

흰녹가루병균(Albuginales; Oomycetes)의 다양성, 진화, 계통분류학 연구의 진보

최영준*

국립군산대학교 자연과학대학 생물학과

Recent Advances of the Diversity, Evolution, and Systematics of White Blister Rusts (Albuginales; Oomycetes)

Young-Joon Choi*

Department of Biology, College of Natural Sciences, Kunsan National University, Gunsan 54150, Korea

ABSTRACT : The Albuginales (Oomycetes) consist of obligate biotrophic pathogens, none of which is culturable on artificial media. This group causes white blister rust disease in diverse angiosperm plants, including many economically important crops such as sunflower, horseradish, rape, radish, spinach, and wasabi. Recent advances in molecular phylogenetic tools and findings of new morphological characters have advanced our knowledge on their diversity, evolution, and systematics. This review introduces the white blister rusts and discusses recent innovations resulting from studies on Albuginales.

KEYWORDS : *Albugo*, Oospore ornamentation, *Pustula*, *Straminipila*, *Wilsoniana*

흰녹가루병균류는 색조류계(Chromista), 난균문(Oomycota), 난균강(Oomycetes), 흰녹가루병균목(Albuginales), 흰녹가루병균과(Albuginaceae)에 속하는 곰팡이 그룹을 총칭하며, 전 세계적으로 약 50종이 기록되었다[1-10]. 이들은 모두 살아있는 기주식물에서만 생존이 가능하며 인공배양에 성공하지 못한 순환물기생균(obligate biotrophic parasite)이다. 이들이 가해하는 주요 재배작물로는 십자화과(Brassicaceae)에 속하는 배추, 무, 갯, 유채, 양배추, 겨자 무, 와사비, 냉이 등이 있으며, 국화과(Asteraceae)의 해바라기, 명아주과(Chenopodiaceae)의 시금치도 주요 피해작물이다. 최근에는 다양한 경로를 통한 식물의 국제적 교류

가 빈번해지면서 여러 흰녹가루병균이 새로운 돌발병해의 원인으로 주목받고 있다. 이처럼 흰녹가루병균은 경제적으로 중요한 생물군이지만, 무성생식세대의 형태적 특징이 부족하여 종(species) 개념이 명확하지 않았고, 더불어 분자 분석의 도입이 상대적으로 늦어 난균류 내에서의 분류학적 위치 및 종 간의 계통학적 관계가 불명확하였다[11]. 최근에 분자계통학적 분석은 이들의 연구에 상당한 진척을 가져왔으며, 이에 흰녹가루병(white blister rusts)과 그 원인균(Albuginaceae)의 소개와 함께 최근에 일어난 이들의 종 개념, 분류체계 및 다양성 연구의 변화에 대해서 고찰하고자 한다.

흰녹가루병균(Albuginaceae)의 소개

흰녹가루병(white blister rust)이란?

‘blister rust’라는 용어는 진정균류(true fungi)의 녹병균류(rusts; Pucciniomycetes)가 형성하는 병징을 의미하며, 이는 식물 잎의 감염된 부위에 형성된 물집 또는 수포의 형태를 의미하는 ‘blister’와 균체 안에 ‘녹슨 가루’와 비슷한 색깔을 띠는 포자를 형성하기 때문에 붙여진 ‘rust’의 합성어이다. 흰녹가루병균도 외관상 이와 유사한 병징을 나타내지만, 이들은 흰색의 포자를 형성하기 때문에 ‘white’의 ‘blister’를 형성한다는 의미에서 ‘white blister rust’라는 이름이 붙여

Kor. J. Mycol. 2016 June, 44(2): 73-81
http://dx.doi.org/10.4489/KJM.2016.44.2.73
pISSN 0253-651X • eISSN 2383-5249
© The Korean Society of Mycology

*Corresponding author
E-mail: yjchoi@kunsan.ac.kr

Received June 14, 2016
Revised June 16, 2016
Accepted June 20, 2016

©This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

졌다. 이러한 병징은 곰팡이에 의해 형성되는 수많은 병징 중에서도 매우 고유한 특징으로, 이를 통해 흰녹가루병을 다른 식물병원성 그룹으로부터 쉽게 구분할 수 있다(Fig. 1A, 1B). 흰녹가루병은 식물의 지상부에 생기는 병으로 주로 잎에 발생하지만, 줄기, 화기, 열매 등에도 자주 발생한다. 전형적인 병징으로서 대부분 잎의 윗면에 옅은 변색을 보이는 원형 또는 모무늬의 병징이 나타난다. 감염된 부위의 아랫면에는 기주의 표피세포가 변형되어 형성된 매끈한 표면의 막 안에 포자낭체(sori) 매트가 형성되고, 시간이 지나면 막이 터져서 다량의 흰색 분생포자가 방출되어 바람에 의해 전파된다. 흰녹가루병균의 분생포자는 방출되기 직 전까지 막 안에 머물기 때문에, 난균류의 또 다른 순환물병원균 그룹인 노균병균류(downy mildew; Peronosporaceae)에 비하여 고온건조한 기후에 높은 내성을 가진다[12].

흰녹가루병균은 곰팡이인가?

흰녹가루병균류가 속하는 난균류(Oomycetes)는 진정균류(true fungi)와는 다른 여러 가지 특징을 가진다. 진정균류(kingdom Fungi)에 속하는 진정균류의 세포벽 주성분은 키틴(chitin)이지만 난균류의 세포벽은 셀룰로스(cellulose)와 β -글루칸(β -glucan)으로 구성되어 있다. 또한, 많은 생화학적 특성 및 분자계통학적 분석에 근거하여 난균류는 현재 색조류계(kingdom Chromista)에 속한다[13]. 최근 분류학과 병리학 분야의 많은 논문에서는 흰녹가루병균, 노균병균뿐만 아니라 *Phytophthora*나 *Pythium* 등의 난균류에 대하여 ‘곰팡이’ 또는 ‘fungi’라는 용어의 사용을 자제하거나 또는 잘못된 표현임을 지적하는 경우가 많다. 난균류는 진균계와 확실히 구분되더라도 불구하고 난균류의 여러 특징들은 ‘곰팡이(fungi)’라는 생물을 처음 정의했을 때의 특징과 일치하므로 분명히 곰팡이라 칭할 수 있다[14].

