

# カラスウリに新発生した *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属 うどんこ病菌とキュウリに発生する同亜属菌の異同 および自然界における相互感染の可能性

東京都農林総合研究センター 星<sup>ほし</sup> 秀<sup>ひで</sup> 男<sup>お</sup>\*

## はじめに

東京都では、*Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌（以下 OR 菌）によるキュウリうどんこ病が、2005 年の初確認以来、都内の広範な産地に分布している（星ら、2009 a）。OR 菌は、従来キュウリに6月中下旬以降発生している *Oidium* 属 *Firoidium* 亜属菌（以下 OF 菌）に先行し、4～6月に激しく発生するため、キュウリでのうどんこ病発生期間が長期化し、生産上の大きな問題となっている。筆者の調査では、OR 菌は、東京都においては、キュウリのほかにジニア、ダリア、メランポジウム、ヒマワリ等キク科植物7種、オミナエシ（オミナエシ科）、トレニア（ゴマノハグサ科）、パンジー（スマレ科）等、科を跨いだ広範な植物にも発生が認められる。しかし接種試験において、上記植物上の OR 菌とキュウリ OR 菌間での相互感染は認められず、これまでキュウリ上での OR 菌の伝染環や発生生態は不明な点が多かった。しかしながら、これら OR 菌発生生態を調査する中で、2008年11月にカラスウリ（*Trichosanthes cucumeroides*；ウリ科）上に OR 菌の発生を認めた。カラスウリには、OR 菌の発生は未記録であっただけでなく、東京都ではキュウリ以外のウリ科植物での OR 菌の発生は、2005年に育苗中のカボチャで確認したのみであり、野生植物であるカラスウリがキュウリに発生する OR 菌の伝染環を担う宿主の一つとなっている可能性が考えられた。そこで、カラスウリ上の OR 菌の形態的特徴、分子系統学的特性およびキュウリを含む各種植物への病原性等について調査し、キュウリ OR 菌との異同を比較し、圃場における両 OR 菌の相互感染の可能性について検討した（星ら、2012（一部））。

なお、BRAUN and COOK（2012）は、うどんこ病菌の分

類に関して大幅な改訂を提唱し、*Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属（完全世代：*Golovinomyces* 属菌）は *Euoidium* 属へ、*Oidium* 属 *Fibroidium* 亜属（同：*Podspheara* 属菌）は *Fibroidium* 属へと、不完全世代の亜属を属レベルに格上げした。しかしながら、この分類体系の改変は、うどんこ病菌すべての種についての見直しを終了しておらず、特に、*Golovinomyces* 属菌に関しては、唯一 *G. orontii* (Castagne) Heluta の不完全世代が *Euoidium violaea* (Pass.) U. Braun & R. T. A. Cook に改められたのみであり、他の *Golovinomyces* 属菌不完全世代は引き続き *Oidium* 属の学名が付与されている。したがって、BRAUN and COOK（2012）の分類改変は現在経過途中の段階にあると考えられ、本稿での菌の学名表記については、BRAUN（1995）、COOK et al.（1997）、高松（2002）および佐藤・堀江（2009）に従っている。

## I カラスウリにおける OR 菌の病徴および発生状況

カラスウリに発生した *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属菌（OR 菌）によるうどんこ病の病徴は、葉に、厚く、やや盛り上がった白色、粉状の菌叢を生じる。菌叢は古くなると灰白色となり、病葉は黄化する（口絵①）。閉子のう殻の形成はカラスウリの生育期間中から12月中旬に地上部が枯死した後も認められなかった。OR 菌の発生を確認したカラスウリから、直線距離で50～100 m離れた2箇所のカラスウリでうどんこ病の発生状況と菌種を調査した結果、1箇所では、既報（AMANO, 1986）の *Oidium* 属 *Fibroidium* 亜属菌（*Sphaerotheca fuliginea*）のみの発生であり、もう1箇所ではうどんこ病が発生していなかった。なお、カラスウリ葉上での OR 菌（以下、カラスウリ OR 菌）と OF 菌の病徴、標徴および発生程度の間には目視観察による差異は認められなかった。

## II カラスウリ上の OR 菌の形態的特徴と分類学的所属

病原菌の形態観察は、佐藤（2002）の方法に、発芽管の観察方法は平田（1942；1955）の方法に準拠した。カラスウリ OR 菌の菌糸は宿主の葉表側に表生し、菌糸上

