

イネいもち病菌菌株間の病原力の程度と 病原性の幅の広さとの関係

生井 恒雄・江原 淑夫*・富樫 二郎
(山形大学農学部植物病理学研究室・*東北大学農学部植物病理学研究室)
(昭和63年9月1日受理)

The Relationship between the Aggressiveness and the Width of
Spectrum of Virulence among Isolates of the Rice Blast
Fungus, *Pyricularia oryzae* Cavara

Tsuneo NAMAI, Yoshio EHARA* and Jiro TOGASHI
Laboratory of Phytopathology, Faculty of Agriculture,
Yamagata University, Tsuruoka 997, Japan
*Laboratory of Plant Pathology, Faculty of Agriculture,
Tohoku University, Sendai 980, Japan
(Received September 1, 1988)

Summary

The relationship between the aggressiveness and the width of spectrum of virulence among isolates of the rice blast fungus, *Pyricularia oryzae* Cavara, was investigated. Four measurements considered related to the aggressiveness of this fungus were studied using 11 isolates belonging to 8 races on the leaf blades of 4 *japonica* rice cultivars. The measurements were 1) the number and 2) the rate of the susceptible lesions produced by spray inoculation, 3) the size of the lesion area at 10 days after punch inoculation, and 4) the number of conidia produced on the same lesion. The results of these experiments showed that most isolates in N group race were produced more lesions than isolates belonging to C or T group races with respect to the number and the rate of susceptible lesion on just developed, young the 6th leaf of 4 rice cultivars used. Furthermore, on the number of conidiospore formed on lesion produced by punch inoculation using isolates of N group race was also greater than that of other isolates. Considering the aggressiveness of this fungus from the two measurements of the rate of susceptible lesions produced by spray inoculation and of the number of conidia sporulated on the lesion produced by punch inoculation, the degree of aggressiveness of isolates of this fungus was not always related to the width of spectrum of virulence among the isolates. However, there was a tendency for the isolates of race 003, which have the narrowest virulence in tested isolates, to exhibit higher aggressiveness than the other races on 4 *japonica* rice cultivars used.

I. 緒 言

一般に、数多くの真性抵抗性遺伝子に対して幅広く病原性を持つ植物病原菌のレースは、単純な真性抵抗性遺伝子を持つ作物品種上ではその密度は低下し、代って単純な病原性を示すレースが優勢となることが知られ、この現象は安定化選択¹⁾と呼ばれている。イネいもち菌でも例外ではなく、高度抵抗性イネ品種を罹病化し、その後数年間優勢を示した新レースは、単純な真性抵抗性

遺伝子を持つイネ新品種への作付変換によって、その品種に対しても病原性を持つにも関わらずしだいに消失した事例がいくつか報告されている^{6, 14-16, 18)}。このようなレース変動についてはすでにいくつかの要因があげられている^{3, 5, 6, 12-14, 16)}が、結論的に言えば、数多くの真性抵抗性遺伝子に対して幅広く病原性を示すレースの病原力が、限られた少数の遺伝子に対してのみ病原性をもつそれより相対的に劣るため、菌株間の競合に敗れ、次第にその密度を低下させるものと考えられている。

本実験はこの仮説の普遍性を確かめるため、病原性の幅の異なるいくつかのイネいもち病菌の保存菌株を供試し、病原性の幅の広さと病原力の程度との間に何らかの関係がみられるか否かについて検討したものである。

