식물병연구

Mini-Review Open Access

Res. Plant Dis. 29(4): 345-362 (2023)
https://doi.org/10.5423/RPD.2023.29.4.345

국내 과실 탄저병을 일으키는 종 복합체와 종 다양성 및 살균제 감수성

Colletotrichum Diversity within Different Species Complexes Associated with Fruit Anthracnose in South Korea and Their Fungicides *In-Vitro* Sensitivity

***Corresponding author**
Tel: +82-54-530-1204
Fax: +82-54-530-1209
E-mail: thchang@knu.ac.kr
ORCID
https://orcid.org/0000-0002-0213-7444

장태현[1*] · 올리울하산[2] · 전종엽[3] · 김치현[4] · 이대민[5] · 김주성[6] · 강은찬[6] · 김재원[1]

[1]경북대학교 생태환경대학 식물자원학과, [2]국립농업과학원 작물보호과,
[3]경농중앙연구소, [4]김천농협, [5]성보연구센타, [6]제이아그로(주) 연구소

Taehyun Chang[1*], Oliul Hassan[2], Jong Yeob Jeon[3], Chi Hyun Kim[4], Dae Min Lee[5], Ju Sung Kim[6], Eun Chan Kang[6], and Jaewon Kim[1]

[1]*Department of Crop Science, College of Ecology and Environmental Sciences, Kyungpook National University, Sangju 37224, Korea*
[2]*Crop Protection Division, National Institute of Agricultural Science, Wanju 55365, Korea*
[3]*Central Research Institute, Kyung Nong Co., Gyeongju 38175, Korea*
[4]*Gimcheon Nong Hyup, Gimcheon 39576, Korea*
[5]*SUNGBO Research Center, Anseong 17526, Korea*
[6]*J-agro Co. Ltd. Research Center, Daejeon 34037, Korea*

Anthracnose, caused by the *Colletotrichum* genus, comprises a significant number of plant pathogens and poses a major threat to fruit production worldwide, including South Korea. *Colletotrichum* species were identified associated with anthracnose in fruits such as apple, persimmon, plum, peach, jujube, walnut, and grape. A polyphasic approach, including morphology, multigene phylogenetics, and pathogenicity testing, was used. Additionally, the *in-vitro* sensitivity of identified *Colletotrichum* species to common fungicides was also evaluated. A total of nine *Colletotrichum* species within two complexes, namely gloeosporioides and acutatum, have been identified as the causal agents of anthracnose in common fruits in South Korea. In the gloeosporioides complex, we found *Colletotrichum aenigma*, *C. fructicola*, *C. gloeosporioides*, *C. horii*, *C. siamense*, and *C. viniferum*. Meanwhile, in the acutatum complex, *C. fioriniae*, *C. nymphaeae*, and *C. orientalis* were identified. Notably, *C. fructicola*, *C. siamense*, *C. fioriniae*, and *C. nymphaeae* were reported for the first time from apple, *C. siamense*, *C. fioriniae* and *C. nymphaeae* from plum, *C. siamense*, *C. fructicola*, and *C. fioriniae* from peach, *C. siamense* and *C. horii* from persimmon, *C. fioriniae* from Omija (*Schisandra*), *C. orientalis* from walnut, *C. nymphaeae* from jujube, and *C. aenigma*, *C. fructicola*, and *C. siamense* from grape. Fungicide sensitivity tests revealed significant variation in the EC_{50} values among specific *Colletotrichum* species when exposed to different fungicides. Moreover, the same *Colletotrichum* species isolated from different host plants displayed varying sensitivity to the same fungicide.

Keywords: *Colletotrichum* species complexes, Fruits, Fungicides sensitivity, Multigene phylogenetics

Received October 5, 2023
Revised December 4, 2023
Accepted December 4, 2023

Research in Plant Disease
eISSN 2233-9191
www.online-rpd.org

ⓒ The Korean Society of Plant Pathology
ⓒ This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (http://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/), which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

서 론

전 세계적으로 장미과에 속하는 사과를 비롯한 일반 과수류의 과실에 발생하는 탄저병은 과실 생산에 직접적인 피해를 줌으로서 경제적으로 큰 손실을 일으키지만, 과수 이외도 다양한 많은 종류의 기주 식물 종(host species)을 가해한다. 주요 작물인 딸기, 수박 등 많은 쌍자엽 식물과 옥수수, 수수 등의 곡물에서 병을 일으키며, 양치류와 소나무에 대한 발병도 보고하였다(Dean 등, 2012).

탄저병원균은 전 세계적으로 분포하고 있으며 병원균 속(genus)에 많은 종은 넓은 기주 식물 범위를 가짐으로써 다양한 식물에 병을 일으키며, 경제적으로 피해가 큰 온대 과수류(사과, 복숭아, 감, 자두, 포도 등), 아열대 및 열대 과수류 등을 비롯하여 주요 곡물에서도 다양한 종이 병을 일으키고있으며, 지역별로 재배 작물과 환경조건에 따라서 발병을 일으키는 지역 고유의 병원균의 종이 다양하게 보고되고 있다(Dean 등, 2012).

탄저병의 일반적인 증상은 타원형이나 각진 모양의 어두운 괴사 병반이 나타나며, 발병은 식물의 어린 식물부터 성숙한 식물에 이르기까지 생육, 발달 및 수확 후에도 나타나는데, 탄저병원균은 비병원성 단계를 거치기 때문에 수확 후 증상이 나타나기도 한다(Bailey와 Jegger, 1992). 생물학적으로 탄저병원균(*Colletotrichum* spp.)은 독특한 반활물영양체로서 이 속에 속하는 곰팡이는 초기에 큰 세포내에 일차 균사와 관련된 짧은 활물영양단계를 거치면서 감염과 발병이 일어나고, 점차 기주 조직 전체에 퍼져 2차 균사를 형성하고, 2차 균사는 괴사 단계로 바뀌게 된다(De Silva 등, 2017).

탄저병을 일으키는 병원균(*Colletotrichum lineola*)은 1831년에 속과 종(species)이 소개되었고, 1937년 Corda에 의해 종명(*Colletotrichum* spp.)이 제안되면서 *Colletotrichum*은 *Glomerellaceae* (Glomerellales, Sordariomycetes)의 단일 속으로 보고되었다(Hyde 등, 2009; Sutton, 1992). von Arx (1957)는 *Colletotrichum*의 750종을 형태적인 특성으로 11개 분류군(taxa)으로 구분하였고, Sutton (1980, 1992)은 형태적인 특성과 배양적인 특성을 근거로 39종이 수용되었다. *Colletotrichum* 속의 분류는 1888–1975 사이에 638개 분류군이 보고되었고, 1976–2008년까지는 1년에 1개의 분류군이 보고되었다. 2000년에는 형태적, 배양 방법 및 병원성 연구를 근거로 40종이 새롭게 수용되었고(Cannon 등, 2000), 2009년 이후는 230개 분류 군이 추가로 보고되어 연평균 18.3 분류군이 보고되어 전체 228종이 되었다. 2012년 한 해만 58개 분류군이 추가되면서 정점에 이르게 되었고, 많은 연구에서 기존에 단일 종으로 보고되었던 종은 colletotrichum species complex (탄저병원균 종 복합체)로 보고를 함으로서 종 복합체에 대한 개념이 수용되는 계기가 되었다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 2021년 6월 기준으로 탄저병원균의 종 복합체로 받아들여진 것은 *Colletotrichum* 속에 928 분류군으로 113개 다양한 infra-specific taxa와 806종이다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 종 복합체의 연구는 병원균의 유전적인 유연 관계를 계통발생(phylogeny) 분석을 하기위하여 다중유전자(ACT [actin], CHS-1 [chitin synthase], GAPDH [glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase], ITS [internal transcribed spacer], TUB2 [β-tubulin])의 염기서열을 253개 reference 균주의 자료를 활용한 유전자 지도를 처음 보고하였다(Price 등, 2010). 그 이후 탄저병원균에 대한 다양한 유전자의 염기서열 분석은 병원균에 대한 유연관계를 분석하는 도구로 활용함으로서 형태적인 동정의 한계를 극복하게 됨으로써 새로운 종이 많은 동정하게 되어 2012년은 9개의 종 복합체가 보고되었다(Cannon 등, 2012; Damm 등, 2012a, 2012b; Weir 등, 2012). Damm 등(2012a)은 국내 과수류의 거의 모든 탄저병을 일으키는 주요 병원균의 종이 포함된 acutatum species complex (acutatum 종 복합체)를 보고하였고, Weir 등 (2012)는 gloeosporioides species complex (gloeosporioides 종 복합체)을 보고하였다.

많은 연구에서 다양한 유전자의 염기서열 자료를 기반으로 유연관계를 분석하여 종을 동정하는 방법이 확립되면서 기존에 종명이 새로운 종명으로 바뀌게 되었다. 2009년 이후 기존에 보고된 원종명(original species)이 최근 종명(current species)으로 10개 종이 바뀌게 되었다. 이들 종 중에는 과거에 다른 종명으로 보고되었던 종은 gloeosporioides 종 복합체에 속한 종은 *C. siamense*, *C. fructicola* 및 *C. aenigma*이고, acutatum 종 복합체에 속한 종은 *C. nymphaeae*이다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 최근 종명으로 바뀐 *C. siamense*는 과거에 5종류의 다른 종명(원종명: *C. communis*, *C. dianesei*, *C. endomangiferae* 및 *C. melanocaulon*)으로 보고되었으나, Sharma 등(2015)은 최근 종명으로 보고하였다. *C. fructicola*는 과거에 보고된 원종명은 *C. ignotum*이었으나 Weir 등(2012)은 최근 종명으로 보고하였고, Liu 등(2013)은 *C. populi*을 최근 종명인 *C. aenigma*으로 보고하였다. 원 종명이 *C. citri*로 보고되었으나, Damm 등(2012a)은 *C. nymphaeae*로 보고하였다. 본 리뷰는 탄저병원균에 대한 정확한 동정 방법, 지리적발생분포, 병원균의 기주 특이성, 지리적 발생 고유종, 국내 과수류에 발생하는 병원균의 종 다양성, 병원균의 종류별 살균제에 대한 감수성을 고찰하고, 많은 종류의 과수가 수입됨에 따른 새로운 종의 도입을 차단하기 위한 종 동정과 병 방제에 대한 기초자료를 제공하고자 한다.

탄저병의 지리적 발생 분포와 병원균의 종류

탄저병은 최근 10년간(2010–2020년) 전 세계적으로 2,717건을 보고하여 가장 많은 병 발생 보고를 하였다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 국가별 병 발생 연구 보고를 보면, 중국에서 발생하는 탄저병이 전 세계에서 발생하는 건수의 25.6%로 가장 많았고, 브라질 9.4%, 호주 8.5%, 미국 8.1%, 이탈리아, 일본 및 뉴질랜드가 각각 4–5% 순이다. 탄저병을 일으키는 주요 병원균의 종류는 17종이 관여한다고 보고하였다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021).

전 세계적으로 가장 많은 탄저병을 일으키는 종은 gloeosporioides 종 복합체 와 acutatum 종 복합체에 속한 종이다. 이들 종은 아시아에서 발병이 가장 많은 주요 병원균이다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). Gloeosporioides 종 복합체에 속한 종 중에는 *C. siamense, C. fructicola* 및 *C. gloeosporioides*는 아시아에서 가장 많은 병을 일으키는 병원균이며, 국내 과수류의 과실에 주요 병원균이기도 하다(Chang 등, 2018a; Hassan 등, 2019b; Jeon 등, 2017; Kim 등, 2018, 2021). *C. siamense*는 6대륙 전체 발생률 228건 중 144건(63.1%)이 아시아에서 발병한다. *C. fructicola*에 의한 병 발생 건수는 6대주 전체 발생건수 176건 중 113건(62.4%)이 아시아에서 병을 일으키며, *C. gloeosporioides*는 6대주 전체 발생 217건 중 아시아에서 110건(50.7%)이 아시아에서 병을 일으킨다. *Acutatum* 종 복합체에 속한 병원균으로 국내 과수에서 병을 일으키는 종은 *C. fioriniae, C. orientalis, C. nymphaeae* 및 *C. scovillei*이다. 이들 종 중 *C. fioriniae, C. nymphaeae* 및 *C. orientalis* 국내 과수류에 주요 병원균이다(Hassan 등, 2019a, 2019b; Jang 등, 2023; Kim 등, 2020, 2022).

Acutatum 종 복합체에 속한 종으로 국내 대부분의 과실에서 병을 일으키는 *C. fioriniae*와 *C. nymphaeae*는 전 세계 발병 건 수는 다음과 같다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). *C. fioriniae*는 전 세계 발병 건수가 134건으로 북미가 43건으로 가장 많고, 아시아 36건 및 유럽 33건으로 3대륙 간에 큰 차이를 보이지 않고 발병하는 병원균으로 남미나 아프리카에서는 각각 1건의 발병 보고가 있다. 반면, *C. nymphaeae*는 전체 발생 건수 118건중 유럽에서 가장 많이 발생하는 병원균(39건)이고, 아시아(28건), 남미(26건), 북미(15건) 및 아프리카(8건)등에서 보고된 병원균으로 acutatum 종 복합체에 종 중에서 전 세계적으로 가장 다양하게 발병하고 있다. *C. scovillei*는 국내 고추에 주요 병원균으로 전 세계 전체 발병 건수 42건 중 아시아에서 36건이 발생하고, 남미가 5건으로 지역적인 발병 환경의 과 기주 특이성이 있는 병원균으로 지역 고유종으로 구분할 수 있는 병원균으로 과수에서는 아직 발생보고가 없다.

