

植	物	
	防	疫
講	座	

病害編-16

炭疽病菌による病害の発生生態と防除

奈良県農林部農業水産振興課	ひら 平	やま 山	よし 喜	ひこ 彦
奈良県農業研究開発センター果樹・薬草研究センター	すぎ 杉	むら 村	てる 輝	ひこ 彦
奈良県農業研究開発センター	あさ 浅	の 野	しゅん 峻	すけ 介

はじめに

炭疽病は主に糸状菌の *Colletotrichum* 属菌によって引き起こされる病害である。日本において本病は、果樹、野菜、花き等の園芸作物、さらに樹木類、芝草等に至るまで広範囲の植物に発生する。また、本病は世界の亜熱帯・熱帯地域においても幅広く発生しており、マンゴー、アボカド、バナナ、コーヒー等の果実や、トウモロコシ、サトウキビ、ソルガム等の穀物で大きな被害を与えている。ここでは、近年日本において発生が問題となっている野菜や果樹の炭疽病を中心に、発生生態および防除対策について紹介したい。

I 炭疽病の発生状況

農業生物資源ジーンバンクの日本植物病名データベースで、日本での炭疽病の宿主植物を検索すると、その数は約 320 種にのぼる。内訳は広葉樹 96 種、草花 81 種、野菜類 41 種、果樹類 38 種、特用作物 24 種、食用作物 13 種などであり、多くの植物に幅広く発生することがわかる。これら宿主植物のうち 70 種以上が複数種の炭疽病菌によって犯され、宿主と病原菌の組合せは 400 通りを超える。さらに新病害や病原追加も引き続き報告されており（表-1）、今後も増加していくと予想される。

都道府県の病害虫防除所で発表している発生予察情報において、炭疽病に関する注意報は、2009～18 年の 10 年間で 36 回発表されており、その内訳はイチゴ 17 回、カキ 9 回、キュウリ 6 回、茶 3 回、スイカ 1 回となっている。この注意報は重要病害虫が多発することが予測される場合に都道府県ごとに発表されることから、生産地においてこれら品目による炭疽病の発生が特に問題とな

っていると言える。また、同じく病害虫防除所において実施されている病害虫発生面積調査では、全国での炭疽病の発生面積は、2016 年と 17 年の 2 か年の平均でイチゴが 611 ha、カキが 2,366 ha、キュウリが 706 ha となっている。これらデータと農林水産統計の栽培面積からそれぞれの品目の発生面積の割合を算出すると、いずれの品目もおおむね栽培面積の 1 割で炭疽病が発生していると推定される。

II 炭疽病菌の分類

炭疽病の病原菌である *Colletotrichum* 属菌の分類は、主に分生子や付着器の形態（図-1）、菌叢の色調、菌糸生育速度の培養性状により、暫定的に 38 種 1 変種 8 分化型に整理されてきた（森脇, 2005）。現在ではこれらに加えて分子系統解析が積極的に取り入れられ、再編が進められている（SATO and MORIWAKI, 2009）。新しい分類法の導入により、本属菌の種はこれまでよりも細分化されている。特に *C. gloeosporioides* などの種複合体は、形態中心の分類体系の際に宿主範囲の異なる病原菌が一旦まとめになった経緯があり、分子系統解析による分類が追加されたことにより、これまでより多くの種に分かれると予想される。

また、2017 年に開催された第 19 回国際植物会議において国際・菌類・植物命名規約が改正され、「有性時代の学名の優先」を定めた規約が削除されることになり、

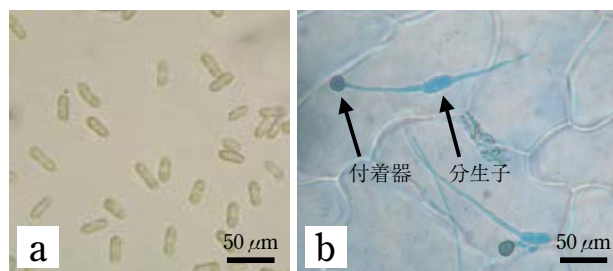


図-1 炭疽病菌 (*C. gloeosporioides*) の分生子 (a) と分生子発芽後の付着器形成 (b)

Ecology and Control of Anthracnose Disease Caused by *Colletotrichum* species. By Yoshihiko HIRAYAMA, Teruhiko SUGIMURA and Shunsuke ASANO