II. 材料および方法

1. 供試菌および供試イネ品種

本実験で供試したイネいもち病菌 (*Pyricularia oryzae* Cavara) は東北大学農学部植物病理学研究室において継代保存されていた菌株のうちの、THU 82-776(レース 337), 研53-33(レース 137), 研62-89(レース 303), 研60-19(レース 037), 長64-8, TH 67-22(レース 033), F 67-54(レース 047), 長69-150(レース 007), 研54-20, TH 83-05-153(レース 003)と、1985年宮城県古川市においてササニシキ葉上の病斑より単孢子分離して得た THU 85-FSSs-2(レース 003)の8レースに属する合計11菌株である。一方、供試菌株の病原力を調べるために用いたイネの品種は、コシヒカリ、銀河(真性抵抗性遺伝子, *Pi-t*), 愛知旭, はまれ錦(同, *Pi-a*)の4品種で、常法⁹⁾によりシーディングケース内で栽培し、7葉展開期の第6葉および第5葉葉身を供試した。

2. 調査項目と方法

本実験で調査した項目は、これまでイネいもち病菌の病原力と関係するとされている事項のうち、噴霧接種により葉身上に形成される罹病型病斑数および全病斑数当りの罹病型病斑数(罹病型病斑形成率)、パンチ接種により形成される病斑面積および同じ病斑単位面積当りに形成される分生孢子数の四点である。噴霧接種による罹病型病斑形成数および罹病型病斑形成率は以下のようにしてそれぞれ算出した。即ち、供試菌株をあらかじめオートミール培地で培養後、常法に従って、分生孢子を形成させ、その孢子懸濁液 (5×10^4 個/ml) を噴霧接種した。接種後25℃の接種箱内で24時間保持した後25±2℃に調整したガラス室に移し、10日目に第5および第6葉身に形成された病斑を数え算出した。一方、病斑面積は以下のようにして求めた。前述のようにして得た分生孢子的懸濁液 (2×10^5 個/ml) を供試イネの第5および第6葉身の中心部に主脈を避けて直径3mmのパンチ機でパンチ接種した。その後は噴霧接種の場合と同様の条件下で栽培し、10日目に形成された病斑について〔長さ×幅〕の値を求め病斑面積として示した。また、各菌株間の孢子形成能は病斑面積測定後の病斑を供試して調査した。

すなわち、パンチ接種後11日目の病斑を湿らせた脱脂綿でよく拭いてから葉身ごと切り取り、3mlの水を分注した直径18mmの試験管内に病斑が浸漬しないように挿した。試験管をビニール袋内に密封し、25℃、連続光照射条件下で24時間保持して、病斑上に新たに分生孢子を形成させた。所定時間後、病斑10個を切り抜き微量の界面活性剤(Tween 80)を含む脱塩水5mlを分注した試験管に入れ病斑を浸漬させた後、試験管ごと超音波洗浄器にかけ30分以上洗浄した。以上のようにして調製した孢子懸濁液中の孢子は血球計算板により測定し、数値は病斑10mm²当りの形成孢子数として示した。

III. 実験結果

1. 罹病型病斑形成数

供試イネ4品種の第5および第6葉葉身上に形成された罹病型病斑の数をTable 1に示した。まず、コシヒカリの第6葉葉身上では、F 67-54, THU 85-FSSs-2, TH 83-05-153, 研54-20等の旧N群レースの菌株が共通して多くの罹病型病斑を形成したが、ほかの菌株にも比較的高い値を示すものが認められた。第5葉葉身上では第6葉葉身上の結果より罹病型病斑数は相対的に減少し、しかも菌株間で差が認められなかった。一方、銀河上では、コシヒカリの場合より罹病型病斑数が相対的に少ない傾向がみられたが、第6葉葉身上ではF 67-54, THU 85-FSSs-2の両菌株のそれが他の菌株のそれより明らかに優った。しかし、第5葉葉身上においては各菌株間で差が認められなかった。次に、愛知旭上の結果をみると、コシヒカリの場合と類似した傾向が認められ、第6葉葉身上ではF 67-54, THU 85-FSSs-2, TH 83-05-153, 研54-20等旧N群レースに属する菌株が多くの罹病型病斑を形成した。その他の菌株でも、研62-89, THU 82-776(以上旧T群レース), 長64-8(旧C群レース)など比較的多くの罹病型病斑を形成するものもみられた。また、第5葉葉身上では第6葉葉身上の値より減少したものの、THU 85-FSSs-2, 研54-20, 研62-89などの菌株は他の菌株のそれより高い値を示した。最後にはまれ錦についてみると、両葉上に形成された罹病型病斑数は愛知旭の結果より劣ったが、第6葉葉身上ではF 67-54, THU 85-FSSs-2の2菌株が他の菌株より高い値を示した。しかし、第5葉葉身上では供試菌株間にほとんど差がみられなかった。

