

Ampelomyces quisqualis 94013의 오이흰가루병균에 대한 기생적 특성

이상엽* · 김홍기¹

농촌진흥청 농업과학기술원 식물병리과, ¹충남대학교 농과대학 농생물학과

Parasitic Characteristics of *Ampelomyces quisqualis* 94013 to Powdery Mildew Fungus of Cucumber

Sang-Yeob Lee* and Hong-Gi Kim¹

Division of Plant Pathology, National Institute of Agricultural Science and Technology,
Rural Development Administration, Suwon 441-707, Korea.

¹Department of Agricultural Biology, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea

ABSTRACT: An isolate of the prospective hyperparasite, *Ampelomyces quisqualis* 94013 (AQ94013) was selected for the use of biological control of cucumber powdery mildew caused by *Sphaerotheca fuliginea*. Examination for the parasitism processes by scanning electron microscopy and light microscopy showed that conidia of AQ94013 germinated on conidia, conidiophores and hyphae of *Sphaerotheca fuliginea* four hours after inoculation. Appressorium-like structures were developed and attached to the hyphae of *S. fuliginea* seventeen hours after inoculation. Hyphae of AQ94013 penetrated into hyphae of *S. fuliginea* twenty-four hours after inoculation. Pycnidia of AQ94013 were produced in the hyphae and the basal part of conidiophores of *S. fuliginea* forty four hours after inoculation. The pycnidia of AQ94013 matured forty eight hours after inoculation, and the conidia were discharged from the ostioles of the pycnidia fifty two hours after the inoculation. At the same time, hyphae and conidiophores of *S. fuliginea* were distorted and died. Also, concentrated culture filtrate and culture filtrate of AQ94013 had not suppressed the cucumber powdery mildew fungus as water treatment. Therefore, mode of action of AQ94013 was assumed to be parasitism on powdery mildew fungi.

KEYWORDS: *Ampelomyces quisqualis* 94013 (AQ94013), Cucumber powdery mildew, Hyperparasite, Parasitic characteristics, Biocontrol

절대기생균인 흰가루병균은 중복기생자(hyperparasite)에 의해 많은 지역에서 영향을 받고 있으며, 이들은 온대지역에 널리 분포되어 발생되고 있기 때문에 이들 균에 대한 생물학적 방제의 적용가능성이 강조되어 왔다(Linnemann, 1968; Hashioka, 1974; Lee, 1976; Spencer, 1978; Hijwegen, 1986, 1992b). 흰가루병균의 중복기생균 *Ampelomyces quisqualis*는 흰가루병균을 변색시키며, 흰가루병균의 분생자경, 균사, 자낭각과 같은 모든 부분에 침입하고 붕괴시켜 새로운 포자형성을 억제한다. 이 균은 야외에서 늦여름과 가을에 주로 발견되는 것으로 보고되었다(Emmons, 1930; Yarwood, 1932; Speer, 1978a; Philipp and Crüger, 1979).

외국에서는 흰가루병에 대한 생물학적 방제법을 개발하기 위하여 35종의 미생물을 이용하여 연구하고 있으며(Mathur and mukerji, 1981; Koc and Defago, 1983; Malathrakis, 1985; Hijwegen, 1986, 1988, 1989, 1992a, 1992b; Traquiar et al., 1988; Klecan et al., 1990; Kiss and Vajna, 1993; Verhaar and Hijwegen, 1993; Belanger et al., 1994; Nelson and Gubler, 1995), 그 중에서 흰가루병균에

직접 기생하는 특성을 이용한 *Ampelomyces quisqualis* Ces. ex Schlecht(Hijwegen, 1988, 1989, 1992b; Kiss and Vajna, 1993; Hofstein, 1996)와 *Verticillium lecanii*(Zimm.) Viegas (Belanger et al., 1998), 항생물질을 생성하여 흰가루병을 방제하는 *Tilletiopsis minor* Nyland, *Tilletiopsis albescens* Gokhale, *Sporothrix flocculosa*와 *Sporothrix rugulosa*(Belanger et al., 1998) 등이 매우 효과적인 것으로 보고되어 왔다(Klecan et al., 1990; Hijwegen, 1992b; Belanger et al., 1994; Urquhart et al., 1994).

특히, *A. quisqualis*는 많은 작물의 흰가루병 방제를 위한 미생물농약의 대상으로서의 가능성이 연구되어 왔는데, 붉은토기풀흰가루병(Yarwood, 1932), 사과흰가루병(Odintsova, 1975), 포도흰가루병(Falk et al., 1995a, 1995b), 장미흰가루병(Hajlaoul and belanger, 1991), 딸기흰가루병(Nelson and Gubler, 1995), 멜론흰가루병(Mcgrath and Shishkoff, 1996), 오이흰가루병(Sundheim, 1986; Sztejnberg et al., 1989; Shin and Kyeung, 1994), 당근흰가루병(Sztejnberg and Mazar, 1985) 등 많은 작물의 흰가루병방제에 효과가 인정되었다.

