

Dichlofluanid 저항성 잣빛곰팡이병균(*Botrytis cinerea*)의 저항성 불안정 및 감수성균과의 경합 능력 비교

김병섭* · 박은우¹ · 임태헌 · 조광연
한국화학연구소, ¹서울대학교 농생물학과

Instability of Dichlofluanid Resistance in Dichlofluanid-Resistant *Botrytis cinerea* Isolates and Comparison of Their Competitive Ability with Dichlofluanid-Sensitive Isolates

Byung Sup Kim*, Eun Woo Park¹, Tae Hun Lim and Kwang Yun Cho
Pesticide Screening Division, Korea Research Institute of Chemical Technology,
Taejon 305-606, Korea

¹Department of Agricultural Biology, Seoul National University, Suwon 441-744, Korea

ABSTRACT : Five dichlofluanid-resistant (DR) and five dichlofluanid-sensitive (DS) isolates were randomly selected from 992 *Botrytis cinerea* isolates collected from infected strawberries, tomatoes and cucumbers, among which 105 (10.6%) were DR isolates. The minimum inhibitory concentration (MIC) of the DR isolates to dichlofluanid was 100~500 µg/ml, while that of the DS isolates was less than 10 µg/ml. Three among the five DR isolates selected showed no or reduced resistance against dichlofluanid after high temperature treatment at 35°C and continuous subculturing. Resistance of the five DR isolates to the chemical was lowered or lost after storing them at 4°C or overwintering in the greenhouse. These results indicate that resistance of DR isolates to dichlofluanid is unstable. The isolation frequencies of resistant isolates were lowered followed by the combined inoculation of sensitive and resistant isolates, suggesting that the competitive ability of the resistant isolates may be low compared to the sensitive isolates.

Key words : *Botrytis cinerea*, stability of dichlofluanid resistance, competitive ability, fitness.

*Botrytis cinerea*에 의한 잣빛곰팡이병은 원예작물에 가장 일반적이고 가장 광범위하게 발생하는 중요 식물병의 하나이다(1, 16). 이 병의 방제는 여러 가지 방제 수단(8, 9, 29)이 이용 가능하나 현실적으로는 각종 살균제를 이용한 화학적 방제에 의존하고 있다. 그러나 화학적 방제는 여러 가지 문제를 유발하는데 그 중에서도 저항성균의 출현에 의한 약효 경감은 가장 큰 문제 중의 하나이다. 대표적인 방제 약제인 benzimidazole계 및 dicarboximide계 살균제가 저항성균의 출현으로 약효 상실이 전세계적으로 광범위하게 보고되었다(2, 3, 7, 10, 11, 17, 20, 33). 이러한 살균제 저항성 문제는 특이적 작용 메커니즘을 가진 살균제가 비특이적 작용 메커니즘을 지닌 살균제보다 심각

한 것으로 알려져 있다. 비특이적 살균제로 dichlofluanid는 1965년 독일의 Bayer사에서 개발되었으며 국내에는 1981년에 도입되어 지금까지 널리 사용되고 있다. 이 살균제는 세포내 thiol 화합물들과 결합하여 살균 활성을 나타내는 것으로 알려져 있다(27, 31). 그러므로 이 살균제는 저항성 출현이 어려울 것으로 생각되었지만 1980년대 후반부터 dichlofluanid에 대한 저항성균의 출현과 저항성균의 일반적인 특징이 보고되고 있다(15, 22, 23, 25).

약제 저항성균의 방제를 위해서는 약제 저항성균의 생태적 특성을 알아야 하는데, 그 특성으로 저항성균 및 감수성균의 적응력(fitness)을 조사하는 것이 필요하다. 적응력 요소(fitness components)로는 다음 세대를 남기는데 관련된 요소로 식물 병원균의 경우는 기주 식물에 대한 병원력, 포자 형성, 경합 능력, 저항성

*Corresponding author.

의 안정성 등이 중요한 요소이다(2, 4, 5, 14, 18, 20, 22, 25, 30, 32).