탄저병원균의 기주 특이성

탄저병원균은 대부분 쌍자엽식물에서 병을 일으키는데, 병 발생은 약 77%가 기주와 병원체의 종 과의 친화적인 관계에 의해 일어난다. 단자엽식물 기주에서 발병을 일으키는 병원균은 caudaum, gramicola 및 spaethianum 종 복합체에 속한 종에 의해 주로 병을 일으킨다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 기주 식물 종(host species)과 탄저병원균의 종 간에 발병 조합을 보면 1,358개 기주-병원균의 종 간에서 720개의 기주에서 병을 일으킨다. 이들 병원균의 종 중에서 goeosporioides 종 복합체에 속한 *C. siamense*와 *C. gloeosporioides*가 가장 많은 기주를 가지고 있고, 기주 특이성이 높다. *C. siamense*는 103개의 기주 식물 종에서 병을 일으키고, *C. gloeosporioides*는 87개 기주 식물에서 병을 일으키고, *C. fructicola*는 63개의 기주식물이 있고 다양한 식물과의 기주에서 서식한다. 기주 특이성이 높은 병원균의 경우는 여러 종이 항상 서식한다. Acutatum 종 복합체에 속한 종 중에는 *C. fioriniae*는 가장 많은 73개 기주 식물과 *C. nymphaeae*는 42개 기주식물에서 병을 일으킨다.

탄저병원균은 기주 식물 종, 기주 식물의 속 및 기주 식물의 과(family)에 대한 특이성이 있다. 속에 대한 특이성을 보이는 탄저병원균의 종은 루핀꽃 식물에 탄저병을 일으키는 *C. lupini*으로, acutatum 종 복합체에 속한 종으로 분기군(clade)을 이루는 종이다(Damm 등, 2012a). 그 외 차나무와 동백나무에 탄저병을 일으키는 *C. camelliae*가 있고, 국화과(Asteraceae)에는 *C. carthami*와 *C. chrysanthemi*가 병을 일으킨다. Orchidearum 종 복합체에 속한 종인 *C. sojae*는 콩과 식물(Fabaceae)에서만 주로 탄저병을 일으키고, graminicola 종 복합체에 속한 종인 *C. cereal*은 벼과식물(Poaceae)에서만 병을 일으키지만, 종 복합체에 특정 병원균의 종은 품종에 특이성을 보이는 경우도 있다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 국내 재배되고 있는 감나무는 크게 곶감용과 홍시용으로 구별되며, 이들 감에 탄저병을 일으키는 병원균의 종은 다르다(Jeon, 2017). 청도 지역을 중심으로 재배되는 홍시용 감(품종명: 반시)은 청도군(6개면: 20개 과수원)에서 채집한 모든 균주에서 *C. siamense*만 동정되었고, 곶감용으로 재배(상주, 영동, 산청)하는 감(품종: 둥시)에서는 모두 *C. horii*가 동정되었다(Jeon, 2017). 국내 사과 탄저병원균도 기주 특이성이 높고 친화성이 높은 감수성 품종인 홍로는 5종의 병원균이 동정되었고, 후지 품종은 4종의 병원균이 동정되었다(Kim, 2019).

탄저병원균이 식물의 과 단위에서 서식하는 기주식물의 종수, 탄저병원균의 종 수, 기주-병원균 조합 및 종 복합체의 종류는 다양하다. 장미과(Rosaceae: 사과나무 등)에서 탄저병을 일

으키는 병원균의 종수는 41개, 기주 식물의 종수는 31개, 병원균의 종-기주 조합(*Colletotrichum* species host combination) 수는 118개이고, 종 복합체는 7개가 관여한다고 한다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 콩과(Fabaceae) 식물은 가장 다양한 탄저병원균의 종 복합체가 관여한다. 탄저병원균의 종 수는 36개, 기주의 종 수는 가장 많은 51개이며, 11개 종 복합체의 병원균이 관여하고 있고, 병원균의 종-기주 조합 수는 장미과 다음으로 많은 87개이다. 가지과(Solanaceaea: 고추등) 식물에서 14개 기주식물에서 탄저병을 일으키는 병원균은 10개 종 복합체에 속한 41종이 병을 일으키고, 병원균의 종-기주 조합 수는 72개이다. 그 외 탄저병원균의 종류가 10종 이상이 기주 식물에 서식하면서 병을 일으키는 식물 과의 수는 26개이고, 병원균의 종류가 20개 이상이 서식하면서 병을 일으키는 식물 과의 수도 12개이다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021).

전 세계적으로 식물에 가장 많은 병을 일으키는 병원균은 gloeosporioides 종 복합체로 516병원균의 종-기주 식물 종과의 연관되어 있다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 병원균의 종과 기주 식물의 과 단위는 880개로 특별하게 연관성이 있다. 종 복합체별로는 gloeosporioides 종 복합체 가장 많아 전체 36.8%을 차지하고, acutatum 종 복합체는 20.9%이고, boninense 종 복합체가 9.7%를 차지하고 나머지 종복합체들은 각각 3–5% 범위에 속한다. 종 복합체의 종류별 기주 범위는 acutatum, gloeosporioides, truncatum 종 복합체에 속한 병원균은 기주 범위가 넓어서 평균적으로 탄저병원균 1종류당 7개 종 이상의 기주 식물을 가지고 있는 반면, agaves, caudatum, dracaenophilum 및 graminicola 종 복합체는 기주 범위가 좁아 탄저병원균 1종당 1–2개 종의 기주만 가지고 있다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021).

탄저병원균의 종 복합체 (*Collectotrichum* Species Complex)

탄저병원균은 자낭균류와는 다르게 MAT1-2-1 유전자만 사용하여 유성 생식이 가능하다(Liang 등, 2021; Menat 등, 2016). 2021년 6월 현재 Index Fungorum에는 *Colletotrichum* 속의 928개 분류군, 종 순위의 806개, 나머지 113개의 분류군이 다양한 하부 종 분류군으로 나열되어 있으며 주로 formae 및 varietas 순위에 있다. Baroncelli 등(2017)은 탄저병원균을 11개 종 복합체에 189종을 보고하였으나, 최근 Talhinhas와 Baroncelli (2021)는 전 세계에서 발생하는 병원균은 15개 탄저병원균의 종 복합체이며, 257종이 있고, 아직도 종 복합체에 포함되지 않은 단일 종도 10개 있다.

전 세계적으로 가장 많은 병을 일으키는 gloeosporioides 종 복합체는 Weir 등 (2012)이 처음 보고하였고, 그 후 Talhinhas와 Baroncelli (2021)는 gloeosporioides 종 복합체에 속한 종은 57개이고, 이들 병원균 중 24개 종은 일반적으로 많이 알려진 종이고, 26개 종은 아직도 data가 충분하지 않은 종이고, 7종은 없어질 가능성이 있는 불안정한 종으로 분류하고 있다. Acutatum 종 복합체도 Damm 등(2012a)은 처음 보고하였고, 종복합체에는 5종의 분기군(계통군)의 종을 포함하여 29개 아분기군(subclade)에 31개 종이 있고, 이 중 21개 종은 새로운 종으로 보고하였다. 그 후 Talhinhas와 Baroncelli (2021)는 Acutatum 종 복합체에는 6개 주 분기군(clade)의 종을 포함하여 전체 41개 종이 있으며, 일반적으로 잘 알려진 종은 19개이고, 14종은 여전히 자료(data)가 충분하지 않은 종이며, 8종은 불안정한 종으로 분류하고 있다. Boninense 종 복합체에는 26개 종이 있고, 잘 알려진 종은 4개이고, data가 충분하지 않은 종은 16개 종이고, 6종은 불안전한 종으로 분류하고 있고, Spaethianum 종 복합체에는 9개 종이 있다. 그 외 caudatum, gigasporium, magnum, orbicula, dracaenophilum 및 orchidearum 종 복합체에는 각각 8개 종이 포함되어 있고, agaves 종 복합체에는 5개 종이 있고, truncatum 종 복합체에는 4개 종이 포함되어 있다. Cannon 등(2012)은 Graminicola 종 복합체, dematium 종 복합체, destructivum 종 복합체, spaethianum 종 복합체, truncatum 종 복합체 및 orbiculare 종 복합체를 최초로 보고하였고, boninense 종 복합체는 Damm 등(2012b)이 보고하였다. 2014년에는 caudatum 종 복합체(Crouch 등, 2014)와 gigasporum 종 복합체가 보고되었고(Liu 등, 2014), 2019년에는 magnum 종 복합체, Dracaenophilum 종 복합체 및 orchidearum 종 복합체가 보고되었고(Damm 등, 2019), 2021년에는 agaves 종 복합체가 보고되었다(Bhunjun 등, 2021).

탄저병원균의 종 복합체의 동정

곰팡이 병원균의 동정은 ITS rDNA 영역의 염기서열 분석으로 시작되었고, 탄저병원균의 일부 종(*C. graminicola*와 *C. gigasporum*)을 구분하는 데는 사용하였지만(Jayawardena 등, 2016; Liu 등, 2014), ITS 염기서열 분석만으로 종을 동정하는 것은 한계가 있다(Hofstetter 등, 2019). 대부분의 탄저병원균의 종을 동정하기 위해서는 APMAT (intergenic spacer between APN2 and MAT1-2-1), APN2 (DNA lyase C), CAL (calmodulin), CHS-1, GAPDH, GS (glutamine synthase), HIS3 (histone 3), ACT, SOD2 (manganese-superoxide dismutase) 및 TUB2 유전

Table 1. Primer pairs used for molecular identification of *Colletotrichum* species

Gene	Product name	Primer	Sequence (5′-3′)	Reference
Colletotrichum gloeosporioides species complex				
ApMat (APN2/ MATIGS)	Intergenic spacer between APN2 and MAT1-2-1	AMF (AMF1)	CCAGAAATACACCGAACTTGC	Silva et al. (2012)
		AMR (AMR1)	TCATTCTACGTATGTGCCCG	
CAL	Calmodulin	CL1C	GAATTCAAGGAGGCCTTCTC	Weir et al. (2012)
		CL2C	CTTCTGCATCATGAGCTGGAC	
Colletotrichum gloeosporioides and *C. acutatum* species complex				
ITS	Internal transcribed spacers (615 bp)	ITS1F	CTTGGTCATTTAGAGGAAGTAA	Gardes and Bruns (1993), White et al. (1990)
		ITS4	TCCTCCGCTTATTGATATGC	
GAPDH (G3PDH)	Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase	GDF1	GCCGTCAACGACCCCTTCATTGA	Guerber et al. (2003)
		GDR1	GGGTGGAGTCGTACTTGAGCATGT	
TUB2	β-tubulin	T1	AACATGCGTGAGATTGTAAGT	O'Donnell and Cigelnik (1997)
CHS-1	Chitin synthase	CHS79-F	TGGGGCAAGGATGCTTGGAAGAAG	Carbone and Kohn (1999)
		CHS354R	TGGAAGAACCATCTGTGAGAGTTG	
C. acutatum species complex				
HIS3	Histone 3	CYLH3F	AGGTCCACTGGTGGCAAG	Crous et al. (2004)
		CYLH3R	AGCTGGATGTCCTTGGACTG	

자의 염기서열의 분석자료를 병합하여 계통수(Bayesian inference phylogenetic tree)를 제작하고 계통학적 관계를 분석하다(Jayawardena 등, 2016, 2021; Marin-Felix 등, 2017). 계통발생수의 분석은 여러 방법이 있다(Price 등, 2010; Ronquist 등, 2012).

탄저병원균의 종은 형태적인 특징과 핵산의 염기서열의 자료인 ITS와 GAPDH만으로 동정은 충분하지 않고(Silva 등, 2012; Weir 등, 2012), *C. siamense*의 동정에는 APMAT 유전자의 염기서열 분석이 반드시 필요하다(De Silva 등, 2017; Liu 등, 2018). Weir 등(2012)은 gloeosporioides 종 복합체에 속한 종의 동정에는 GAPDH와 TUB2 유전자의 염기서열은 종 복합체 안에 대부분의 종을 구분하는 데 필요하고, CAL 유전자의 염기서열은 *C. siamense*와 *C. fructicola*의 종의 구분을 위해서는 다른 유전자(ITS, GAPDH, TUB2, ACT, CHS-1) 염기서열보다 좋다.

국내 주요 과수 탄저병을 일으키는 *C. gloeosporioides* 종 복합체에 속한 여러 종 동정과 *C. acutaum* 종 복합체에 속한 종 동정을 위한 유전자의 종류는 Table 1과 같다. *C. gloeosporioides* 종 복합체의 종 동정에는 ITS (Gardes와 Bruns, 1993), CHS-1 (Carbone과 Kohn, 1999), TUB2 (Glass와 Donaldson, 1995), GAPDH (Templeton 등, 1992), CAL (Weir 등, 2012), ACT (Carbone과 Kohn, 1999) 및 APMAT (Silva 등, 2012)의 염기서열을 분석으로 동정이 가능하다(Weir 등, 2012).

C. acutaum 종 복합체를 동정하기 위해서는 ITS, CHS-1, TUB2, GAPDH, ACT 및 HIS3의 유전자 염기서열을 분석하여야 정확한 동정이 가능하다고 한다(Crous 등, 2004; Damm 등, 2012b; Dowling 등, 2020).