흰가루병균에 대한 *A. quisqualis*의 감염기작에 대한 연

*Corresponding author <E-mail: lsy1111@rda.go.kr>

구결과, 이 균은 흰가루병균의 세포벽을 뚫고 침입한 균사가 세포벽에 부착기와 같은 구조와 병자각을 형성하는 것으로 알려져 왔다(Hashioka, 1976; Speer, 1978b; Sundheim, 1986). *A. quisqualis*의 잠복기는 5일 내지 6일이며(Yarwood, 1932; Philipp and Crüger, 1979), 대사물질이나 접종원의 물리적 파괴에 의해서 식물병원균에 영향을 줄 수 있다고 주장된 바 있으나(Speer, 1978b), *A. quisqualis*가 *Sphaerotheca fuliginea*의 균사생장, 포자형성과 포자발아를 억제할 수 있는 세포독소(cell toxin)를 생성하지 않는 것으로 알려졌다(Emmons, 1930; Beuther et al., 1983).

*A. quisqualis*가 흰가루병균에 침입후 침입받은 흰가루병균의 균사가 점차 퇴화됨에도 불구하고 침입 초기에는 흰가루병균의 세포내에서 이 균이 정상적으로 성장하지만, 후기에는 흰가루병균의 세포 원형질이 변형되어 죽는다는 것으로 알려져 있다(Yukawa et al., 1971; Hashioka, 1974, 1976).

본 연구는 온실 및 시설하우스 내에서 연중 재배되는 오이에 가장 심각한 피해를 주는 흰가루병에 대한 보다 체계적이고 우리나라 현실에 알맞은 효과적인 생물학적 방제 체계를 확립하고자 수행되었다. 이를 위해 흰가루병 증복기생균의 일종인 *Ampelomyces quisqualis* 94013을 우수 균주로 선발하여, 오이 흰가루병균에 대한 그들의 감염기작을 밝힌 결과를 보고하고자 한다.

재료 및 방법

시험균주

본 실험에서 사용된 *Ampelomyces quisqualis* 94013은 흰가루병 병반에서 분리한 290 균주 중에서 오이흰가루병균에 가장 기생력이 우수한 균으로 선발한 균주이다. 이 균주를 보리곡립배지에 접종하여 30°C에서 배양 10일 후 형성된 병포자를 거즈로 2회 걸러서 포자현탁액을 제조하였다.

접종방법 및 배양

A. quisqualis 94013가 흰가루병균(*Sphaerotheca fuliginea*)에 침입하여 죽이는 과정을 조사하기 위하여 두 가지 방법으로 관찰하였다. 오이흰가루병균에 감염된 3엽기의 잎에 포자현탁액(5.0×10^6 /ml)을 처리하여 온도가 24°C이고, 습도가 80%이며 12시간 주기로 형광등이 조사되는 생육상에 넣은 다음, 4시간부터 6일까지 시간별 간격으로 잎을 따서 조사하였다. 조사할 잎은 5×5 mm 크기로 잘라서 주사전자현미경(Scanning Electronic Microscope)과 광학현미경으로 관찰하였다.

주사전자현미경(SEM) 관찰

주사전자현미경(SEM)으로 관찰하기 위한 시료는 karovsky's 용액에 넣고 4°C 냉장고에 24시간 이상 보관한 다음, 0.05 M cacodylate buffer에 3회 씻고, 1% osmic acid

용액에 시료를 담가서 2시간 동안 4°C 냉장고에 두었다. 그 후 0.05 M cacodylate buffer로 3회 씻은 다음, 에칠알콜 50%부터 100%까지 단계적으로 60분씩 탈수하고, amyliacetate 용액으로 60분씩 2회 담가서 탈수시켰다. 그 후 CO₂ 가스로 건조한 다음, Ion coater로 코팅후 증복기생균의 포자발아단계부터 병자각형성 단계까지 흰가루병균에 침입하는 과정을 관찰하였다.

광학현미경 관찰

광학현미경으로 관찰하기 위해서는 유리페트리디쉬에 kimswipe를 깔고 acetic acid + 100% ethyl alcohol을 1:3으로 혼합한 용액을 넣은 다음, 흰가루병균이 있는 잎부분을 밑으로 하여 넣고, 24시간 동안 상온에서 탈색시켰다. 그리고 새로운 페트리디쉬에 kimswipe를 깔고 멸균수를 부어 흰가루병균이 있는 잎부분의 시료를 밑으로 하여 24시간 수세하였다. 그후 시료를 슬라이드그라스 위에 놓고 0.1% anilin blue용액에 10분간 침지하여 염색한 다음, 수세후 광학현미경으로 관찰하였다.

배양여액의 흰가루병의 억제효과 검정

A. quisqualis 94013의 배양여액의 흰가루병 억제효과를 검정하기 위하여 포트에 은성백다다기 오이를 파종하여 본엽 2엽기때 흰가루병균을 접종한 다음 5일 후 포자현탁액, 포자현탁액 + 배양여액, 배양여액, 물처리로 구분하여 8포트씩 처리하였다. 처리된 포트는 식물생육상(온도 25°C, 형광등 12시간 주기)내에서 8일간 배양한 다음 흰가루병의 병반면적율을 조사하였다.