First Recorded Occurrences of Powdery Mildew on *Trichosanthes cucumeroides* Caused by *Oidium* subgenus *Reticuloidium* and Comparison with the Subgenus on Cucumber in Tokyo and Possibility of Reciprocal Infection of Both Subgenus on the Field.  
By Hideo HOSHII

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

\* 現所属：東京都総務局小笠原亜熱帯農業センター

に直立した分生子柄先端に分生子を鎖生する。分生子は無色、単胞でフィブロシン体を欠き、長楕円形～樽形、大きさは長径 28.8～38.8 μm、短径 15.0～20.0 μm (平均 33.7 × 17.6 μm)、分生子の長径と短径の比率 (L/W 比) は 1.91 であった。分生子の発芽管は、分生子片端から直線的に伸長し、その先端または中間部に突起状の付着器を形成する *Cichoracearum* 型であった。分生子柄は円筒形で、基部で湾曲せず、foot-cell の大きさは、長さ 55.0～140.0 μm、幅 10.0～12.5 μm (平均 97.9 × 11.1 μm) であった。菌糸上の付着器は突起状～乳頭状で明瞭に観察された。一方、東京都産キュウリ OR 菌の形態的特徴は、分生子の形状、分生子の発芽管および菌糸の付着器

はいずれもカラスウリ OR 菌と同様の形態を示し、分生子の大きさは 29.2～40.6 × 15.4～19.9 μm (平均：33.9 × 17.5 μm)、L/B 比は 1.94、分生子柄の foot-cell の大きさは、71.4～145.9 × 9.8～12.1 μm (平均：100.4 × 10.9 μm) とほぼ同一であった (表-1, 2, 図-1)。

以上のように、カラスウリ上に発生したうどんこ病菌 (OR 菌) の形態は、Cook et al. (1997) による *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属、Braun (1995) による *Golovinomyces cichoracearum* var. *cichoracearum* および *G. orontii* の不完全世代 (= *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属) の記載とほぼ一致した (表-1, 2)。本邦においてカラスウリに寄生するうどんこ病菌として、AMANO (1986) は、

表-1 カラスウリうどんこ病菌と東京都産キュウリ OR 菌および既知種の形態比較 (1)

菌名	分生子形成様式	分生子の形状	フィブロシン体の有無	発芽管の形状	菌糸上の付着器の形状
カラスウリ OR 菌	鎖生	長楕円形～樽形	なし	<i>Cichoracearum</i> 型	突起状～乳頭状で明瞭
東京都産キュウリ OR 菌	鎖生	楕円形, 長楕円形～樽形	なし	<i>Cichoracearum</i> 型	乳頭状で明瞭
<i>Oidium</i> 属 <i>Reticuloidium</i> 亜属 <sup>a)</sup>	鎖生	楕円形～円筒形, 樽形	なし		乳頭状～突起状 時に不明瞭
<i>Golovinomyces cichoracearum</i> var. <i>cichoracearum</i> <sup>b)</sup>	鎖生	長卵形～樽形, 円筒形	なし	分生子片側から生じる 単純・直線状 先端やや広がる まれにやや肥大する	乳頭突起状
<i>Golovinomyces orontii</i> <sup>b)</sup>	鎖生	楕円形、長楕円形 長卵形	なし	分生子片側から生じる 直線、曲線など形状は 変化に富む	乳頭突起状

<sup>a)</sup> COOK et al. (1997).

<sup>b)</sup> BRAUN (1995).  
空欄は記載なし.

表-2 カラスウリうどんこ病菌と東京都産キュウリ OR 菌および既知種の形態比較 (2)

菌名	分生子		foot-cell	
	大きさ (μm)	L/w 比	形状	大きさ (μm)
カラスウリ OR 菌	28.8～38.8 × 15.0～20.0 (平均：33.7 × 17.6)	1.91	円筒形 基部で湾曲しない	55～140 × 10～12.5 (平均：97.9 × 11.1)
東京都産キュウリ OR 菌 <sup>a)</sup>	29.2～40.6 × 15.4～19.9 (平均：33.9 × 17.5)	1.94	円筒形 基部で湾曲しない	71.4～145.9 × 9.8～12.1 (100.4 × 10.9)
<i>Oidium</i> 属 <i>Reticuloidium</i> 亜属 <sup>b)</sup>			単一で直立する	
<i>Golovinomyces cichoracearum</i> var. <i>cichoracearum</i> <sup>c)</sup>	25～42 × 14～22	2 前後	円筒形、真直、 時に基部で湾曲	(40～) 50～80 (～140) × 9～15
<i>Golovinomyces orontii</i> <sup>c)</sup>	25～40 × 15～23	2 をやや 下回る	円筒形、真直、 時に基部で湾曲	40～100 × 10～13

<sup>a)</sup> 8 菌株の平均値.

