

RESEARCH NOTE

무화과나무의 모무늬잎마름 증상에 관여하는 *Pseudocercospora bolleana* 동정

최인영^{1,2}, 최영준³, 이충규⁴, 신현동^{5,*}¹전북대학교 농생물학과, ²전북대학교 농축산식품융합학과, ³군산대학교 생물학과, ⁴경상대학교 산림자원학과, ⁵고려대학교 환경생태공학부

Identification of *Pseudocercospora bolleana* Associated with Angular Leaf Spot on Common Fig in Korea

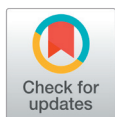
In-Young Choi^{1,2}, Young-Joon Choi³, Chong-Kyu Lee⁴, and Hyeon-Dong Shin^{5,*}¹Department of Agricultural Biology, Jeonbuk National University, Jeonju 54896, Korea²Department of Agricultural Convergence Technology, Jeonbuk National University, Jeonju 54896, Korea³Department of Biology, Kunsan National University, Gunsan 54150, Korea⁴Department of Forest Resources, Gyeongsang National University, Jinju 52725, Korea⁵Division of Environmental Science and Ecological Engineering, Korea University, Seoul 02841, Korea

*Corresponding author: hdshin@korea.ac.kr

ABSTRACT

A cercosporoid fungus associated with angular leaf spots on the leaves of common fig (*Ficus carica*) in Korea is known to be morphologically similar to *Passalora*, but phylogenetically similar to *Pseudocercospora*. To clarify the ambiguity, six fig samples with angular leaf spots were collected and examined using a microscope, and two representative isolates were sequenced for multiple genes. The morphological characteristics were consistent with previous descriptions of *Passalora bolleana*. Molecular phylogenetic analysis based on the internal transcribed spacer and large subunit ribosomal DNA (rDNA) regions showed that the Korean isolates, as well as previously published Korean and Romanian isolates, formed a well-supported group in the clade of *Pseudocercospora* species. Consequently, the current Korean isolates should be correctly described as *Pseudocercospora bolleana*. Additionally, *Pseudocercospora fici-caricae*, a cercosporoid fungus previously described as a leaf pathogen on common fig in Taiwan and Korea, was also compared and discussed.

Keywords: Cercosporoid fungus, *Ficus carica*, *Passalora bolleana*, *Pseudocercospora fici-caricae*



OPEN ACCESS

pISSN : 0253-651X
eISSN : 2383-5249Kor. J. Mycol. 2021 December, 49(4): 539-545
<https://doi.org/10.4489/KJM.20210053>

Received: September 02, 2021

Revised: November 23, 2021

Accepted: December 01, 2021

© 2021 THE KOREAN SOCIETY OF MYCOLOGY.



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.

무화과나무(*Ficus carica* L.)는 뽕나무과(Moraceae)에 속하는 아열대성 과수로서 서아시아부터 지중해 지역이 원산이다. 국제식량농업기구 통계에 따르면, 2018년 무화과(생과실) 생산량은 약 114만 톤이며 터키, 이집트, 모로코, 알제리가 주요 4대 생산국으로서 세계 생산량의 64%를 차지한다[1]. 우리나라의 무화과나무 식재 면적은 741 ha로 남해안 지역에 집중되어 있으며, 영암군을 중심으로 식재 면적이 증가하고 있다[2].

우리나라에서 무화과나무에 병을 일으키는 여러 종의 곰팡이가 알려져 있는데[3,4], 잎의 병원균으로는 탄저병균 *Colletotrichum* sp., 점무늬병균 *Pseudocercospora fici-caricae*, 더듬이병균 *Sphaceloma caricae*가 기록되었다[4]. 한편, 무화과나무 잎에 초기에는 모무늬를 형성하고 후기에는 잎마름 증상을 일으켜서 일본에서 ‘각반성엽고병(角斑性葉枯病)’으로 칭하는 증상이 한국에서도 여러 차례 채집되었고, 간단한 현미경 관찰 소견을 바탕으로 *Passalora bolleana*로 가동정되어 고려대학교 식물표본실에 보존되어있다. 따라서, 한국에서 아직 기록된 바 없는 이 곰팡이에 대한 균학적 기록이 필요하다.

