

감자 역병균에 대한 스테롤류의 영향 및 감자절편에서의 난포자 형성

이왕휴, 이용훈¹⁾, 이두구¹⁾

전북대학교 생물자원과학부 농업과학기술연구소 ¹⁾농촌진흥청 호남농업시험장

Effect of Sterols on *Phytophthora infestans* and Oospore Production on detached Potato Plants

Wang Hyu Lee, Yong Hoon Lee¹⁾, Du Ku Lee¹⁾

Faculty of Biological Resources Science Chonbuk

¹⁾National University, Chonju 561-756, Honam Agricultural Experiment Station, Iksan 570-080 Korea,

ABSTRACT

The effects of media, cholesterol, β -sitosterol and lecithin on the growth and oospore production of the isolates KM10, U6, CDB6, MHB6, JD1 (A² type) of *Phytophthora infestans* isolated in Korea and F817, DNC303 (A¹ type), IB908, DN107 (A² type) obtained from Japan were investigated. Mycelium of *P. infestans* grew better on V-8 juice agar and rye meal agar than on the other media. Oospores were produced most abundantly on V-8 juice agar. Mycelium extended more 16.6, 8.3, and 5.2 % on V-8 juice agar supplemented with 5 $\mu\text{g}/\text{ml}$ of cholesterol, β -sitosterol and lecithin, respectively, and oospores more produced 76.0, 58.0, and 34.6 % on V-8 juice agar supplemented with 5 $\mu\text{g}/\text{ml}$ of cholesterol, β -sitosterol and lecithin, respectively. Oospores are produced on detached potato plant disks when A¹ and A² type exist simultaneously which indicating that variation of population can occur in the field, but the rate of oospore formation and the number of oospores produced was low and small quantity.

Key words : Lecithin, oospore, *Phytophthora infestans*, potato, sterols

서 론

감자, 토마토, 가지 등에 역병을 일으키는 *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary는 1861년 감자에서 보고된 이후 국내에서는 수원 감자포장에서 1928년 최초로 분리 보고되었다. 한편, 1875년 *P.*

*infestans*의 유성포자인 난포자가 최초로 발견되고 (Smoot *et al.*, 1958), 1911년 Clinton이 *P. infestans*의 난포자를 oat agar를 이용하여 인위적으로 형성시킨 후 (Mosa, 1991; Smoot *et al.*, 1958), 1958년 Gallegly 와 Galindo (1958, 1960) 가 멕시코에서 분리한 3개의 균주를 화합형 (compatibility type; Ko, 1988)에 따라 두개의 형 (A¹, A²) 으로 구분한 이래 *Phytophthora*

Corresponding author : 이 왕 휴, 우 561-756, 전북 전주시 전북대학교 농대 생물자원과학부 (농업과학기술연구소)
Tel:063-270-2530, Fax:063-270-2531, E-mail:whlee@moak.chonbuk.ac.kr

*infestans*를 비롯한 *Phytophthora*속 연구의 비약적인 발전이 이루어졌다.

이와 같이 A²형의 존재 및 난포자에 대한 연구가 주목을 받게 된 이유는 1984년 이전까지 A²형은 멕시코에서만 발견되었는데 (Gallegly and Galindo, 1958), 그후 스위스, 영국 (Shaw *et al.*, 1985), 스코틀랜드 (Holmes and Iselin, 1984), 이스라엘 (Cohen and Reuveni, 1983), 서독, 네덜란드 (Dowley, 1981; Fry *et al.*, 1992), 스웨덴, 일본 (Mosa *et al.*, 1989), 한국 (이등, 1994; Nishimura *et al.*, 1999) 등에서도 A²형의 존재가 보고되었고, *P. infestans*균은 자체의 병원성 변이도 심하지만 다른 지역에서 저항성 품종으로 육성된 감자 품종이 멕시코에서는 급격히 이병되어 역병이 격발하는 것으로 보아 A²형의 존재로 인한 난포자가 이러한 병원성의 변이에 중요한 역할을 하는 것으로 생각되어졌기 때문이었다. 그후 난포자의 형성 및 발아에 영향을 미치는 여러 물리, 화학적 요인들에 대한 연구 (Ann and Ko, 1988; Ribeiro *et al.*, 1975) 및 새로운 병원형 (Mosa *et al.*, 1991), 약제 내성 균주의 출현 (Chang and Ko, 1990; Khaki and Shaw, 1974) 등과 포자와의 관계, 단일 난포자로부터 형성된 균주의 모계 균주와의 표현형 (Daggett, 1993), isozyme의 차이 (Davidse *et al.*, 1983; Shattock, 1988; Shattock *et al.*, 1988) 등에 관한 연구가 이루어졌다.

