

プラントアクティベーターを利用したハクサイ炭疽病 および黒斑病の防除の可能性

岡山県生物科学総合研究所 ^{なるさか} 鳴坂 ^{よしひろ} 義弘・^{なるさか} 鳴坂 ^{まり} 真理

はじめに

セル成型育苗は狭い面積および少量の培土で短期間に大量の育苗が可能であり、かつ、作業工程の機械化に適応できることから省力化・効率化が期待できる。しかし、特定の施設において大量の苗を高密度に生産するため、従来は圃場で問題にならなかった病害が発生している。

アブラナ科野菜のセル育苗では、キャベツにおいて *Alternaria brassicicola** を病原とする黒すす病が多発している (窪田・我孫子, 1998; 2000)。また、ハクサイセル成型苗やコマツナにおいて、炭疽病 (*Colletotrichum higginsianum*) が発生している (中野, 2001)。これらの病害は従来の育苗現場および圃場において問題とされてきた病害ではないため、抵抗性品種の育種や防除剤の開発および農薬の登録が遅れている。そのため、黒すす病には種子消毒およびポリオキシシン AL 水溶剤等による防除が一般的な防除法となっている (窪田, 2001; 黒田, 2001)。近年、病原菌の攻撃に対する宿主植物の防御機構を明らかにすることで、植物の防御応答を利用した病害防除法の開発が試みられている。このような植物自身が有する防御・免疫機構を活性化して病害を防除する病害防除剤はプラントアクティベーター (プラントディフェンスアクティベーター, 抵抗性誘導剤) と呼ばれ、これまでにオリゼメート (プロベナゾール, PBZ: 明治製菓), バイオン (アシベンゾラル-S-メチル, ASM, BTH: シンジェンタジャパン, 現在は農薬登録抹消), プイゲット (チアジニル, TDL: 日本農薬) が商品化され、イソチアニル (バイエルクロップサイエンス) が開発中である。

プラントアクティベーターは植物がもつ内在性の防御システムを活性化して病害を防除する化合物であり、①複数の病原菌に対して予防的な効果がある (作用スペクトルが広い), ②耐性菌の出現率が極めて低い, ③防除効果が長期間持続する, ④生態系自体への直接の影響は

少ないという特徴を有している。一方で、プラントアクティベーターのリード化合物の探索および候補化合物の評価が、殺菌性の農薬と比較して困難なため、実用化に至った化合物は限られている。筆者の研究グループは植物の病害防御応答遺伝子のプロモーター領域をレポーター遺伝子と融合して植物に導入し、植物の防御システムをセンサーとして利用したプラントアクティベーターのスクリーニングシステムを開発した (鳴坂ら, 2007)。さらに、シロイヌナズナのストレス応答性遺伝子約 1,200 個を選抜し、プラントアクティベーターの作用および効果を評価するためのシロイヌナズナ 1.2 K マイクロアレイキットを構築した。

このように、環境負荷低減型の病害防除剤のスクリーニングシステムの開発が進んだことから、プラントアクティベーターを探索し、その効果、適用範囲、処理方法を検討する必要が出てきた。また、ハクサイのゲノムリソースを整備して病原菌の攻撃に対するハクサイの防御応答機構を遺伝子レベルで解析し、プラントアクティベーターの効果的な利用法の開発を試みている。本稿ではプラントアクティベーターによるハクサイ炭疽病および黒斑病の防除の可能性を論じ、病害抵抗性を利用した病害防除技術の研究の現状について紹介する。

I モデル実験植物による知見

ハクサイとシロイヌナズナは 1450 ~ 2040 万年前に共通の祖先から分岐したと考えられている。筆者らはハクサイ EST の配列を解析し、両種の遺伝子配列間には高い相同性があることを明らかにした。これらの知見から、シロイヌナズナで得た情報をハクサイに利用することを考えた。

炭疽病菌と黒斑病菌はシロイヌナズナを用いた植物病理学の最適なモデル実験系として研究が行われてきた。ゲノム解読が完了したシロイヌナズナ生態型コロニア (Col-0) は黒斑病に抵抗性であるが、Col-0 のファイトアレキシンである camalexin の合成系欠損変異体 *pad3-1* は黒斑病に対して罹病性に変化する (Thomma et al., 1998)。この *pad3-1* にメチルジャスモン酸

