

東京都における *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌による キュウリうどんこ病の発生実態と品種の感受性

東京都農林総合研究センター 星 秀 男
富山県立大学工学部 佐 藤 幸 生
法政大学生命科学部 堀 江 博 道

はじめに

日本植物病名目録（以下、「病名目録」；日本植物病理学会編，2000）には，キュウリうどんこ病の病原菌として *Erysiphe polygoni* de CANDOLLE, *Oidiopsis sucula* SCALIA, *Oidium* sp. (*Erysiphe polygoni* 型) および *Sphaerotheca cucurbitae* (JACZEWSKI) ZHAO の4種が記載されている。この中で，従来より全国的に発生し，被害を生じている菌種は *S. cucurbitae*（新分類体系＝後述＝に基づき，*Podosphaera xanthii* と改名，不完全世代は *Oidium* 属 *Fibroidium* 亜属に所属；以下，「OF菌」と略記）と考えられており，その発生生態（遠藤，1989）や寄生性（我孫子，1990）に関する広範な研究がなされてきた。しかし，2002年に神奈川県（UCHIDA et al., 2009），翌03年および04年に富山県（山本・佐藤，2004；2005），次いで05年に東京都（星ら，2006；2009），06年に秋田県（佐藤ら，2007）において，*Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌（以下，「OR菌」と表記）によるキュウリうどんこ病の新発生が報告された。わずかに数年間のうちに，太平洋側の神奈川県・東京都と日本海側の富山県・秋田県という地理的に離れた地域においてOR菌によるキュウリうどんこ病の発生が相次いで確認されたことから，本菌は既に我が国の広範囲に分布している可能性が示唆された。しかしながら，本菌の発生生態の詳細や，従来から利用されているうどんこ病耐病性品種のOR菌に対する感受性等，的確な防除に必要な知見はほとんど得られていなかった。そこで，東京都におけるOR菌の発生実態を解明し，キュウリうどんこ病に対する防除対策を再構築するために，OR菌の発生および被害状況，キュウリ品種のOR菌に対する感受性差異などについて調査した。本稿では，その概要について紹介する。

Current Status of Cucumber Powdery Mildew Caused by *Oidium* Subgenus *Reticuloidium* in Tokyo and the Susceptibility of Cucumber Varieties. By Hideo HOSHI, Yukio SATO and Hiromichi HORIE

（キーワード：キュウリ，*Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属，うどんこ病）

I 新しい分類体系によるキュウリうどんこ病菌の所属と主要2種の形態的特徴

従来のおうどんこ病菌の分類体系は，うどんこ病菌の完全世代である閉子のう殻の形態を基準としていた。その結果，*Erysiphe* 属には，その属内に分生子を連鎖するタイプと単生するタイプとが混在しており，うどんこ病菌の分類上の大きな課題となっていた。BRAUN (1999) および BRAUN and TAKAMATSU (2000) は，分子系統解析と形態的特徴からうどんこ病菌の分類体系を大幅に見直し，従来の *Erysiphe* 属を新たに三つの属に分割した。すなわち，分生子の形成様式と菌糸の付着器の形状から，分生子が鎖生し，菌糸に拳状の付着器をもつグループを *Neoerysiphe* 属（不完全世代：*Oidium* 属 *Striatoidium* 亜属），分生子が鎖生し，乳頭状～突起状の付着器をもつグループを *Golovinomyces* 属（同：*Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属），分生子を単生し，拳状の付着器をもつグループを *Erisiphe* 属（同：*Oidium* 属 *Pseudoidium* 亜属）として独立させた。また，キュウリうどんこ病菌が所属する従来の *Sphaerotheca* 属は *Podosphaera* 属と統合し，*Podosphaera* 属（不完全世代 *Oidium* 属 *Fibroidium* 亜属）とした。この一連の改定により，うどんこ病菌の完全世代の属と不完全世代の亜属は一对一の関係で対応するようになり，完全世代（閉子のう殻）を観察できなくても，不完全（分生子）世代の形態的特徴から完全世代の属を特定することが可能となった。

この新しい分類体系に基づき，OR菌と従来のOF菌の形態的特徴を比較すると，両者の区別点は以下のようになる。①両者とも分生子柄上に分生子を鎖生する点は共通だが，OR菌はフィブロン体をもたず，一方，OF菌は明瞭なフィブロン体を有する。②分生子の発芽管は，OR菌が分生子の片側から直線上に伸長し，発芽管の途中または先端付近に突起状の付着器を形成する *Cichoracearum* 型であり，OF菌は，発芽管は分生子側面から伸長し，二又に分岐するか片側に屈曲し，途中で付着器を形成する *Fuliginea* 型である（図-1，図-2）。

