

먹물버섯속(*Coprinus*)과 눈물버섯속(*Psathyrella*)의 ITS 영역 염기서열에 의한 계통학적 유연관계 분석

박동석* · 고승주 · 김양섭 · 석순자 · 류진창 · 성재모¹

농업과학기술원 분자유전과, ¹강원대학교 농생물학과

Phylogenetic Relationships of Genera *Coprinus* and *Psathyrella* on the Basis of ITS Region Sequences

Dong Suk Park*, Seung Joo Go, Yang Sup Kim, Soon Ja Seok,
Jin Chang Ryu and Jae Mo Sung¹

Division of Molecular Genetics, National Institute of Agricultural Science and Technology, Suwon 441-707, Korea

¹Department of Agricultural Biology, Kangwon National University, Chunchon 200-701, Korea

ABSTRACT: The internal transcribed spacer regions(ITS) of the ribosomal DNA gene repeat from *Coprinus* and *Psathyrella* spp. were amplified using polymerase chain reaction (PCR) and sequenced. Sequences from 11 species including *Coprinus comatus*, *C. atramentarius*, *C. micaceus*, *C. cinereus*, *C. rhizophorus*, *C. radians*, *C. echinosporus*, *C. disseminatus*, *Psathyrella candolleana*, *P. spadiceogrisea* and *Stropharia rugosoannulata* were compared. The spacer region I and II were 258~301 bp and 253~275 bp in length respectively and partially contained 17S, 5.8S and 25S. The reciprocal homologies of ITS sequences among these strains were in the range of 43.9~96.0%. According to the analysis of ITS sequences, *Coprinus* and *Psathyrella* spp. were classified into three clusters. Cluster I consisted of *Coprinus lagopus*, *C. cinereus*, *C. echinosporus*, *C. rhizophorus*, and *C. atramentarius*. Cluster II comprised *C. micaceus*, *C. radians*, *C. disseminatus*, *Psathyrella candolleana*, and *P. spadiceogrisea*. On the other hand *C. comatus* is in Cluster III with *Stropharia rugosoannulata* even though this species is belonging to the section *Coprinus* in morphological aspect. These results suggest that taxonomic position of *Psathyrella* would better be included in genus *Coprinus*. *Coprinus comatus*, the type species of *Coprinus*, gives a doubt on monophyletic evolution and is assumed to be paraphyletic or polyphyletic.

KEYWORDS: *Coprinus*, *Psathyrella*, ITS, rDNA

먹물버섯속(*Coprinus*) 및 눈물버섯속(*Psathyrella*)은 주름버섯목(Agaricales)의 먹물버섯과(Coprinaceae)에 속하는 그룹으로 갓(Cap)의 액화현상 또는 검정색의 포자형성을 주요 특징으로 갖고 있다. 먹물버섯은 Buller(1922~1931)의 고전적인 연구에서 근세의 교잡 유전자형 연구(May *et al.* 1991)에 이르기까지 곰팡이 연구에 중심적 역할을 담당해 왔고, 이들 그룹에 대한 분류학적 연구는 Fries(1821)가 이들 그룹을 *Agaricus* 속내에 한 종들로 처음 보고하면서 시작되었다. *Coprinus* 속은 Buller(1922), Smith(1971) 등에 의해 자연 속(natural genus)의 한 예로서 제안되었고 단일 조상계보(Monophyly)를 유지하며(Buller, 1922, 1924, 1931; Kuhner and Romagnesi, 1978) 독특한 형태학적 특성을 갖고 있다고 알려져 있다. Buller(1922)는 non *Coprinus* type의 버섯과 *Coprinus* type의 버섯을 구별할 수 있는 일곱가지 특성을 나열하였고, 이들 특성 중에서 라멜라의 액화현상과 담자기의 비동시형성자실층형(inaequihymeniiferous) 생장을 가장 큰 특징으로 꼽았다(Buller, 1922). 한편, 형태 분류

체계에서 먹물버섯과 內에 한 속(genus)으로 분리되어 있는 눈물버섯속(*Psathyrella*)은 먹물버섯과 근연관계가 매우 가까운 그룹으로 보고되어 왔다(Lange, 1952; Massee, 1896; Reijnders, 1979; Singer, 1986). 그러나, Hopple(1994) 등은 형태분류 학자들의 두 속의 분리 주장에 반대 의견을 제시한 바 있다.

