

北海道のバレイショ品種の1983年から2011年におけるジャガイモ疫病抵抗性の変動

誌名	育種学研究 = Breeding research
ISSN	13447629
著者名	池谷, 聡 千田, 圭一 松永, 浩 関口, 建二
発行元	日本育種学会
巻/号	19巻2号
掲載ページ	p. 85-90
発行年月	2017年6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



ノート

北海道のバレイショ品種の1983年から2011年におけるジャガイモ疫病抵抗性の変動

池谷 聡¹⁾・千田圭一^{1,2)}・松永 浩¹⁾・関口建二³⁾¹⁾道総研北見農業試験場, 北海道常呂郡訓子府町, 〒099-1496²⁾現: 道総研中央農業試験場遺伝資源部, 北海道滝川市, 〒073-0013³⁾道総研十勝農業試験場, 北海道河西郡芽室町, 〒082-0081

Change of reactions on late blight resistance in potato varieties from 1983 to 2011 in Hokkaido

Satoru Iketani¹⁾, Keiichi Senda^{1,2)}, Hiroshi Matsunaga¹⁾ and Kenji Sekiguchi³⁾¹⁾ Hokkaido Research Organization Kitami Agricultural Experiment Station, Kunneppu-cho, Tokoro-gun, Hokkaido 099-1496, Japan²⁾ Present address: Hokkaido Research Organization Central Agricultural Experiment Station Plant Genetic Resources Division, Takikawa-shi, Hokkaido 073-0013, Japan³⁾ Hokkaido Research Organization Tokachi Agricultural Experiment Station, Memuro-cho, Kasai-gun, Hokkaido 082-0081, Japan

キーワード

ジャガイモ疫病, バレイショ (*Solanum tuberosum*), ジャガイモ疫病菌 (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary), 真性抵抗性, 圃場抵抗性, 抵抗性の安定性

緒言

ジャガイモ疫病は、北海道の気象条件では常発病害であるため、疫病抵抗性はバレイショ品種改良開始当初から主要な目標の一つに挙げられてきた (高瀬 1977a)。

ジャガイモ疫病菌 (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) は、系統の変化が激しいため、疫病抵抗性品種を育成する場合、抵抗性の安定性が問題となる。疫病抵抗性は、主働遺伝子に支配される真性抵抗性と、微働遺伝子の集積による圃場抵抗性に分けられる (Wastie 1991, Akino *et al.* 2014)。過去には、効果が高く導入が比較的容易な真性抵抗性が用いられていた。しかし疫病菌の系統の変化のために短期間で抵抗性が打破されるので、現在では、より持続的な圃場抵抗性が主に用いられている (Wastie 1991, Akino *et al.* 2014)。しかし、圃場抵抗性品種「マチルダ」(Berggren *et al.* 1988) の抵抗性が北海道において1998年頃より低下した例があり (Kato *et al.* 2001)、圃場抵抗性も長期的には変化すると考えられる。このことから持続的な疫病抵抗性品種を育成するためには、各

品種の抵抗性を常に調査し、品種改良に反映させていくことが重要である。北海道立総合研究機構 (2010年3月以前は北海道立農業試験場) におけるバレイショ育種では、この目的でこれまで疫病無防除圃場において各品種における疫病抵抗性の反応をモニタリングしてきた。

本研究では、真性抵抗性および圃場抵抗性を持つ9品種について、1983年から2011年までの29年間の疫病無防除圃場における疫病罹病度の推移を示すとともに、この期間の疫病菌の系統の変化との関係を解析し、安定した抵抗性品種を育成するための方法について考察した。

材料および方法

1. 供試品種

材料として疫病感受性品種を1品種、真性抵抗性遺伝子 *R1*, *R2*, *R3* および *R4* を単独あるいは複数持つ品種を5品種、圃場抵抗性品種を3品種供試した。供試品種の特徴と供試期間を表1に示す。

