

雪腐病（５）

誌名	北農
ISSN	00183490
著者名	松本,直幸
発行元	北海道農事試験場北農會
巻/号	77巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 135-141
発行年月	2010年4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



<総 説>

雪 腐 病 (5)

松 本 直 幸*

3) 紅色雪腐病菌 (*Microdochium nivale*)

紅色雪腐病の被害は比較的軽微であるが、発生地域は広く、また病原菌は宿主植物のすべての生育ステージに関与している (Cook 1981) ので、見逃せない病害である。赤かび病¹に由来する汚染種子は一次伝染源となり (Hewett 1983)、苗の死滅は低温下で著しくなる (Millar & Colhoun 1969)。また、本菌の菌糸は10℃の低温下では無殺菌土壤中を進展する (Booth & Taylor 1976b) ので、ワラに残った菌糸などの土壤伝染源は、苗への感染源として汚染種子よりも重要な場合もある (Booth & Taylor 1976a)。積雪下での病害は紅色雪腐病として認識される。紅色雪腐病に罹病した植物は、融雪後多量に形成された分生子のためピンクを帯びてくる。このような分生子は二次伝染源となり、条件次第では、融雪後新たに伸長する葉に被害を与える。たとえば、冷涼湿潤な天候が続くと、小麦では葉に斑紋を生じ (明日山1940)、芝草では雪のない季節にもかなりの被害を与える (Smith1987, Tani & Beard 1997)。米国ワシントン州では融雪後の乾燥のため完全時代 (子のう殻) はほとんど形成されないが、子のう殻が形成されても秋が来て湿潤になるまで子のう胞子は放出されない (Cook & Bruehl 1968)。秋に放出された子のう胞子は雪腐病を起こすが、それほど重要ではない (Cook & Bruehl 1966)。これに対しヨーロッパでは子のう胞子がエン麦の開花期に放出され、赤かび病を起こし、汚染種子が形成される (Noble & Montgomerie 1956)。このように紅色雪腐病菌は冬穀物の生活史のすべての段階で発生するので、本菌の生活環を絶つことは有効な防除手段となりうる。たとえば1950年代には、凍上により持ち上げられた秋播

小麦の無効分けつを減らすため、融雪後には「土寄せ」が行われていた。盛岡で4年間行われた実験結果によると、紅色雪腐病に罹病した枯死葉に土をかぶせ残渣の分解を促進させることで、その後の葉鞘や止葉における子のう殻形成をほぼ完全に抑制し、赤かび病の発生を76%減少させることができた (Nakajima 2007)。

紅色雪腐病菌には変異があることが知られているが、我が国においては詳細な比較研究はなされていない。本菌は、従来 *Fusarium nivale* (完全時代 *Calonectria nivalis*) とされていたが、分生子形成法の違いから *Fusarium* 属からは切り離され、*Gerlachia nivalis* に変更され、さらに分生子の大きさに基づいて二つの変種が設けられた (Gams & Muller 1980)。これらは現在 *Microdochium nivale* var. *nivale* と var. *majus* (完全時代 *Mono-graphella nivalis*) とされている (Samuels & Hallett 1983)。Gams & Müller (1980) は、二つの変種 (いずれも小麦由来) について生態や生育温度に明瞭な違いは見あたらないとしたが、Smith (1983) は、カナダ中西部サスカチュワン州の穀物由来菌株とイネ科牧草由来菌株で分生子の大きさなどに違いがあることを認めた。すなわち、小麦など穀物由来の菌の分生子は大型で完全時代を形成するのに対し、芝草などイネ科牧草菌の分生子は小さく1~2細胞で完全時代を形成することはなかった。同様にノルウェーにおいても、イネ科牧草菌株はすべて完全時代を形成することがなかった。しかし、カナダ東部オンタリオ州南部では、芝生由来の菌株にも小麦由来の菌株にも二つの変種が混在し (ともに大半は var. *nivale*)、

* 北海道農業研究センター Naoyuki MATSUMOTO

1 本菌はマイコトキシン生産菌として知られていたが、厳密な試験の結果、既知のマイコトキシンはいずれも検出されなかった (Nakajima & Naito 1995)。

