

イネ科牧草・芝草のアクレモニウム・エンドファイト

その有益面と有害面

誌名	農業技術
ISSN	03888479
著者名	古賀,博則
発行元	農業技術協會
巻/号	47巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 23-28
発行年月	1992年1月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



イネ科牧草・芝草のアクレモニウム・エンドファイト

—その有益面と有害面—

古 賀 博 則

はじめに

エンドファイト(endophyte: endo=within, phyte=plant)は、一生あるいはそのほとんどを植物体内で過ごす糸状菌の総称で、広範な微生物を包含している。そのうち、糸状菌の *Acremonium* 属菌の一部は、エンドファイトとしてイネ科牧草や芝草に感染して、家畜に対する有害物質を生産したり、植物の病虫害抵抗性を付与することから最近大いに注目されている。

エンドファイトとしての *Acremonium* 属菌をアクレモニウム・エンドファイトと呼ぶが、以下、特に断わらない限り、単にエンドファイトと略記する。

エンドファイトは今から百年ほど前に発見された⁴²⁾が、十数年前まではさして注目されることがなかった。しかし、エンドファイトがアメリカ合衆国やニュージーランドで多大な損害をもたらしている“fescue toxicosis”や“ryegrass staggers”と呼ばれる家畜中毒の原因であることが明らかとなり^{5, 13)}、急速に注目を浴びるようになった。ちなみに、アメリカ合衆国では90%以上のトールフェスクが、ニュージーランドでは65~95%のペレニアルライグラスがエンドファイトに感染しているといわれる³⁹⁾。

その後研究が進むにつれて、エンドファイトに感染した植物は家畜毒性を持つ反面、病虫害に抵抗性になること^{1, 2, 19)}、乾燥などの環境ストレスに強くなること^{4, 8, 43, 44, 45)}が明らかにされてきた。そしてエンドファイトを生物農薬として積極的に活用しようという研究が盛んになってきた。芝草用ペレニアルライグラスやトールフェスクでは既にエンドファイト感染種子が、耐虫性品種として商品化されており、わが国にも輸入されている。

現在、エンドファイトの持つ家畜毒性の研究と、病虫害抵抗性の付与などの有益面の積極的利用に関する研究が、世界各国で精力的に行われ、1990年11月にはアメリカ合衆国で

第1回のアクレモニウム・エンドファイトと牧草との相互作用の国際シンポジウムが開催された。ここではエンドファイトの種類、発生生態、その有益面と有害面について述べてみたい。

本稿を草するに当たり、多くの方々から御協力をいただいた。ここに厚くお礼申し上げる。

1. アクレモニウム・エンドファイトの種類

イネ科植物の主要なエンドファイトの種類を第1表に示した。ペレニアルライグラスのエンドファイトとしては *Acremonium lolii* が、トールフェスクのエンドファイトとしては、*A. coenophialum* が重要で、ともに家畜中毒の原因と考えられている。わが国に自生している牧草では青森県と岩手県から採集したペレニアルライグラスとトールフェスクに²³⁾、そして輸入芝草に *A. lolii* あるいは *A. coenophialum* と考えられるものが見出されている²⁴⁾。また、北海道で採集されたメドウフェスクの株からは、*A. uncinatum* が分離された(古賀ら、未発表)。

第1表 アクレモニウム・エンドファイトの種類とその宿主植物

宿 主	エンドファイト	備 考
ペレニアルライグラス	<i>Acremonium lolii</i>	ニュージーランドで多発生 Ryegrass staggers の原因 わが国では東北地方から採集した株や輸入芝草に見いだされた。
	<i>Epichloë typhina</i>	わが国では未発生
トールフェスク	<i>A. coenophialum</i>	アメリカ合衆国で多発生 Fescue toxicosis の原因 わが国では東北地方から採集した株や輸入芝草に見いだされた。
チモシー	<i>Epichloë typhina</i>	チモシーがまの穂病の病原菌 北海道で多発生
イタリアンライグラス	<i>Acremonium</i> spp.	アメリカ、ヨーロッパで発生 わが国では未確認
メドウフェスク	<i>A. uncinatum</i>	ヨーロッパ原産の種子で確認 わが国では北海道で採集された株に見いだされた。