임 등(22)은 우리나라 시설 재배 온실에서 분리한 잣빛곰팡이병균 가운데 benzimidazole계 및 dicarboximide계와 비교할 때는 낮은 빈도이지만 dichlofluanid에 저항성균이 발생하였으며, 조사된 생태 적응력 요소 가운데 병원력, 포자 형성, 균핵 형성에 있어서 감수성균과 비교할 때 저항성균이 낮게 나타나 저항성균의 적응력이 감수성균보다 낮음을 보고한 바 있다.

Benzimidazole계 및 dicarboximide계 저항성균의 약제 반응은 상당히 안정하다는 결과가 여러 실험에서 보고되었다(26, 32). *Aspergillus nidulans* 등에서 benzimidazole계에 저항성인 균주는 감수성 균주와는 다른 1~2개의 유전자들 가짐을 확인한 바 있다(6). 그러나 유전자의 변이 없이 약제 적응(adaptation)에 의한 저항성은 쉽게 저항성을 상실하는 것으로 알려져 있다(6).

우리나라에서 dichlofluanid 저항성균이 발생됨에 따라 이러한 저항성균의 저항성이 안정할지 않을지를 조사하는 것은 이 약제를 이용한 약제 방제 측면에서 중요하다. 또, Beever(2)는 dicarboximide에 저항성균과 감수성균의 생태 적응력을 비교하는 가운데 식물 병원균의 경우 경합능력의 비교가 가장 중요한 요소를 보고하였다. 경합 능력은 감수성균과 저항성균 간에 기주식물에 대한 경합 능력을 조사하는 것으로 기주 기생체간에 상호 작용의 측면에서 경쟁적으로 먼저 기주 식물을 가해하여 생존하는 것이 필요하기 때문이다.

따라서 본 실험에서는 dichlofluanid 저항성의 안정성을 조사하였으며, 생태 적응력 요소 중 가장 중요한 요소라고 할 수 있는 감수성과 저항성균간의 경합능력을 상호 비교하였다.

재료 및 방법

공시 균주. 1994년 3월부터 1995년 3월 사이에 대전, 충남 논산, 부여, 공주와 경남 김해 등의 오이, 토마토, 딸기의 시설 재배 포장으로부터 병든 식물을 채집하여 분리한 균주는 총 992균주였다. 분리된 균주중 dichlofluanid 10 µg/ml에서 성장한 균주는 105균주(10.6%)였는데 이들 균주 가운데 본 실험을 위하여 선발된 균주는 benomyl에 저항성이며 procymidone에 감수성인 균주 가운데 임의로 dichlofluanid 10 µg/ml에서 성장한 5균주와 성장하지 못한 5균주로 총 10균주였다.

약제 반응. 본 실험에 사용한 약제는 dichlofluanid (*N*-dichlorofluoromethylthio-*N'*-*N'*-dimethyl-*N*-phenylsulfamide) 원제를 사용하였다. 약제 배지의 제조는 멸균된 PDA배지를 50~60°C까지 식힌 후 적정의 농도로 약제를 첨가하여 잘 혼합 후 일회용 Petri dish(직경 9 cm)에 15 ml씩 분주하여 제조하였다. 분리 균의 약제에 대한 반응은 dichlofluanid가 10 µg/ml가 되도록 조제한 PDA에 직경 5 mm의 균사 조각을 접종하여 20°C 배양기에서 3일간 배양 후 균사의 생육 정도를 조사하였다. 최소 억제 농도(MIC, minimum inhibitory concentration) 측정은 약제가 0.1, 1, 10, 100, 500, 1,000 µg/ml 농도가 되도록 제조한 PDA에 위의 약제 반응 조사와 동일한 방법으로 병원균을 접종하여 20°C에서 3일간 배양 후 균사의 생육 여부를 조사하여 MIC를 구했으며, 본 실험은 3반복으로 수행하였다.

약제 저항성의 안정성. Dichlofluanid 저항성인 균주들이 보이고 있는 살균제 반응 특성의 지속 기간을 살펴보기 위하여 다음과 같은 실험을 수행하였다.

고온 처리가 살균제 반응 특성에 미치는 영향은 공시 균주를 20°C 배양기에서 5일간 배양 후 다시 35°C 배양기에서 5일간 배양한 다음 dichlofluanid 10 µg/ml를 첨가한 PDA에 접종하여 20°C에서 3일간 배양한 후 생장을 조사하였다. 이때 대조구는 20°C에서 계속 배양한 후 생장을 조사하여 비교하였다.