<sup>b)</sup> COOK et al. (1997).

<sup>c)</sup> BRAUN (1995).  
空欄は記載なし.

*Erysiphe communis* と *Sphaerotheca fuliginea* (不完全世代は *Oidium* 属 *Fibroidium* 亜属に該当) を記録しているが, *Oidium* 属 *Reticulooidium* 亜属の発生は筆者らの報告が最初である。本研究において接種による自然病徴の再現および接種病斑上の菌体と接種菌の形態的一致を確認したので, 新病害として病名をうどんこ病 (Powdery mildew) と命名することを提案した (星ら, 2009 b ; 2012)。

### III カラスウリ OR 菌の分子系統学的特性

カラスウリ OR 菌の rDNA-ITS 領域の塩基配列を調査し, キュウリを初めとした各植物上の OR 菌との系統解析を行った結果, カラスウリ OR 菌の rDNA-ITS 領域の塩基配列は, 接種試験に供試した東京都産 *Oidium* 属



図-1 カラスウリうどんこ病菌の形態  
左: 表生菌糸から直立する分生子柄と鎮生する (bar ; 100  $\mu$ m).  
右: 分生子 (a) および分生子の発芽管 (b) (bar ; 30  $\mu$ m).

*Reticulooidium* 亜属キュウリうどんこ病菌と 100% の同一性を示し, 既知の配列の中では神奈川県産キュウリ菌 (GenBank Accession No. AB427187 ; UCHIDA et al., 2009) と 100% 一致した。また, TAKAMATSU et al. (2006) による *Golovinomyces* 属菌の分子系統学的分類において, カラスウリ, キュウリの両 OR 菌ともに第 IX 群に所属した (図-2)。

### IV 病原菌の接種試験

カラスウリ OR 菌およびキュウリ OR 菌の相互感染の可能性と, それぞれの宿主範囲を比較するために, 両菌を数種植物に接種した。接種は, いずれの場合も, カラスウリ OR 菌, キュウリ OR 菌を原宿主上で培養し, 形成された分生子を筆で払い落として行った。接種後 24 時間は湿度約 80% 以上の湿室下に保持し, その後は 50 ~ 60% で管理し, 経過を観察した。まず, 室内で育成した実生のカラスウリとキュウリ (品種 '南極 2 号') のそれぞれに接種し, カラスウリ菌の原宿主に対する病原性と両 OR 菌の相互感染の有無を調査した。その結果, カラスウリ OR 菌は, キュウリには接種 8 日後, カラスウリには接種 12 日後に白色粉状の菌叢が発生し, 両植物に対する病原性が確認された。また, キュウリ OR 菌も接種 12 日後にカラスウリ上に白色菌叢を生じた。以上の結果から, カラスウリ, キュウリの両 OR 菌がそれぞれの宿主間で相互感染する可能性が示された。さらに, 両 OR 菌を, シロウリ (2 品種), スイカ, ズッキーニ, セイヨウカボチャ, トウガン, ヘチマ, マクワウリ, メロン, ユウガオの 6 属 9 種 10 品種のウリ科植物,

