

*Trichoderma pseudokoningii*에 의한 팽이버섯 푸른곰팡이병

최인영* · 이왕휴¹ · 최정식

전라북도 농업과학기술원, ¹전북대학교 농생물학과

Forest Green Mold Disease Caused by *Trichoderma pseudokoningii* in Winter Mushroom, *Flammulina velutipes*

In-Young Choi*, Wang-Hyu Lee¹ and Joung-Sik Choi

Chonbuk-do ARES, Iksan 570-140,

¹Department of Agricultural Biology, Chonbuk National University, Chonju 561-756, Korea

ABSTRACT: Forest green mold incidence rate, extent of damage according to the inoculation periods, and its cultural characteristics were observed in the automatic cultural system of the winter mushroom, *Flammulina velutipes*. The incidence rate of the forest green mold was 7.7% in early cultivation stage and slowly increased to 14.9% in harvest stage. When the forest green mold was inoculated at cultural period, the rate was recorded at 100%, but the extent of the damage increased up to 40% (+++). There was also 100% incidence rate at early pinheading time, whereas the yield of mushroom decreased to ++ (10-39%). The rate of forest green mold was greatly decreased to 34.4% at 10 days after pinheading, and its damage extent was also below 10%. A pathogen to infect the winter mushroom was identified as *Trichoderma pseudokoningii*. Its optimum temperature for mycelial growth is 25°C, and it grew 2.6 times faster than that of *F. velutipes*. The mycelial color of *T. pseudokoningii* was pale yellow or olivaceous in shades on PDA medium. Phialospore was one celled, and ellipsoidal or obovoid, smooth walled, and measured 1.3~3.0×1.0~2.5 μm. It aggregated in small heads at the tips of the phialides. The phialides were 3.2~9.2×2.0~5.6 μm and were of bowling pin type, solitary and alternate or more irregularly disposed at the conidiophore apex, *T. pseudokoningii* depressed the *F. velutipes* growth at the crossing cultivation when they were simultaneously. FV 4-1 (*F. velutipes*) cultivar was less depressed by *T. pseudokoningii*, but had a lower cross growth rate than the other four cultivars.

KEYWORDS: *Flammulina velutipes*, Forest green mold, *Trichoderma pseudokoningii*, Isolation, Identification

Basidiomycotina 중 Tricholomataceae family에 속하는 팽이버섯은 전세계적으로 자생하며, 독특한 맛과 풍미가 있어 소비자들이 선호하는 기호식품으로 실내에서 연중 생산되고 있다. 팽이버섯은 발생 온도가 4~12°C로 저온성 버섯이며, 팽나무, 아카시아, 느티나무, 버드나무 등의 고사목을 기질로 이용하여 자생하는데, 자연 상태에서는 11월 하순부터 이듬해 3월에 주로 발생한다. 팽이버섯은 1899년 감나무 원목을 이용하여 자연 조건하에서 인공 재배를 시작한 이래, 톱밥을 이용한 상자 재배

등을 거쳐 1960년 이후부터는 온도, 습도, 광 등을 인공적으로 조절하는 시설내에서 톱밥과 미강을 기질로하여 polypropylene bottle에 담아 멸균, 배양, 발이 및 생육과정을 거쳐 재배하기 시작하였다 (Chang 등, 1989; 최 등, 1998). 팽이버섯에 발생하는 주요 병해로는 *Trichoderma* sp., *Cladobotryum* sp., *Penicillium* sp., *Pseudomonas* sp. 등이 알려져 있으나(이 등, 1998; 김 등, 1994) 기타 병해에 대해서는 보고가 거의 없는 실정이다. 푸른곰팡이병은 자동화 시설내에서 재배되는 팽이버섯 전과정에서 피해를 일으키고 있는데, 푸른곰팡이병의 병원균인 *Trichoderma*는 *Hypocreales*의 불완전

*Corresponding author

세대로 토양이나 생활 환경 중의 도처에서 흔히 발견되며, 식물병의 생물학적 방제 및 효소생성 등의 상업적 목적으로 이용되어 왔다(Samuels, 1996). 팽이버섯의 푸른곰팡이병을 일으키는 *Trichoderma* genus에 대한 분류 체계로는 Rifai(1969)에 의해 최초로 monograph화 되었으며, 완벽한 taxonomic revision으로 볼 수 있지만 유사한 conidiophore branching과 conidium 형태에 의해 9종으로 구분했다. 그후 Doi(1969, 1972)에 의해 *Trichoderma*의 완전세대인 *Hypocrea*와 관련하여 70종 이상이 연구되었으며, Bissett(1984, 1991)과 Samuels(1994)에 의해서도 *Trichoderma*와 *Hypocrea*의 중간 차이점 및 section별로 Rifai의 체계를 재정립했다.

