감자 역병균(*Phytophthora infestans*)의 교배형과 metalaxyl 및 dimethomorph에 대한 반응

Mating Types of *Phytophthora infestans* Isolates and Their Responses to Metalaxyl and Dimethomorph in Korea

김점순¹*·이영규¹·권민¹·김주일¹·지삼녀¹·박경훈²

¹ 국립식량과학원 고령지농업연구센터, ²국립원예특작과학원 인삼과

Jeom-Soon Kim¹*, Young-Gyu Lee¹, Min Kwon¹, Ju-Il Kim¹, Samnyu Jee¹ and Kyeong-Hun Park²

¹Highland Agriculture Research Center, National Institute of Crop Science, Rural Development Administration, Pyeongchang 232-955, Korea

²Ginseng Research Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, Rural Development Administration, Eumseong 369-873, Korea

*Corresponding author

Tel: +82-33-330-1910 Fax: +82-33-330-1519 E-mail: kimis33@korea.kr

Received November 5, 2013 Revised February 24, 2014 Accepted March 10, 2014 *Phytophthora infestans* was isolated from potato leaves collected from main potato producing areas in Korea during 2009–2011. In 2009, 99 isolates tested were all A1 mating type. Two of 64 isolates in 2010 and two of 78 isolates in 2011 were A2 mating type and they were found only in Miryang area. Among 99 isolates examined in 2009, 13.1% was resistant to metalaxyl, 3.1% was intermediate resistant and 83.8% was sensitive. In 2010, 19.4% of 62 isolates was resistant, 4.8% was intermediate and 75.8% was sensitive. Metalaxyl resistant, intermediate and sensitive isolates collected in 2011 were 23.1%, 9.0% and 67.9%, respectively. Metalaxyl resistant isolates increased mainly in winter cropping areas and seed potato producing areas where fungicides were sprayed more often. Frequencies of isolates showing minimum inhibition concentration of dimethomorph at $1.0-5.0 \,\mu g/ml$ were 17.2% in 2009, 19.0% in 2010 and 15.4% in 2011. However, there was no evidence for occurrence of resistant isolate to dimethomorph because no isolate was able to grow at $5.0 \,\mu g/ml$.

Keywords: Dimethomorph, Mating type, Metalaxyl, Phytophthora infestans, Potato

서 론

감자 역병은 Phytophthora infestans에 의해 발생하며 전파력이 매우 강해 감자에 큰 피해를 유발하는 병이다(Hooker, 1981). 감자 역병균은 주로 무성생식에 의하여 형성된 분생포자가 공기전염을 통해 대량 확산되며 괴경 등에서 균사체로 월동하였다가 이듬해 1차 전염원이 된다. 또한 자웅이주성 균으로 두 가지 교배형(A1, A2)이 만나면 난포자를 형성하여 토양이나 작물의 잔재물 속에서 건조와 저온 등 불량한 환경조건에서도 장기간 견딜 수 있다(Henfling, 1987). A2 교배형은 1980년대

Research in Plant Disease The Korean Society of Plant Pathology pISSN 1598-2262, eISSN 2233-9191 전까지는 멕시코에만 분포하는 것으로 생각되었으나, 1980년대 초부터 유럽 국가들에서 발견(Hohl과 Iselin, 1984)된 이래 일본 (Mosa 등, 1989)과 우리나라에서도 발생이 보고되었다(Lee 등, 1994; So와 Lee, 1993). 이러한 A2 교배형의 발생으로 인해 유전 적 재조합이 일어나고 그 결과 병원성이 더 강하거나 환경에 대한 적응력이 높은 집단이 출현한다고 하였다(Fry와 Goodwin, 1997; van der Vossen 등, 2003).