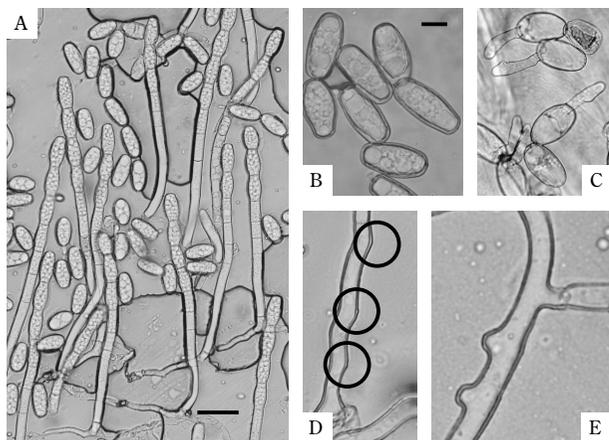


図-1 *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属 (OR) キュウリうどんこ病菌の形態

A: 表生菌糸上に分生子柄を直立し分生子を鎖生する, B: 分生子は長楕円形～樽形でフィロシン体を欠く, C: 分生子の発芽管 (Cichoracearum 型), D, E: 菌糸の付着器 (D; わずかな突起状 (黒丸), E; 乳頭状). スケールはAが50 μ m, Dが10 μ m.

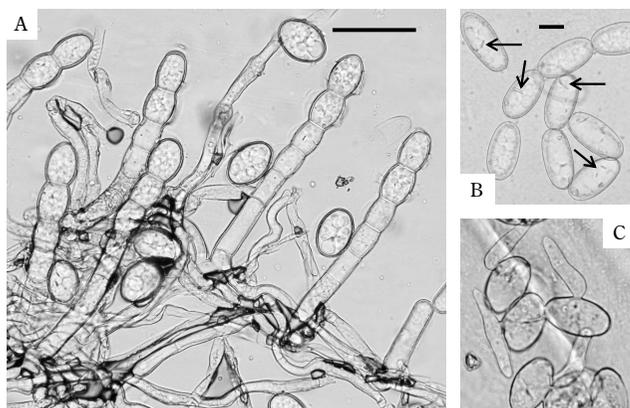


図-2 *Oidium* 属 *Fibroidium* 亜属 (OF) キュウリうどんこ病菌 (従来菌) の形態

A: 表生菌糸上に分生子柄を直立し分生子を鎖生する, B: 分生子は楕円形でフィロシン体を有する (矢印), C: 分生子の発芽管 (Fuliginea 型). スケールはAが50 μ m, Bが10 μ m.

BRAUN and TAKAMATSU (2000) の新しい分類体系は, 世界中で受け入れられており, 本稿におけるうどんこ病菌の分類・表記もこれに従っている. 新分類体系の詳細, うどんこ病菌の観察方法などについては, 高松 (2002) および佐藤 (2002) を参考にされたい.

II 東京都における OR 菌の発生実態

1 OR 菌の分布状況

2005～06年, 東京都多摩地域の半促成および露地栽培キュウリにおいて, うどんこ病の発生状況および発生菌種を調査した. その結果, 同地域の5市2町16圃場中のべ13圃場でOR菌の発生が確認され, 本菌が東京都内で広範に分布していることが明らかとなった (図-3). OR菌の初発時期は, 本菌の発生を確認した13圃場中12圃場が5月下旬までであった. また, これら12圃場における初発時の菌種分布は, 11圃場がOR菌単独での発生であり, OR菌と従来のOF菌が初発時から同時に発生した圃場は1圃場のみであった. なお, 2年

