

第7章 精製マシン油乳剤がキュウリうどんこ病菌の呼吸におよぼす影響

これまでの実験結果から精製マシン油乳剤のキュウリうどんこ病菌に対する重要な阻害作用の1つとして分生孢子および菌糸の周囲に形成される被膜の影響が考えられる。この被膜形成により本菌の呼吸が阻害されることが予測される。そこで、本章ではうどんこ病菌を透析膜上に置床し、その後本剤を散布し呼吸におよぼす影響を明らかにするために以下の実験を行なった。

第1節 分生孢子的呼吸におよぼす影響

第1項 実験材料および実験方法

薬剤として精製マシン油乳剤を供試した。うどんこ病が自然発生したキュウリ葉に蒸留水を散布して既存の分生孢子を払い落とし、24時間以内に再び形成された新しい分生孢子を接種源として供試した。

キュウリうどんこ病菌の分生孢子を直径6mmのリーフパンチで打ち抜いた透析膜上に筆で払い落として接種した。透析膜上の分生孢子密度はディスク当たり 2.12×10^3 個であった。分生孢子を筆で払い落とした直後に精製マシン油乳剤を $1.8 \text{ ml} / 100 \text{ cm}^2$ の割合で散布し、散布3時間後から12時間後まで1時間ごとに1フラスコ当たり10枚のディスクの呼吸量を測定し、3フラスコの平均値を算出した。対照には蒸留水を散布した。呼吸量は、ワールブルグ検圧計（大洋科学工業社製）を用いて測定した。呼吸の測定条件は、温度 25°C 、照度 28000 Lux 、振とう回数30回転/分とした。なお、副室には15% KOHを0.3 ml加用した。また、呼吸量の各測定時に蒸留水散布区のうどんこ病菌の分生孢子的発芽率を調査した。

第2項 実験結果

実験結果は図、7-1~7-2に示した。

図、7-1から明らかなように、蒸留水散布区のうどんこ病菌分生胞子は、透析膜上に払い落として6時間後まで発芽は認められなかった。7時間後から分生胞子の発芽が認められ、以後発芽率は徐々に増加し、12時間後には17.2%に達した。一方、うどんこ病菌の呼吸量は積算の値で示したが、蒸留水散布区および精製マシン油乳剤散布区とも時間の経過とともに増加した。蒸留水散布区におけるうどんこ病菌の酸素吸収量は、透析膜上に置床して3時間後は $0.76 \mu l$ であったが、処理4時間~5時間後には急激に増加し、1時間あたり $2.32 \sim 4.69 \mu l$ となった。その後、処理10時間後までの酸素吸収量は1時間あたり $0.76 \sim 2.37 \mu l$ と緩慢に増加した。しかし、接種10時間後にはうどんこ病菌分生胞子の発芽率の増加とともに酸素吸収量も1時間あたり $3.14 \sim 3.82 \mu l$ と再び急激に増加し、12時間後には酸素吸収量の総計は $24.02 \mu l$ に達した。一方、図、7-2に示したように、うどんこ病菌の二酸化炭素の排出は、酸素吸収と同様に分生胞子発芽2~3時間前に1時間当り $2.12 \sim 3.72 \mu l$ 増加したが、その後はほぼ一定の値を示した。

精製マシン油乳剤10000ppm液散布区のうどんこ病菌の酸素吸収量は、処理3時間後に $0.81 \mu l$ で蒸留水散布区とほぼ同じ値を示した。本剤を散布した場合は、接種8~10時間後に1時間当りの酸素吸収量が $1.53 \sim 2.26 \mu l$ を示した以外は接種12時間後まで1時間当りの酸素吸収量は $0.75 \sim 0.81 \mu l$ と緩慢に増加する傾向を示し、処理12時間後の酸素吸収量は $10.82 \mu l$ で、蒸留水散布区に比べ55%抑制された。一方、二酸化炭素排出量は処理3~5時間後に $1.57 \sim 1.61 \mu l$ を示したがその後はほぼ一定の値であった。