小麦由来の4菌株 (var. *nivale* と var. *majus* とともに2菌株ずつ) のみがホモタリック²で、芝生由来の菌はヘテロタリックであった (Litschko & Burpee 1987)。分子生物学的根拠 (RAPD, IGS-RFLP) から、同じ地域の芝生由来の菌株は多様であったが、すべて var. *nivale* と同定され、そのなかにはクリーピングベントグラスと密接な関係のある個体群が検出された (Mahuku ら1998)。これに対し英国の *M. nivale* を RAPD により解析したところ、例外はあるものの、小麦由来の菌株には二つの変種が混在し、両者の違いは分生子の形態や完全時代の有無と一致した (Lees ら1995)。また、分生子の形態で var. *nivale* と同定された菌株にもホモタリックなものがみられた。北海道産の70菌株を ITS-RFLP で判定したところ、var. *majus* と判定されたのは小麦由来の4菌株のみで、残りの菌株は var. *nivale* (小麦由来16菌株、イネ科牧草由来50菌株) であった (寺見・川上2006)。同様に道内45地点の秋播小麦圃場 (イタリアンライグラス1圃場を含む) 由来の菌株の分生子は1~2細胞と小さくすべて var. *nivale* に該当するが、ホモタリックであった (田中ら1983)。

以上概観すると、*M. nivale* は基本的には一年性、多年性植物を問わず加害することが可能で、両方の変種が混在しうる。しかし、多年性の宿主にはヘテロタリックな菌株が、一年性宿主にはホモタリックな菌株が寄生する傾向にある。特定の宿主 (クリーピングベントグラス) から特定の系統が検出される事実 (Mahuku ら1998) は、植物の生活史の全段階に關与する本菌の特徴かもしれない。特に多年性宿主においては宿主・病原菌相互関係が永く続くので、病原菌に対し絶えず選択圧がかかるのだろう。私も、1980年代後半北海道農試で育成中のメドウフェスクのある特定の系統に綿状の菌糸を多量に生じる紅色雪腐病を観察した (図14) が、このような病原菌は宿主系統が

品種育成の過程で除かれるとともにみられなくなった。*M. nivale* は、その進化過程において雪腐病菌としては十分に適応しておらず、むしろ宿主の生育期にも発生したり腐生能力も有するなど、その万能性が時間的、空間的な分布域の広さに貢献している。このような性質は、植物病原菌における進化適応や宿主・病原菌相互関係を研究する上で、紅色雪腐病がモデル系として有効であることを示している。

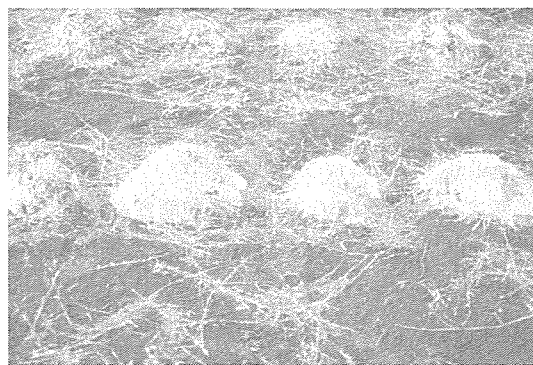


図14 メドウフェスクの特定の育成系統に発生した紅色雪腐病
綿毛状の菌糸が多く形成され、罹病植物はかき氷のように見える。

4) 雪腐大粒菌核病菌 (*Sclerotinia borealis*)

雪腐大粒菌核病菌も変異に関しては十分に研究されていない。雪腐大粒菌核病は子のう胞子による空気伝染により発生するのが通常であるが、アラスカにおいては、菌核から発芽した菌糸が直接感染源となる例が報告されている (McBeath 1988)。北欧や北太平洋沿岸ではスゲ科やイグサ科などの野生植物からもその発生が報告されている (Kohn 1979) が、宿主範囲についても未解明の部分が大きい (Saito 2001)。本菌の分類学的所属は、まだ未解決で、ここでは *Sclerotinia borealis* にとどめておく。菌核や子のう盤の特徴から、本菌は *Ciborinia* 属に該当すると考えられる (Saito 1998) が、今後分子生物学的な比較検討がなされることが期待される。