한편, 한국에서의 먹물버섯 및 눈물버섯에 대한 기록은 鏑木德二(1940)에 의하여 “鮮滿實用林業便覽”에서 한국산 주요 菌蕈 163종 중 *Coprinus atramentarius* (Fr.) Fr., *C. micaceus* (Fr.) Fr., 및 *C. disseminatus* (Fr.) S. F. Gray 3종의 목록만 기록된 것이 최초이고, 지금까지 18종이 보고되었으며 눈물버섯의 경우는 趙와 李에 의해 가늌대눈물버섯(*Psathyrella gracillis*)이 처음 보고되었다. 그러나 한국산 먹물버섯 및 자매 속 균류의 학명 및 한국명에 대한 통일성이 부족한 상태이고 각 버섯에 대한 기록은 목록만 있거나 기타 버섯류와 함께 기록 중 약간의 기술만 수록되어 있을 뿐 이들에 대한 분류학적 체계 분석에 관한 연구는 거의 전무한 실정이다. 따라서 본 연구는 먹물버섯속 및 눈물버섯속 균류의 계통분류학적 분석을 위해 기존 형태 분류체계와

*Corresponding author <E-mail: dspark@niast.go.kr>

rDNA ITS(5.8S, 25S 그리고 17S 일부 포함)의 염기서열을 이용한 계통수를 비교 분석 하여, 분류학적 접근 방법의 새로운 모델을 구명하고자 실시하였다.

재료 및 방법

공시균주 및 배양조건

본 실험에 사용된 균주는 Table 1에 나타나 있다. 본 균의 배양을 위해 이용된 배지는 SAB(Sabouraud Dextrose broth)로서 Difco Co.의 제품을 이용하였다. 25°C에서 진탕 배양을 하였으며 약 15일간을 배양하였다.

Total genomic DNA 분리

Graham(1994)의 방법에 따라 냉동 건조시킨 1 g 균사체를 액체 질소에 넣고 곱게 마쇄한 다음 1 ml의 추출 용액을 (2%(w/v)hexadecyltrimethyl ammonium bromide, 100 mM Tris-HCl(pH 8.0), 1.4 M NaCl, 20 mM EDTA)에 고르게 현탁한 후 58°C에서 50분간 열처리 하였다. 15,000 rpm에서

Table 1. List of species and Genbank accession number of *Coprinus* and *Psathyrella* spp. used in this study

Species	Strains	Geographical origins	Accession No
<i>Coprinus comatus</i>	GBDS536	Mt. Kwanggyo, Kyunggi-do	AF043656 AF059584
<i>Coprinus atramentarius</i>	GBDS1008-1	Seoul	AF044060 AF059599
<i>Coprinus lagopus</i>	GBDS1415	Kwangju, Kyunggi-do	AF043660 AF059587
<i>Coprinus cinereus</i>	GBDS2249	Nepal	AF043666 AF059593
<i>Coprinus disseminatus</i>	GBDS2221	Nepal	AF043665 AF059592
<i>Coprinus echinosporus</i>	GBDS1669	Kwangneung, Kyunggi-do	AF043667 AF059594
<i>Coprinus rhizophorus</i>	ASI20013	Haenam, Cheollanam-do	AF043668 AF059595
<i>Coprinus micaceus</i>	GBDS2112	Suwon, Kyunggi-do	AF043663 AF059590
<i>Coprinus radians</i>	GBDS1075	Seoguipo, Cheju-do	AF043669 AF059596
<i>Psathyrella candolleana</i>	GBDS2191	Cheju	AF060082 AF060083
<i>Psathyrella spadiceogrisea</i>	GBDS6213	Nepal	AF082577 AF082578
<i>Stropharia rugosoannulata</i>	GBDS2488	Suwon	AF059597 AF043670

*GBDS: GenBank Dried Specimen, Molecular Genetics Division, NIAST, Suwon.

