

## rDNA-ITS 분석에 의한 망태버섯속(*Dictyophora* spp.)의 종간 구분 가능성

정종천\* · 이명철<sup>1</sup> · 김범기<sup>1</sup> · 박동석<sup>1</sup> · 홍승범<sup>1</sup> · 박정식

농업과학기술원 응용미생물과, <sup>1</sup>농업생명공학연구원

### Interspecific Distinguishability of Veiled Lady Mushrooms (*Dictyophora* spp.) Based on rDNA-ITS Analysis

Jong-Chun Cheong\*, Myung-Chul Lee<sup>1</sup>, Bum-Gi Kim<sup>1</sup>, Dong-Seok Park<sup>1</sup>, Sung-Beom Hong<sup>1</sup>  
and Jeong-Sik Park

Applied Microbiology Division, National Institute of Agricultural Science and Technology, R.D.A., Suwon 441-707, Korea

<sup>1</sup>National Institute of Agricultural Biotechnology, R.D.A., Suwon 441-707, Korea

(Received March 29, 2004)

**ABSTRACT:** To establish the phylogenetic relationships of *Dictyophora* spp., rDNA-ITS regions of 11 strains of veiled lady mushroom collected from various countries were amplified and sequenced. It was observed that the 11 strains were divided into four groups based on PCR band patterns of each ITS region cleaved by eight different restriction enzymes in cleaved amplified polymorphic sequence analysis (CAPS). The phylogenetic relationship of each group by cleaved amplified polymorphic sequence (CAPS) analysis matches well with previously reported morphological phylogeny, such as 5 strains of *D. indusiata*, 4 strains of *D. echinovolvata*, and a strain of *Phallus rugulosus*. Sequence analysis using the cluster V methods showed more detail classification than CAPS analysis. The 5.8S region showed two point nucleotide base exchanges from G to A according to four groups, and four groups were subdivided by sequence variation of ITS I and ITS II regions. But sequence variation of *Phallus rugulosus* was not showed in full ITS region. This study further delineates the taxonomic level at which ITS sequences, in comparison to ribosomal gene sequence, are most useful in systematics and other mushroom study.

**KEYWORDS:** *Dictyophora*, PCR-RFLP, rDNA ITS region, Sequence, Veiled lady mushroom

식용버섯 중 망태버섯류는 대나무 숲 등 특정지역에서만 발생되고 버섯의 생존기간이 매우 짧아서 자연산의 채집이 제한적이기 때문에 우리나라에서는 그 이용에 관하여 잘 알려져 있지 않을 뿐만 아니라 균사생장이 더디고 어린버섯(유균) 및 자실체의 발육조건이 특이하여 인공재배 및 이용에 관한 연구가 극히 미미한 실정이다. 또한 체계적인 분류가 이루어지지 않아 채집지역 및 채집자에 따라 형태적인 특징에 의하여 각기 다른 이름이 붙여지고 있다(Burk and Smith, 1978; Du et al., 1992; Fan et al., 1987; Fischer, 1927; Tomínaga et al., 1989; Zeng et al., 1988).

망태버섯속(*Dictyophora* spp.)은 분류학상 복균아강(*Gasteromycetidae*), 말뚝버섯목(*Phallales*), 말뚝버섯과(*Phallaceae*)에 속한다. 같은 과(family)에 속하는 망태버섯속(*Dictyophora*)과 말뚝버섯속(*Phallus*)의 차이점은 치마(velum)가 전개되는 데 있다. 특히 이 치마의 색깔과 모양, 크기는 종 구분의 수단으로서 황색을 띠고 있는 *D. cinnabarina*, *D. indusiata* f. *aurantiaca*, *D. indusiata* f.

*lutea*, *D. indusiata* var. *rosea*, 여러 색을 띠는 *D. multicolor* 등(Burk and Smith, 1978; Tomínaga et al., 1989)과 치마의 길이에 따라 *D. duplicata*, *D. indusiata* 등(Du et al., 1992; Fischer, 1927)이 널리 알려져 있다. 그리고 어린버섯(유균)의 모양이나 색깔에 따라서 *D. echinovolvata*, *D. nakanonis*, *D. phalloidea*, *D. rubrovolvata* 등(Fan et al., 1987; Zeng et al., 1988)으로 구분한다.

망태버섯의 분포에 관해서는 한국, 일본, 중국, 대만, 자바, 수마트라, 히와이 등지에서 보고되고 있다(Burk and Smith, 1978; Du et al., 1992; Jia, 1990; 今關, 1979; Tomio, 1990; Zeng et al., 1988). 우리나라에서는 주로 대나무 숲에 자생하고 있는 망태버섯(*D. indusiata*)과 잡목림에서 발생하는 분홍망태버섯(*D. indusiata* f. *lutea*)이 보고되어 있다(농촌진흥청, 1987; 박, 1991; 이, 1988).

망태버섯에 대한 구분은 다른 버섯 종의 구분과 마찬가지로 균사의 배양적 특성, 버섯의 외부형태적, 재배적 특성 등에 대한 차이와 대치배양시 다른 균주와의 대치선 형성 유무 등으로 판정(古川, 1992; 임업연구원, 1993)하여 왔으나 이러한 방법들은 균주간의 유전적 변이를 분석하는데 많은 시간과 노력이 소요될 뿐 아니라 환경적인

\*Corresponding author <E-mail: jccheong@rda.go.kr>

제약요인 등으로 신뢰도가 낮을 수밖에 없다. 이와 같은 문제점을 해결하기 위하여 최근에는 분자생물학적인 방법이 도입되었다.