(キーワード: 炭疽病, 病徴, 伝染, 発生生態, 防除)

表-1 炭疽病の新病害に関する報告

宿主	病名	病原菌	発表年	備考
ピーマン	炭疽病	<i>Colletotrichum simmondsii</i>	2010	病原追加 後に <i>C. scovillei</i> に再同定
モミジガサ	炭疽病	<i>C. dematium</i> <i>C. gloeosporioides</i>	2010	
オカヒジキ	炭疽病	<i>C. truncatum</i>	2011	
セルリー	萎縮炭疽病	<i>C. simmondsii</i>	2011	
ヒメコウジ	炭疽病	<i>C. gloeosporioides</i>	2012	
コブナグサ	炭疽病	<i>C. destructivum</i>	2012	
レイシ	炭疽病	<i>C. gloeosporioides</i>	2012	
ホトケノザ	炭疽病	<i>C. higginsianum</i>	2012	
スベリヒユ	炭疽病	<i>C. higginsianum</i>	2012	
セイロンニッケイ	炭疽病	<i>C. gloeosporioides</i>	2014	
トウチクラン	炭疽病	<i>C. kahawae</i>	2014	
アテモヤ	炭疽病	<i>C. theobromicola</i>	2015	
カカオ	炭疽病	<i>C. tropicale</i>	2015	
ブルーベリー	炭疽病	<i>C. nymphaeae</i>	2015	病原追加
ブドウ	晩腐病	<i>C. nymphaeae</i> <i>C. viniferum</i> <i>C. siamense</i>	2017	病原追加

病原菌は発表時の種名で記載.

発表の新旧に基づいて学名が統合されることになった(青木・岡田, 2017)。これによって今後、有性時代の *Glomerella* 属菌あるいは無性時代の *Colletotrichum* 属菌のどちらで表記するかについても整理されると思われる。

分類の再編は現在も進められており、上記以外の種複合体や宿主範囲の広い種等を中心に変更あるいは追加が予想されるため、関連の学会や研究会等で最新の分類に関する情報を入手していただきたい。

なお、本稿で記載する本属菌の菌種については、分類が改変される前の種複合体および無性時代の *Colletotrichum* 属菌の名称で記述する。

III 発 生 生 態

1 症状および発生の特徴

炭疽病菌の多くの菌種の生育適温は、およそ 25℃ 前後にある。そのため、本病は春から秋にかけて発生することが多い。また、本菌の伝染方法は雨滴伝搬であるため、梅雨、秋雨の長雨や、頭上灌水が発生を助長させる。このとき台風など強風を伴う降雨は、さらに発病を拡大させる。本病の症状や発生部位は宿主によって様々であるが、その中でも多くの品目に共通する特徴としては、

①発生部位が葉、茎、果実等広範囲に及ぶこと、②果実や茎等の病斑部に窪みができやすく、また同心円状の輪紋を伴うこと、③高湿度条件下では病斑部に鮭肉色の分生子塊を形成すること等が挙げられる(図-2)。以下、代表的な品目の病原菌、発生時期および症状について述べる。

イチゴ炭疽病の病原菌は *C. gloeosporioides* と *C. acutatum* が知られており、前者による被害が大きい。現在栽培されている主要品種の多くは罹病性である。本病は育苗期での発生が多く、6月上旬ころから発生し、育苗後期に最も多くなる。育苗期に感染した苗を本圃へ定植すると、ほとんどの株が枯れるため、育苗期の防除が特に重要である。発生部位は葉、葉柄、ランナー、クラウン等で、汚染土壌では根部からも感染する(岡山, 2008)。夏秋イチゴでは、花器および果実に発生することが報告されている(高野・小林, 2015)。感染初期には、小葉の表面にうす墨色の直径 2~3 mm 程度の丸い斑点病斑が現れる。この症状を早期に発見し、株を除去することが、被害のまん延防止に有効である。また、同じ大きさの赤色小斑になることもあり、その病斑は葉裏まで到達する(奈尾, 2015)。葉柄やランナーでは、黒色で少し