第2節 酸素欠乏が分生胞子の発芽におよぼす影響

第1項 実験材料および実験方法

うどんこ病が自然発生したキュウリ葉に蒸留水を散布して既存の分生胞子を払い落とし、24時間以内に再び形成された新しい分生胞子をスライドグラス上に置床した。その後、湿らせたろ紙を敷いた9cmのペトリ皿にスライドグラスを静置し、ビニール袋内にペトリ皿を入れた。ビニール袋の開口部から、二酸化炭素および窒素ガスを徐々に噴出させてビニール袋内に充満させることにより酸素を除去し、ガスが流出ないようにビニール袋の開部を輪ゴムでとめた。その後ビニール袋を20℃、照明条件下(3000 Lux.)に静置し、所定時間ごとにビニール袋からペトリ皿を取り出して、分生胞子の発芽の有無を調査した。なお、実験は1処理区1000個の分生胞子を調査し、3連制で行なった。

第2項 実験結果

本実験の結果は表、7-1に示した。

無処理区での分生胞子の発芽率は、スライドグラス上に置床して24時間後で18.8%、48時間後で19.8%を示したので、キュウリうどんこ病菌の分生胞子発芽は温室に保持して24時間以内に、発芽すべき分生胞子はほとんど発芽するものと考えられる。酸素を排除して二酸化炭素および窒素ガスの充満する環境下での分生胞子発芽の有無を調査したところ、いずれのガスを使用しても3時間までは無処理区とほぼ同程度の発芽率を示した。しかしながら、6時間以上の処理を行なうと分生胞子発芽に影響が認められ、処理時間が長い程その影響は顕著に現われた。二酸化炭素および窒素ガスに6時間保持したのち無処理区と同じ条件下で発芽を促したが、スライドグラス上に置床して24時間後の発芽率は無処理区に比べ30~40%の発芽抑制が認められた。これらの分生胞子を対照区と同じ条件下でさらに24時間保持し

たが、発芽率の増加はほとんど認められなかった。酸素欠乏させた状態で24時間処理した場合は、発芽した分生胞子はまったく認められなかった。しかし、この処理区に分生胞子を対照区と同じ条件下でさらに24時間保持したところ、6.5～6.8%の発芽が認められた。

以上の結果、うどんこ病菌の分生胞子は発芽に際しては酸素が必要であることが明らかとなった。また、酸素欠乏状態に長時間保持するとすべての分生胞子が死滅することはないが、発芽率は顕著に低下することが明らかとなった。

第3節 考察

植物の呼吸におよぼす鉱物油の影響については、油の物理化学性、植物の表皮細胞表面の形態構造および薬剤散布時の濃度、散布量および散布時の環境条件に左右されることが知られている。Riedhart (1961) はバナナ葉にパラフィン系の油を散布するとガス交換が阻害され、光合成量が15%減少したことを報じている。また、Gudinら (1976) は低濃度の鉱物油をトマト葉に散布した場合二酸化炭素吸収は40~60%減少したが、高粘度の鉱物油を散布した場合の酸素吸収量は0~20%だけ減少したことを述べている。この原因として、低粘度の鉱物油を凸凹のある植物体上に散布すると高粘度の鉱物油よりも早く、広く拡散する結果であるとしている。つまり、油の粘度の差は植物の呼吸に影響し、粘度が高いほど植物の呼吸量におよぼす影響は少ないことをしめしている。一方、宿主細胞に病原菌が侵入した場合の罹病組織の呼吸の変化については多くの報告がある (Dimond ら, 1953、William ら, 1962、Scott ら, 1965、1966)。感染の進行にともない罹病植物の呼吸量は急激に増加し、胞子形成時には最高となるが、その後は次第に減少することが明らかにされている。以上のように、植物と油、植物と病原菌との間に生じる呼吸の影響については多くの研究がなされているが、植物病原菌だけの呼吸量についての研究はごくまれで、内藤ら (1967) のエンバク冠さび病菌を供試して行なった事例がある。つまり、発芽率が高いほど酸素吸収量は大きく、発芽~発芽管伸長期までは酸素吸収量は増加することを報告している。

本菌は活物寄生菌であるため、宿主作物がないと生活できないが分生胞子の発芽は透析膜上で可能である。そこで、キュウリうどんこ病菌の分生胞子の呼吸におよぼす精製マシン油乳剤の影響を検討するため、キュウリ葉の代わりに透析膜を供試して実験を行なった。遠藤 (1989) は、タマネギ鱗片上でキュウリうどんこ病菌分生胞子の発