계대 배양 후 약제 저항성의 안정성 조사는 3~4일 간격으로 계대배양하여 매 5회 계대배양 때마다 dichlofluanid 10 µg/ml이 첨가된 PDA에 접종하여 3일 후 균사 생장을 조사하여 비교하였다.

4°C에서 14주 동안 저온 저장할 때 살균제 반응 특성의 지속성을 조사하기 위한 실험은 저장전에 dichlofluanid 10 µg/ml를 첨가한 PDA배지에서 먼저 생장을 조사하고, 직경 2 cm, 길이 18 cm 크기의 시험관에 만든 PDA 사면 배지에 균을 다시 접종하여 20°C 배양기에서 5일간 배양 후 4°C 항온실에 보관하여 14주가 지난 뒤에 dichlofluanid 10 µg/ml를 첨가한 PDA배지에 균을 재 접종하여 생장을 비교하였다. 각 균주당 시험관 수는 3개씩 하였으며, 살균제가 들어 있는 배지에서의 생장 실험은 시험관당 3반복으로 수행하였다.

재배 온실(18~46°C)에서의 저항성균 저항성의 안정성 조사를 위하여 원예용 상토와 vermiculite를 1:1(v/v)로 잘 혼합한 것을 250 ml flask에 150 ml씩 채워 2회 멸균하였다. 제7엽까지 자란 오이의 줄기 절편을 약 3 cm 크기로 자른 후 상온에서 약 5일간 건조 후

1%의 sodium hypochlorite로 약 3분간 표면 소독한 다음 flask내 멸균 토양 속에 10 g씩 첨가하였다. 접종은 공기균주를 20°C 배양기에서 5일간 배양하여 만들어진 균총의 가장자리로부터 직경 5 mm의 한천 절편을 만들어 PDB(potato dextrose broth) 100 ml당 한천 절편 10개씩 접종하여 7일간 진탕 배양(200 rpm/min)하였다. 배양액은 분쇄혼합기로 곱게 간 다음, 준비한 토양을 담은 flask당 20 ml씩 접종하여 20°C 배양기에서 5일간 배양 후 온실(20~38°C)로 옮긴 다음 30, 60일 후 오이 줄기 절편으로부터 Keressies의 *B. cinerea* 선택 배지(19)를 이용하여 균을 재분리하여 균사의 생육, 살균제에 대한 반응, 균핵 형성 유무를 관찰하였다.

경합 능력. Dichlofluanid 저항성 균주와 감수성 균주의 경합 능력은 저항성 균주 중 BC-5와 감수성 균주 중 BC-6균주를 선발하여 실시하였다. 감수성 균주와 저항성 균주의 포자 비율(%)을 각각 100:0, 80:20, 50:50, 20:80, 0:100으로 혼합하여 접종원을 만들어 약 2주간 온실(20~35°C)에서 육묘한 오이에 접종하여 발병을 유도하였다. 발병된 식물로부터 각 처리구당 50개씩의 병원균을 분리하여 dichlofluanid가 10 µg/ml 첨가된 PDA 배지에서 생장 여부를 조사함으로써 저항성균의 분리 빈도와 이에 따른 경합 능력을 조

사하였으며, 1차 조사 후 접종된 식물에서 다시 포자를 형성시킨 후 재접종원으로 사용하여 다음 세대의 경합 비율을 조사하였다. 실험은 3반복으로 3회 실시하였다.

결 과

Dichlofluanid 저항성의 안정성. 선발된 균주 중 감수성 균주의 경우 10 µg/ml 농도에서 균사의 생육을 완전히 저지되어 MIC가 10 µg/ml 미만으로 나타났으나, 저항성균 중 BC-1, BC-2, BC-3은 500 µg/ml 농도에서 균사의 생장이 가능하여 MIC가 500 µg/ml 이상이었으며, BC-4, BC-5는 100~500 µg/ml인 것으로 나타났다(Table 1). 35°C 고온 처리에 의한 약제 저항성의 안정성을 조사한 결과 BC-1, BC-4균주는 저항성을 유지하였으나 BC-2, BC-3균주는 현저한 저항성의 감소를 나타냈으며, BC-5균주의 경우는 감수성 반응을 나타내었다(Table 1).