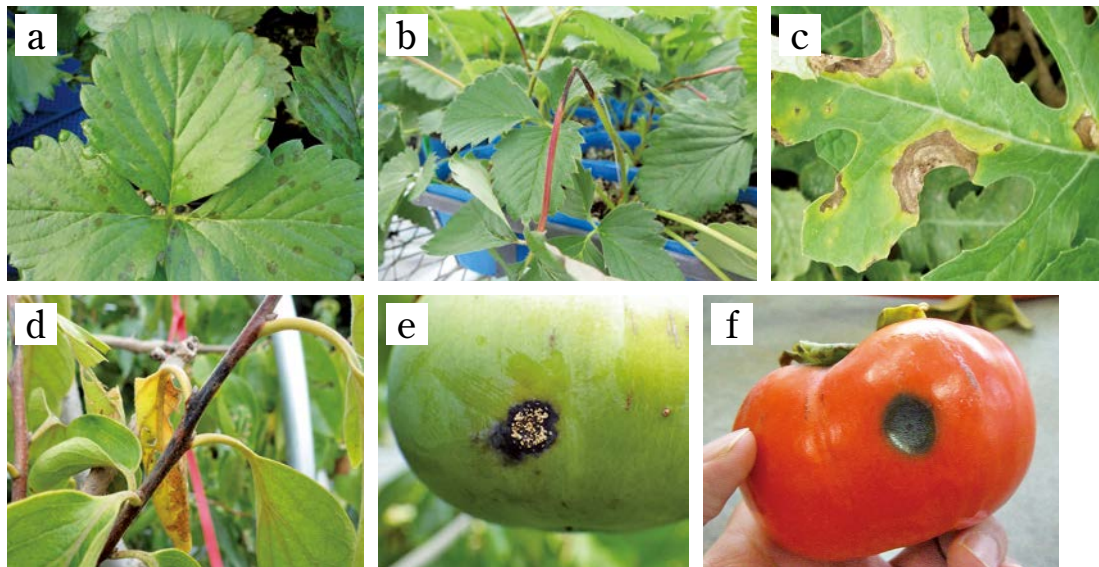


図-2 炭疽病菌の特徴的な症状

a: イチゴ葉のうす墨色の斑点, b: イチゴ葉柄の折損, c: スイカ葉の輪紋状病斑,
d: カキ新梢の黒変症状, e: カキ果実病斑上に形成された分生子塊, f: カキ果実の窪みを伴う病斑。

くぼんだ紡錘形の病斑を生じ、高温・多湿時には病斑上に鮭肉色の胞子塊を形成する。*C. acutatum* による炭疽病は通称葉枯炭疽病と呼ばれ、株が枯れることはまれである。

ウリ類炭疽病は主に *C. orbiculare* によって引き起こされる。本病は主に露地栽培で問題となり、梅雨や秋雨等降雨が続く時期に多発する。症状は、地上部のあらゆる部位で発生し、葉でははじめ淡褐色の斑点性病斑を形成し、その後拡大して不整形の大型病斑となる。このときキュウリでは病斑部が薄くなり、穴が開くことが多く、他の類似病害と区別する際の目安となる。スイカでは果実の被害が大きく、初めくぼんだ円形の斑点が生じ、その後褐色～暗褐色の円形のくぼみのある病斑となる。高湿度条件下では鮭肉色の分生子塊を形成する。

果樹類では *C. gloeosporioides* と *C. acutatum* の両方が病原菌となる品目が多い。ブドウの炭疽病菌による病害は晩腐病と呼ばれ、両病原菌によって引き起こされる。熟果では淡褐色の小斑点を生じ、急速に広がって果粒全体を腐敗させ甚大な被害になる。被害果粒ではしわが生じてやがてミイラ果となる。ナシ炭疽病は、2000年ころから突発的に発生することが多くなり、各地域で問題となっている(金子ら, 2011)。被害は果実より葉で多く、葉に斑点症状が生じ、その後黄変し早期落葉するのが特徴である。病原菌は *C. gloeosporioides* と *C. acutatum* の両方であるが、それぞれの菌種は品種特異的に発生する。カキの病原菌は *C. gloeosporioides* であり、5～7月の多雨により結果枝や徒長枝で発病が多くなり、これら

が果実の伝染源となる。その後、8月下旬～10月上旬の多雨が果実の発病を助長する。果実では幼果期から発病が見られ、黒色の円形～不整形の病斑となる。感受性が高まる、着色期以降は中央がややくぼんだ黒色・円形となり、病斑の中央部には、鮮肉色の分生子塊を形成する。発病果実は早期に着色し、軟化して落果する。