芽を観察しているが著者と同様に接種6時間後から発芽が認められ、9～12時間後になると発芽率は急増することをのべている。著者の実施した実験は、透析膜上に本菌を置床して湿室に保持して行なったものであるが、6時間後までは分生胞子の発芽は認められず、その後10時間後までは発芽率は徐々に増加し、接種11時間後以降発芽率は急激に増大することが認められ、遠藤（1989）と同様の結果が得られた。

うどんこ病菌分生胞子の呼吸は、発芽が始る2～3時間前には1時間当りの酸素吸収量は $4\mu\text{l}$ と実験期間中最大の値を示し、二酸化炭素排出量も $2\sim 4\mu\text{l}$ で盛んに酸素を吸収し二酸化炭素を排出するなど、分生胞子発芽時に酸素要求度が高まり盛んに呼吸をしていることが明らかとなった。また、発芽が最大となる接種10時間後にも発芽直前と同様に酸素吸収量が急増するなど、うどんこ病菌の呼吸は分生胞子発芽に影響され、発芽が始る直前と発芽が急激に増加する時期に増大する傾向が認められた。一方、精製マシン油乳剤を散布した場合は対照区に比べ酸素吸収量および二酸化炭素排出量ともに明らかに低く、処理12時間後では酸素吸収量は55%、二酸化炭素排出量は43%に減少した。このような呼吸量の減少は、本剤の散布によってうどんこ病菌の分生胞子と菌糸の周囲に形成される被膜の影響に起因するものと考えられた。そこで、無酸素状態にうどんこ病菌を保持した場合の分生胞子の発芽におよぼす影響を検討した。二酸化炭素および窒素ガスで無酸素状態にし、6時間保持するとおよそ分生胞子発芽は30～40%阻害され、24時間保持するとほとんどの分生胞子は発芽能力が無くなることが明らかとなった。つまり、本菌は酸素要求度の高い病原菌であると考えられる。

本剤のうどんこ病菌に対する作用はこの点にあり、本菌の周囲に形成された被膜が酸素供給を遮断することにより発芽が阻害されるものと推察された。

第7-1表 酸素欠乏がキュウリうどんこ病菌分生胞子の発芽におよぼす影響

処理区	処理時間 (時間)	発芽率 (%)	
		24時間後 ¹⁾	48時間後 ¹⁾
二酸化炭素	0.5	17.9 (95) ²⁾	18.6 (94)
	1.0	18.7 (99)	18.8 (95)
	3.0	18.0 (96)	19.2 (97)
	6.0	11.2 (60)	11.1 (56)
	24.0	0.0 (0)	6.8 (34)
	48.0	-	0.0 (0)
窒素ガス	0.5	17.9 (95)	18.7 (94)
	1.0	18.8 (100)	19.6 (99)
	3.0	19.9 (106)	20.6 (104)
	6.0	13.2 (70)	13.5 (68)
	24.0	0.0 (0)	6.5 (33)
	48.0	-	0.0 (0)
無処理	-	18.8 (100)	19.8 (100)