C. gloeosporioides 종 복합체의 동정은 Bayesian inference phylogenetic tree는 다중유전자(ITS, CHS-1, TUB2, GAPDH, ACT, CAL, GS, SOD2, APMAT 및 HIS3)의 염기서열 분석이 필요하다(Dowling 등, 2020; Hassan 등, 2018; Kim 등, 2020; Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 지금까지 다양한 유전자의 염기서열 자료로 계통발생을 분석하는 방법은 다양하다(Katoh와 Standley, 2013; Kumar 등, 2016; Price 등, 2010; Ronquist 등, 2012).

Table 2. Species diversity of *Colletotrichum* isolates collected from fruits in Korea

Fruit	***Collectotrichum* species complex**							
	***C. gloeosporioides* species complex**						***C. acutatum* species complex**	
Apple	*C. furcticola*	*C. siamense*	*C. gloeosporioides*	-	-	-	*C. fioriniae*	*C. nymphaeae*
Peach	*C. furcticola*	*C. siamense*	-	-	-	-	*C. fioriniae*	-
Grape	*C. furcticola*	-	-	-	*C. aenigma*	*C. viniferum*	-	-
Plum	-	*C. siamense*	*C. gloeosporioides*	-	-	-	*C. fioriniae*	*C. nymphaeae*
Persimmon	-	*C. siamense*	-	*C. horii*	-	-	-	*C. nymphaeae*
Jujube	-	-	*C. gloeosporioides*	-	-	-	-	*C. nymphaeae*
Omija	-	-	*C. gloeosporioides*	-	-	-	*C. fioriniae*	-
Walnut							*C. orientalis*	

국내 과수류의 탄저병원균의 종 복합체의 종류와 특성

국내 주요 과수나무의 과실에 발생하는 탄저병은 6월 하순부터 발병하기 시작하여 수확기까지 발병하며, 이미 감염 이병과실은 유통과 저장 중에도 과실에 큰 피해를 준다. 병징의 특징은 과실 표면의 병반 부위가 윤문이 선명하게 나타나며, 경시적으로 함몰되어 병반 포면에 둥근 무늬를 띠며 분생자 층이 형성된다. 사과의 이병과는 자른 과실의 단면은 과심을 중심으로 V자 형태로 과실 부패가 진행되는 것을 볼 수 있다(Cheon 등, 2016).

국내 과수류에 발생하는 탄저병원균의 종 복합체의 종류는 *C. gloeosporioides* 종 복합체와 *C. acutaum* 종 복합체에 의해 발생한다. 사과, 감, 자두, 복숭아, 포도 및 대추에서 2종류의 종 복합체와 종 다양성은 Table 2와 같다(Chang 등, 2018a, 2018b; Hassan 등, 2018, 2019a, 2019b; Kim, 2019; Kim 등, 2018, 2020, 2022; Lee 등, 2018, 2020a, 2020b; Lim 등, 2020).

Colletotrichum gloeosporioides 종 복합체

C. gloeosporioides 분류는 Penzig (1882)이 보고한 이후 100년 이상 여러 세대에 걸쳐 바뀌게 되었다(Weir 등, 2012). Cannon 등(2008)은 현재 *C. gloeosporioides* 또는 *C. gloeosporioides* sensu stricto는 감귤에 탄저병을 일으키는 병원균으로 보고하였다. 기주식물은 *Ficus, Mangifera, Pueraria* 및 *Vitis*을 비롯하여 광범위한 기주 범위를 가지는 국제적인 곰팡이로 지난 20년간 더 많은 수의 기주와 지역에서 발병을 보고하였다(Fantinel 등, 2017; Shi 등, 2019).

C. gloeosporioides 종 복합체는 형태적, 유전 계통학적으로 특이하고 다양한 종을 포함하고 있다(Weir 등, 2012). 과거 종들에 대한 유전적인 유연관계를 계통발생분석으로 재동정을 한 결과 *C. gloeosporioides*는 기존에 보고되지 않은 새로운 많은 종을 포함하고 있는 종 복합체이고, 이 종 복합체에 속에는 22종과 1개 아종이 있고, 2개의 종 분기군/계통군(clade)인 바나나 탄저병원균(*C. musea*)과 커피 탄저병원균(*C. kahwae*)에서 여러 종이 분화가 되었다(Weir 등, 2012). 최근 Talhinhas와 Baroncelli (2021)는 3종의 분기군의 종으로 *C. theobromicola, C. kahawae* 및 *C. gloeosporioides*이며, 이들 종에서 분화가 되어 오늘날 57개의 종이 되었다고 보고함으로서 Weir 등(2012)가 보고한 분기군의 종에서 차이를 보였다. 이들 분기군의 종은 병원균은 매우 강력하게 종 간에 계통 발생적인 거리(phylogenetic distances)가 있다고 한다. *C. gloeosporioides* 종 복합체에 속한 대부분의 종은 여러 기주를 침입하여 병을 일으키는 다범성(polyphagous)이다. 그리고, 몇몇 종은 하나의 기주에서 강력하게 병을 일으키는 특화된 종이다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). *C. kahawae*는 아프리카 대륙의 토착 병원균으로 아라비카 커피 열매에 탄저병을 일으키며, 침입력이 강하여 녹색 커피 열매에 특이하게 감염시켜 거대한 경제적인 손실을 가져온다(Waller 등, 1993). 현재는 *C. kahawae*는 검역대상병원균과 생물학적무기 병원균으로 등록되어 있다(Batista 등, 2017). 최근 Kim 등 (2022)은 국내에서 한약재로 사용하는 삽주 식물에서 잎에 탄저병을 일으키는 7종의 병원균 중에 *C. kahawae*를 동정하여 보고하였다.

*C. siamense*와 *C. fructicola*는 태국 북쪽 지방에서 재배하는 아라비카 종의 커피 열매에 병을 일으킨다고 처음 보고되었다(Prihastuti 등, 2009). 이 두 종은 생물학적, 지리적으로 다양하며, 분생포자의 크기의 다양함도 유사하다. 특히 분생포자의 길이는 *C. siamense*가 *C. fructicola*보다 약간 짧지만, 분생포자

의 폭은 거의 유사하다(Weir 등, 2012). *C. siamense*의 분생포자의 길이는 병원균을 분리한 기주의 종류나 배양 조건에 따라 크기의 차이가 있다(Prihastuti 등, 2009; Yang 등, 2009). Potato dextrose agar (PDA) 배지에 접종한 병원균을 28°C 암 조건에서 배양하면 *C. fructicola*가 *C. siamense*보다 균총의 성장 율이 크고 부착기 크기도 크다. 이들 종간의 구분은 SOD2, CAL과 TUB2 유전자의 염기서열 분석으로 구분할 수 있으며(Weir 등, 2012), Hu 등(2015)은 3종의 유전자(GAPDH, TUB2, ACT)의 염기서열 분석에 의한 계통발생분석을 하면 종 복합체 안에서 *C. siamense*와 *C. fructicola*를 명확하게 구분할 수 있다.

*C. fructicola*의 무성세대의 형태와 도해는 Rojas 등(2010)이 보고하였고, 유성세대 형태와 도해는 Fu 등(2019)이 보고하였다. 이 병원균은 내부기생과 부생균(endophyte and a saprobe)으로 전 세계적으로 분포하며 넓은 범위의 기주 식물을 가지고 있어 모든 대륙에서 병을 일으킨다(Jayawardena 등, 2016). 이 병원균은 대부분이 열대와 아열대지역에서 병을 일으키며, 전형적인 탄저병 증상을 보이며, 남미 지역에서는 사과탄저병(bitter rot)을 일으키는 주요 병원균이다(Alaniz 등, 2019; Velho 등, 2019).

C. siamense (syn. *C. hymenocallidis*; syn. *C. jasminisambac*)와 *C. fructicola*의 형태적인 특징은 아라비카 커피 열매 탄저병을 보고한 Prihastuti 등(2009)이 무성세대 형태와 도해를 보고 하였고, 유성세대 형태는 Fu 등(2019)이 보고하였다. *C. siamense* 와 *C. fructicola*는 기주 범위가 매우 넓은 곰팡이로 전 세계에서 발생한다. 호주와 열대 아메리카에는 널리 분포하고 있지만, 유럽에서는 매우 드문 병원균이다(Jayawardena 등, 2016; Prihastuti 등, 2009). 감나무의 탄저병원균으로 처음 보고된 *C. horii*는 덜 익은 과실, 어린 줄기 및 가지에도 병을 일으키며, 이 병원균은 한국, 일본, 중국, 뉴질랜드 및 브라질에서 분포하며(Weir와 Johnston, 2010), 브라질에서는 나뭇가지 마름병 및 고엽병의 원인균으로 보고되었고(May De Mio 등, 2015), 한국은 단감과 떫은 감에 탄저병원균으로 보고되었다(An 등, 2018; Jeon 등, 2017; Kwon 등, 2013).

C. acutatum 종 복합체

*C. acutatum*은 Simmonds에 의해 1965년에 처음으로 호주에서 파파야(*Carica papaya*)의 병원균으로 보고한 이후 단일종으로 분류하고 있었으나 유전자 염기서열 분석, 형태학적 및 계통발생분석으로 이 종은 다양한 종을 함유하고 있는 *C. acutatum* 종 복합체로 보고하였다(Lardner 등, 1999). *C. acutatum* 종 복합체에 속한 종은 90% 이상은 쌍자엽 식물에서 병을 일으키고, 형태학적, 생리학적, 생식 및 유전자의 데이터를 기반으로 여러 종 내 그룹을 확립하였다(Sreenivasaprasad와 Talhinhas, 2005). *C. acutatum* 종 복합체에 속한 여러 종은 제한된 지리적 분포와 기주 범위를 가지고 있지만, *C. acutatum*, *C. fioriniae, C. godetiae* 및 *C. nymphaeae*과 같은 일부 종은 글로벌 종으로 많은 기주를 갖고 있다(Baroncelli 등, 2017). 국내 과수류에 탄저병을 일으키는 병원균은 *C. fioriniae*와 *C. nymphaeae*이고, 호두에 탄저병원균은 *C. orientalis*가 보고되었다(Chang 등, 2018b; Hassan 등, 2019a, 2019b; Jang 등, 2023; Kim 등, 2020, 2022; Lee 등, 2020a).

Damm 등(2012a)은 *C. acutatum* 종 복합체에는 31종이 있고, 이중 21종은 보고되지 않은 신규 종이고, 5종은 계통/분기(clade)종으로 보고하였고, 이후 Talhinhas와 Baroncelli (2021)은 41종을 보고하면서 6종은 어느 정도의 지리적 구조를 지닌 계통/분기을 이루는 종으로 구분하고 있다. *C. nymphaeae*는 계통군(분기군)의 종으로 9종이 동일 그룹을 형성하고 있고, *C. acutatum*과 *C. fioriniae*는 단일 계통군(분기군)의 종이다(Damm 등, 2012a).

*C. nymphaeae*는 *Nymphaeae alba/Nuphar luteum*으로 처음 보고되었고(Van Der AA, 1978), 넓은 기주 범위를 갖고 있으며 최근에는 딸기에 가장 중요한 병을 일으키는 종이다(Damm 등, 2012a; Nam 등, 2023).

*C. acutatum*과 *C. fioriniae*는 전 세계적으로 분포하는 종으로 *C. acutatum*은 오세아니아 또는 인도양 지역에서 유래한 종이다(Damm 등, 2012a). Shivas와 Tan (2009)에 의해 처음 신규 종으로 분리된 *C. fioriniae*는 북반구에서 유래한 종으로 모든 대륙과 광범위한 기주 식물에서 발병하지만 대부분 온대 지역에서 발생하는 국제적인 병원균이다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 이 병원균은 일반적으로 탄저병 증상과 관련된 다른 *Colletotrichum* spp.과 함께 발생하지만 병원성이 약하다. 한국, 유럽 및 북미에서 사과 탄저병을 일으키는 병원균이다(Grammen 등, 2019; Munda, 2014; Munir 등, 2016).

사과 탄저병원균의 종 다양성

국내 사과에 탄저병을 일으키는 병원균의 종 다양성은 사과 주산지인 경상북도 문경, 상주, 영주, 의성, 청송의 과수원에서 품종별로 다양한 병징을 보이는 이병과를 채집하여 형태적 특징과 유전자의 염기서열 분석하여 계통발생분석으로 계통수로 동정한 결과는 Table 2와 같이 gloeosporioides 종 복합체에 속한 3개 종과 acutatum 종 복합체에 속한 2개 종이다. 이 중 4개 종은 보고되지 않은 미기록 종이었다(Kim 등, 2018, 2020; Oo 등, 2018; Park 등, 2018).