2 伝染源

(1) 汚染種子

炭疽病菌はウリ科、アブラナ科等の品目で種子伝染することが知られている。テンサイでは、本菌が花に感染した場合に、その花の結実から採種した種子は高頻度で本菌に汚染されており、種子内部にも侵入することが明らかになっている(築尾・杉本, 1984)。セルリーでは生産用種子から炭疽病菌の汚染種子が検出されること、その汚染種子から育てたセルリーは炭疽病の症状が再現されること等から、種子伝染することが証明されている(YAMAGISHI et al., 2015)。このとき汚染種子の殺菌には50℃、30分の温湯処理が有効である。

(2) 感染株および感染樹

栄養繁殖性のイチゴでは、潜在感染した親株が最も重要な伝染源となる。前年秋に採取した親苗は、気温が低下する晩秋以降には無病徴となり、見た目では健全株と全く見分けがつかなくなる。厳寒期の低温や、葉かき作業による外葉の除去により本菌の密度は低下するが、春になり気温の上昇とともに菌密度が高まり発病する(岡山, 2008)。本菌がいったん感染すると無病化は困難であるため、苗の病害検査を実施することが望ましい。ブ

ドウでは結果母枝や巻きひげ、カキでは枝、芽等で越冬し、翌年の伝染源になる。前年に多発した場合には菌密度が高まり、翌年も多発するリスクが高くなる。そのため、冬季のせん定の際に発病した部位は取り除き、伝染源を減らしておく必要がある。

(3) 被害残渣

炭疽病菌は前年に発病した被害残渣で越冬し、翌年の伝染源となる。支柱などの農業資材に被害残渣が付着して残っている場合には注意が必要である。イチゴ育苗では通路に汚染残渣があると本病が発生し、育苗床をベンチアップすることで発病を軽減させることができる(平山, 2009)。マンゴー栽培圃場の現地調査において、剪定残渣の量が多い園での発病が多い傾向にあり、本病の重要な伝染源となっていることが示唆されている(寺本ら, 2009)。同じくマンゴー罹病枯死葉上に形成した分生子塊は、25℃では150日、10℃では300日以上の特長期間生存することから、汚染残渣の圃場外への持ち出しが重要である(澤岬, 2015)。また、本菌の分生子は土壌中では数日しか生存できないが、土壌中に埋設したイチゴのクラウン内では、5か月間は生存することができる(FREEMAN et al., 2002)。このことから、汚染残渣を土壌中に埋設処理する場合には、残渣を腐熟させることが必要である。

(4) 栽培品目および雑草

炭疽病菌の中には様々な宿主に感染する多犯性のものが多く、それらが伝染源になる。リンゴやモモの炭疽病は、ニセアカシア炭疽病と同一の病原菌であるため、ニセアカシアの隣接圃場では多発する場合がある(工藤, 1970; 小野ら, 1996)。コマツナ炭疽病菌は、アブラナ科以外のスベリヒユ、ホトケノザ等の雑草に病原性があることが確認されており、これら雑草が圃場周辺に生息している際には伝染源になる可能性がある(折原・堀江, 2013)。イチゴ炭疽病発生圃場の周辺では、多くの雑草に本菌が無病徴感染し、これらの雑草が枯れた際に大量の分生子を形成し、伝染源になりうる(HIRAYAMA et al., 2018)。炭疽病菌には宿主範囲が広いものが多く、それら品目が隣接して栽培されている場合には、相互感染により伝染源になる可能性がある。

3 伝染方法

炭疽病菌は病斑に形成された大量の分生子が、雨滴によって飛散し被害が拡大する(図-3)。本菌は空気伝染性病害のように一度に広範囲にまん延することはないが、雨が續くと、飛散を繰り返す、圃場全体にまん延する。特に、樹高が高い果樹類では、暴風雨によって分生子が遠くまで飛散し、まん延も早い。イチゴでは4~6