雪腐大粒菌核病菌は、雪腐病菌のなかでももっとも低温に適応した菌で、氷点下では培地が凍結した方が菌糸は早く伸長する (富山 1955)。この

² 交配相手を必要とせず一菌株だけで完全時代を形成するものをホモタリック、交配相手を必要とするものをヘテロタリックという。

結果から、Hoshinoら (2009) は、本菌が低浸透圧 (高張) を好むと考えた。培地を凍結させる代わりに、塩化カルシウムかソルビトールを培地に加えても菌糸の生育速度は速くなり、生育適温は4℃から10℃に変わった。このことから、雪腐大粒菌核病菌の本質的な生理活性適温は10℃と高いが、氷点下では細胞外に不凍タンパクを細胞外に産生し基質を凍らせないようにして養分を吸収するのではなく (Hoshinoら 2003), 凍結条件下で濃縮された養分を利用することが示された。永久凍土に存在する細菌が、その中の不凍水中にある濃縮された養分を利用する (Rivkinaら2000) 事実と同じメカニズムが、雪腐大粒菌核病菌にもみられる。

雪腐大粒菌核病の主たる発生地は道東である (富山1955) が、近年ではあまり重要ではなくなっている。その発生は年により大きく異なり、根雪開始が遅く土壌凍結の著しい年に被害が大きくなる (Nissinen 1996)。すなわち、宿主植物が低温に遭遇し、かつ積雪が長く続くことで多発条件が満たされる (尾崎1979)。1974-75年の冬、道東では根雪の始まりが遅く、3月にはかなりの積雪にみまわれ融雪が遅れた。そのため、雪腐大粒菌核病の発生に好適な気象条件となり、オーチャードグラスは壊滅的な被害を受けた (荒木 1975)。その後、本病により抵抗性 (耐凍性) のチモシーが普及した。チモシーでも播種1年目は本病にかかりやすいので、できるだけ植物体が大きく成長して冬を迎えることが栽培の基本として提案されている。しかし、2008年には十勝地方日高山麓地帯を中心にチモシー新播草地1,281haに本病が発生し、実態調査から播種期が遅くなるほど (越冬する植物が小さいほど) 生存植物数が低下することが明らかになった (佐藤ら 2009, 図15)。播種期が遅れた原因として、前年の播種適期の乾燥やトウモロコシの収穫を待って播種せざるを得なかったことが考えられる。

尾崎 (1979) は、温室で栽培した各種イネ科牧草を11月上旬から順次野外の低温にさらすことで、雪腐大粒菌核病の発病前提条件が凍害であること



図15 2008年十勝地方の新播チモシーに発生した雪腐大粒菌核病

A: 圃場には被害を免れた植物 (矢印) がわずかに残るが、
B: やがてハコベなどの雑草に排除される。

を明らかにした。発病はペレニアルライグラスがもっとも著しく、次いでメドウフェスク、オーチャードグラス、ケンタッキーブルーグラス、およびチモシーの順であった。このことは、雪腐大粒菌核病の発生は宿主植物が凍害を受けるか否かで決定され、絶対的な発生地帯があるわけではなく、相対的なものであることを意味する。たとえば、札幌や岩手県北上山地では、高畦栽培することにより、また圃場の吹きさらし部分において、耐凍性の低いペレニアルライグラスに雪腐大粒菌核病がかなり発生する (松本直幸, 未発表)。植物が本病に罹病するとクラウン付近にまで被害が及ぶ (菌核が形成されている) ので、茎数の減少や植物体の枯死など、一見雪腐大粒菌核病菌の病原力は強いものと認識されがちである。Saito (1998) は、本菌がアイリス、ペルコ (緑肥植物 *Brassica* の種間雑種)、アリウム、カンパニュラなど非イネ科植物の老化葉で腐生的に増殖し菌核を形成するが、これらの植物を枯死させることはないことを報告した。すなわち、雪腐大粒菌核病は弱い病原菌か腐生菌である。イネ科植物における病害の発生も、植物組織が凍害により「半殺し」の目にあって初めて成立するのである。