푸른곰팡이병은 팽이버섯 재배시 가장 피해를 일으키는 병으로 종균배양단계에서는 오염원으로 작용하여 팽이버섯 군사의 생육을 억제시켜 활력 약화의 원인이 되며, 밭이단계에서는 버섯발이 억제작용을 하여 불규칙한 발이를 유도하고, 생육 중에는 톱밥배지와 팽이버섯의 경계부 부터 수침상으로 부패하게 만들어 저장 및 유통상에 문제를 야기하고 있다.

따라서 본 연구에서는 팽이버섯에 발생하는 푸른곰팡이 병원균을 분리·동정하고 재배단계별 병해 발생상황, 병원균 접종시기에 따른 피해도, 병원균의 특징 및 팽이버섯 계통별 피해도 등에 관한 연구를 수행하였다.

재료 및 방법

팽이버섯 재배

팽이버섯 재배에 사용된 종균은 ASI 4051로 농업과학기술원 응용미생물과에서 분양받아 톱밥배지에 증식 후 사용하였으며, 재배방법은 팽이버섯 표준 재배법에 준하였다(김, 1995).

발병률 조사

전북도내 팽이버섯 주재배단지인 군산시 성산면 일대 농가와 전북 농업기술원 버섯재배사에서 팽이버섯 재배단계별로 푸른곰팡이병에 의해 발병된 배양병수를 조사하였다. 배양기에는 팽이버섯 종균 접

종후 팽이버섯 군사체가 푸른곰팡이 병원균에 의해 생육이 진전되지 않거나 배양 20일후 배양병 마개와 종균접종부 및 배양병 내부에 짙은 녹색을 띠는 배양병수를 조사하였으며, 밭이기와 억제기 및 생육기에서는 병원균에 의해 팽이버섯 밑부분이 갈색~흑갈색의 수침상으로 변하였거나 발이가 되지 않고 푸른곰팡이 병원균이 균덩어리를 형성하고 있는 배양병수를 조사하였다.

병원균 분리 및 배양

팽이버섯 재배과정에서 푸른곰팡이병에 의해 감염된 이병체를 오염원 제거를 위해 표면을 70% EtOH로 표면소독후 WA(Water Agar)에 정치시켰으며, 병원균의 군사 선단을 PDA(Difco)에 이식 후 25°C에서 보존하였다.

병원균 접종시기에 따른 피해도

톱밥과 미강이 4:1(v/v)로 혼합된 배지에 팽이버섯 푸른곰팡이병 병원균을 접종하여 25°C에서 10일간 배양된 톱밥입자를 접종원으로 하여 팽이버섯 재배단계별로 1g씩 접종하였다. 배양단계에서는 종균과 혼합하여 접종하거나 종균접종후 6, 12일후에 각각 종균의 표면에 이병톱밥 입자를 접종하였으며, 균긁기단계에서는 균긁기 직후 배양병 표면에 이병톱밥 입자를 접종하였고, 생육단계에서는 전전하게 고루 발이된 팽이버섯 사이에 이병톱밥 입자를 접종한 후 각 단계별 이병률과 피해정도를 조사하였다.

병원균의 특징

팽이버섯으로부터 분리된 *Trichoderma* sp.의 배양 및 형태적 특징을 조사하였다. 배양적 특징으로 팽이버섯 군사와 비교하여 온도, pH에 따른 군사길이, 색, 냄새 등을 조사하였으며, 형태적 특징으로 *Trichoderma*의 phialospore의 크기, 모양, phialides 모양, 위치, 크기 등을 조사하였다. 병원균의 형태적 특징은 SEM(Scanning Electronic Microscope)으로 관찰하였으며, SEM 관찰을 위한 전·후 고정은 2% glutaraldehyde, 2% osmium tetroxide에서 2시간 처리후 phosphate로 수세하였으며, 탈수는 50%, 70%, 80%, 90%, 95%,

100% ethanol에 각각 20분씩 처리하였다. 탈수된 시료는 isoamyl acetate에 overnight 시켰으며, crytical point dryer로 건조시키고, gold coating 후 주사현미경(JSM-5410LV)으로 관찰하였다.