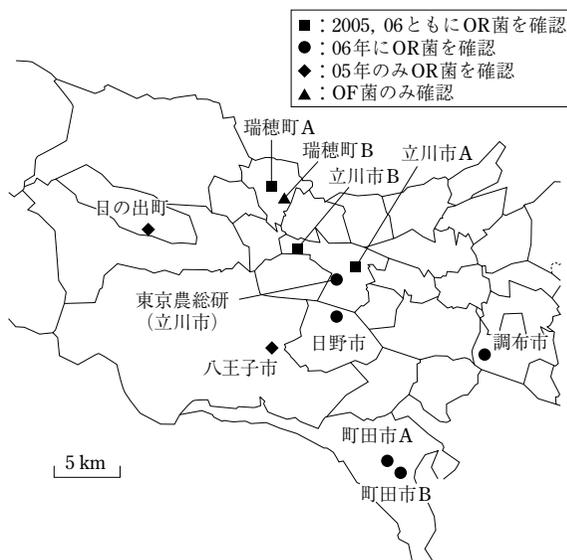


図-3 2005年および06年に *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌が確認された市町および圃場の分布

間の圃場での調査で確認された OR 菌の発生品種は、‘アンコール 10’、‘京涼み’、‘トキワ地這’、‘夏すずみ’、‘南極 2 号’ および ‘湧泉’ の 6 品種であった (星ら, 2009)。

2 キュウリうどんこ病菌の種類の優占菌種の時期的推移

2006 年に、OR 菌の分布を確認した 5 圃場において、うどんこ病罹病葉を定期的に採取し、発生している菌種およびその推移を調査した。罹病葉は 1 回の調査で 1 圃場当たり 3 葉採取し、1 葉中のコロニー数が 10 個未満の場合はすべてについて、それ以上の場合は 10～18 個を、光学顕微鏡下で菌の形態的特徴を詳細に観察し、菌種を特定した。

5 月上旬では、うどんこ病の発生は 1 圃場のみ (立川市 A) で、調査コロニーはすべて OR 菌であった。5 月下旬には、同圃場では OF 菌の発生が観察されたものの、そのコロニー比率は 6% (調査 50 個中 3 個) とごくわずかであり、また、新たにうどんこ病の発生が確認された 3 圃場 (立川市 B, 瑞穂町 A, 日野市) ではいずれも OR 菌比率は 100% であった。以上のように、5 月下旬まではうどんこ病が発生した 4 圃場のすべてで OR 菌の優占度が極めて高かった。その後 6 月下旬の調査では、瑞穂町およびこの時期に本病が初発生した町田市 A では OR 菌のみの発生、立川市 A および立川市 B はすべてのコロニーが OF 菌のみ、また、日野市では OR 菌と OF 菌のコロニー数がほぼ拮抗しており、圃場により菌種の優占関係が異なっていた。7 月中旬以降は、立川市 A および立川市 B では 6 月下旬に続き OF 菌だけの発生、町田市においても 6 月中旬の初発時には OR 菌のみであったにもかかわらず、すべてのコロニーが OF 菌となり、いずれの圃場においても OR 菌は全く認められなくなった (表-1, 口絵写真)。

以上の調査結果から、OR 菌は、5 月上旬という比較的早い時期から従来の OF 菌に先行して発生し、5 月中

に広く優占、まん延した後、おおむね 6 月中～下旬に OR 菌から OF 菌への菌種の交代が起こり、7 月以降は従来の OF 菌が優占することが推定された (星ら, 2009)。なお、菌種の違いは肉眼や実体顕微鏡観察では全く判別できず、プレパラートを作成しての正立顕微鏡での観察が必要であり、また、ごく近接したコロニーでも菌種が異なる場合があるので、単一コロニーごとの検鏡が不可欠であった (口絵写真)。

3 OR 菌による被害実態

2005 年に立川市 A, 瑞穂町 A の 2 圃場および東京都農林総合研究センター (立川市; 以下、「農総研」と略記) 内圃場の計 3 圃場において、発病状況を経時的に調査し、特に OR 菌により栽培圃場においてどの程度の被害が生じているかを検討した。

前節の菌種の時期的推移に関する調査結果から、立川市 A は 5 月下旬、瑞穂町は 6 月下旬まで OR 菌が優占していたと考えられるが、この OR 菌が優占的に発生した期間中の発病程度は、立川市 A で発病率 21.8%、発病度 5.8, 瑞穂町 A では同様に 39.0%, 12.8 に達した。この間、両圃場とも防除が必要な発病程度と判断され、2 回の薬剤散布が実施された。

また、農総研内圃場では、6 月 5 日まで OR 菌が優占していたと推定されるが、この期間に発病率 29.3%、発病度 10.3 に達したため、防除が必要と判断され、トリフルミゾール水和剤を散布している。本剤の散布により、本病の発生は一時抑制され、6 月 23 日までは新たな菌叢の発生は認められなかった。しかし、7 月 3 日にはうどんこ病が再度発生し、次第に発病が拡大したが、この再発したうどんこ病の菌叢はすべて OF 菌であった (図-4)。