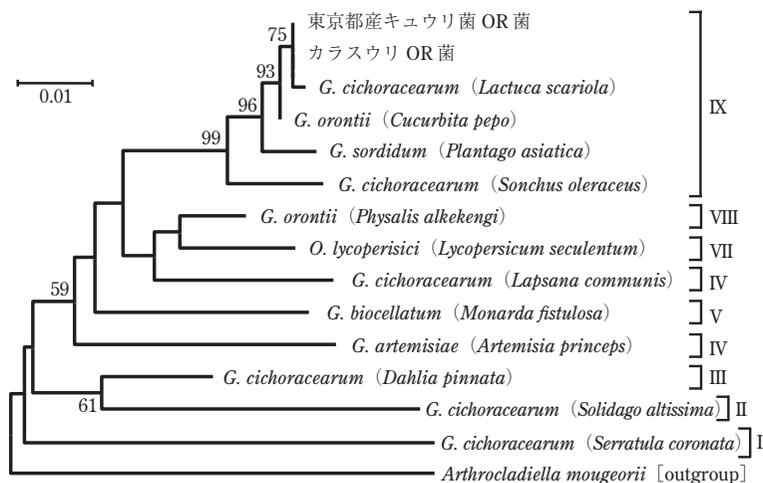


図-2 カラスウリうどんこ病菌および東京都産キュウリ OR 菌と TAKAMATSU et al. (2006) による *Golovinomyces* 属菌の分子系統関係 (各菌種名右の括弧内は宿主学名を, 図右のローマ数字は分類群を表す.)

東京都のキュウリ生産における主要 10 品種（うどんこ病感受性 7 品種，同抵抗性 3 品種；品種の感受性・抵抗性は従来の OF 菌によるうどんこ病に対する評価であり，以下も同様），都内で OR 菌の発生を確認しているジニア，ダリア，ヒマワリ（以上キク科），キンギョソウ，スコパリア（以上ゴマノハグサ科）およびパンジー（スマイレ科）に対して接種を行い，病原性を比較，検討した。

その結果，両 OR 菌のウリ科植物 6 属 9 種 10 品種および花き類 3 科 6 属 6 種に対する病原性は同様であった。すなわち，両 OR 菌はウリ科植物では，セイヨウカボチャ（品種‘ほっこりえびす’），トウガン（‘長とうがん’），マクワウリ（‘金太郎’），メロン（‘ルイス’），ユウガオ（‘10 貫目大丸かんぴょう’）と，シロウリでは供試 2 品種のうち‘さぬき白瓜’の計 4 属 6 種 6 品種に，また花き類ではゴマノハグサ科のスコパリアに対して病原性を有した（表-3，4）。また，両 OR 菌のキュウリ品種に対する接

種試験において，うどんこ病感受性 7 品種に対しては，両菌とも全品種に同様の病原性を示したが，一方，うどんこ病抵抗性 3 品種に対しては，両菌の病原性が明確に異なり，キュウリ OR 菌の接種では菌叢は全く生じなかったが，カラスウリ OR 菌では 3 品種とも接種 6 日後から白色菌叢が豊富に発生した（口絵②，表-5）。

### V 圃場におけるカラスウリ OR 菌とキュウリ OR 菌の発生動向および相互感染の可能性

上述のように，カラスウリ OR 菌およびキュウリ OR 菌の菌学的な検討，分子系統解析および接種試験の結果から，両 OR 菌は極めて近縁であり，自然界において相互に感染し，カラスウリがキュウリ OR 菌の伝染環の一部を担っている可能性があることを明らかにした。さらに，カラスウリ OR 菌が，接種試験ではあるが，うどんこ病抵抗性のキュウリ 3 品種を容易に発病させた見知か

表-3 カラスウリうどんこ病菌およびキュウリ OR 菌のウリ科植物 9 種に対する病原性

植物名	学名 <sup>a)</sup>	品種名	カラスウリ OR 菌 <sup>b)</sup>	キュウリ OR 菌 <sup>b)</sup>
シロウリ	<i>Cucumis melo</i> L. Conmon Group (= var. <i>utilissimus</i> (Roxb.) Duthie et Fuller)	さぬき白瓜	+	+
		ちりめん細長うり	-	-
スイカ	<i>Citrullus lanatus</i> (Thunb). Matsum. & Nakai	紅しずく	-	-
ズッキーニ	<i>Cucurbita pepo</i> L. Melopepo Group	オーラム	-	-
セイヨウカボチャ	<i>Cucurbita maxima</i> Dushesne ex Lam.	ほっこりえびす	+	+
トウガン	<i>Benincasa hispida</i> (Thunb).Cogn.	長とうがん	+	+
ヘチマ	<i>Luffa cylindrica</i> (L.)	太へちま	-	-
マクワウリ	<i>Cucumis melo</i> L. MAKUWA Group (= var. <i>acidulus</i> Naudin)	金太郎	+	+
		ルイス	+	+
メロン	<i>Cucumis melo</i> L.	ルイス	+	+
ユウガオ	<i>Lagenaria siceraria</i> (Moline) Standl.	10 貫目大丸かんぴょう	+	+
キュウリ (対照)	<i>Cucumis sativus</i> L.	南極 2 号	+	+

a) 園芸学会編 (2005).

b) + ; 菌叢を豊富に生じる， - ; 菌叢を生じない.