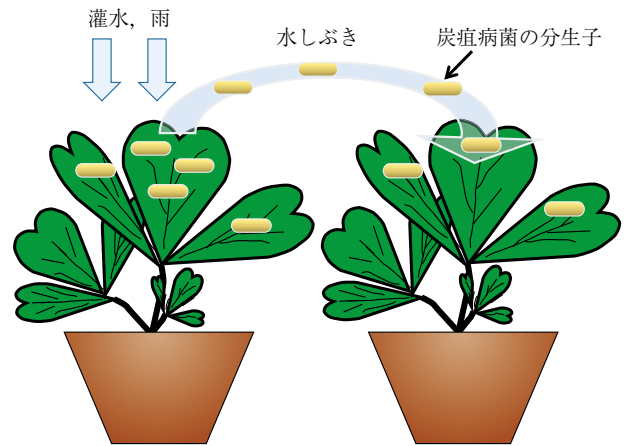


図-3 イチゴ炭疽病菌の雨滴伝染

月の発病前の潜在感染株からも分生子飛散が既に起っており、その後気温の上昇とともに分生子飛散量が増加する(稲田, 2012)。イチゴ炭疽病菌は強風を伴う雨で3 m以上飛散し、このとき高さ40 cm以上のプラスチックフィルムの障壁を設置することにより周辺株への被害の拡大を抑制することができる(岡山, 1994)。

IV 発生予察

農林水産省において炭疽病の発生予察調査基準が定められている品目は、野菜類ではイチゴ、スイカ、キュウリ、果樹ではブドウ、カキ、モモ、クリである(農林水産省消費・安全局植物防疫課, 2016)。これら予察調査の結果は、前述の病虫害発生注意報を発表する際に参考とされ、生産者が薬剤防除の要否や薬剤の種類、回数等を決定する際に利用される。

イチゴでは、育苗苗の潜在感染株率を調査し、育苗後期の発生状況を予測する。潜在感染株は、エタノール浸漬簡易診断法(Ishikawa, 2003)あるいはこの方法を改良したエタノール噴霧法(平山・浅野, 2017)により調査する。いずれもイチゴ小葉を28℃、湿室条件下で培養し、出現する分生子塊を肉眼あるいは顕微鏡下で観察し、潜在感染株率を求める。6~7月上旬の梅雨明けまでに実施した潜在感染株率は、その後の炭疽病の発病程度と高い相関が認められる(平山・浅野, 2017)。イチゴ親株の潜在感染状況を把握するには、調査を前年の9~12月までに実施するのが望ましい。

ブドウ晩腐病は、結果母枝における越冬菌密度や幼果期の発病調査により、熟果での発病を予測する。越冬菌密度は、結果母枝を28℃の湿室条件下に置き、その後形成される分生子塊を肉眼あるいは顕微鏡観察により調査し、分生子形成度を程度別に求める。6月中旬~7月上旬の硬核期は第1次伝染が主として起こる時期であり、

この時期の降雨と越冬伝染源量は硬核期の発病に深い関係があり、これらの要因を総合的に判断して予察する。

カキ炭疽病では、越冬菌密度調査および新梢における発病調査により果実での発病を予測する。越冬菌密度調査では、せん定時に結果母枝および徒長枝の発病枝数および病斑数を調査する。果実での発病は伝染源である越冬菌密度および新梢での発病に左右されるが、新梢では、越冬した結果母枝よりも多量の分生子を形成するため、新梢での発病が果実発病に大きく影響する。果実発病の予察は、越冬病菌量、新梢の発病状況等をもとに、これらの時期の気象情報を参考にして決定する。

V 防 除 対 策

炭疽病防除においては、本病の伝染源や伝染方法等発生生態に基づいて、病害防除の基本である病原菌の密度を下げ、病害の発生しにくい環境を作ることが必要となる。また、いずれの品目も薬剤防除が必須となっている。

1 伝染源の除去

イチゴでは、感染親株を除去し、無病親株を利用することが重要となる。親株の定植時期はまだ気温が低く、炭疽病菌が潜在感染していても、肉眼では感染の有無を判断できない。そのため、前年に本病が発生した圃場からは、親株を採取しないこと、病害検定を行った信頼できる苗を親株として利用すること等が必要である。親株の検定は前述のエタノール浸漬簡易法やPCRを用いた検査技術（鈴木・吉田，2012）により実施されている。スイカ、キュウリ等の野菜類では、前作の被害株を除去し、使用済み支柱など用具の消毒を行うことが必要となる。また、ブドウ、カキ等果樹類では、前年に発生した罹病枝を剪定時に除去し、生育期も罹病枝、罹病果を取り除くことが必要となる。