The Effects of Plant Activators on Leaf Spot and Anthracnose of Chinese Cabbage. By Yoshihiro NARUSAKA, Mari NARUSAKA

(キーワード: アシベンゾラル-S-メチル, エテフォン, サリチル酸, ジャスモン酸, 誘導抵抗性, *Alternaria brassicicola*, *Colletotrichum higginsianum*)

* キャベツを寄主とするときは黒すす病, ハクサイでは黒斑病。

(MeJA) を処理すると、黒斑病菌に対する抵抗性が回復した。これに対して、サリチル酸シグナル伝達経路 (SA 経路) を活性化する 2,6-ジクロロイソニコチン酸 (INA) を *pad3-1* に処理しても本菌に対して抵抗性は回復できなかった。また、本菌を接種した Col-0 および変異体におけるマイクロアレイ解析により、ジャスモン酸およびエチレンシグナル伝達経路 (JA および ET 経路) に関連する遺伝子群の発現が認められた (NARUSAKA et al., 2003)。以上から、黒斑病に対する抵抗反応には JA および ET 経路の活性化が必要であると考えられている。

一方、炭疽病については筆者の研究グループによって、シロイヌナズナ-炭疽病菌のモデル実験系が提唱された (NARUSAKA et al., 2004)。本菌は感染初期には宿主に活物寄生し、その後、腐生寄生に生活環を変化させるユニークな菌である。また、このような菌の生活環の変化に対応して宿主側も抵抗反応を変化して対応している可能性が示唆された (NARUSAKA et al., 2006 b)。

炭疽病菌を接種、または、SA, エテフォンあるいは MeJA 処理したシロイヌナズナのマイクロアレイ解析の結果をもとにした各処理間の相関解析により、炭疽病菌の感染初期に宿主植物において SA 経路の活性化が認められた (表-1)。その後、感染ステージが進行するに従い、ET 経路を活性化し、これに反比例して、SA 経路の活性は減衰した (NARUSAKA et al., 2006 b)。また、筆者らは 1.2 K シロイヌナズナマイクロアレイにより、Col-0 への INA および ASM 処理は SA 処理と相関が高いことを明らかにしている (NARUSAKA et al., 2006 a)。以上により、ASM を宿主へ前処理し、SA 経路を活性化することにより、炭疽病を防除できる可能性が推察された。

II 処理および発病調査法

1 薬剤処理および菌の接種

ハクサイは 22℃, 12 時間明暗下で栽培し、播種後 16 日で実験に供した。MeJA (和光純薬) 溶液、エテフ

オン (2-chloroethylphosphonic acid : Sigma) 溶液、ASM [バイオン顆粒水和剤 : ノバルティス (現シンジエントジャパン) より分譲] 液, TDL (ブイゲット粒剤 : 日本農業) 液, PBZ (オリゼメート粒剤 : 明治製菓) 液, DL-3-amino-n-butyric acid (BABA, 関東化学) 溶液および豊作物語 (アサヒビール) を植物全体に噴霧または灌水処理した。対照区として DW を処理した。薬剤等処理 1 日または 3 日後に 5×10^5 孢子/ml の炭疽病菌 (MAFF 305635), または 5×10^5 孢子/ml の黒斑病菌 (O-264 : 鳥取大学尾谷教授より分譲) の分生孢子懸濁液を噴霧接種し、22℃ 温室下に静置した。接種 6 日後に発病度および防除価を検定した。

2 発病調査法

表-2 ~ 5 に示した発病調査は本葉第 1 位と第 2 位について以下の判定基準により行った。なお、各処理について少なくとも 3 回反復した。また、結果については Dunnett の方法により有意水準 5% で多重検定を行った。

0 : 病斑を認めない。1 : 病斑がわずかに認められる。2 : 病斑が葉面積の 1/4 未満を占める。3 : 病斑が葉面積の 1/4 ~ 1/2 未満を占める。4 : 病斑が葉面積の 1/2 以上を占める。5 : 枯死。