Table 1. Number of susceptible lesion formed on both leaves at the 5th and 6th leaf position of 4 rice cultivars by spray inoculation of many isolates belonged to several races of the rice blast fungus, *Pyricularia oryzae*.

Isolate (race No.)	Varieties Leaf position	Koshihikari		Ginga		Aichiasahi		Homarenishiki	
		5	6	5	6	5	6	5	6
Former T-group races									
THU 82-776 (337)		2.1	7.9	1.5	3.1	2.7	9.9	1.2	2.5
Ken 62-89 (303)		3.2	5.8	2.0	3.1	5.8	11.0	1.3	3.4
Ken 53-33 (137)		1.8	6.5	1.1	2.2	2.4	6.9	0	2.2
Former C-group races									
Ken 60-19 (037)		1.3	3.3	2.2	3.2	2.5	5.2	1.3	3.2
Naga 64-8 (033)		2.6	4.8	1.3	2.5	3.5	8.5	0	2.3
TH 67-22 (033)		1.7	5.1	1.1	2.3	1.4	3.2	1.1	4.5
Former N-group races									
F 67-54 (047)		3.3	13.5	1.8	7.5	3.3	14.9	1.5	6.5
Naga 69-150 (007)		2.7	8.4	1.2	3.6	2.2	6.5	1.1	3.2
Ken 54-20 (003)		3.0	9.0	1.3	3.5	4.7	13.5	1.4	4.6
TH 83-05-153 (003)		4.0	13.2	1.4	5.0	3.1	12.1	0	2.8
THU 85-FSs-2 (003)		4.3	12.8	1.5	6.3	5.0	11.5	1.7	5.0

Each value is mean of the three experiments using 12 plants in each experiment.

Table 2. The rate of susceptible lesion formed on the 5th and 6th leaf blades of 4 rice cultivars by spray inoculation of many isolates belonged to several races of the rice blast fungus, *Pyricularia oryzae*.

Isolate (race No.)	Varieties Leaf position	Koshihikari		Ginga		Aichiasahi		Homarenishiki	
		5	6	5	6	5	6	5	6
Former T-group races									
THU 82-776 (337)		32.3 ^a	44.0	15.4	25.7	41.9	60.2	5.9	21.1
Ken 62-89 (303)		23.6	27.1	26.6	19.1	45.6	43.2	11.5	22.5
Ken 53-33 (137)		21.3	29.7	4.2	16.5	38.6	36.4	0	6.5
Former C-group races									
Ken 60-19 (037)		29.4	35.7	15.9	26.3	46.8	44.7	17.6	10.3
Naga 64-8 (033)		26.9	20.1	9.0	10.0	29.2	32.5	0	5.6
TH 67-22 (033)		18.2	26.1	12.5	16.7	20.0	41.5	9.1	8.3
Former N-group races									
F 67-54 (047)		35.7	46.0	24.7	38.7	39.1	51.7	23.4	25.0
Naga 69-150 (007)		32.9	55.3	5.5	8.4	28.3	60.3	4.8	26.5
Ken 54-20 (003)		32.3	43.8	19.1	36.7	34.5	51.8	7.1	25.0
TH 83-05-153 (003)		28.6	61.1	8.7	26.2	50.0	59.0	0	20.0
THU 85-FSs-2 (003)		62.9	74.4	22.7	50.0	70.1	72.9	40.0	50.1

a; %

Each value is mean of the three experiments using 12 plants in each experiment.