その他に *L. subulatum* (ウイメラライグラス、ボウムギ)、*L. persicum*、*L. remotum*、*L. rigidum* の種子で *Acremonium* spp. が確認されている。

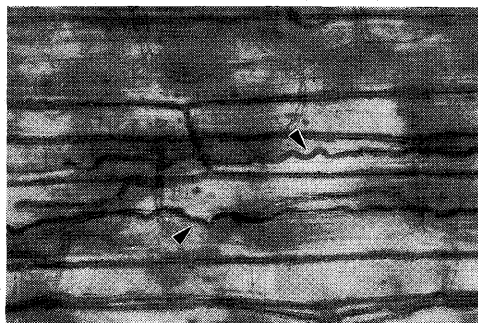
Hironori KOGA: *Acremonium* Fungal Endophytes of Grasses. 農業技術 47(1), 1992.

A. lolii や *A. coenophialum* や *A. uncinatum* に感染した植物は全く病徴を呈することはないが、*Epichloë typhina* (*Epichloë* は有性世代の属名で無性世代の属名は *Acremonium*) はチモシー、ペレニアルライグラス、ハードフェスク、オーチャードグラスなどに内在し、開花期の止葉葉身の下部と葉鞘部にちょうど“がまの穂”のような菌糸塊(子座)を形成する。これは例外的に外部から観察できる。このため幼穂の出穂が妨げられ、採種不能になる。わが国ではチモシーにがまの穂病が特に北海道で多発し、採種圃場で問題となっている³⁷⁾ が、それ以外の飼料作物での発生は認められていない。野草ではヤマカモジグサにがまの穂病の発生が見られる。

現在わが国では未発生であるが、今後発生が懸念されるエンドファイトとしては、イタリアンライグラスに寄生する *Acremonium* spp. がある。

2. アクレモニウム・エンドファイトの発生

わが国に栽培されているペレニアルライグラス(4市販品種と東北関東地方より収集した33系統)の葉鞘裏面を光学顕微鏡(以下、光顕と略す)で観察した結果、青森・岩手の両県の5系統に植物組織内に伸展しているエンドファイトが認められた²³⁾。これらの菌糸には *Acremonium* 属菌に特徴的な、分岐が極めて少なく捻



第1図 ペレニアルライグラス葉鞘組織内のエンドファイト(矢印)の光顕写真

第2表 芝草種子におけるアクレモニウム・エンドファイトの感染率

草 種	品 種	観察種子数	感染率(%)
ペレニアルライグラス	SR 4000	28	71.4
	SR 4100	29	75.9
	Pennant	44	79.5
	Omega II	32	50.0
	Manhattan II	27	0
トールフェスク	Olympic	28	57.1
	Titan	42	47.6
	Jaguar	30	0

れ型をしているもの(第1図)や、これとは異なり多数に分岐するものなどがあり、複数種のエンドファイトが寄生していると推測された。また、同じ場所で採取したトールフェスクでも同様な観察結果が得られた。

一方、わが国に輸入されている芝草種子を光顕で観察した結果、ペレニアルライグラス、トールフェスクともにエンドファイトの感染率は0~80%と品種間差が大きく、エンドファイト強化種子であるSR4000やSR4100などはいずれも高い感染率であった(第2表)²⁴⁾。

3. アクレモニウム・エンドファイトの検出方法

A. lolii や *A. coenophialum* に感染した植物は病徴を呈することがないため、外見からは健全植物との区別はできない。そこでエンドファイト感染の有無を知る方法として、種子、葉鞘や稈などの組織内の菌糸を光学顕微鏡によって観察する方法と菌体の抗血清を用いたELISA(酵素結合抗体法)による検出方法がある。また種子でエンドファイトが観察されても、そのエンドファイトの生死の判別はできない。種子内のエンドファイトの生死を確認するためには、種子を培地上においてエンドファイトの分離を行うか、種子から生育した植物体をELISAによって検定するか、植物体の葉鞘を光顕観察する必要がある。