최근에, Videira 등[5]은 무화과나무 잎에서 채집된 루마니아 균주(CBS 541.71, *Pas. bolleana*)와 한국 균주(CPC 14819, *Passalora* sp.)가 분자적으로 서로 일치하며 분자계통학적으로 *Pseudocercospora* 집단에 포함된다고 하였다. 그러나, 이들 균주를 획득한 표본시료의 검경에서는 분생포자경 및 분생포자가 전형적인 *Passalora*속 곰팡이의 특징을 나타냈다. 따라서, 추가적으로 균주를 획득하여 비교연구를 진행해야만 최종적으로 이들 곰팡이가 어느 속(genus)에 소속하는지 결정할 수 있다고 하였다[5,6].

이 미해결 사항을 해소하기 위하여, 본 연구에서는 무화과나무 모무늬잎마름병에 관여하는 곰팡이의 균학적 특징을 제시하고, 분류학적 위치를 결정하고자 한다. 한국에서 채집되어 농촌진흥청 국립농업과학원 씨앗은행(Korean Agricultural Culture Collection, KACC)에 무화과나무 모무늬잎마름병균 *Pas. bolleana*로 보존된 두 균주의 염기서열을 분석하였다. 또한, 이들 두 균주를 획득한 표본시료와 더불어 CPC 14819 균주를 획득한 표본시료를 재검경하여 형태적 특징을 관찰하였다.

건조표본은 고려대학교 식물표본보관소(Korea University Herbarium, KUS)에 보존되어있다. 보존된 시료는 KUS-F23234 (14 Nov. 2007, 경상남도 김해시 대동면), KUS-F25396 (3 Oct. 2010, 전라남도 완도군 신지면), KUS-F27685 (5 Oct. 2013, 전라북도 익산시 신흥동), KUS-F27767 (24 Oct. 2013, 전라북도 익산시 신흥동), KUS-F27780 (31 Oct. 2013, 부산시 강서구 대저동), KUS-F30079 (28 Sep. 2017, 제주도 서귀포시 서흥동) 등 6점이다.

무화과나무에서 관찰된 모무늬잎마름 증상은 9월에 오래된 아랫잎부터 나타나기 시작했으며, 병반은 잎의 양면에서 모두 관찰되었다. 개개의 병반은 올리브색~담갈색으로 작은 점무늬로부터 시작되어 점차 커져서 직경 10 mm에 이르며, 주변의 다른 병반과 합쳐져 대형의 부정형 병반을 이루었다. 병이 진전되면 잎이 뒤틀리고 잎마름과 조기낙엽을 일으켰다(Fig. 1A-C).

곰팡이의 형태적 특징은 미분간섭현미경(Axio Imager; Carl Zeiss, Oberkochen, Germany)을 이용하여 촬영하고, 크기는 OptiView (Korealabtech, Seongnam, Korea) 프로그램으로 측정하였다. 6점의 표본 시료에서 관찰된 곰팡이는 형태적으로 뚜렷한 차이가 없이 대체로 일치하였다. 이 곰팡이는 주로 잎 뒷면의 병반에서 관찰되었으며, 분생포자좌(stroma)는 작고, 기공 아래로부터 뻗어나거나 다소 엉성한 군사가 위유조직으로 발달하였다. 분생포자경은 분생포자좌 위에 밀생하며, 올리브색~담갈색이며, 곧거나 다소 굽은 모양이며, 격벽은 0-3개이며, 끝에 포자흔이 뚜렷하지 않지만 작고 얇게 존재하며, 크기는 $10-45 \times 4.5-6.0 \mu\text{m}$ 이었다(Fig. 1D). 분생포자는 올리브색 내지 담갈색이나 분생포자경보다 다소 길으며, 곤봉 모양으로 정단은 둥글고 기부는 뾰족으로 좁아지며, 1-4개의 격벽이 있으며, 때로는 격벽 부위에서 좁아졌고, 작지만 뚜렷한 배꼽(hilum)이 있으며, 크기는 $16-55 \times 5.0-7.5 \mu\text{m}$ 이었다(Fig. 1E). 이와 같은 형태적 특징은 이전에 무화과나무에서 보고된 *Pas. bolleana* (Thüm.) U. Braun [6-8]와 일치하였다(Table 1).