2. 罹病型病斑形成率

供試した4品種の第6および第5葉葉身上に形成された罹病型病斑率を Table 2 に示した。コシヒカリについてみると、第6葉葉身上では THU 85-FSSs-2, TH 83-05-153, 長69-150など旧N群レースの菌株が他の菌株の値より高い傾向を示した。一方、第5葉葉身上では、THU 85-FSSs-2 菌株が特に高い結果を示した。銀河上ではコシヒカリの場合より両葉身上とも罹病型病斑率が相対的に低い結果となったが、第6葉葉身上では THU 85-FSSs-2, F 67-54および研54-20菌株の値が他の菌株のそれに優った。しかし、第5葉葉身上では供試菌株間に大きな差は認められなかった。一方、愛知旭上の結果をみると、第6葉葉身上では旧N群レースのほとんどの菌株とも高い罹病型病斑率を示し、そのほかの菌株でも例えば THU 82-776(旧T群レース)は比較的高い値を示した。第5葉葉身上では THU 85-FSSs-2 菌株が他の菌株より特に優った。最後に、ほまれ錦についてみると、第6および第5葉葉身上とも愛知旭の結果より罹病型病斑率は低かったが、両葉身上とも THU 85-FSSs-2 菌株の値は特に高い傾向を示した。

3. 病斑面積

供試イネ4品種の第6および第5葉葉身上にパンチ接種、10日目に形成された病斑の面積を Table 3 に示した。供試したいずれの品種においても葉齢の若い第6葉葉身上の方が第5葉のそれよりも優り、品種間では圃場抵抗性の弱いコシヒカリ、愛知旭の2品種が強い品種である銀河、ほまれ錦より大きい値を示した。しかし、菌株間でみるといずれの品種でもほぼ同等の値を示しほとんど差は認められなかった。

4. 分生孢子形成能

供試イネ4品種の第6および第5葉葉身上にパンチ接種後形成された病斑一定面積(10mm²)当りに新たに形成された分生孢子数を Table 4 に示した。まず、コシヒカリ葉上の結果をみると、葉齢の若い第6葉葉身上では THU 85-FSSs-2, 研54-20, F 67-54, TH 83-05-153菌株など旧N群レースの孢子形成能が著しく、THU 82-776, 長69-150など他のレース菌株でも比較的多いものも見られた。葉齢の進んだ第5葉葉身上においても孢子形成量に菌株間に差がみられ、長69-150菌株を除く上記5菌株のそれが他の菌株より優った。また、銀河では、第6葉

Table 3. Area of lesion formed on both leaves at the 5th and 6th leaf of 4 rice cultivars by punch inoculation of many isolates belonged to several races of the rice blast fungus, *Pyricularia oryzae*.

Isolate (race No.)	Varieties Leaf position	Koshihikari		Ginga		Aichiasahi		Homarenishiki	
		5	6	5	6	5	6	5	6
Former T-group races									
THU 82-776 (337)		32.6 ^a	49.3	21.1	42.8	36.4	55.0	24.4	36.3
Ken 62-89 (303)		28.5	46.5	21.5	39.0	31.7	49.5	22.5	37.7
Ken 53-33 (137)		30.3	48.2	26.3	44.7	42.0	62.0	33.7	42.0
Former C-group races									
Ken 60-19 (037)		30.3	51.8	25.4	45.8	39.2	64.0	20.9	37.0
Naga 64-8 (033)		31.0	55.7	21.2	42.0	38.8	62.2	23.5	35.7
TH 67-22 (033)		27.3	51.0	31.4	52.8	43.0	61.5	32.2	48.0
Former N-group races									
F 67-54 (047)		31.9	47.5	25.5	48.8	35.9	54.8	24.1	39.2
Naga 69-150 (007)		31.5	52.5	26.3	50.7	38.5	61.8	23.0	39.4
Ken 54-20 (003)		27.2	51.5	22.4	30.5	35.7	57.2	24.7	42.0
TH 83-05-153 (003)		38.2	60.7	35.0	55.5	41.6	64.0	35.0	47.5
THU 85-FSSs-2 (003)		37.0	61.0	34.8	54.8	41.1	64.5	30.4	48.5

a; mm²

Each value is mean of the two experiments using 12 plants in each experiment.