発病度 = $\{ \sum (\text{指数} \times \text{程度別発病株}) / (5 \times \text{調査株数}) \} \times 100$

III 炭疽病の防除

ASM はこれまでに処理後 24 時間以内に処理植物の防御応答を活性化することが知られている (LAWTON et al., 1996 ; NARUSAKA et al., 1999)。そこで、ハクサイに ASM を前処理し、24 時間後に炭疽病菌を接種した。また、ASM の効果の比較として、ハクサイに ET 経路を活性化させるエテフォンおよび JA 経路を活性化させる MeJA を処理し、同様に炭疽病菌を接種した。供試したハクサイは、炭疽病に中程度抵抗性の '黄ごころ 85' (タキイ種苗), 高感受性の '無双' (タキイ種苗) である (中野, 2000)。その結果、0.025 mg a.i./ml の ASM 処理におい

表-1 炭疽病菌接種およびシグナル物質処理したシロイヌナズナのマイクロアレイ解析による相関係数を用いた病害応答診断

処理	0.1 mM MeJA				1 mM エテフォン				5 mM SA			
	2 時間	5 時間	10 時間	24 時間	2 時間	5 時間	10 時間	24 時間	2 時間	5 時間	10 時間	24 時間
炭疽病菌 ^{a)}												
5 時間	-0.136	0.105	-0.039	-0.444	0.126	0.395	0.314	-0.084	0.399	0.453	0.544	0.347
10 時間	-0.297	-0.128	0.123	-0.414	-0.144	0.219	0.266	-0.244	0.288	0.394	0.482	0.298
24 時間	0.258	0.060	0.150	0.454	0.231	0.277	0.304	0.345	0.227	0.087	0.014	0.160

^{a)} 炭疽病菌 *Colletotrichum higginsianum* (MAFF305635) (5×10^5 spores/ml) を噴霧接種した。値が 1 (または -1) に近いほど正 (または負) の相関があるといえる。

では、‘黄ごころ 85’では防除価 66.2, ‘無双’では防除価 53.6 にとどまったが、0.05 および 0.1 mg a.i./ml の ASM 処理においては‘黄ごころ 85’ではほとんど病徴が認められず、100 に近い防除価を示した(表-2)。「無双」においても防除価 80 以上を示した。これに対して、MeJA を前処理した試験区は、対照区と同等かそれ以上の激しい病斑形成が認められた。また、エテフォンについては 1 mM および 2.5 mM 処理で若干の発病抑制が認められた。プラントアクティベーターはその処理により、まれに葉害を生じることが知られているが、上記の薬剤処理において葉害は認められなかった。

次に、ASM 以外で現在市販されているプラントアクティベーター効果が報告されている物質 (TDL, PBZ, 豊作物語, BABA) について検討した(表-3, 4)。PBZ およびその代謝物である BIT は処理後 2~4 日以内にシロイヌナズナの防御応答を活性化することが知られている (YOSHIOKA et al., 2001)。そこで、ハクサイに TDL および PBZ を前処理 (葉面散布または灌水処理) し、3 日後に炭疽病菌を噴霧接種した。その結果、今回の実験条件では両品種のいずれにおいても、これらによる炭疽病菌を防除する効果は認められなかった。また、以上の処理について葉害は認められなかった。

効果を示さなかった理由として、①ハクサイに抵抗性

表-2 炭疽病に対する薬剤の防除効果 (葉面散布)

ハクサイ品種	処理	発病度 (%)	防除価 (%)
黄ごころ 85	水	99.4	
	0.025 mg a.i./ml ASM	33.6 *	66.2
	0.05 mg a.i./ml ASM	3.6 *	96.3
	0.1 mg a.i./ml ASM	0.9 *	99.1
	0.1 mM MeJA	100	- 0.6
	0.25 mM MeJA	100	- 0.6
	1 mM エテフォン	80 *	19.5
	2.5 mM エテフォン	75 *	24.5
	無双	水	100
0.025 mg a.i./ml ASM		46.4 *	53.6
0.05 mg a.i./ml ASM		16.5 *	83.5
0.1 mg a.i./ml ASM		14.2 *	85.8
0.1 mM MeJA		100	0
0.25 mM MeJA		100	0
1 mM エテフォン		94.3	5.7
2.5 mM エテフォン		80.8 *	19.2