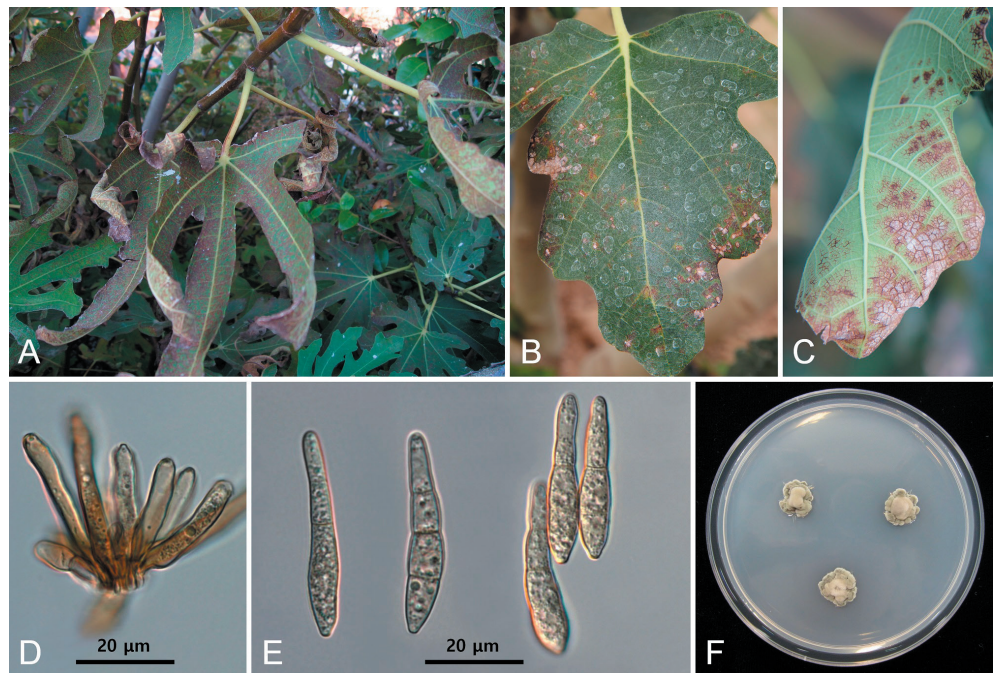


Fig. 1. Angular leaf spots caused by *Pseudocercospora bolleana* on common fig (*Ficus carica*). (A) Leaves were infected, decreasing vigour of the plant. (B and C) Close-up view of leaf lesions, showing grayish patches on the lesion due to heavy fructification. (D) Conidiophores. (E) Conidia. (F) One-week-old colony of *Psc. bolleana* growing on a potato dextrose agar at 25°C.

Table 1. Comparative morphological characteristics of *Pseudocercospora bolleana* (syn. *Passalora bolleana*) and *Pseudocercospora fici-caricae* on common fig.