Magdolen 등(1995)과 Hamer 등(1989)은 PCR-RFLP 방법이 각 종에 대한 특이적인 probe 및 상응하는 genetic marker를 개발할 수 있는 것으로 보고하였고, Kwan 등(1992)은 표고버섯 3균주로 부터 rDNA를 PCR-RFLP 분석하여 균주간의 차이를 구명한 바 있다. Molina 등(1992)은 표고, 잣버섯, 느타리 등 18종 균주의 rDNA에 대하여 RFLP 분석한 결과, 밴드 양상이 표고는 잣버섯속이나 *Neolentinus*속 또는 느타리속과 전혀 달랐으나 표고의 품종간에는 밴드 차이가 별로 나타나지 않았으므로 rDNA의 RFLP 분석은 종이 다른 균주를 구분하는데 효과적인 반면, 종내의 구분은 어려움이 있다고 하였다. 공 등(1998)도 목질진흙버섯과 말뚝진흙버섯의 rDNA의 PCR-RFLP 분석이 종을 구분하는데 적합하다고 하였다.

따라서 본 연구는 rDNA ITS 영역에 대한 Cleaved Amplified Polymorphic Sequence(CAPS) markers 및 이들의 염기서열 분석에 의한 망태버섯속의 종(species)간 구분을 위하여 수행되었다.

## 재료 및 방법

### 공시균주

본 시험에 사용된 균주는 농업과학기술원 응용미생물과의 보존균주 중 망태버섯속(*Dictyophora* spp.) ASI 32001 등 11균주(국내수집 5균주, 국외도입 6균주)이다. 그리고 분류학상 같은 과에 속하는 붉은말뚝버섯(*Phallus rugulosus*)균 ASI 25007을 망태버섯속 균의 종 구분을 위한 형태적 관찰과 배양적 실험 및 분자생물학적 유연관계 분석에 대조균주로 사용하였다. 각 균주들의 수집내역은 Table 1에 요약하였다.

균의 증식을 위해서 PBA(potato bamboo sawdust agar; potato 200 g, bamboo sawdust 20 g, sugar 10 g, malt extract 7 g, peptone 1 g,  $KH_2PO_4$  1 g,  $MgSO_4$  0.5 g, agar 20 g, DW 1,000 ml) 배지를 이용하여 25°C에서 30일간 배양하고 4°C에 보관하면서 사용하였다.

### Genomic DNA의 분리 및 rDNA ITS 영역의 PCR 증폭

균주를 PMB(potato malt extract broth; potato 200 g, sugar 20 g, malt extract 7 g, peptone 1 g,  $KH_2PO_4$  1 g,  $MgSO_4$  0.5 g, DW 1,000 ml) 배지에 30일간 정치배양 후 균사체를 여과·동결건조한 다음 Graham(1994)의 방법에 따라 genomic DNA를 추출하여 PCR 반응의 주형 DNA로 사용하였다. 공시균주의 rDNA ITS 영역을 증폭하기 위하여 White 등(1990)에 의해 보고된 primer ITS 1(5'-TCCGTAGGTGAACCTGCGG-3')과 primer ITS 4(5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3')를 합성하여 사용하였다. PCR 반응을 위해 2.5 mM dNTP, 10  $\mu$ l의 10 $\times$  buffer (100 mM tris pH 9.0, 50 mM KCl, 10% triton X-100), 25 mM  $MgCl_2$ , 100 pmol primer, 2.5 unit의 *Taq* DNA polymerase(Promega Co., Madison, W.I., USA), 30 ng genomic DNA를 멸균수와 함께 혼합하여 총량 100  $\mu$ l의 반응액을 만든 후 PTC-100 TM(MJ Research Co., USA)을 이용하여 PCR 증폭을 수행하였다. PCR 반응 조건은 95°C에 4분간 pre-denaturation 후, 95°C에 1분간 denaturation, 58°C에 1분간 annealing, 72°C에 2분간 polymerization을 35회 반복하고, 72°C에서 8분간을 유지하였다.

### 제한효소 절단

PCR 증폭이 확인된 rDNA의 산물을 정제하기 위하여 PCR 산물 양의 2배에 해당하는 100% 에탄올과 1/10에 해당하는 양의 3 M NaOAc을 첨가하여 -70°C에서 1

Table 1. List of *Dictyophora* species used in this study

Scientific name	Isolate	Source	GeneBank accession No.
<i>D. indusiata</i>	ASI 32001	Bosung, Korea	AF 324172
<i>D. indusiata</i>	ASI 32003	China, Private <sup>1)</sup>	AF 324157
<i>D. indusiata</i>	ASI 32005	Damyang, Korea	AF 324158
<i>D. indusiata</i>	ASI 32006	Bosung, Korea	AF 324159
<i>D. indusiata</i>	ASI 32011	ATCC 60890, U.S.A.	AF 324160
<i>D. indusiata</i> f. <i>lutea</i>	ASI 32009	Cheongyang, Korea	AF 324173
<i>D. duplicata</i>	ASI 32002	China, Private <sup>2)</sup>	AF 324164
<i>D. indusiata</i>	ASI 32007	China, Private <sup>3)</sup>	AF 324165
<i>D. duplicata</i>	ASI 32008	China, Private <sup>4)</sup>	AF 324166
<i>Dictyophora</i> sp.	ASI 32010	China, Private <sup>5)</sup>	AF 324167
<i>Dictyophora</i> sp.	ASI 32004	Gwangyang, Korea	AF 324169
<i>Phallus rugulosus</i>	ASI 25007	Gongjoo, Korea	AF 324170

<sup>1)</sup> Provided by Japanese.