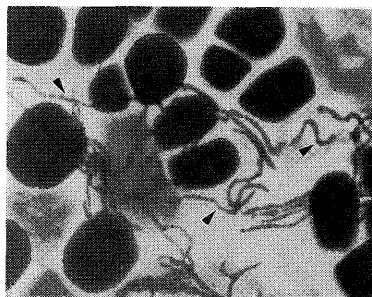
ベントグラスのような極めて細い植物の葉鞘や、同じ植物組織でも葉身などでは植物体内のエンドファイトの光顕観察が難しい。また光顕観察では組織内に伸展しているエンドファイトの菌糸量を定量することができない。この点、ELISA法はこれらの欠点を補うことができ、ごく微量な菌体でも検出し、定量することが可能である。ELISAによるエンドファイトの検出は海外ではすでに報告されている^{17, 32)} が、近年わが国でも実用化に向けて研究が進み^{3, 21)}、秋山ら³⁾は *A. coenophialum* と *E. typhina* の菌体に対する抗血清をそれぞれ作製し、この2種の抗血清はともに *A. lolii*, *A. coenophialum*, *E. typhina* の3種のいずれとも反応することを明らかにした。このことはELISA法による3種のエンドファイトの抗血清による区別は困難であるが、同一の抗血清でいずれも検出・定量できることを示している。

この他にエンドファイトの代謝産物を検出する方法がある。エンドファイトに感染したペレニアルライグラスは pyrrolizidine alkaloids を産出¹⁰⁾ し、ペレニアルライグラスは lolitrems を産生^{15, 16)} する。したがって、これらの化学物質を定量することによって植物

体内のエンドファイトの量を推定できる。また昆虫を利用してエンドファイト感染の有無を検出する方法がある。エンドファイトに感染した植物はある特定の昆虫に対して摂食阻害や殺虫作用を示すため、これを利用してエンドファイト感染の有無を知ることができる。

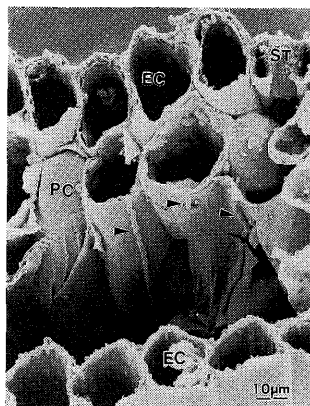
4. アクレモニウム・エンドファイトの生活環

A. lolii や *A. coenophialum* などは、一生涯を植物体内で過ごすと考えられており、なんらの病徴を呈することはない³⁹⁾。両種とも種子伝染し、種子を一晩弱アルカリ液に浸漬し、殻を取り除いた後に押しつぶして光顕観察する³⁵⁾と、糊粉層と果皮との間にエンドファイトの菌糸が観察される(第2図)。植物体内で菌糸は根を除く



第2図 トールフェスク種子の糊粉層上のエンドファイト(矢印)の光顕写真

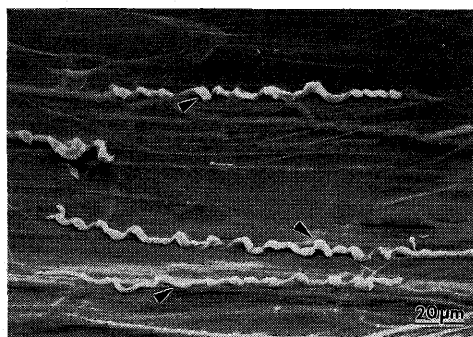
チモシーがまの穂病では、発病株に出現する正常な出穂茎の保菌率が極めて低いことから、種子伝染も極めて低率であると考えられている。また、本菌の子のう胞子の形成ピークがチモシ



第3図 トールフェスク葉鞘の細胞間隙に観察されるエンドファイト(矢印)の走査電子顕微鏡写真

EC: 表皮細胞, PC: 葉肉細胞, ST: 気孔

ほとんどの部位に伸展するが、宿主細胞内に侵入・加害することではなく、細胞間隙(第3図)や稈や穂くびの髓腔面上(第4図)を伸展する^{23, 24)}。



第4図 ペレニアルライグラス穂くびの髓腔面に観察されるエンドファイト(矢印)の走査電子顕微鏡写真

一の開化期と一致するため、花器感染の可能性が高い³⁷⁾。

噴霧接種や注射接種で植物体にエンドファイトを人工接種しようという試みは行われたが、いずれも成功していない。しかし、Latchら²⁹⁾はトールフェスクとペレニアルライグラスに *A. coenophialum* と *A. lolii* を付傷接種し、ともに成功している。また、Johnsonら¹⁸⁾はトールフェスクのカルスに *A. coenophialum* を接種し、その再生植物へのエンドファイトの感染を確認した。これらの人工接種技術の開発は、有益なエンドファイトを、感染させたい植物に自由に導入する道を開いたといえる。