형태적 특징

흰녹가루병균을 다른 난균류의 그룹들과 구분할 수 있는 가장 독특한 형태적 특징은 연쇄상으로 형성되는 포자낭이다(Fig. 1C~1E). 포자낭경(sporangiothecium) 끝에서 10개 미만의 포자낭이 형성되지만 포자낭들 사이의 연결은 매우 약한 편으로 쉽게 분리된다. 그렇지만 포자낭의 모양은 단순하고 크기가 비슷하여 이를 가지고 종을 구분하기는 쉽지 않다. 노균병균의 경우, 흡기(haustorium)의 모양은 속(genus)의 구분에 있어서 중요한 분류학적 가치를 가지나 흰녹가루병균의 경우에는 흡기가 모두 작은 구(sphere)형으로 단순하다[15]. 그래서 과거에는 흰녹가루병균과의 종을 결정하는 가장 중요한 기준은 사실상 기주식물이 어느 과(family)에 속하는지의 여부였으며, 포자낭의 모양과 크기 등의 형태적 특징은 보조적인 수단이었다. 그러나 최근에 난포자의 크기와 표면구조(ornamentation)가 분류학적으로 중요한 특징임이 밝혀졌고(Fig. 1F, 1G) [5, 16], 특히 Choi 등[5]은 *Albugo candida*의 서로 다른 계통학적 그룹

들이 난포자의 특징들로 구별될 수 있음을 보임으로써, 추가적인 신종의 도입을 이끌었다[6-10]. 그럼에도 불구하고, 흰녹가루병균의 계통학적 지식이 증가하는 것에 비하여 분류학적으로 유용한 형태적 특징은 여전히 부족하다.

생활사

순환물기생균인 흰녹가루병균은 기주를 서서히 죽이면서 영양분을 획득하기 위하여 진화된 생존전략 및 특수화된 기관을 보유한다. 이 병원균의 균사(mycelium)는 세포에 직접 침입하지 않고 세포간극(intercellular)에서 성장하여 기주에 미치는 영향을 최소화한다. 흰녹가루병균은 기주로부터 영양분을 흡수하기 위해서 여러 모양의 흡기를 형성하는데, 흡기는 기주식물의 세포벽을 파괴하나 세포막을 파괴하지 않으면서 영양분을 흡수하는 특수화된 기관이다[17]. 이러한 흡기는 노균병균(downy mildew), 녹병균(rust fungi), 흰가루병균(powdery mildew fungi) 등의 순환물기생균이 공통적으로 진화시킨 세련된 기관이다. 흰녹가루병균의 무성생식포자는 발아관(germination tube)을 통해 직접발아(direct germination)하거나 또는 유주포자(zoospores)를 형성하여 간접발아(indirect germination)한다. 포자낭 내에서 두 개의 편모(flagella)를 가진 유주포자가 대량으로 형성되어 방출된다. 발아관을 통해 직접 발아할 수 있는 흰녹가루병균은 물에 대한 의존성이 매우 높은 다른 난균류와 달리 그들이 육상생활에 적응하여 가장 잘 진화한 그룹이라 말할 수 있다. 이들은 기주식물이 쇠약해지거나 또는 무성생식세대 후기에 기주식물 내에 유성생식포자인 난포자(oospore)를 형성하여 월동한 후 다음 해에 재감염을 일으킨다. 흥미롭게도 일부 흰녹가루병균은 기주식물에서 병징을 만들지 않은 채 살아가는 내생균(endophytes)과 유사한 생활사를 가지는 것으로 알려져 있다[18, 19].

기주범위 및 기주특이성

흰녹가루병균은 온대 및 열대지역에 주로 흔하지만, 극지방을 제외한 전세계에 존재한다고 알려져 있다[20]. 이들은 주로 속씨식물(angiosperm)의 현화식물을 감염하며, 특히 eurosids와 euasterids sensu A.P.G. [21]에 속하는 식물군에서 종 다양성이 높다. 드물게는 이 식물군들과 계통학적으로 거리가 있는 양귀비목(Papaverales), 후추목(Piperiales), 난초과(Orchidaceae)에서도 기록되었다[3, 22-24]. 흰녹가루병균은 국화과(Asteraceae)의 약 130속[1, 3, 16, 25], 십자화과의 약 70속[1, 3, 26]에서 기록되었을 정도로 이들 식물군에서 가장 넓은 기주범위를 가지고 있다. 그러나 흰녹가루병균은 벼과(Poaceae)식물은 감염하지 않는 것으로 보이며, 수목에서는 보고된 바 없다.

대부분 순환물기생성 식물병원균은 매우 좁은 기주범위를 가지는데, 다시 말해 하나의 병원균은 하나의 특정 식물 종 또는 소수의 근연종들만을 감염한다. 이들은 생존을 위해서 살아있는 기주가 필요하기 때문에 기주의 방어체계에