저항성균의 계대배양에 의한 저항성의 안정성은 BC-2균주는 15번 계대배양부터 약제에 대한 저항성

Table 1. Effect of high temperature (35°C) treatment on mycelial growth of dichlofluanid-resistant and -sensitive isolates of *Botrytis cinerea* on PDA media amended with 10 µg/ml dichlofluanid

Isolate	MIC (µg/ml) ^a to dichlofluanid	Mycelial growth (mm) ^b	
		20°C	35°C
Resistant			
BC-1	> 500	15.6	15.3
BC-2	> 500	32.6	26.5
BC-3	> 500	26.4	21.8
BC-4	100~500	13.2	13.5
BC-5	100~500	13.3	0.0
Sensitive			
BC-6	< 10	0.0	0.0
BC-7	< 10	0.0	0.0
BC-8	< 10	0.0	0.0
BC-9	< 10	0.0	0.0
BC-10	< 10	0.0	0.0

^a Minimum inhibitory concentration test was examined on PDA media incorporated with each fungicide concentration.

^b Mycelial growth was tested on PDA media amended with 10 µg/ml dichlofluanid after 5 day storage at 35°C or 20°C.

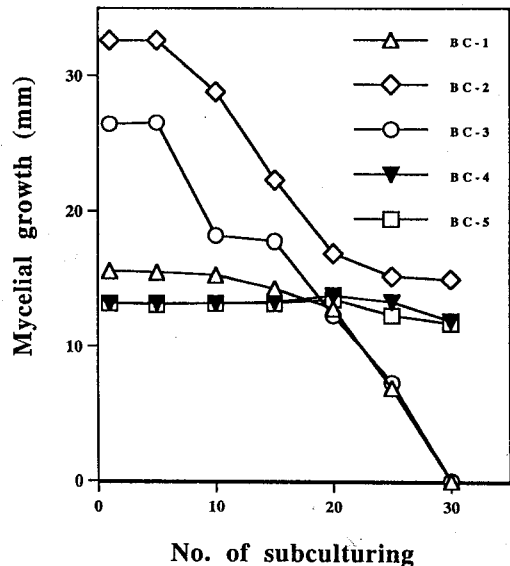


Fig. 1. Stability of dichlofluanid resistance of the resistant *Botrytis cinerea* isolates after continuous subculturing. Mycelial growth was examined after incubation for 3 days at 20°C on PDA containing 10 µg/ml dichlofluanid, and response to dichlofluanid was tested once for every five subcultures. *B. cinerea* isolates resistant to benomyl and dichlofluanid, and sensitive to prochloraz were selected in this study.

정도가 떨어지기 시작했으며 BC-4, BC-5균주는 20번째 대배양까지는 안정하였으나 그 후에는 다소 저항성이 감소하는 경향이였다. 30번째 대배양할 때 BC-1, BC-3은 감수성으로 바뀌었다(Fig. 1).

4°C에서 14주 동안 보존 후 저장 전의 약제 저항성 정도와 비교한 결과 균주간 차이는 있으나 조사한 5균주 모두에서 저항성균의 dichlofluanid에 대한 저항성 정도가 떨어지는 것으로 나타났다(Table 2).

병원균을 접종한 오이 줄기 절편을 온실에 30일간 놓아둔 후 *B. cinerea* 선택배지(19)를 이용하여 재 분리하였을 때 감수성균의 경우 모두 오이 줄기 절편 표면에 균핵을 형성하였으나 저항성 균주의 경우는 균핵의 형성을 관찰할 수 없었다. 재분리된 저항성 균주의 dichlofluanid에 대한 저항성 정도는 균주의 대부분이 저항성 정도가 포장에서 분리하였을 때보다 떨어진 것으로 나타났는데, 특히 BC-4의 경우 저항성의 완전히 상실됨을 관찰할 수 있었다(Table 3).