팽이버섯 계통별 피해도

팽이버섯의 계통에 따른 피해정도를 알아보기 위해 팽이버섯 5개 계통을 농업과학기술원 응용미생물과로 부터 공시균주를 분양받아 각 계통별 교차생장률, 생장억제율을 측정하였다. 공시 균주로는 ASI 4051, AST 4031, FV 4-2, FV 4-1, ASI 4047 등이며, 그 피해도의 측정방법은 푸른곰팡이 균주와 팽이버섯 균주의 균총선단을 Cork-borer(No.2)로 편침후 PDA상에서 60 mm 거리를 두고 접종하여 두 균간의 교차생장길이와 생장억제정도를 측정하였다. 교차생장길이는 팽이버섯 균사와 푸른곰팡이 병원균 균사가 4일 동안 교차생장한 균총길이며, 푸른곰팡이 병원균이 팽이버섯의 생육을 억제하는 생장억제율은 푸른곰팡이 생장길이와 접종거리를 백분율로 나타낸다. 교차생장률(%)=(교차생장길이/팽이버섯 균사의 생장길이))×100, 생장억제율(%)=(푸른곰팡이 병원균 생장길이/접종거리)×100.

결과 및 고찰

푸른곰팡이병 발병률

팽이버섯 재배단계별 푸른곰팡이병은 생육전반에 걸쳐 피해를 주는데, 배양시는 오염원으로 작용하여 팽이버섯 발이 및 생육을 저지하며, 생육중에는 팽이버섯 밑부분을 갈색이나 흑갈색으로 부패시키는 병징을 나타낸다(Fig. 3-1). 전북도내 팽이버섯 주재배단지와 전북농업기술원 버섯재배사에서 팽이버

섯 재배단계별로 푸른곰팡이병에 의한 발병률을 조사한 결과, 배양기 7.7%, 발이기 1.4%, 억제기 1.0%, 생육기 4.8%로 조사되어, 재배 초기부터 수확기까지 총 14.9%의 발병률을 나타냈다. 가장 높은 발병률은 배양기에 7.7%로 나타났으며, 피해도 역시 배양기에서 가장 큰 피해를 나타냈는데(Table 1), 이는 배양기에는 푸른곰팡이병에 의해 오염되면 버섯 발이가 불가능하여 수확을 할 수 없으나, 생육기에는 밑 부분이 일부 부패하여도 수확은 할 수 있었기 때문이다. 따라서 팽이버섯 재배를 위해서는 배양기에서의 푸른곰팡이병 피해를 줄이고자 신선한 종균의 사용 및 종균접종시 병원균에 오염되지 않도록 주의가 필요한 것으로 생각된다.

병원균 접종시기에 따른 피해도

*Trichoderma*에 의한 팽이버섯 푸른곰팡이병 접종시기에 따른 각 재배단계별 피해정도를 알아 보기 위하여 푸른곰팡이병균 접종원 텁밥을 각 재배 단계별로 인공접종한 결과, 배양기에서는 종균과 혼입하여 접종, 종균접종 6일후 이병톱밥 접종, 종균 접종 12일후 이병톱밥을 접종했을 때, 모두 100%의 이병률을 나타냈으며, 전혀 발이가 되지 않아 수확을 할 수 없었다.

균 긁기시에 이병톱밥을 접종했을 경우에도 배양기와 동일한 결과를 얻었으며, 생육기의 경우에는 생육초기에 접종시 100%의 이병률을 보였으나 피해도는 중(10~39% 수량감소)을 나타냈고, 생육후 기에는 34.4%의 이병률을 보였으며, 피해도는 소(10% 미만 수량감소)를 나타냈다. 따라서 푸른곰팡이병의 접종시기에 따른 피해도가 배양기에 가장 큰 사실을 알 수 있는데(Table 2), 이는 팽이버섯 재배시 푸른곰팡이 병원균에 감염되면 큰 피해를

Table 1. The periodical incidence rate and damage degree extent of forest green mold during the cultivation of *F. velutipes*

Division	Culture period	Pinheading period	Controlling period	Growing period
Disease incidence(%)	7.7	1.4	1.0	4.8
Total disease incidence(%)	7.7	9.1	10.1	14.9
Damage degree ^a	+++	++	+	+

^a: +++; over 40% yield decrease, ++; 10~39% yield decrease, +; under 10% yield decrease.