以上の結果から、OR 菌によるうどんこ病は栽培圃場において、防除が必要な程度にまでにまん延しており、生産上の被害を生じていることが明らかとなった (星ら, 2009)。

表-1 2006 年の *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌発生圃場における時期別の菌種の比率

	5 月上旬			5 月下旬			6 月下旬			7 月中旬			7 月下旬		
	個数 ^{a)}	OR ^{b)}	OF ^{c)}	個数	OR	OF	個数	OR	OF	個数	OR	OF	個数	OR	OF
立川市 A	17	100 ^{d)}	0 ^{d)}	50	94	6	13	0	100	14	0	100	栽培終了		
立川市 B	発生なし			5	100	0	17	0	100	26	0	100	栽培終了		
瑞穂町 A	発生なし			7	100	0	20	100	0	栽培終了					
町田市 A	—			発生なし			16	100	0	—			12	0	100
日野市	—			7	100	0	21	43	57	栽培終了					

a) 調査した 3 葉の合計コロニー数. b) *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌. c) *Oidium* 属 *Fibroidium* 亜属菌. d) 各菌種別コロニーの比率 (%) 「(当該菌種のコロニー数/総コロニー数) × 100」で表した. — は未調査.

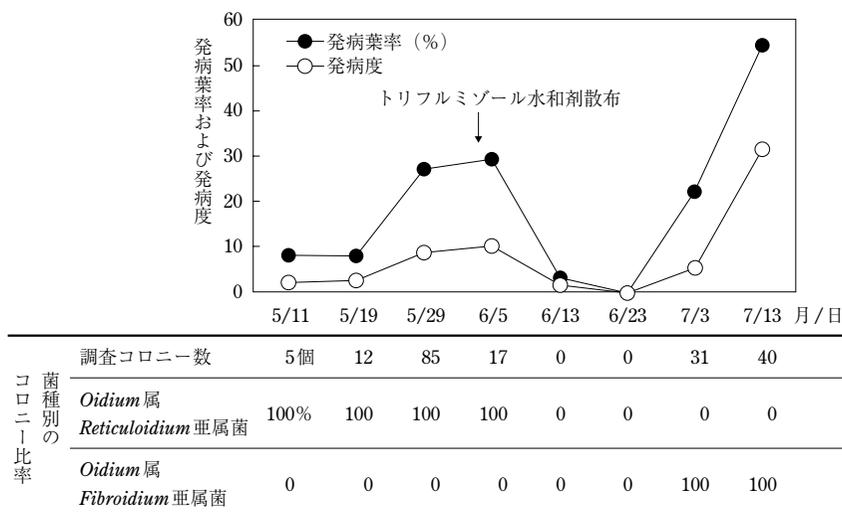


図-4 東京都農林総合研究センター圃場におけるうどんこ病の発生状況と菌種の推移
 発病度 = [Σ(指数 × 程度別発病葉数) / (4 × 調査葉数)] × 100. 調査葉数は1株当たり10葉で1区10株2連性(指数は, 0:発病なし, 1:菌叢面積が葉面積の25%未満, 2:同25~49%, 3:同50~74%, 同75%以上).

表-2 東京都で確認された *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌の分生子および分生子柄の foot-cell の大きさ