결과 및 고찰

A. quisqualis 94013의 포자현탁액을 오이흰가루병에 걸린 오이잎에 처리하여 증복기생균의 포자가 발아하여 오이흰가루병균에 침입하는 과정을 주사전자현미경으로 조사한 결과, 포자현탁액 처리후 배양 4시간 만에 흰가루병균의 분생포자, 분생자경 및 균사에서 AQ94013의 포자가 발아하기 시작하여 배양 17시간만에 유사부착기가 형성되었다(Fig. 1B, C; Fig. 2B). AQ94013은 흰가루병균의 균사, 분생자경 및 포자에 붙어서 압력을 가해도 떨어지지 않았다. 이 균의 포자는 발아하여도 기주인 흰가루병균이 없으면 식물체 위에서 다른 식물 병원균의 부착기와 같은 형태는 형성하지 않고 균사만 성장하였다(Fig. 1E). 유사부착기의 모양은 둥근 빨판같이 생겼으며, 이러한 형태는 본인이 처음 관찰한 것으로서 아직까지 이에 관한 연구보고는 없다.

광학현미경으로 조사한 결과, 배양 4시간 만에 AQ94013의 포자가 흰가루병균의 분생포자위에서 발아하였으며(Fig. 2A), 17시간 배양후에는 흰가루병균의 균사에 부착되어 있는 AQ94013의 분생포자가 관찰되었다(Fig. 2B). 24시간 배양 후에는 이 기생균에 의해 침해된 흰가루병균의