그러나 국내에서는 *P. infestans*에 의한 역병 피해가 매년 심하게 발생함에도 불구하고, 방제 등의 기

초연구라 할 수 있는 생리적 특성 및 난포자 형성에 관한 연구가 미비하다고 생각되어, 본 실험에서는 실험실 조건인 배지 종류별 또는 각각의 배지에 콜레스테롤 및 세포벽 성분의 첨가가 균사 신장 및 난포자 형성에 미치는 영향을 조사하였다. 그리고, 실제 포장상태에서 A¹과 A² 형의 존재시 난포자 형성 및 새로운 변이형의 출현가능성을 확인하기 위해 식물체 조직편에 인위적으로 A¹과 A² 형을 접종한 후 난포자가 형성되는지를 관찰하였다.

재료 및 방법

시험재료

배지는 20 % V-8 juice agar (V-8A), 20 % clarified V-8 juice agar (cV-8A), rye meal agar (RMA), corn meal agar (CMA), potato dextrose agar (PDA), oat meal agar (OMA), water agar (WA)를 사용하였다.

균주는 국내에서 분리한 A²형인 KM10, U6, CDB6, MHB6, JD1 균주와 일본 (북해도 대학)에서 분양 받은 A¹형인 F817, DNC303, A²형인 IB908, DN107 균주를 사용하였다 (Table 1).

생장 및 세포벽 형성과 관련이 있는 sterol류로 cholesterol ($C_{27}H_{46}O$, water soluble) 과 β -sitosterol ($C_{29}H_{50}O$)을 사용하였고, 세포막 구성성분인 lecithin (1,2-Diacyl-sn-glycero-3-phosphocholine, from fresh egg yolk)을 사용했다.

배지별 균사 신장 및 난포자 형성

배지별 균사 신장정도를 조사하고자, V-8A 배지상에 예비 접종하여 10일간 배양한 균총의 끝 부분을 biscuit cutter ($\phi 6$ mm)로 절단하여 각각의 배지에 접종한 다음, 10일 후 균사 신장 정도를 3반복 측정하였다. 그리고, 난포자 형성에 대한 배지의 영향을 보고자 V-8A배지 상에 A¹형과 A²형을 대치 배양하여 접종 15일 후 현미경의 직경 1.5mm 시야 중에 형성된 난포자 수를 각 반복당 3회씩 3반복 조사하였다.

균사 신장 및 난포자 형성에 대한 sterol류 및 lecithin의 영향

Table 1. Mating type and geographic origin of the isolates of *Phytophthora infestans* used in this experiment

Isolate	Mating type	Geographic origin
F817	A ¹	Japan ^a
DNC303	A ¹	Japan
KM10	A ²	Unbong, Korea
U 6	A ²	Milyang, Korea
MHB6	A ²	Changwon, Korea
CDB6	A ²	Changwon, Korea
JD 1	A ²	Cheju, Korea
IB908	A ²	Japan
DN107	A ²	Japan

^a Obtained from Hokkaido University, Sapporo, Japan

Sterol류인 cholesterol과 β -sitosterol 및 세포막 구성성분인 lecithin이 균사신장 및 난포자 형성에 미치는 영향을 조사하고자, 20% V-8A에 cholesterol, β -sitosterol 및 lecithin을 각각 5 $\mu\text{g}/\text{ml}$ 첨가한 후, 위의 실험과 동일한 방법으로 균사 신장 정도 및 난포자 형성정도를 조사하였다.