Solanum demissum を主とするバレイショの近縁野生種に由来する真性抵抗性遺伝子は (高桑 1968)、疫病菌の単一の非病原性遺伝子に対応しており、抵抗性遺伝子と非病原性遺伝子との相互作用により過敏反応が引き起こされる (Wastie 1991)。Black *et al.* (1953) は、この関

編集委員: 渡邊和男

2014年12月26日受領 2017年4月13日受理

Correspondence: iketani-satoru@hro.or.jp

表 1. 供試バレイショ品種の疫病抵抗性, 枯凋期および供試期間

抵抗性区分	バレイショ品種名	真性抵抗性遺伝子	枯凋期	供試年	参考文献
感受性	紅丸	—	晩生	1983–2011	山崎 1938
真性抵抗性	ホッコイコガネ	<i>R1</i>	中晩生	1983–1997	西部 1981
	エニワ	<i>R1</i>	中晩生	1998–2011	高瀬 1977b
	シレトコ	<i>R1R2</i>	晩生	1986–1989, 1991–1994, 1996–2011	金子ら 1967
	コナフブキ	<i>R1R3</i>	中晩生	1983–2011	浅間ら 1982
	ヨウラク	<i>R4</i>	極晩生	1996–2011	高桑 1968
圃場抵抗性	リシリ	<i>R1</i>	極晩生	1984–1989, 1991–2011	高桑 1968
	マチルダ	—	中晩生	1989–2011	Berggren <i>et al.</i> 1988
	花標津	—	中晩生	1991–2011	千田ら 1998

係を整理して, 真性抵抗性遺伝子の命名法を提案した. この方法によって定義づけられた真性抵抗性は *R1* から *R11* まで存在し (Wastie 1991), そのうちの *R1*, *R2*, *R3*, *R4* が日本のバレイショ品種に導入されてきた. そのため, 本研究ではこの 4 種類の真性抵抗性遺伝子を持つ品種を供試した. 圃場抵抗性品種は, 強い抵抗性を持ち実際に実用品種として栽培された代表的な 3 品種を供試した.

また, 疫病の発生はバレイショ生育後期に認められ, 老化の早い早生品種ほど罹病しやすいことから (高桑 1968), 抵抗性に及ぼす枯凋期の影響をできるだけ排除するため, 本研究では枯凋期が遅い中晩生, 晩生および極晩生の品種を供試した.

具体的な供試品種については, 以下の通りである. 「紅丸」は 1938 年に北海道農業試験場にて育成された晩生のでん粉原料用品種で, 疫病感受性である (山崎 1938). 「ホッコイコガネ」は 1981 年に北海道農業試験場にて育成された中晩生のフレンチフライ用品種で, 真性抵抗性遺伝子 *R1* を持つ (西部 1981). 「エニワ」は 1961 年に北海道農業試験場にて育成された中晩生のでん粉原料用品種で, 真性抵抗性 *R1* を持つ (高瀬 1977b). 「シレトコ」は 1967 年に北海道立根釧農業試験場にて育成された晩生のでん粉原料用品種で, 真性抵抗性 *R1* と *R2* を持つ (金子ら 1967). 「コナフブキ」は 1981 年に北海道立根釧農業試験場にて育成された中晩生のでん粉原料用品種で, 真性抵抗性 *R1* と *R3* を持つ (浅間ら 1982). 「ヨウラク」は 1958 年に北海道農業試験場にて育成された極晩生のでん粉原料用品種で, 真性抵抗性 *R4* を持つ (高桑 1968). 「リシリ」は 1960 年に北海道農業試験場にて育成された極晩生のでん粉原料用品種で, 真性抵抗性 *R1* とバレイショの近縁野生種 *S. demissum* 由来の強い圃場抵抗性を持つ (高桑 1968). 「マチルダ」はスウェーデンの Svalöf 社が育成し 1960 年にホクレン農業協同組合連合会が輸入した中晩生の生食用品種で, 強い圃場抵抗性を持つ (Berggren *et al.* 1988). 「花標津」は 1997 年に北海道立根釧農業試験場にて育成された中晩生の生食用品種で, アンデス原産栽培バレイショ *S. tuberosum* subsp.

andigena 「W553-4」系統に由来する強い圃場抵抗性を持つ (千田ら 1998).