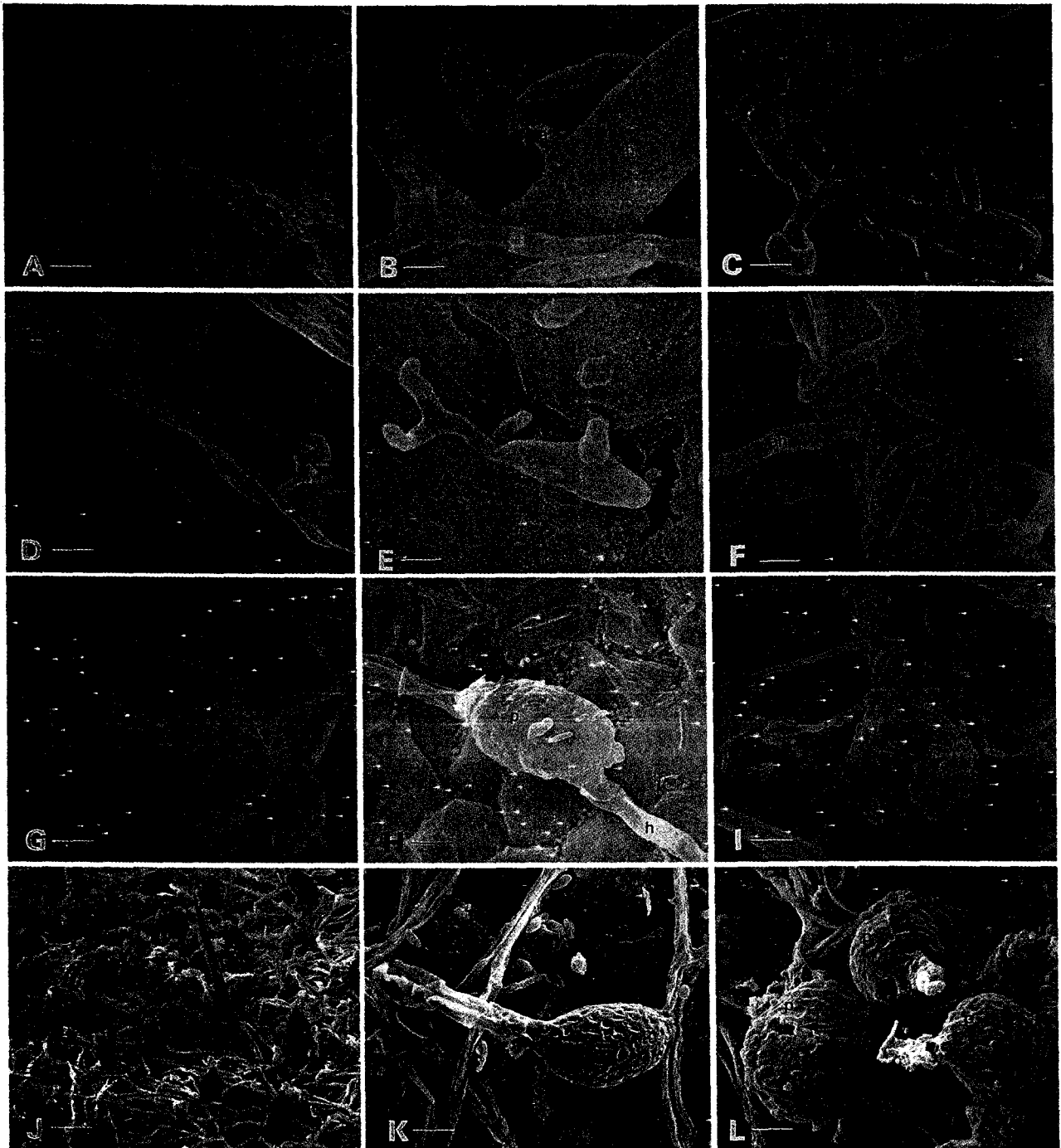


Fig. 1. Morphological features of *Ampelomyces quisqualis*94013 (AQ94013) attacking *Sphaerotheca fuliginea* observed by a scanning electron microscope. A, germinated conidia of AQ 94013 on a conidiophore (cp) and a hypha of *S. fuliginea* four hours after inoculation (scale bar = 15 μ m); B & C, an appressorium(a) of AQ94013 formed on a hypha(h) of *S. fuliginea* 19 hr after inoculation (scale bar = 2.9 μ m); D, hyphae(h) of AQ94013 grown on a hypha of *S. fuliginea* 22 hr after inoculation (scale bar = 7 μ m); E, a germinated conidium(c) of AQ94013 on a leaf surface of cucumber (scale bar = 2.9 μ m); F, hyphae (ah) of AQ94013 coiled on and penetrated into a hypha of *S. fuliginea* 24 hr after inoculation (scale bar = 2.9 μ m). G, young pycnidia(p) of AQ94013 formed in the conidiophores of *S. fuliginea* 44 hr after inoculation (scale bar = 25 μ m); H & I, pycnidia(p) of AQ94013 formed in the hyphae(h) of *S. fuliginea* 52 hr after inoculation (scale bar = 10 μ m); J, pycnidia(p) of AQ94013 produced on the mycelium of *S. fuliginea* (scale bar = 50 μ m); K, a pycnidium(p) of AQ94013 in a conidiophore (cp) of *S. fuliginea* 52 hr after inoculation (scale bar = 15 μ m); L, matured pycnidia(p) with ostioles of AQ94013 (scale bar = 8 μ m).