<sup>2)</sup> Collected by Kim Gwang-Po.

<sup>3,4)</sup> Collected by Hong In-Pyo.

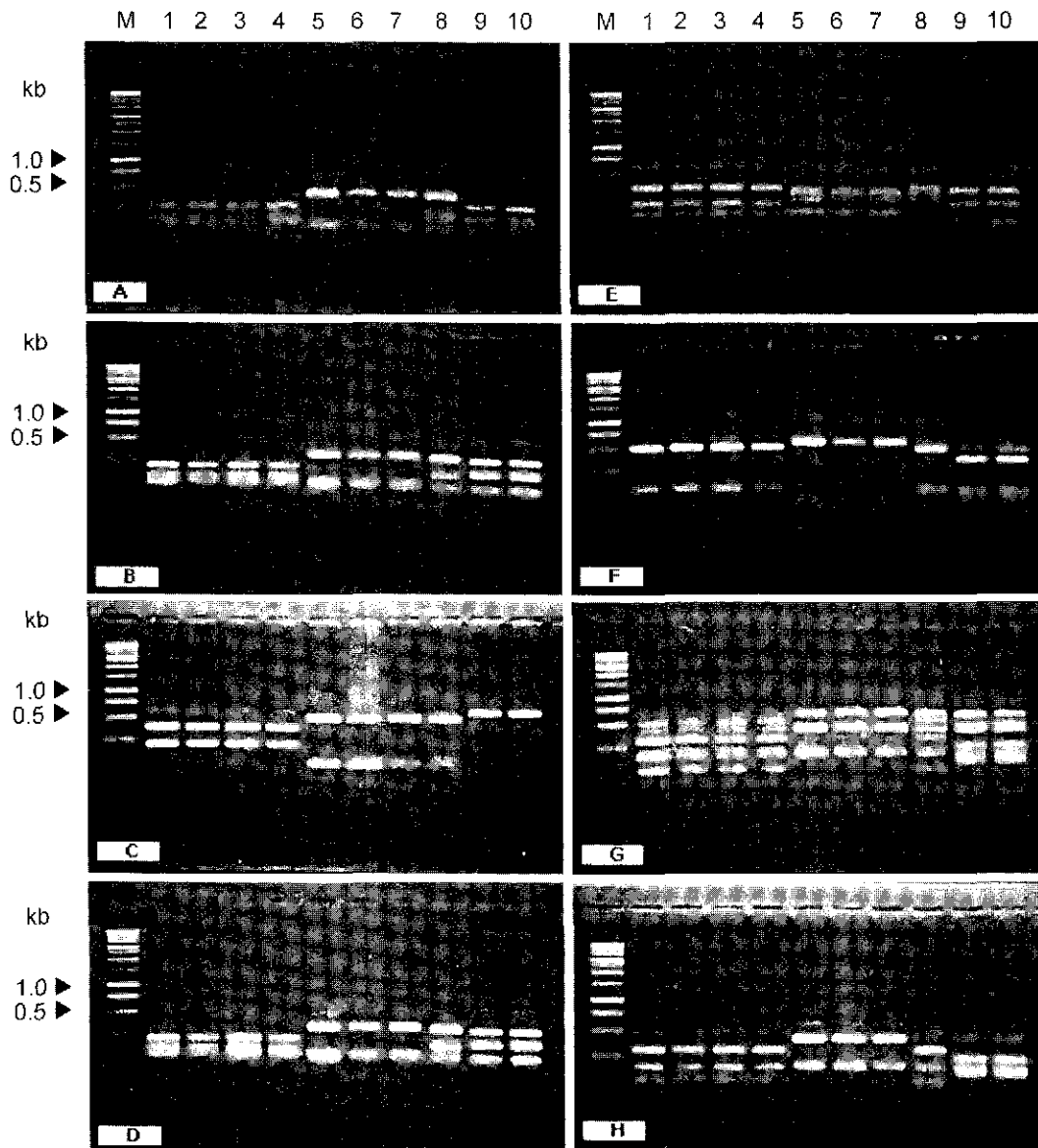
<sup>5)</sup> Provided by Lee Guk-Joon.

시간 처리한 후, 5분간 원심분리(12,000 rpm)하여 DNA를 침전시키고 다시 70% 에탄올로 세척하여 건조한 후 멸균한 3차 증류수 30  $\mu$ l에 녹였다. Spectrophotometer (Beckman DU-650)로 파장 260 nm와 280 nm에서 PCR 산물의 흡광도를 측정하여 1  $\mu$ g/ml의 농도가 되게 정량한 후 제한효소를 이용하여 제조회사에서 권장하는 반응조건에 따라 절단하였다. 절단된 단편들은 1 $\times$ TAE buffer(40 mM tris acetate, 1 mM EDTA, glacial acetic acid pH 8.0)에서 전기영동 하였으며, DNA 밴드는 ethidium bromide 용액(1  $\mu$ g/ml)으로 염색한 후 UV상에서 관찰하였다.