2. 調査地

1983 年から 1997 年までは北海道根室管内中標津町にある北海道立根釧農業試験場 (現道総研根釧農業試験場 以下根釧農試と略す), 1998 年以降は, 馬鈴しょ育種研究室が移転したため, 北海道オホーツク管内訓子府町にある北海道立北見農業試験場 (現道総研北見農業試験場 以下北見農試と略す) で調査を行った.

3. 発病調査方法とデータ処理

疫病無防除圃場において, 疫病菌の接種は行わず自然発生とし, 発病を調査した. これまでの疫病無防除圃場での観察の結果, 感受性品種は 7 月終わりから 8 月上旬に感染し 8 月終わりに枯死する一方で, 抵抗性品種は 9 月以降に罹病が進行していくことが多い. このことから感受性品種と抵抗性品種の罹病度の差を明瞭に示すために, 各年とも 8 月 15 日前後および 9 月 1 日前後の疫病罹病度を平均して, その年の罹病度とした.

評価にあたっては, 1983 年から 1997 年までは根釧農試慣行法を用いて 6 段階の罹病度 (疫病罹病小葉の罹病面積率が 0 : 0%, 1 : 5%, 2 : 20%, 3 : 40%, 4 : 60%, 5 : 80%, 6 : 100%) に, 1998 年から 2011 年までは Malcolmson scale (Cruickshank *et al.* 1982) を用いて 9 段階の罹病度 (疫病小葉の罹病面積率が 9 : 0%, 8 : 10%以下, 7 : 11–25%, 6 : 26–40%, 5 : 41–60%, 4 : 61–70%, 3 : 71–80%, 2 : 81–90%, 1 : 90%以上) に分類した. 根釧農試慣行法では, 罹病の程度が高いほど数値も高くなるが, Malcolmson scale では逆に, 罹病の程度が高いほど数値は低くなる.

なお, 1985 年, 1999 年および 2004 年は, 高温や干ばつのために, 疫病がほとんど発生しなかったのでデータを省略した.

結果

1. 1983年から1997年（根室管内中標津町：評価は根釧農試慣行法による）

真性抵抗性遺伝子を持つ品種の罹病度の推移を図1に示した。感受性の「紅丸」はほとんどの年次で罹病度が3以上の高い値を示した。R1を持つ「ホッカイコガネ」およびR1とR3を持つ「コナフブキ」では1983年、1984年にはほとんど罹病が見られなかったが、1986年になって感受性の「紅丸」並の罹病が見られ、それ以降も「紅丸」とほぼ同程度の罹病が続いた。R4を持つ「ヨウラク」は1996年、97年の2ヶ年のみ供試したが、罹病度は感受性の「紅丸」並であった。一方R1とR2を持つ「シレットコ」については、1986年から1989年、1991年から1994年および1996年、1997年の10ヶ年の供試ではあるが、罹病の程度は低かった。

圃場抵抗性品種の罹病度の推移を図2に示した。R1と圃場抵抗性を持つ「リシリ」は、1984年にはほとんど罹病が見られなかったが、1986年になって、図1で示した「ホッカイコガネ」(R1)、「コナフブキ」(R1R3)とほぼ同様に、感受性の「紅丸」に近い罹病が見られた。しかしその後、1989年に罹病の程度が大きく減少し、それ以降も低く推移した。他の圃場抵抗性品種については、「マチルダ」は1989年から、「花標津」は1991年から供試を始めたが、1997年まで全般に罹病の程度は低かった。