1) : うどんこ病菌をスライドグラス上に置床した後の時間を示す。

2) : 対無処理区の指数を示す。

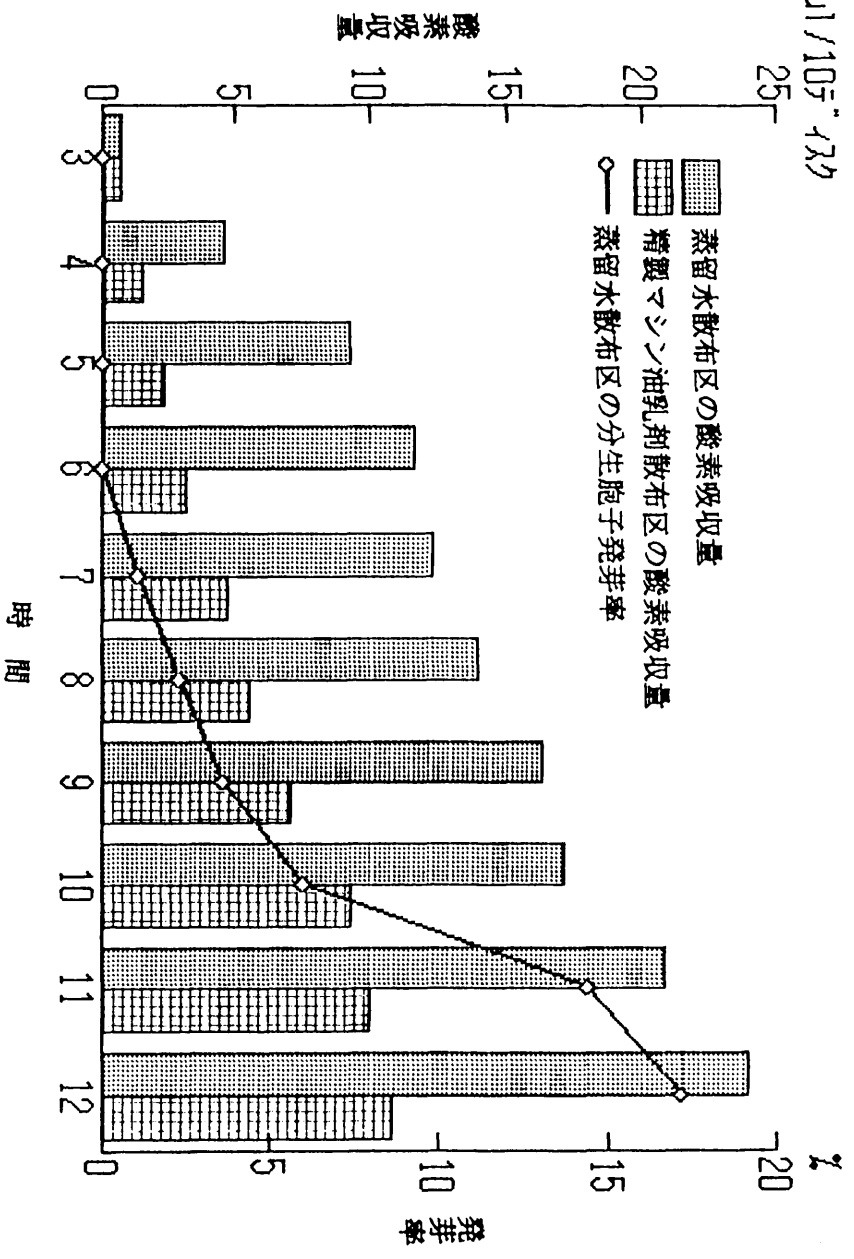


図. 7-1 精製マシ油乳剤がキユウラうどんこ病菌の酸素吸収量におよぼす影響

01/10⁵ 以上

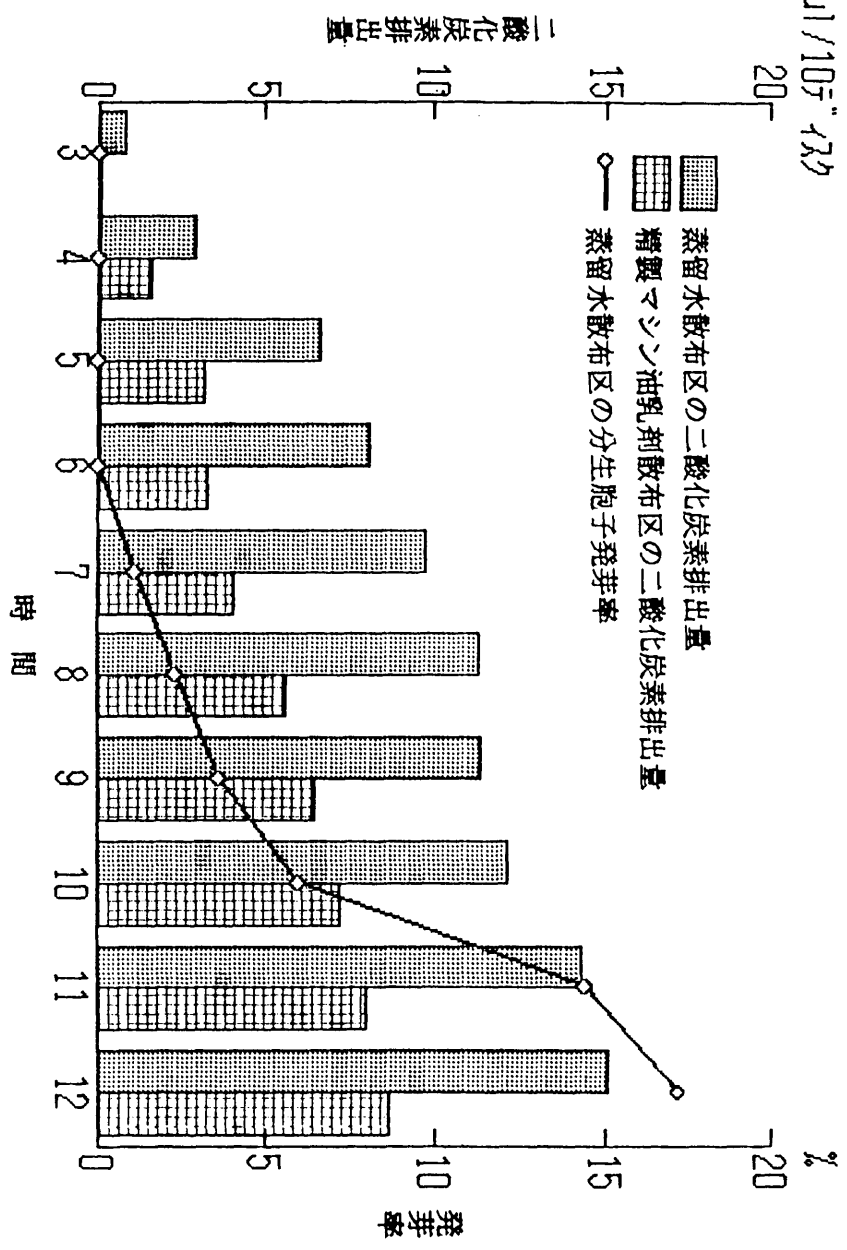


図. 7-2 精製マシンの油乳剤がキユウリうどんこ病菌の二酸化炭素排出量におよぼす影響

第8章 精製マシン油乳剤のキュウリにおよぼす影響

精製マシン油乳剤をキュウリに散布した場合、本剤による被膜の形成が子葉の表面で観察された。また、走査型電子顕微鏡による観察ではキュウリ表皮組織の細胞融合部に油成分が認められた。そこで、精製マシン油乳剤が実用的にうどんこ病の防除薬剤としてキュウリに適用できるのかを明らかにする目的で、薬害発生の有無および本剤散布がキュウリの生育、収量におよぼす影響について以下の実験を行なった。

第1節 キュウリ品種に対する薬害の発生

第1項 実験材料および方法

白いぼ系5品種（極光3号，王金促成，ときわ光3号P型，夏節成2号，清涼白いぼ）および黒いぼ系5品種（久留米落合H，春一番，松みどり，竹みどり，翠青2号）を供試した。鉢植えの本葉2葉期のキュウリに精製マシン油乳剤の20000，10000，5000および2500ppm液をガラススプレーを用いて5日間隔で3回散布（1区1鉢，3連制）し、最終散布の7日後に薬害出現の有無を調査した。

第2項 実験結果