5. エンドファイトの防除

1) 種子内のエンドファイトの防除

種子内のエンドファイトは貯蔵期間が長くなると死滅してしまうが、トールフェスクの種子で7~11ヵ月後の生存率は21℃では0%, 10℃では30%, 6℃では90%, -20℃では90%であった⁴⁰⁾。また、温度0~5℃、湿度25~50%の条件下で種子を貯蔵したところ、15年後でもエンドファイトは生存していたという報告がある²⁶⁾。したがって、種子の発芽率を低下させずにエンドファイトを殺すには、種子内の水分含量を8~10%にして30℃で貯蔵すればよい。短期間で種子内のエンドファイトを完全に死滅させるには、49℃に7日間あるいは57℃に40分間保てばよい。この他に、種子内のエンドファイトを殺菌剤で防除する方法も報告されている⁴⁰⁾。

2) 植物体内のアクレモニウム・エンドファイトの防除

植物体内のエンドファイトの防除は、トリアジメホン、ビデルタノール、ベノミルなどの農薬を土壌灌注することによって行われている。しかし、薬剤施用時にはエンドファイトは一時的に減少するが、完全に防除できた試験例は少ない⁴⁰⁾。チモシーがまの穂病では、浸透性殺菌剤トリホリンを苗浸漬して、あるいは土壌灌注することによって高い治療効果が得られている³⁷⁾。

6. 家畜毒性

1977年に Baconら⁵⁾は家畜中毒症状である“fescue toxicosis”の発生と、*A. coenophialum*の感染したトールフェスクの摂食が密接な関係にあることを報告した。家畜は“fescue toxicosis”になると体重の減少、食欲の減退、乳量の低下、脱毛、流涎症などを起こす。これらの症状は夏によく起こることから、summer syndromeとも呼ばれるが、夏だけに限らず発生する。冬に起こる症状は“fescue foot”と呼ばれており、四肢の壊疽症状が起き、最悪の場合には蹄を損傷する³⁹⁾。

“fescue toxicosis”は麦角中毒と症状が類似しており、実際に *A. coenophialum*の感染したトールフェスクからは、麦角中毒の原因物質である麦角アルカロイドが分離されている。この症状の原因物質としては麦角アルカロイドのうちの、ergopeptide alkaloidである可能性が高い^{6, 31)}。

ニュージーランドでは、ペレニアルライグラスを摂食した羊が、最初にひどく震えを起こし、これを繰り返して徐々に弱っていき、重症のときには死亡するという疾病が発生していた。この症状は“ryegrass staggers”と呼ばれている。Latchら^{25, 27)}はペレニアルライグラスにエンドファイトが感染していることを明らかにし、Fletcherら^{13, 14)}はこのエンドファイトが“ryegrass staggers”の発生と密接な関係にあることを報告した(第3表)。この後、*A. lolii*に感染した

第3表 アクレモニウム・エンドファイト感染と“Ryegrass staggers”との関係

品 種	<i>Lolium</i> エンドファイト による植物の感染率(%)	“Ryegrass staggers” 発病指数
Ruānui	0	0
Nui	33~52 (平均42)	2.0~3.0 (平均2.4)
Old Pasture	80~100 (平均95)	3.6~5.0 (平均4.3)

注) Fletcherら¹³⁾より引用

ペレニアルライグラスから神経毒である lolitrem A.B.C.Dが単離され、特に lolitrem Bが神経毒活性が高いことが明らかにされている¹⁵⁾。

7. アクレモニウム・エンドファイトの有益面

1) 病害抵抗性

トールフェスクから分離した *A. coenophialum*は、種々の植物病原菌と対峙培養すると、これらの菌に対して阻止円を形成し、抗菌性を示した⁴⁶⁾。同様な方法

で Christensenら¹¹⁾は *A. lolii*も抗菌活性を示すが、菌株間に活性の差異があることを報告している。また、メドウフェスクから分離された *A. typhinum* や、*A. uncinatum*も、斑点病菌をはじめとする数種の病原菌に対して、抗菌活性を示した³⁶⁾。

