: evidence for a specific transcriptional signature. *BMC Plant Biol.* 9: 31.
- Muto, M., Mulabagal, V., Huang, H.-C., Takahashi, H., Tsay, H.-S. and Huang, J.-W. 2006. Toxicity of black nightshade (*Solanum nigrum*) extracts on *Alternaria brassicicola*, causal agent of black leaf spot of Chinese cabbage (*Brassica pekinensis*). *J. Phytopathol.* 154: 45-50.
- Nakamura, S., Suzui, N., Nakasaka, T., Komatsu, F., Ishioka, N. S., Ito-Tanabata, S. et al. 2013. Application of glutathione to roots selectively inhibits cadmium transport from roots to shoots in oilseed rape. *J. Exp. Bot.* 64: 1073-1081.
- Nieto-Lopez, E. H., Cerritos-Garcia, D. G., Bach, R. A. K., Petkar, A., Smart, C. D., Hoepfing, C. et al. 2023. Species identification and fungicide sensitivity of fungi causing *Alternaria* leaf blight and head rot in cole crops in the eastern United States. *Plant Dis.* 107: 1310-1315.
- Nira, S. T., Hossain, M. F., Mahmud, N. U., Hassan, O., Islam, T. and Akanda, A. M. 2022. *Alternaria* leaf spot of broccoli caused by *Alternaria alternata* in Bangladesh. *Plant Prot. Sci.* 58: 49-56.
- Oh, I. S., Park, A. R., Bae, M. S., Kwon, S. J., Kim, Y. S., Lee, J. E. et al. 2005. Secretome analysis reveals an *Arabidopsis* lipase involved in defense against *Alternaria brassicicola*. *Plant Cell* 17: 2832-2847.
- Pajot, E. and Silué, D. 2005. Evidence that DL-3-aminobutyric acid and acibenzolar-S-methyl induce resistance against bacterial head rot disease of broccoli. *Pest Manag. Sci.* 61: 1110-1114.
- Parisy, V., Poinssot, B., Owsianowski, L., Buchala, A., Glazebrook, J. and Mauch, F. 2006. Identification of *PAD2* as  $\gamma$ -glutamylcysteine synthetase highlights the importance of glutathione in disease resistance of *Arabidopsis*. *Plant J.* 49: 159-172.
- Park, H.-S., Kazerooni, E. A., Kang, S.-M., Al-Sadi, A. M. and Lee, I.-J. 2021. Melatonin enhances the tolerance and recovery mechanisms in *Brassica juncea* (L.) Czern. under saline conditions. *Front. Plant Sci.* 12: 593717.
- Penninckx, I. A. M. A., Thomma, B. P. H. J., Buchala, A., Métraux, J.-P. and Broekaert, W. F. 1998. Concomitant activation of jasmonate and ethylene response pathways is required for induction of a plant defensin gene in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 10: 2103-2113.
- Pogány, M., von Rad, U., Grün, S., Dongó, A., Pintye, A., Simoneau, P. et al. 2009. Dual roles of reactive oxygen species and NADPH oxidase RBOHD in an *Arabidopsis-Alternaria* pathosystem. *Plant Physiol.* 151: 1459-1475.
- Poursafar, A., Ghosta, Y. and Azizi, R. 2020. *Alternaria telliensis*, a new causal agent of cabbage leaf spot in Iran. *Mycol. Iran.* 7: 231-239.
- Raghavendra, B. T. and Singh, D. 2017. Effect of  $\beta$ -amino butyric acid induction of resistance against *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in cabbage. *Indian Phytopathol.* 70: 384-387.
- Rahimloo, T. and Ghosta, Y. 2015. The occurrence of *Alternaria* species on cabbage in Iran. *Zemdirbyste-Agriculture* 102: 343-350.
- Rajarammohan, S., Kumar, A., Gupta, V., Pental, D., Pradhan, A. K. and Kaur, J. 2017. Genetic architecture of resistance to *Alternaria brassicae* in *Arabidopsis thaliana*: QTL mapping reveals two major resistance-conferring loci. *Front. Plant Sci.* 8: 260.