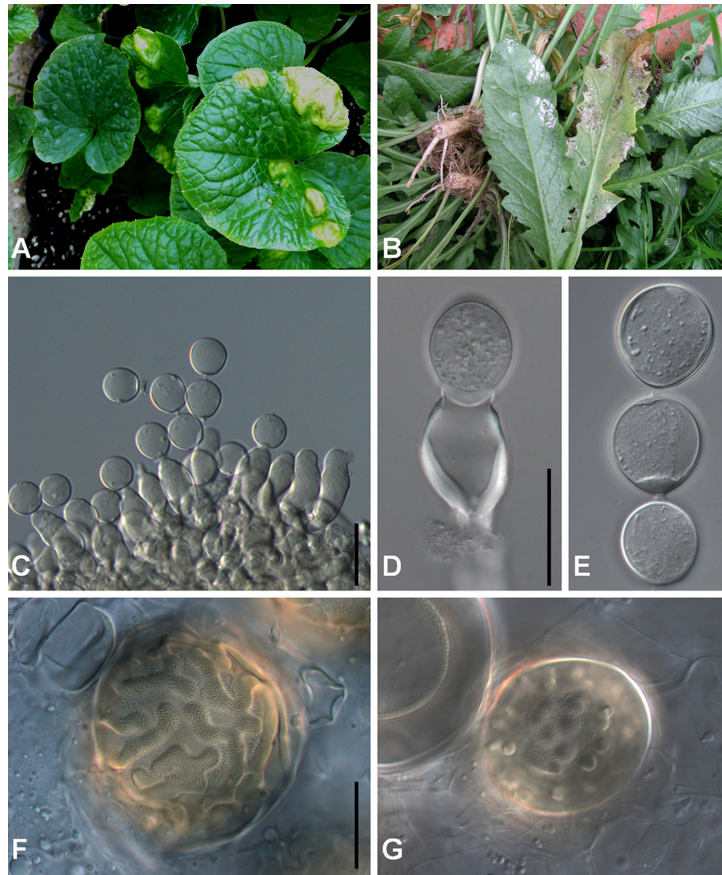


Fig. 1. Symptoms and morphological characteristics of two *Albugo* species, *Albugo candida* on *Wasabia japonica* (A, F) and *Albugo koreana* on *Capsella bursa-pastoris* (B, C~E, G). A~B, White blister rust symptoms developed above and under the leaves; C, Gouted sporangiophores with sporangia; D, Sporangiophore; E, Sporangia in chain; F~G, Oospores (scale bar = 20 μ m).

매우 세련되게 진화해야 할 필요성이 있었으며, 이것이 이들의 좁은 기주범위를 유도했을 것으로 추정된다. 이와 유사하게 대부분의 흰녹가루병균도 기주의 속(genus) 또는 종(species)수준에서 특이성을 보인다[5-10, 27]. 다만 예외적으로 *Albugo candida*는 십자화목(Brassicales) 내에서 매우 넓은 기주범위를 가지며[28], 흥미롭게도 두 종 이상의 흰녹가루병균이 한 종의 기주식물을 감염하는 사례들도 알려져 있다[5-7]. 하지만 이러한 현상은 십자화과를 감염하는 흰녹가루병균에서만 발견되고 다른 기주식물에 대해서는 보고된 바 없다.

흰녹가루병균류의 분류, 계통학적 변화

분류학적 역사

최초로 기록된 흰녹가루병균은 *Aecidium candidum* (now *Albugo candida*) [29]이다. 이 종은 *Uredo*속으로 옮겨졌으나[30], 이후에 새로운 속 *Albugo*가 *U. candida*의 분류학적 위치 정립을 위하여 설립되었다[31]. 또한 *Albugo*의 유성세대를 위해 추가적인 속명 *Cystopus*가 도입되었다[32]. 당시

에 여러 학자들이 이 두 속명, *Albugo*와 *Cystopus*를 동시에 사용하였으나, 현재는 난균류의 경우 유성세대 학명이 무성세대 학명에 대한 우선권을 가지지 못하므로[1] 더 오래된 속명인 *Albugo*를 사용하는 것이 적합하다. 1900년대 초에 *Albugo*의 몇몇 종들이 추가로 기록되었고, Wilson [3]이 가장 흔히 알려진 13종을 정리한 이후에 Bestagno Biga [1]가 약 40종을 기술하였다. 그 뒤로 40년 후, Choi와 Priest [2]는 *Albugo*속에서 기록된 모든 종인 44종에 대한 리스트를 처음으로 완성하였다.

계통학적 관계 및 분류체계

난균강(Oomycetes)은 유성생식기관의 차이점에 근거하여 세 개의 아강(subclass), Peronosporomycetidae, Saprolegniomycetidae, Rhipidiomycetidae으로 구분이 시도된 이후에[33, 34] 분자계통학적 분석에 의해 그 정당성이 증명되었다[35-38]. 더 나아가 Peronosporomycetidae는 다시 세 개의 목(order), Peronosporales, Pythiales, Sclerosporales로 나누어졌지만[39], 이후에 Sclerosporales는 Peronosporales에 속한다는 것이 밝혀졌다[40]. 흰녹가루병과(Al-

buginaceae)는 오랫동안 같은 순환물 식물병원성 그룹인 노균병균목(Peronosporales) 아래에서 분류되었으나[41], 최근의 연구들은 흰녹가루병균과가 형태적 및 계통학적으로 노균병균목과는 상당히 먼 그룹임을 밝혔다[16, 40, 42-45]. 이를 바탕으로 새로운 흰녹가루병균아강(Albuginomycetidae)과 흰녹가루병균목(Albuginales)이 설립되었다[42]. 사실상 현재 Albuginales안에는 Albuginaceae가 유일한 과이므로 흰녹가루병균류를 'Albuginales에 속하는 모든 균류'라고 규정할 수 있다.

흰녹가루병균과에는 약 200년 동안 단일속인 *Albugo*속만이 포함되어 있었으나 두 속, 즉 *Wilsoniana*와 *Pustula*가 형태 및 계통학적 분석에 근거하여 최근에 도입되었다[42]. 난균류의 동정에 유용하다고 알려진 *cox2* mtDNA [46]의 계통학적 분석결과(Fig. 2)를 보면, *Wilsoniana*속과 *Pustula*속은 계통학적으로 더 가까우며, 이 두 속은 *Albugo*속으로부터 뚜렷하게 구분된다. 특히, 매꽃과(Convolvulaceae)를 감염하는 종들과 일부 석죽목(Caryophyllales)을 감염하는 종들은 지금까지 알려진 세 개의 속과는 계통학적으로 독립적인 그룹을 각각 형성하여, 추가적인 신속의 도입이 필요한 실정이다.

형태적으로 포자낭의 표면구조가 *Albugo*, *Wilsoniana*, *Pustula*속 간에 상당히 다르지만[42], 난포자의 표면구조를 통해 더 쉽게 구분할 수 있다[16, 42, 47]. *Albugo*속은 종들에 따라 매끈하거나 작고 둥근 돌기들을 가지거나 또는 돌기들이 불규칙적으로 융합된 표면구조를 가지지만[10], *Wilsoniana*속과 *Pustula*속의 종들은 모두 그물무늬(reticulation)를 가진다[16, 48]. 기주범위에서도 큰 차이점을 가지는데, *Albugo*속은 십자화목(Brassicales), *Wilsoniana*속은 석죽목(Caryophyllales), *Pustula*속은 국화목(Asterales) 및 근연관계에 있는 식물들을 감염한다[16, 47]. 그러나 위에서 언급된 매꽃과와 일부 석죽목을 감염하는 종들을 중심으로 흰녹가루병균의 분류체계는 속 수준에서 재검토되어야 할 필요가 있다.