表-4 カラスウリうどんこ病菌およびキュウリ OR 菌の花き類 3 科 6 種に対する病原性

科名	植物名	学名 <sup>a)</sup>	カラスウリ OR 菌 <sup>b)</sup>	キュウリ OR 菌 <sup>b)</sup>
キク科	ジニア	<i>Zinnia elegans</i> Jacq.	-	-
	ダリア	<i>Dahlia</i> (種間雑種)	-	-
	ヒマワリ	<i>Helianthus annuus</i> L.	-	-
ゴマノハグサ科	キンギョソウ	<i>Antirrhinum majus</i> L.	-	-
	スコパリア	<i>Scoparia</i> sp.	+	+
スマイレ科	パンジー	<i>Viola</i> × <i>wittrockiana</i> Gams	-	-

a) 園芸学会編 (2005).

b) + ; 菌叢を豊富に生じる， - ; 菌叢を生じない.

表-5 カラスウリうどんこ病菌およびキュウリ OR 菌のキュウリ 10 品種に対する病原性

	品種名	カラスウリ OR 菌 <sup>a)</sup>	キュウリ OR 菌 <sup>a)</sup>
感受性 品種	アンコール 10	+	+
	シャープ 1	+	+
	ズバリ 163	+	+
	フレスコ 100	+	+
	プロジェクト X	+	+
	南極 2号	+	+
耐病性 品種	湧泉	+	+
	金星	+	-
	夏すずみ	+	-
	V ロード	+	-

a) + ; 菌叢を豊富に生じる, - ; 菌叢を生じない。

ら、ウリ類植物に発生する OR 菌に新たな菌系の出現が懸念された。

そこで、自然条件下におけるキュウリとカラスウリ間での OR 菌相互感染と、抵抗性品種上での発生の有無を検証するために、2009 年に、OR 菌の発生を初確認した場所のほか 2 箇所のカラスウリ自然植生において、カラスウリの発芽から冬季に自然枯死するまでの期間、カラスウリ上でのうどんこ病の発生消長と発生菌種を調査した。また、2010 年には、東京農総研のビニルハウス内で、キュウリ 2 品種（‘南極 2号’：うどんこ病（OF 菌）感受性品種、‘夏すずみ’：同抵抗性品種）とカラスウリを同時に作付けし、同様の調査を実施し、以下の結果を得た。

### 1 カラスウリ自然植生での発生状況

カラスウリの発芽は、2 箇所（A, B 地点）とも 6 月初旬に確認されたものの、発芽以降、11 月 13 日までうどんこ病の発生は全く認められなかった。その後 A 地点では 11 月 18 日に、B 地点では 12 月 2 日に初めてうどんこ病が発生したが、両地点ともに発病率 8~20%、発病度 2~5 とうどんこ病の発生量は少なかった。12 月 13 日には降霜のためカラスウリが枯死したため、うどんこ病の発生期間は約 1 か月程度であったが、期間中の発生菌種はすべて OR 菌であった。

### 2 同一施設内におけるカラスウリおよびキュウリ上でのうどんこ病発生消長

キュウリは 5 月から 12 月まで、3 回の作付けを行った。うどんこ病感受性品種である‘南極 2号’では、本病の初発は 5 月 24 日に確認され、5 月中は OR 菌が優占、その後は従来の OF 菌の発生比率が高くなるが、OR 菌は 6 月 21 日まで発生が継続した。その後、発生菌種はすべて OF 菌となり、12 月の調査終了（降霜により枯死）まで OR 菌の発生は全く認められなかった。また、うど

んこ病抵抗性品種である‘夏すずみ’では、各作付けにおける生育後期にうどんこ病の発生が認められたが、発生菌種はすべて OF 菌であった（図-3）。これらのうどんこ病の発生消長と、OR, OF 両菌種の優占関係は、東京都の無加温施設栽培キュウリにおける典型的なパターンである。一方、カラスウリ上では、2009 年の自然植生での調査同様、5 月中旬の発芽以降、10 月 13 日までうどんこ病の発生は全く認められなかった。10 月 21 日に突発的に OF 菌が発生したが、8 日後には菌叢はすべて死滅しており、OR 菌の発生は 12 月 7 日になってからであった（図-3）。以上の結果から、同一施設内で、キュウリとカラスウリを近接して栽培した場合であっても、両植物におけるうどんこ病の発生消長および時期的な発生菌種は全く異なっており、自然条件下では、キュウリ OR 菌とカラスウリ OR 菌が相互感染する可能性は、現時点では低いと考えられた。さらに、カラスウリ上での OR 菌発生期間中に、うどんこ病抵抗性品種である‘夏すずみ’上には OR 菌の発生が認められなかったことから、接種で抵抗性品種に病原性を示しても、カラスウリ OR 菌は、自然条件下では抵抗性品種上では発病しにくいものと推定された。