ハクサイに薬剤を葉面散布して 1 日後に炭疽病菌 *Colletotrichum higginsianum* (MAFF305635) (5×10^5 spores/ml) を噴霧接種した。* Dunnett の方法により有意水準 5% で多重検定を行った。

を誘導するための両剤の濃度が至適ではなかった。②両剤は土壌混和もしくは土壌灌水処理で効果を示すことが報告されており、葉面散布では細胞内への薬剤浸透性の問題などにより、十分な効果を示さなかった。しかし、今回の処理法では灌水処理においても効果が認められなかった。③両剤処理によるハクサイに抵抗性を誘導するための期間が十分ではなかった。④PBZ と TDL は主にイネの病害を対象としており、ハクサイ炭疽病には効果を示さなかった等が考えられる。PBZ は SA 経路の上流に作用し、防御応答を活性化することが明らかになっている (YOSHIOKA et al., 2001)。それにより、PBZ は *priming effector* として機能し、その処理により病原菌の侵入などの刺激に対して効果的に反応できる状態になると考えられている (岩田, 2004)。

表-3 抵抗性誘導物質などによる炭疽病の防除効果 (葉面散布)

ハクサイ品種	処理	発病度 (%)	防除価 (%)
黄ごころ 85	水	100	
	0.1 mg a.i./ml TDL	100	0
	0.1 mg a.i./ml PBZ	96.7	3.3
	豊作物語	100	0
無双	水	100	0
	0.1 mg a.i./ml TDL	100	0
	0.1 mg a.i./ml PBZ	100	0
	豊作物語	100	0

ハクサイに薬剤を葉面散布して 3 日後に炭疽病菌 *Colletotrichum higginsianum* (MAFF305635) (5×10^5 spores/ml) を噴霧接種した。* Dunnett の方法により有意水準 5% で多重検定を行った。

表-4 抵抗性誘導物質などによる炭疽病の防除効果 (灌水処理)

ハクサイ品種	処理	発病度 (%)	防除価 (%)
黄ごころ 85	水	100	
	0.1 mg a.i./ml TDL	100	0
	0.1 mg a.i./ml PBZ	100	0
	10 mM BABA	58 *	42
無双	水	100	0
	0.1 mg a.i./ml TDL	100	0
	0.1 mg a.i./ml PBZ	100	0
	10 mM BABA	55 *	45

ハクサイに薬剤を灌水処理して 3 日後に炭疽病菌 *Colletotrichum higginsianum* (MAFF305635) (5×10^5 spores/ml) を噴霧接種した。* Dunnett の方法により有意水準 5% で多重検定を行った。

これに対して、ASM は処理後、速やかに SA 経路を活性化することが報告されている。また、PBZ を主成分とするオリゼメートはイネ、キュウリ、ハクサイ等の病害に対して農薬登録があり、特にハクサイについてはハクサイ軟腐病に効果があるとされている。一方、ASM もハクサイ軟腐病に効果があるとの報告がある (PARK et al., 2005)。ハクサイ軟腐病には両剤とも効果が報告されているにもかかわらず、炭疽病については効果が異なる。このことは、炭疽病と軟腐病のハクサイへの感染行動の違いや、両剤のハクサイへの作用または両剤の処理により誘導される植物の防御応答のタイミングの差が影響を与えたと考えられる。また、TDL を主成分とするブイゲットは主にイネの病害を対象としており、現時点での適用範囲は限定的である。今後その適用範囲の拡大が期待されるが、今回の実験では、TDL 処理による、ハクサイ炭疽病に対する防除効果は認められなかった。

BABA は植物に処理することで病害抵抗性を誘導し、多くの作物の病害において防除効果があることが報告されている (COHEN, 2002)。今回の実験では BABA の灌水処理により防除価 40 程度の防除効果が示された。筆者らはマイクロアレイ解析により、BABA は SA 経路を活性化することを明らかにしており、本剤のハクサイへの処理により SA 経路が活性化され、炭疽病を防除したと考えている。