Species	Conidiophores		Conidia		References
	Conidial scar	Size (μm)	Hilum	Size (μm)	
<i>Cercospora bolleana</i> *	present, small	10-70 × 4.5-6.0	not described	20-65 × 5.0-7.5	Chupp (1954)
<i>Mycosphaerella bolleana</i> *	present, small	20-50 × 4.0-5.0	not described	25-60 × 5.0-6.0	Katsuki (1965)
<i>Cercospora bolleana</i> *	present, small	50-130 × 4.0-6.0	present, small	30-65 × 6.0-8.0	Ellis (1976)
<i>Pseudocercospora bolleana</i>	present, small	10-45 × 4.5-6.0	thickened, small	16-55 × 5.0-7.5	This study
<i>Pseudocercospora fici-caricae</i> **	not described	8-25 × 3.0-3.5	not described	35-75 × 2.0-3.5	Ryu et al. (1983)
<i>Pseudocercospora fici-caricae</i> **	inconspicuous, unthickened	10-25 × 2.5-4.0	unthickened	20-90 × 2.0-3.5	Hsieh & Goh (1990)

*According to Index Fungorum as of August 2021, these three names are currently synonymous to *Passalora bolleana*.

**According to Liu & Guo (1991), this name was treated as synonymous to *Pseudocercospora fici*.

이 곰팡이를 순수배양하기 위하여 식물 조직의 어린 병반 위에 형성된 분생포자 집단을 칼끝에 묻혀 멸균수가 들어있는 1.5 mL 튜브에 넣고, 가볍게 흔들어 주었다. 세균접종용 루프를 이용하여 튜브 안에 있는 포자현탁액을 감자한천배지(Difco, MD, USA)에 도말한 후 항온기(25±1°C)에서 배양하여 단포자 균주를 확보하였다. 이들 균주는 감자한천배지에서 1주일간 암배양(25±1°C) 하였을 때 직경 5 mm 이하로 성장하였으며, 회갈색~올리브색으로 표면은 벨벳형이었다(Fig. 1F). 2010년 완도 시료 및 2013년 익산 시료에서는 균주를 획득하여 *Pas. bolleana*로 동정하여 KACC에 기탁하였으며, 각각 KACC45689와 KACC47653로 보존되었다.

이들 두 균주를 대상으로 internal transcribed spacer (ITS), 28S large subunit (LSU) rDNA, translation elongation factor 1- α (EF-1 α), actin (ACT), calmodulin (CAL), histon (HIS), β -tubulin (β -tub) 유전자의 염기서열을 분석하였다. 또한, 앞선 논문[5]에서 이용된 한국 균주(CPC14819) 및 루마니아 균주(CBS 541.71=IMI 161111)와도 비교하였다(Table 2). CPC14819 (Culture Collection of Pedro Crous, CPC)는 Crous 박사(The Westerdijk Fungal Biodiversity Institute, Utrecht, Netherlands)가 2007년 김해 시료에서 획득한 균주로서 *Passalora* sp.로 등록하여 Westerdijk Fungal Biodiversity Institute에 보존한 것이다[5].

Genomic DNA는 PDA (potato dextrose agar)에서 2주 동안 배양된 균사체를 메스로 긁어 1.5 mL eppendorf tube에 채취하여 액체질소를 넣고 파쇄한 후, DNeasy Plant Mini kit (QIAGEN, Valencia, CA, USA)를 이용하여 추출했다. Genomic DNA의 ITS, LSU, EF-1 α , ACT, CAL, HIS, β -tub 유전자는 Groenewald 등의 primer를 사용하여 PCR로 증폭시켰다[9,10]. 각 유전자의 염기서열은 Macrogen (Seoul, Korea)에 의뢰하여 분석한 후, DNASTAR computer package 7.1 (Lasergene, Madison, WI, USA)를 이용하여 정리하였다. 모든 염기서열은 GenBank database에 등록하였다(Table 2). 국내 균주 (KACC45689, KACC47653)와 대조 균주들의 염기서열의 유사도는 NCBI BLASTn에서 확인하였다. 계통학적 분석은 MEGA 6.06 program[11]을 이용하여 neighbor-joining 방법으로 작성하였으며, 염기서열의 유전자 거리는 Tamura-Nei parameter model로 계산하였고, bootstrap analysis은 1,000 반복으로 수행하였다.