しかし、現在までのところエンドファイトに感染した植物が病害抵抗性を発現したという報告は、チモシーがまの穂病を除いて見あたらない。島貫³⁸⁾はがまの穂病に感染したチモシーが斑点病に対して抵抗性を獲得することを明らかにした。がまの穂病に感染したチモシー苗に斑点病菌を噴霧接種すると菌の発芽管は異常な形態となり、病斑の形成は見られない。そこで傷を付けそこに菌を接種したが、有傷部分がわずかに褐色になったのみで病斑は形成されなかった。また、但見⁴¹⁾はがまの穂病に感染したチモシーは黒さび病にも抵抗性を示すが、その発現は夏には弱く、晩秋に強くなると報告している。このように、がまの穂病菌に感染したチモシーが病害抵抗性を発現するのは、*E. typhina*が5員環セスキテルペノイドの chokol 類や数種の不飽和ヒドロキシ脂肪酸などの抗菌物質を産生するためと考えられている⁴⁷⁾。

2) 耐虫性

*A. lolii*に感染したペレニアルライグラス、*A. coenophialum*に感染したトールフェスク、*E. typhina*に感染したハードフェスクやチュウイングフェスクは、多くの種類の害虫に対して摂食阻害性や毒性を持つようになる(第4表)³⁹⁾。現在、草地試験場ではエンドファイトが牧草・芝草に付与する機能について、プロジェクト研究を行っている。その結果、わが国においてもエンドファイトに感染したペレニアルライグラスは、シバツトガに対して忌避効果があることが室内実験で



第5図 シバツトガの加害と考えられるペレニアルライグラスの圃場。エンドファイト感染の高い品種はほとんど被害を受けていなかった。

明らかにされた(神田私信)。また、圃場でもシバツトガと考えられる被害が多発生したが、エンドファイトの感染の高かった品種では被害はほとんど認められなかった(第5図)。

エンドファイトに感染したペレニアルライグラスはアルカロイドの一種である peramine を産生して害虫に対して摂食阻害を起こす³⁴⁾。また、摂食阻害は示さないが、神経物質である lolitrems を産生して、害虫を死に至らしめる³³⁾。

エンドファイトに感染したトールフェスクは、害虫に摂食阻害と毒性を持つ loline alkaloids を産生して、耐虫性を発揮するものと考えられている¹⁹⁾。Loline alkaloids は *A. coenophialum* の感染していないトールフェスクにはなく、感染したもののみにあり、茎、葉身、種子の乾燥重の0.8%と多量に産生される^{10, 20)}が、季節や刈り込み時期によってその産生量に変動が見られる¹²⁾。また、peramine, ergopeptide alkaloid, lolitrems は他のマイコトキシンと類似していることからエンドファイト由来と考えられ、比較的少量しか

第4表 アクレモニウム・エンドファイト感染によって虫害抵抗性の付与が報告されている植物およびその加害虫¹⁾

昆 虫	植物	エンドファイト
<i>Crambus</i> spp. (ツトガーの一種)	PRG ³⁾	A.I.
<i>Listronotus bonariensis</i> (オサゾウムシの一種)	PRG, TF ³⁾	A.I., A.c.
<i>Sphenophorus parvulus</i> (オサゾウムシの一種)	PRG ³⁾	A.I.
<i>Spodoptera frugiperda</i> (ツマシロクサヨトウ)	PRG, TF	A.I., A.c.
<i>Acheta domesticus</i> (コオロギの一種)	PRG, TF	A.I., A.c.
<i>Rhopalosiphum padi</i> (ムギクビレアブラムシ)	TF	A.c.
<i>Schizaphis graminum</i> (ムギミドリアブラムシ)	PRG, TF, HF, CF	A.I., A.c. E.t., E.t.
<i>Oncopeltus fasciatus</i> (カメムシの一種)	TF	A.c.
<i>Blissus leucopterus hirtus</i> (カメムシの一種)	CF ³⁾	E.t.
<i>Heteronychus arator</i> (コガネムシの一種)	PRG ³⁾	A.I.
<i>Draculacephala antica</i> (オオヨコバイの一種)	TF ³⁾	A.c.
<i>Chaetocnema pulicaria</i> (トビハムシの一種)	TF ³⁾	A.c.