우리나라에는 '수미' 품종이 전국 감자 재배면적의 약 70%, '대지'가 20%, '대서'가 5%를 차지하는데 모두 역병에 매우 약하다. 저항성 품종이 없는 상태에서 여름감자 재배지인 고랭지에는 장마기 전후 서늘하고 다습한 기상이 지속되어 역병 발생이 가장 많다. 봄감자 재배지에서도 5월 하순—6월 상순경 비가 잦은 해에는 역병이 많이 발생하며, 경상남도와 전라북도의 겨

울시설감자 재배지에서는 환기불량으로 인해 발생이 많다. 따라서 고랭지에서는 파종 후 30일부터 5-7일 간격으로 10회 이상 약제를 살포하며(Park 등, 2010), 봄감자 주산지에서는 생육후기에 1-3회를, 시설감자 재배지에서도 2-5회의 약제를 살포하고 있는 실정이다.

감자 역병의 방제를 위해 RNA 합성 억제기작을 가지고 난 균류에 선택적으로 효과가 있는 phenylamide 계열의 metalaxyl이 1977년 개발되어 전 세계적으로 사용되었다(Bruck 등, 1980). 그러나 1980년대 초부터 유럽 여러 나라에서 metalaxyl에 저항성을 가진 균주가 보고되었고(Davidse 등, 1981; Dowley와 O'Sullivan, 1981), 이후 전 세계적으로 저항성 균이 보고되었다(Cohen과 Reuveni, 1983; Daggett 등, 1993; Staub과 Sozzi, 1981). 국내에서도 1990년대 초반 저항성 균주의 발생빈도와 저항성 수준이 매우 높은 것으로 보고되었다(Choi 등, 1992; Koh 등, 1994; Lee 등, 1994). 그러나 1990년대 후반과 2000년 대 초반의 연구에서는 저항성 균주보다 중도 저항성 균주의 비율이 높게 나타났으며(Kim 등, 2000; Zhang 등, 2005) 2000년대 중반에는 감수성 균주의 비율도 20.1%까지 증가하고 있음이보고되었다(Park 등, 2010).

Metalaxyl 저항성 균의 출현에 따라 작용 기작이 다른 약제가 요구되었고 그 중 하나로 시나믹산 유도체인 dimethomorph가 잎 표면에서의 잔류기간이 길고, metalaxyl 저항성 균에도약효가 뛰어나 1990년대 초부터 전 세계에서 Peronosporaceae와 Phytophthora 속 병원균의 방제에 사용되고 있다(Albert등, 1988; Cohen등, 1995). 우리나라에서도 dimethomorph가 1993년 감자 역병에 등록된 이후 방제 효과가 탁월하여 가장 널리 사용되는 약제 중 하나로 이 약제에 대한 저항성균의 출현은 감자 역병 방제에 큰 위협이 될 수 있다. 따라서 본 연구는 우리나라 감자 주산지에서 분리한 역병균의 교배형, metalaxyl과 dimethomorph에 대한 반응을 조사하여 역병균 집단의 변동을살펴보고 약제 저항성을 모니터링하여 효과적인 방제대책을 수립하기 위하여 수행하였다.

재료 및 방법

균주 수집. 여름감자 재배지인 강원도 강릉시 왕산면, 홍천군 내면, 정선군 임계면, 평창군 대관령면, 양구군 해안면등과 겨울 시설재배지인 경상남도 밀양시 하남읍과 전라북도 남원시 금지면, 봄감자 재배지인 제주특별자치도 서귀포시 대정읍 일대의 포장에서 2009−2011년에 병든 잎을 채집하였다. 감염된 감자 잎에서 병원균을 분리하기 위해 병든 조직을 0.5 × 0.5 cm 정도로 잘라내어 잎 뒷면이 위로 가도록water agar 배지가 담긴 Petri dish의 뚜껑에 올려 두었다. 감자 괴경 표면을 화염 소독하고 두께 0.5 cm 내외의 절편을 만든 뒤 잘라 둔 병반 위에 올리고 18℃ 항온기에서 4−5일 동안배양하였다. 감자 절편 위에 형성된 흰색의 균사 선단을 선택

배지(ampicillin 200 µg/ml, pimaricin 100 µg/ml, rifampicin 20 µg/ml, vancomycin 100 µg/ml을 포함한 10% V8-juice agar)에 옮겨 1주일 동안 배양한 후 자라난 흰색의 균사 선단을 다시 Rye A agar 배지에 옮겨 15℃ 항온기에 보관하였다.