- Rajarammohan, S., Pradhan, A. K., Pental, D. and Kaur, J. 2018. Genome-wide association mapping in *Arabidopsis* identifies novel genes underlying quantitative disease resistance to *Alternaria*

- brassicae*. *Mol. Plant Pathol.* 19: 1719-1732.
- Reis, A. and Boiteux, L. S. 2010. *Alternaria* species infecting *Brassicaceae* in the Brazilian neotropics: geographical distribution, host range and specificity. *J. Plant Pathol.* 92: 661-668.
- Roylawar, P. and Kamble, A. 2017.  $\beta$ -amino butyric acid mediated changes in cellular redox homeostasis confers tomato resistance to early blight. *Australas. Plant Pathol.* 16: 239-249.
- Saha, U., Mazumder, M., Mukherjee, A., Parveen, S., Mondal, B., Maji, S. R. et al. 2016. A critical analysis of phosphatidic acid mediated resistance response in *Sinapis alba* against *Alternaria brassicicola*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 94: 90-99.
- Sami, A., Shah, F. A., Abdullah, M., Zhou, X., Yan, Y., Zhu, Z. et al. 2020. Melatonin mitigates cadmium and aluminium toxicity through modulation of antioxidant potential in *Brassica napus* L. *Plant Biol.* 22: 679-690.
- Shekhar, S., Panwar, R., Prasad, S. C., Kumar, D. and Rustagi, A. 2023. Overexpression of flowering locus D (FLD) in Indian mustard (*Brassica juncea*) enhances tolerance to *Alternaria brassicicola* and *Sclerotinia sclerotiorum*. *Plant Cell Rep.* 42: 1233-1250.
- Shi, X., Zeng, K., Wang, X., Liang, Z. and Wu, X. 2021. Characterization of *Alternaria* species causing leaf spot on Chinese cabbage in Shanxi province of China. *J. Plant Pathol.* 103: 283-293.
- Shivanna, K. R. and Sawhney, V. K. 1993. Pollen selection for *Alternaria* resistance in oilseed brassicas: responses of pollen grains and leaves to a toxin of *A. brassicae*. *Theor. Appl. Genet.* 86: 339-344.
- Siemens, J. 2002. Interspecific hybridisation between wild relatives and *Brassica napus* to introduce new resistance traits into the oilseed rape gene pool. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 38: 155-157.
- Sigareva, M. A. and Earle, E. D. 1999. Camalexin induction in intertribal somatic hybrids between *Camelina sativa* and rapid-cycling *Brassica oleracea*. *Theor. Appl. Genet.* 98: 164-170.
- Silué, D., Pajot, E. and Cohen, Y. 2002. Induction of resistance to downy mildew (*Peronospora parasitica*) in cauliflower by DL- $\beta$ -amino-*n*-butanoic acid (BABA). *Plant Pathol.* 51: 97-102.
- Tang, M., Xu, L., Wang, Y., Dong, J., Zhang, X., Wang, K. et al. 2021. Melatonin-induced DNA demethylation of metal transporters and antioxidant genes alleviates lead stress in radish plants. *Hortic. Res.* 8: 124.
- Thevenet, D., Pastor, V., Baccelli, I., Balmer, A., Vallet, A., Neier, R. et al. 2017. The priming molecule  $\beta$ -aminobutyric acid is naturally present in plants and is induced by stress. *New Phytol.* 213: 552-559.
- Thomma, B. P. H. J., Eggermont, K., Broekaert, W. F. and Cammue, B. P. A. 2000. Disease development of several fungi on *Arabidopsis* can be reduced by treatment with methyl jasmonate. *Plant Physiol. Biochem.* 38: 421-427.
- Thomma, B. P. H. J., Eggermont, K., Penninckx, I. A. M. A., Mauch-Mani, B., Vogelsang, R., Cammue, B. P. A. et al. 1998. Separate jasmonate-dependent and salicylate-dependent defense-response pathways in *Arabidopsis* are essential for resistance to distinct microbial pathogens. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 95: 15107-15111.
- Thomma, B. P. H. J., Nelissen, I., Eggermont, K. and Broekaert, W. F. 1999. Deficiency in phytoalexin production causes enhanced susceptibility of *Arabidopsis thaliana* to the fungus *Alternaria brassicicola*. *Plant J.* 19: 163-171.