식물체 조직편에서의 난포자 형성

포장에서 감자의 괴경, 잎, 줄기를 채집한 후 흐르는 물에 30분간 수세한 다음, 75% ethyl alcohol과 1% sodium hypochloride로 표면 소독한 후 다시 멸균수로 3회 수세하였다. 괴경, 잎, 줄기를 멸균된 면도칼로 자른 다음 여과지를 깐 페트리디쉬상에 멸균 증류수를 충분히 적신 후 조직편을 치상하였다. 각각의 조직편 위에 A¹과 A²형의 균주를 1 x 0.5 cm 크기로 자른 배지편 균총을 1cm 간격을 유지시켜 대치배양 (18°C, 암상태) 15일 후, 난포자 형성수를 위에서와 같은 방법으로 현미경하에서 조사하였다.

결과 및 고찰

배지별 균사 신장 및 난포자 형성

균사 신장은 Table 2에서와 같이 접종 10일 후 RMA, OMA, V-8A배지에서 각각 32.3, 31.5, 29.0 mm 신장하여 다른 배지에 비하여 균사 신장이 양호하였

으나, 기중균사를 형성하지 않고 배지 표면 부위에서 곧게 신장하는 경향을 보였다. V-8A와 cV-8A배지에서의 균사신장 속도는 RMA와 OMA배지에 비해 느렸으나, 기중균사의 형성이 많았고, 생육도 양호하였다.

난포자 형성수의 변화를 보기 위해 A¹형인 F817, DNC303균주와 A²형인 KM10, CDB6균주를 공시하여 3 cm간격을 두고 대치배양 한 다음 15일 후 조사한 결과, Table 3에서와 같이 V-8A, RMA, cV-8A배지에서는 각각 204, 122, 115개로 형성수가 많았는데, 이에 비하여, OMA, CMA, PDA에서는 각각 4, 8, 3개가 형성되어 난포자 형성수가 적었다. 대치 배양한 균주간에는 난포자 형성수에 있어 약간의 차이가 있었으며, WA배지에서는 균사가 신장하지 못하여 교배 자체가 이루어지지 못했다. 이와 같은 결과는 V-8A와 cV-8A 배지를 이용한 이전의 연구 결과와 비슷한 경향이었다(이 등, 1994)

한편, 난포자 형성에 있어 특이한 점은 A¹형과 A²형이 만나는 곳에 백색대가 나타나면서 그 부위에 난포자가 형성된 후 시간이 지날수록 A²형은 기중균사가 거의 형성되지 않고 배지 표면이나 배지 속으로 균사를 형성하며, 마치 균사가 물에 젖은 듯이 된 A²형 쪽에 난포자가 다수 형성되었다.

*P. infestans*의 균사 신장 및 난포자 형성에 영향을 미치는 요인중 특이 할 만한 사항은 배지 성분, sterol,

Table 2. Intraspecies variation of mycelial growth on different media

Isolate	Mating type	Mycelial growth ^a (mm/ 10 days)					
		V-8	cV-8	PDA	OMA	CMA	RMA
F817	A ¹	34.7	19.3	29.0	34.3	16.7	33.3
DNC303	A ¹	22.7	15.7	15.7	31.0	10.0	37.3
KM10	A ²	23.7	15.0	21.0	22.0	14.7	30.3
U 6	A ²	36.3	24.0	29.3	35.3	29.3	40.3
MHB6	A ²	36.7	19.7	28.7	32.7	20.7	29.7
CDB6	A ²	25.3	22.0	27.0	28.7	25.7	30.0
JD 1	A ²	23.7	17.3	18.3	28.3	13.7	27.7
IB908	A ²	29.3	23.0	26.0	43.0	22.7	29.3
DN107	A ²	28.7	15.0	25.0	28.3	9.0	33.0
Average		29.0ab ^b	19.0c	25.8b	31.5a	18.0c	32.3a
							0.4d

^a Mean of 3 replicates measured 10 days after inoculation.