2. 1998年から2011年（オホーツク管内訓子府町：評価はMalcolmson scaleによる）

真性抵抗性遺伝子を持つ品種の罹病度の推移を図3に示した。感受性の「紅丸」は常に罹病度が5以下で高度

の罹病性を示した。R1を持つ「エニワ」、R1とR3を持つ「コナフブキ」、R4を持つ「ヨウラク」は、図1の1986年以降と同様に、感受性の「紅丸」並の罹病度であった。R1とR2を持つ「シレットコ」は、図1と同様に、罹病の程度が他の品種と比較して明らかに低かった。

圃場抵抗性品種の罹病度の推移を図4に示した。図2で示した根釧農試の1997年の調査までは罹病の程度が低かった「マチルダ」が、1998年になって感受性の「紅丸」に近い罹病度を示すようになった。以降2003年まで罹病の程度が高い状況が続いたが、その後少しずつ減少し、2010年には1997年以前のレベルまで減少した。「花標津」は、1998年から2003年まで、それ以前より罹病の程度が高くなる傾向が見られたが、感受性の「紅丸」より低かった。これらに対してR1と圃場抵抗性を持つ「リシリ」では罹病はほとんど見られなくなった。

考察

1. 抵抗性の変動

図1~4の各品種の罹病度の推移を通覧すると、年次により特定の品種で抵抗性が大きく変動している事例が散見される(表2)。最初は1986年で、R1を持つ「ホッカイコガネ」、R1とR3を持つ「コナフブキ」の抵抗性が感受性品種レベルまで低下した(図1)。同時にR1と圃場抵抗性を持つ「リシリ」も感受性品種に近いレベルまで低下した(図2)。2例目は1989年で、一旦低下した「リシリ」の抵抗性が、低下以前のレベルまで回復した(図2)。3例目は1998年で、それまで罹病の程度が低かった圃場抵抗性品種「マチルダ」の抵抗性が(図2)、1998年には感受性品種レベルまで低下し、同時に圃場抵抗性品種「花標津」の抵抗性も中程度まで低下した(図4)。一