Table 4. Number of conidia produced on lesion (10mm²) on the 5th and 6th leaf blades formed by punch inoculation of many isolates belonged to several races of the rice blast fungus, *Pyricularia oryzae*.

Isolate (race No.)	Varieties Leaf position	Koshihikari		Ginga		Aichiasahi		Homarenishiki	
		5	6	5	6	5	6	5	6
Former T-group races									
THU 82-776 (337)		5.6 ^a	6.0	1.3	3.1	4.1	4.9	1.6	4.0
Ken 62-89 (303)		2.2	2.8	1.7	2.0	3.4	3.5	1.3	2.7
Ken 53-33 (137)		0.7	3.5	1.6	2.1	2.3	5.8	1.0	3.2
Former C-group races									
Ken 60-19 (037)		1.3	3.2	0.5	2.0	1.8	4.1	0.2	0.8
Naga 64-8 (033)		4.8	4.3	0.7	3.7	6.5	6.7	2.1	4.5
TH 67-22 (033)		1.9	2.1	1.4	1.5	1.4	2.6	0.8	2.4
Former N-group races									
F 67-54 (047)		13.9	12.7	2.1	8.5	7.8	11.9	5.9	7.7
Naga 69-150 (007)		3.9	6.9	2.5	3.9	3.3	5.0	3.1	4.2
Ken 54-20 (003)		9.4	13.4	1.2	5.2	11.2	17.6	5.0	10.4
TH 83-05-153 (003)		8.2	9.3	0.3	2.7	9.0	9.5	3.5	7.7
THT 85-FSs-2 (003)		12.7	13.5	5.7	7.8	10.1	13.2	6.4	11.4

a; $\times 10^3$ conidia

Each value is mean of the two experiments using 12 plants in each experiment.

葉身上においては F 67-54, THU 85-FSs-2 の 2 菌株が、第 5 葉葉身上では THU 85-FSs-2 菌株が、他の菌株より多くの分生胞子を形成した。一方、愛知旭についてみると、第 6 および第 5 葉葉身上とも共通して研 54-20, F 67-54, THU 85-FSs-2, TH 83-05-153 等旧 N 群レースの菌株の胞子形成能が他のレースの菌株のそれに優った。ほまれ錦においても愛知旭の場合と同様の傾向が認められ、第 6 および第 5 葉葉身上とも旧 N 群レースに属する F 67-54, THU 85-05-153, 研 54-20 などの菌株の胞子形成能が他の菌株に優った。

IV. 考 察

イネいもち病菌ではその病原性に関与すると考えられる事項として、これまでに侵入速度^{1,3)}、罹病型病斑形成数^{2,6)}、罹病型病斑形成率⁷⁾、病斑伸展速度¹⁷⁾、胞子形成量^{2,4,6,9)} 等が挙げられている。本実験は、イネいもち病菌の病原性の幅の広さと病原性の程度との間になんらかの関係がみられるかを検討するために 8 レースに分類される 11 菌株の保存菌株を用い、日本型イネ 4 品種上で後者四事項について調査し、総合的に考察した。供試した菌株はいずれも長期にわたり PSA 培地上で継代保存し