Table 2. *Pseudocercospora bolleana* (syn. *Passalora bolleana*) isolates obtained from common fig in Korea and reference isolates included in the phylogenetic analyses.

Strain no.*	Origins	Collectors	GenBank accessions		References
			ITS	LSU	
CBS 541.71 = IMI 161111	Romania	O. Constantinescu	MF951368	MF951229	Videira et al. (2017)
CPC14819 (ex KUS-F23234)	Korea	H.D. Shin	MF951370	MF951231	Videira et al. (2017)
KACC45689 (ex KUS-F25396)	Korea	H.D. Shin	MZ266316	MZ269073	This study
KACC47653 (ex KUS-F27685)	Korea	I.Y. Choi	MZ266317	MZ266315	This study

* **CBS** The Westerdijk Fungal Biodiversity Institute, Utrecht, The Netherlands; **IMI** International Mycological Institute, CABI-Bioscience, Egham, Bakenham Lane, United Kingdom; **CPC** Culture collection of Pedro Crous, housed at CBS; **KACC** Korean Agricultural Culture Collection, RDA, Korea; **KUS** Korea University herbarium, Seoul, Korea.

이들 균주에 대한 GenBank 등록번호는 Table 2와 같으며, 추가로 분석한 유전자의 GenBank 등록번호는 EF-1 α (MZ357969), ACT (MZ357966), CAL (MZ357967), HIS (MZ357968), β -tub (MZ357965)이다. NCBI에서 ITS 영역에 대한 BLASTn 결과, 이들 균주는 GenBank에 등록된 *Pseudocercospora* sp. 염기서열(MF951370, MF951368)과 99.77-100%의 상동성을 보였다. 또한, LSU 영역에 대한 BLASTn search한 결과 무화과나무에서 분리한 *Pseudocercospora* sp.의 염기서열 (MF951229, MF951231)과 일치하였다. 계통수 작성 결과, KACC45689와 KACC47653 균주는 무화과나무에서 채집하여 GenBank에 등록된 CPC14819 (한국) 및 CBS541.71 (루마니아) 균주와 하나의 그룹을 형성하였다(Fig. 2). *Pas. bolleana*에 대한 EF-1 α , ACT, CAL, HIS, β -tub 유전자의 염기서열은 차후의 연구를 위한 자료로 본 연구를 통해 처음으로 제공하였으며, 아직 비교 대상이 없으므로 본 연구에서 직접 활용하지는 않았다.