採集地および既報	分生子 (μm)	分生子柄の foot-cell (μm)
立川市 A	29.2 - 40.0 × 15.4 - 20.2 (34.9 × 17.9)	64.2 - 146.7 × 10.0 - 13.3 (102.0 × 11.4)
立川市 B	29.5 - 44.3 × 14.8 - 19.7 (34.3 × 17.7)	59.3 - 148.2 × 9.9 (109.2 × 9.9)
瑞穂町 A	31.3 - 41.9 × 15.0 - 18.8 (34.7 × 16.6)	90.0 - 175.0 × 10.0 - 12.5 (132.9 × 11.2)
調布市	27.5 - 39.4 × 15.0 - 20.6 (33.1 × 17.7)	50.0 - 120.0 × 10.0 - 12.5 (79.7 × 11.2)
町田市 A	31.3 - 40.0 × 16.3 - 20.0 (35.9 × 17.8)	82.5 - 132.5 × 8.8 - 12.5 (103.1 × 10.8)
町田市 B	28.8 - 43.8 × 15.0 - 18.8 (34.6 × 16.4)	82.5 - 130.0 × 10.0 - 11.3 (104.0 × 10.5)
日野市	28.8 - 37.5 × 16.3 - 20.0 (32.5 × 18.0)	90.0 - 175.0 × 10.0 - 12.5 (95.9 × 11.1)
農総研 (立川市)	27.5 - 37.5 × 15.0 - 21.3 (31.1 × 17.7)	52.5 - 140.0 × 10.0 - 12.5 (76.6 × 11.2)
<i>Oidium</i> 属 <i>Reticuloidium</i> 亜属菌 ^{a)}	26 - 40 × 12 - 18	
<i>Oidium</i> sp. (<i>Cichoracearum</i> 型) ^{b)}	27.5 - 35.0 (- 52.5) × (12.5 -) 15.0 - 17.5 (- 20.0)	(37.5 -) 57.5 - 122.5 (- 150.0) × (7.5 -) 10.0 - 12.5
<i>Golovinomyces cichoracearum</i> var. <i>cichoracearum</i> ^{c)}	25 - 42 × 14 - 22	(40 -) 60 - 80 (- 140) × 9 - 16
<i>Golovinomyces cichoracearum</i> ^{d)}	30 - 44 (- 46) × 16 - 25	(43 -) 45 - 110 × 0 - 18 (- 22)

a) UCHIDA et al., 2009. b) 山本・佐藤, 2004. c) BRAUN, 1987. d) 野村, 1997. 上段の()内は平均値.

III キュウリ OR 菌の形態的特徴

都内各圃場より採集した OR 菌は, いずれも同一菌と考えられる形態的特徴を有した(表-2)。すなわち, 菌糸は表生し, 菌糸上に分生子柄を直立し, 分生子を鎖生する。分生子は無色, 単胞でフィブリン体を欠き, 楕円形または長楕円形~樽形, 大きさは長径 29.2 ~ 40.6 μm × 短径 15.4 ~ 19.9 μm (平均 33.9 × 17.5 μm) であった。分生子の発芽管は, 棍棒状で, その途中または先端付近に乳頭突起状の付着器を形成する

Cichoracearum 型であった。分生子柄の foot-cell の大きさは長さ 71.4 ~ 145.9 μm × 幅 9.8 ~ 12.1 μm (平均 100.4 × 10.9 μm) であり, 長さは 100 μm 前後の菌株が多かったが, 瑞穂町 A 菌株では平均で 132 μm と長く, また調布市菌株および農総研菌株では 80 μm 以下で短かった。菌糸上の付着器はいずれの菌株も乳頭突起状であった。以上の形態的特徴は, 先に報告された UCHIDA et al. (2009) の *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌, および山本・佐藤 (2004; 2005) の *Oidium* sp. (*Cichoracearum* 型), また, BRAUN (1987) の

Golovinomyces cichoracearum var. *cichoracearum* (= *Erysiphe cichoracearum* var. *cichoracearum*), 野村 (1997) の *Golovinomyces cichoracearum* (= *Erysiphe cichoracearum*) の各記載とよく似ていた。また, これら菌株を日本産 *Golovinomyces* 属 8 種 (野村, 1997; 丹田, 1997) の分生子形成様式, フィプロシン体の有無, 分生子の発芽管の形態などと比較した結果もその形態的特徴はほぼ一致した (星ら, 2009)。

VI OR 菌に対するキュウリ品種の感受性差異

1 OR 菌接種によるキュウリ品種の発病状況

東京都のキュウリ栽培で広く用いられている品種を供試して, OR 菌接種による発病程度を調査した。供試し

た品種は従来の *Podosphaera xanthii* (= OF 菌) によるうどんこ病に対して感受性である 'アンコール 10', '南極 2 号', '湧泉' および同病耐病性の '金星', '夏すずみ', 'V ロード' の計 6 品種である。OR 菌は東京都瑞穂町および農総研のキュウリ葉から採取・増殖した 2 菌株を供試し, 子葉展開期および本葉展開期に各品種のポット苗に分生子を払い落として接種した。