균사표면이 함몰되어 보였다(Fig. 1F). 44시간 배양 후에는 흰가루병균의 분생자경 기부와 균사에 작은 서양배 모양

의 기구가 형성되었으며(Fig. 1G, Fig. 2D), 48시간 배양 후에는 AQ94013의 병자각이 형성되었다(Fig. 2E). 52시간

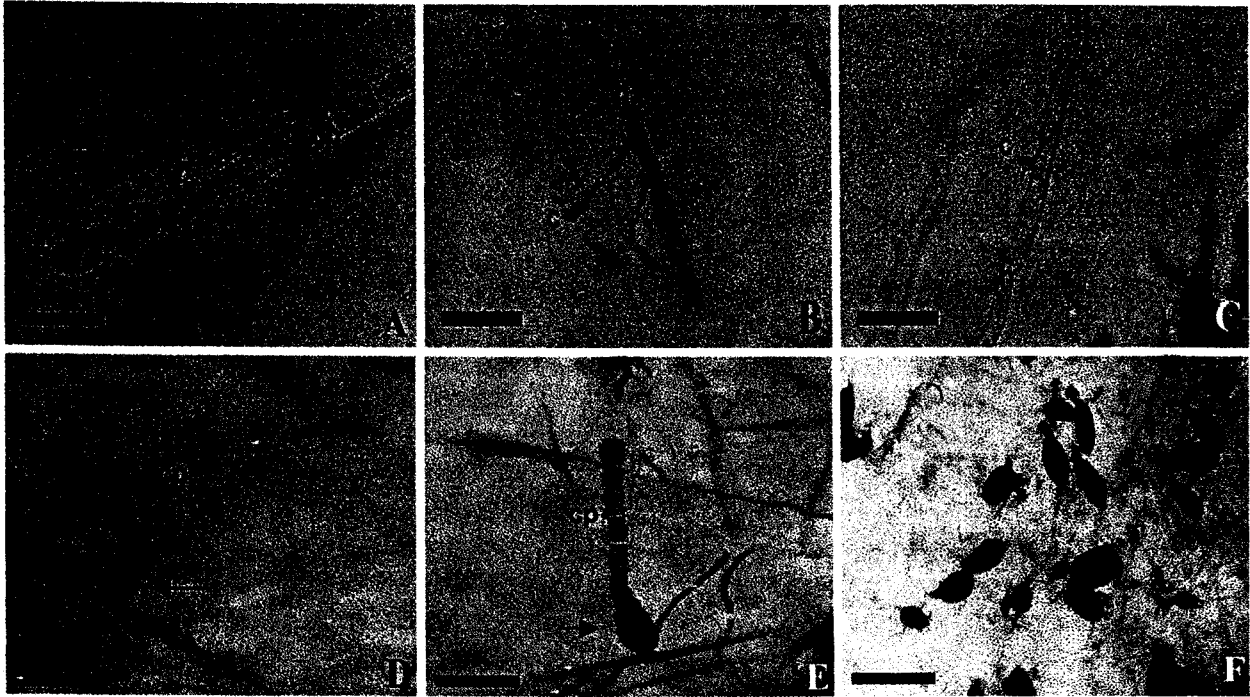


Fig. 2. Process of hyperparasitism of *Ampelomyces quisqualis* 94013 (AQ94013) on *S. fuliginosa*. A, a germinated conidium of AQ94013 attached to a conidium of *S. fuliginosa* four hours after inoculation (scale bar = 15 μ m); B, appressoria of AQ94013 attached to hyphae of *S. fuliginosa* 17 hr after inoculation (scale bar = 10 μ m); C, a hypha of AQ94013 parasitized into a hypha of *S. fuliginosa* 24 hr after inoculation (scale bar = 15 μ m); D, a young pycnidium of AQ94013 developed in the basal part of a conidiophore (cp) of *S. fuliginosa* 44 hr after inoculation (scale bar = 15 μ m); E, a matured pycnidium developed in a conidiophore of *S. fuliginosa* 48 hr after inoculation (scale bar = 30 μ m); F, matured pycnidia of AQ94013 52 hr after inoculation (scale bar = 60 μ m).

배양후에는 성숙된 AQ94013의 병자각 공구(Ostiole)에서 병포자가 분출되어 나왔으며, 흰가루병균의 분생자경은 말라죽어 포자를 형성하지 못하였다(Fig. 1L, Fig. 2F).

Yukawa *et al.*(1971)은 *Microsphaera euonymi-japonica*의 분생자경 끝부분에 *A. quisqualis*가 기생하여 생긴 병자각을 SEM으로 관찰하였으며, Shin *et al.*(1994)은 *Uncinuliella simulans*에서 기생한 *A. quisqualis*도 같은 위치에서 병자각이 형성되는 것을 확인하였다. 그러나 본인의 실험결과, 분생자경의 끝부분에 형성된 병자각은 관찰되지 않았다. Hashioka(1974)는 *A. quisqualis*의 기생방식을 직접기생(직접)과 간접기생(거리)으로 나누었으며, 직접기생에는 무흡기형과 흡기형으로 세분하였다. 무흡기형은 기주체내에 영양흡수세포를 삼입하지 않으며, 3종류가 있는데, 첫째는 기생자가 기주에 접하면 기주세포의 기공이 열려서 기주 원형질이 기생자의 세포에 유입되는 방식, 둘째는 기생자가 흡착세포(buffer cell)에서 기주에 부착하는 방식이며, 셋째는 기생자의 균사가 기주내로 뚫고 들어가서 균사상태로 있으면서 기주 원형질의 변질이 늦게 이루어지는 것이다. 그는 셋째방식이 *A. quisqualis*의 침입형태라 하였는데, 본 실험에서 광학현미경으로 관찰한 결과, 흰가루병균의 균사세포내에 기생균의 균사가 있는 동안에 기주세포의 형태변화는 없었으며, 기생균의 병자각이 형성된 후에 흰가루병균의 균사와 분생자경이 뒤틀리거나 죽는 증상이

관찰되었다(Fig. 1C).

*Sphaerotheca fuliginosa*의 균사생장, 포자형성 및 포자발아를 억제할 수 있는 *A. quisqualis*는 세포독소(cell toxin)를 형성하지 않는 것으로 보고되었다(Emmons, 1930; Beuther, 1981). *A. quisqualis*가 흰가루병균의 균사, 분생자경 및 자낭각에 침입하여 부착기와 같은 침입구조를 만든 다음 기계적인 침입과 효소적인 침입과정의 결합으로 기주세포의 벽을 관통하는 것으로 보고된 바 있다(Sundheim, 1986). 본인의 관찰 결과, 흰가루병균에 기생균의 유사부착기가 부착되어 힘을 가해도 떨어지지 않는 것으로 나타났다(Fig. 1B, C; Fig. 2B).

Hashioka *et al.*(1976, 1980)은 *A. quisqualis*의 침입균사가 침입받은 기주의 균사가 점차 퇴화됨에도 불구하고 기주의 세포내에서 정상적으로 성장하고, 기주세포의 공격막을 통하여 이동하며, 침입초기에는 기주세포의 원형질이 건전하나 후기에 원형질이 변형되어 죽는다고 하였다. *A. quisqualis*의 균사끝 주변의 기주 원형질에서 하나의 제한된 투명대(hyaline zone)가 형성되어 세포의 효소활성이 나타나고(Hashioka *et al.*, 1980), *A. quisqualis*가 초기에는 생물의존 영양단계(biotrophic phase)이고, 후기에는 살생생물 단계(necrotrophic phase)이므로 기생당한 흰가루병균의 균사는 생장을 계속할 수 있지만 분생자경위에서의 포자형성은 생물의존 영양단계에서 멈춘다(Philipp, 1985). *A.*

*quisqualis*의 세포효소가 흰가루병균의 포자형성을 저해하여 기생의 생물적영양단계에서 기주의 에너지대사, 단백질합성, 세포벽 합성을 저해하는 반면에 단백질과 세포막에는 거의 영향을 미치지 않는다(Philipp, 1985).