表. 8-1に示したように白いぼ系キュウリ5品種に対し、精製マシン油乳剤20000～2500ppm液散布の影響は全く認められなかった。黒いぼ系品種では、久留米落合H型だけに対し、本剤20000ppm液を3回散布終了時にわずかに葉が巻く症状が観察されたが実用上問題となる程度ではなかった。その他の黒いぼ系の4品種には薬害症状は認められなかった。

第2節 各種栽培条件下で生育させたキュウリに対する薬害の発生

第1項 実験材料および方法

鉢植えの本葉2～3葉期のキュウリ（ときわ光3号P型）を供試した。薬剤は精製マシン油乳剤を用いた。

栽培中の気象条件を一定にするため、屋外型グロースキャビネット（島津製作所製）を用いて実験を行なった。

(1) 温度の影響：湿度を70%，温度を昼夜とも20，26および32℃に設定し本剤の10000，5000および2500ppm液をガラススプレーを用いて7日間隔で3回散布し、最終散布の10日後に薬害発生の有無を調査した。

(2) 湿度の影響：温度を26℃，湿度を昼夜とも55，70および85%に設定し、本剤の10000，5000および2500ppm液をガラススプレーを用いて7日間隔で3回散布し、最終散布の10日後に薬害発生の有無を調査した。

(3) 照度の影響：温度を26℃，湿度を70%に調整し、グロースキャビネットを寒冷紗で覆い、遮光なし，遮光53%および遮光76%区を設定した。本剤の10000，5000および2500ppm液をガラススプレーを用いて7日間隔で3回散布し、最終散布の7日後に薬害発生の有無を調査した。