### PCR 산물의 클로닝 및 염기서열 분석

PCR 증폭된 rDNA ITS 영역의 염기서열 분석을 위하여 이들 유전자 단편을 pGEM-T vector system(Promega Co.)을 이용하여 cloning 한 후, *E. coli* DH5 $\alpha$  competent cell에 형질전환하고, ampicilin(25  $\mu$ g/ml), X-gal 및 IPTG가 첨가된 LB 배지(1% tryptone, 0.5% yeast extract, 1% sodium chloride) 배지에 *E. coli*를 도말한 후 37 $^{\circ}$ C에서 하룻밤 배양하여 white colony를 선발하였다.

형질전환된 *E. coli*의 colony 중 한 strain당 5개의 colony를 무작위로 선발하여 3 ml의 LB 배지, 37 $^{\circ}$ C에서 하룻밤 진탕 배양한 후 Qiagen Mini kit(Qiagen Co.)를



**Fig. 1.** PCR-RFLP patterns of rDNA ITS region of *Dictyophora* species by several restriction enzymes. M: marker (1 kb ladder). Lane 1: *D. indusiata* ASI 32001, lane 2: *D. indusiata* ASI 32003, lane 3: *D. indusiata* ASI 32005, lane 4: *D. indusiata* ASI 32006, lane 5: *D. echinovovata* ASI 32002, lane 6: *D. echinovovata* ASI 32007, lane 7: *D. echinovovata* ASI 32008, lane 8: *D. indusiata* f. *lutea* ASI 32009, lane 9: *Phallus rugulosus* ASI 32004, lane 10: *Phallus rugulosus* ASI 25007. Panel A: digestion with *AccII*, B: *CfoI*, C: *HaeIII*, D: *HhaI*, E: *HinfI*, F: *MspI*, G: *SmaI*, H: *Sau3AI*.

이용해서 plasmid를 분리 정제하였다.

염기서열을 결정하기 위하여 Sanger 등(1977)의 dideoxy chain termination method를 응용한 BigDye Terminator sequencing kit Ver1.0(ABI Co.)을 사용하여 sequencing PCR을 수행하였다. PCR 반응은 96°C에 10초간 denaturation, 50°C에 5초간 annealing, 60°C에 4분간 polymerization을 35회 반복하였다. 반응액을 정제하기 위하여 에탄올로 침전시킨 후 염기서열 분석에 사용하였다. 염기서열 분석을 위한 전기영동은 acrylamide와 urea, TBE을 섞어 4.5% polyacrylamide gel을 만든 후 Automatic sequencer(Perkin Elmer, ABI 377)를 사용하였다. Jukes와 Cantor(1969)의 방법을 이용하여 evolutionary distance matrix를 작성하고, MEGA(molecular evolutionary ge-

netics analysis; Kumar 등, 1993)의 neighbor-joining 방법을 이용하여 이들 자료를 통하여 생성된 계통수를 작성하였으며, 사용된 균주들의 계통학적 유연관계 분석을 위하여 Lasergene사의 DNASTAR software의 MegAlign program을 이용하여 rDNA-ITS의 염기서열을 cluster V algorithm으로 분석하였다.