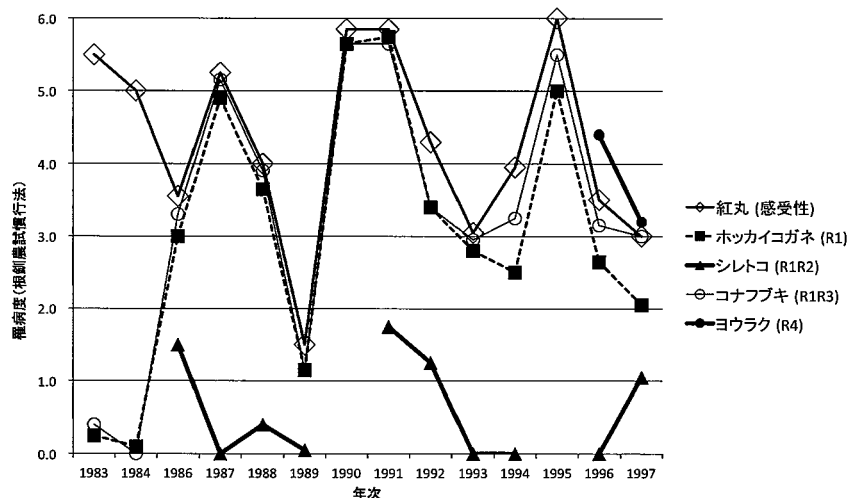


図1. 1983~1997年における真性抵抗性遺伝子を持つパレイシヨ品種の罹病度の推移。根釧農試疫病無防除圃場で調査。

罹病度の判定は根釧農試慣行法を用いて行った。

根釧農試慣行法では、罹病の程度が高くなるほど罹病度の数値も高くなる。

1985年は、高温のため疫病がほとんど発生しなかったため、データを省略した。

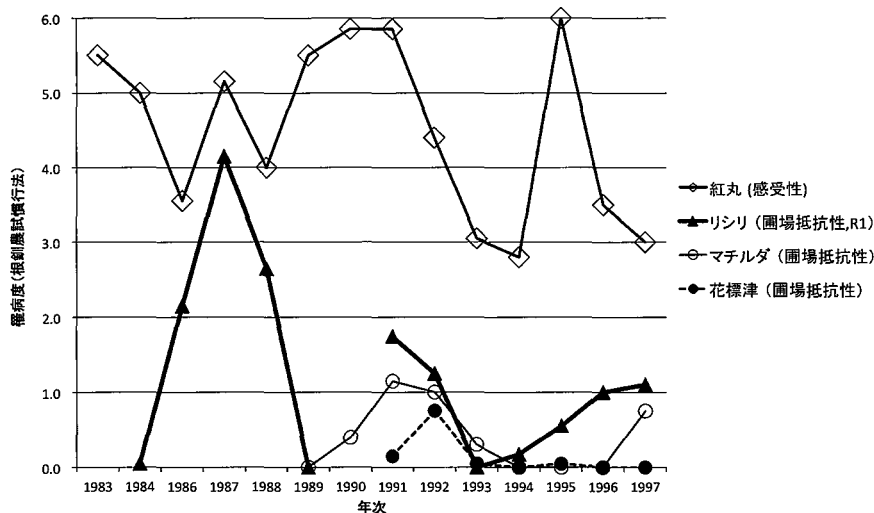


図2. 1983～1997年におけるパレイシヨ圃場抵抗性品種の罹病度の推移。

根鉤農試疫病無防除圃場で調査。

罹病度の判定は根鉤農試慣行法を用いて行った。

根鉤農試慣行法では、罹病の程度が高くなるほど罹病度の数値も高くなる。

1985年は、高温のため疫病がほとんど発生しなかったため、データを省略した。

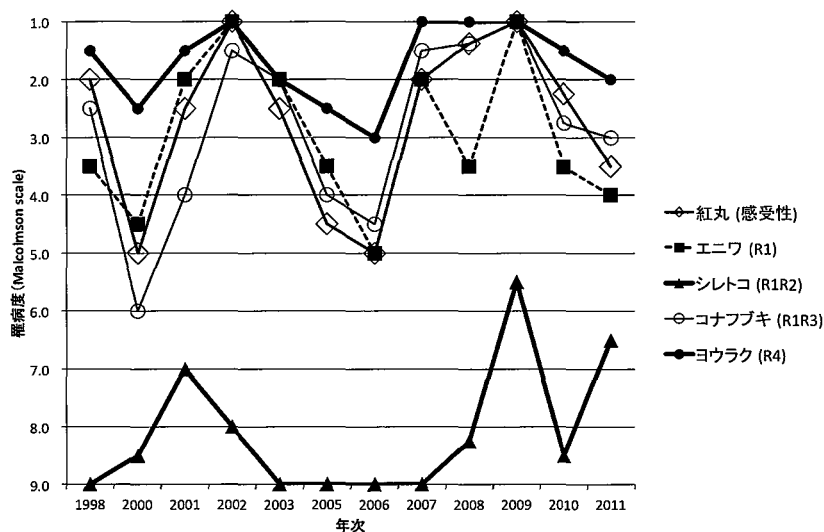


図3. 1998～2011年における真性抵抗性遺伝子を持つパレイシヨ品種の罹病度の推移。

北見農試疫病無防除圃場で調査。

罹病度の判定は Malcolms scale (Cruckshank *et al.* 1982) を用いて行った。

Malcolms scale では罹病の程度が高くなるほど罹病度の数値は低くなる。

この図では図1, 2と見方を統一するために、Y軸の上下を反転している。

1999年および2004年は高温や干ばつのため疫病がほとんど発生しなかったため、データを省略した。

2009年, 2011年の「シレットコ」は、8月下旬から発生した夏疫病の影響で、罹病度の値が低くなっている。

方, 1997年まである程度罹病していた「リシリ」が, 1998年以降では抵抗性が向上した(図4)。4例目は2005年で, 「マチルダ」と「花標津」の抵抗性がそれ以前より向上した(図4)。