第2項 実験結果

実験結果は表. 8-2～8-4に示した。

温度，湿度および照度を変えて本剤のキュウリ苗に対する薬害発生の有無と生育におよぼす影響を検討した。湿度を一定にし、温度を20，26および32℃に設定した条件下では、本剤の10000～2500ppm液散布のキュウリにおよぼす影響は認められず無散布と同じ生育状況であった。温度を一定にし、湿度を55，70および85%にした条件下では、本剤の10000～2500ppm液散布のキュウリ

におよぼす影響は認められず無散布区と同じ生育状況であった。また、温度および湿度を一定にし、照度を変えた条件下では76%遮光下での生育は無散布区および精製マシン油乳剤散布区ともやや徒長したが、本剤10000~2500ppm液散布による薬害の発生は認められなかった。

第3節 キュウリの生育および収量におよぼす影響

第1項 実験材料および方法

3~4葉期のキュウリ（ときわ光3号P型）を1977年7月18日に株間50cmで圃場に定植（定植前日に化成肥料 14-14-14を100kg/10a施用し、8月8日に50kg/10aを追肥）した。圃場に定植したキュウリに、精製マシン油乳剤10000、5000および2500ppm液を肩掛け噴霧器を用いて1977年7月22日、7月26日、8月1日、8月5日および8月10日の計5回、150~200l/10aの割合で散布した。試験は1区14株、3連制で行なった。

草丈および葉数は7月21日、8月2日、8月9日および8月23日に調査した。収穫は8月8日~8月29日の間に9回行ない、各処理区ごとに収穫本数および収量を調査した。また、8月2日に収穫したキュウリ果実は日本食品分析センターに送付し、異味および異臭の有無についての分析を実施した。なお、対照区にのみうどんこ病の発生が認められたので、7月22日、8月1日および8月10日にキノメチオネート水和剤125ppm液を散布した。

第2項 実験結果

キュウリを圃場に定植したのち、所定の時期ごとに草丈、葉数および収量を調査した。精製マシン油乳剤10000~2500ppm液を計5回、薬液がしたたり落ちるほど十分量を散布した。10000ppm液散布区で第3回目散布以降（8月2日調査）対照区に比較して草丈がやや低い傾向が認められたが実用上問題となる程度で

はなかった。最終調査（8月23日）における5000および2500ppm液散布区の草丈は対照区よりもやや高く、精製マシン油乳剤のキュウリの草丈におよぼす影響は認められなかった。一方、葉数は精製マシン油乳剤のいずれの濃度を散布した処理区とも対照区より多く、本剤散布によるキュウリにおよぼす影響はまったく認められなかった。8月8日以降、各処理区ごとにキュウリ果実を収穫したが、精製マシン油乳剤の10000および5000ppm液散布区は、収穫本数、総重量、1株当りの収穫本数、1株当り収量および1本当り重量ともに対照区に比較して多く、本剤の散布による収量への影響は認められなかった（表. 8-5）。

第4節 考察

精製マシン油乳剤の20000, 10000および5000ppm液を本葉2葉期のキュウリ10品種に5日間隔で3回散布した場合、20000ppm液散布でキュウリの1品種、久留米落合Hだけにわずかに葉が巻く薬害が認められたが、実用上問題となる程度ではなかった。また、この品種を除き薬害症状はまったく認められなかった。また、温度、湿度および照度の条件を種々変えて実験を行なったが、薬害は認められなかった。

これまで、鉱物油を植物に散布した場合の薬害については各種作物について多くの報告がある。杉浦ら(1977)は数種類の精製マシン油乳剤を用いてキュウリ、ナスおよびイチゴに散布した結果、薬剤散布回数を多くするとイチゴの果実に薬害を生じたが、それ以外の薬害症状を認めていない。Calpouzusら(1959, 1960)はバナナに鉱物油を散布し、薬害の発生が認められなかったことを報告している。一方、Gudinら(1976)は低粘度の鉱物油を散布するとトマトに葉焼けを生じるが、高粘度の鉱物油では薬害を生じないことを報告している。この原因として薬害は葉内への油の移行によって生じ、凸凹のある植物上に薬剤散布を行なうと低粘度の鉱物油は高粘度の鉱物油よりも早く、広く拡散するためであるとしている。また、Boizeら(1976)はトマトのように突出した気孔構造を持つ植物体への油の侵入は容易であり、その結果薬害が生じやすく、オオムギのように陥没した気孔構造を持つ作物では油の薬害は生じにくいことを報告している。松永(1970)は、カンキツに鉱物油を散布した場合、葉上に油の被膜が形成され、同化作用が抑制されることにより長期間にわたってカンキツ類の生育が抑制されたことを述べている。