종(species)의 개념

흰녹가루병균의 분류에 있어서 가장 뜨거운 논쟁은 종(species)의 개념이었다. 흰녹가루병균이 형성하는 무성생식기관의 형태가 비교적 단순하고, 유성생식기관의 형태적 다양성에 대한 인식이 부족했기 때문에 이들의 종개념은 노균병균류의 종개념에 의해 크게 영향을 받았다. 이는 흰녹가루병균과 노균병균이 오랫동안 근연관계에 있는 것으로 인식되었고[41], 게다가 이들의 기주범위가 상당히 유사한 측면이 컸기 때문이다[49]. de Bary [50]가 제안한 광의적 종개념(broad species concept)은 이후에 Yerkes와 Shaw [51]가 지지하였으며, 그 후 약 50년간 노균병균과의 전체 분류를 지배했다. 이 종개념은 사실상 한 종의 노균병균이 매우 넓은 기주범위를 갖는다는 즉, 하나의 과(family) 안에 속하는 많은 식물들을 감염한다는 것이다. 이 종개념에 따

라 Bestagno Biga [1]와 Choi와 Priest [2]는 하나의 기주식물과(family)에 대하여 흰녹가루병균의 한 종 또는 소수의 종만을 인정하였고, 기타 종들은 동종이명(synonym)으로 처리하였다. 예를 들어, 거대한 두 종, *Albugo candida*와 *Pustula tragopogonis* (= *Albugo tragopogonis*)는 각각 십자화과 식물과 국화과 식물을 감염하는 대표적인 흰녹가루병균으로 인식되었다. 소수의 학자들은 이들로부터 구분될 수 있는 추가적인 종들을 도입하였으나, 병리학자를 포함한 대부분의 학자들은 최근까지도 이러한 광의적 종개념을 더 신뢰하였다[1-3, 26, 52]. 2000년대에 들어서 분자계통학적 연구가 난균류의 분류학적 연구에 많이 활용되었고, 흰녹가루병균의 분류에도 도입되기 시작하였다. 계통학적 분석을 토대로 가장 먼저 종 개념에 대한 재검토가 필요함을 본격적으로 제안하였으며, 이는 매우 넓은 범위의 십자화과 식물을 감염하는 것으로 널리 알려진 *Albugo candida* 복합체(complex)에서부터 시작된다. Choi 등[53]은 ITS rDNA와 *cox2* mtDNA의 계통학적 분석을 통해 상당한 수준의 유전적 다양성이 *A. candida* 내에 존재함을 밝혔고, *A. candida* 종을 여러 종으로 분리시켜야 함을 처음으로 제시하였다. 비슷한 연구결과로서, Voglmayr와 Riethmüller [16]도 28S rDNA의 염기서열 분석을 토대로 *A. candida*가 최소한 두 개의 그룹으로 분리될 수 있음을 제시하였다. 뿐만 아니라 기존에 인정받지 못했던 *Albugo lepidii*의 독립성이 증명되었고[5], 여러 신종이 추가되었다[5-10]. 또한 *Pustula tragopogonis*의 경우에도 기존에 기록되었으나 인정받지 못했던 종들의 존재가 확인되었으며 동시에 신종으로 예상되는 여러 계통학적 그룹이 발견되었다[54]. 이 결과들은 실제로 흰녹가루병균이 제한된 기주 범위, 즉 한 속 또는 특정한 한 기주 식물만을 감염한다는 종의 개념인 협의적 종개념(narrow species concept)을 뒷받침한다고 할 수 있다.

흰녹가루병균의 다양성 및 진화전략

기주식물에 따른 종다양성

분자계통학적 분석법의 발달과 새로운 형태적 특징의 발견으로 흰녹가루병균의 종 수는 최근 10년간 9종이 추가되었지만[5-10, 27], 여전히 많은 신종이 이 그룹 내에 존재할 것으로 추정된다. 그 이유는 흰녹가루병균은 기주특이성이 매우 높고, 기주식물 또한 매우 다양하기 때문이다[54]. 현재까지 기록된 약 50개의 종 수는 앞으로 약 150종 이상으로 증가할 것으로 예상된다[55]. 특히, 흰녹가루병균은 국화과와 십자화과의 기주식물로부터 많은 신종이 보고될 것으로 기대되는데, 그 이유는 흰녹가루병균이 국화과의 약 300개 속(genera) 식물의 기주로 기록되었으며[1, 3, 16, 25], 십자화과에서도 약 70개 속 식물에서 기록되었기 때문이다[1, 3, 26]. 그러나 현재까지 형태 및 계통학적 분석에 포함된 흰녹가루병균/기주식물 조합은 지금까지 알려진 것