흰가루병균에 대한 *A. quisqualis*의 감염기작에 관한 연구는 많이 이루어져 왔다(Yukawa, 1971; Hashioka, 1974, 1980; Sundheim, 1986; Galper *et al.*, 1985; Philipp, 1985). 이 균의 흰가루병균내 잠복기는 5~6일로 보고되어 있으나(Yarwood, 1932; Philipp and Crüger, 1979), 본인의 실험결과, 25°C에서는 4시간 후에 AQ94013의 분생포자는 흰가루병균의 분생포자, 분생자경 및 균사에서 발아하였다. 17시간 후에 유사부착기를 형성하며, 24시간 내에 침입이 완료되었다. 또한 AQ94013은 52시간 만에 병자각을 형성하여 그 잠복기가 기존의 보고된 잠복기보다 더 짧은 것으로 나타나 알려져 있는 것보다 흰가루병균에 보다 빠르게 기생할 수 있는 것으로 밝혀져서 기 보고된 균주와 달리 오이 흰가루병균에 빠른 기생적 특징을 가지고 있었다. 我孫子 和雄(1999)은 오이흰가루병균(*Sphaerotheca fuliginea*)의 잠복기는 5~6일이며 분생자세대로 제2차전염을 반복하여 만연한다고 하였는데, AQ94013은 흰가루병균에 보다 빠르게 기생하여 흰가루병균의 제2차 전염으로 확산되는 것을 방지할 수 있는 좋은 장점을 가지고 있었다(Fig. 3).

중복기생균의 포자현탁액, 배양액, 농축한 배양액을 조합하여 오이흰가루병이 발생하기 시작하는 시기에 처리한 다음, 8일만에 흰가루병의 병반면적율을 조사한 결과, 포자현탁액 처리구에서는 13.3% 발생하였으며, 배양액처리구에서는 73.6% 발생하여 물처리구와 큰 차이가 없어 흰가루병 억제효과가 없었다. Czapek Dox agar 배지, PDB와 asparagin 액체배지에서 10일 배양한 배양액과 이를 ethylen acetate 에 농축시킨 후 10:1로 희석한 것을 흰가루병균에 이병된 오이잎에 처리한 것과 먼저 배양여액을 처리하고, 흰가루병균을 접종하여 조사하였을 경우에도 무처리와 차

Table 1. Control of powdery mildew on cucumber leaves by treatment with spore suspension, culture filtrate and concentrated culture filtrate of AQ94013

Treatment	% lesion area ^{a)}
Spore suspension (10 ⁶ /ml)	13.3
Culture filtrate	73.6
Concentrated culture filtrate	78.0
Spore suspension+culture filtrate	14.1
Water	78.3

^{a)}Measurement was made eight days after treatment.

이가 없었다(Table 1).

Beuther(1983)의 보고에서 Schonbeck(1980)는 중복기생균의 대부분이 독소나 효소를 분비하여 활성이 나타나며, 간접적으로 식물에 저항성을 증가시키거나 잎을 황화시킬 수도 있다고 하였다. 한편 *A. quisqualis*의 한 균주에서 Ampelomycin이라는 독소를 분리하여 흰가루병균을 억제하였다고 보고하였는데(Puzanova, 1988; Yakushkina *et al.*, 1994), 많은 다른 연구자들에 의해 *A. quisqualis*는 독소를 생성하지 않는 것으로 밝혀졌다(Emmons, 1930; Buether *et al.*, 1983; Philipp, 1979, 1985; Sundheim, 1986). 본 실험에서도 AQ94013의 배양액과 농축한 배양액을 처리한 결과에서 흰가루병균에 대한 억제효과가 없었으므로 *A. quisqualis*의 흰가루병 억제기작은 독소생성에 의한 것이 아니고 직접 기생하여 흰가루병균을 죽이는 것으로 나타났다.

적 요

흰가루병에 대하여 생물적 방제제로 선발된 *Ampelomyces quisqualis*94013(AQ94013)의 포자현탁액을 처리하여 오이 흰가루병균(*Sphaerotheca fuliginea*)에 대한 침입과정을 전자현미경과 광학현미경으로 관찰한 결과, 포자현탁액 처리 후 4시간 만에 포자가 흰가루병균의 분생포자, 분생자경 및 균사위에서 발아하고, 17시간 후에는 유사부착기가 형성되어 흰가루병균의 균사에 부착되었다. 24시간 후에는 균사내에 침입하였으며, 44시간 후에는 흰가루병균의 균사와 분생자경의 허부에 AQ94013의 병자각이 형성되기 시작했다. 48시간 후에는 병자각이 성숙되었으며, 52시간 후에는 병자각의 공구에서 병포자가 분출되고, 흰가루병균의 균사 및 분생자경은 변형되어 죽었다. 한편, 오이흰가루병균에 대하여 *A. quisqualis* 94013의 배양여액을 농축하여 처리한 결과에서 물처리와 차이가 없었으므로 흰가루병균에 대한 감염기작은 *A. quisqualis* 94013가 독소생성에 의한 것이 아니라 직접기생에 의하여 흰가루병균을 죽이는 것으로 판단된다.