2 栽培管理による発病抑制

炭疽病菌は水跳ねによって飛散し、被害を拡大するため、降雨を防げる施設栽培は本病の発生抑制に非常に有効な方法である。イチゴでは育苗期の雨よけ栽培や、底面給水（OKAYAMA, 1993）、株元灌水育苗法（米本ら，2008）や点滴灌水等の水跳ねのない灌水方法が導入されている（図-4）。スイカ、キュウリ、ブドウ等の施設栽培では本病の発生が問題となることは少ない。スイカ、キュウリ等は、トンネル栽培やマルチあるいは稲わらを敷いて水跳ねを抑制することで発生が軽減できる。また毎年多発する場合には輪作なども検討する必要がある。多肥栽培は株や枝が軟弱徒長になるため、いずれの品目でも本病の発生を助長させるため、適正な施肥管理が必要となる。



図-4 イチゴ育苗における雨よけと点滴灌水による炭疽病抑制

3 薬剤耐性菌の発生と薬剤防除

炭疽病の薬剤防除は定期的に行われるが、本病の発生に薬剤耐性菌の発生が関与している場合が多い。*C. gloeosporioides*による炭疽病菌ではベンゾイミダゾール系剤やQoI剤（石井，2015）で薬剤耐性菌が発生し問題となっている。

イチゴでは、育苗期の防除を徹底し、潜在感染苗を本圃へ持ち込まないことが重要である。治療効果のある殺菌剤は、耐性菌の発生により効果が期待できるものが少なくなっており、使用回数をできるだけ制限した効率的な体系防除を実施することが重要となる。1991年にはベンゾイミダゾール剤耐性菌が各地域で確認されている（楠，1992）。また、2003年に佐賀県において分離した本菌がQoI剤耐性菌であることが報告されており（稲田ら，2008）、その後全国のイチゴ産地においても確認されている。本病は薬剤防除のみでは十分な効果が得られないため、実際の栽培圃場において高い防除効果を得るには、雨よけ栽培を併用することが重要である（稲田ら，2005）。また、奈良県では、県内イチゴ産地においてベンゾイミダゾール剤とQoI剤の両剤に対する耐性菌が高頻度で確認されたことから、親苗の保菌検査を実施したうえで耐性菌の発生リスクの低いプロピネブ剤やマンゼブ剤を用いた保護殺菌剤主体の体系防除に切替え、その普及により、以前に比べ本病の発生が軽減している（平山，2009）。また、田口ら（2012）は、体系防除を組み立てるために登録薬剤の残効性を検討し、マンゼブ剤、プロピネブ剤、キャプタン剤を中心に7日間隔でローテーション散布を実施することが有効であるとされている。

ナシでは、1999年に佐賀県において、‘豊水’、‘新高’に*C. gloeosporioides*による落葉性の炭疽病が突発的に発生した（田代ら，2003）。その原因としてナシの重要病

害である黒星病を対象としたDMI剤を偏重した防除が継続されてきたこと、ベンゾイミダゾール系剤に対する耐性菌の出現等が関与していると推察している。各種薬剤について圃場での残効性、耐雨性、感染後の発病抑制効果等の薬剤特性を調査した結果、QoI剤であるアゾキシストロビン剤や、他系統薬剤のジチアノン剤が優れていた(井手・田代, 2004)。その後2011年には、基幹防除剤であったQoI剤の耐性菌の発生により再び本病が多発し、このとき代替剤としてキャプタン剤が有効であった(野口, 2015)。このような本病の突発的な発生は、秋田県、高知県、千葉県、大分県等でも報告されている(渡邊, 2017)。

リングでは、2010～13年に青森県のリング炭疽病の多発園から*C. gloeosporioides*のQoI剤耐性菌が確認され、その代替剤としてTPN剤やキャプタン剤等が有効であった(赤平ら, 2016)。一方でQoI剤は斑点落葉病や輪紋病あるいは褐斑病に対しては依然として高い防除効果を示している。

ブドウでは、2008年以降に全国各地で晩腐病のQoI剤耐性菌の発生が確認されている。福岡県のブドウでは晩腐病以外に褐斑病やべと病でもQoI剤耐性菌が発生しているが、晩腐病での発生はごく一部で、また、効果の高い代替剤がないため、使用回数の制限とモニタリングを実施したうえでQoI剤を使用するとしている(菊原, 2015)。