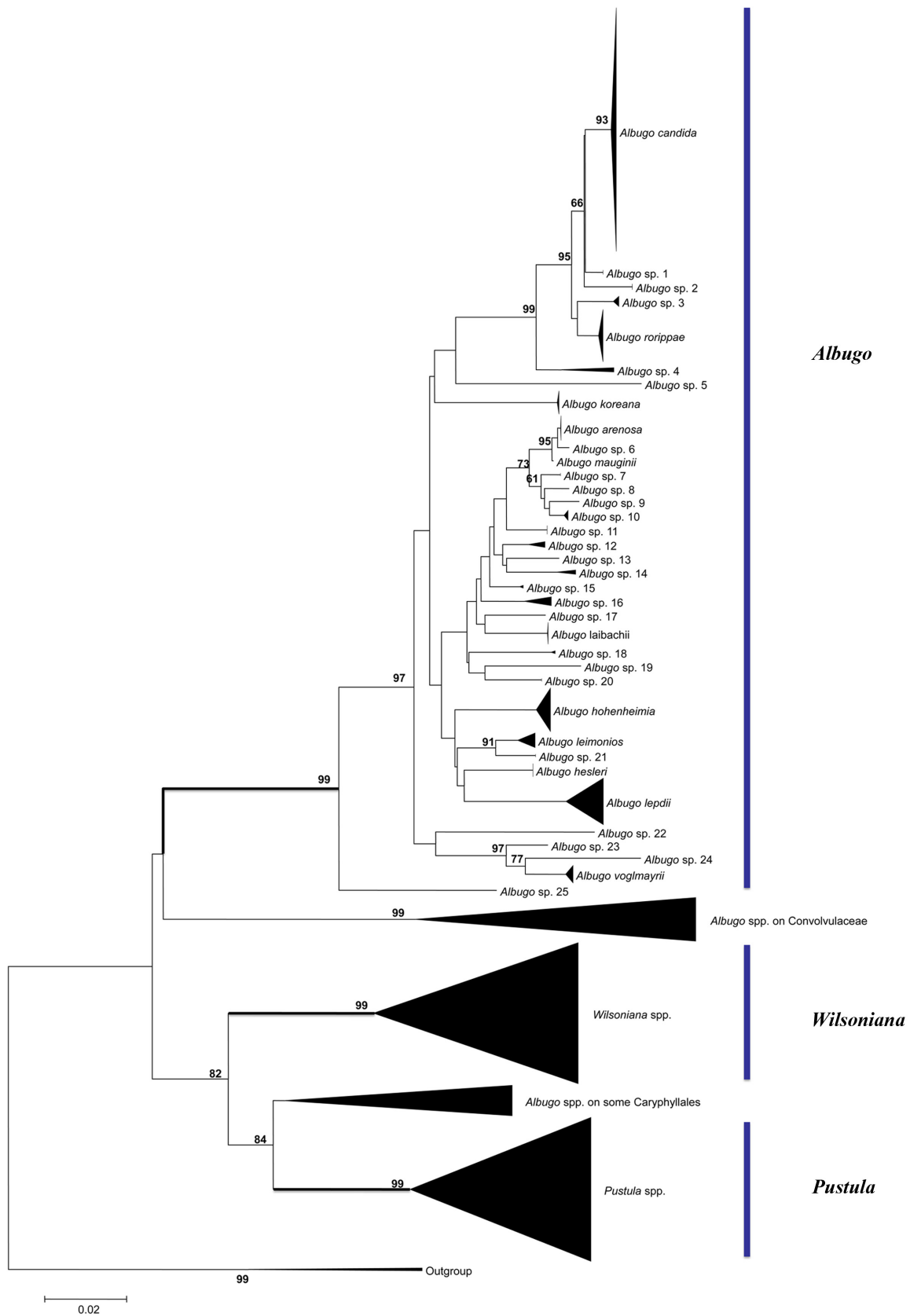


Fig. 2. Simplified minimum evolution tree of Albuginaceae using *cox2* mtDNA sequences. Bootstrap values higher than 60% are shown above the branches (1,000 replicates). The scale bar equals the number of nucleotide substitutions per site. Two species of *Pythium* are used as outgroup.

의 5%에도 미치지 못한다[47]. GenBank 데이터베이스에서 이용가능한 흰녹가루병균의 모든 염기서열을 포함하여 계통학적 분석을 수행한 결과, 약 25종이 현재까지 알려지지 않은 종으로 판단되었다(Fig. 2). 이것은 흰녹가루병균에 대한 다양성이 얼마나 저평가되어 있는지를 말하고 있다.

지리적 차이에 의한 종다양성

지리적 격리(geographic isolation or allopatric speciation)에 따른 종분화는 진화생물학에서 널리 알려진 종 다양성의 주요 기작 중 하나이다. 흰녹가루병균에서는 잘 알려져 있지 않음에도 불구하고 냉이 흰녹가루병균을 대표적인 예로 들 수 있다. *Albugo candida*는 많은 십자화과 식물뿐만 아니라 냉이(*Capsella bursa-pastoris*)를 감염하는 대표적인 병원균이다. 최근에 한국에 존재하는 냉이의 흰녹가루병균이 유럽, 북미, 아프리카, 오세아니아 등에 존재하는 *A. candida*와 상이함이 밝혀졌으며, 한국 냉이 흰녹가루병균에 대해 신종 *A. koreana*가 도입되었다[5]. 또한 꽃다지속(*Draba*)에서 발생하는 흰녹가루병균에서도 동아시아와 다른 지역 사이에 서로 다른 종이 존재한다고 밝혀졌다[6]. 이것은 지리적 격리가 흰녹가루병균과 내에서 종분화를 유도하는 중요한 요인들 중에 하나일 가능성이 높다는 것을 뜻하며, 앞으로 이 부분에 대한 추가적인 연구가 필요하다. 흥미롭게도 이러한 지역적 차이에 따른 종분화는 흰녹가루병균과와 밀접하게 연관되어 있는 노균병균과에서도 자주 알려졌다. Constantinescu [56]는 박과식물(Cucurbitaceae)의 노균병이 북미나 남미에서는 *Plasmopara australis*에 의해 일어나지만, 러시아 북동부와 동아시아에서는 *P. orientalis*이 주요 원인균임을 밝혔다. 이어서 쥐손이풀과(Geraniaceae)에서 발생하는 노균병균의 종이 유럽과 북미에서 서로 다르다는 것이 밝혀졌고[57, 58], 최근에 세이지속(*Salvia*)에서 발생한 노균병균에서는 그 기주식물의 지리적 기원에 따라 3종이 존재한다는 것이 밝혀졌다[59].