Table 2. The disease incidence rate and damage degree as the inoculation time of forest green mold in the cultivation of *F. velutipes*

Division	Simultaneously with <i>F. velutipes</i>	Inoculation period				
		after 6day	after 12day	Remove of old mycelium	Initial pinheading	10day after pinheading
Disease incidence(%)	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	34.4
Damage degree ^a	+++	+++	+++	+++	++	+

a: +++; over 40% yield decrease, ++; 10~39% yield decrease, +; under 10% yield decrease.

가져올 수 있는 결과로 버섯 재배단계별 *Trichoderma*에 의한 푸른곰팡이병 발병률(Table 1)에서 보는 바와 같이 배양기에 푸른곰팡이병의 피해가 가장 심하여 팽이버섯 재배시 배양기에 특히 세심한 주의가 요구됨을 알 수 있다.

병원균의 배양 및 형태적 특징

팽이버섯 배양시 오염원이 되거나 생육중 팽이버섯 밀부분을 부패하게 만드는 푸른곰팡이 병원균인 *Trichoderma*를 PDA(Difco)상에서 배양하였다. *Trichoderma*의 온도별 균사생육을 팽이버섯 재배 온도에 따라 비교해 본 결과(Fig. 1), 팽이버섯 보다 균사신장이 월등히 빨랐으며, 특히 20°C에서 급격한 균사생육을 보였고, 25°C에서 가장 균사생육이 왕성하였다. 이는 팽이버섯 배양기 생육온도로 온도가 높은 배양기에 가장 피해를 야기하는 원인으로 작용한 것으로 생각된다. 일일 균사생육속도는 *Trichoderma*의 경우 균주접종 5일만에 102.0 mm를 나타냈으며, 팽이버섯 균사신장 40.0 mm에 비해 2.6배의 빠른 균사신장을 나타냈다(Fig. 2). 이와 같이 *Trichoderma*가 팽이버섯 균사에 비해 빠른 균사생육을 하는 것은 재배를 목적으로 하는 팽이버섯의 균사활착을 억제할 뿐만 아니라, 독소형성에 의해 팽이버섯균이 생육하지 못하는 원인으로 작용한 것으로 생각되나 이에 대해서는 추후 연구가 계속되어야 할 것으로 생각된다. pH별 *Trichoderma*의 균사신장은 pH 4~7에서는 생육이 양호하였으나 pH 8~9에서는 생육이 억제됨을 확인할 수 있었다. Rifai(1969)는 *Trichoderma*균이 20°C에서 4일후 직경 6~9 cm로 매우 성장이 빠르며, 균사는 기증균사 보다는 배지 밀부분에 양모상

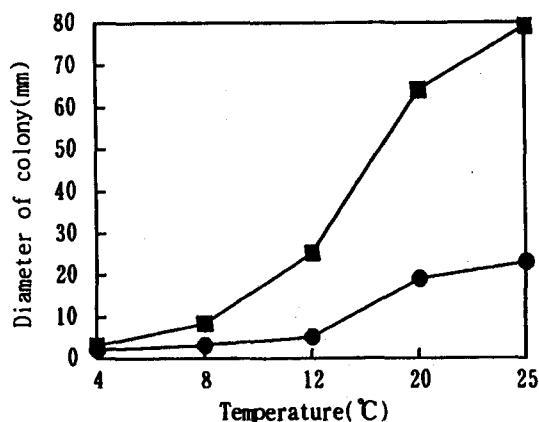


Fig. 1. Effect of temperature on mycelial growth between *T. pseudokoningii* and *F. velutipes*. Diameter of colony was investigated on potato dextrose agar after 4 days incubation. Average based on 5 plates from each isolate. -■- *T. pseudokoningii*, -●- *F. velutipes*.

을 띠며 생육하고, 균주이식 초기에는 흰색으로 생육한 후 차차 녹색으로 바뀌며 배지 뒷면에는 황록색을 띠다고 보고한 바와 같이 본 실험에서도 균주 접종후 spectrophotometer(Model: Minolta CM-3500d)로 조사해본 결과 균사생육 초기에는 흰색을 띠었으나 생육기간이 경과됨에 따라 배지상부는 진한 녹색을 나타냈으며, 배지하부는 황록색을 나타내며 점점 짙은색으로 변해가는 것을 확인할 수 있었다(Table 3).