### 결과 및 고찰

#### rDNA의 PCR-RFLP를 이용한 망태버섯속균의 유연관계

본 시험에서 primer 1과 primer 4에 의해 증폭된 망태버섯속 균들의 ITS 영역은 540-600 bp 범위로써 균주간

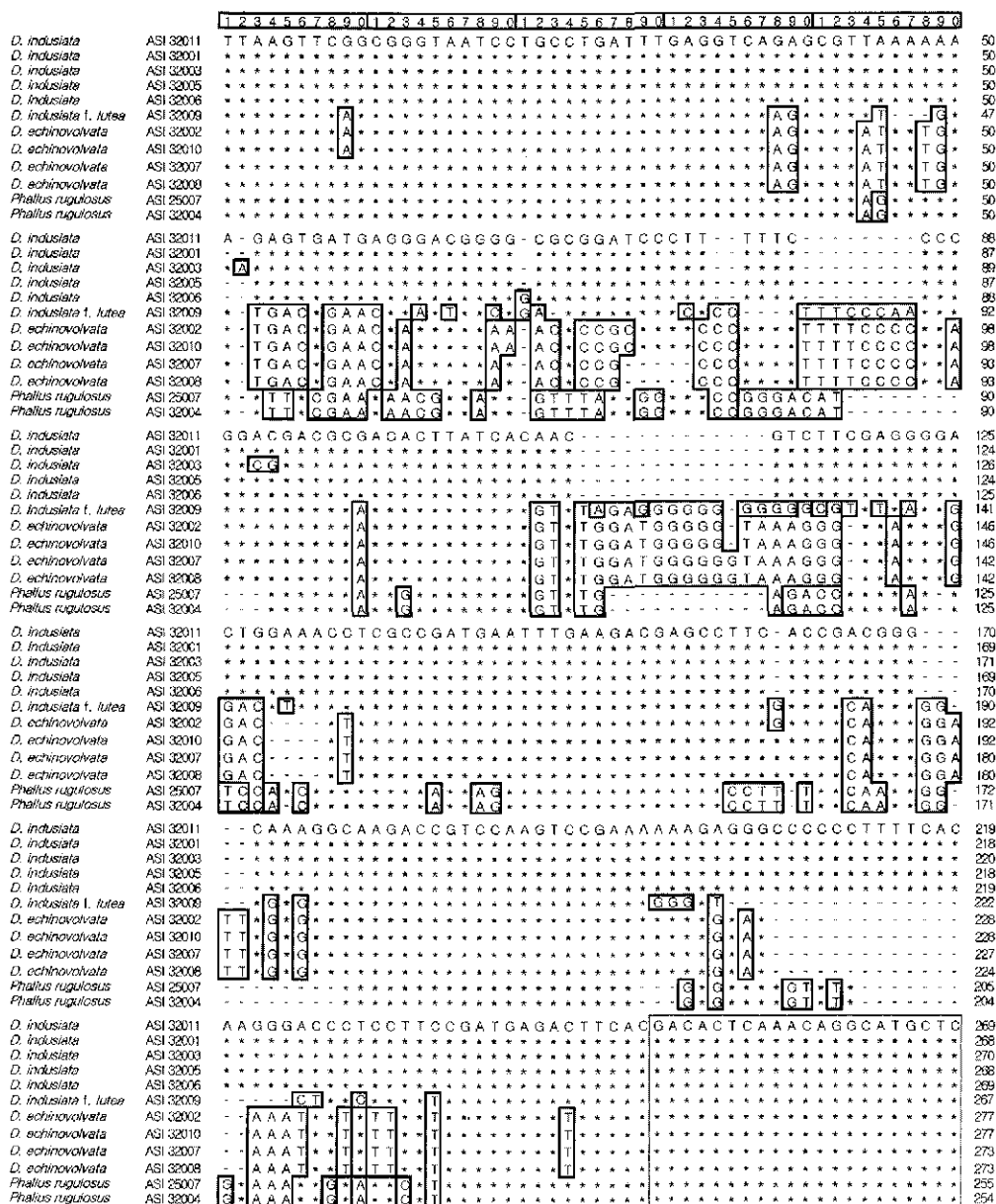
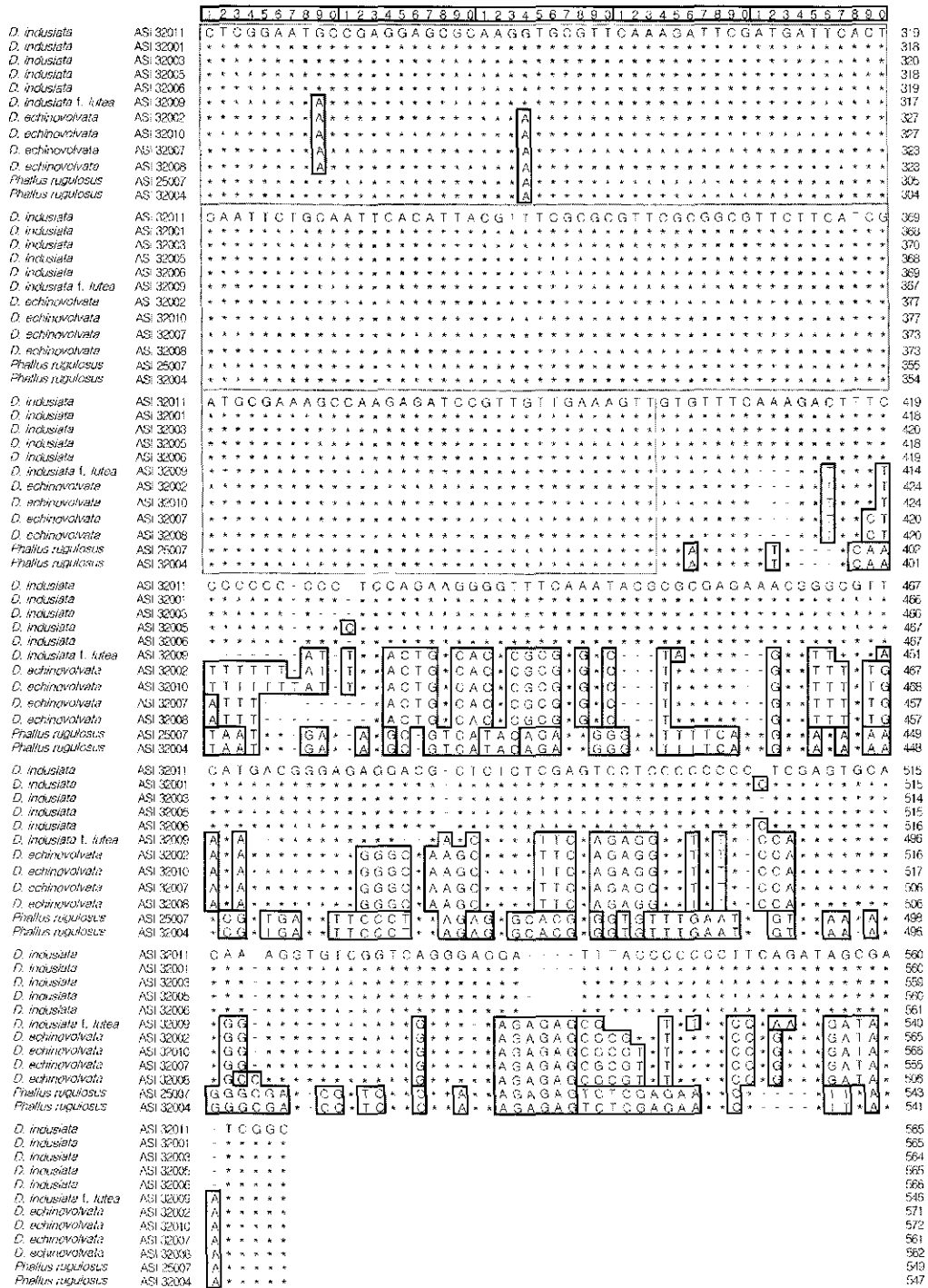