植物活性資材として販売されている「豊作物語」はビール酵母の細胞壁を主成分とすることから、その処理によりエリシター効果が期待できる。これまでに、うどんこ病、レタス軟腐病や斑点細菌病の防除に効果があるとの報告がある。今回の実験条件では両品種のいずれにおいても、炭疽病を防除する効果は認められなかったが、今後の研究により、総合的病害虫管理 (IPM) プログラムに即した環境負荷低減型の農業資材としての可能性を期待したい。

以上の結果から、炭疽病に対する防除に ASM 処理による SA 経路を中心とした防御反応の活性化が有効であることが考えられた。一方で、MeJA 処理による JA 経路の活性化は炭疽病の発病を促進することが明らかになった。JA と SA 経路は拮抗的に作用すると考えられており (NIKI et al., 1998)、MeJA の前処理による JA 経路の活性化により SA 経路が一時的に遮断され、炭疽病菌の植物への侵入 (感染) を許容したのと考えられる。このことから MeJA は炭疽病菌が感染するためのサプレッサーとして機能したと考えることもできる。

IV 黒斑病の防除

黒斑病に対するプラントアクティベーターの防除効果について検討した。供試したハクサイ品種は黒斑病に高感受性の‘無双’ (タキイ種苗) と‘京都 3 号’ (タキイ種苗) である。ハクサイに ASM, エテフォンまたは MeJA を前処理 (葉面散布) し、24 時間後に黒斑病菌を噴霧接種した。その結果、0.1 mM および 0.25 mM の MeJA 処理においては、接種 6 日後に‘無双’で防除価が約 60, ‘京都 3 号’では 50 ~ 60 であった (表-5)。エテフォンについては 1 mM および 2.5 mM 処理において‘無双’ではそれぞれ 37.7, 44.7 の防除価を示し、‘京都 3 号’ではそれぞれ 48.5, 42.9 の防除価を示した。これに対して、0.05 および 0.1 mg a.i./ml の ASM 処理においては対照区よりも激しい病斑形成が認められた。以上の結果より、MeJA およびエテフォン処理によって黒斑病を完全に抑制することはできないが、予防的な処理には使用可能であることが示された。また、以上の薬剤処理について薬害は認められなかった。

前述のとおり、シロイヌナズナによる実験において、黒斑病に対する防御応答シグナル伝達経路は JA 経路を中心とすることが提唱されている。また、JA と ET 経路は協調的に働くことが知られており、本実験の結果はハクサイにおいても、黒斑病に対する防御応答には JA および ET 経路が重要であることを示唆している。一方で、炭疽病菌とは正反対に ASM による SA 経路の活性

表-5 黒斑病に対する薬剤の防除効果 (葉面散布)

ハクサイ品種	処理	発病度 (%)	防除価 (%)
無双	水	64.2	
	0.05 mg a.i./ml ASM	90.4 *	- 40.8
	0.1 mg a.i./ml ASM	95 *	- 47.9
	0.1 mM MeJA	25.5 *	60.4
	0.25 mM MeJA	26.7 *	58.5
	1 mM エテフォン	40 *	37.7
	2.5 mM エテフォン	35.6 *	44.7
京都 3 号	水	60	
	0.05 mg a.i./ml ASM	84.3 *	- 40.5
	0.1 mg a.i./ml ASM	95.5 *	- 59.1
	0.1 mM MeJA	23.5 *	60.9
	0.25 mM MeJA	27.9 *	53.6
	1 mM エテフォン	30.9 *	48.5
	2.5 mM エテフォン	34.3 *	42.9

ハクサイに薬剤を葉面散布して 1 日後に黒斑病菌 *Alternaria brassicicola* (O-264) (5×10^5 spores/ml) を噴霧接種した。
* Dunnett の方法により有意水準 5 % で多重検定を行った。