현미경관찰에 의한 외부 형태적 특징은 Table 4 및 Fig. 3-2에서 보는 바와 같이 Phialospore의 형태는 둥근계란형 또는 레몬형태였고, 크기는 1.3~3.0×1.0~2.5 μm 였으며, phialides는 불링핀형으로 기부보다 중앙부분에서 부풀은 형태로 2,

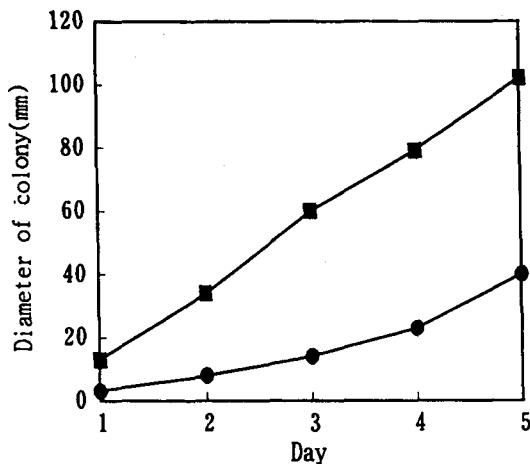


Fig. 2. A comparison of periodic mycelial growth between *T. pseudokoningii* and *F. velutipes*. -■- *T. pseudokoningii*, -●- *F. velutipes*.

3개가 뭉쳐서 분생자병에 붙어있으며, 크기는 $3.2\sim9.2\times2.0\sim5.6\text{ }\mu\text{m}^{\circ}$ 었다(Fig. 3-3). 이는 Rifai

Table 3. The colony color on PDA of *T. pseudokoningii* isolated from *F. velutipes*

Surface	Color ^a		
	L	a	b
Upper	45.25	-1.18	0.13
Under	44.55	-0.98	2.99

a: The colony color was investigated at 10 days after inoculation used by spectrophotometer (Model: Minoelta CM-3500d). L; lightness, a; redness, b; yellowness.

(1969)와 Bissett(1984), Samuels(1994) 등이 보고한 바와 같은 형태로 본 실험을 통하여 팽이버섯 푸른곰팡이병을 일으키는 병원균은 *Trichoderma pseudokoningii*임을 알 수 있었다.

팽이버섯 계통별 피해도

팽이버섯의 계통에 따른 푸른곰팡이병 피해정도를 알아 보고자 팽이버섯 균사와 푸른곰팡이병을 일으키는 *T. pseudokoningii*를 PDA상에서 대치

Table 4. Comparison of morphological characteristics of ^a*T. pseudokoningii* isolated from *F. velutipes*

Morphological characteristics	This study	Rifai, Bissett, Samuels
Anamorph		
Conidia(Phialospore)		
Shape	ellipsodal or ovoid	oblong ellipsodal, globose
Color	dilute green	dilute green
Size	$1.3\sim3.0\times1.0\sim2.5\text{ }\mu\text{m}$	$2.5\sim4.5\times1.7\sim2.6\text{ }\mu\text{m}$
L : W	6 : 5	5 : 3
Phialides		
Shape	bowling pin, club type	nine pine-shape, lageniform
Disposition	tending clustered	solitary and tending clustered
Acropyleurogenous	common	few
Size	$3.2\sim9.2\times2.0\sim5.6\text{ }\mu\text{m}$	$3.8\sim7.6\times2.0\sim3.3\text{ }\mu\text{m}$
L : W	3 : 2	2 : 1
Hypphae		
Shape	tree branches	much-branched
Width	$1.0\sim10.0\text{ }\mu\text{m}$	$2.0\sim10.0\text{ }\mu\text{m}$
Cultural Characters(PDA)		
Growth ^a	(96h) 64.0 mm	(96h) 80~90.0 mm
Odor	none	none
Pigment	intense yellow	intense yellow
Conidiation	++	++
Shades	olivaceous	olivaceous
Perithecia in Culture	—	—

^aThe isolates were incubated at 20°C.