ていたもので、継代に伴う病原性の変動に関してはいずれも同じ条件と考えられる。調査の結果、罹病型病斑形成数および罹病型病斑形成率の二点については、展開直後の若い第 6 葉葉身上においては菌株間に差が認められ、旧 N 群レースに属する菌株は他のレースの菌株に比べていずれも高い値を示したが、葉齢の進んだ第 5 葉葉身上では菌株間に必ずしも差は認められなかった。これらのことより、この二つの事項は葉の加齢等によって影響を受けやすいが、展開直後でもいもち病に感受性の高い葉身上では菌株間の病原性を反映する要因として意味を持つものと考えられる。一方、パンチ接種により形成される病斑の面積は、イネいもち病菌の病斑伸展速度を意味するが、品種、葉位により差はみられるものの、菌株間にはほとんど差がなかった。これは、本実験が接種後 10 日間目に病斑の面積を測定したため、日数がさらに増せば菌株間に差が生じることはこれまでの経験的見地より十分に予想される。これに対して、病斑上での胞子形成能は、第 6 葉葉身上はもちろん、第 5 葉葉身上でも菌株間に差が認められ、特に旧 N 群レースに属する菌株は他のレースの菌株のそれに比較して明らかに優った。圃場における本菌のレース変動は他の菌株の生存を直接

的に阻害する場合⁶⁾,あるいはイネの品種により特定レースの増殖が抑制される例¹³⁾等を除くと菌株間の相対的病原力に依存すると考えられるが,具体的には分生胞子

の密度に強く影響されるものと思われる。即ち,ある特定の菌株が多くの菌株の中で優勢になり得るためには,分生胞子形成可能な病斑をいかに高率に形成できるか,そしてその病斑上でいかに早い周期で多量に胞子を形成できるかにかかっている。これらのことから,本実験で菌株間に差がみられた三事項のうち,第6葉葉身上の罹病型病斑形成率と胞子形成数の二点について,ここでは便宜上 THU 82-776の両者の値を1として,各菌株のそれぞれの値を指標で表し,両者を積算してグラフを作り,菌株間の相対的病原力として比較することとした (Fig. 1, 2, 3, 4)。なお,罹病型病斑形成数と罹病型病斑形成率はどちらを用いても大きな意味の違いはないと考えられるが,形成された全病斑を反映できるという点から罹病型病斑形成率を採用した。その結果,供試したいずれのイネ品種の上でも旧N群レースの菌株の病原力が他のレースの菌株のそれよりも優る傾向がみられた。また,圃場抵抗性の優る品種上の方が菌株間の病原力の差がより明確となる傾向がみられた。特に,これらの菌株は分生胞子形成能が著しく,このことが日本型イネ品種上で旧N群レースの菌株が優勢となる大きな要因の一つになるものと考えられる。また,かつてC群レースの日本型イネ品種上における劣勢侵害現象^{5,6,9)}が報告されたが,本実験結果よりみると,C群レースの菌株だけで

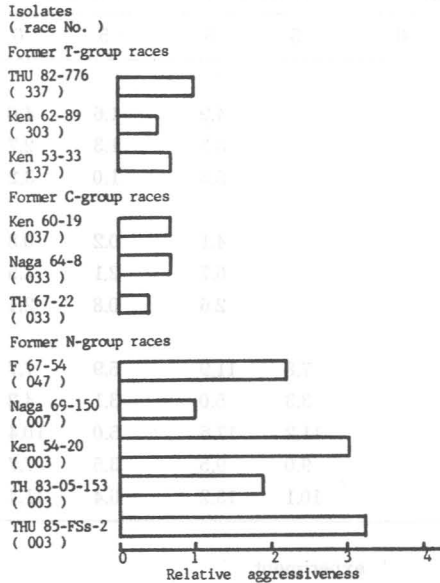


Fig. 1. Relative aggressiveness among the isolates in several races of *Pyricularia oryzae* on Koshihikari leaves.