以上のように、油剤の種類、植物の種類、さらに薬剤散布時および散布後の環境条件(温度、湿度、照度など)が相互に影響し、その結果、薬害が発生する場合と発生

しない場合があるようである。本章で行なった種々栽培条件の異なるキュウリに対する薬害の発生についての実験結果から、キュウリの生育段階と品種の違いによっては、本剤散布により薬害がごくわずか発生する可能性が指摘される。Gudinら (1976) の鉱物油を使った実験は照度を極端に少なくし、しかも2葉期の若いトマト苗を供試したことも薬害発生の原因になったものと考えられる。

本剤の散布により各種作物で光合成の阻害が生じることは明らかである。しかし、生育のきわめて旺盛なキュウリでは、葉に散布された油膜の大きさ（葉面積に占める割合）は日数の経過とともに薬剤散布時に比べて少なくなる。したがって、本剤がキュウリにの生育におよぼす影響はきわめて少ないものと考えられる。また、第6章、第2節、第2項における走査型電子顕微鏡観察からも明らかなように、キュウリは突出した気孔構造ではないことから本剤の影響を受けにくい作物であると推察される。そのため、圃場で栽培したキュウリに本剤を4～6日間隔で5回散布しても、草丈、葉数および収量は対照区とほぼ同じであったという結果が得られたものと考えられる。

表. 8-1 精製マシン油乳剤のキュウリ各品種に対する薬害の発生¹⁾

供試薬剤	濃度 (ppm)	供試品種									
		極光 3号	王金 促成	ときわ 光3号	夏 節成	清涼 白いぼ	久留米 落合H	春一番	松みどり	竹みどり	翠青 2号
精製マシン油 乳剤	20000	-	-	-	-	-	± ²⁾	-	-	-	-
	10000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	2500	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
無散布	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

1) : 5日間隔で3回薬剤散布を行なった。

2) : 薬害の症状は巻葉。

表. 8-2 異なる温度条件下における精製マシン油乳剤の
キュウリに対する薬害の発生 (湿度70%)

供試薬剤	濃度 (ppm)	設定温度 (°C)		
		20	26	32
精製マシン油乳剤	10000	-	-	-
	5000	-	-	-
	2500	-	-	-
無散布	-	-	-	-

表. 8-3 異なる湿度条件下における精製マシン油乳剤の
キュウリに対する薬害の発生 (温度 26℃)

供試薬剤	濃度 (ppm)	設定湿度 (%)		
		55	70	85
精製マシン油乳剤	10000	-	-	-
	5000	-	-	-
	2500	-	-	-
無散布	-	-	-	-

表. 8-4 異なる照度条件下における精製マシン油乳剤の
キュウリに対する薬害の発生 (温度 26℃, 湿度 70%)

供試薬剤	濃度 (ppm)	遮光の有無		
		遮光なし	53%遮光	76%遮光
精製マシン油乳剤	10000	-	-	-
	5000	-	-	-
	2500	-	-	-
無散布	-	-	-	-

表. 8-5 精製マシソ油乳剤がキュウリの生育および収量におよぼす影響

供試薬剤	濃度 (ppm)	草丈 (cm)				葉数 (枚)				収量				
		7/21	8/ 2	8/ 9	8/23	7/21	8/ 2	8/ 9	8/23	收穫本数 (本)	総重量 (kg)	株当り 本数 (本)	株当り 収量 (g)	1本当り 重量 (g)
精製マシソ油 乳剤	10000	11.9	77.0	126.0	199.5	3.3	12.8	17.3	29.5	173	24.0	6.4	888.9	138.7
	5000	12.0	74.6	133.4	202.5	3.7	13.0	17.6	29.1	177	23.7	6.3	846.4	133.9
	2500	11.8	81.3	125.4	205.1	3.4	12.7	17.8	29.5	156	20.1	5.8	744.4	128.8
対照区 ²⁾	—	11.9	79.3	128.4	200.3	3.4	12.7	18.0	27.4	168	22.3	6.2	826.7	132.9