교배형 결정. 지역별로 분리한 균주의 교배형을 결정하기 위하여 A1형(KA-2)과 A2형(BC-3) 표준균주를 강릉원주대학교 식물생명과학과로부터 분양받아 사용하였다. 10% V8-juice agar배지에 7-10일 동안 키운 지역별 분리균주와 교배형 표준 균주의 균총 선단부를 직경 7 mm의 cork borer로 떼어내 10% 맑은 V8-juice agar배지 위에 대칭되게 올려놓은 다음 18℃에서 10일동안 배양하였다. 분리 균주와 대조 균주의 균사가 만나는 부위를 광학현미경으로 관찰하여 A1형과 대치 배양하였을 때 난포자가 형성되면 A2, A2형과 대치 배양하였을 때 난포자가 형성되면 A1형으로 결정하였다.

약제에 대한 반응 조사. 지역별로 분리한 감자 역병균의 약제에 대한 반응은 metalaxyl과 dimethomorph에 대해 in vitro 실험을 통해 수행하였으며, 약제는 각각 신젠타코리 아(주)와 한국BASF(주)로부터 원제를 분양받아 사용하였다. Metalaxyl에 대한 저항성 실험을 위해 원제(98%)를 dimethyl sulfoxide (DMSO)에 용해하여 0, 5, 100 μg/ml 농도가 되도록 10% V8-juice agar 배지에 첨가하였다. 10% V8-juice agar 배지 에서 7-10일 동안 키운 지역별 분리균주의 균총 선단부를 직 경 7mm의 cork borer로 떼어내 약제 배지의 중앙에 올려놓고 18℃에서 7일 동안 배양하였다. 반응 결과는 무처리와 대비하 여 5 μg/ml과 100 μg/ml 농도에서 40% 이상의 균사생장을 했 을 경우는 저항성, 5 μg/ml 농도에서만 무처리 대비 40% 이상 의 균사생장을 했을 경우는 중도 저항성, 5 μg/ml 농도에서 무 처리 대비 40% 미만의 균사생장을 했을 경우는 감수성으로 구 분하였다. Dimethomorph에 대한 반응 실험을 위해서는 원 제(97%)를 acetone에 용해하여 0, 0.5, 1, 5 µg/ml 농도가 되도 록 10% V8-juice agar 배지에 첨가하였다. 10% V8-juice agar 배 지에서 7-10일 동안 자란 지역별 균주의 균총 선단부를 직경 7 mm의 corkborer로 떼어내약제배지의중앙에올려놓고 18℃에 서 7일 동안 배양하였다. 균총의 직경을 측정하여 역병균의 균 사생장을 완전히 억제하는 농도(MIC, minimum inhibitory concentration) 범위를 구하였다.

결과 및 고찰

균주 수집. 전국의 주요 감자 재배지로부터 2009년에 99개 균주, 2010년에 64개 균주 그리고 2011년에 78개 균주를 분리하였다. 2010년의 경우 이상 고온으로 준고랭지인 강원도 평창군 용평면에서 분리된 균주가 없었으며, 고랭지인 왕산면 대기리에서 분리한 균주수가 적었다.