ASIS: Agricultural Science Institute Seok.

ASI: Agricultural Science Institute.

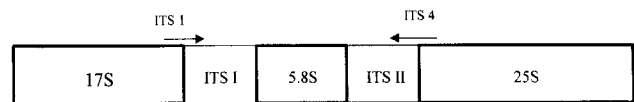


Fig. 1. A structure of rDNA gene cluster of higher fungi and primer design for PCR amplification and sequencing of ITS region used in this study.

ITS 1(forward primer):5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGC-3'(19mer), ITS 4(reverse primer):5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'(20mer).

15분간 원심분리한후 새 튜브로 옮긴 상등액에 phenol:chloroform(1:1)로 5~6회 추출한 다음 상등액을 에탄올 침전하여 DNA를 응집시켰다. 응집물을 70% 에탄올로 세척하고 200 μ l TE buffer(pH 8.0)에 녹여 사용하였다.

PCR primer 작성

*Coprinus*속 및 기타 균주의 ITS 영역을 증폭하기 위하여 White 등(1990)에 의해 보고된 곰팡이류의 ITS 영역 증폭 primer를 이용하였으며 이들의 oligomer의 염기서열은 Fig. 1과 같다.

위의 primer는 DNA synthesizer(Applied Biosystem Model 381A, CA, USA)를 이용하여 합성한 후 OPC™ cartridge를 이용하여 정제하였으며 합성된 primer양은 UV분광도계(O.D. 260 nm)로 측정하였다.

rDNA의 ITS 영역 증폭

PCR 반응은 0.5 ml microcentrifuge tube에서 실시하였고 2.5 mM dNTP, 100 pmol primer, 2.5 unit Taq DNA polymerase(Promega Co.), 5 μ l의 10x buffer(100 mM Tris pH 9.0, 50 mM KCl, 10% Triton X-100), 2.5 mM MgCl₂, 50 ng genomic DNA등을 멸균수와 잘 섞어 총량을 50 μ l로 한 후 반응액의 증발을 막기 위해 30 μ l의 mineral oil을 첨가하였다. PCR 반응 조건은 annealing 온도를 58°C로 하였으며 cycle은 35회 반복하였다.

Cloning 및 sequencing

PCR로 증폭된 rDNA ITS 영역의 염기서열을 조사하기 위해서 먼저 이들 유전자 단편을 pGEM-T vector system (Promega Co.)을 이용해 재 조합하였다. 염기서열을 결정하기 위해서 Sanger 등의 dideoxy chain termination method를 응용한 T7 Sequencing Kit(Pharmacia Biotech.)를 사용하였다.

염기서열을 이용한 유연 관계 분석 및 염기서열 등록

계통 분류도 작성을 위해 이용된 rDNA ITS 부위의 염기서열은 Clustal W 프로그램을 이용하여 정렬(alignment)시킨 후 수작업으로 보정하였다. Distance matrix는 Jukes & Cantor(1969) 방법으로 작성되었으며, 계통분류도는 MEGA의 neighbor-joining program에 의해 작성되었다. 결정된 ITS 염기서열은 GenBank(National Center for Biotechnology Information, www.ncbi.nlm.nih.gov)에 등록하였으

며 등록번호는 Table 1에 작성하였다.

결과 및 고찰

먹물버섯속 균류의 ITS I 영역의 구조 분석

곰팡이류의 ITS I 영역은 5.8S와 17S 사이에 존재한다 (Fig. 1). ITS I 부위는 중간 부위 뿐 아니라 종내에서도 변이를 갖는 것으로 밝혀졌다. 조사된 균주 중 ITS I 영역의 크기가 큰 종들은 *C. micaceus*와 *C. atramentarius*로서 약 300 bp로 나타났다. 한편 크기가 작은 종은 *C. comatus*로 약 260 bp로 조사되었다. 이들 그룹의 전반적인 크기는 258~301 bp 사이의 변이 폭을 나타내었다. 한편, 정렬 (alignment)된 ITS I 전체 영역 중 *C. comatus*는 117~186 bp에서 타 종들과 많은 차이를 보였다.