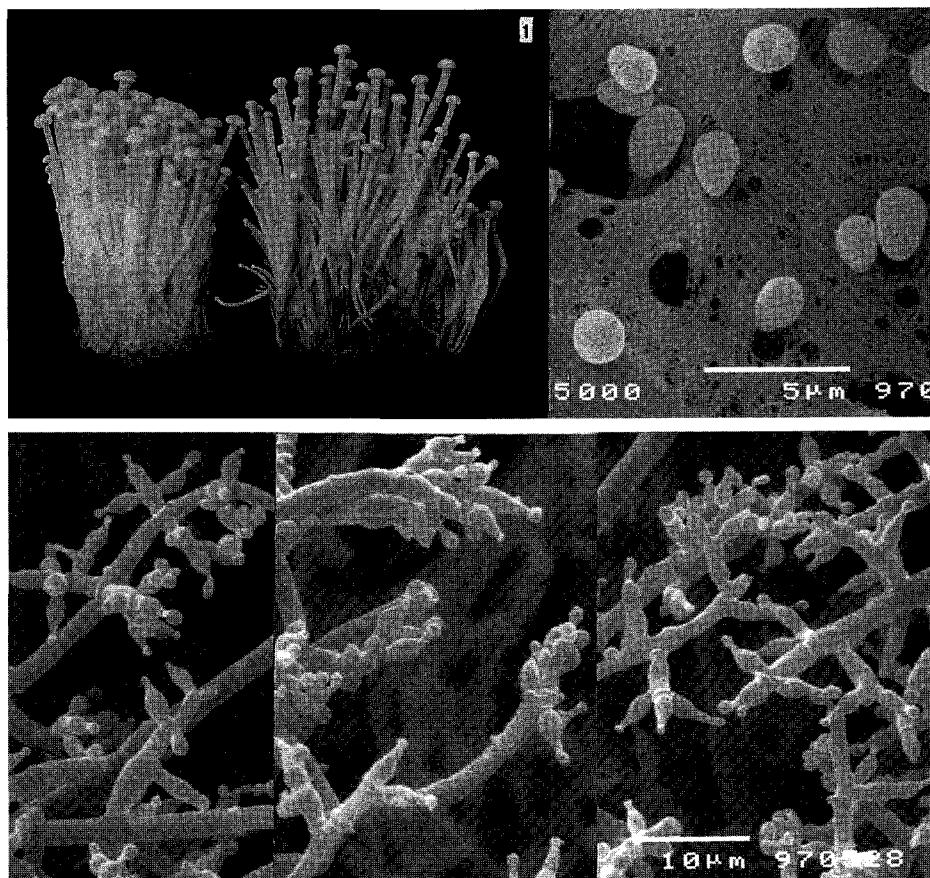


Fig. 3. 1. Symptoms of *Trichoderma pseudokoningii* on *Flammulina velutipes*. 2. Scanning electron micrograph of *T. pseudokoningii* phialospore on PDA ($\times 5,000$, scale bar 5 μm). 3. Scanning electron micrograph of *T. pseudokoningii* phialide and conidiophore formed on PDA ($\times 2,000$, scale bar 10 μm).

Table 5. Depress effect of cultivar of *F. velutipes* on *T. pseudokoningii* at the crossing cultivation

<i>F. velutipes</i> cultivar	Mycelial growth of <i>F. velutipes</i> (mm) ^a	Mycelial growth of <i>T. pseudokoningii</i> (mm)	Rate of cross growth(%) ^b	Depress rate of <i>T. pseudokoningii</i> (%) ^c
ASI 4051	18.0	63.0	100.0a*	105.3b
AST 4081	19.0	60.0	94.7a	100.0b
FV 4-2	12.0	67.0	100.0a	111.0a
FV 4-1	14.0	60.0	78.6b	100.0b
ASI 4047	10.0	62.0	100.0a	103.0b

a: Mycelial growth was investigated at 4 days after inoculation.

b: Rate of cross growth(%)=(Length of cross growth/Growth length of *F. velutipes*) $\times 100$.

c: Depress rate of *T. pseudokoningii*(%)=(Growth length of *T. pseudokoningii*/Length of inoculum) $\times 100$.

*: Mean separation within column by Duxan's multiple range test at 5% level.

배양한 결과 팽이버섯의 FV 4-1 계통은 교차생장률과 푸른곰팡이 병원균이 팽이버섯의 생육을 억제하는 생장억제율이 낮았으며, FV 4-2 계통은 교차

생장률과 생장억제율 모두 다른 균주에 비해 높았다. 따라서 FV 4-2 계통보다 FV 4-1 계통을 사용하여 푸른곰팡이 병 피해를 줄여야 될 것으로 생각

되며 다른 계통간의 교차생장률과 생장억제율은 큰 차이가 없었다(Table 5).