Gloeosporioides 종 복합체에 속한 종은 *C. siamense*, *C. fructicola* 및 *C. gloeosporioides*이고, acutatum 종 복합체에 속한 종은 *C. fioriniae*와 *C. nymphaeae*이다(Kim 등, 2020). 기존에 한국식물병명목록에 보고된 종은 *C. gloeosporioides*와 *C. acutatum*이었고(Korean Society of Plant Pathology, 2009), *C. acutatum*은 최근까지 과실의 탄저병에서 분리 동정이 되지 않았다. 사과의 품종별로는 탄저병에 감수성 품종인 홍로는 2개의 종복합체에 속한 5종이(*C. siamense*, *C. fructicola*, *C. gloeosporioides*, *C. fioriniae*, *C. nymphaeae*) 모두 분리 동정되었고, 후지 품종은 4종이 분리 동정되었다(Kim, 2019). Gloeosporioides 종 복합체에 속한 종은 *C. siamense*, *C. fructicola* 및 *C. gloeosporioides*은 계통발생적으로 바나나 탄저병원균(*C. musea*)에서 분화된 종이다(Weir 등, 2012)

한국식물병명목록에는 탄저병의 병원균은 유성세대인 *Glomerella cingulate* Spauld & H. Schrenk 와 무성세대인 *C. gloeosporioides* Penz. & Sacc (무성세대)로 기록하고 있다(Korean Society of Plant Pathology, 2009). 국내 사과 탄저병은 1967년 박갑용 등이 경북지구 사과 개발에 관한 종합적 연구로 최초 보고되었다(Korean Society of Plant Pathology, 2009). 한국식물병명목록에 기술된 *G. cingulate*의 월동 자낭포자는 Kim (1971)이 처음 보고하였고, *C. acutatum*에 의한 탄저병은 Lee (1994)가 보고하였다(Korean Society of Plant Pathology, 2009).

전 세계적으로 사과에 발생하는 탄저병원균의 종 복합체는 3종류이다(Dowling 등, 2020; Talhinhas와 Baroncelli, 2021). *C. acutaum* 종 복합체에 속한 종은 12종이고, *C. gloeosporioides* 종 복합체에 속한 종은 7종이며(*C. fructicola*, *C. siamense*, *C. tropicale, C. alienum, C. theobromicola* (syn. *C. fragariae*), *C. aenigma, C. kahawae, C. gloeosporioides* s. str.), *C. boninense* 종 복합체에 속한 종은 1종으로 브라질에서 보고한 *C. karsti*가 유일한 종이다(Dowling 등, 2020), 이와 같이 국외에서 발생하는 많은 종류의 사과 탄저병원균은 국내 유입 가능성이 있어 검역에서 관심을 가져야 할 병원균으로 생각한다.

C. gloeosporioides 종 복합체에 속한 종인 *C. fructicola*은 한국을 비롯한 7개국(USA, Korea, Brazil, Uruguay, Japan, France, China)에서 발생 보고가 있고, *C. siamense*는 한국을 비롯한 5개국(USA, Korea, Japan, Pakistan, Argentina)에서 발생 보고가 있다. 국제적으로 *C. fructicola*에 의한 병은 태국에서는 커피 탄저병으로 보고되었고(Prihastuti 등, 2009), 일본은 돌배나무에 탄저병, 이스라엘은 갯질경이 탄저병, 미국은 사과, 복숭아 탄저병, 브라질은 사과 탄저병, 호주는 아보카도탄저병, 독일은 무화과나무, 아프리카 나이지리아에서는 마 탄저병으로 보고하고 있다(Weir 등, 2012).

C. acutaum 종 복합체에 속한 병원균 중 국제적으로 많이 발생하는 12종 중에서 국내 과수에서 발생하는 *C. fioriniae*는 전 세계적으로 7개국(USA, Belgium, Croatia, Japan, Korea, France, Slovenia)에서 발생 보고를 하고 있고, *C. nymphaeae*은 한국을 비롯한 5개국(USA, Belgium, Brazil, Japan, Korea)에서만 발생 보고를 하고 있다(Dowling 등, 2020; Talhinhas와 Baroncelli, 2021). 국내에서는 아직 사과에서 발생보고가 되지 않은 *C. godetiae* (syn. *C. clavatum*)는 일본을 비롯한 7개국(Belgium, UK, Netherlands, Slovenia, Japan, Croatia, Australia)에서 병 발생 보고를 하고 있어(Dowling 등, 2020; Talhinhas와 Baroncelli, 2021), 앞으로 국내 유입 가능성이 있는 병원균으로 생각한다.

특히 한국과 기후가 유사한 미국 켄터기주에 사과탄저병은 *C. gloeosporioides* 종 복합체에 속한 종은 3개종(*C. siamense, C. theobromicola, C. fructicola*)과 *C. acutaum* 종 복합체에 속한 2개종(*C. fioriniae, C. nymphaeae*)을 보고하였는데(Munir 등, 2016), *C. theobromicola*는 아직까지 국내 발생보고가 없어 지속적인 관심 대상 종으로 생각한다. 최근까지 전 세계에서 발병 보고가 된 130종의 탄저병원균은 단일 국가에 발병 보고가 된 종은 지역적 고유종으로 구분하고 있다(Talhinhas와 Baroncelli, 2021). Lee와 Jung (2018)은 국내에 사과 잎에 반점병을 일으키는 *Colletotrichum kakivorum*은 신규 종으로 보고하였다. 이 종은 Dematium 종 복합체에 속한 종으로 Cannon 등(2012)이 처음 보고하였다. 이 종은 전 세계적으로 사과나무 잎에서 발병 보고가 없어 Talhinhas와 Baroncelli (2021)은 한국 고유종으로 구분하고 있다.

국내에서 사과 탄저병을 일으키는 5종의 병원균에 대한 병원성을 사과 3개 품종(홍로, 후지, 아오리)에서 상처 접종으로 조사한 결과에 의하면 *C. siamense* *C. fructicola* 및 acutatum 종 복합체의 *C. fioriniae*는 병원성이 강하여 병징이 크게 나타난 반면, *C. nymphaeae*와 *C. gloeosporioides*은 병원성이 약하였고, 사과에 상처를 내지 않은 병원균의 접종에서도 *C. fructicola*가 발병률이 가장 높았다(Kim 등, 2020). Munir 등(2016)은 미국 켄터키주 과수원에 발생한 탄저병의 병징은 *C. siamense*가 *C. fructicola*에 의한 병징보다 병반이 더 크고, 병든 부분의 과실이 깊게 피해를 입는다.

복숭아 탄저병원균의 종 다양성

복숭아 탄저병원균의 종 다양성 조사는 재배 주산지인 경상북도 청도 5개면, 김천 2개면, 상주 3개면, 예천 3개면 및 영천 4

개면의 과수원에서 품종별로 다양한 병징을 보이는 이병과를 채집하여 형태적 특징 과 6종의 유전자의 염기서열 분석으로 계통발생분석을 MEGA6, Maxium Likelihood method으로 동정하니, Table 2와 같이 gloeosporioides 종 복합체에 속한 2종과 acutatum 종 복합체 속한 1종은 최근까지 보고된 적이 없는 국내 미기록 종이었다(Lee 등, 2020b). Gloeosporioides 종 복합체에 속한 종은 *C. siamense*와 *C. fructicola*이고, acutatum 종 복합체에 속한 종은 *C. fioriniae*이었고(Lee 등, 2018), 이들 종은 형태적 특징과 분자생물적 특징, 병원성 및 살균제 감수성에 큰 차이를 보였다(Lee 등, 2020a).

국내 복숭아에 탄저병원균의 종 다양성 조사에서 한국식물병명목록((Korean Society of Plant Pathology, 2009)에 수록된 탄저병을 일으키는 병원균인 *C. gloeosporioides*와 *C. acutatum*은 조사한 모든 복숭아 품종에서 분리 동정이 되지 않았다. 전체 채집한 샘플에서 병원균의 종 분리 비율은 acutatum 종 복합체에 속한 종인 *C. fioriniae*가 55%가 분리되어 복숭아 탄저병을 일으키는 우점 종이었고, 사과와는 달리 *C. fructicola*는 39%와 *C. siamense*는 약 5%만 분리 동정되었다(Lee 등, 2020b). 복숭아 품종별로는 병원균의 종 특이성을 보였다. 대홍 품종은 *C. fructicola*만 분리 동정되었고, 대옥계 품종(예천)은 *C. fioriniae*만 분리 동정되었다. 천도 품종(영천)과 대월 품종(청도, 영천)은 *C. fructicola*와 *C. fioriniae* 모두 동정되었고, 무 모종인 천중도 품종(김천, 상주)은 *C. siamense*와 *C. fioriniae*가 분리 동정되어 품종에 대한 특이성을 보였다(Lee, 2019).

3종류의 병원균에 대한 병원성을 주요 재배 품종인 3품종(천중도, 대월, 대옥계)에서 상처접종으로 조사한 결과, *C. fructicola*가 *C. siamense*보다 병원성이 강하여 병징이 크게 나타난 반면, 병원성이 약하게 나타난 *C. fioriniae*와 *C. siamense*는 병징의 크기가 유사하였다(Lee, 2019). Hu 등(2015)은 *C. fructicola*의 병원성이 *C. siamense*보다 강하다고 보고하였다.

한국식물병명목록에는 복숭아 탄저병원균으로 유성세대 종명인 *G. cingulate* Spauld & H. Schrenk와 무성세대 종명인 *C. gloeosporioides* Penz. & Sacc = *Gloeosporium lacticola* Berk을 수록하고 있다. Kim과 Hong (2008)은 *C. acutatum* J. H. Simmonds에 의한 복숭아 탄저병의 발생을 보고하였다.

Dowling 등(2020)은 전 세계에서 복숭아 탄저병을 일으키는 병원균의 종 복합체는 3종류로 *C. acutaum* 종 복합체에 속한 3개 종(*C. fioriniae*, *C. nymphaeae*, *C. simmondsii*)과 *C. gloeosporioides* 종 복합체에 속한 2개 종(*C. fructicola*, *C. siamense*) 및 *C. truncatum* 종 복합체에 속한 1종(*C. truncatum*)이다. 2015년 이후 한국과 미국에서 복숭아 탄저병원균으로 보고한 종은 *C. gloeosporioides* 종 복합체에 속한 *C. fructicola*와 *C. siamense*이다(Hu 등, 2015; Lee, 2019). Hu 등(2015)은 미국 사우스캐롤라이나 주의 주요 복숭아 재배 지역의 많은 균주를 채집하여 다중 유전자 염기서열 분석으로 동정한 결과 그 전에 보고된 *C. acutatum*과 *C. truncatum*은 동정이 되지 않았고, *C. fructicola*와 *C. siamense*만이 동정되었다고 보고를 하였다.

포도 탄저병원균의 종 다양성

포도 탄저병원균의 종 다양성 조사를 위한 이병과 샘플은 포도의 재배 주산지인 경상북도 상주시, 충북 영동군, 대구시의 과수원에서 품종별로 분리 동정한 종은 Table 2와 같이 gloeosporioides 종 복합체에 속한 3종(*C. viniferum, C. aenigma, C. fructicola*)이 있었고, acutatum 종 복합체에 종은 분리 동정이 되지 않았다. 4배체 품종인 거봉과 자흥에서 분리 동정한 병원균은 *C. aenigma*로 동정되어 지금까지 미보고 종으로 보고하였고(Kim 등, 2021), 샤인머스캣 품종에서는 *C. fructicola*가 동정되어 미보고 종으로 보고하였다(Lim 등, 2020). 캠벨어얼리 품종은 *C. viniferum*가 보고되었다(Oo와 Oh, 2017).

한국식물병명목록에는 포도 탄저병원균은 유성세대인 *G. cingulate* Spauld & H. Schrenk와 무성세대인 *C. gloeosporioides* Penz. & Sacc을 수록하고 있다(Korean Society of Plant Pathology, 2009). *C. acutatum* J. H. Simmonds에 의한 탄저병의 발생 보고가 있었지만(Hong 등, 2008), 이번 조사와 최근까지 보고에서도 국내에 포도 탄저병을 일으키는 병원균으로 *C. acutatum*은 보고되지 않았다.

전 세계적으로 포도에 탄저병을 일으키는 병원균의 종 복합체는 4종류이다(Dowling 등, 2020). *C. acutaum* 종 복합체에 속한 4종(*C. fioriniae*, *C. nymphaeae*, *C. godetiae, C. citri*)이 있고, *C. gloeosporioides* 종 복합체에 속한 7종(*C. viniferum*, *C. gloeosporioides, C. fructicola, C. siamense, C. hebeiense, C. aenigma, C. clidemiae*)이 있다. 그 외 *C. truncatum* 종 복합체에 속한 1종(*C. truncatum*)과 *C. clivae* 종 복합체에 속한 1종(*C. clivae*)이 있다(Dowling 등, 2020).

C. gloeosporioides 종 복합체에 속한 *C. viniferum*은 한국을 비롯한 3개국(Brazil, China, Korea)에서 병 발생 보고가 되었고, *C. truncatum* 종 복합체에 종인 *C. truncatum*은 브라질과 중국에서 발생 보고를 하였다(Dowling 등, 2020). Pan 등(2016)은 전 세계적으로 유일하게 중국 광시 지역에서 포도의 탄저병을 일으킨 병원균으로 *C. capsici*을 보고하였고, *C. truncatum*에 의한 탄저병도 중국에서 발생 보고가 있었다(Dowling 등, 2020) *C. capsici*와 *C. truncatum*에 의한 포도 탄저병은 국내 유입에 관심을 가져야 할 것으로 생각한다.

감 탄저병원균의 종 다양성

감 탄저병원균의 종 다양성을 조사를 위해 홍시 용 감의 주산지인 경상북도 청도군의 5개면, 곶감 용 감 생산지인 상주, 영동, 예천 과수원에서 다양한 병징의 이병과를 채집하여 분리 동정한 결과, Table 2와 같이 병원균의 종류는 gloeosporioides 종 복합체에 속한 2종과 acutatum 종 복합체에 1종을 국내 미보고 종으로 보고하였고(Chang 등, 2018a; Hassan 등, 2019a; Jeon 등, 2017), 이들 병원균에 대한 종 다양성과 형태적 특징, 생리적인 특성 및 분자생물학적 유연관계를 분석하여 보고하였다(Hassan 등, 2018).