60일 후의 2차 분리에서는 감수성 전 균주와 저항성을 완전히 상실한 BC-4 균주만이 오이 줄기 절편 표면에 균핵을 형성하였으며, 재 분리된 균주의 살균제 반응은 1차 관찰과 비슷하게 나타났다(Table 3).

경합 능력 비교. 감수성 BC-6균주와 저항성 BC-5균주의 혼합 비율이 80:20으로 접종하였을 때, 1차 재분리균 중 저항성균 38.0% 분리되었으며, 각각 20:80, 0:100으로 접종할 때 100% 저항성균만이 분리되었다. 50:50으로 접종할 때 1차 분리시 61.8%가 저항

성이었으나 2차 분리시 23.2%로 저항성균의 재분리 비율이 낮게 나타났으며, 3차 분리시에는 저항성균이 전혀 재분리되지 않고 감수성균만이 분리되었다(Fig. 2).

Table 2. Stability of dichlofluanid resistance of five isolates of *Botrytis cinerea* after storage at 4°C for 14 weeks

Isolate	Mycelial growth (mm) ^a	
	Before storage	After storage
Resistant		
BC-1	15.6 c ^b	12.6 f
BC-2	32.6 a	14.5 d
BC-3	26.4 b	12.7 f
BC-4	13.2 e	12.1 g
BC-5	13.2 e	12.1 g
Sensitive		
BC-6	0.0 h	0.0 h
BC-7	0.0 h	0.0 h
BC-8	0.0 h	0.0 h
BC-9	0.0 h	0.0 h
BC-10	0.0 h	0.0 h

^a Mycelial growth was examined after incubation at 20°C for 3 days on PDA containing 10 µg/ml dichlofluanid, and response to the fungicide was tested after storage at 4°C for 14 weeks.

^b Values are the means of 3 replicates. Means with the same letter are not significantly different ($p=0.05$) according to Duncan's multiple range test.

Table 3. Comparison of sclerotial formation and dichlofluanid resistance of resistant and sensitive isolates of *Botrytis cinerea* after the greenhouse storage^a

Isolate	Before storage		After 30 days		After 60 days	
	SF ^b	MG (mm) ^c	SF	MG (mm)	SF	MG (mm)
Resistant						
BC-1	-	15.6	-	10.8	-	10.9
BC-2	-	32.6	-	28.5	-	25.6
BC-3	-	26.4	-	10.6	-	11.0
BC-4	-	13.2	-	0.0	+	0.0
BC-5	-	13.2	-	10.3	-	10.3
Sensitive						
BC-6	+	0.0	+	0.0	+	
BC-7	+	0.0	+	0.0	+	0.0
BC-8	+	0.0	+	0.0	+	0.0
BC-9	+	0.0	+	0.0	+	0.0
BC-10	+	0.0	+	0.0	+	0.0

^a Minimum and maximum temperatures of the greenhouse were 18°C and 46°C, respectively.

^b SF : Sclerotial formation (+ : good formation, - : no formation).

^c MG (mycelial growth) was examined by incubation for 3 days at 20°C on PDA amended with 10 µg/ml of dichlofluanid.

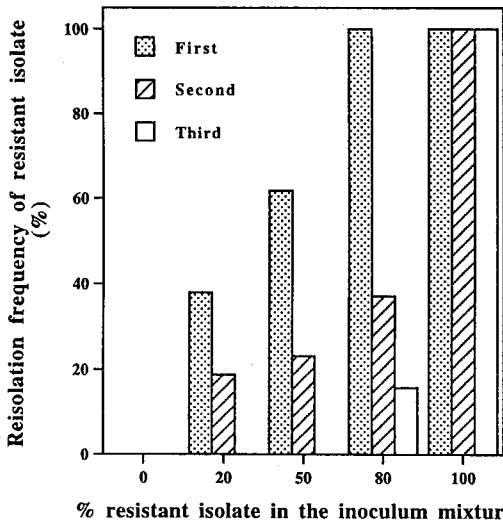


Fig. 2. Competitive ability of a dichlofluanid-resistant isolate of *Botrytis cinerea*. The competitive ability was determined by reisolation rates from young cucumber plants inoculated with defined mixtures of conidia of both resistant and sensitive isolates. Responses of resistance and sensitivity were examined after incubation at 20°C for 3 days on PDA containing 10 µg/ml dichlofluanid.