うどんこ病感受性 3 品種の発病程度は, 'アンコール 10' および '南極 2 号' の 2 品種では, 接種 13 日後に子葉に菌叢の発生が確認され, 同 40 日後では本葉の半数以上の葉に豊富に菌叢を生じた。'湧泉' では, 接種 13 日後では 2 菌株とも肉眼的には発病を認めなかったが, 同 40 日後においては, 瑞穂町菌株でのみ発病し, 農総研菌株では発病が認められなかったことから, '湧泉' の

表-3 OR 菌に対するキュウリ品種の感受性 (接種)

供試品種	瑞穂町分離菌株		農総研分離菌		OF 菌
	接種 13 日後	接種 40 日後	接種 13 日後	接種 40 日後	接種 15 日後
OF 菌感受性品種	アンコール 10	+ a)	+++ a)	++ a)	+++
	南極 2 号	+	+++	+	+++
	湧泉	- a)	-	-	+++
OF 菌耐病性品種	金星	-	-	-	+
	夏すずみ	-	-	-	+
	V ロード	-	-	-	+

a) - : 発病なし, + : 子葉に 1~3 コロニー, ++ : 子葉に 4 コロニー以上, +++ : 本葉にも菌叢が拡大する。

表-4 自然発生下におけるキュウリ 10 品種のうどんこ病発病状況と発生菌種

品種名	5月23日		5月30日		6月13日		6月21日		6月28日		
	発病率 (%)	発病度	発病率 (%)	発病度	発病率 (%)	発病度	発病率 (%)	発病度	発病率 (%)	発病度	
感受性品種	アンコール 10	8.2	0.6	9.7	1.0	13.0	2.7	26.0	7.7	64.1	19.4
	南極 2 号	20.8	1.7	13.4	1.5	54.0	15.0	78.0	27.3	78.3	36.9
	湧泉	15.0	1.3	8.9	0.8	39.0	7.3	47.0	11.5	55.4	15.6
	シャープ 1	12.9	1.0	13.6	1.5	35.2	6.3	42.0	12.3	71.0	22.3
	ズバリ 163	16.8	1.3	15.0	1.5	25.0	7.7	31.7	9.6	50.0	11.9
	フレスコ 100	15.8	1.0	12.3	1.3	17.4	8.8	35.9	11.2	64.0	15.8
	プロジェクト X	22.5	1.9	12.3	1.3	29.3	6.0	36.0	8.1	51.5	14.8
菌種比率 (%)	OR ^{a)}	86.9		62.6		13.5		0.0		0.0	
	OF ^{b)}	13.1		37.4		86.5		100.0		100.0	
耐病性品種	金星	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.2	1.0	0.2	5.0	1.0
	夏すずみ	0.0	0.0	0.0	0.0	3.0	0.6	3.0	0.6	6.0	1.3
	V ロード	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	0.8	4.0	0.8	6.0	1.3
	菌種比率 (%)	OR ^{a)}				0.0		0.0		0.0	
	OF ^{b)}				100.0		100.0		100.0		

a) *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌. b) *Oidium* 属 *Fibroidium* 亜属菌. 発病度は図-4 と同様. 菌種比率は, 各品種 2 葉 (1 葉当たり 10 コロニー) を調査した合計の比率.

OR 菌に対する感受性は菌株により異なると判断された。一方、OF 菌耐病性の 3 品種では、いずれの品種ともに接種 40 日後まで発病は全く認められなかった。なお、OF 菌を供試した接種試験では、感受性 3 品種は接種 15 日後で菌叢が本葉全面に発生して激しく発病したが、耐病性 3 品種では本葉に 1～2 個のコロニーを生じるのみにとどまり、耐病性品種と感受性品種の発病の差異が明確であった (表-3, 口絵写真) (星ら, 2009)。

2 圃場におけるキュウリ品種の発病状況

2007 年 5 月に、前項の接種試験で供試した 6 品種に、‘シャープ 1’、‘ズバリ 163’、‘フレスコ 100’、‘プロジェクト X’ (いずれもうどんこ病感受性品種) の 4 品種を加えた 10 品種を農総研内の無加温ビニルハウス内に作付けし、うどんこ病の自然発生の推移と優占菌種を経時的に調査した。

感受性 7 品種はいずれも 5 月から OR 菌が発生したが、耐病性 3 品種は OR 菌優占期間中、うどんこ病の発生を認めなかった。6 月中旬以降は耐病性 3 品種にもうどんこ病の発生を認めたが、発病程度は感受性 7 品種に比較してごく軽微であり、発生菌種はすべて OF 菌であった (表-4)。