Gloeosporioides 종 복합체에 속한 종은 *C. siamense*와 *C. horii*이고, acutatum 종 복합체에 속한 종은 *C. nymphaeae*이었다. 기존에 국내 감 탄저병원균으로 보고된 *C. gloeosporioides*은 분리 동정되지 않았다. Gloeosporioides 종 복합체에 속한 *C. horii*는 *C. kahawae* (커피탄저병)와 *C. musea* (바나나탄저병)의 종(분기군/계통군의 종)에서 유전적으로 먼 거리의 유연관계를 보이는 종이지만 *C. musea*분기군에 속한다(Hassan 등, 2018). Acutatum 종 복합체에 속한 종인 *C. nymphaeae*는 병반이 작고 여러 개의 검은 점을 형성하는 병징을 보인다(Hassan 등, 2019a). 포장에서 병원성이 강한 *C. siamense*는 *C. horii*보다 큰 병징을 보이며 병원성 시험에서도 동일한 결과를 볼 수 있었다(Hassan 등, 2018).

Weir와 Johnston (2010)은 기존에 보고된 *Gloeosporium kaki* Hori를 *C. horii*로 동정하여 신규 종(novel)으로 보고하였고, 국내에서는 단감에서 처음 보고되었다(Kwon 등, 2013).

한국식물병명목록에 수록된 감 탄저병을 일으키는 병원균은 유성세대인 *Glomerella cingulate* Spauld & H. Schrenk 와 무성세대인 *C. gloeosporioides* Penz. & Sacc = *Gloeosporium kaki* S. Ito)로 기록되어 있다. 감 탄저병은 1958년 충남대학교 농과대학 연구보고 제1호(박종성)와 1985년 경북대농학지(김지영와 이준탁)에 보고되었다(Korean Society of Plant Pathology, 2009).

자두 탄저병원균의 종 다양성

자두의 탄저병원균의 종 다양성 조사는 주산지인 경상북도 상주시, 김천시, 군위군, 경산시의 과수원에서 다양한 병징을 보이는 이병과를 채집하여 형태적 특징과 다중 유전자의 염기서열을 분석하여 동정한 종은 Table 2와 같이 gloeosporioides 종 복합체에 속한 2종(*C. gloeosporioides, C. siamense*)과 acutatum 종 복합체의 속한 2종(*C. fioriniae*, *C. nymphaeae*)이었고, *C. gloeosporioides*을 제외한 3종은 국내 미 보고 종으로 보고하였다(Chang 등, 2018b), 이들 종에 대한 형태적 특징과 분자생물학적 특징 및 병원성에 큰 차이가 있었다(Hassan 등, 2019a).

국내에 발생하는 *C. gloeosporioides* 종 복합체에 속한 2종과 acutatum 종 복합체에 속한 2종에 대한 병원성을 조사하니 *C. siamense*가 병원성이 가장 크고, *C. nymphaeae*는 가장 약하였다(Hassan 등, 2019b). 한국식물병명목록는 자두 탄저병을 수록하지 않고 있다(Korean Society of Plant Pathology, 2009).

대추 탄저병원균의 종 다양성

대추 탄저병원균의 다양성 조사를 위해 대추 재배 주산지인 충청북도 보은군 2개면, 경북 경산군 5개면의 과수원에서 다양한 병징을 보이는 이병과를 채집하여 병원균을 분리하여 형태적특징과 다중 유전자의 염기서열을 분석하여 동정한 병원균의 종은 Table 2와 같이 gloeosporioides 종 복합체에 속한 종인 *C. gloeosporioides*와 acutatum 종 복합체에 속한 종인 *C. nymphaeae*로, 이 중 *C. nymphaeae*는 국내 미보고 종이었다(Kang 등, 2023).

대추의 재배 품종은 충북 보은 지역의 전체 재배 품종은 재래종인 보은 대추에서 분리 31개 균주가 모두 *C. nymphaeae*로 동정되었고, 경북 경산 지역의 재배품종은 개량종인 복조품종에서 분리 동정한 50개 균주는 모두 *C. gloeosporioides*로 동정되어 대추 품종 간에 병원균의 종 특이성을 보였다(Kang, 2021). 두 종류의 병원균의 병원성은 포장에서의 증상과 실내 병원성 접종 실험에서 동일하게 *C. gloeosporioides*의 병원성이 *C. nymphaeae*보다 강하고 병징도 크다(Kang, 2021). 전 세계적으로 대추 탄저병에 대한 보고가 거의 없으며, 최근 중국에서 *C. siamense*에 의한 탄저병 발생 보고가 있다(Han 등, 2023).

호두나무 탄저병

호두나무 탄저병은 경북과 천안지역에서 탄저병 증상을 보이는 잎, 줄기 및 과실을 채집하여 형태적 특징과 유전자 다중분석으로 동정한 종은 Table 2와 같이 acutatum 종 복합체에 속한 종인 *C. orientalis*를 동정하여 국내 미보고 종으로 보고하였다(Jang 등, 2023). 호두 탄저병은 잎, 줄기 및 과실에서 동일 종이 병을 일으킨다. 병원균의 형태적인 특징과 다중 유전자의 염기서열을 분석하여 계통발생수로 병원균의 종간의 유연관계와 종 동정을 하였다.

Table 3. EC_{50} value of fungicides to the mycelial growth of *Colletotrichum* species collected from fruit in Korea

Fungicide	Fruits	Fungicides EC_{50} (μg/ml)							
		C. gloeosporioides species complex						*C. acutatum* species complex	
		C. siamense	*C. fructicola*	*C. gloeosporioides*	*C. horii*	*C. aenigma*	*C. viniferum*	*C. fioriniae*	*C. nymphaeae*
Azoxystrobin	Apple	11.6±1.7	55.7±2.3	36.5±3.5	-	-	-	0.14±0.02	0.06±0.0
	Grape	-	110.28±64.2	-	-	61.52±53.27	28.21±23.56	-	-
	Jujube	-	-	0.25±0.16	-	-	-	-	0.05±0.02
Carbendazim	Apple	0.9±0.2	150±8.1	0.03±0.01	-	-	-	1.4±0.2	11.4±1.3
	Grape	-	214.75±112.5	-	-	256.83±141.26	0.05±0.01	-	-
	Jujube	-	-	14.77±9.7	-	-	-	-	1.44±1.33
Dithianon	Persimmon	318.9±121.5			89.9±24.12				
Fludioxonil	Omija	-	-	10.5±63.9	-	-	-	0.55±1.23	-
Pyraclostrobin	Omija	-	-	5.35±4.95	-	-	-	0.97±1.02	-
Tebuconazole	Apple	2.1±0.4	0.8±0.2	1.45±0.1				0.15±0.06	0.12±0.02
	Peach	0.7±0.24	0.32±0.05		-	-	-	0.14±0.09	-
	Grape	-	1.85±1.04	-	-	1.07±0.49	1.77±1.49	-	-
Dithianon	Persimmon	1.41±0.38	-	-	0.014±0.01	-	-	-	-
	Jujube	-	-	0.91±1.15	-	-	-	-	0.36±0.11
	Omija	-	-	3.52±4.9	-	-	-	0.17±0.26	-
Thiophanta-methyl	Apple	1.38±0.5	204.6±10.2	0.51±0.1	-	-	-	5.9±1.0	14.02±2.5
	Peach	0.11±0.04	40.19±45.9	-	-	-	-	7.12±11.19	-
	Persimmon	1.42±0.16	-	-	0.53±0.07	-	-	-	-

*C. orientalis*은 호두에 탄저병을 일으키는 종으로 신규 종으로 보고하였다(Laura 등, 2022). *C. orientalis*은 전 세계 단일 종으로 보고한 *C. fioriniae* (Damm 등, 2012a)에서 분화된 새로운 종이고, 사과에도 탄저병을 일으킨다고 보고하였다(Chen 등, 2022). 국내 여러 지역의 과수원에서 호두 탄저병의 증상에서 분리 동정한 병원균은 1종인 *C. orientalis*이고, 과실의 병 증상은 병든 열매의 표피가 검은색으로 여러 방향으로 갈라지는 특이적인 증상으로 일반적인 탄저병 증상과는 차이를 보였다(Jang 등, 2023).

살균제에 대한 탄저병원균의 감수성 반응

사과 탄저병원균의 살균제의 감수성. 사과에 탄저병을 일으키는 5종의 병원균(*C. siamense, C. fructicola, C. gloeosporioides, C. fioriniae, C. nymphaeae*)에 대한 계통이 다른 4종류의 살균제에 대하여 감수성을 조사한 EC_{50}값은 Table 3과 같다. 4종류의 살균제인 QoI/Strobilurin 구룹에 azoxystrobin WP (권장살포 농도: 109 μg/ml), methyl benzimidazole carbamate (MBC)/carbamate 그룹에 carbendazim WP (권장살포 농도: 600 μg/ml), MBC 그룹에 thiophanate-methyl WP (권장살포 농도: 700 μg/ml) 및 demethylation inhibitor/triazole 그룹에 tebuconazole WP (권장살포 농도: 125 μg/ml)에 대한 50% 균총의 생장을 억제하는 EC_{50}값은 살균제의 종류별 병원균의 종간에 큰 차이의 감수성이 있다(Kim 등, 2020).

Tebuconazole에 대한 5종의 병원균의 EC_{50}값은 *C. nymphaeae*이 0.12 μg/ml로 가장 낮았고, *C. siamense*가 2.1 μg/ml로 가장 높아 종 간에 큰 차이를 보였고, 지역별 선발한 34개균주 중 EC_{50}값이 1.5–3.5 μg/ml 범위에 속한 균주가 50%가 넘어 이 약제에 대하여 감수성이 가장낮은 병원균이었다. *C. fructicola* 균주는 tebuconazole에는 *C. siamense*보다 상대적으로 낮은 EC_{50}값(0.8 μg/ml)을 보였지만, 그 외 azoxystrobin (EC_{50}: 55.7 μg/ml), carbendazim (EC_{50}: 150 μg/ml) 및 thiophanate-methyl

(EC_{50}: 204.6 μg/ml)에는 가장 높은 EC_{50}값을 보여 이들 3종류의 약제에는 가장 감수성이 가장 낮은 병원균이다. Carbendazim에 대한 *C. fructicola*의 66균주의 EC_{50}값의 범위는 0.01–576.7 μg/ml이었고, 권장살포농도인 600 μg/ml 이상의 EC_{50}값을 보인 균주는 46개이고, thiophanate-methyl의 EC_{50}값의 범위는 0.1–571.4 μg/ml이었고, 권장살포농도인 700 μg/ml 이상의 EC_{50}값을 보인 균주는 38개로 저항성 균주일 가능성이 높다. QoI 계통의 azoxystrobin 살균제에 대한 EC_{50}값은 *C. furcticola* 균주(55.7 μg/ml)와 *C. gloeosporioides* 균주(36.3 μg/ml)가 감수성이 낮은 반면, *C. fioriniae* 균주와 *C. nymphaeae* 균주의 EC_{50}값은 0.14와 0.06 μg/ml로 감수성이 높았다. *C. siamense* 균주는 tebuconazole을 제외한, 다른 3종류의 살균제에서는 다른 병원균에 비해 상대적으로 낮은 EC_{50}값을 보였다.

Azoxystrobin의 권장 살포 농도(109 μg/ml)에서 5종류의 병원균은 최저 83%에서 최고 100%까지 균총이 생장함으로서 포장에서의 병 방제 효과에 대한 면밀한 검토가 필요할 것으로 생각되면, 특히 azoxystrobin, carbendazim 및 thiophanate-methyl에 대하여 감수성이 가장 낮은 *C. fructicola* 균주는 채집한 균주 중 가장 많은 비율로 분리 동정되었음으로 병 방제를 위한 살균제의 사용에 있어서 지역별, 품종별 주요 병원균에 의한 병 발생에 따라서 방제 효과에 큰 차이를 보일 것으로 생각됨으로 더 많은 구체적인 연구가 필요할 것으로 생각된다(Kim, 2019).

사과탄저병을 일으키는 병원균으로 포장에서 가장 많이 분리 동정되는 *C. fructicola*와 *C. siamense* 작용 기작이 다른 4종류의 살균제에 대한 감수성에 차이가 있다. *C. siamense*은 tebuconazole에서 감수성이 가장 낮았고, *C. fructicola* 그 외 3종류의 살균제에서 감수성이 가장 낮아 병원균의 종류별, 살균제의 종류와 살균제의 노출 정도에 따라서 유전자에 변이가 생겨 저항성 병원균이 유발되지 않았나 생각됨으로 지역별 병원균에 대한 살균제의 저항성 모니터링과 보다 심층적으로 저항성 기작 연구로 병 방제를 위한 살균제 사용에 대한 대안 제시가 필요할 것으로 생각한다.