5) その他の *Sclerotinia* 属菌による雪腐病

(1) 双子葉植物の雪腐病菌 (*Sclerotinia nivalis*)

本菌の発生は、以前から双子葉植物で報告され

ており、その病原菌は *Sclerotinia intermedia* とされていたが記載が不十分であった。その後 Saito (1997) は正式に記載を行い、学名を *S. nivalis* とした。本菌は積雪下で越冬中のキク科、セリ科、アブラナ科、シソ科、タデ科などの双子葉植物を広く加害するので、雪腐病菌とみなされる。しかし、培養適温は20℃付近にあり、20℃における人工接種ではレタスなどにも病原性を示すが、その病原力は中温性の菌核病菌 (*S. sclerotiorum*) よりも弱かった (Saito 2001)。中国、韓国、ロシアなどからもその発生が確認されているが、被害の実態などの詳細は十分には解明されていない。

(2) マメ科牧草類の菌核病菌 (*S. trifoliorum*)

Sclerotinia trifoliorum はマメ科牧草 (永年性マメ科植物) をおもに加害し、アルファルファやアカクロローバの菌核病菌として、北海道においても重要な病原菌となっている。本菌は、アカクロローバやシロクロローバに対しは積雪下で加害する雪腐病菌として関与し、これらの牧草の永続性に影響を及ぼしている。この病害に対する現実的な対策は抵抗性品種の利用であり、アカクロローバでは重要な育種目標になっている。*S. trifoliorum* は、アルファルファでは、茎が伸長し始める頃から発生し、茎内部が侵されるので茎がしおれる。

6) 褐色雪腐病 (*Pythium* spp.)

褐色雪腐病は1933年、富山から世界で最初に発見された。我が国では、排水の悪い水田転換畑に裏作として秋播小麦などが植えられているので、積雪のある地帯では島根県から北海道まで広く発生している一方、世界的にはあまり知られていない (Takamatsu & Takenaka 2001)。米国ワシントン州からもその発生が報告されている (Lipps & Bruehl 1978)。褐色雪腐病菌が属す *Pythium* 属菌は遊走子を水中に放出することで、植物に感染する。褐色雪腐病にはいくつかの *Pythium* 属菌が関与している (平根 1960, Ichitani ら1986) が、土壤の排水性により異なる種が分布している。たとえば、水田転換畑では、*P. paddicum* が優占し *P. iwayamai* は畑地に多い (Takamatsu & Ichitani 1987a)。*P. paddicum* は、9月にもつ

とも検出頻度が高い (高松1993) ことから、絶対的な雪腐病菌ではない。また、本菌は低酸素、高二酸化炭素という水田に適応している (高松1993)。*P. okanoganense* は山林に多い (Takamatsu & Ichitani 1987b)。

褐色雪腐病菌はコムギやオオムギの栽培歴のない土壌や山林からも検出される (Takamatsu & Ichitani 1987a, b)。はありふれた菌である。*Pythium* は、北極 (Hoshino ら1999, 2006) や南極 (東條ら 2005) から検出され、芝生のように大きく広がったコケにパッチ状の病斑を形成し、これらの菌が雪腐病をおこし、植物相の遷移に関わっていることが明らかになった。現在その分類学的所属について検討されているが、*Pythium* 属菌の分子生物学的系統解析の結果 (Lévesque & De Cock, 2004) によれば、雪腐病菌として知られる種はたがい近縁である (同じクレードに属す) ので、両極で発見された菌の所属いかんによっては、他の雪腐病菌と異なった進化適応過程が明らかになる可能性がある。

7) スッポヌケ病 (*Athelia* sp.)