교배형 분포. 2009년에 경상남도, 전라북도, 제주도, 강원도 에서 분리한 99개 균주는 모두 A1형이었으며 2010년 유사한 지 역에서 분리한 64개 균주 중 밀양시 하남읍의 2개 균주를 제외 하고는 모두 A1형이었다. 2011년 경상남도와 강원도에서 분리 한 78개 균주 중에서도 밀양시 하남읍의 2개 균주만 A2형이었 고 나머지는 모두 A1형이었다(Table 1). A2 교배형은 멕시코에 만 분포하는 것으로 알려졌었는데 1981년부터 스위스, 영국 등 유럽 국가들에서 20-50%까지 분포함이 보고되었고(Hohl, 1988; Hohl과 Iselin, 1984), 일본에서도 A1형보다 우점하는 것 으로 보고되었다(Mosa 등, 1989). 국내에서도 소와 이(1993) 가 전라도, 경상남도, 충청남도와 강원도 등으로부터 1991년과 1992년에 분리한 300개 균주 중 2개 균주만이 A1형이었다고 보고하였고, 이 등(1994)도 비슷한 지역과 제주도에서 분리 한 51개 균주가 모두 A2형이었다고 보고한 바 있다. 그러나 1998년과 1999년에 강원지역에서 분리한 균주에서는 A2형이 각각 35.7%와 1%로 조사되었고(Kim 등, 2000) 2001-2004년 전 국에서 분리한 역병균에서도 각각 89.4%, 87.3%, 94.0%, 97.3% 가 A1형이었으며 일부 지역에서만 A2형이 분리되어(Zhang, 2005) A2 교배형의 발생이 1990년대 초에 비해 현저히 감소한 것을 알 수 있었다. Park 등(2010)의 조사에서는 강원도 지역에 서 2006년 분리한 155개 균주 중에서 58.7%가 지역별로 존재 하였으나 2007년에는 105개 균주 중 93.3%가 A1형으로 나타나 한 지역을 제외하고 A2 교배형을 확인할 수 없었다. 본 연구에 서는 전국의 주요 감자 재배지에서 3년간 분리한 241개 균주의 98.4%가 A1형으로 나타나, 겨울 하우스 재배지 한 곳을 제외한 모든 재배지에서 A1 교배형이 우점하고 있음을 알 수 있었다. 이 러한 결과는 1990년대 중반부터 감자 역병 방제제인 metalaxyl 의 사용이 감소되면서 metalaxyl에 저항성을 갖는 A2 교배형의 감소가 일어났기 때문으로 판단되며 이는 90년대 후반 유럽과 북아메리카에서의 경향과 유사한 결과이다(Shattock, 2002). 본 연구에서 유일하게 A2 교배형이 분리된 밀양시 하남읍 명례리 의 겨울 시설하우스 재배지는 보온을 위하여 환기를 충분히 하 지 않기 때문에 하우스 내부가 포화습도로 유지되는 시간이 길 었다. 따라서 역병 발생이 많았는데 하우스 내에서 약제를 살포 하는 것이 어렵기 때문에 일부 농가에서는 파종 전 경운을 할 때 감자에 등록되지 않은 metalaxyl 입제를 관행적으로 살포하 는 것이 확인되었다. 그 결과 다른 지역에서는 발견되지 않았 던 A2 교배형이 발생한 것으로 판단되었다. 이 지역 농가에 대 해서는 metalaxyl 입제를 사용하지 않도록 하고 감자 역병균과 약제 저항성에 대한 이해도를 높이는 교육 등이 필요할 것으로 생각된다.

약제에 대한 반응. 2009년부터 2011년까지 감자 주산지에서 분리한 균주들의 metalaxyl에 대한 반응을 조사한 결과는 Table 1과 같다. 2009년 밀양시, 남원시, 서귀포시와 평창군의 방림면, 용평면 등의 일반감자 재배지에서 분리한 42개 균