복숭아 탄저병원균의 살균제의 감수성. 복숭아 탄저병의 방제 약제로 등록된 살균제인 tebuconazole SC (20%)과 thiophanate-methyl WP (70%)에 대하여 50% 균사 생장을 억제하는 EC_{50}값은 살균제의 종류 별 병원균의 종 간에 살균제의 감수성은 Table 3과 같이 큰 차이를 보인다(Lee 등, 2020b). Tebuconazole은 *C. fioriniae*의 균주에 대한 평균 EC_{50}값은 0.1 μg/ml, *C. siamense* 균주의 EC_{50}값은 0.7 μg/ml 및 *C. fructicola* 균주의 EC_{50}값은 0.3 μg/ml로 종 간에 감수성 차이가 적었다. 하지만, thiophanate-methyl에 대한 *C. fioriniae* 균주의 EC_{50}값은 7.2 μg/ml, *C. siamense* 균주의 EC_{50}값은 0.1 μg/ml 및 *C. fructicola* 균주의 EC_{50}값은 354.4 μg/ml로 종 간의 감수성에 큰 차이를 보였다. 특히 *C. fructicola* 균주는 thiophanate-methyl에 대한 가장 높은 EC_{50}값을 보여 감수성이 가장 낮았다. 두 살균제의 권장 살포 농도(thiophanate-methyl: 700 μg/ml, tebuconazole: 100 μg/ml)에서 병원균의 종류별 전체 균주의 균총이 생장하는 비율은 thiophanate-methyl에서 *C. fioriniae*는 전체 55균주 중 56%가 생장하였고, *C. fructicola*는 전체 39균주 중 95%가 균총이 생장하여 살균제의 감수성이 크게 낮은 반면, 병원균의 분리 동정 비율이 낮은 *C. siamense*는 생장하지 못하여 높은 감수성을 보였다. Tebuconazole 권장살포농도(100 μg/ml)에서는 3종의 병원균의 균주가 모두 생장하지 못하여 감수성이 높았지만, 병원균의 종 간에는 차이를 보였지만, *C. siamense* 균주의 경우, 3종류의 병원균 중 가장 EC_{50}값이 높았다. 그러나 사과에서 분리 동정한 동일 종에 비해 EC_{50}값은 상대적으로 낮았지만 유사한 결과를 보인 것은 포장에서 살균제의 노출 정도의 차이로 보임으로 더 많은 연구가 필요할 것으로 생각된다. 특히 *C. fructicola*의 경우, 사과에서 분리 동정한 *C. fructicola* 균주도 thiophanate-methyl에서는 80% 이상 균총이 생장하고, 높은 EC_{50}값을 보여 복숭아에서 분리 동정한 균주와 유사한 결과를 보임으로서 포장에서의 병 방제 효과가 낮을 것으로 생각됨으로 다양하게 더 많은 연구가 필요할 것으로 생각한다.

포도 탄저병원균의 살균제의 감수성. 포도 탄저병 방제용 살균제인 azoxystrobin, carbendazim 및 tebuconazole에 대한 *C. fructicola, C. aenigma* 및 *C. viniferum*의 균주에 대한 감수성은 약제의 종류별로 Table 3과 같이 큰 차이를 보인다. *C. fructicola* 균주는 azoxystrobin에 대한 EC_{50}값이 110.28 μg/ml로 *C. aenigma* 균주의 61.52 μg/ml와 *C. viniferum* 균주의 28.21 μg/ml에 비하여 현저하게 감수성이 낮은 것을 볼 수 있다. Carbendazim에 대한 *C. aenigma* 균주의 EC_{50}값은 가장 높은 256.83 μg/ml이었고, *C. fructicola* 균주는 214.75 μg/ml로 감수성이 낮은 반면, *C. viniferum* 균주는 0.05 μg/ml로 가장 감수성이 높아 병원균의 종 간에 큰 차이를 보였다. Tebuconazole에 대한 병원균의 종 간에 감수성은 1.07–1.85 μg/ml로 상대적으로 감수성의 차이를 보였다(Kim 등, 2023).

Azoxystrobin에 대한 *C. fructicola* 균주의 EC_{50}값은 다른 2종의 병원균보다 높아 종 간에 감수성이 가장 낮았다. 이는 다른 과실에서 채집하여 분리 동정한 동일한 *C. fructicola* 균주에서도 유사한 경향을 보여 이 약제에 대한 저항성이 나타난 균주로 생각된다. 반면 tebuconazole에 대한 EC_{50}값은 다른 과실에

서 분리 동정한 동일 종 간에는 감수성의 차이가 상대적으로 크지 않고 유사한 경향을 보여 살균제 종류별로 병원균의 종간에 감수성 차이가 크다는 것을 알 수 있다. 살균제의 종류별로 병원균에 대한 감수성의 큰 차이를 보이는 것으로 보아 앞으로 다양한 연구를 통하여 약제 저항성을 보이는 병원균의 종에 대한 심층 조사를 통해 병 방제 효과를 높일 수 있는 대안 제시가 필요할 것으로 생각된다.

감 탄저병원균의 살균제의 감수성. 감에 탄저병을 일으키는 2종류의 주요 병원균은 *C. siamense*와 *C. horii*에 대하여 탄저병 방제용으로 등록된 dithianon, tebuconazole 와 thiophanate-methyl에 대하여 EC_{50}값은 병원균의 종류 간에 뚜렷한 감수성의 차이는 Table 3과 같이 크다(Jeon, 2017).

청도 반시 품종(홍시용감)에서 탄저병원균인 *C. siamense* 균주는 3종류의 살균제 대하여 둥시 품종(꽂감용) 탄저병원균인 *C. horii* 균주보다 EC_{50}값이 크게 높아 감수성이 낮았다. 3종류의 살균제 중 dithianon에서 2종의 병원균 모두가 EC_{50}값이 높아, 살균제의 감수성이 가장 낮았다. *C. siamense* 균주의 EC_{50}값은 318.9 μg/ml인 반면, *C. horii* 균주의 EC_{50}값은 89.9 μg/ml로 크게 낮아 감수성에 큰 차이를 보였다. Tebuconazole의 EC_{50}값은 *C. siamense* 균주는 1.41 μg/ml이고, *C. horii* 균주는 0.014 μg/ml로 10배 이상의 큰 감수성에 차이가 있고, thiophanate-methyl은 *C. siamense* 균주는 1.42 μg/ml이고, *C. horii* 균주는 0.53 μg/ml로 감수성이 차이를 보였다. 살균제의 종류에 따른 병원균의 종간의 감수성의 차이는 각각 재배 품종별 탄저병을 일으키는 병원균의 종이 다르고, 재배 중 살균제의 사용에 따른 노출 빈도에 기인한것으로 생각된다.

감 탄저병 방제용 약제 중 tebuconazole에 대하여 *C. siamense* 균주의 EC_{50}값은 높은 것은 다른 과수류에 분리 동정한 동일 종과 유사한 결과이지만, thiophanate-methyl에 대한 *C. siamense* 균주의 EC_{50}값이 낮은 것은 약제의 노출 정도에 차이로 생각되지만 추가적인 연구가 더 필요할 것으로 생각된다.

대추 탄저병원균의 살균제의 감수성. 대추에 탄저병을 일으키는 *C. gloeosporioides*와 *C. nymphaeae*에 대하여 탄저병 방제 약제 등록된 tebuconazole, carbendazim 및 azoxystrobin에 대한 감수성 반응을 균사 생장을 50% 억제하는 EC_{50}값을 조사한 결과, Table 3과 같이 살균제 종류별로 병원균의 종류에 따라서 감수성의 차이가 있다(Kang 등, 2023). 계통이 다른 3종류의 살균제에 대하여 *C. gloeosporioides* 균주는 *C. nymphaeae* 균주보다 EC_{50}값이 높아 균총 생장이 높은 농도에서 억제되어 감수성이 낮았다. Tebuconazole에 대한 *C. gloeosporioides* 균주의 EC_{50}값 0.91 μg/ml로 *C. nymphaeae* 균주의 EC_{50}값이 0.36 μg/ml보다 2배 이상 높아 감수성이 낮았다. Carbendazim에 대한 EC_{50}값도 *C. gloeosporioides* 균주는 14.77 μg/ml이고, *C. nymphaeae* 균주는 1.44 μg/ml로 감수성에 큰 차이를 보인다. Azoxystrobin에 대한 EC_{50}값도 *C. gloeosporioides* 균주는 0.25 μg/ml인 반면, *C. nymphaeae* 균주는 0.05 μg/ml로 낮아 감수성에 차이를 보였다(Kang, 2021). 계통이 다른 3종류의 살균제에 대한 2종류의 병원균의 균주수 각각 20개로 무작위 선발하여 감수성 기준 농도인 EC_{50}값을 조사하니 약제의 종류에 따라서 차이가 있다. Tebuconazole은 감수성 기준 농도(EC_{50})는 0.64 μg/ml이고, carbendazim은 8.11 μg/ml 및 azoxystrobin은 0.15 μg/ml이다. *C. gloeosporioides* 균주는 3종의 살균제에서 *C. nymphaeae* 균주보다는 감수성이 크게 낮아 포장에서 병 방제 효과에도 영향을 미칠 것으로 생각한다.

오미자 탄저병원균의 살균제의 감수성. 오미자(Schisandra)의 탄저병원균은 *C. gloeosporioides*와 *C. fioriniae*로 이들 균주로 오미자에 등록된 약제 중 계통이 다른 fludioxonil과 pyraclostrobin 살균제에 대한 EC_{50}값은 두 종 간에 큰 차이를 보였다(Table 3). *C. gloeosporioides* 균주는 2종류의 약제에서 감수성이 *C. fioriniae* 균주보다 현저히 낮았다. *C. gloeosporioides* 균주는 fludioxonil과 pyraclostrobin에 대한 EC_{50}값은 각각 10.5 μg/ml와 5.35 μg/ml으로 높은 반면, *C. fioriniae* 균주의 EC_{50}값은 각각 0.55 μg/ml와 0.97 μg/ml로 낮아 약제에 대한 감수성이 높아 이 병원균에 의해 발생한 탄저병은 포장에서도 병 방제 효과가 높을 것으로 보인다.

결 언

국내 과수류의 과실에 탄저병을 일으키는 병원균의 종류는 다양하고, 과수의 종류마다 병원균의 종 다양성도 다르다. 전세계적으로 과수에 탄저병을 일으키는 종은 지역적으로 다양하여 국내에 병원균의 종보다 많은 종에 의해 발병되고 있다. 탄저병원균의 유전적인 특성과 생물학적 특성은 다른 식물병원균보다 복잡하고 다양하여 과거에 동일 종으로 다양하게 보고되었던 종들이 염기서열에 기반한 계통발생분석을 통해 동정한 결과, 기존에 전 세계에서 한종으로 보고된 종들은 동일한 종이 아닌 다수 종으로 동정되어 종 복합체로 보고하고 있다. 최근까지 탄저병원균은 15개 종 복합체가 보고되었고, 이들 종 복합체 안에 포함된 많은 종류의 탄저병원균은 지역적으로 발생이 다양하며, 특히 아시아에서 중국이 가장 많은 병 발생을 보고하고 있다. 이와 같이 많은 종 들이 다양한 과수류에서 발병

하고 있어 올바르게 종을 동정하여 보고하는 것이 국가차원의 검역에도 도움을 줄 수 있을 것이다. 감귤에서 탄저병원균이 처음 보고된 이후 100년 이상이 지나면서 여러 번 분류 체계를 만들어 왔지만, 형태적으로도 다양한 탄저병원균의 종을 형태적인 특징에만 의한 종 동정에는 한계가 있었다. 염기서열 분석에 의한 계통발생분석에 의한 종 동정은 형태적인 특징에 의한 종을 동정하는 데 한계를 극복하는 도구로 사용되고 있다. 국제적으로 많은 종 동정 방법으로 제시된 구체적인 방법으로 5종 이상의 다중 유전자의 염기서열을 분석한 자료를 병합하여 병원균의 계통발생분석으로 동정하는 방법과 형태적인 특징을 함께 사용하는 방법이 탄저병원균의 종 동정을 위한 확립된 방법으로 제시되고 있다.

국내 과수류의 과실 탄저병을 일으키는 병원균의 종은 제한적으로 몇 종만이 보고되어 왔다. 2012년 이후 보고된 탄저병원균에 대한 국제적인 동정 방법에 준하여 국내 과수류에 발생하는 탄저병원균을 채집하여 재동정한 결과, *C. gloeosporioides* 이 외에 여러 종이 국내에서 전혀 보고되지 않은 다양한 미보고 종으로 보고되고 있다. 최근까지 과실에 탄저병을 일으키는 국내 미보고 종은 모두 6종으로 *C. gloeosporioides*와 *C. acutatum* 종 복합체에 속한 각각 3종이다. 특히 형태적인 특징만으로 국내 과실의 탄저병원균으로 보고한 *C. acutatum*은 다중유전자 분석에 의하여 종 동정으로는 국내 과실에 탄저병을 일으키는 병원균으로 보고가 되지 않은 종이다. 사과에 탄저병에 주요병원균인 *C. fructicola*는 포도, 복숭아에 병을 일으키고, *C. siamense*는 사과, 복숭아, 감, 자두와 고추 등에서 병을 일으키고, *C. gloeosporioides* 사과, 자두, 대추에 병을 일으킨다. *C. fioriniae*와 *C. nymphaeae*는 사과, 자두, 감에서 발병하고 있다. 이들 병원균은 다른 작물에서도 발병하고 있고, 앞으로도 발병할 수 있는 병원균으로 관심 대상으로 생각한다. 특정 종은 감과 대추와 복숭아에서 품종 특이적으로 병을 일으키기도 한다. 이들 병원균에 의해 발생하는 과수류의 탄저병은 매년 기후조건에 따라 피해가 증감되고 있다. 과수류의 종류별 탄저병 방제를 위한 살균제는 많은 종류가 등록이 되어 있어 계통이 다른 살균제에 대한 우리 연구팀에서는 수년간 과수의 종류 별로 다양한 종의 탄저병원균에 대한 실내에서 균사생장을 50% 억제하는 EC_{50}값으로 감수성을 평가하니 다양한 결과가 나타났다. 이 결과는 포장에서의 실증시험이 반드시 필요한 근거를 제공한 것으로 지역별 병 발생의 차이와 환경조건에 따라 포장에서 병 방제 효과를 검증하는 것이 필요하다고 본다. 특정 살균제의 경우 포장에서 권장 사용 농도의 살균제 혼용 PDA 배지에서 분리 동정한 균주의 80% 이상의 균총이 생장한다는 것은 해당 병원균의 종이 살균제의 효과가 없거나 저항성이 유발되었을 것으로 생각됨으로 특정 살균제와 다양한 탄저병원균의 종에 대한 구체적인 저항성 연구를 기반으로 평가가 이루어져야 할 것으로 생각된다. 본 리뷰는 국내 발생하는 다양한 기주 식물에서 탄저병원균을 분리하여 국제적인 방법에 준하여 정확하게 종을 동정하는 것이 수입농산물의 검역도 필요하다고 본다. 또한 다양한 종류의 탄저병원균에 대한 살균제의 종류별로 다양한 저항성 평가가 필요하다. 과수류의 종류에 따라 특정 살균제에 대한 감수성과 저항성 평가는 실내와 실외에서 지역별로 실시하여 병 방제효과가 떨어지는 살균제에 대한 사용가능 여부에 대한 구체적인 대안을 제시하는 것이 효과적인 병 방제에 도움이 될 것으로 생각된다.