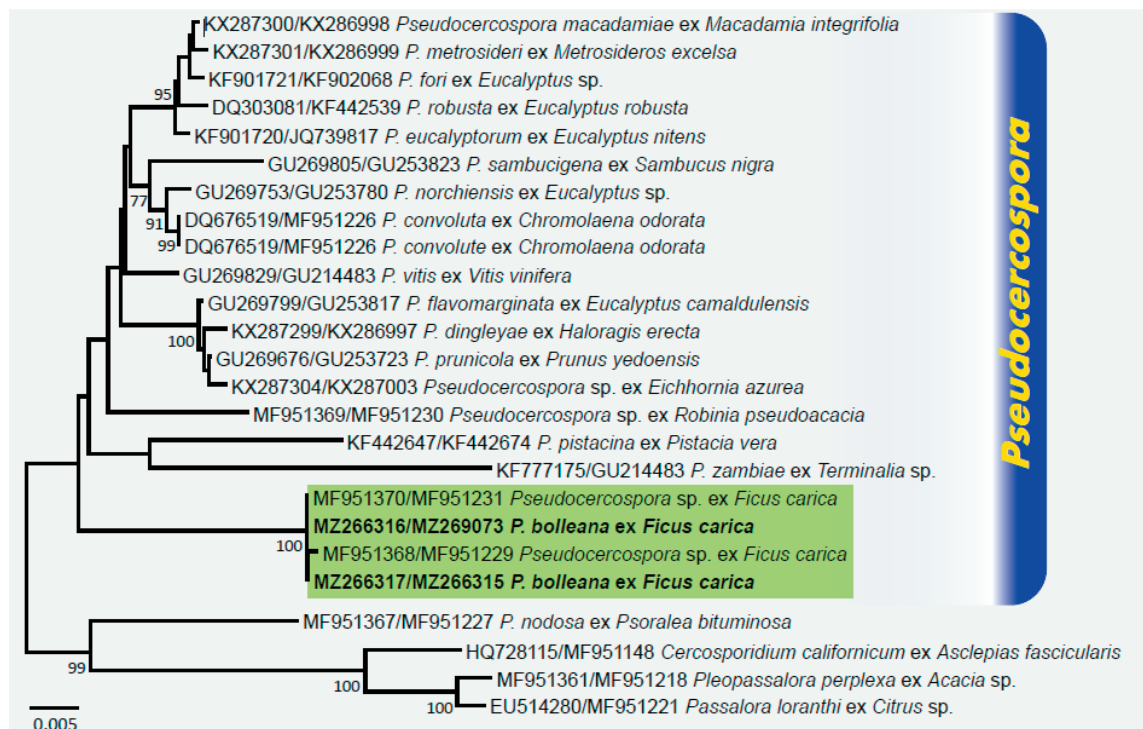


Fig. 2. Phylogenetic tree based on neighbor-joining method comparing internal transcribed spacer (ITS) and 28S large subunit (LSU) sequences of *Pseudocercospora bolleana* on *Ficus carica* isolates and some reference isolates retrieved from GenBank. The numbers above the nodes are the bootstrap values obtained from 1,000 replications. The bar indicates the number of substitutions per site. The Korean isolates presented in this study are indicated in bold.

세계적으로 무화과나무속 식물의 병원균으로 기록된 넓은 의미의 *Cercospora*류 곰팡이는 50종이 넘으며, *Pseudocercospora*속에는 무려 17종이나 된다. 그중에서 대만[8]과 우리나라[12]에서만 무화과나무 점무늬병균으로 기록된 *Psc. fici-caricae*는 분생포자경이 매우 짧으며 분생포자의 폭이 좁은 특징을 가지므로, 현재 토의하는 *Pas. bolleana*와는 형태적으로도 뚜렷이 구분된다(Table 1). 다만, 우리나라에서 제시한 *Psc. fici-caricae* 분생포자의 사진(과수병해원색도감, 180쪽)은 *Pas. bolleana*에 훨씬 가까운 형태적 특징을 보이지만[12], 분생포자의 크기에 대한 정보가 부재하여 종 동정이 불확실하다. 게다가, 우리나라에서 보고된 *Psc. fici-caricae*의 표본 또는 균주가 보존되어 있지 않으므로 해당 종의 존재 여부를 확인할 수 없는 상황이다.

본 연구진이 채집한 6점의 표본 시료를 형태적으로 검경한 결과는 모두 전형적인 *Passalora*속 곰팡이의 특징을 나타냈다. 즉, 분생포자경의 정단부에 포자흔(conidial scars)이 존재하고, 분생포자의 기부에 배꼽(hilum)이 검으며 비후되어 다른 부위의 세포벽과 구분되었다. 이러한 특징은 일반적인 *Pseudocercospora*속 곰팡이에서는 발견되지 않지만 *Passalora*속 곰팡이에서는 흔히 발견된다. 따라서, 무화과나무 모무늬 증상에 관여하는 곰팡이의 형태적 특징으로는 *Pas. bolleana*와 일치하였다.