## おわりに

カラスウリに新発生した OR 菌は、菌学的特徴、分子系統学的特性、接種による宿主範囲から、東京都で発生しているキュウリ OR 菌と、分類学的に極めて近縁であると推定される。しかしながら、圃場における両 OR 菌の発生状況は全く異なっており、調査を実施した 2 年間においては、キュウリとカラスウリ間で OR 菌の相互感染が起こっている可能性は低いと考えられた。このことは、うどんこ病菌の場合、極めて近縁な菌同士であっても、自然界では宿主ごとに独立した生活環を確立していることを示唆しているのではないだろうか。OR 菌によるキュウリうどんこ病は、東京都のほか、神奈川県、富山県、秋田県、新潟県（内田・宗、2003；山本・佐藤、2004；2005；佐藤ら、2006；UCHIDA et al, 2009）においても、新たに発生分布と被害が拡大しており、同菌のキュウリ実用品種に対する感受性および発生消長の検証、さらに宿主範囲、第一次伝染源の究明は、防除上重要な課題である。生産現場における OR 菌によるうどんこ病を考慮した的確な防除対策を構築するためには、接種試験のみならず、各 OR 菌の圃場での動向を早急に解明する必要がある。

特に、接種試験において、カラスウリ OR 菌が示したキュウリうどんこ病（OF 菌）抵抗性品種に対する強い

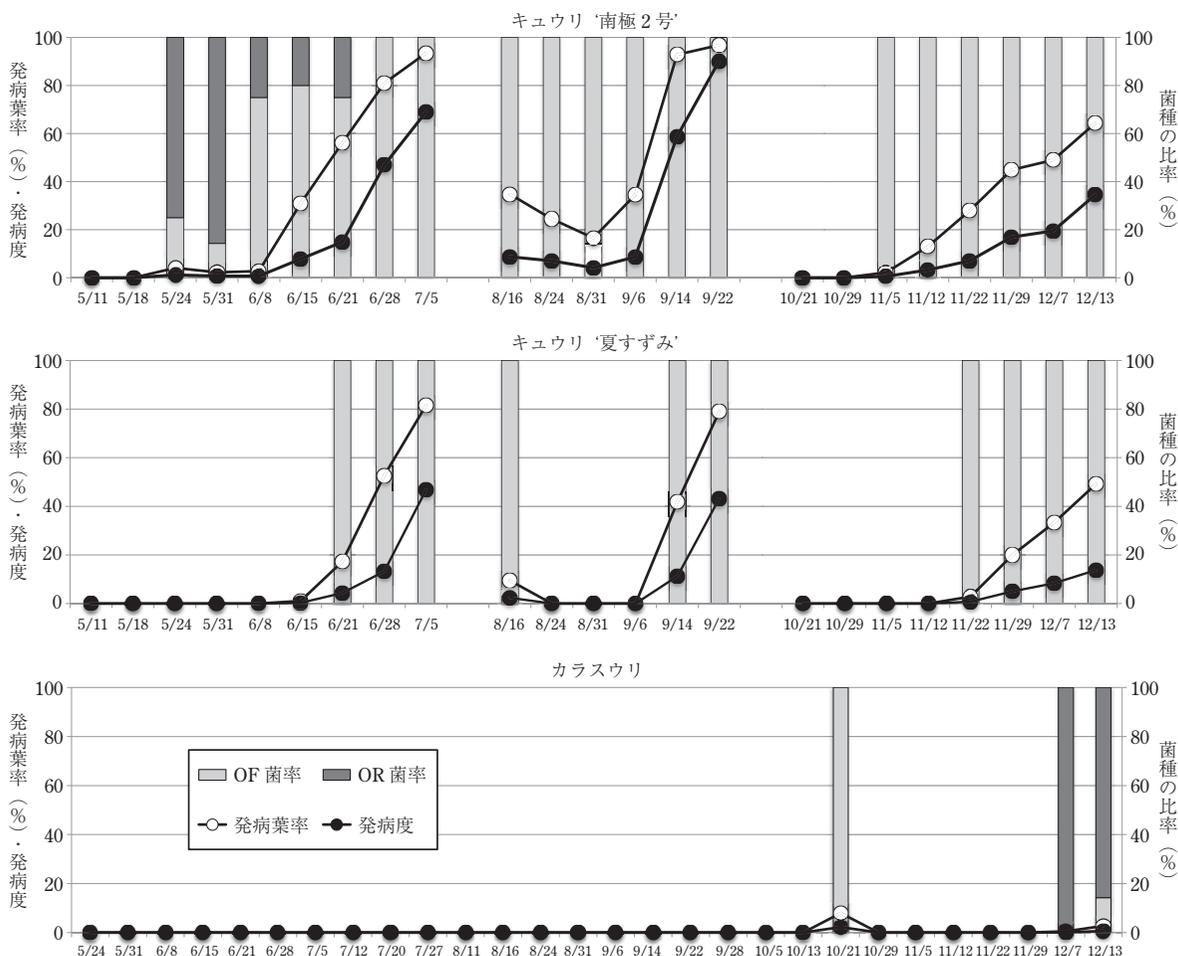


図-3 同一施設内でのキュウリおよびカラスウリにおけるうどんこ病の発生長

病原性は決して軽視できない。抵抗性品種上で容易に発病する菌系がキュウリ産地においてまん延した場合、うどんこ病の防除上、重大な事態となる。本稿におけるキュウリおよびカラスウリ上の各 OR 菌の発生動向は、2 年間のみの調査であり、今後ともカラスウリ上での OR 菌の発生動向、また、キュウリ栽培圃場における、特に抵抗性品種でのうどんこ病の発生状況と発生菌種には注視していく必要がある。

最後に、本稿の執筆にあたっては、筆者が実施している *Oidium* 属 *Reticuloidium* 亜属うどんこ病菌に関する一連の研究において、共同研究者としてご指導をいただいている富山県立大学佐藤幸生博士、法政大学生命科学部堀江博道博士にご校閲をいただいた。ここに厚くお礼を申し上げる。

引用文献

1) AMANO (Hirata), K. (1986): Host range and geographical