1) Siegel ら³⁹⁾より引用。

2) TF: トールフェスク, PRG: ペレニアルライグラス, CF: チュウイングフェスク, HF: ハードフェスク, A.c.: *Acremonium coenophialum*, A.I.: *A. lolii*, E.t.: *Epichloë typhina*.

3) 圃場調査に基づいた結果。

産出されないのに対し, loline alkaloids は植物由来のため多量産生されるものと考えられている³⁹⁾。

3) 耐線虫性

エンドファイトに感染した植物の根では感染していない根に比べて、土壤線虫が極めて少ないことが知られている^{22, 43, 44, 45)}。*A. coenophialum*に感染したトールフェスクの根ではネグサレセンチュウ, *Tylenchorhynchus acutus*(イシユクセンチュウの一種), *Meloidogyne graminis*(ネコブセンチュウの一種), *Paratylenchus projectus*(ピンセンチュウの一種)の数は著しく少なかったが, *Helicotylenchus pseudo robustus*(ラセンセンチュウの一種)の数は、エンドファイトの感染によって影響を受けなかった²²⁾。

根にはエンドファイトがいないとされているのに、根に寄生する線虫や土壤昆虫は地上部に寄生しているエンドファイトの抑制効果をどのようにして受けているのか? トビムシの一種 *Folsomia candida* に新鮮な根を餌として与えたが、エンドファイトに感染した植物では、感染していない植物より産卵数の減少が起きた。しかし、両者には有意な違いは見られなかった。また、エンドファイト感染したトールフェスクに産生される N-acetyl loline を与えると、産卵数の減少が起きたが、与えない場合に対して有意差は認められなかった。これらのことから、エンドファイト感染によって地上部で産生される毒性物質は、根へ移行する間に濃度などに変化が起き、土壤昆虫には急性的ではなく徐々に作用するものと推測された⁹⁾。

4) 環境ストレス耐性

エンドファイトに感染している植物は乾燥などの環境ストレスに強くなる。そのため過酷な条件を経ると、感染している植物は感染していない植物と比較して生存率が高く、収量も多くなる^{4, 43, 44)}。この原因として、エンドファイトに感染したトールフェスクは乾燥条件下では気孔抵抗が高まるなどの生理的变化が起き、また葉が狭くて厚く、早めに捲くなど形態的变化が起きることによって、水分の保持を良くしている⁴⁾。また、エンドファイト感染植物では水分が多いときには水利利用の効率が低下するが、水分が欠乏している時には乾燥ストレスにゆっくりと反応するため、乾燥に対して抵抗性になる⁸⁾。また、エンドファイト感染植物では土壤線虫が著しく少なくなるため、耐乾性が高まると考察されている⁴⁴⁾。

5) 増収効果

エンドファイト感染によって、植物が増収するとい

う報告²⁸⁾があるが、他方で増収は見られなかった³⁹⁾とか、逆に減収したという例³⁰⁾もある。この化学的要因として、*A. coenophialum*が*in vitro*でインドール酢酸 (IAA) を産生するが、その産生量が菌株によって著しく異なることが報告されている⁷⁾。したがって、植物体内でのエンドファイトによる IAA の産生量によって、植物の生長促進の度合が異なると推定される。また、植物の遺伝子や温度、乾燥などの環境条件も IAA 産生量に影響を及ぼすと考えられている。

8. 今後の研究方向

芝草ではすでに、エンドファイト感染種子が耐虫性品種として商品化されている。牧草でも家畜毒性のみを喪失し、病虫害抵抗性付与などの有益面のみを持つエンドファイトを自然界で見出すか、人工的に作り出せれば、生物農薬として利用できる。さらに、エンドファイトの持つ有益面を支配する遺伝子を解明できれば、その遺伝子の作物への導入も夢ではない。今後、エンドファイトは有用微生物遺伝資源として実際の農業生産に幅広く貢献するものと考ええる。

(草地試験場環境部主任研究官)