위에서 언급한 바와 같이, 우리나라 시료에서 분리된 3균주 모두 염기서열 분석의 결과로서는 *Pseudocercospora* 군집에 위치하였고, 형태적 특징으로는 *Passalora* 속에 부합하였다. 이와 유사하게, 돌콩(*Glycine soja*)의 점무늬병균 *Cercospora sojina* Hara가 분생포자경의 포자흔 존재 및 분생포

자의 배꼽 존재를 이유로 *Cercosporidium sojinum* (Hara) X.J. Liu & Y.L. Guo로 속을 변경하였다가 [13], *Cercosporidium*속이 *Passalora*속에 통합되면서 *Pas. sojina* (Hara) H.D. Shin & U. Braun으로 속을 다시 변경하였다가 [14], 분자계통학적 연구를 통하여 *Cercospora* 군집에 속함을 증명함으로써 [15] 현재 정명은 *Cer. sojina* Hara로 받아들여지고 있다 [16]. 또한, *Cercospora aberrans* Petr.이 형태적 특성에 따른 세분화의 영향으로 *Passalora aberrans* (Petr.) U. Braun으로 변경되었다가 [17] 분자계통학적 분석결과에 따라 현재 정명은 *Pseudocercospora aberrans* (Petr.) Deighton이다 [16, 18]. 따라서, 무화과나무의 모무늬잎마름 증상에 관여하는 곰팡이는 *Pseudocercospora*속에 소속시키는 것이 옳다고 판단된다.

이 곰팡이는 1877년 독일의 Thüman에 의해 무화과나무 잎의 병원체로서 *Septosporium bolleanum* Thüm.으로 처음 명명되었다 [16]. 이후에 1879년 Spegazini에 의해 속이 바뀌어 *Cercospora bolleana* (Thüm.) Speg.로 기록되었으며, 1982년에는 중국의 Liu와 Guo에 의해 *Cercosporidium bolleanum* (Thüm.) X.J. Liu & Y.L. Guo로 속을 옮겼으며 [13], 1984년에 Sivanesan은 *Psc. bolleana* (Thüm.) Sivan.으로 속을 변경시켰다 [19]. 1995년에는 Braun이 *Passalora*속의 개념을 정리하면서 이 곰팡이는 *Pas. bolleana* (Thüm.) U. Braun으로 개명되었다 [17]. 현재는 *Pas. bolleana*가 정명으로 취급되고 있지만 [16], 본 연구를 통하여 추가적인 증거가 확보됨으로써 *Psc. bolleana*를 정명으로 취급해야 함이 분명해졌다.

이와 같은 분자분석의 해석과 형태 검경의 결과에 근거하여, 한국의 무화과나무에서 모무늬잎마름 증상을 나타내는 곰팡이는 최종적으로 *Psc. bolleana*로 결정하였음을 보고한다. 한편, 무화과나무에서 *Psc. fici-caricae*에 의한 증상은 suborbicular이면서 국부적이라고 기재되었으므로 ‘점무늬병’으로, *Psc. bolleana*에 의한 증상은 vein-limited이면서 전체로 확대되므로 ‘모무늬잎마름병’으로 부를 것을 제안한다.

적요

한국의 무화과나무 모무늬잎마름 증상에 관여하는 한 균주의 *Cercospora*류 곰팡이가 형태적으로는 *Passalora*속에 속하지만 계통학적으로는 *Pseudocercospora*속에 속한다고 알려져 있다. 이 문제를 해결하기 위하여, 6점의 시료를 현미경으로 검경하였으며 두 균주를 염기서열 분석하였다. 그 결과, 이들 시료의 곰팡이는 형태적으로는 *Passalora bolleana*와 일치하였다. ITS와 LSU 염기서열을 분자계통학적으로 분석한 결과 이들 두 균주가 *Pseudocercospora*속 집락에 위치하였다. 결과적으로, 한국 유래의 세 균주(본 연구의 두 균주와 이전의 한 균주)와 루마니아 유래의 한 균주는 모두 *Pseudocercospora bolleana*로 동정되었다. 추가적으로, 대만과 한국에서 무화과나무 점무늬병 균으로 알려진 *Pseudocercospora fici-caricae*와도 비교하고 토의하였다.