2. 抵抗性の変動と疫病菌系統の変遷

疫病菌の系統は, 過去に数回変遷してきていることが

知られている。Akino *et al.* (2014) がまとめた系統の変遷を要約すると以下の通りである。1987年以前は, 疫病菌系統の変遷が明らかでない。その後1988年には, 疫病菌系統はA1交配型のUS-1とA2交配型のJP-1が併存していたが, 1990年代初めまでにJP-1が優先するようになった。1990年代前半は, 引き続きA2交配型のJP-1が優先していたが, 1996年のA1交配型の新系統の発見後, 1999

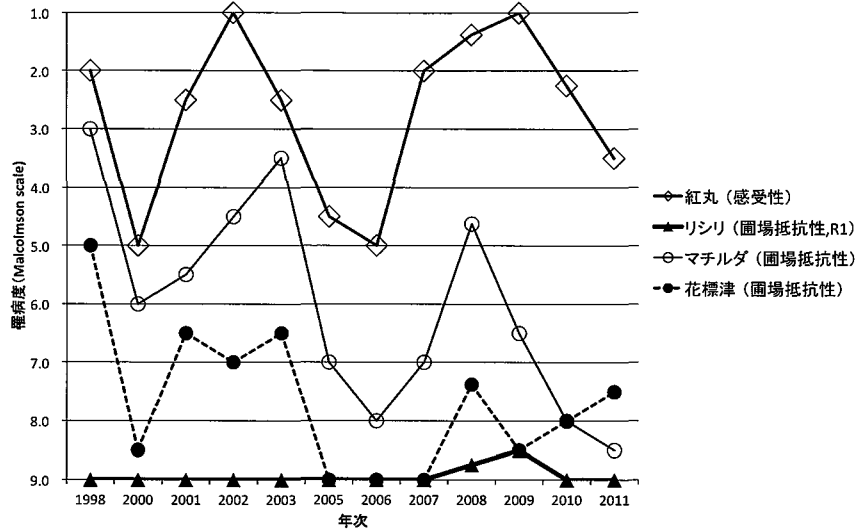


図 4. 1998～2011 年のバレイショ圃場抵抗性品種の罹病度の推移。北見農試疫病無防除圃場で調査。罹病度の判定は Malcolmson scale (Cruckshank *et al.* 1982) を用いて行った。Malcolmson scale では罹病の程度が高くなるほど罹病度の数値は低くなる。この図では図 1, 2 と見方を統一するために、Y 軸の上下を反転している。1999 年および 2004 年は高温や干ばつのため疫病がほとんど発生しなかったため、データを省略した。2009 年の「リシリ」「マチルダ」「花標津」、2011 年の「花標津」は 8 月下旬から発生した夏疫病の影響で、罹病度の値が低くなっている。

表 2. 年次による疫病抵抗性の変動のまとめ

年次	バレイショ品種	抵抗性	抵抗性の変動	備考	
1	1986	ホッカイコガネ	R1	感受性品種レベルまで低下	
		コナフブキ	R1R3	感受性品種レベルまで低下	
		リシリ	圃場抵抗性, R1	感受性品種に近いレベルまで低下	
2	1989	リシリ	圃場抵抗性, R1	抵抗性が回復	R1, R3 品種は感受性
3	1998	マチルダ	圃場抵抗性	感受性品種レベルまで低下	R2 品種は抵抗性
		花標津	圃場抵抗性	中程度まで低下	
		リシリ	圃場抵抗性, R1	抵抗性が向上	
4	2005	マチルダ	圃場抵抗性	抵抗性が回復	
		花標津	圃場抵抗性	抵抗性が回復	

年までに北海道の系統の大部分がこの新系統に置き換わった。さらに 2005 年以降、3 系統に分類されている新 A1 系統のうち、JP-4 と JP-3 が優先するようになった。