고 찰

곰팡이에 대한 살균활성이 특이적인 작용 메커니즘을 가진 benzimidazole계, dicarboximide계 약제는 저항성균의 발생으로 방제가 어려움을 겪고 있는 실정 이므로 비특이적 작용 메커니즘의 살균제의 사용이 추천되고 있다. 이러한 비특이적 살균제로는 phthalimides, dichlofluanid, folpet 등이 알려져 있다. 그러나 최근 이러한 살균제 가운데 dichlofluanid는 저항성균의 발생이 보고되고 있다(15, 22, 23, 25).

임 등(22)은 우리나라에서 dichlofluanid에 저항성균이 발생하였음을 보고하여 특이적 살균제의 저항성 문제를 해결하는 수단으로 dichlofluanid와 같은 살균제에 전적으로 의존할 수 없다고 보고한 바 있다. 따라서 단일 약제의 연용보다는 성격이 다른 약제와의 교차 사용이 필요하며, 때때로 이러한 살균제에 대한 병원균 population의 약제 반응을 예찰하는 것이 필요함을 보고한 바 있다.

본 연구에서는 dichlofluanid에 대한 저항성의 안정성을 조사하기 위하여 계대 배양할 때 배양 후 약제 저항성이 조사된 저항성균 가운데 BC-4와 BC-5는 안정한 반면, BC-1, BC-2, BC-3은 급격히 저항성이 저

하되거나 상실되는 것으로 나타났고, 35°C에서 배양할 때 BC-1과 BC-4는 저항성이 안정하였으나 나머지 저항성균은 저항성의 저하되든지 상실되는 것으로 나타났다. 처리에 따라 저항성 균주들의 저항성의 안정성이 다른 것은 저항성균의 저항성 변이가 일정하지 않음을 의미한다. 그러나 4°C에서 저온 저장 및 재배 온실에서 월하 처리에 의하여서는 조사된 모든 저항성균의 저항성이 떨어지거나 완전히 상실되는 것으로 나타났다. 이러한 결과는 benzimidazole계 및 dicarboximide계 살균제에 저항성이 안정한 것과는 차이를 나타내는 것이다(26, 32, 33). 따라서 dichlofluanid에 대한 저항성은 불안정한 것으로 생각되었다.

Beever(2)는 적응력을 조사하는 가장 적절한 방법이 경합 능력을 조사하는 것이라고 보고한 바 있는데, 본 실험에서도 경합 능력을 비교한 결과 저항성균이 감수성균에 비하여 경합 능력이 낮게 나타났다. 이러한 결과는 전보(22)에서 보고하였듯이 dichlofluanid 저항성 균주가 감수성 균주보다 병원성, 포자 형성, 균핵 형성이 열등하기 때문인 것으로 생각되며, 감수성 균주보다 저항성균이 적응력(fitness)이 열등한 것을 나타낸다. Rewal 등(25)은 인도 Hemberside 지역에서 *B. cinerea*의 dichlofluanid에 대한 저항성은 일반적인 것이 아니며 저항성 균주가 감수성 균주보다 열등한 상태 적응력(fitness)을 나타낸다고 보고하였는데, 그들의 결과와 본 실험의 결과는 일치하였다. 병원균의 약제에 대한 저항성과 관련한 적응력의 손실은 dimethylation inhibitors, dicarboximide계 살균제에 대한 저항성을 나타내는 경우에서 돌연변이를 일으키는데 필요한 여러 개의 유전자의 증가 또는 변이 때문이라는 보고가 있었다(12, 13, 14, 24, 28). 이와 마찬가지로 dichlofluanid에 대한 저항성의 획득이 적응력의 손실(fitness loss)을 가져온 것이라고 생각된다.

이상의 실험을 통하여 dichlofluanid에 대한 저항성은 이 농약의 계속 사용으로 인한 병원균에 대한 선발 압이 제거될 때는 감소 또는 상실될 것으로 생각된다.