以上のように品目ごとに耐性菌の発生状況は異なるが、いずれにしても本病の発生には耐性菌の発生が深く関係していると思われる。今後も他の薬剤や品目でも起こりうることであり、このような先行事例を参考にし、薬剤防除のみに頼りすぎないことが重要である。また、耐性菌を発生させないためには何よりも農薬の使用回数を制限することが大切であり、日本植物病理学会殺菌剤耐性菌研究会の「野菜・果樹・茶におけるQoI剤およびSDHI剤の使用ガイドライン」(2012)を参考にしていきたい。

おわりに

本稿では近年の炭疽病の発生生態、防除に関する成果を中心に紹介したが、他にも様々な研究、開発が行われている。温暖化や集中豪雨等の気候変動、海外からの新

病害の侵入、あるいは薬剤抵抗性の発達等、今後も本病の発生は増加すると予想されるが、その根本的な解決策として期待される抵抗性品種の育成がイチゴでは実用化されている。また、IPM(総合的病害虫管理)を進めるため、生物防除剤や抵抗性誘導剤の開発も試みられている。また、このような技術開発の基礎となるゲノム解析、感染機構などの最先端の研究も進められている。本病では基礎から応用まで幅広い分野で研究が行われており、今後これらの研究者が連携することにより、新たな防除技術が実用化されることを期待したい。

引用文献

- 1) 赤平知也ら(2016):北日本病虫研報 67:140~145.
- 2) 青木孝之・岡田 元(2017):日菌報 58:59~66.
- 3) CANNON, P. et al. (2012): Studies in Mycology 73:181~213.
- 4) 築尾嘉章・杉本利哉(1984):日植病報 50:249~254.
- 5) FREEMAN, S. et al. (2002): Plant Dis. 86:965~970.
- 6) 平山喜彦(2009):植物防疫 63:494~498.
- 7) ———・浅野峻介(2017):同上 71:309~313.
- 8) HIRAYAMA, Y. et al. (2018): J. Gen. Plant Pathol. 84:12~19.
- 9) 井手洋一・田代暢哉(2004):日植病報 70:1~6.
- 10) 稲田 稔ら(2005):九州病虫研報 51:15~20.
- 11) ———(2012):植物防疫 66:388~392.
- 12) 石井英夫(2015):同上 69:469~474.
- 13) ISHIKAWA, S. (2003): J. Gen. Plant Pathol. 69:372~377.
- 14) 金子洋平ら(2011):植物防疫 65:414~417.
- 15) 菊原賢次(2015):同上 69:498~502.
- 16) 工藤哲男(1970):秋田果試研報 3:93~103.
- 17) 楠 幹生ら(1992):香川農試研報 43:29~35.
- 18) 森脇文治(2005):植物防疫 59:240~247.
- 19) 奈尾雅浩(2015):同上 69:677~679.
- 20) 日本植物病理学会殺菌剤耐性菌研究会(2012):野菜・果樹・茶におけるQoI剤およびSDHI剤の使用ガイドライン, <http://www.taiseikin.jp/guidelines/>
- 21) 野口真弓(2015):植物防疫 69:494~497.
- 22) 農林水産省消費・安全局植物防疫課(2016):発生予察事業の調査実施基準, http://www.jppa.or.jp/tecinfo/ipm_2.html
- 23) OKAYAMA, K. (1993): Ann. Phytopath. Soc. Jpn. 59:514~519.
- 24) 岡山健夫(1994):日植病報 60:113~118.
- 25) ———(2008):植物防疫 62:140~143.
- 26) 小野光明ら(1996):関東東山病虫研報 43:109~112.
- 27) 折原紀子・堀江博道(2013):植物防疫 67:397~400.
- 28) SATO, T. and J. MORIWAKI (2009): Microbiol. Cult. Coll. 25:97~104.
- 29) 鈴木 健・吉田菜々子(2012):植物防疫 66:550~554.
- 30) 高野純一・小林 誠(2015):関東東山病虫研報 62:24~27.
- 31) 田口裕美ら(2012):関西病虫研報 54:53~59.
- 32) 澤峯哲也(2015):九州病虫研報 61:16~19.
- 33) 田代暢哉ら(2003):植物防疫 57:111~115.
- 34) 寺本 敏ら(2009):九州病虫研報 55:57~61.
- 35) 渡邊久能(2017):植物防疫 71:327~330.
- 36) YAMAGISHI, N. et al. (2015): J. Gen. Plant Pathol. 81:279~286.
- 37) 米本謙吾ら(2008):日植病報 74:328~334.