この疫病菌系統の変遷を上記の抵抗性の変動の時期に対応させると、以下のように 4 例中 3 例がほぼ重なる。まず 1 例目の 1986 年は、1987 年以前の系統の変遷が不明であるので、対応関係は不明である。2 例目の 1989 年は、JP-1 が優先するようになる時期とほぼ重なる。3 例目の 1998 年は、A1 交配型の新系統に置き換わった時期とほぼ重なる。4 例目の 2005 年以降の時期は、JP-3 と JP-4 が優先するようになった時期とほぼ重なる。これらのことから、抵抗性の変動は、疫病菌系統の変化に影響を受けていることが推測される。

また、3 例目の 1998 年の北見農試の抵抗性反応の変化と同時期に、十勝地域でも「マチルダ」の抵抗性が低下

しており、Kato *et al.* (2001) は、その原因として、疫病菌の系統が、それ以前に優先していた JP-1 から「マチルダ」に多くの病斑を形成させることができる A1 交配型の新系統に置き換わったことを挙げている。このことから、北見農試圃場の 1998 年の抵抗性反応の変化も、疫病菌系統の変化が影響していることが示唆される。

3. 各抵抗性の安定性と持続的な抵抗性品種の育成方法

真性抵抗性遺伝子のうち R1 あるいは R3 を持つ「ホッカイコガネ」と「コナフブキ」は、抵抗性が感受性品種レベルまで低下した後、抵抗性の回復が見られず、抵抗性が打破されたままである。「ヨウラク」が持つ R4 も抵抗性が発揮されることはなかった。一方、「シレットコ」が持つ R2 については、試験期間中の抵抗性は安定していた。しかし高桑ら (1968) が 1950 年代行った試験では、

R2を持つ品種が散発的に罹病化していること、イギリス、アメリカおよびカナダ等でR2に病原性を持つ疫病菌の発生が報告されていること (Pilet *et al.* 2005) から、長期的には他の真性抵抗性 R1, R3 および R4 と同じように感受性品種並まで抵抗性が打破されることが懸念される。また「シレットコ」は、今回のデータでは感受性品種に比べて強い抵抗性を保っているが、データに含まなかった9月上旬以降に急激に罹病が進行することが多かった。切離葉を用いた接種試験で、品種の老化に伴い非親和性の菌の接種でも病斑が形成された例 (高桑 1968) があり、9月上旬以降の罹病は、枯ちょう期が近づいたことによる老化に関係があると推測される。

また、圃場抵抗性については、真性抵抗性遺伝子 R1, R3, および R4 と比べると長期間にわたって抵抗性は安定的だったが、一時的な抵抗性の低下が見られた。抵抗性の低下の程度には品種によって差があり、「マチルダ」および「リシリ」は、感受性品種の「紅丸」あるいはそれに近いレベルまで抵抗性が低下したが、「花標津」は一定の強度を保った。また品種によって、抵抗性が低下していた時期に違いがあり、圃場抵抗性の種類によって疫病菌系統に対する反応が異なることが推測された。

以上のことから、今後、疫病菌の系統の変化に対応して疫病抵抗性を持続的に安定化させていくための育種戦略として、圃場抵抗性の反応の異なる母本を交配し、それぞれの母本の持つ微働遺伝子を集積することが考えられる。Richardson *et al.* (2006) は、オオムギ黄さび病の抵抗性 QTL の集積効果を、感受性の遺伝的背景を持つ準同質系統を用いて調査した結果、複数の QTL を集積するとより高いレベルの耐性が得られることを見出した。また Yasuda *et al.* (2015) は、イネのいもち病量的遺伝子の集積効果を、「コシヒカリ」の戻し交雑系統を用いて調査したが、遺伝子の組合せにより集積効果が現われる場合があった。また異なる真性抵抗性遺伝子を集積することによって抵抗性の持続性を向上させることができることは良く知られている (Mundt 2014)。これらのことから圃場抵抗性を構成する微働遺伝子を集積させることで、抵抗性の持続性を向上させていくことが可能であると考えられる。しかし、この育種戦略のためには、各圃場抵抗性母本を構成する抵抗性 QTL の解析と、検出された QTL を選抜するための遺伝子マーカーの開発が必要であり、今後の課題である。