Fig. 2. Continued.



**Fig. 2.** Nucleotide alignment of rDNA ITS region from *Dictyophora* species and *Phallus rugulosus*. Gene Bank accession number: ASI 32001 = AF 324172, ASI 32003 = AF 324157, ASI 32005 = AF 324158, ASI 32006 = AF 324159, ASI 32011 = AF 324160, ASI 32009 = AF 324173, ASI 32002 = AF 324164, ASI 32007 = AF 324165, ASI 32008 = AF 324166, ASI 32010 = AF 324167, ASI 32004 = AF 324169, ASI 25007 = AF 324170. \* 5.8S region of ASI 32011 strain : 249~402 bp.

밴드 크기의 차이는 구별할 수가 없었다. rDNA의 ITS 영역 염기서열을 분석하기 전에 4 bp를 인지하는 *AccII*, *CfoI*, *HhaI*, *HinfI*, *MspI*, *SauI*, *Sau3AI* 등의 제한효소를 사용하여 PCR 산물에 대한 제한효소 단편의 나형성을 조사하였다. Fig. 1에서 8종의 제한효소 중 *AccII*, *CfoI*,

*HaeIII*, *HhaI*, *HinfI*, *SauI*, *Sau3AI*가 각 균주들에 대한 특이적인 밴드양상을 나타냈으며, 4개의 특이적인 group 이 확인되었다.

rDNA의 제한효소 단편양상을 이용하여 종을 간이적으로 동정하기 위해서는 각 종별로 많은 계통을 확보하여

이들의 PCR-RFLP 양상이 종 특이적이며 균일하다는 점이 증명되어야 하지만 본 시험에서는 수집한 균주 수가 적어 동정에는 한계가 있었다. 그러나 배양적 특성(Cheong *et al.*, 2000)이나 자실체가 발생한 균주의 형태적 특성 비교(정, 2001)에서도 본 시험의 결과와 일치하는 경향이 있었다.

### ITS 영역의 염기서열을 이용한 망태버섯속균의 유연관계

망태버섯속(*Dictyophora* species) 공시균주의 ITS 영역에 대한 염기서열 결과는 GenBank에 기탁하였다(Accession No. AF 324157, 324158, 324159, 324160, 324164, 324165, 324166, 324167, 324169, 324170, 324172, 324173). clustal V algorithm을 이용하여 이들의 유사성을 분석한 결과는 Fig. 2와 같으며, 이들의 ITS 전영역에 대한 염기서열 상동성 비교분석은 Table 2에 나타내었다. 이들의 상동성은 55% 이상이였으며 *D. indusiata* f. *lutea* ASI 32009는 다른 종들과 매우 낮은 상동성을 갖는 것으로 나타났다.

염기서열의 상동성 비교를 통하여 분지도를 작성해 본 결과, 크게 4개의 group으로 구분되었는데, *D. indusiata* 내의 균주간 최저 유사도는 95.6%, *D. echinvolvata* 내에서는 95.2% 이상으로 조사되었다. *Phallus rugulosus*인 ASI 32004는 대조균주로 사용한 ASI 25007과 98.2%의 유사도를 나타내었다(Fig. 3).

대부분 담자균의 경우 ITS II 영역에서는 종내 변이가 적고 ITS I 영역에서 종내 변이가 다수 있는 것으로 알려져 있으며, 자낭균의 경우는 이와 반대인 것으로 보고된 바 있다. 배(1994)는 영지버섯과 느타리버섯에서 rDNA ITS II 영역의 염기서열이 종 구분에 적당하였다고 하였고, Royse와 Nicholson(1993)은 IGR 부위에 대해서 *Lentinus edodes*의 경우 균주간에는 염기서열에 차이가 없었으나 *L. edodes*와 *L. boryana* 등의 종간에는 큰 차이를 보였다고 하였다. 본 시험의 결과에서도 ITS II 영역이

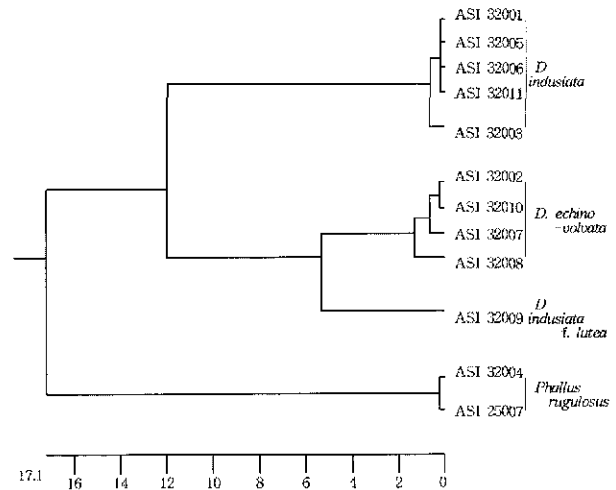


Fig. 3. Dendrogram based on nucleotide sequences of ITS region from *Dictyophora* species.