주에서는 저항성이 4.8%, 중도 저항성이 4.8%, 감수성이 90.4% 이었다. 반면 정선군 임계면, 평창군 대관령면, 양구군 해안면, 강릉시 왕산면의 씨감자 재배지에서 분리한 57개 균주에서는 19.3%가 저항성, 1.8%가 중도 저항성, 78.9%가 감수성으로 나 타나 씨감자 재배지의 저항성 균주 비율이 일반감자 재배지보 다 높은 것으로 나타났다. 2010년에는 시설재배지인 밀양시 하 남읍의 4균주, 남원시 금지면의 3개 균주 그리고 씨감자 재배 지인 평창군 대관령면의 5개 균주가 저항성으로 조사되어 그 비율이 2009년의 13.1%에서 19.4%로 증가하였고, 2011년에 는 밀양시 하남읍, 홍천군 내면의 저항성 균주수가 증가하고 영 월군 주천면, 강릉시 왕산면, 사천면 등에서 저항성 균주가 1개 균주씩 발생하여 그 비율이 23.1%로 증가하였다. 이는 시설재 배지와 씨감자 재배지의 약제 살포횟수가 일반감자 재배지보 다 2-7회 정도 많고(Park 등, 2010) 일부 지역에서 metalaxyl이 포함된 약제를 사용하고 있기 때문으로 추정된다. 국내 역병균 의 metalaxyl에 대한 저항성에 대해서는 최 등(1992)이 1990-1991년에 분리한 40개 균주 중 39개 균주가 저항성을 보였다 고 하였고, 이 등(1994)도 1991년 분리한 196개 균주 중 50 μg/ ml에서 자라는 저항성 균주가 20.9%였다고 보고하였다. 그러 나 Kim 등(2000)은 1998년과 1999년에 강원도에서 분리한 188 개 균주를 10 μg/ml의 metalaxyl을 첨가한 배지에서 배양한 결 과 무처리구에 비해 40% 이상의 교사 성장을 보인 저항성 교주 가 44.6%에서 0.9%로 감소하고, 40% 미만의 성장을 보인 중 도 저항성 균주가 55.4%에서 88.6%로 늘어나 저항성이 감소하 고 있다고 하였으며 그 이유로 metalaxyl의 사용량이 1980년대 초부터 급속히 증가하다가 1994년을 기점으로 감소하였기 때 문이라고 하였다. Zhang 등(2005)에 의하면 2001년부 터 2004년까지 전국 감자 재배지의 metalaxyl 반응은 저항성 과 중도 저항성이 각각 47.1%와 49.6%로 나타났으며 Park 등 (2010)은 2006년과 2007년 강원도에서 분리한 234개 균주 중 metalaxyl 저항성과 중도 저항성 균주의 비율이 각각 67.5%와 12.4%라고 하였다. 본 연구에서 2009-2011년의 저항성 균주 와 중도 저항성 균주의 비율은 각각 18.0%와 5.4%로 이전 연구 에 비해 현저히 감소하였음을 알 수 있었다. 조사기간 동안 감 자 역병에 등록된 metalaxyl이 포함된 약제로는 metalaxyl-M과 chlorothalonil, dimethomorph, famoxadone 각각의 혼합제가 생산, 출하되고(농약연보, 2013) 있었으나 그 양은 감소하는 경 향이었으며, 최근 작용 기작이 다른 원제들 간의 혼합제가 많이 사용되면서 저항성 균주의 발생이 감소하는 것으로 판단된다. 그러나 metalaxyl 저항성 균주의 발생이 증가한 지역들에 대해 서는 metalaxyl 사용여부 등 자세한 약제살포 현황 조사 및 저 항성 유발 원인의 분석이 필요한 것으로 생각된다. 또한 역병균 집단의 변동을 뒷받침할 수 있는 분자유전학적 방법의 활용이 필요한 것으로 판단된다.