요 약

탄저병원균(*Colletotrichum*) 속의 많은 식물병원균은 한국을 비롯하여 전 세계 과수 생산에 큰 위협이 된다. 사과, 감, 자두, 복숭아, 대추, 포도 및 호두와 같은 과실에서 탄저병과 관련된 탄저병원균의 종이 동정되었다. 형태적, 다중 유전자의 계통발생적 및 병원성 시험이 다양한 접근으로 실시되었다. 동정된 탄저병원균의 종에 대한 감수성은 살균제에 대하여 평가하였다. 2종의 종복합체인 gloeosporioides와 acutatum에 속한 9종의 탄저병원균이 국내 과실에 탄저병의 주요 원인균으로 동정되었다. *Colletotrichum gloeosporioides* 종 복합체 안에는 6종인 *C. aenigma*, *C. fructicola*, *C. gloeosporioides*, *C. horii*, *C. siamense* 및 *C. viniferum*이 있는 반면, *Colletotrichum acutatum* 종 복합체 안에 종은 *C. fioriniae*, *C. nymphaeae* 및 *C. orientalis*이 동정되었다. 사과 탄저병원균은 *C. fructicola*, *C. siamense*, *C. fioriniae* 및 *C. nymphaeae*, 자두 탄저병원균은 *C. siamense*, *C. fioriniae* 및 *C. nymphaeae*, 복숭아 탄저병원균은 *C. siamense*, *C. fructicola* 및 *C. fioriniae*, 감 탄저병원균은 *C. siamense*, *C. horii* 및 *C. nymphaeae*, 오미자 탄저병원균은 *C. fioriniae*, 호두탄저병원균은 *C. orientalis*, 대추탄저병원균은 *C. nymphaeae*, 포도 탄저병원균인 *C. aenigma*, *C. fructicola* 및 *C. siamense*를 국내 과수류의 과실에 병을 일으키는 병원균의 종류로 처음 국제학술지에 보고되었다. 이들 병원균의 종에 대한 살균제의 감수성 시험에서 여러 살균제에 대한 탄저병원균의 종 간에 EC_{50}값이 매우 다양하여 감수성의 차이가 크게 나타났다.

Conflicts of Interest

No potential conflict of interest relevant to this article was reported.

Acknowledgments

We would like to thank all the members of the Plant Pathology Lab, School of Ecology Environmental System, Kyungpook National University, Sangju, Gyeongbuk 37224, Korea (Republic of) for their help conducting the experiments.

References

Alaniz, S., Cuozzo, V., Martínez, V., Stadnik, M. J. and Mondino, P. 2019. Ascospore infection and *Colletotrichum* species causing glomerella leaf spot of apple in Uruguay. *Plant Pathol. J.* 35: 100-111.

An, H. J., Na, H. B., Lim, T. H., Chang, T., Song, J. and Lee, D. W. 2018. Sensitivity variation to demethylation inhibiting fungicides of *Colletotrichum horii,* isolated anthracnose pathogens from persimmon tree in Sangju and Yeongdong. *Korean J. Pestic. Sci.* 22: 177-183.

Bailey, J. A and Jegger, M. J. 1992. *Colletotrichum*: Biology, Pathology and Control. BSPP/CAB International, Wallingford, UK. 388 pp.

Baroncelli, R., Talhinhas, P., Pensec, F., Sukno, S. A., Le Floch, G. and Thon, M. R. 2017. The *Colletotrichum acutatum* species complex as a model system to study evolution and host specialization in plant pathogens. *Front. Microbiol.* 8: 2001.

Batista, D., Silva, D. N., Vieira, A., Cabral, A., Pires, A. S., Loureiro, A. et al. 2017. Legitimacy and implications of reducing *Collectotrichum kahawae* to subspecies in plant pathology. *Front. Plant Sci.* 7: 2051.

Bhunjun, C. S., Phukhamsakda, C., Jayawardena, R. S., Jeewon, R., Promputtha, I. and Hyde, K. D. 2021. Investigating species boundaries in *Colletotrichum*. *Fungal Divers.* 107: 107-127.

Cannon, P. F., Bridge, P. D. and Monte, E. 2000. Linking the past, present, and future of *Colletotrichum* systematics. In: *Colletotrichum*: Host Specificity, Pathology, and Host-Pathogen Interaction, eds. by D. Prusky, S. Freeman and M. B. Dickman, pp. 1-20. APS Press, St. Paul, MN, USA.

Cannon, P. F., Buddie, A. G. and Bridge, P. D. 2008. The typifcation of *Colletotrichum gloriousness. Mycotaxon* 104: 189-204.

Cannon, P. F., Damm, U., Johnston, P. R. and Weir, B. S. 2012. Colletotrichum: current status and future directions. *Stud. Mycol.* 73: 181-213.

Carbone, I. and Kohn, L. M. 1999. A method for designing primer sets for speciation studies in filamentous ascomycetes. *Mycologia* 91: 553-556.

Chang, T., Hassan, O., Jeon, J. Y., Shin, J. S., Oh, N. K. and Lim, T. H. 2018a. First report of anthracnose of persimmon (*Diospyros kaki* L. f.) caused by *Colletotrichum siamense* in Korea. *Plant Dis.* 102: 443.

Chang, T. H., Hassan, O. and Lee, Y. S. 2018b. First report of anthracnose of Japanese plum (*Prunus salicina*) caused by *Colletotrichum nymphaeae* in Korea. *Plant Dis.* 102: 1461.

Cheon, W., Lee, S. G. and Jeon, Y. 2016. First report on fruit spot caused by *Colletotrichum gloeosporioides* in apple (*Malus pumila* Mill.) in Korea. *Plant Dis.* 100: 210.

Chen, Y., Fu, D., Wang, W., Gleason, M. L., Zhang, R., Liang, X. et al. 2022. Diversity of *Colletotrichum* species causing apple bitter rot and *Glomerella* leaf spot in China. *J. Fungi* 8: 740.

Crouch, J., O'Connell, R., Gan, P., Buiate, E., Torres, M. F., Beirn, L. et al. 2014. The genomics of *Colletotrichum*. In: Genomics of Plant-Associated Fungi: Monocot Pathogens, eds. by R. A. Dean, A. Lichens-Park and C. Kole, pp. 69-102. Springer, Berlin, Germany.

Crous, P. W., Gams, W., Stalpers, J. A., Robert, V. and Stegehuis, G. 2004. MycoBank: an online initiative to launch mycology into the 21st century. *Stud. Mycol.* 50: 19-22.

Damm, U., Cannon, P. F., Woudenberg, J. H. C. and Crous, P. W. 2012a. The *Colletotrichum acutatum* species complex. *Stud. Mycol.* 73: 37-113.

Damm, U., Cannon, P. F., Woudenberg, J. H. C., Johnston, P. R., Weir, B. S., Tan, Y. P. et al. 2012b. The *Colletotrichum boninense* species complex. *Stud. Mycol.* 73: 1-36.

Damm, U., Sato, T., Alizadeh, A., Groenewald, J. Z. and Crous, P. W. 2019. The *Colletotrichum dracaenophilum*, *C. magnum* and *C. orchidearum* species complexes. *Stud. Mycol.* 92: 1-46.

Dean, R., Van Kan, J. A. L., Pretorius, Z. A., Hammond-Kosack, K. E., Di Pietro, A., Spanu, P. D. et al. 2012. The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology: corrigendum. *Mol. Plant Pathol.* 13: 804.

De Silva, D. D., Ades, P. K., Crous, P. W. and Taylor, P. W. J. 2017. *Colletotrichum* species associated with chili anthracnose in Australia. *Plant Pathol.* 66: 254-267.

Dowling, M., Peres, N., Villani, S. and Schnabel, G. 2020. Managing *Colletotrichum* on fruit crops: a "complex" challenge. *Plant Dis.* 104: 2301-2316.

Fantinel, V. S., Muniz, M. F. B., Blume, E., Araújo, M. M., Poletto, T., da Silva, T. T. et al. 2017. First report of *Colletotrichum siamense* causing anthracnose on *Acca sellowiana* fruits in Brazil. *Plant Dis.* 101: 1035.

Fu, M., Crous, P. W., Bai, Q., Zhang, P. F., Xiang, J., Guo, Y. S. et al. 2019. *Colletotrichum* species associated with anthracnose of *Pyrus* spp. in China. *Persoonia* 42: 1-35.

Gardes, M. and Bruns, T. D. 1993. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes: application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.* 2: 113-118.

Glass, N. L. and Donaldson, G. C. 1995. Development of primer sets designed for use with the PCR to amplify conserved genes from filamentous ascomycetes. *Appl. Environ. Microbiol.* 61: 1323-1330.

Grammen, A., Wenneker, M., Van Campenhout, J., Pham, K. T. K., Van Hemelrijck, W., Bylemans, D. et al. 2019. Identification and pathogenicity assessment of *Colletotrichum* isolates

causing bitter rot of apple fruit in Belgium. *Eur. J. Plant Pathol.* 153: 47-63.

Guerber, J. C., Liu, B., Correll, J. C. and Johnston, P. R. 2003. Characterization of diversity in *Colletotrichum acutatum* sensu lato by sequence analysis of two gene introns, mtDNA and intron RFLPs, and mating compatibility. *Mycologia* 95: 872-895.

Han, F.-Y., Qi, Y.-K., Zhang, Y.-T., Qi, J.-H., Wang, J.-W., Liu, W.-Z. et al. 2023. First report of jujube anthracnose caused by *Colletotrichum siamense* in China. *Plant Dis.* 107: 2538.

Hassan, O, Jeon, J. Y., Chang, T., Shin, J. S., Oh. N. K. and Lee, Y. S. 2018. Molecular and morphological characterization of *Colletotrichum* species in the *Colletotrichum gloeosporioides* complex associated with persimmon anthracnose in South Korea. *Plant Dis*.102: 1015-1024.

Hassan, O., Lee, D. W. and Chang, T. 2019a. First report of anthracnose of persimmon caused by *Colletotrichum nymphaeae* in Korea. *Plant Dis.* 103: 1772.

Hassan, O., Lee, Y. S. and Chang, T. 2019b. *Colletotrichum* species associated with Japanese plum (*Prunus salicina*) anthracnose in South Korea. *Sci. Rep.* 9: 12089.

Hofstetter, V., Buyck, B., Eyssartier, G., Schnee, S. and Gindro, K. 2019. The unbearable lightness of sequenced-based identification. *Fungal Divers.* 96: 243-284.

Hong, S. K., Kim, W. G., Yun, H. K. and Choi, K. J. 2008. Morphological variations, genetic diversity and pathogenicity of *Colletotrichum* species causing grape ripe rot in Korea. *Plant Pathol. J.* 24: 269-278.

Hu, M.-J., Grabke, A. and Schnabel, G. 2015. Investigation of the *Colletotrichum gloeosporioides* species complex causing peach anthracnose in South Carolina. *Plant Dis.* 99: 797-805.

Hyde, K. D., Cai, L., Cannon, P. F., Crouch, J. A., Crous, P. W., Damm, U. et al. 2009. *Colletotrichum*: names in current use. *Fungal Divers.* 39: 147-182.

Jang, H. S., Hassan, O. and Chang, T. 2023. First report of walnut anthracnose caused by *Colletotrichum orientalis* in South Korea. *Plant Dis.* 107: 3633.

Jayawardena, R. S., Bhunjun, C. S., Hyde, K. D., Gentekaki, E. and Itthayakorn, P. 2021. *Colletotrichum*: lifestyles, biology, morpho-species, species complexes and accepted species. *Mycosphere* 12: 519-669.

Jayawardena, R. S., Hyde, K. D., Damm, U., Cai, L., Liu, M., Li, X. H. et al. 2016. Notes on currently accepted species of *Colletotrichum*. *Mycosphere* 7: 1192-1260.