1970年代後半から、小麦の分けつ中心葉基部が腐敗し、その上部の葉が枯死する未知の雪腐病の発生が知られていた。罹病葉は基部から容易に引き抜くことができるので、スッポヌケ病と呼ばれた。罹病部位からの病原菌分離は難しく、かさぶた状の菌核からはかすがい結合を有する菌糸が分離され、また病原性も認められたので、病原菌は担子菌の一種と考えられた (清水・宮島 1990)。その後の発生実態調査 (清水・宮島 1992a) によると、分布地域は道東を中心とするいわゆる雪腐大粒菌核病発生地帯に一致し、雪腐大粒菌核病の発生年に本病も多発する傾向にあった。病原菌は、雪腐小粒菌核病菌 (*Typhula* spp.) とは交配せず培養形態も異なるので、カナダなどで発生している LTB (低温性担子菌 low temperature basidiomycetes) との類縁が疑われた。しかし、スッポヌケ病菌は LTB と交配しなかった (清水・宮島 1992b)。その後の分子生物学的解析により、スッポヌケ病菌は *Athelia* 属であることが

推定された(川上顕, 未発表)。*Athelia*属は森林のリター層に普通に分布する菌であるが, このことを裏付けるような事実を観察した。すなわち, 網走地方で森林の土壌を用いてベントグラスグリーンを造成したところ, スッポヌケ病がパッチ状に大発生した(図16, 松本直幸, 未発表)。

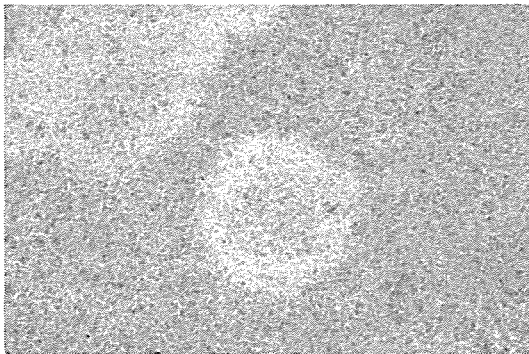


図16 山林の土壌でベントグラスグリーンを造ったら, 翌春にスッポヌケ病が発生した。

スッポヌケ病は道内の主要コムギ品種の変遷に敏感に反応し, 発生程度が変化した(清水 1993)。このことは, 抵抗性品種の利用が雪腐病防除のもっとも実地的な方法であることを示す。本病はホロシロコムギが多く作付されている頃に重要視されたが, やがてチホクコムギにかわると発生は低下した。チホクコムギは概して雪腐病に弱い雪腐大粒菌核病に対しては比較的抵抗性で, スッポヌケ病に対してもホロシロコムギより強かった。また, 近年の道東における根雪始まりが早くなる傾向も, その発生を低下させる一因になっていると思われる。

文 献

- 荒木隆男 (1975) 北海道における牧草雪腐病の多発 植物防疫 29 : 484-488.
- 明日山秀文 (1940) *Fusarium nivale* (Fr.) Ces. [*Calonectria graminicola* (Berk. Er Br.) Wr.] に因る小麦葉の斑紋 日植病報 10 : 51-54.
- Booth RH & Taylor GS (1976a) *Fusarium* diseases of cereals X. Straw debris as a source of inoculum for infection of *Fusarium nivale* in the field. Trans. Br. Mycol. Soc. 66 : 71-75.
- Booth RH & Taylor GS (1976b) *Fusarium* diseases of cereals XI. Growth and saprophytic activity of *Fusarium nivale* in soil. Trans. Br. Mycol. Soc. 66 : 77-83.
- Cook RJ (1981) *Fusarium* diseases of wheat and other small grains in North America. In eds. Nelson PE, Toussoun TA & Cook RJ, *Fusarium Diseases, Biology, and Taxonomy*. pp.39-52. Pennsylvania State Univ. Press, University Park.
- Cook RJ & Bruehl GW (1966) *Calonectria nivalis*, perfect stage of *Fusarium nivale*, occurs in the field in North America. Phytopathology 56 : 1100-1101.
- Cook RJ & Bruehl GW (1968) Ecology and possible significance of perithecia of *Calonectria nivalis* in the Pacific Northwest. Phytopathology 58 : 702-703.
- Gams W & Muller E (1980) Conidiogenesis of *Fusarium nivale* and *Rhynchosporium oryzae* and its taxonomic implications. Neth. J. Pl. Path. 86 : 45-53.
- Hewett PD (1983) Seed-borne *Gerlachia nivalis* (*Fusarium nivale*) and reduced establishment of winter wheat. Trans. Br. Mycol. Soc. 80 : 185-186.
- 平根誠一 (1960) 麦類褐色雪腐病菌の研究, 特に病原菌の分類について 日菌報 11 : 82-87.
- Hoshino T, Tojo M, Okada G, Kanda H, Ohgiya S & Ishizaki K (1999) A filamentous fungus, *Pythium ultimum* Trow var. *ultimum*, isolated from moribund moss colonies from Svalbard, northern islands of Norway. Polar Biosci. 12 : 68-75.
- Hoshino T, Tojo M & Yumoto I (2006) Blight of moss caused by *Pythium* sp. in Greenland. In eds. Boertmann D & Knudsen H, *Arctic and Alpine Mycology* 6, pp95-98. Meddelleleser om Gronland, bioscience 56.
- Hoshino T, Kiriaki M, Ohgiya S, Fujiwara M, Kondo H, Nishiyama Y, Yumoto I & Tsuda S (2003) Antifreeze proteins from snow mold fungi. Can. J.Bot. 81 : 1175-1181.
- Hoshino T, Terami F, Tkachenko OB, Tojo M & Matsumoto N (2009) Mycelial growth of the snow mold fungus, *Sclerotinia borealis*,