2009–2011년 분리한 균주의 dimethomorph에 대한 반응을 조사한 결과는 Fig. 1과 같다. 2009년에 MIC 값이 1.0–5.0 μg/ml

Table 1. Frequency of mating types and responses to metalaxyl of *Phytophthora infestans* isolates collected from various locations in Korea during 2009-2011

Vas		Location ^a		No. of isolate	Mating type		Metalaxyl response ^b		
Year					A1	A2	S	I	R
2009	Gn	Miryang-si	Hanam	1	1	0	0	0	1
	Jb	Namwon-si	Gumji	5	5	0	5	0	0
	Jj	Seogwipo-si	Daejeong	3	3	0	3	0	0
	Gw	Jeongseon-gun	Imgye	20	20	0	17	0	3
	Gw	Gangneung-si	Wangsan	13	13	0	9	0	4
	Gw	Gangneung-si	Byungsan	1	1	0	0	0	1
	Gw	Pyeongchang-gun	Banglim	7	7	0	7	0	0
	Gw	Pyeongchang-gun	Yongpyung	25	25	0	23	2	0
	Gw	Pyeongchang-gun	Daegwallyeong	17	17	0	14	0	3
	Gw	Yanggu-gun	Haean	7	7	0	5	1	1
Subtotal				99	99	0	83(83.8) ^c	3(3.1)	13(13.1
2010	Gn	Miryang-si	Hanam	8	6	2 ^d	2	0	4
	Jb	Namwon-si	Gumji	3	3	0	0	0	3
	Jj	Seogwipo-si	Daejeong	6	6	0	6	0	0
	Gw	Jeongseon-gun	Imgye	4	4	0	4	0	0
	Gw	Hongcheon-gun	Naemyeon	10	10	0	8	2	0
	Gw	Gangneung-si	Wangsan	4	4	0	4	0	0
	Gw	Pyeongchang-gun	Daegwallyeong	27	27	0	21	1	5
	Gw	Yanggu-gun	Haean	2	2	0	2	0	0
		Subtotal		64	62	2	47(75.8)	3(4.8)	12(19.4
2011	Gn	Miryang-si	Hanam	8	6	2	0	0	8
	Gw	Yeongwol-gun	Jucheon	3	3	0	2	0	1
	Gw	Hongcheon-gun	Naemyeon	11	11	0	4	2	5
	Gw	Gangneung-si	Wangsan	14	14	0	13	0	1
	Gw	Gangneung-si	Sacheon	8	8	0	5	2	1
	Gw	Pyeongchang-gun	Yongpyung	13	13	0	12	1	0
	Gw	Pyeongchang-gun	Daegwallyeong	21	21	0	17	2	2
Subtotal				78	76	2	53(67.9)	7(9.0)	18(23.1
Total				241	237	4	183(76.6)	13(5.4)	43(18.0

^aGn: Gyeongsangnam-do, Gw: Gangwon-do, Jb: Jeollabuk-do, Jj: Jeju-do.

인 균주는 17.2%였으나 2010년에는 19.0%, 2011년에는 15.4%로 나타났고 3년 동안 5.0 μg/ml에서 자라는 균주는 없었다. Zhang 등(2005)이 2003년과 2004년에 조사한 바에 따르면 MIC 값이 0.5–1.0 μg/ml 범위인 균주가 각각 16.4%와 22.9%로 나타

났으나 $5.0 \mu g/ml$ 에서 자라는 균주는 없었다. Park 등(2010)도 2006년과 2007년 균주들의 56.3%와 3.8%가 MIC $1.0-2.0 \mu g/ml$ 에 속했는데 $2.0 \mu g/ml$ 에서 자라는 균주는 없었다고 하였다. 지금까지의 연구 결과로 우리나라에서 dimethomorph에 대한 저

 $^{^{}b}$ S: sensitive, I: intermediate, R: Resistant. Isolates were characterized as sensitive to metalaxyl if mycelial growth at 5 μg/ml was less than 40% of the isolate's growth on the non-amended media. Intermediate isolates exhibited growth greater than 40% of the non-amended media control at 5 μg/ml, but less than 40% of the non-amended media control with metalaxyl at 100 μg/ml. Resistant isolates exhibited growth greater than 40% of the non-amended media control with metalaxyl at 100 μg/ml.