distribution of the powdery mildew fungi, Japan Scientific Societies Press, Tokyo, 741 pp.  
 2) BRAUN, U. (1995): The Powdery mildews (Erysiphales) of Europe, Gustav Fischer Verlag, Jena, p. 337.  
 3) ——— and R. T. A. COOK (2012): Taxonomic Manual of the Erysiphales (Powdery Mildews), CBS Biodiversity Series No. 11, CBS Utrecht, The Netherlands, p. 707.  
 4) COOK, R. T. A. et al. (1997): Mycol. Res. 101: 975 ~ 1002.  
 5) 園芸学会 編 (2005): 園芸学用語集・作物名編, 養賢堂, 東京, p. 207 ~ 339.  
 6) 平田幸治 (1942): 千葉高園学術報 5: 34 ~ 48.  
 7) ——— (1955): 新潟大農学部学術報 7: 24 ~ 36.  
 8) 星 秀男ら (2009 a): 日植病報 75: 21 ~ 28.  
 9) ———ら (2009 b): 同上 75: 204 (講要).  
 10) ———ら (2012): 関東病虫研報 59: 33 ~ 37.  
 11) 佐藤幸生 (2002): 植物防疫 56: 274 ~ 280.  
 12) ———ら (2006): 日植病報 73: 64 (講要).  
 13) ———・堀江博道 (2009): 植物防疫 63: 775 ~ 780.  
 14) 高松 進 (2002): 同上 56: 229 ~ 237.  
 15) TAKAMATSU, S. et al. (2006): Mycol. Res. 110: 1093 ~ 1101.  
 16) 内田景子・宗 和宏 (2003): 日植病報 69: 40 (講要).  
 17) UCHIDA et al. (2009): J. Gen. Plant Pathol. 75: 92 ~ 100.  
 18) 山本 恵・佐藤幸生 (2004): 北陸病虫研報 53: 55 (講要).  
 19) ———・————— (2005): 同上 54: 83 (講要).