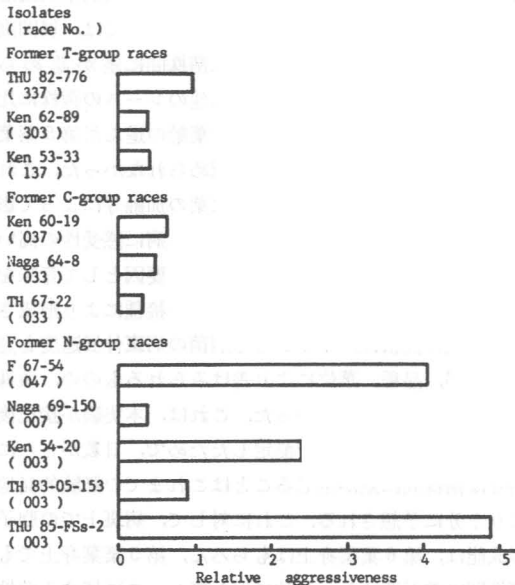


Fig. 2. Relative aggressiveness among the isolates in several races of *Pyricularia oryzae* on Ginga leaves.

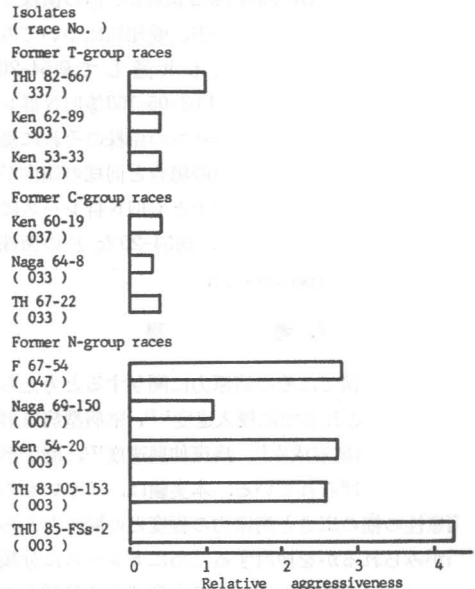


Fig. 3. Relative aggressiveness among the isolates in several races of *Pyricularia oryzae* on Aichiasahi leaves.

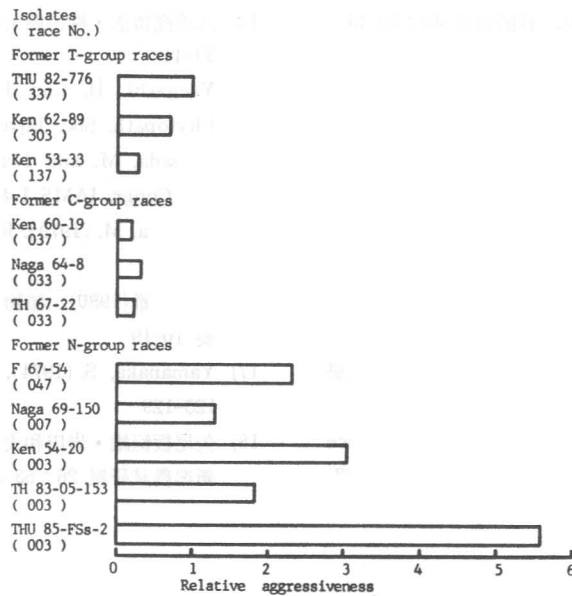


Fig. 4. Relative aggressiveness among the isolates in several races of *Pyricularia oryzae* on Homarenishiki leaves.