참고문헌

我孫子 和雄. 1999. 알코올によるウドン코病等の防除技術に關

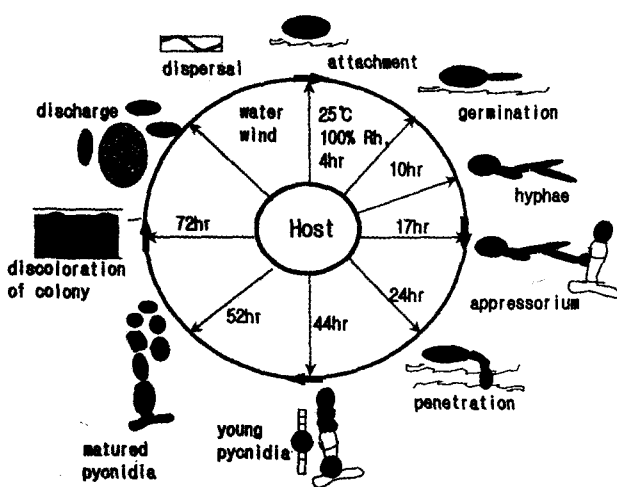


Fig. 3. Schematic diagram of hyperparasitism of *Ampelomyces quisqualis*94013 (AQ94013) on powdery mildew fungi, *Sphaerotheca fuliginea*.

- する調査研究. うどんこ病菌の生態と防除. 35-50 Pp. 社団法人アルコール協会.
- Belanger, R. R., Dik, A. J. and Menzies, J. M. 1998. Powdery mildews recent advances toward integrated control. In : Plant-microbe Interactions and Biological Control. (Ed. Boland, G. J. and Kuykendall, D. L.). Marcel Dekker, New York.
- Belanger, R. R., Labbe, C. and Jarvis, W. R. 1994. Commercial scale control of rose powdery mildew with a fungal antagonist. *Plant Dis.* **78**: 420-424.
- Beuther, E., Philipp, W. D. and Grossman, F. 1981. Untersuchungen zum Hyperparasitismus von *Ampelomyces quisqualis* auf Gurkenmehltau (*Sphaerotheca fuliginea*). *Phytopath. Z.* **101**: 265-270.
- Beuther, E., Philipp, W. D. and Grossmann, F. 1983. Nachweis polysaccharid-abbauender Enzyme in Kulturfiltrat des Mehltauhparasiten *Ampelomyces quisqualis*. *Phytopathol. Z.* **106**: 365-368.
- Emmons, C. W. 1930. *Cicinnobolus cesatii*, a study in host parasite relationships. *Bull. Torrey Bot. Club.* **57**: 421-441.
- Falk, S. P., Gadoury, D. M., Cortesi, P., Pearson, R. C. and Seem, R. C. 1995a. Parasitism of *Uncinula necator* cleistothecia by the mycoparasite *Ampelomyces quisqualis*. *Phytopathology* **85**: 794-800.
- Falk, S. P., Gadoury, D. M., Pearson, R. C. and Seem, R. C. 1995b. Partial control of grape powdery mildew by the mycoparasite *Ampelomyces quisqualis*. *Plant Disease* **79**: 483-490.
- Hajlaoui, M. R. and Belanger, R. R. 1991. Comparative effects of temperature and humidity on the activity of three potential antagonists of rose powdery mildew. *Neth. J. Plant Pathol.* **97**: 203-209.
- Hashioka, Y. 1974. 菌につく菌. 化学と生物 **12**(11): 731-739.
- Hashioka, Y. and Nakai, Y. 1976. Fine structure of *Cicinnobolus* - *Erysiphales* interfaces. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan* **42**: 341.
- Hashioka, Y. and Nakai, Y. 1980. Ultrastructure of pycnidial development and mycoparasitism of *Ampelomyces quisqualis* parasitic on *Erysiphales*. *Trans. Mycol. Soc. Japan* **21**: 329-338.
- Hijwegen, T. 1986. Biological control of cucumber powdery mildew by *Tilletiopsis minor*. *Neth. J. Plant Pathol.* **92**: 93-95.
- Hijwegen, T. 1988. Effect of seventeen fungicolous fungi on sporulation of cucumber powdery mildew. *Neth. J. Plant Pathol.* **94**: 185-190.
- Hijwegen, T. 1989. Effect of culture filtrates of seventeen fungicolous fungi on sporulation of cucumber powdery mildew. *Neth. J. Plant Pathol.* **95**(supplement 1): 95-98.
- Hijwegen, T. 1992a. Biological control of cucumber powdery mildew with *Tilletiopsis minor* under greenhouse conditions. *Neth. J. Plant Pathol.* **98**: 221-225.
- Hijwegen, T. 1992b. Glycolytic activities in some fungicolous fungi. *Neth. J. Plant Pathol.* **98**: 91-98.
- Hofstein, R. 1996. *Ampelomyces quisqualis*, a new biofungicide to control powdery mildew in grapes. in Brighton Crop Protection Conference-Pests and Diseases, vol. 1: 34-40. British Crop Protection Council, Farnham, UK.
- Kiss, L. and Vajna, L. 1993. Biological control of powdery mildew fungi using their *Ampelomyces* spp. hyperparasites. Abstracts of the 3rd Crop Protection Conference, Keszthely, p. 26 (in Hungarian).
- Klecan, A. L., Hippe, S. and Somentlle, S. C. 1990. Reduced growth of *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* induced by *Tilletiopsis pallescens*. *Ecology and Epiphytology* **80**: 325-331.
- Koc, N. K. and Defago, G. 1983. Studies on the host range of the hyperparasite *Aphanocladium album*. *Phytopathol. Z.* **107**: 214-218.
- Lee, B. H. 1976. Mycoparasitic fungi in Korea. part 1. Mycoparasitic fungi on the pathogen of powdery mildew. *Bull. Appl. Nat. Sci. (Konkuk Univ.)* **2**: 7-11.
- Linnemann, G. 1968. *Ampelomyces quisqualis* Ces., ein Parasit auf Mucorineen. *Archiv für Mikrobiologie* **60**: 59-75.
- Malathrakis, N. E. 1985. The fungus *Acremonium alternatum* Linc ex Fr., a hyperparasite of the cucurbits powdery mildew pathogen *Sphaerotheca fuliginea*. *Z. Pflanzkrankh. Pflanzensch.* **92**: 509-515.
- Mathur, M. and Mukerji, K. G. 1981. Antagonistic behaviour of *Cladosporium spongiosum* against *Phyllactinia dalbergiae* on *dalbergia sissoo*. *Angew. Bot.* **55**: 75-78.
- McGrath, M. T. and Shishkoff, N. 1996. Evaluation of AQ10 (*Ampelomyces quisqualis*) for cucurbit powdery mildew under field conditions. *Phytopathology* **86**(11): 53.
- Nelson, M. D. and Gubler, W. D. 1995. Evaluation of biological and chemical agents for control of strawberry powdery mildew, *Sphaerotheca macularis* f. sp. *fragariae*. *Phytopathology* **85**: 1041 (Abstr.).
- Odintsova, O. V. 1975. Role of hyperparasite, *Cicinnobolus cesatii* deBary, in suppressing powdery mildew on apple trees. *Mikologija i Fitopatologija* **9**: 337-339.
- Philipp, W. D. 1985. Extracellular enzymes and nutritional physiology of *Ampelomyces quisqualis* Ces., hyperparasite of powdery mildew *in vitro*. *Phytopathol. Z.* **114**: 274-283.
- Philipp, W. D. and Crüger, G. 1979. Parasitismus von *Ampelomyces quisqualis* auf Echten Mehltaupilzen an Gurten und anderen Gemusearten. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzensch.* **86**: 129-142.
- Puzanova, L. A. 1988. The biological preparation of ampelomycin and method of its production. *Mikologiyai Fitopatologiya* **22**: 340-342.
- Shin, H. D. and Kyeung, H. Y. 1994. Isolation of hyperparasitic fungi to powdery mildews and selection of superior isolates for biocontrol of cucumber powdery mildew. *RDA Journal of Agricultural Science* **36**: 141-151.
- Speer, E. O. 1978a. *Ampelomyces cesatii* (Fungi, Sphaeropsidales). *Taxon* **27**: 543-562.
- Speer, E. O. 1978b. Contribution to the morphology of *Ampelomyces quisqualis* Ces. *Sydowia* **31**: 242-246.
- Spencer, D. M. 1978. The Powdery Mildew. London. Academic Press.