적  요

자동화 시설내에서 재배되는 팽이버섯에 발생하는 푸른곰팡이병의 발생상황, 병원균 접종시기에 따른 피해정도, 병원균의 배양적 특성 및 팽이버섯 품종별 피해정도 등에 관한 연구를 수행하였다. 팽이버섯 재배시기별 푸른곰팡이병의 발병률을 배양병수(PP병)로 조사한 바, 배양기에 7.7%로 가장 높았으며, 그후 각 재배단계별로 약간씩 증가하여 수확기까지는 14.9%를 나타냈다. 접종시기에 따른 피해정도는 배양기에 접종시 100%의 감염률을 나타냈으며, 피해정도로 구분하면 ++(40% 이상 수량감소)이었고, 발이초기에는 100%의 이병률을 나타냈지만 피해정도는 감소하여 ++(10~39% 수량감소)를 나타냈으며, 발이 10일후에는 34.4%의 이병률과 피해도는 10% 이하로 푸른곰팡이병이 팽이버섯 발병에 끼치는 영향이 매우 커다. 팽이버섯에 푸른곰팡이병을 일으키는 병원균은 *Trichoderma pseudokoningii*로 동정되고, 이 균은 25°C에서 균사생육이 왕성하며, 팽이버섯 균사보다 2.6배의 빠른 균사생장을 나타냈다. PDA배양시 균총의 색은 황록색을 띠며, phialospore는 한 개의 세포로 래몬형, 표면은 매끈하였고, 크기는 1.3~3.0×1.0~2.5 μm 였다. phialides는 볼링핀과 유사한 2~3개가 뭉쳐서 분생자병에 붙어있으며, 크기는 3.2~9.2×2.0~5.6 μm 이었다. 계통에 따른 푸른곰팡이병 피해도는 팽이버섯 5개 계통중 FV 4-1계통이 다른 계통보다 교차생장률이 낮고 *T. pseudokoningii*에 의한 생장억제 정도가 낮았다.

참고문헌

김광희. 1995. 새로운 버섯재배(표준영농교본-61). 농

- 총진홍청 pp33-86.
 김한경, 김영호, 정중천, 김광포, 문병주. 1994. 팽이버섯 병해방제에 관한 연구. 농업과학기술원 시험연구보고서(응용미생물과편) pp.1141-1152.
 이현우, 문병주, 이홍수, 차홍오, 조동진, 신원교. 1998. *Pseudomonas agarici*와 *P. tolaasii*의 접종시기 및 접종농도가 팽이버섯의 균사생장과 자실체 형성에 미치는 영향. 한국균학회지 26(1): 60-68.
 최인영, 김규태, 최정식, 나종성, 이석태. 1998. 홍화, 황련, 세신 배지첨가제가 팽이버섯 생육에 미치는 영향. 한자식지 11(2): 131-135.
 Bissett, J. 1984. A revision of the genus *Trichoderma*. I. Section *Longibrachiatum* sect. nov. Can. J. Bot. 62: 924-931.
 Bissett, J. 1991. A revision of the genus *Trichoderma*. II. Infrageneric classification. Can. J. Bot. 69: 2357-2372.
 Bissett, J. 1991. A revision of the genus *Trichoderma*. IV. Additional note on section *Longibrachiatum*. Can. J. Bot. 69: 2418-2420.
 Chang, S. T. and Miles, P. G. 1989. Edible mushrooms and their cultivation. CRC Press Inc. pp255-263.
 Doi, Y. 1969. Revision of the *Hypocreales* with cultural observation. IV. The genus *Hypocrea* and its allies in Japan. 1. General part. Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo, 12: 693-724.
 Doi, Y. 1972. Revision of the *Hypocreales* with cultural observations. IV. The genus *Hypocrea* and its allies in Japan. 2. Enumeration of the species. Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo, 15: 649-751.
 Rifai, M. A. 1969. A revision of the genus *Trichoderma*. Mycol. Pap. 116: 1-56.
 Samuels, G. J., Petrini, O. and Manguin, S. 1994. Morphological and macromolecular characterization of *Hypocrea schweinitzii* and its *Trichoderma* anamorph. Mycologia 86(3): 421-435.
 Samuels, G. J. 1996. *Trichoderma*: a review of biology and systematics of the genus. Mycol. Res. 100(8): 923-935.