종 내의 변이가 거의 없는 것으로 보아 종 동정에 적합한 것임을 알 수 있었다.

이상의 분자생물학적 관찰을 통한 망태버섯속(*Dictyophora*) 균주들의 특성은 이미 보고한 배양적 특성(Cheong *et al.*, 2000) 및 형태적 특성(정, 2001)과 종합하여 볼 때 각 방법에 의한 grouping이 모두 일치하였다. 즉, ASI 32001, 32003, 32005, 32006, 32011은 *D. indusiata*, ASI 32002, 32007, 32008, 32010은 *D. echinvolvata*, ASI 32004는 ASI 25007과 함께 *Phallus rugulosus*에 속하였다. 그리고 공시균주 ASI 32002와 ASI 32008은 *D. duplicata*로, ASI 32007은 *D. indusiata*, ASI 32010은 *Dictyophora* sp.로 분양 받았으나, 이 4균주는 모두 어린 버섯(유균)과 성숙한 자실체의 형태적 특징에 차이가 없었으며, 분자생물학적 분석 결과도 일치하고, Zeng 등(1988)의 보고와도 일치하여 *D. echinvolvata*일 가능성이 있었다. 또한 *Dictyophora* sp.로 등록된 ASI 32004는 균의 배양적 특성, 자실체의 형태적 특징 그리고 분자생

Table 2. Percent similarity of ITS sequences from *Dictyophora* species

Strain	% similarity of the ITS regions											
	32001	32002	32003	32004	32005	32006	32007	32008	32009	32010	32011	25007
32001												
32002	58.9											
32003	96.5	59.3										
32004	58.0	55.8	57.2									
32005	98.1	59.3	97.3	58.5								
32006	99.1	61.8	95.6	58.5	97.2							
32007	56.3	96.3	60.1	57.0	58.8	56.3						
32008	57.7	95.2	59.8	57.4	59.4	57.8	98.8					
32009	63.4	77.1	60.6	59.9	58.1	64.8	78.2	75.3				
32010	62.1	98.9	63.1	57.2	61.9	61.8	96.4	95.4	77.3			
32011	98.1	59.1	97.5	58.1	98.1	97.2	59.0	57.4	59.9	62.1		
25007	57.9	56.6	57.6	98.2	57.6	57.6	57.0	57.2	57.5	57.0	58.3	

물학적 분석 결과 오히려 *Phallus rugulosus*(붉은말뚝버섯)에 가까웠다(Table 1).

이와 같은 결과는 수집된 균주의 종 구분에 유용하게 이용할 수 있을 것으로 판단된다. 자연적으로 발생된 버섯에 대한 형태적 분류가 정확하게 되었다고 하더라도 이 버섯에서 순수분리가 되었는지, 또는 장기간 보존하는 동안에 오염이나 조작의 착오는 없었는지 등 사용하고자 하는 균주의 정확성에 대하여 신뢰가 가지 않을 수도 있다. 이 때에는 인공재배를 통하여 자신체를 발생시켜 확인할 수 있으나, 인공재배가 잘 안 되는 버섯이나 인공재배가 가능하더라도 장기간이 소요되는 등 어려움이 있으므로 PCR-RFLP 및 rDNA ITS 영역의 염기서열을 이용한 분자생물학적 분석을 통하여 기준 균주와 비교함으로써 짧은 기간에 종 구분이 가능할 것으로 판단된다.

## 적 요

본 연구는 망태버섯속(*Dictyophora* species) 균의 종 구분을 위하여 국내수집 5균주와 국외도입 6균주에 대한 rDNA ITS 영역의 PCR-RFLP 및 염기서열을 분석하였다. 그 결과, ASI 32001, 32003, 32005, 32006, 32011이 *D. indusiata*, ASI 32002, 32007, 32008, 32010이 *D. echinovolvata*, 그리고 ASI 32004와 *Phallus rugulosus* ASI 25007은 같은 군으로 그룹화 되었다. 이 결과는 기존에 조사된 배양온도, 배지 pH, 선택배지 등 배양적 특성과 재배적, 형태적 특성에 의한 구분과 일치하는 경향이었다. 따라서 rDNA ITS 영역의 PCR-RFLP 및 염기서열분석은 *Dictyophora*속 보존균주의 종 구분에 있어서 선행적, 보충적 수단으로 활용하기에 충분하다고 판단된다.