- improved at low water potentials: an adaptation to frozen environment. *Mycoscience* DOI 10.1007/s10267-009-0013-3
- 15) Ichitani T, Takamatsu S & Stamps DJ (1986) Identification and pathogenicity of three species of *Pythium* newly isolated from diseased wheat and barley just after thawing in Japan. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 52 : 209-216.
 - 16) Kohn LM (1979) A monographic revision of the genus *Sclerotinia*. *Mycotaxon* 9 : 365-444.
 - 17) Levesque CA & De Cock AWAM (2004) Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Pythium*. *Micol. Res.* 108 : 1363-1383.
 - 18) Lees AK, Nicholson P, Rezanoor HN & Parry DW (1995) Analysis of variation within *Microdochium nivale* from wheat: evidence for a distinct sub-group. *Micol. Res.* 99 : 103-109.
 - 19) Lipps PE & Bruehl GW (1978) Snow rot of winter wheat in Washington. *Phytopathology* 68 : 723-726.
 - 20) Litschko L & Burpee LL (1987) Variation among isolates of *Microdochium nivale* collected from wheat and turfgrass. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 89 : 252-256.
 - 21) Mahuku GS, Hsiang T & Yang L (1998) Genetic diversity of *Microdochium nivale* isolates from turfgrass. *Micol. Res.* 102 : 559-567.
 - 22) McBeath JH (1988) *Sclerotia* myceliogenic germination and pathogenicity of *Sclerotinia borealis*. Abstract of 5th International Congress of Plant Pathology, 201.
 - 23) Nakajima T & Naito S (1995) Reassessment of mycotoxin productivity of *Microdochium nivale* in Japan. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 61 : 357-361.
 - 24) Nissinen O (1996) Analyses of climatic factors affecting snow mould injury in first-year timothy (*Phleum pratense* L.) with special reference to *Sclerotinia borealis*. *Acta Univ. Oul A* 289 : 1-115.
 - 25) Millar CS & Colhoun J (1969) *Fusarium* diseases of cereals VI. Epidemiology of *Fusarium nivale* on wheat. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 52 : 195-204.
 - 26) Nakajima T & Naito S (1995) Reassessment of mycotoxin paroductivity of *Microdochium nivale* in Japan. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 61 : 357-361.
 - 27) Nakajima T (2007) Making evidence-based good agricultural practice for the reduction of mycotoxin contamination in cereals. *Good Agricultural Practice (GAP) in Asia and Oceania*. Food and Fertilizer Technology Center 9 : 111-120.
 - 28) Noble M & Montgomerie IG (1956) *Griphosphaeria nivalis* (Schaffnit) Muller and von Arx and *Loptoshaeria avenaria* Weber on oats. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 39 : 449-459.
 - 29) 尾崎政春 (1979) オーチャードグラス雪腐大粒菌核病の発生生態 北海道立農試集報 42 : 55-65.
 - 30) Rivkina EM, Friedman EI, McKay CP & Glinchinsky DA (2000) Metabolic activity of permafrost bacteria below the freezing point. *Appl. Environ. Microbiol.* 66 : 3230-3233.
 - 31) Saito I (1997) *Sclerotinia nivalis*, sp. Nove, the pathogen of snow mold of herbaceous dicots in northern Japan. *Mycoscience* 38 : 227-236.
 - 32) Saito I (1998) Non-gramineous hosts of *Myriosclerotinia borealis*. *Mycoscience* 39 : 145-153.
 - 33) Saito I (2001) Snow mold fungi in the *Sclerotiniaceae*. In eds. Iriki N, Gaudet DA, Tronsmo AM, Matsumoto N, Yoshida M & Nishimune A, *Low temperature Plant Microbe Interactions under Snow*. pp. 37-48. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn., Sapporo.
 - 34) Samuels GJ & Hallett IC (1983) *Microdochium stoveri* and *Monographella stoveri*, new combinations for *Fusarium stoveri* and *Micronectriella stoveri*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 81 : 473-483.
 - 35) 佐藤友昭・阿部隆斉・餌取率子・谷英雄・山川政明・森本正隆 (2009) 十勝地方日高山麓地帯のチモシー草地に発生した冬枯れ症状について 北海道草地研究会報 43 : 43.
 - 36) 清水基滋 (1993) コムギスッポヌケ病の防除法—スッポヌケ病は近年なぜ発生が少ないか— 北農 60 : 298-303.
 - 37) 清水基滋・宮島邦之 (1990) 秋播きコムギのスッポヌケ症 (仮称) について 日植病報 56 : 141-142.
 - 38) 清水基滋・宮島邦之 (1992a) コムギスッポヌケ症の発生分布について 日植病報 58 : 147-148.