Jeon, J. Y. 2017. Incidence, identification and invitro fungicides sensitivity analysis of *Colletotrichum gloeosporioides* the causal agents of anthracnose on persimmon tree in Korea. M.D. thesis. Kyungpook National University, Daegu, Korea. 48 pp.

Jeon, J. Y., Hassan, O., Chang, T., Lee, D. W., Shin, J. S. and Oh, N. K. 2017. Anthracnose of persimmon (*Diospyros kaki*) caused by *Colletotrichum horii* in Sangju, Korea. *Plant Dis.* 101: 1035.

Kang, E. C. 2021. Diversity, pathogenicity and fungicides sensitivity of *Colletotrichum* species associated with jujube anthracnose in South Korea. M.S. thesis. Kyungpook National University, Daegu, Korea. 78 pp.

Kang, E. C., Hassan, O., Kim, K.-M. and Chang, T. 2023. Molecular characterization and fungicide sensitivity of jujube pathogens *Colletotrichum gloeosporioides* sensu stricto and *Colletotrichum nymphaeae* in South Korea. *Plant Dis*. 107: 861-869.

Katoh, K. and Standley, D. M. 2013. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software version 7: improvements in performance and usability. *Mol Biol. Evol.* 30: 772-780.

Kim, C., Hassan, O., Lee, D. and Chang, T. 2018. First report of anthracnose of apple caused by *Colletotrichum fructicola* in Korea. *Plant Dis.* 102: 2653.

Kim, C. H. 2019. Diversity, pathogenicity and fungicides sensitivity of *Colletotrichum* species associated with apple anthracnose in South Korea. M.S. thesis. Kyungpook National University, Daegu, Korea. 88 pp.

Kim, C. H., Hassan, O. and Chang, T. 2020. Diversity, pathogenicity, and fungicide sensitivity of *Colletotrichum* species associated with apple anthracnose in South Korea. *Plant Dis.*104: 2866-2874.

Kim, J. S., Hassan, O., Go, M. J. and Chang, T. 2021. First report of *Colletotrichum aenigma* causing anthracnose of grape (*Vitis vinifera*) in Korea. *Plant Dis.* 105: 2729.

Kim, J., Hassan, O., Kim, K.-M. and Chang, T. 2022. First report of *Colletotrichum fioriniae* causing anthracnose on the fruit of Omija (*Schisandra*) in South Korea. *Plant Dis.* 106: 2991.

Kim, S., Kim, J., Shin, Y., Hassan, O. and Chang, T. 2023. *In vitro* sensitivity of *Colletotrichum* species associate with grape anthracnose in Korea to tebuconazole and carbendazim. In: The 2023 KSPP Conference, p. 105. The Korean Society of Plant Pathology, Seoul, Korea.

Kim, W. G. and Hong, S. K. 2008. Occurrence of anthracnose on peach tree caused by *Colletotrichum* species. *Plant Pathol. J.* 24: 80-83.

Korean Society of Plant Pathology. 2009. List of Plant Disease in Korea. Korean Society of Plant Pathology, Seoul, Korea. 853 pp.

Kumar, S., Stecher, G. and Tamura, K. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Mol. Biol. Evol.* 33: 1870-1874.

Kwon, J.-H., Kim, J., Choi, O., Gang, G.-H., Han, S. and Kwak, Y.-S. 2013. Anthracnose caused by *Colletotrichum horii* on sweet persimmon in Korea: dissemination of conidia and disease development. *J. Phytopathol.* 161: 497-502.

Lardner, R., Johnston, P. R., Plummer, K. M. and Pearson, M. N. 1999. Morphological and molecular analysis of *Colletotrichum acutatum* sensu lato. *Mycol. Res.* 103: 275-285.

Laura, L., Galli, M., Garaguso, I., Petrucci, M. and Vitale, S. 2022. First report of *Colletotrichum fioriniae* and *C. nymphaeae* as causal agents of anthracnose on walnut in Italy. *Plant Dis.* 106: 327.

Lee, D. 2019. Diversity, pathogenicity and fungicides sensitivity of *Colletotrichum* species associated with peach anthracnose in

South Korea. M.S. thesis. Kyungpook National University, Daegu, Korea. 90 pp.

Lee, D., Hassan, O., Kim, C. and Chang, T. 2018. First report of peach (*Prunus persica*) anthracnose caused by *Colletotrichum fioriniae* in Korea. *Plant Dis.* 102: 2650.

Lee, D. M., Hassan, O. and Chang, T. 2020a. Identification, characterization, and pathogenicity of *Colletotrichum* species causing anthracnose of peach in Korea. *Mycobiology* 48: 210-218.

Lee, D. M., Hassan, O., Kim, C. H. and Chang, T. 2020b. First report of anthracnose of peach (*Prunus persica*) caused by *Colletotrichum fructicola* in Korea. *Plant Dis.* 104: 1556.

Lee, S.-Y. and Jung, H.-Y. 2018. *Colletotrichum kakivorum* sp. nov., a new leaf spot pathogen of persimmon in Korea. *Mycol. Prog.* 17: 1113-1121.

Liang, X., Yao, L., Hao, X., Li, B., Kong, Y., Lin, Y. et al. 2021. Molecular dissection of perithecial mating line development in *Colletotrichum fructicola*, a species with a nontypical mating system featured by plus-to-minus switch and plus-minus-mediated sexual enhancement. *Appl. Environ. Microbiol.* 87: e0047421

Lim, Y.-S., Hassan, O. and Chang, T. 2020. First report of anthracnose of shine muscat caused by *Colletotrichum fructicola* in Korea. *Mycobiology* 48: 75-79.

Liu, F., Cai, L., Crous, P. W. and Damm, U. 2013. Circumscription of the anthracnose pathogens *Colletotrichum lindemuthianum* and *C. nigrum*. *Mycologia* 105: 844-860.

Liu, F., Cai, L., Crous, P. W. and Damm, U. 2014. The *Colletotrichum gigasporum* species complex. *Persoonia* 33: 83-97.

Liu, T., Chen, D., Liu, Z. and Hou, J. M. 2018. First report of anthracnose caused by *Colletotrichum tropicale* on *Sauropus androgynus* in China. *Plant Dis.* 102: 2030.

Marin-Felix, Y., Groenewald, J. Z., Cai, L., Chen, Q., Marincowitz, S., Barnes, I. et al. 2017. Genera of phytopathogenic fungi: GOPHY 1. *Stud. Mycol.* 86: 99-216.

May De Mio, L. L., Da Silva, F. A., Blood, R. Y. and Figueiredo, J. A. G. 2015. Twig blight and defoliation caused by *Colletotrichum horii* in persimmon in Brazil. *Rev. Bras. Frutic.* 37: 256-260.

Menat, J., Armstrong-Cho, C. and Banniza, S. 2016. Lack of evidence for sexual reproduction in field populations of *Colletotrichum lentis*. *Fungal Ecol.* 20: 66-74.

Munda, A. 2014. First report of *Colletotrichum fioriniae* and *C. godetiae* causing apple bitter rot in Slovenia. *Plant Dis.* 98: 1282.

Munir, M., Amsden, B., Dixon, E., Vaillancourt, L. and Gauthier, N. A. W. 2016. Characterization of *Colletotrichum* species causing bitter rot of apple in Kentucky orchards. *Plant Dis.* 100: 2194-2203.

Nam, M. H., Yoo, J. H., Yun, T., Kim, H. and Kim, K. H. 2023. Anthracnose of strawberry: etiological and ecological characteristics, and management. *Res. Plant Dis.* 29: 205-219.

O'Donnell, K. and Cigelnik, E. 1997. Two divergent intragenomic rDNA ITS2 types within a monophyletic lineage of the fungus Fusarium are nonorthologous. *Mol. Phylogenet. Evol.* 7: 103-116.

Oo, M. M. and Oh, S.-K. 2017. Identification and characterization of new record of grape ripe rot disease caused by *Colletotrichum viniferum* in Korea. *Mycobiology* 45: 421-425.

Oo, M. M., Yoon, H.-Y., Jang, H. A. and Oh, S.-K. 2018. Identification and characterization of *Colletotrichum* species associated with bitter rot disease of apple in South Korea. *Plant Pathol. J.* 34: 480-489.

Pan, F. Y., Huang, Y., Lin, L., Zhou, Y. M., Wei, R. F., Guo, W. F. et al. 2016. First rport of *Colletotrichum capsici* causing grape ripe rot in Guangxi, China. *Plant Dis.* 100: 2531.

Park, M. S., Kim, B.-R., Park, I.-H. and Hahm, S.-S. 2018. First report of two *Colletotrichum* species associated with bitter rot on apple fruit in Korea: *C. fructicola* and *C. siamense*. *Mycobiology* 46: 154-158.

Penzig, A. 1882. Fungi agrumicoli: contribuzione allo studio dei funghi parassiti degli agrumi. *Michelia* 2: 385-508.

Price, M. N., Dehal, P. S. and Arkin, A. P. 2010. FastTree 2: approximately maximum-likelihood trees for large alignments. *PLoS ONE* 5: e9490.

Prihastuti, H., Cai, L., Chen, H., McKenzie, E. H. C. and Hyde, K. D. 2009. Characterization of *Colletotrichum* species associated with coffee berries in northern Thailand. *Fungal Divers.* 39: 89-109.

Rojas, E. I., Rehner, S. A., Samuels, G. J., Van Bael, S. A., Herre, E. A., Cannon, P. et al. 2010. *Colletotrichum gloeosporioides* s.l. associated with *Theobroma cacao* and other plants in Panama: multilocus phylogenies distinguish host-associated pathogens from asymptomatic endophytes. *Mycologia* 102: 1318-1338.

Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S. et al. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst. Biol.* 61: 539-542.

Sharma, G., Pinnaka, A. K. and Shenoy, B. D. 2015. Resolving *Colletotrichum siamense* species complex using *ApMat* marker. *Fungal Divers.* 71: 247-264.

Shi, Y.-X., Zhang, X.-H., Zhao, Q. and Li, B.-J. 2019. First report of *Colletotrichum gloeosporioides* causing Anthracnose on Okra in China. *Plant Dis.* 103: 1023.

Shivas, R. G. and Tan, Y. P. 2009. A taxonomic re-assessment of *Colletotrichum acutatum*, introducing *C. fioriniae* comb. et stat. nov. and *C. simmondsii* sp. nov. *Fungal Divers.* 39: 111-122.

Silva D. N., Talhinas, P., Várzea, V., Cai, L., Paulo, O. S. and Batista, D. 2012. Application of the Apn2/MAT locus to improve the systematics of the *Colletotrichum gloeosporioides* complex: an example from coffee (*Coffea* spp.) hosts. *Mycologia* 104: 396-409.

Sreenivasaprasad, S. and Talhinhas, P. 2005. Genotypic and phenotypic diversity in *Colletotrichum acutatum*, a cosmopolitan pathogen causing anthracnose on a wide range of hosts. *Mol. Plant Pathol.* 6: 361-378.

Sutton, B. C. 1980. The Coelomycetes. Fungi Imperfecti with Pycnidia, Acervuli and Stromata. Commonwealth Mycological Institute, Kew, Surrey, UK. 696 pp.

Sutton, B. C. 1992. The genus *Glomerella* and its anamorph *Colletotrichum*. In: *Colletotrichum*: Biology, Pathology and Control,

eds. by J. A. Bailey and M. J. Jeger, pp. 1-26. CAB International, Wallingford, UK.

Talhinhas, P. and Baroncelli, R. 2021. *Colletotrichum* species and complexes: geographic distribution, host range and conservation status. *Fungal Divers.* 110: 109-198.

Templeton, M. D., Rikkerink, E. H., Solon, S. L. and Crowhurst, R. N. 1992. Cloning and molecular characterization of the glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase-encoding gene and cDNA from the plant pathogenic fungus *Glomerella cingulata*. *Gene* 122: 225-230.

Van Der AA, H. A. 1978. A leaf spot disease of *Nymphaea alba* in the Netherlands. *Neth. J. Plant Pathol.* 84: 109-115.

Velho, A. C., Stadnik, M. J. and Wallhead, M. 2019. Unraveling *Colletotrichum* species associated with Glomerella leaf spot of apple. *Trop. Plant Pathol.* 44: 197-204.

Von Arx, J. A. 1957. Die Arten der Gattung *Colletotrichum* Cda. *Phytopathol. Z.* 29: 413-468.

Waller, J. M., Bridge, P. D., Black, R. and Hakiza, G. 1993. Characterization of the coffee berry disease pathogen, *Colletotrichum kahawae* sp. nov. *Mycol. Res*. 97: 989-994.

Weir, B. S. and Johnston, P. R. 2010. Characterisation and neotypification of *Gloeosporium kaki* Hori as *Colletotrichum horii* nom. nov. *Mycotaxon* 111: 209-219.

Weir, B. S., Johnston, P. R. and Damm, U. 2012. The *Colletotrichum gloeosporioides* species complex. *Stud. Mycol.* 73: 115-180.

White T. J., Bruns T., Lee S. and Taylor J. W. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications, eds. by M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky and T. J. White TJ, pp. 315-322. Academic Press, New York, NY, USA.

Yang, Y. L., Liu, Z. Y., Cai, L., Hyde, K. D., Yu, Z. N. and McKenzie, E. H. C. 2009. *Colletotrichum anthracnose* of Amaryllidaceae. *Fungal Divers.* 39: 123-146.