요 약

대전, 공주, 논산, 부여와 김해 등에서 병든 딸기, 토마토, 오이에서 총 992균주의 잿빛곰팡이병원균을 분리하여 이들 균주로부터 dichlofluanid 저항성 5균주, 감수성 5균주를 임의로 선발하였다. 분리된 균의 dichlofluanid 저항성을 조사한 결과 105균주(10.6%)가 저항성이었다. 저항성균 균사의 최소 억제 농도(minimum inhibitory concentration)는 100~500 µg/ml 이상

이었으나 감수성균은 10 µg/ml 미만이었다. Dichlofluanid 저항성의 안정성 조사를 위하여 35°C 고온 처리 및 계대 배양할 때 조사된 저항성 5균주 중 3균주는 저항성이 감소하거나 상실되었다. 저온 저장 및 온실에 장기 보관할 때는 조사된 저항성 균주 모두가 저항성이 감소하거나 완전히 상실되는 것으로 나타났다. 이러한 결과는 이 약제에 대한 저항성이 불안정하다는 것을 나타낸다. 오이에 감수성균 및 저항성균을 혼합 접종한 후 재분리할 때 시간이 지날수록 감수성균이 더 많이 분리되어 저항성균의 경합 능력이 감수성 균주에 비하여 열등하였다.

참고문헌

1. Agrios, G. N. 1988. *Plant Pathology*, Academic Press, Inc., New York. 803pp.
2. Beever, R. E. 1989. Strains of *Botrytis cinerea* resistant to dicarboximide and benzimidazole fungicides in New Zealand vineyards. *Plant Pathol.* 38 : 427-437.
3. Clemons, G. P. and Sisler, H. D. 1970. Localization of the site of a fungitoxic benomyl derivative. *Pestic. Biochem. and Physiol.* 1 : 32-43.
4. Davis, R. P. and Dennis, C. 1981. Properties of dicarboximide-resistant strains of *Botrytis cinerea*. *Pestic. Sci.* 12 : 521-535.
5. Davis, R. P. and Dennis, C. 1981. Studies on the survival and infective ability of dicarboximide-resistant strains of *Botrytis cinerea*. *Ann. appl. Biol.* 98 : 395-402.
6. Delp, C. J. 1980. Coping with resistance to plant disease control agents. *Plant Dis.* 64 : 652-657.
7. Elad, Y., Yunis, H. and Katan, T. 1992. Multiple fungicide resistance to benzimidazole, dicarboximide and diethofencarb in field isolates of *Botrytis cinerea* in Israel. *Plant Pathol.* 41 : 41-46.
8. Eland, Y., Kohl, J. and Fokkema, N. J. 1994. Control of infection and sporulation of *Botrytis cinerea* on bean and tomato by saprophytic yeast. *Phytopathology* 84 : 1193-1200.
9. English, J. T., Thomas, C. S., Marois, J. J. and Gubler, W. D. 1989. Microclimates of grapevine canopies with leaf remove and control of *Botrytis* binc rot. *Phytopathology* 79 : 395-401.
10. Esurioso, O. F. and Wood, R. K. S. 1971. The resistance of spore of resistant strains of *Botrytis cinerea* to quintozone, tecnazone and dicloran. *Ann. appl. Biol.* 68 : 271-279.
11. Fujimura, M., Kamakura, T. and Yamaguchi, I. 1992. Action mechanism of diethofencarb to a benzimidazole-resistant mutant in *Neurospora crassa*. *J. Pestic. Sci.* : 237-242.
12. Georgopoulos, S. G. 1988. Genetics and population dynamics. In: *Fungicide Resistance in North America*, ed. by C. J. Delp, pp. 12-13. American Phytopathological Society, St. Paul, Minn.
13. Georgopoulos, S. G. and Skylakakis, G. 1986. Genetic variability in the fungi and the problem of fungicide resistance. *Crop Prot.* 5 : 299-305.
14. Holmes, G. J. and Eckert, J. W. 1995. Relative fitness of imazalil-resistant and -sensitive biotypes of *Penicillium digitatum*. *Plant Dis.* 79 : 1068-1073.
15. Hunter, T., Locke, T. and Carter, G. A. 1988. Influence of test medium and age of inoculum on the sensitivity of *Botrytis cinerea* to dichlofluanid in laboratory assays. *ISPP Chemical Control Newsletter* 10 : 30-31.
16. Jarvis, W. R. 1977. *Botryotinia* and *Botrytis* species. Research Branch, Canada Department of Agriculture. Monograph No. 5 : 31-35.
17. Johnson, K. B., Sawyer, T. L. and Powelson M.L. 1994. Frequency of benzimidazole and dicarboximide-resistant strains of *Botrytis cinerea* in western Oregon small fruit and snap bean plantings. *Plant Dis.* 78 : 572-577.
18. Kadish, D. and Cohen, Y. 1988. Fitness of *Phytophthora infestans* isolates from metalaxyl-sensitive and -resistant population. *Phytopathology* 78 : 912-915.
19. Kerssies, A. 1990. A selective medium for *Botrytis cinerea* to be used in a spore-trap. *Neth. J. Plant Pathol.* 96 : 247-250.
20. 김충희, 권순익. 1993. Procymidone 저항성인 딸기 잭빛곰팡이병균의 기생적 적응성. *한식병지* 9 : 26-30.
21. Koenaadt, H., Somerville, S. C. and Jones, A. L. 1992. Characterization of mutations in the beta-tubulin gene of benomyl-resistant field strains of *Venturia inaequalis* and other plant pathogenic fungi. *Phytopathology* 82 : 1348-1354.
22. 임태현, 김병섭, 조광연, 차병진. 1995. Dichlofluanid 저항성 및 감수성 잭빛곰팡이병균(*Botrytis cinerea*)의 약제 반응과 생태 적응력과 관련된 특성. *한식병지* 11 : 245-251.
23. Malathrakis, N. E. 1988. Resistance of *Botrytis cinerea* to dichlofluanid in greenhouse vegetables. *Plant Dis.* 73 : 138-141.
24. Pollastro, S. and Faretra, F. 1992. Genetics characterization of *Botryotinia fuckeliana* (*Botrytis cinerea*) field isolates coupling high resistance to benzimidazoles to insensitivity toward the *N*-phenylcarbamate diethofencarb. *Phytopath. Medit.* 31 : 148-153.
25. Rewall, N., Coley-Smith, J. R. and Sealy-Lewis, H.