ACKNOWLEDGEMENT

This study was carried out with the support of the “Cooperative Research Program for Agricultural Science & Technology Development (Project Nos. PJ014976)” Rural Development Administration, Republic of Korea.

REFERENCES

1. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Raw fig production in 2018, Crops/World Regions/Production Quantity from pick lists, UN Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database (FAOSTAT) [Internet], Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations; 2019 [cited 2021 Sept 1]. Available from: <http://www.fao.org/faostat/en/#search/common%20fig>.
2. Korean Statistical Information Service (KOSIS). Statistical annual report [Internet]. Daejeon: Korean Statistical Information Service; 2015 [cited 2021 Sept 1]. Available from: <https://kosis.kr/search/search.do>.
3. Farr DF, Rossman AY. Fungal databases, U.S. National Fungus Collections [Internet]. Beltsville: Systematic Mycology and Microbiology Laboratory; 2021 [cited 2021 Aug 13]. Available from <http://nt.ars-grin.gov/fungalatabases>.
4. The Korean Society of Plant Pathology. List of plant diseases in Korea. 5th ed. Seoul: Korean Society of Plant Pathology; 2009.
5. Videira SIR, Groenewald JZ, Nakashima C, Braun U, Barreto RW, de Wit PJGM, Crous PW. Mycosphaerellaceae – chaos or clarity? *Stud Mycol* 2017;87:257-421.
6. Singh R, Kumar S, Saini DC, Upadhyaya PP, Kamal S, Braun U. Diversity of *Passalora* on *Ficus*. *Mycol Prog* 2013;12:637-43.
7. Crous PW, Braun U. *Mycosphaerella* and its anamorphs: 1. Names published in *Cercospora* and *Passalora*. In: Utrecht: Centraalbureau voor Schimmelcultures (CBS); 2003. 1-571.
8. Guo Y, Hsieh W. The genus *Pseudocercospora* in China. *Mycosystema monographicum series no. 2*. Beijing: International Academic Publishers; 1995.
9. Groenewald JZ, Nakashima C, Nishikawa J, Shin HD, Park JH, Jama AN, Groenewald M, Braun U, Crous PW. Species concepts in *Cercospora*: spotting the weeds among the roses. *Stud Mycol* 2013;75:115-70.
10. Verkley GJM, Quaedvlieg W, Shin HD, Crous PW. A new approach to species delimitation in *Septoria*. *Stud Mycol* 2013;75:213-305.
11. Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol Biol Evol* 2013;30:2725-9.
12. Ryu HY, Lee YH, Cho WD, Kim WG, Myung IS, Jin KS. Compendium of fruit tree diseases with color plates. Suwon: Agric Sci Tech Inst; 1993.
13. Liu XJ, Guo YL. Studies on some species of the genus *Cercosporidium* in China. *Acta Mycol Sin* 1982;1:88-102.
14. Shin HD, Braun U. Notes on Korean *Cercosporae* and allied genera (II). *Mycotaxon* 1996;58:157-63.
15. Crous PW, Braun U, Hunter GC, Wingfield MJ, Verkley GJ, Shin HD, Nakashima C, Groenewald JZ. Phylogenetic lineages in *Pseudocercospora*. *Stud Mycol* 2013;75:37-114.
16. Index fungorum. Species fungorum. Royal Botanic Gardens Kew. [Internet] London: Index fungorum; 2021 [cited Aug 13]. Available from: <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp>.
17. Braun U. Miscellaneous notes on phytopathogenic hyphomycetes (II). *Mycotaxon* 1995;55:223-41.
18. Deighton FC. New species of *Pseudocercospora* and *Mycovellosiella*, and new combinations into *Pseudocercospora* and *Mycovellosiella*. *Trans Brit Mycol Soc* 1987;88:365-91.
19. Sivanesan A. The bitunicate Ascomycetes and their anamorph. Vaduz: J Cramer; 1984.