^b In a row means followed by a common letter are not significantly different at the 5 % level by DMRT.

광의 유무 등을 들 수 있는데, 배지별 균사 생장 및 난포자 형성량은 V-8A배지가 가장 양호하여 기존의

결과와 동일한 경향을 보였다.

Table 3. Variation of oospore production by crossing A¹ and A² mating type on different media

Cross		No. of oospores produced on ^a						
A ¹	A ²	V-8A	cV-8A	RMA	OMA	CMA	PDA	WA
F817	KM10	165a ^b	56c	79b	2d	5d	3d	-
F817	CDB6	187a	90b	89b	2c	3c	1c	-
DNC303	KM10	287a	238b	241b	5c	17c	4c	-
DNC303	CDB6	177a	77b	78b	6c	5c	3c	-
Average		204.0	115.3	121.8	3.8	7.5	2.8	-

^a Mean of 9 replicates counted 3 times at 3 experiments at 15 days after mating. Number of oospore formed in the area of a single focal plane of a microscopic field 1.5mm in diameter.

^b In a row means followed by a common letter are not significantly different at the 5 % level by DMRT.

Table 4. Effect of cholesterol, β -sitosterol and lecithin on mycelial growth of *Phytophthora infestans*

Isolate	Mycelial growth(mm/10 days) ^a			
	V-8A	+ β -sitosterol ^b	+cholesterol ^b	+lecithin ^b
F817	34.7	31.5	32.3	32.3
DNC303	22.7	30.8	24.5	23.5
KM10	23.7	30.0	33.0	31.3
U 6	36.3	37.3	37.3	37.5
MHB6	36.7	36.3	35.8	36.5
CDB6	25.3	29.5	35.3	31.8
JD 1	23.7	26.0	33.0	24.5
IB908	29.3	31.8	37.3	28.3
DN107	28.7	29.5	35.5	28.5
Average	29.0b ^c	31.4ab	33.8a	30.5ab

^a Mean of 4 replications measured 10 days after inoculation on V-8 juice agar.

^b Cholesterol, β -sitosterol and lecithin was supplemented 5 μ g/ml, respectively.

^c In a row means followed by a common letter are not significantly different at the 5 % level by DMRT.

Table 5. Comparison of the effect of cholesterol, β -sitosterol and lecithin on oospore production by the mating of *Phytophthora infestans*

Cross		No. of oospores produced on ^a			
A ¹	A ²	V-8A	+cholesterol ^b	+ β -sitosterol ^b	+lecithin ^b
F817	KM10	165b ^c	265a	229a	240a
F817	CDB6	187c	373a	320b	242c
DNC303	KM10	287c	377b	467a	368b
DNC303	CDB6	177c	274b	420a	248b
Average		204.0	322.2	359.0	274.5

^a Mean of 3 replications at 15 days after mating. Number of oospore formed in the area of a single focal plane of a microscopic field 1.5 mm in diameter.

^b Cholesterol, β -sitosterol and lecithin supplemented 5 μ g/ml, respectively.

^c In a row means followed by a common letter are not significantly different at the 5% level by DMRT.

Sterol류 및 lecithin의 영향

20% V-8A 배지와 이에 cholesterol, β -sitosterol 및 lecithin을 $5\mu\text{g}/\text{ml}$ 첨가한 배지에서 *P. infestans*의 균사 신장은 Table 4에서 보는 바와 같이 기본 배지인 V-8A 배지 대비 cholesterol, β -sitosterol 및 lecithin을 첨가한 배지에서 각각 16.6, 8.3, 5.2 % 더 신장하여 이들 성분의 첨가가 균의 생육에 도움이 되었던 것으로 생각된다.