参 考 文 献

- Ahmad, S., *et al.* (1985). Entomol. Exp. Appl. 39 : 183-190
- Ahmad, S., *et al.* (1986). Entomol. Exp. Appl. 41 : 3-10.
- 秋山典昭ら (1991). 日本植物病理学会 秋期関東部会講演要旨
- Arachevaleta, M. *et al.* (1989). Agron. J. 81 : 83-90.
- Bacon, C.W., *et al.* (1977). Appl. Environ. Microbiol. 34 : 576-81.
- Bacon, C.W. *et al.* (1986). Agron. J. 78 : 106-116.
- Bacon, C.W., and De Battista, J. Adv. Appl. Mycol. (in press).
- Bates, G.E. and Joost, R.E. (1990). In *Proc. Int. Symp. Acremonium/Grass Interactions*, pp. 121-124
- Bernard, E.C., *et al.* (1990). See Ref. 8. pp. 125-127.
- Bush, L.P., *et al.* (1982). Crop Sci. 22 : 941-943.
- Christensen, M.J., *et al.* (1991). Mycol. Res. 95 : 918-923.
- Eichenseer, H., *et al.* (1991). Entomol. exp. appl. 60 : 29-38.
- Fletcher, L.R. and Harvey, R.C. (1981). N.Z. Vet. J. 29 : 185-186.
- Fletcher, L.R. and Barrell, G.K. (1984). N.Z. Vet. J. 32 : 139-140.
- Gallagher, R.T., *et al.* (1984). J. Chem. Soc. Chem. Commun. 9 : 614-616
- Gallagher, R.T., Hawkes, A.D. (1985). N.Z.J. Agric. Res. 28 : 427-431
- Johnson, M.C., *et al.* (1982). Phytopathology 72 : 647-650.
- Johnson, M.C., *et al.* (1986). Plant Disease 70 : 380-382.
- Johnson, M.C., *et al.* (1985). Appl. Environ. Microbiol. 49 : 568-571.
- Jones, T.A., *et al.* (1983). Crop Sci. 23 : 1135-1140.
- 笠原春男ら (1991). 日本植物病理学会 夏期関東部会講演要旨
- Kimmons, C.A., *et al.* (1990). Plant Disease 74 : 757-761.
- 古賀博則ら (1991). 日植病報 57 : 78.
- 古賀博則ら (1991). 日植病報 57 : 403.
- Latch, G.C.M. and Christensen, M.J. (1982). N.Z.J. Agric. Res. 25 : 443-448.
- Latch, G.C.M. (1983). Proc. N.Z. Grassl. Assoc. 44 : 251-253.
- Latch, G.C.M. *et al.* (1984). Mycotaxon 20 : 535-550.
- Latch, G.C.M. *et al.* (1985). N.Z.J. Agric. Res. 28 : 165-168.
- Latch, G.C.M. and Christensen, M.J. (1985). Ann. Appl. Biol. 107 : 17-24.
- Lewis, G.C. and Clements, R.O. (1990). See Ref. 8. pp. 160-162.
- Lyons, P.C., *et al.* (1986). Science 232 : 487-489.
- Musgrave, D.R. (1984). N.Z.J. Agric. Res. 27 : 283-288.
- Prestige, R.A. and Gallagher, R.T. (1985). Proc. N.Z. Weed Pest Control Conf. 38 : 38-40.
- Rowan, D.D., *et al.* (1986). J. Chem. Soc. Chem. Commun. 935-936.
- Saha, D.C., *et al.* (1988). Phytopathology 78 : 237-239.
- Schmidt, D. (1990). See Ref. 8. pp. 52-57.
- 島貫忠幸・佐藤徹 (1983). 北海道農試研報 138 : 99-104.
- 島貫忠幸 (1987). 北海道農試研報 148 : 1-56.
- Siegel, M.R., *et al.* (1987). Ann. Rev. Phytopathol. 25 : 293-315.
- Siegel, M.R., *et al.* (1984). Phytopathology 74 : 937-941.
- 但見明俊 (1991). 植物防疫 45 : 106-108.
- Vogl, A.E. (1989). Nahrungsm. Unters. Hyg. Warenk. 12 : 25-29.
- West, C.P., *et al.* (1988). Plant and Soil. 112 : 3-6.
- West, C.P., *et al.* (1987). Arkansas Farm Research 36 : 3.
- West, C.P., *et al.* (1990). See Ref. 8 : 196-198.
- White and Cole (1985). Mycologia 77 : 487-489.
- 吉原照彦 (1990). 日本農芸化学会誌 64 : 1155-1158.