^{():} Percentage of isolates showing each response.

dIsolates were not tested for metalaxyl response.

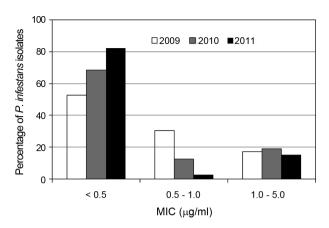


Fig. 1. Minimum inhibitory concentration (MIC) of dimethomorph against mycelial growth of *Phytophthora infestans* isolates from Korea during 2009-2011.

항성 균주는 출현하지 않은 것으로 판단하였다. 그러나 Stein과 Kirk 등(2004)이 dimethomorph에 대한 감자 역병균의 포장 저항성 출현 가능성을 보고한 것과 같이 dimethomorph의 지속적인 사용에 대한 저항성균의 발생을 모니터링하는 것이 필요하다고 생각되다.

요 약

2009년부터 2011년까지 주요 감자 재배지에서 채집한 잎으 로부터 감자 역병균을 분리하여 교배형, metalaxyl과 dimethomorph에 대한 반응을 조사하였다. 2009년에 분리한 99개 균주 는 모두 A1 교배형이었다. 2010년의 64개 균주 중 2개 균주와 2011년의 78개 균주 중 2개 균주만 A2 교배형이었으며, 이들은 밀양 지역에서만 분리되었다. Metalaxyl 저항성 조사 결과 2009 년에 조사된 균주 중 13.1%가 저항성, 3.1%가 중도 저항성, 83.8%가 감수성이었으며, 2010년 균주 중에서는 19.4%가 저 항성, 4.8%가 중도 저항성, 75.8%가 감수성으로 나타났고 2011 년에는 저항성이 23.1%, 중도 저항성이 9.0%, 감수성이 67.9% 로 나타났다. Metalaxyl에 대한 저항성은 약제 살포횟수가 많은 시설하우스 재배지와 씨감자 재배지에서 주로 증가하는 것으 로 나타났다. 2009년에 분리된 균주 중 dimethomorph에 대한 MIC 값이 1.0-5.0 μg/ml인 균주는 17.2%였고 2010년과 2011년 에는 각각 19.0%와 15.4%로 나타났다. 그러나 5.0 ug/ml에서 자 라는 균주는 없어 dimethomorph에 저항성인 균주는 출현하지 않은 것으로 판단하였다.

Acknowledgement

This work was carried out with the support of "Cooperative Research Program for Agricultural Science & Technology

Development (Project No. PJ906982)" Rural Development Administration, Republic of Korea.