한편, A¹형과 A²형을 대치 배양하여 난포자 형성 정도를 조사한 결과 기본배지인 V-8A 배지 대비 cholesterol, β -sitosterol 및 lecithin 첨가배지에서 Table 5에서와 같이 각각 76.0, 58.0, 34.6 % 형성수가 증가하였다.

이러한 결과는 sterol류나 세포막 구성 성분인 lecithin이 균의 생육 및 난포자 형성에 좋은 영향을 미쳤기 때문으로 생각되며, 균사 신장보다는 난포자 형성에 영향이 더 커졌던 것으로 생각된다. 한편, cholesterol, β -sitosterol 및 lecithin의 첨가시 기본 배지인 무처리보다 균사 신장 속도 및 난포자 형성을 더 증가한 결과는 Ko(1983)와 Romero(1969) 등의 시험결과와 비슷한 경향으로, 난포자의 대량 형성시는 위 성분들의 소량첨가가 많은 도움을 줄 것으로 생

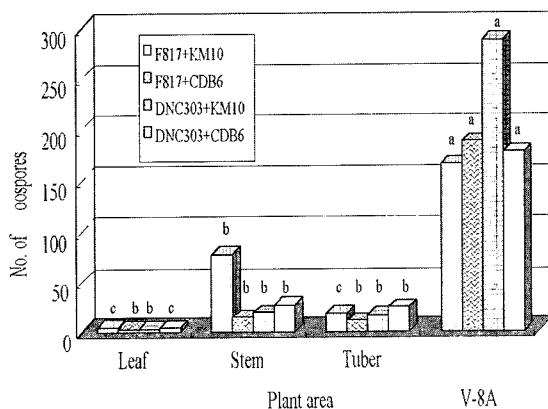


Fig 1. Relative oospore production on detached leaf, stem, tuber and V-8 juice agar by crossing A¹, A² mating type. Number of oospores formed in the area of a single focal plane of a microscopic field 1.5 mm in diameter. Values are mean of 3 measurements counted 15 days after inoculation. Values followed by a common letter are not significantly different at the 5 % level by DMRT.

각된다. 각종 균의 영양요구성은 생장과 생활사에 영향을 미치는데, 다양한 환경 하에서 균사의 생장과 생식, 발아 등과 밀접한 관련이 있어, 이에 대한 기초 연구는 균의 생리 · 생태에 관한 이해 및 방제의 기초자료로 활용될 수 있을 뿐만 아니라, 대량형성을 통한 난포자 관련 연구에도 이용이 가능할 것으로 생각된다.

식물체 조직편에서의 난포자 형성

A¹, A²형을 대치배양한 식물체 조직편에서 난포자 형성률은 약 3~5 %정도로 극히 적은 경향이 있고, 형성수도 배지에서와 비교할 때 상당히 적은 편이었다. 다만, 난포자를 형성한 식물체중 3개의 조사치를 평균한 결과 줄기, 괴경, 잎에서 각각 33.8, 17.0, 3.5개가 형성되어 줄기에서 형성이 가장 좋았다 (Fig. 1). 한편, 난포자의 형태나 크기는 배지상에서 형성시킨 것과 비슷하였다.

이 같은 결과는 식물체 조직편상에 난포자를 형성시켰을 때 잎 조직편은 쉽게 파괴하여 균사의 생육을 저지시키는 문제가 있고, 형성수가 극히 저조하다는 것은 Mosa 등 (1991)의 실험과 같은 경향이 있으나, 잎뿐만 아니라 줄기나 괴경의 조직편에서도 형성량이 극히 적었다. 그러나, 이러한 결과로 볼 때 환경이 적절하고, A¹과 A²형이 동시에 존재한다면 실제 포장의 식물체중에서도 난포자를 형성이 가능할 것으로 생각된다.