먹물버섯속 균류의 ITS II 영역 구조분석

ITS II 영역은 17S와 25S 사이에 존재한다 (Fig. 1). 정렬된 염기서열의 구조에서 종간의 변이는 발견되었으나 종내 변이는 거의 없는 것으로 밝혀졌다. 공시된 균주 중 ITS II 영역의 크기가 가장 큰 종은 *C. atramentarius*로서 약 275 bp로 나타났다. 한편 크기가 작은 종들은 *C. lagopus*, *C. cinereus*로서 각각 253 bp, 253 bp로 조사되었다. 전반적인 크기는 253 bp~275 bp 사이의 변이 폭을 보여주었다. 특히 조사된 분류군 중 *C. comatus*는 정렬된 염기서열 중 55 bp, 82 bp, 200 bp, 227 bp에서 각각 다른 종들이 모두 공통적으로 갖는 염기서열과는 다른 염기를 갖고 있거나 gap으로 밝혀져 이 종이 다른 종들과 멀리 떨어지는 결정적인 염기들로 조사되었다.

ITS 영역을 이용한 먹물버섯속 균류의 유연관계 분석

먹물버섯(*Coprinus* spp.) ITS(I, II) 영역에 대한 염기서열의 상동성은 Table 2에 나타나 있다. 이들 먹물버섯(*Coprinus* spp.)의 염기서열 상동성은 43.9% 이상이었으며, *C. comatus*는 기타 먹물버섯 종들과 일반적으로 매우 낮은 상동성을 갖는 것으로 나타났다. 염기서열의 상동성 비교를 통해 작성된 분지도에 의하면 크게 3가지 cluster로 구분되었다 (Fig. 2). Cluster I 내 종간 최저 유사도는 66.9%, Cluster II 내에서는 53.5%로 조사되었다. Cluster III에 속하는 *C. comatus*는 형태분류학에서 먹물버섯 속(*Coprinus*)의 대표종(Type species)으로 간주되고 있었으나 분자 생물학적 분류에서는 *Stropharia rugosoannulata*와 함께 가장 먼 그룹을 형성하였다. 또한, 함께 조사된 다른 먹물버섯 및 눈물버섯류와의 분지의 신뢰도(clade robustness)는 없는 것으로 조사되었다. Cluster I에는 *Coprinus lagopus*, *C. cinereus*, *C. echinosporus*, *C. rhizophorus*, *C. atramentarius*이 속하였으며, *C. disseminatus*, *C. radians*, *C. micaceus*는 Cluster II에 속하는 것으로 나타났다.

Singer(1986)의 형태적 분류체계를 보면 먹물버섯 속은 4개 절(section)로 나뉘어 있고 각 절에 여러 개의 아절

(subsection)이 있다. 그의 분류체계에 따라 조사된 균주 중 *Coprinus* 절(section) 및 각 아절에 포함되는 종들을 보면, *Coprinus* 절의 *Coprinus*(*Annulati* Lange 1915) 아절에 *C. comatus*, *Atramentarius*(Fr. 1838) 아절에 *C. atramentarius*, *Lanatulii*(Fr. 1833) 아절에 *C. lagopus*, *C. cinereus*, *C. rhizophorus*, *C. echinosporus*가 각각 속해 있고, *Micacei* Fr. (1838) 절의 *Exannulati* Lange(1915) 아절에 *C. micaceus*, *Hemerobii* Fr.(1838)절에 *C. disseminatus*이 분류되어 있다. 이와 같이 전통적 분류체계와 ITS 영역의 염기서열로 결정된 계통수(tree)와 비교해 보면, Cluster I에 속하는 분류군과 *Coprinus*절에 속하는 분류군이 *C. comatus*를 제외하고는 모두 일치하는 경향을 나타내었고, Cluster II에 속하는 종들과 형태적 분류체계의 *Micacei* 절, *Hemerobii* 절과도 일치하는 양상을 보여 주었다. *C. lagopus*와 *C. cinereus*는 과거 분류학자들 사이에서 동종 이명(Synonym)시비로 논란이 많았던 그룹으로 본 결과에서는 같은 그룹으로 나타났다.