References

- Albert, G., Curtze, J. and Drandarevski, A. C. 1988. Dimethomorph (CME 151), a novel curative fungicide. *Brihgton Crop Prot. Conf. Pests Dis.* 1: 17–23.
- Bruck, R. I., Fry, W. E. and Apple, A. E. 1980. Effect of metalaxyl, an acylalanine fungicide, on developmental stages of *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 70: 597–601.
- Choi, G. J., Kim, B. S., Chung, Y. R. and Cho, K. Y. 1992. Occurrence of metalaxyl-resistant isolates of *Phytophthora infestans* in potato fields in Korea. *Korean J. Plant Pathol.* 8: 34–40. (In Korean)
- Cohen, Y., Balder, A. and Cohen, B. H. 1995. Dimethomorph activity against Oomycete fungal plant pathogens. *Phytopathology* 85: 1500-1506.
- Cohen, Y. and Reuveni, M. 1983. Occurrence of metalaxyl resistant isolates of *Phytophthora infestans* in potato fields in Israel. *Phytopathology* 73: 925–927.
- Daggett, S. S., Gots, E. and Terrrien, C. D. 1993. Phenotypic change in populations of *Phytophthora infestans* from eastern Germany. *Phytopathology* 83: 319–323.
- Davidse, L. C., Looijen, D., Turkensteen, L. J. and Van Der Wal, D. 1981. Occurrence of metalaxyl-resistant strain *Phytophthora infestans* in Dutch potato fields. *Neth. J. Plant Pathol.* 87: 65–68.
- Dowley, L. J. and O'Sullivan, E. 1981. Metalaxyl-resistant strains of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in Ireland. *Potato Res.* 24: 417–421.
- Fry, W. E. and Goodwin, S. B. 1997. Re-emergence of potato and tomato late blight in the United States. *Plant Dis.* 81: 1349–1357.
- Henfling, J. W. 1987. Late blight of potato: *Phytophthora infestans*. Technical Information Bulletin 4. International Potato Center, Lima, Peru. 25 pp.
- Hohl, H. R. and Iselin, K. 1984. Strains of *Phytophthora infestans* with mating type behaviour. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 83: 529–530.
- Hooker, W. J. 1981. Compendium of potato diseases. American Phytopathological Society, St. Paul, USA. 125 pp.
- Kim, B. S., Choi, J. H., Chun, H. H., Ryu, K. Y., Hahm, Y. I. and Lee, Y. S. 2000. Mating type and metalaxyl sensitivity of *Phytophthora infestans* isolates from Kangwon area in Korea. *Korean J. Pestic. Sci.* 4: 59–63. (In Korean)
- Koh, Y. J., Chung, H. J. and Fry, W. E. 1994. Changes in frequencies and distribution of A2 mating types and metalaxyl-resistant isolates of *Phytophthora infestans* in Korea. *Korean J. Plant Pathol.* 10: 92–98.
- Korea Crop Protection Association. 2013. Agrochemical year book. Seoul, Korea. 118 pp. (In Korean)
- Lee, W. H., So, M. S. and Choi, I. Y. 1994. Fungicide-resistance and mating type of *Phytophthora infestans* causing potato late blight. *Korean J. Plant Pathol.* 10: 192–196. (In Korean)

- Mosa, A. A., Kato, M., Sato, N., Kobayashi, K. and Ogoshi, A. 1989. Occurrence of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* on potato in Japan. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 55: 615–620.
- Park, K. H., Ryu, K. Y., Yun, J. C., Jeong, K. S., Kim, J. S., Kwon, M., Kim, B. S. and Cha, B. 2010. Changes of mating type distribution and fungicide-resistance of *Phytophthora infestans* collected from Gangwon province. *Res. Plant Dis.* 16: 274–278. (In Korean)
- So, M. S. and Lee, W. H. 1993. Occurrence of the A2 mating types of the potato late blight pathogen, *Phytophthora infestans* in Korean *J. Plant Pathol.* 9: 275–279. (In Korean)
- Shattock, C. R. 2002. *Phytophthora infestans*: populations, pathogenicity and phenylamides. *Pest Manag. Sci.* 58: 944–950.
- Staub, T. and Sozzi, D. 1981. First practical experiences of metalaxyl resistance. *Neth. J. Plant Pathol.* 87: 245–250.

- Stein, J. M. and Kirk, W. W. 2004. The generation and quantification of resistance to dimethomorph in *Phytophthora infestans*. *Plant Dis*. 88: 930–934.
- van der Vossen, E., Sikkema, A., Hekkert, B. L., Gros, J., Stevens, P., Muskens, M., Wouters, D., Pereira, A., Stiekema, W. and Allefs, S. 2003. An ancient R gene from the wild potato species *Solanum bulbocastanum* confers broad-spectrum resistance to *Phytophthora infestans* in cultivated potato and tomato. *Plant J.* 36: 867–882.
- Zhang, X. Z., Ryu, K. Y., Kim, J. S., Cheon, J. U. and Kim, B. S. 2005. Changes in the sensitivity to metalaxyl, dimethomorph and ethaboxam of *Phytophthora infestans* in Korea. *Plant Pathology J.* 21: 33–38.