化は黒斑病菌の発病を助長することが示された。

V ハクサイの防御応答遺伝子

ハクサイのゲノム解析は国際コンソーシアム形式で進められていたが、最近、中国により解析が完了したとの報告があった。筆者らは独自にハクサイの完全長 cDNA や EST を収集してハクサイゲノムリソースの整備を進めると同時に、ハクサイマイクロアレイを構築してハクサイにおける病害防御応答遺伝子群の解析や、マーカー遺伝子の探索を行っている。既に SA 経路のマーカーとしてシロイヌナズナの *PR-1* と同性的の高い *BrPR-1* 遺伝子、ET/JA 経路のマーカーとしてシロイヌナズナの *PDF1.2* と同性的の高い *BrPDF1.2* 遺伝子を得た。ハクサイの病害の防除に適応するプラントアクティベーターの開発に、これらマーカー遺伝子は有用であると考えられ、今後はハクサイゲノムリソースを利用したプラントアクティベーターの開発・評価が期待される。

また、筆者らはハクサイのゲノム情報を格納したデータベース ABRANA (Arabadopsis and Brassica Network Access) を理化学研究所および野菜茶業研究所と共同開発した (近日公開予定)。さらに、メーリングリスト “Brassica” によりアブラナ科作物の研究者間の情報発信の場を提供している。以上についてご興味のある方は筆者までご一報いただければ幸いです。

VI 炭疽病に対する抵抗性遺伝子の発見と育種への利用

筆者らは、炭疽病菌に対応する抵抗性遺伝子が、シロイヌナズナのゲノム上に二つ存在することを発見した (NARUSAKA et al., 2009)。また、これら二つの遺伝子産物 (蛋白質) が協調的に病原体の認識と防御応答に関与すると同時に、これら蛋白質がナス科作物の重要病害である青枯病とトマト斑葉細菌病の認識と防御応答にも関与していることを明らかにした。この成果は、植物の異なる二つの蛋白質が協力して、3種の病原体の攻撃を認識し、防御応答を発揮することを世界で初めて明らかにしたものである。

これまで一つの抵抗性遺伝子を植物に形質転換しても、病害抵抗性を付与できないか、または、抵抗性を付与できても植物が矮小化することが報告されていたが、これら二つの遺伝子を同時に植物に導入することで植物が正常に生育し、かつ複数の病原体に対する病害抵抗性植物を開発することが可能となった。筆者らはこれら遺伝子セットを形質転換したコマツナが炭疽病菌に抵抗性になることを立証している。今後、この原理に基づいた

病気に強い作物の開発が期待できる。

おわりに

プラントアクティベーターは植物に抵抗性を付与することで病害を防除することから、対象病害が広範囲に及ぶと考えられる。プラントアクティベーターを予防的に使用することで、農薬の散布回数を軽減することも可能となる。しかし、炭疽病と MeJA、黒斑病と ASM のように逆に作用することも考慮する必要がある。また、プラントアクティベーターがそれほど普及しない背景の一つには、その防除効果の強度に比例して処理葉の黄化、生育障害等の薬害を生じることがある。プラントアクティベーターの普及には、薬害を減らすために効果的なセーフナーおよび展着剤の開発や、有効な処理方法の検討が必須である。さらに、特異的な防御シグナル伝達経路の急激な活性化ではなく、基礎的抵抗性のレベルを緩やかに活性化するプラントアクティベーターや、イネ以外の作物にも有効な priming effector 活性を有するプラントアクティベーターの開発が求められる。

プラントアクティベーターは従来の殺菌性の農薬のような高度な防除価は期待できないかもしれない。しかし、消費者の環境意識の向上と安全な生産物に対する需要、環境保全型農業の流れの加速、関連産業の環境保全型資材の研究開発の促進などにより、環境負荷低減型の病害防除剤であるプラントアクティベーターの開発が求められている。特に、野菜や果樹の病害に使用できるプラントアクティベーターはほとんど存在せず、新剤の開発や農薬登録が切望されている。今後は、病害の発生子察、プラントアクティベーターと殺菌性農薬による効果的な農薬散布、抵抗性遺伝子や防御応答遺伝子を利用した病害抵抗性作物の (分子) 育種を組み合わせた総合的な病害防除対策が必要である。本稿がその一助になれば幸いです。