- Tierens, K. F. M.-J., Thomma, B. P. H. J., Bari, R. P., Garmier, M., Eggermont, K., Brouwer, M. et al. 2002. *Esa1*, an *Arabidopsis* mutant with enhanced susceptibility to a range of necrotrophic fungal pathogens, shows a distorted induction of defense responses by reactive oxygen generating compounds. *Plant J.* 29: 131-140.
- Ulhassan, Z., Huang, Q., Gill, R. A., Ali, S., Mwamba, T. M., Ali, B. et al. 2019. Protective mechanisms of melatonin against selenium toxicity in *Brassica napus*: insights into physiological traits, thiol biosynthesis and antioxidant machinery. *BMC Plant Biol.* 19: 507.
- van Wees, S. C. M., Chang, H.-S., Zhu, T. and Glazebrook, J. 2003. Characterization of the early response of *Arabidopsis* to *Alternaria brassicicola* infection using expression profiling. *Plant Physiol.* 132: 606-617.
- Verma, S. S., Yajima, W. R., Rahman, M. H., Shah, S., Liu, J.-J., Ekramodoullah, A. K. M. et al. 2012. A cysteine-rich antimicrobial peptide from *Pinus monticola* (PmAMP1) confers resistance to multiple fungal pathogens in canola (*Brassica napus*). *Plant Mol. Biol.* 79: 61-74.
- Wang, B., Lou, T., Wei, L., Chen, W., Huang, L., Ding, L. et al. 2021. Biochemical and molecular characterization of *Alternaria alternata* isolates highly resistant to procymidone from broccoli and cabbage. *Phytopathol. Res.* 3: 15.
- Wang, K., Wu, D., Bo, Z., Chen, S., Wang, Z., Zheng, Y. et al. 2019. Regulation of redox status contributes to priming defense against *Botrytis cinerea* in grape berries treated with  $\beta$ -aminobutyric acid. *Sci. Hortic.* 244: 352-364.
- Wang, M., Li, Y., Li, C., Xu, H., Sun, T. and Ge, Y. 2023. Melatonin induces resistance against *Penicillium expansum* in apple fruit through enhancing phenylpropanoid metabolism. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 127: 102082.
- Westman, A. L., Kresovich S. and Dickson, M. H. 1999. Regional variation in *Brassica nigra* and other weedy crucifers for disease reaction to *Alternaria brassicicola* and *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. *Euphytica* 106: 253-259.
- Wu, J.-J., Chou, H.-P., Huang, J. W. and Deng, W.-L. 2021. Genomic and biochemical characterization of antifungal compounds produced by *Bacillus subtilis* PMB102 against *Alternaria brassicicola*. *Microbiol. Res.* 251: 126815.
- Yang, Y. N., Kim, Y., Kim, H., Kim, S. J., Cho, K.-M., Kim, Y. et al. 2021. The transcription factor ORA59 exhibits dual DNA binding specificity that differentially regulates ethylene- and jasmonic acid-induced genes in plant immunity. *Plant Physiol.* 187: 2763-2784.
- Yin, L., Wang, P., Li, M., Ke, X., Li, C., Liang, D. et al. 2013. Exogenous melatonin improves *Malus* resistance to Marssonina apple blotch. *J. Pineal Res.* 54: 426-434.

- You, M. P., Simoneau, P., Dongo, A., Barbetti, M. J., Li, H. and Siv-  
asithamparam, K. 2005. First report of an *Alternaria* leaf spot  
caused by *Alternaria brassicae* on *Crambe abyssinica* in Austra-  
lia. *Plant Dis.* 89: 430.
- Yu, S. H., Yun, H. K., Park, C. H. and Lee, H. B. 1991. Three species of  
*Alternaria* associated with *Alternaria* leaf spot of radish in Korea.  
*Korean J. Plant Pathol.* 7: 188-191. (In Korean)
- Zhang, S., Zheng, X., Reiter, R. J., Feng, S., Wang, Y., Liu, S. et al. 2017.  
Melatonin attenuates potato late blight by disrupting cell  
growth, stress tolerance, fungicide susceptibility and homeo-  
stasis of gene expression in *Phytophthora infestans*. *Front. Plant  
Sci.* 8: 1993.