흰녹가루병균의 진화전략

흰녹가루병균의 종 다양성은 위에서 언급한 높은 기주특이성에 의한 종분화와 지리적 격리에 의한 이지역성 종분화(allopatric speciation)에 기반한다. 더불어 두 가지 진화전략이 최근에 추가로 보고되었다. 먼저, Thines 등[7]은 애기장대를 감염하는 두 흰녹가루병균(*A. candida*, *A. laibachii*)의 존재를 확인하였고, 이를 동지역성 종분화(sympatric speciation)의 한 예로 제시하였다. 마지막 진화전략은 흰녹가루병균의 기주점프(host jumping or host-shift) 능력이다. 이는 병원균이 본래의 기주식물과 계통학적으로 먼 식물을 감염시켜 새로운 기주로 만들 수 있는 능력을 말하며, 대표적인 예가 콩과(Fabaceae)를 감염하는 *A. mauginii*이다. 십자화과와 콩과식물은 계통학적으로 매우 멀지만, 이들을 감염하는 흰녹가루병균은 계통학적으로 매우 가깝다[60]. 최근에 다른 순환물기생성 난균류인 노균병균에서

알려진 것처럼 [61], 흰녹가루병균도 뛰어난 기주점프 능력을 가지고 있음을 시사한다. 이들 균이 공통적으로 병원성 관련 effector 유전자들을 빠르게 진화시킬 수 있다는 점을 고려할 때 [62, 63], 이들 유전자가 새로운 식물을 만났을 때 식물의 방어체계를 빠르게 극복하는 능력을 제공했을 개연성이 높다[7, 64].

한국의 흰녹가루병균

우리나라에서 흰녹가루병균은 산발적으로 여러 작물에 피해를 주지만 소수의 병원균/기주 조합에 대한 병원균의 존재 또는 병의 발생 기록만이 존재할 뿐 [65], 병원균의 군학적 특징이나 병의 발생시기 및 발생환경, 병징 등에 관한 병리학적 기록은 매우 불충분하다. 본 연구에서는 국내에 앞서 기록된 흰녹가루병균과 그들의 기주식물을 정리하였다(Table 1). 한국의 흰녹가루병균의 다양성은 외국에서 기록된 종 다양성의 약 20% 정도에 그칠 정도로 낮지만, 한국의 시료들은 흰녹가루병균의 최근 분류 및 계통학적 연구에 크게 기여하였다. 예를 들어, 한국의 시료를 대상으로 냉이(*Capsella bursa-pastoris*)의 흰녹가루병균 *Albugo koreana* [5]와 꽃다지(*Draba nemorosa*)를 감염하는 *Albugo voglmayrii* [6]가 신종으로 기록되었고, 콩다닥냉이(*Lepidium virginicum*)를 감염하는 *Albugo lepidii*는 독립된 종으로 확인되었다[5]. 최근에는 *Albugo candida*에 의해 발생하는 흰녹가루병이 유채(*Brassica napus* ssp. *oleifera*)와 와사비(*Wasabia japonica*)에서 보고되었다[66, 67]. 배추와 무의 흰녹가루병균으로 보고된 *Albugo macrospora*는 현재 *A. candida*의 동종이명(synonym)으로 간주된다[5]. 흥미롭게도, 흰녹가루병균이 가장 넓은 기주범위를 가지는 국화과 식물에서는 아직까지 국내 보고가 없으나, 주변국인 일본과 중국에서는 흰녹가루병이 기록되어 있으므로 추가적인 조사를 통해 이들의 발굴 가능성이 높다고 할 수 있다.

적 요

흰녹가루병균류(난균류)는 인공배양이 불가능한 순환물 병원균이다. 이들은 많은 속씨식물들에서 흰녹가루병을 일으키는데, 경제적으로 중요한 기주식물로는 해바라기, 와사비, 갯, 유채, 무, 배추, 시금치 등이 있다. 최근에 분자분석 방법과 분류학적으로 유용한 형태적 특징들이 제안되면서, 흰녹가루병균류의 다양성, 진화, 계통분류에 대한 연구에 큰 진척이 있었다. 본 논문은 국내에 덜 알려진 흰녹가루병균류를 소개하고 최근의 연구성과에 대하여 고찰하였다.

Acknowledgements

This paper was supported by research funds (2015) of Kunsan National University.

Table 1. List of Albuginaceae and their host plants reported in Korea

Albuginaceae	Host plants	References
<i>Albugo achyranthis</i>	<i>Achyranthes japonica</i>	[65]
<i>Albugo candida</i>	<i>Brassica campestris</i>	[65]
	<i>Brassica juncea</i>	[68]
	<i>Brassica napus</i> spp. <i>oleifera</i>	[66]
	<i>Raphanus sativus</i>	[65]
	<i>Wasabia japonica</i>	[67]
<i>Albugo koreana</i>	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	[5, 69]
<i>Albugo lepidii</i>	<i>Lepidium virginicum</i>	[5, 53]
<i>Albugo voglmayrii</i>	<i>Draba nemorosa</i>	[6]
<i>Albugo ipomoeae-panduratae</i>	<i>Pharbitis nil</i>	[70]
<i>Albugo macrospora</i> ^a	<i>Brassica campestris</i>	[65]
	<i>Raphanus sativus</i>	[65]
<i>Wilsoniana bliti</i> (as <i>Albugo bliti</i>)	<i>Amaranthus mangostanus</i>	[71]
	<i>Achyranthes japonica</i> ^b	[65]
<i>Wilsoniana portulacae</i> (as <i>Albugo portulacae</i>)	<i>Portulaca oleracea</i>	[65]

^aThis species is considered a synonym of *A. candida*.

^bThis host plant is known to be infected only with *A. achyranthis*, so this report is questionable.