*P. infestans*는 많은 *Phytophthora*속 균 중에서도 *P. cinnamomi*, *P. palmivira* 등과 함께 난포자를 형성하기 위해서는 상대 교배형을 필요로 하는 종 (Ko, 1988; Zentmyer and Erwin, 1970)으로 알려져 있다. 이러한 특성으로 인해 유전적 교환이 일어나고 새로운 병원형의 분화가 가능하게 되어 저항성으로 육성된 품종들도 급격히 침해되어 역병이 격발하는 경우가 있는데, 국내에서도 2가지 교배형이 존재하는 것으로 보고되고 있어 이러한 가능성성이 상존하고 있다고 할 수 있을 것이다. 그러므로, 교배형의 분포나 변이에 대한 지속적인 모니터링을 통하여 역병의 격발 가능성에 대비한 기초연구가 계속적으로 이루어져야 될 것으로 생각된다.

적 요

역병균 (*Phytophthora infestans*)의 균사 신장 및 난포자 형성에 미치는 생리 화학적 영향을 알아보고자 국내에서 분리된 A¹형인 KM10, U6, MHB6, CDB6, JD1과 일본에서 분양 받은 A²형인 F817, DNC303, A²형인 IB908, DN107 균주를 이용하여 공시 배지별 및 V-8A 배지에 cholesterol, β -sitosterol 및 lecithin을 첨가했을 때의 영향을 조사하고, 식물체상에서의 난포자 형성여부를 조사한 결과, 다음과 같은 결과를 얻을 수 있었다.

1. 균사 신장은 V-8A, RMA에서 양호하였고, 난포자 형성은 V-8A에서 가장 많았다. V-8A에 cholesterol, β -sitosterol 및 lecithin을 첨가하였을 때 접종 10일 후 균사 신장은 무처리대비 각각 16.6, 8.3, 5.2 % 더 신장하였으며, 난포자 형성수는 각각 76.0, 58.0, 34.6 % 크게 증가하였다.

2. A¹형과 A²형이 동시에 존재할 경우 식물체상에서 난포자를 형성하는지 알아보고자 식물체 조직편에 A¹, A²형을 대치 배양하여 난포자 형성을 유도한 결과, 난포자의 형성을 및 수는 적었으나, 식물체 상에서도 난포자 형성이 가능한 것을 확인 할 수 있었는데, 금후 이에 대한 세심한 주의가 필요할 것으로 생각된다.