눈물버섯속(*Psathyrella*) 균류의 ITS I 영역 구조 분석

눈물버섯속(*Psathyrella*)은 형태학적으로 먹물버섯속(*Coprinaceae*) 내의 한 자매 속(sister genus)으로서 먹물버섯속과 근연관계가 매우 가까운 그룹으로 보고되어왔다 (Lange, 1952; Massee, 1896; Reijnders, 1979; Singer, 1986). 조사된 두 종의 눈물버섯속 균류는 *Psathyrella candolleana*(GBDS2191)와 *P. spadiceogrisea*(GBDS6213)로서 이들의 ITS 영역 크기는 각각 301 bp와 298 bp로 밝혀졌다. 염기서열의 구조는 보존 부위와 매우 가까운 20~30 bp 지역에서 다른 그룹과는 달리 *C. micaceus*(GBDS2112), *C. radians*(GBDS1075), *C. disseminatus*(GBDS2221)와 매우 유사한 염기서열 구조를 보여 주었다. 한편, 조사된 눈물버섯속 균류는 *C. comatus*(GBDS536)를 제외한 기타 먹물버섯속 균류와 ITS I 영역의 크기가 유사하였다.

눈물버섯속(*Psathyrella*) 균류의 ITS II 영역 구조 분석

Psathyrella candolleana(GBDS2191)와 *P. spadiceogrisea*(GBDS6213)의 ITS II 크기는 각각 265 bp와 271 bp로 밝혀졌고, *P. candolleana*(GBDS2191)는 *C. radians*(GBDS 1075) 및 *C. disseminatus*(GBDS 2221)와 크기가 거의 같거나 동일한 것으로 조사되었다. 먹물버섯속 균류와 함께 정렬된 ITS II 영역중 눈물버섯속 균류는 155~176 bp 사이에서 *Coprinus micaceus*(GBDS2112), *C. radians*(GBDS1075), *C. disseminatus*(GBDS2221)와 공통된 염기서열 구조를 보여주었다.

ITS(I, II) 영역을 이용한 먹물버섯속 및 눈물버섯속 균류와의 계통학적 유연관계 분석

ITS 영역(5.8S, 17S, 25S 일부 포함)을 이용한 먹물버섯속 및 눈물버섯속 균류의 염기서열 상동성은 Table 2에 나타나 있다. ITS I과 II영역을 함께 정렬하여 조사된 분류군들의 염기서열 상동성은 43.9% 이상으로 조사되었다. 종간에 가

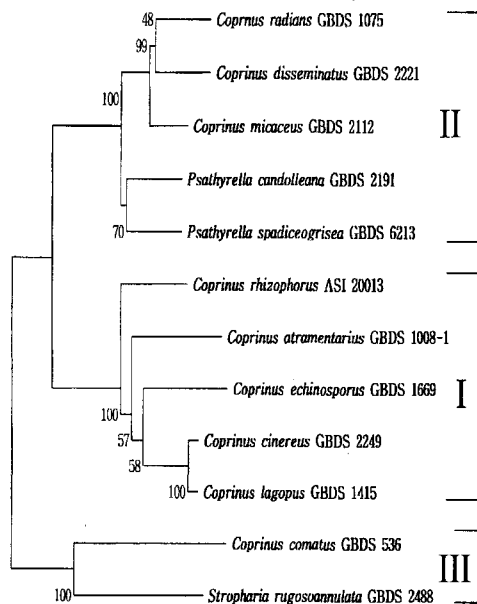


Fig. 2. Dendrogram based on comparison of ITS region sequences from *Coprinus* and *Psathyrella* spp. The branch pattern was generated by Neighbor-joining method. Number at the nodes indicate the levels of bootstrap supports based on a neighbor-joining analysis of 1,000 resampled data set.