REFERENCES

- Bestagno Biga ML. Review of the species of the genus *Albugo* based on the morphology of the conidia. *Sydowia* 1955;9:339-58.
- Choi D, Priest MJ. A key to the genus *Albugo*. *Mycotaxon* 1995;53:261-72.
- Wilson GW. Studies in North American Peronosporales. I. The genus *Albugo*. *Bull Torrey Bot Club* 1907;34:61-84.
- Kirk PM, Cannon PF, Minter D, Stalpers JA, Ainsworth GC, Bibsy GR. Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. 10th ed. Wallingford: CAB International; 2008.
- Choi YJ, Shin HD, Hong SB, Thines M. Morphological and molecular discrimination among *Albugo candida* materials infecting *Capsella bursa-pastoris* world-wide. *Fungal Divers* 2007;27:11-34.
- Choi YJ, Shin HD, Ploch S, Thines M. Evidence for uncharted biodiversity in *Albugo candida* complex, with the description of a new species. *Mycol Res* 2008;112:1327-34.
- Thines M, Choi YJ, Kemen E, Ploch S, Holub EB, Shin HD, Jones JD. A new species of *Albugo* parasitic to *Arabidopsis thaliana* reveals new evolutionary patterns in white blister rusts (Albuginaceae). *Persoonia* 2009;22:123-8.
- Ploch S, Choi YJ, Rost C, Shin HD, Schilling E, Thines M. Evolution of diversity in *Albugo* is driven by high host specificity and multiple speciation events on closely related Brassicaceae. *Mol Phylogenet Evol* 2010;57:812-20.
- Mirzaee MR, Ploch S, Runge F, Telle S, Nigrelli L, Thines M. A new presumably widespread species of *Albugo* parasitic to *Strigosella* spp. (Brassicaceae). *Mycol Prog* 2013;12:45-52.
- Choi YJ, Shin HD, Ploch S, Thines M. Three new phylogenetic lineages are the closest relatives of the widespread species *Albugo candida*. *Fungal Biol* 2011;115:598-607.
- Voglmayr H. Progress and challenges in systematics of downy mildews and white blister rusts: new insights from genes and morphology. *Eur J Plant Pathol* 2008;122:3-18.
- Heller A, Thines M. Evidence for the importance of enzymatic digestion of epidermal walls during subepidermal sporulation and pustule opening in white blister rusts (Albuginaceae). *Mycol Res* 2009;113:657-67.
- Cavalier-Smith T, Chao EE. Phylogeny and megasystematics of phagotrophic heterokonts (kingdom Chromista). *J Mol Evol* 2006;62:388-420.
- Money NP. Why oomycetes have not stopped being fungi. *Mycol Res* 1998;102:767-8.
- Fraymouth J. Haustoria of the Peronosporales. *Trans Br Mycol Soc* 1956;39:79-107.
- Voglmayr H, Riethmüller A. Phylogenetic relationships of *Albugo* species (white blister rusts) based on LSU rDNA sequence and oospore data. *Mycol Res* 2006;110:75-85.
- Baka ZA. Occurrence and ultrastructure of *Albugo candida* on a new host, *Arabis alpina* in Saudi Arabia. *Micron* 2008;39:1138-44.
- Jacobson DJ, LeFebvre SM, Ojerio RS, Berwald N, Heikkinen E. Persistent, systemic asymptomatic infections of *Albugo candida*, an oomycete parasite, detected in three wild crucifer species. *Can J Bot* 1998;76:739-50.
- Ploch S, Thines M. Obligate biotrophic pathogens of the genus *Albugo* are widespread as asymptomatic endophytes in natural populations of Brassicaceae. *Mol Ecol* 2011;20:3692-9.
- Dick MW. Towards an understanding of the evolution of the downy mildews. In: Spencer-Phillips PT, Gisi U, Lebeda A, editors. *Advances in downy mildew research*. Dordrecht: Kluwer Academic; 2002. p. 1-57.
- APGIII. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot J Linn Soc* 2009;161:105-21.