最後に、本研究の一部は (独) 生物系特定産業技術研究支援センターの「新技術・新分野創出のための基礎研究推進事業」、NEDO 産業技術研究助成事業、科研費 (21580060, 21780038) の支援により行った。

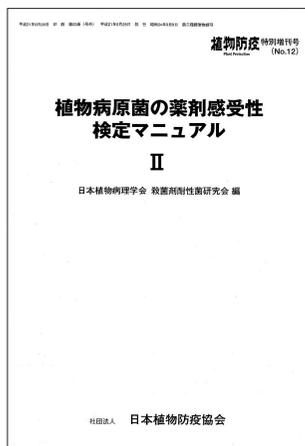
引用文献

- 1) COHEN, Y. R. (2002): *Plant Disease* 86: 448 ~ 457.
- 2) 岩田道顕 (2004): 植物細胞工学別冊 新版分子レベルからみた植物の耐病性, 秀潤社, 東京, p.150 ~ 154.
- 3) 窪田昌春 (2001): 今月の農業 45(9): 19 ~ 23.
- 4) ————・我孫子和雄 (1998): 関西病虫研報 40: 53 ~ 63.
- 5) ———— (2000): 野菜・茶業試験場研究報告 15: 1 ~ 10.
- 6) 黒田克利 (2001): 今月の農業 45(9): 24 ~ 27.
- 7) LAWTON, K. A. et al. (1996): *Plant J.* 10: 71 ~ 82.
- 8) 中野智彦 (2000): 農情情報 107: 4.

- 9) ——— (2001) : 関西病虫研報 43 : 53 ~ 54.
 10) NARUSAKA, M. et al. (2006 a) : Plant Biotechnol. 23 : 321 ~ 327.
 11) ——— et al. (2006 b) : ibid. 23 : 503 ~ 508.
 12) ——— et al. (2009) : Plant J. 60 : 218 ~ 226.
 13) NARUSAKA, Y. et al. (1999) : Ann. Phytopathol. Soc. Japan 65 : 116 ~ 122.
 14) ——— et al. (2003) : Plant Cell Physiol. 44 : 377 ~ 387.
 15) ——— et al. (2004) : Mol. Plant-Microbe Interact. 17 : 749 ~ 762.
 16) 鳴坂義弘ら (2007) : 植物防疫 61 : 537 ~ 541.
 17) NIKI T. et al. (1998) : Plant Cell Physiol. 39 : 500 ~ 507.
 18) PARK, Y.-S. et al. (2005) : J. Biochem. Mol. Biol. 38 : 748 ~ 754.
 19) THOMMA, B. P. H. J. et al. (1998) : Proc. Natl. Sci. USA 95 : 15107 ~ 15111.
 20) YOSHIOKA, K. et al. (2001) : Plant J. 25 : 149 ~ 157.

！ 新刊 ！

植物防疫特別増刊号 No.12
植物病原菌の薬剤感受性検定マニュアル II



日本植物病理学会 殺菌剤耐性菌研究会 編
 B5判 175ページ
 価格：3,150円（税込）

◆主な殺菌剤に対するイネ、ムギ、マメ類、野菜、果樹等の主要な病原菌の感受性検定方法を詳しく解説した第2弾。

内容：イネいもち病：MBI-D剤, QoI剤
 コムギ赤かび病菌：ベンゾイミダゾール剤
 マメ類灰色かび病：フルアジナム剤
 テンサイ褐斑病菌：DMI剤
 野菜類灰色かび病菌：メバニピリム剤
 その他31種類の病原菌と薬剤の組み合わせについて解説
 付録：殺菌剤耐性菌に関する国内文献集

お問い合わせとご注文は
 社団法人 日本植物防疫協会 出版情報グループ 〒170-8484 東京都豊島区駒込1-43-11
 郵便振替口座 00110-7-177867 TEL 03-3944-1561 FAX 03-3944-2103
 ホームページ：http://www.jppe.or.jp/ メール：order@jppe.or.jp