인용문헌

- Ann, P. J., and Ko, W. H. 1988. Induction of oospore germination of *Phytophthora parasitica*. *Phytopathology* 78:335-338.
- Chang, T. T., and Ko, W. H. 1990. Resistance to fungicide and antibiotics in *Phytophthora parasitica*: Genetic nature and use in hybrid determination. *Phytopathology* 80:1414-1421.
- Cohen, Y., and Reuveni, M. 1983. Occurrence of metalaxyl resistance isolates of *Phytophthora infestans* in potato fields in Israel. *Phytopathology* 73:925-927.
- Dagget, S. S., Gotz, E. and Therrien, C. D. 1993. Phenotypic changes in populations of *Phytophthora infestans* from Eastern Germany. *Phytopathology* 83:319-323.
- Davidse, L. C., Danial, D. L., and Van Westen, C. J. 1983. Resistance to metalaxyl in *Phytophthora infestans* in the Netherlands. *Neth. J. Pl. Path.* 89:1-20.
- Dowley, L. J., and O' Sullivan, E. 1981. Metalaxyl-resistance strains of *Phytophthora infestans*(Mont.) de Bary in Ireland. *Potato Res.* 24:4176-421.
- Fry, W. E., Goodwin, S. B., Matuszak, J. M., Spielman, L. J., and Milgroom M. G. 1992. Population genetics and intercontinental migrations of *Phytophthora infestans*. *Ann. Rev. of Phytopathol.* 30:107-129.
- Galindo, J. A., and Gallegly, M. E. 1960. The nature of sexuality in *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 50:123-128.
- Gallegly, M. E., and Galindo, J. A. 1958. Mating types and oospores of *Phytophthora infestans* in nature in Mexico. *Phytopathology* 48:274-277.
- Holmes, S. J. I., and Iselin, K. 1984. Studies on metalaxyl-resistant *Phytophthora infestans* in potato crops in south-west Scotland. *Plant Pathology* 33: 347-354.
- Khaki, I. A., and Shaw, D. S. 1974. The inheritance of drug resistance and compatibility type in *Phytophthora drechsleri*. *Genet. Res. Camb.* 23:75-86.
- Ko, W. H. 1988. Hormonal heterothallism and homothallism in *Phytophthora*. *Ann. Rev. Phytopathol.* 26:57-73.
- Ko, W. H., and Ho, W. C. 1983. Reassessment of apparent sterol requirement for sexual reproduction in *Phytophthora*. *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.* 49:316-321.
- 이 왕 휴, 소 만 서, 최 인 영. 1994. 감자역병균 (*Phytophthora infestans*)의 약제저항성 및 교배형. *한식병지* 10:192-196.
- Mosa, A. A., Kato, M., Sato, N., Kobayashi, K., and Ogoshi, A. 1989. Occurrence of the A² mating type *Phytophthora infestans* on potato in Japan. *Ann. Phytopath. Soc. Jpn* 55:615-620.
- Mosa, A. A., Kobayashi, K., Ogoshi, A., Kato, M., and Sato, N. 1991. Formation of oospore by *Phytophthora infestans* in inoculated potato tissues. *Ann. Phytopath.*

- Soc. Jpn. 57:334-338.
- Ribeiro, O. K., Zentmyer, G. A., and Erwin, D. C. 1975. Comparative effect of monochromatic radiation on the germination of oospore of three *Phytophthora* spp.. Phytopathology 65:904-907.
- Romero, S., and Erwin, D. C. 1969. Variation in pathogenicity among single-oospore cultures of *Phytophthora infestans*. Phytopathology 59:1310-1317.
- Nishimura, R., Sato, K., Lee, W. H., Singh, U. P., Chang, T- .T., Suryaningsih, E., Suwonakenee, S., Lumyong, P., Chamswarng, C., Tang, W-. H., Shrestha, S. K., Kato, M., Fujii, N., Akino, S., Kondo, N., kobayashi, K., and Ogoshi, A. 1999. Distribution of *Phytophthora infestans* populations in seven Asian countries. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 65:163-170.
- Shattock, R. C. 1988. Studies on the inheritance of resistance to metalaxyl in *Phytophthora infestans*. Plant Pathol. 37:4-11.
- Shattock, R. C., Shaw, D. S., Fyfe, A. M., Dunn, J. R., Loney, K. H., and Shattock, J. A. 1990. Phenotypes of *Phytophthora infestans* collected in England and Wales from 1985 to 1988: mating type, response to metalaxyl and isozyme analysis. Plant Pathol. 39:242-248.
- Shaw, D. S., Fyfe, A. M., Hibberd, P. G., and Abdel-Sattar, M. A. 1985. Occurrence of the rare A² mating type of *Phytophthora infestans* on imported Egyptian potatoes and the production of sexual progeny with A¹ mating types from the UK. Plant Pathol. 34:552-556.
- Smoot, J. J., Gough, F. J., Lamey, H. A., Eichenmuller, J. J., and Gallegly, M. E. 1958. Production and germination of *Phytophthora infestans*. Phytopathology 48:165-171.
- Zentmyer, G. A., and Erwin, D. C. 1970. Development and production of *Phytophthora*. Phytopathology 60:1120-1127.

(접수일 2001. 2. 10)

(수리일 2001. 2. 26)