장 높은 상동성을 보인 것은 *C. lagopus*(GBDS 1415), *C. cinereus*(GBDS2249)로서 96%를 보인 반면, *C. comatus*(GBDS536)과 *C. cinereus*(GBDS2249)는 43.9%로서 out-group으로 선발된 *Stropharia rugosoannulata*(GBDS2488)보다 더 낮은 상동성을 나타내어 ITS 영역별 분석한 결과와 마찬가지로 *C. comatus*가 먹물버섯속 내에서 표준 종(Type species)으로 정한데 대한 형태학적 접근에 의문을 갖게 되었다. 그러나 이 종을 제외한 먹물버섯속 균류들은 Singer(1985)의 절(section)별 분류 체계에 따른 것과 분지도(Fig. 2)에서의 그룹별로 나뉘어진 양상은 전반적으로 일치하는 결과를 나타내었다. 한편, 눈물버섯속(*Psathyrella*)의 균류는 형태학적 분류에서 먹물버섯속(Coprinaceae) 내에 한屬(genus)으로 분리되어 지금까지 보고되어 왔으나 ITS 영역별로 조사된 결과와 마찬가지로 먹물버섯속 내의 한 그룹(group II)에 속하는 것으로 조사되었다. 실제, 조사된 눈물버섯속 종들은 먹물버섯속 내 균류들의 중간 상동성의 범위가 보통 56~70%임에도 불구하고 속(genus)이 다른 *C. micaceus* GBDS2112와 70% 이상의 상동성을 나타낸 것과 계통분류학적 분지의 신뢰도(clade robustness)가 100을 나타낸 것은 지금까지 분류되어 왔던 것과는 분류체계 구성에 차이가 있었다. 눈물버섯속 균류는 지금까지 세계적으로 약 500여종이 보고(Van Wavern, 1985; Smith, 1972)될 정도로 다양한 종들이 알려져 왔으며 대다수의 학자들에 의해 먹물버섯속에서 분지되어 나온 그룹으로 보아 왔다(Singer, 1986; Smith, 1972). 그러나 조사된 눈물버섯속 균류들은 먹물버섯속 그룹 내에서 신뢰도 100인 분지를 형성하였다. 따라서 out-group으로 선발된 독청버섯(*Stropharia rugosoan-*

nulata GBDS2488)이 먹물버섯(*C. comatus*)과 분지를 형성한 점과 Micacei 절내에 눈물버섯속 균류가 먹물버섯속 균류와 신뢰도 100 수준의 분지를 형성한 점은 먹물버섯류가 단일 계통 진화를 해왔다는 기존의 학설과 눈물버섯속을 독립된 한 속으로 분류해온 기존의 분류 기준에 대해서도 새로운 기준이 세워져야 할 것으로 사료된다.

적 요

먹물버섯속 및 눈물버섯속 균류의 계통학적 유연관계 분석을 위해 rDNA의 cluster 중 ITS 영역을 Polymerase Chain Reaction(PCR)로 증폭하여 염기서열을 밝혔다. 이들의 ITS I, II 영역은 각각 258~301 bp, 253~275 bp의 염기쌍으로 이루어져 있었으며 균주간 ITS 염기서열의 상동성은 43.9~96%로 나타났다. 이들의 염기서열을 이용해 분류도(tree)를 작성한 결과, Singer의 형태적 분류체계와 거의 유사한 결과를 보였으나 눈물버섯속 균류들은 먹물버섯속 내 그룹 II의 종들과 함께 분지를 형성하였고 먹물버섯속의 기준종(type species)인 *C. comatus*는 조사된 다른 동일 속의 종들과의 유사도에서 50% 수준의 저조한 상동성을 보여주었다. 이와 같은 결과로 볼 때 먹물버섯류가 기존의 다수 학자들이 보고한 단일 계통진화(monophyletic evolution)를 해온 속이란 점에서 의문점을 남겼고 좀더 많은 조사가 필요하겠으나 눈물버섯속 균류도 먹물버섯속 균류와 분리시키는 것보다는 동일 속으로 분류하는 것이 바람직 할 것으로 사료되었다.