Akino *et al.* (2014) の報告から、疫病菌は今後も変化を繰り返していくと推測されるが、今のところ各品種の圃場抵抗性がどのように変化するか予測できない。そのため圃場抵抗性の持続性を調査するために、今後も今回報告した3つの圃場抵抗性品種のモニタリングを続けていくとともに、さらに多くの圃場抵抗性品種のモニタリングも必要である。また同時に試験圃場で発生している疫病菌の系統についても調査していく必要があると考えられる。近年、これまで利用が難しかった近縁野生種か

ら *S. microdontum* に由来する $R_{Pi-mcd1}$ 遺伝子など R1 から R11 以外の抵抗性遺伝子が発見されており、これらの集積も図られている (Tan *et al.* 2010)。今後これらについても、持続性を調査するための抵抗性のモニタリングが必要であろう。

疫病抵抗性バレイショ品種の北海道における抵抗性のモニタリングは、高桑ら (1968) が1950年代に行って以来、公式に発表されたものがほとんどなかった。本研究は、1980年代初め以降のデータを示すことで、データの年代的欠落をある程度埋めることができ、複雑な疫病の変化を理解する上で一定の意義を持つと考えられる。

謝辞

本研究にあたり、北海道立根釧農業試験場で長年疫病抵抗性バレイショの研究に携われた諸先輩方に厚くお礼申し上げます。

また、ご校閲を賜った志賀弘行博士、中津智史博士にお礼申し上げます。

引用文献

- Akino, S., D. Takemoto and K. Hosaka (2014) *J. Gen. Plant Pathol.* 80: 24–37.
- 浅間和夫・伊藤平一・村上紀夫・伊藤 武 (1982) 北海道立農試集報 48: 75–84.
- Berggren, B., A.-K. Widmark and V. Umaerus (1988) *Potato Res.* 31: 611–616.
- Black, W., C. Mastenbroek, W.R. Mills and L.C. Peterson (1953) *Euphytica* 2: 173–179.
- Cruickshank, G., H.E. Stewart and R.L. Wastie (1985) *Potato Res.* 25: 213–214.
- 金子一郎・浅間和夫・上野賢司・村上紀夫 (1967) 北農 34: 1–24.
- Kato, M. and S. Naito (2001) *J. Agric. Univ. Heibei* 24: 11–15.
- 西部幸男 (1981) 農業技術 36: 557–559.
- Mundt, C.C. (2014) *Infect. Genet. Evol.* 14: 446–455.
- Pilet, F., R. Pelle, D. Ellisseche and D. Andrivon (2005) *Plant Pathology* 54: 723–732.
- Richardson, K.L., M.I. Vales, J.G. Kling, C.C. Mundt and P.M. Hayes (2006) *Theor. Appl. Genet.* 113: 485–495.
- 千田圭一・伊藤 武・関口建二・村上紀夫・奥山善直・入谷正樹・松永 浩 (1998) 北海道立農試集報 74: 1–17.
- 高桑 亮 (1968) 北海道農業試験場報告 75: 38–54.
- Tan, M.Y.A., R.C.B. Hutten, R.G.F. Visser and H.J. van Eck (2010) *Theor. Appl. Genet.* 121: 117–125.
- 高瀬 昇 (1977a) “馬鈴薯”, 田口啓作・村山大記監修, グリーンダイセン普及協会, 札幌, 41–42.
- 高瀬 昇 (1977b) “馬鈴薯”, 田口啓作・村山大記監修, グリーンダイセン普及協会, 札幌, 63–64.
- Wastie, R.L. (1991) *In* “Phytophthora infestans” Ingram, D.S. and P.H. Williams (eds.), Academic Press, London, 193–224.
- 山崎俊次 (1938) 北農 5: 189–195.
- Yasuda, N., T. Mitsunaga and K. Hayashi (2015) *Plant Disease* 99: 904–909.