以上の接種試験および自然発生における発病状況から、OR 菌に対する品種の感受性は従来の OF 菌とほぼ同様と考えられ、OR 菌に対しても従来どおり OF 菌耐病性品種作付けによる防除が可能と判断される。

おわりに

本研究により、東京都において *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌によるキュウリうどんこ病の発生が明らかとなり、しかもその発生範囲は東京都のキュウリ産地ほぼ全域に及んでいることが明らかとなった。OR 菌と従来の OF 菌の標徴は肉眼的には区別が付かないことから、OR 菌の発生分布は既報の神奈川県、富山県、東京都、秋田県以外の地域においても拡大している可能性がある。東京都において、OR 菌の大方の発生は従来の OF 菌に先行して、5 月上旬から 6 月中旬までであり、OR 菌単独で発生する機会が多い。また、東京都では OR 菌が防除の必要なレベルにまで発生が拡大しており、実際に生産者は OR 菌の発生期間中に薬剤防除を実施していることから、既に本菌によるうどんこ病が要防除病害となっている。このことは、これまで OF 菌が発生し得なかった時期にも OR 菌によるうどんこ病が発生し、生産者にとってはうどんこ病の要防除期間が従来

より長期化することが懸念される。なお、OR 菌の発生時期や被害程度は、地域や作型により異なることが想定されるので、地域ごとのうどんこ病の発生実態を改めて調査する必要がある。

東京都で確認された OR 菌の形態的特徴は、既知の日本産 *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌の形態的特徴とほぼ一致した。しかしながら、現在までにキュウリ上で本菌の閉子のう殻が観察されていないために、東京都産キュウリ OR 菌が、分類学的に *Golovinomyces* 属のどの種に該当するのかは、今後、さらに調査する必要がある。この点については、現在、形態的特徴、宿主範囲および分子系統的特性などを多角的に検討し、さらに花き類・雑草などに発生する OR 菌との関連性を含めた類別を実施中である。

OR 菌の防除対策として、従来より利用されているうどんこ病 (OF 菌による) の耐病性品種が利用可能と考えられる。しかし、接種試験では湧泉 (感受性品種) に対して、菌株により発病状況が異なったことから、品種と作型、発生菌種の組み合わせなどを考慮して作付けする必要性が示唆される。

防除薬剤について、農総研内圃場の試験では (図-4)、OR 菌に対してはトリフルミゾール剤が高い効果を示し、また、生産者への聞き取り調査などからも、現段階では OR 菌に対する各種薬剤の感受性の低下は確認されていない。しかし、今後 OR 菌の発生が拡大し、それに伴って薬剤の防除圧が高くなれば、薬剤耐性菌の発生が懸念される。これらの点からも、今後の OR 菌の発生動向および OR 菌によるうどんこ病の発生拡大には十分な注意が必要である。

引用文献

- 1) 我孫子和雄 (1990): 植物防疫 44: 304～307.
- 2) BRAUN, U. (1987): A monograph of the *Erysiphales* (Powdery mildews), Nova Hedwigia, Berlin-Stuttgart 89: 173～253.
- 3) ——— (1999): Schlechtendalia 3: 49～55.
- 4) ——— and S. TAKAMATSU (2000): ibid. 4: 1～33.
- 5) 遠藤忠光 (1989): 福島農試特研報 5: 1～106.
- 6) 星 秀明ら (2006): 日植病報 72: 49 (講要).
- 7) ———ら (2009): 同上 75: 21～28.
- 8) 日本植物病理学会編 (2000): 日本植物病名目録, 日本植物防疫協会, 東京, p. 226.
- 9) 野村幸彦 (1997): 日本産ウドンコ菌科の分類学的研究, 養賢堂, 東京, p. 165～229.
- 10) 佐藤幸生 (2002): 植物防疫 56: 274～280.
- 11) ———ら (2007): 日植病報 73: 64 (講要).
- 12) 高松 進 (2002): 植物防疫 56: 229～237.
- 13) 丹田誠之助 (1997): 東農大農学集報 41: 202～210.
- 14) UCHIDA, K. et al. (2009): J. Gen. Plant Pathol. 75: 92～100.
- 15) 山本 恵・佐藤幸生 (2004): 北陸病虫研報 53: 55 (講要).
- 16) ——— (2005): 同上 54: 83 (講要).