- 39) 清水基滋・宮島邦之 (1992b) コムギスッポヌケ症の病原菌とカナダ産LTBとの比較 日植病報 58 : 148.
- 40) Smith JD (1983) *Fusarium nivale* (Gerlachia nivalis) from cereals and grasses : Is it the same fungus? Can. Pl. Dis. Surv. 63 : 25-26.
- 41) Smith JD (1987) Winter-hardiness and overwintering diseases of amenity turfgrasses with special reference to the Canadian Prairies. Agriculture Canada Tech. Bu., 1987-12E, 193pp.
- 42) 高松 進 (1993) 水田・畑および水田転換畑の土壌における麦類褐色雪腐病菌の垂直分布 福井農試報告 30 : 27-36.
- 43) Takamatsu S & Ichitani T (1987a) Detection of *Pythium* snow rot fungi in deased leaves of wheat and barley grown in paddy fields and upland fields. Ann. Phytopath. Soc. Japan 53 : 56-59.
- 44) Takamatsu S & Ichitani T (1987b) Detection of *Pythium* snow rot fungi in the soils having no cultivation history of wheat and barley. Ann. Phytopath. Soc. Japan 53 : 650-654.
- 45) Takamatsu S & Takenaka S (2001) Snow rot caused by *Pythium* species. In eds. Iriki N, Gaudet DA, Tronsmo AM, Matsumoto N, Yoshida M & Nishimune A, Low temperature Plant Microbe Interactions under Snow. pp.87-100. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn., Sapporo.
- 46) 田中文夫・斉藤 泉・宮島邦之・土屋貞夫・坪木和男 (1983) チオファネートメチル耐性コムギ紅色雪腐病の発生 日植病報46 : 565-566.
- 47) Tani T & Beard JB (1997) *Microdochium* patch. In Color Atlas of Turfgrass Diseases-Disease Characteristics and Control. pp.125-127. Ann Arbor, Chelsea
- 48) 寺見文宏・川上 顕 (2006) 紅色雪腐病*Microdochium nivale*の2変種の北海道における分布と生育速度の多様性 日植病報 72 : 203.
- 49) 東條元昭・Muhlhauser HA・星野 保・藤井宏和・箱田暁穂・神田啓史・大木 理 (2005) キングジョージ島から分離される雌雄異株性*Pythium*属菌の同定 (予報) 雪腐大粒菌核病28回極域生物シンポジウム講演要旨集 PT7.
- 50) 富山宏平 (1955) 麦類雪腐病に関する研究 北海道農試報告 47 : 1-234.