なくT群レースの菌株もN群レースのそれより病原性が劣る傾向が認められた。一方、病原性の幅の広さと病原性程度について言及すると、供試菌株中病原性の幅が最も広いTHU 82-776菌株の病原性は、旧N群レースに属する菌株を除いた菌株の中では特に強いこと、また、旧N群レースの菌株のなかで最も病原性の幅の広い、F 67-54菌株は研54-20菌株等と同等の病原性を示すことなどから両者の間に特定の関係を認めたい結果となった。しかし、研54-20、THU 85-FSs-2、TH 83-05-153など供試菌株中最も病原性の幅の狭いレース003の3菌株の病原性はF 67-54菌株以外の全て菌株より明らかに強いことより、病原性の幅の狭い菌株には病原性の強い菌株が多い可能性が示された。なお、今後は病原性と相対的生存力との関係を詳細に検討する必要があると思われる。

V. 摘 要

イネいもち病菌菌株の病原性の幅の広さと病原力の大小との間に特定の関係があるか否かをみるために、継代保存の8レース11菌株を用い、日本型イネ4品種上で、病原性と関係するとされる四事項について調査し、検討した。調査した項目は噴霧接種による罹病型病斑形成数および罹病型病斑形成率、パンチ接種により形成される病斑面積、その病斑一定面積当りに形成される分生胞子

数で、いずれも第7葉展開期の第6および第5葉葉身上で調査した。その結果、罹病型病斑形成数、罹病型病斑形成率の二点は、第6葉葉身上では供試したいずれの品種とも菌株間に差がみられ、旧N型レースに属する菌株は共通して高い値を示した。しかし、病斑面積はいずれの品種上でも菌株間に差がなかった。これに対して、胞子形成能は菌株間に大きな差がみられ、旧N型レースに属する菌株の大部分が他の菌株に比べて優る傾向がみられた。以上、四点のうち葉齢の若い第6葉葉身上における罹病型病斑形成率と分生胞子形成能の二点の値について、任意の菌株のそれぞれの値を1とした指標で表し、両者を積算し供試菌株間の病原性として相対的に示すと、いずれの品種上でも旧N群レース菌株の病原性が他の菌株のそれより優った。菌株の病原性の幅の広さと病原性との関係についてみると、病原性の幅が比較的広い菌株の中にも病原性の強いものがあり必ずしも特定の関係を認めがたかったが、供試菌株中最も病原性の幅の狭いレース003菌株はいずれも強い病原性を示したことから、病原性の幅の狭い菌株には病原性の強いものが多い可能性が示された。

引用文献

- 1) 藤田佳克・鈴木穂積(1979). 日植病報 45: 404-405
- 2) 藤田佳克・鈴木穂積(1982). 日植病報 48: 290-294

- 3) 伊藤征男・山口富夫(1979). 日植病報 45 : 40-46
- 4) 岩野正敬(1977). 日植病報 43 : 313 (講要)
- 5) 岩野正敬・山田昌雄(1973). 北陸病虫研報 21 : 22-28
- 6) 岩野正敬・山田昌雄(1983). 北陸農試報 25 : 1-64
- 7) 茂木静夫・柳田騏策(1970). 日植病報 36 : 157 (講要)
- 8) 生井恒雄・山中 達(1985). 日植病報 51 : 206-211
- 9) 鈴木幸雄・吉村彰治(1966). 北陸病虫研報 14 : 17-20
- 10) 梅原吉広・山口富夫・松山宣明(1971). 北陸病虫研報 19 : 25-27
- 11) Van der Plank J. E. (1968). Disease Resistance in Plant. Academic Press, New York. pp.71-73
- 12) 八重樫博志・柳田騏策(1972). 北陸病虫研報 23 : 39-44
- 13) Yaegashi, H. and Kobayashi, T. (1976). Ann. Phytopath. Soc. Japan 42 : 272-278
- 14) Yamada, M. and Iwano, M. (1975). Proc. First Int. Congr. IAMS I 425-435
- 15) Yamada, M. (1979). Rev. Plant Protec. Res. 12 : 64-79
- 16) 山田昌雄(1980). 植物感染機作・病理化学談話会講要 10-19
- 17) Yamanaka, S. (1974). Tohoku J. Agr. Res. 25 : 125-129
- 18) 矢尾板恒雄・岩田和夫・山田昌雄・岩野正敬(1977). 新潟農試研報 26 : 53-62