참고문헌

- Buller, A. J. H. 1922. Researches on fungi. Vol. VII. Longman's Green and Co., London, United Kingdom. 492 p.
- Buller, A. J. H. 1924. Researches on fungi. Vol. VIII. Longman's Green and Co., London, United Kingdom. 611 p.
- Buller, A. J. H. 1931. Researches on fungi. Vol. IV. Longman's Green and Co., London, United Kingdom. 329 p.
- Cho, D. H. and J. Y. Lee. 1981. The flora of higher fungi in Mt. Mudeung Area(II). *Kor. J. Mycol.* 9(2): 73-76.
- Fries, E. M. 1821. Systema Mycologicum I. Lund & Griefswald.
- Graham, G. C., Mayer, S. P. and Henry, R. J. 1994. Amplified method for the preparation of fungal genomic DNA for PCR and RAPD analysis. *Biotechniques* 16: 175-269.
- Hopple, J. S. and Vilgalys, R. 1994. Phylogenetic relationships among coprinoid taxa and allies based on data from restriction site mapping of nuclear rDNA. *Mycologia* 86(1): 96-107.
- Higgins, D. G. and Sharp, P. M. 1988. Clustal: a package for performing multiple sequence alignment on a computer. *Gene* 73: 237-244.
- Jukes, T. H. and Cantor, C. R. 1969. Evolution of protein molecules, pp. 21-132. In: H. N. Munro (ed.), Mammalian Protein Metabolism. Academic Press, N. Y.

- Kuhner, R. 1928. Le development et la position taxonomique de l' *Agaricus disseminatus* Pers. *Le Botaniste* **20**: 147-156.
- Kuhner, R. and Romagnesi. 1978. Flore analytique des champignons superieurs. 1st ed. Masson, Paris. 556 p.
- Kumar, S., Tamura, K. and Nei, M. 1993. MEGA: molecular evolutionary genetics analysis, version 1.0. The Pennsylvania State University, University Park.
- Lange, M. 1952. Species concept in the genus *Coprinus*. *Dansk Bot. Ark.* **14**: 1-164.
- Massee, G. 1896. A revision of the genus *Coprinus*. *Ann. Bot. (London)* **10**: 123-184.
- May, G., L. Le Chevanton, and Pukkila, P. J. 1991. Molecular analysis of the *Coprinus cinereus* mating type A factor demonstrates an unexpectedly complex structure. *Genetics* **128**: 529-538.
- Mitchell, J. I., Robert, P. J. and Moss, S. T. 1995. Sequence or Structure?/A short review on the application of nucleic acid sequence information to fungal taxonomy. *Mycologist* **9**(2): 67-75.
- Pukkila, P. J., Yashar, B. M. and Binninger, D. M. 1984. Analysis of meiotic development in *Coprinus cinereus*. In: Controlling events in meiosis. *Symp. Soc. Exp. Biol.* **38**: 177-194.
- Reijnders, A. F. M. 1979. Developmental anatomy of *Coprinus Persoonia* **10**: 383-424.
- Smith, A. H. 1971. The origin and evolution of Agaricales. Pp. 481-504. In: Evolution in the higher basidiomycetes. Ed., R. H. Peterson. Univ. of Tennessee Press, Knoxville.
- Singer, R. 1986. The Agaricales in modern taxonomy. 4th ed. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany. 981 p. +88pl.
- Saitou, N. and Nei, M. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* **4**: 406-425.
- White, T., Burns, J., Lee, S. and Taylor, J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Eds., M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, and T. J. White. Academic Press, San Diego, California. 482 p.
- 박동석, 고승주, 김양섭, 석순자, 송재경, 여윤수, 류진창, 성재모. 1999. 떡물버섯류(*Coprinus* spp.)의 ITS II 영역 염기서열에 의한 유연관계 분석. *한국균학회지* **27**: 27-31.
- 박동석, 고승주, 류진창, 성재모. 1999. ITS II 영역의 DNA 염기서열 분석에 의한 불로초(*Ganoderma*) 속의 계통분류학적 고찰. *한국균학회지* **27**: 39-43.
- 籙木德二. 1940. 鮮滿實用林業便覽. pp. 1-5.