22. Yu YN. Peronosporales: flora fungorum sinicorum, 6. Beijing: Science Press; 1998.
23. Patouillard NT, de Lagerheim G. Champignons de l'Équateur (Pugillus II). Bulletin de la Société Mycologique de France 1892;8:113-40.
24. Walker J, Priest MJ. A new species of *Albugo* on *Pterostylis* (Orchidaceae) from Australia: confirmation of the genus *Albugo* on a monocotyledonous host. Australas Plant Pathol 2007; 36:181-5.
25. Whipps JM, Cooke RC. Interactions of species of Compositae with *Albugo tragopogonis* from *Senecio squalidus*. Trans Br Mycol Soc 1978;70:389-92.
26. Kochman J, Majewski T. Glonowce (Phycomycetes), Wroslkowe (Peronosporales). Warszawa: Panitwowe Wydawnictwo Naukowe; 1970.
27. Rost C, Thines M. A new species of *Pustula* (Oomycetes, Albuginales) is the causal agent of sunflower white rust. Mycol Prog 2012;11:351-9.
28. Choi YJ, Shin HD, Thines M. The host range of *Albugo candida* extends from Brassicaceae through Cleomaceae to Caparaceae. Mycol Prog 2009;8:329-35.
29. Gmelin J. Systema Naturae: vol. 2 (2). 13th ed. Leipzig: Beer; 1791.
30. Persoon CH. Synopsis methodica fungorum. Göttingen: Dietrich; 1801.
31. Roussel HF. Flora of Calvados and adjacent land. Caen: Impr. de F. Poisson; 1806.
32. Léveillé JH. Sur la disposition méthodique des Urédinées. Annales des Sciences naturellesBotanique Sér3 1848;8:369-76.
33. Dick MW, Wong PT, Clark G. The identity of the oomycete causing 'Kikuyu Yellows', with a reclassification of the downy mildews. Bot J Linn Soc 1984;89:171-97.
34. Dick MW. Sexual reproduction in the Peronosporomycetes (chromistan fungi). Can J Bot 1995;73:S712-24.
35. Dick MW, Vick MC, Gibbings JG, Hedderson TA, Lopez Lasstra CC. 18S rDNA for species of *Leptolegnia* and other Peronosporomycetes: justification for the subclass taxa Saprolegniomycetidae and Peronosporomycetidae and division of the Saprolegniaceae sensu lato into the Leptolegniaceae and Saprolegniaceae. Mycol Res 1999;103:1119-25.
36. Hudspeth DS, Nadler SA, Hudspeth ME. A COX2 molecular phylogeny of the Peronosporomycetes. Mycologia 2000;92: 674-84.
37. Petersen AB, Rosendahl S. Phylogeny of the Peronosporomycetes (Oomycota) based on partial sequences of the large ribosomal subunit (LSU rDNA). Mycol Res 2000;104:1295-303.
38. Riethmüller A, Weiß M, Oberwinkler F. Phylogenetic studies of Saprolegniomycetidae and related groups based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. Can J Bot 1999;77: 1790-800.
39. Kirk PM, Cannon PF, David JC, Stalpers J. Dictionary of the fungi. 9th ed. Wallingford: CAB International; 2001.
40. Riethmüller A, Voglmayr H, Göker M, Weiß M, Oberwinkler F. Phylogenetic relationships of the downy mildews (Peronosporales) and related groups based on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences. Mycologia 2002;94:834-49.
41. Dick MW. Straminipilous fungi: systematics of the Peronosporomycetes, including accounts of the marine straminipilous protists, the plasmodiophorids and similar organisms. Dordrecht: Kluwer; 2001.
42. Thines M, Spring O. A revision of *Albugo* (Chromista, Peronosporomycetes). Mycotaxon 2005;92:443-58.
43. Hudspeth DS, Stenger D, Hudspeth ME. A *cox2* phylogenetic hypothesis for the downy mildews and white rusts. Fungal Divers 2003;13:47-57.
44. Cooke DE, Drenth A, Duncan JM, Wagels G, Brasier CM. A molecular phylogeny of *Phytophthora* and related oomycetes. Fungal Genet Biol 2000;30:17-32.
45. Thines M, Göker M, Telle S, Ryley M, Mathur K, Narayana YD, Spring O, Thakur RP. Phylogenetic relationships of gramminicolous downy mildews based on *cox2* sequence data. Mycol Res 2008;112:345-51.
46. Choi YJ, Beakes G, Glockling S, Kruse J, Nam B, Nigrelli L, Ploch S, Shin HD, Shivas RG, Telle S, et al. Towards a universal barcode of oomycetes - a comparison of the *cox1* and *cox2* loci. Mol Ecol Resour 2015;15:1275-88.
47. Thines M, Voglmayr H. An introduction to the white blister rusts (Albuginales). In: Lamour K, Kamoun S, editors. Oomycete genetics and genomics. Hoboken: John Wiley & Sons; 2009. p. 77-92.
48. Choi YJ, Thines M, Tek MP, Shin HD. Morphological evidence supports the existence of multiple species in *Pustula* (Albuginaceae, Oomycota). Nova Hedwigia 2012;94:181-92.
49. Dick MW. Binomials in the Peronosporales, Sclerosporales and Pythiales. In: Spencer-Phillips PT, Gisi U, Lebeda A, editors. Advances in downy mildew research. Dordrecht: Kluwer Academic; 2002. p. 225-65.
50. de Bary A. Recherches sur le développement de quelques champignons parasites. Annales des Sciences naturellesBotanique Sér4 1863;20:5-148.
51. Yerkes WD, Shaw CG. Taxonomy of the *Peronospora* species on Cruciferae and Chenopodiaceae. Phytopathology 1959;49: 499-507.
52. Vanev SG, Ilieva EI, Dimitrova EG. Razred Peronosporales. Sofia: Bulgarian Academy of Sciences; 1993.
53. Choi YJ, Hong SB, Shin HD. Genetic diversity within the *Albugo candida* complex (Peronosporales, Oomycota) inferred from phylogenetic analysis of ITS rDNA and COX2 mtDNA sequences. Mol Phylogenet Evol 2006;40:400-9.
54. Ploch S, Telle S, Choi YJ, Cunnington JH, Priest M, Rost C, Shin HD, Thines M. The molecular phylogeny of the white blister rust genus *Pustula* reveals a case of underestimated biodiversity with several undescribed species on ornamentals and crop plants. Fungal Biol 2011;115:214-9.
55. Thines M. Evolutionary history and diversity of white blister rusts (Albuginales). Pol Bot J 2010;55:259-64.
56. Constantinescu O. *Plasmopara orientalis* sp. nov. (Chromista, Peronosporales). Sydowia 2002;54:129-36.
57. Constantinescu O. The nomenclature of *Plasmopara* (Chromista, Peronosporales) parasitic on Geraniaceae. Taxon 2004; 53:523-5.
58. Voglmayr H, Fatehi J, Constantinescu O. Revision of *Plasmopara* (Chromista, Peronosporales) parasitic on Geraniaceae. Mycol Res 2006;110:633-45.
59. Choi YJ, Shin HD, Thines M. Two novel *Peronospora* species are associated with recent reports of downy mildew on sages. Mycol Res 2009;113:1340-50.
60. Choi YJ, Thines M, Shin HD. A new perspective on the evolution of white blister rusts: *Albugo* s. str. (Albuginales; Oomycota) is not restricted to Brassicales but also present on Fabaceae.

- les. *Org Divers Evol* 2011;11:193-9.
61. Choi YJ, Thines M. Host jumps and radiation, not co-divergence drives diversification of obligate pathogens. A case study in downy mildews and Asteraceae. *PLoS One* 2015;10:e0133655.
62. Birch PR, Rehmany AP, Pritchard L, Kamoun S, Beynon JL. Trafficking arms: oomycete effectors enter host plant cells. *Trends Microbiol* 2006;14:8-11.
63. Morgan W, Kamoun S. RXLR effectors of plant pathogenic oomycetes. *Curr Opin Microbiol* 2007;10:332-8.
64. Thines M, Kamoun S. Oomycete-plant coevolution: recent advances and future prospects. *Curr Opin Plant Biol* 2010;13:427-33.
65. Korean Society of Plant Pathology. List of plant diseases in Korea. 4th ed. Seoul: Korean Society of Plant Pathology; 2004.
66. Choi YJ, Park MJ, Park JH, Shin HD. White blister rust caused by *Albugo candida* on oilseed rape in Korea. *Plant Pathol J* 2011;27:192.
67. Choi YJ, Han KS, Park YH, Shin HD. First report of white blister rust caused by *Albugo candida* on wasabi in Korea. *Plant Dis* 2014;98:1006.
68. Cho WD, Kim WG, Jee HJ, Choi HS, Lee SD, Choi YC. Compendium of vegetable diseases with color plates. Suwon: National Institute of Agricultural Science and Technology; 1997. p. 447.
69. Shin HD, Kim WB. Fungal diseases of *Capsella bursa-pastoris* in Korea. *Korean J Plant Resour* 1997;10:360-8.
70. Shin HD. New fungal diseases of economic resource plants in Korea (1). *Korean J Plant Pathol* 1994;10:181-91.
71. Park JS. Fungous diseases of plants in Korea (2). *Spec Bull Chungnam Nat Univ* 1961;2:53.