## 인용문헌

- Burk, W. R. and Smith, D. R. 1978. *Dictyophora multicolor*, Fungi, new to Guam. *Mycologia* **70**(6): 1258-1259.
- Cheong, J. C., Kim, G. P., Kim, H. K., Park, J. S. and Chung, B. K. 2000. Cultural characteristics of Veiled lady mushroom, *Dictyophora* spp. *Mycobiology* **28**(4): 165-170.
- Du, T., Meng, G. and Bai, D. 1992. Morphology and ecological environment of *Dictyophora duplicata* in Changbaishan mountains. *Edible Fungi, China* **14**(1): 6.
- Fan, C., Li, D. and Zhou, Z. 1987. Relation between growth and substrate in *Dictyophora rubrovalvata*. *Acta. Botanica Yunnanica, China* **9**(2): 209-216.
- Fischer. 1927. *Ann. Myc.* **25**: 472.
- Graham, G. C., Mayer, S. P. and Henry, R. J. 1994. Amplified method for the preparation of fungal genomic DNA for PCR and RAPD analysis. *Biotechniques*. **16**: 175-269.
- Hamer, J. E., Farrall, L., Ortach, M. J., Valent, B. and Chunmley, F. G. 1989. Host species-specific conservation of a family of repeated sequence in the genomic of a fungal plant pathogen. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **86**: 9981-9985.
- Jia, S. 1990. Wild *Dictyophora* mushroom in Henan province, China. *Edible Fungi, China* **12**: 7.
- Jukes, T. H. and Cantor, C. R. 1969. Evolution of protein molecules, Pp. 21-132. In H. N. Munro Ed., *Mammalian protein metabolism*. Academy Press, N.Y., U.S.A.
- Kumar, S., Tamura, K. and Nei, M. 1993. MEGA: molecular evolutionary genetics analysis, Version 1.0. The Pennsylvania State University, University Park, P.A., U.S.A.
- Kwan, H. S., Chiu, S. W., Pang, K. M. and Cheng, S. C. 1992. Strain typing in *Lentinula edodes* by polymerase chain reaction. *Exp. Mycol.* **16**: 163-166.
- Magdolen, U., Magdolen, V., Schmitt, M. and Bandlow, W. 1995. Selection of specific gene probes by combined use of low stringency PCR amplification and southern blot hybridization. *Curr. Genet.* **27**: 390-392.
- Molina, F. I., Shen, P. S., Jong, C. and Orikono, K. 1992. Molecular evidence supports the separation of *Lentinula edodes* from *Lentinus* and related genera. *Can. J. Bot.* **70**: 2446-2452.
- Royse, D. J. and Nicholson, M. S. 1993. Allozymes, ribosomal DNA and breeding in *Lentinula*. *Rept. Tottori Mycol. Inst.* **31**: 162-167.
- Sanger, F. S., Nicklen, S. and Coulson, A. R. 1997. DNA sequencing with chain terminating inhibitors. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **74**(12): 5463-5467.
- Tominaga, Y., Tan, W. and Tang, L. M. 1989. Studies of the life history of *Dictyophora indusiata* Fisch. 1. On the structure of young and mature fruiting bodies, tissues and cultured hyphae. 2. On the growth of the young and mature fruiting bodies and features of the tissues and their culture. *Bulletin of the Hiroshima Agricultural College.* **8**(4): 743-766.
- Tomio, O. 1990. *Dictyophora indusiata* f. *lutea* in Ehime Prefecture. *Trans. Mycol. Soc. Japan* **31**: 405-407.
- White, T. J., Burns, T., Lee, S. and Taylor, J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungi ribosomal RNA Genes for phylogenetics. Pp. 315-322. In: Innis, M. A., Gelfand, D. H., Sninsky, J. J. and White, T. J. Eds. *PCR protocols: A guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, C.A., U.S.A.
- Zeng D., Hu, Z. and Zhou, C. 1988. A thermophilic delicious "Veiled Lady"-*Dictyophora echinovolvata* Zang, Zheng et Hu. *Edible Fungi, China* **4**: 5-6.
- 古川久彦. 1992.きのこ學: 158-181. 共立出版(株).
- 공원식, 김동현, 유창현, 김경수, 김광호. 1998. 목질진흠버섯의 균종형태 비교 및 PCR 기법을 이용한 동정. *한국균학회지* **26**(4): 466-477.
- 今關六也, 本郷次雄, 椿啓介. 標準原色圖鑑全集 菌類(きのこ・かび). 1979. 保育社. 大阪. p 127.
- 농촌진흥청, 농업기술연구소. 한국산 버섯류 원색도감(1). 1987. 한진인쇄공사, p 263.
- 박원희. 원색도감 한국의 버섯. 1991. 교학사. 서울. p 423.
- 매진철. 1994. 버섯 및 도열병균의 분류를 위한 rDNA의 ITS와 IGR 부위의 PCR 분석. 경북대학교 대학원 박사학위논문.
- 이지열. 원색한국버섯도감. 1988. 아카데미서적. 서울. p 297.
- 임업연구원. 1993. 버섯종균의 품종검정 및 종균심사규정. 임업연구원 훈령 제 113호(1993. 2. 4).
- 정종철. 2001. 망태버섯속 균(*Dictyophora* spp.)의 균학적 특성과 *D. echinovolvata*의 재배법 개발. 충북대학교대학원 박사학위논문. p. 138.