- Sundheim, L. 1986. Use of hyperparasites in biological control of biotrophic plant pathogens. In : Microbiology of the Phyllosphere (ed. N. j. Fokkema and J. van den Heuvel). Cambridge Univ. Press, Cambridge, Pp. 333-347.
- Sztejnberg, A. and Mazar, S. 1985. Biocontrol of cucumber and carrot powdery mildew by *Ampelomyces quisqualis*. *Phytopathology* **75**: 1301-1302 (Abstr.).
- Sztejnberg, A., Galper, S., Mazar S. and Lisker, N. 1989. *Ampelomyces quisqualis* for biological and integrated control of powdery mildews in Israel. *J. Phytopath.* **124**: 285-295.
- Traquiar, J. A., Shaw, L. A. and Jarvis, W. R. 1988. New species of *Stephanoascus* with *Sporothrix* anamorphs. *Can. J. Bot.* **A159**(66): 926-933.
- Urquhart, E. J., Menzies, J. G. and Punja, Z. K. 1994. Growth and biological control activity of *Tilletiopsis* species against powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) on greenhouse cucumber. *Phytopathology* **84**: 341-351.
- Verhaar, M. A. and T. Hijwegen. 1993. Efficient Production of phialoconidia of *Verticillium lecanii* for biocontrol of cucumber powdery mildew *Sphaerotheca fuliginica*. *Neth. J. Path.* **99**: 101-103.
- Yakushkina, N. A., Chichinadze, Z. A. and Kropin, A. N. 1994. Applications of ampelomycin had to be avoided. *Zashchita Rastenii* (Moskva) **9**: 46 (in Russian).
- Yarwood, C. E. 1932. *Ampelomyces quisqualis* on clover mildew. *Phytopathology* **22**: 31 (Abstr.).
- Yukawa, Y., Katumoto, K. and Takahashi, H. 1971. Studies on *Microsphaera euonymi-japonicae* Vienn.-Bourg. and its hyperparasite. I. Scanning Electron Microscopic observations on the mycoparasitism. *Bull. Fac. Agric. Yamaguti Univ.* **22**: 197-208.