- M. 1991. Studies on resistance to dichlofluanid and other fungicides in *Botrytis cinerea*. *Plant Pathol.* 40 : 554-560.
26. Schuepp, H. and Kueng, M. 1981. Stability of tolerance to MBC in populations of *Botrytis cinerea* in vineyards of northern and eastern Switzerland. *Can. J. Plant Pathol.* 3 : 180-181.
27. Siegel, M. R. 1971. Reactions of the fungicide folpet (*N*-(trichloromethylthio)phthalimide) with a nonthiol protein. *Pestic. Biochem. and Physiol.* 1 : 234-240.
28. Skylakakis, G. 1987. Changes in the composition of pathogen populations caused by resistance to fungicides. In: *Population of Plant Pathogens, Their Dynamics and Genetics*, ed. by M. S. Wolfe and C. E. Caten, pp. 227-237. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
29. Sutton, J. C. and Peng, G. 1993. Biocontrol of *Botrytis cinerea* in strawberry leaves. *Phytopathology* 83 : 615-621.
30. Tooley, P. W., Sweigard, J. A. and Fry, W. E. 1986. Fitness and virulence of *Phytophthora infestans* isolates from sexual and asexual populations. *Phytopathology* 76 : 1209-1212.
31. Trinci, A. P. J. and Ryley, J. F. 1984. *Mode of Action of Antifungal Agents*. The Pitman Press. 405pp.
32. Wang, Z. N. and Smith, J. R. 1986. Studies on some characteristics of dicarboximide-resistant isolates of *Botrytis cinerea* from protected lettuce. *Plant Pathol.* 35 : 544-550.
33. Yarden, O. and Katan, T. 1993. Mutations leading to substitutions at amino acids 198 and 200 of beta-tubulin that correlate with benomyl-resistance phenotypes of field strains of *Botrytis cinerea*. *Phytopathology* 83 : 1478-1483.