- 1) : 調査月日を示す。
 2) : うどんこ病の防除のためキノメチオネート 125ppm液を7/22,8/1,8/10 に散布した。

第9章 総合考察

精製マシン油乳剤は、永年作物の害虫であるダニやカイガラムシの防除薬剤として古くから使用されてきている薬剤である。ダニとうどんこ病の防除には共通する薬剤が多く、精製マシン油乳剤はうどんこ病にも防除効果を示すことが想定された。松永（1976）はダニの防除を対象とした精製マシン油乳剤の特性として本剤に対する抵抗性害虫がこれまで発見されていない点を強調している。上記の特性を有する本剤が、うどんこ病の防除薬剤として実用に供することができるならば、現在うどんこ病を防除する上できわめて重要な耐性菌の問題を解決する可能性を有する薬剤であると考えられた。そこで、筆者は本剤のうどんこ病防除に対する適用性を検討するため、実用レベルの各種実験を行なうとともに、防除効果の発現に至る作用機作の解明を試みた。本剤の防除効果で特筆すべき点は、イチゴうどんこ病に対する散布実験で認められたように、散布回数を多くすると防除効果も増強することである。さらに薬剤の散布量が重要で、作物体全体に付着するように薬剤散布を行なうと防除効果が高くなることである。また、供試作物に本剤を散布し、薬液の自然乾燥後に葉表面に生ずる被膜の形成も本剤の特徴である。

本剤は鉱物油と界面活性剤とで構成される薬剤であり、うどんこ病に卓効を示す成分を明らかにするため、鉱物油および界面活性剤の防除効果を検討した。鉱物油はうどんこ病菌の分生胞子形成時および分生胞子発芽時に、また界面活性剤は分生胞子発芽時および菌糸伸長時に最も効果の高いことが明らかとなった（大塚 1988a , 1988b）。しかしながら、鉱物油と界面活性剤の防除効果は、いずれも精製マシン油乳剤にくらべて低いものであった。この原因として、界面活性剤を散布した場合、菌糸の伸長は停止するが、菌糸の基部では異常分岐した不定形の菌糸体が形成されるので界面活性剤はうどんこ病菌に対し静菌的作用を示すものと推察した（大塚 1988b）。

界面活性剤のうどんこ病菌に対する作用について阿久津ら（1980）も上記と同様の現象を観察している。このような静菌的作用のため、界面活性剤を7日間隔で3回散布した場合には散布間隔が長いために実用的な防除効果が認められなかったものであろう。また、鉱物油を単独で散布する場合、散布直前にホモジナイザーで十分攪拌したが、鉱物油は微小な油滴にならなかったために十分な防除効果が発揮されなかったものと推察された。しかし、単独では十分な効果を発揮するに至らない薬剤を混合することにより各薬剤の欠点が補われて実用的な効果が発揮することは炭酸水素ナトリウムに乳化剤を加用すると安定した防除効果を示す（Hommaら 1981b）ことが報告されている。炭酸水素ナトリウムの結晶化を乳化剤を加用することにより防止されるためとされている。本剤の場合は、薬液調整時に水道水を加用するが、薬液中の鉱物油を界面活性剤が微小な油滴にするため、鉱物油散布時に観察された水道水上に浮遊する大きな油滴を形成せず、植物体上に均一に散布されうどんこ病にも高い防除効果を示したものと推察される。

遠藤（1977）が報告しているように、キュウリうどんこ病菌は分生胞子の飛散→発芽→吸器形成→菌糸伸長→分生子梗形成→分生胞子形成→分生胞子の飛散という生活環を形成している。接種後に精製マシン油乳剤の散布を行なうと生活環のいずれの時期に散布しても有効であるが、特に分生胞子発芽、菌糸伸長および分生胞子形成を阻害する作用が顕著であった（図. 8-2）。また、キュウリ子葉での分生胞子発芽の観察時に、分生胞子の周囲で本剤に由来する被膜の形成が認められた。

分生胞子の周囲に形成される被膜の作用として、病原菌に対する呼吸阻害が推察される。精製マシン油乳剤のダニやカイガラムシに対する作用は、虫体が油膜に覆われることによって呼吸作用が物理的に阻害されると報告されている（松永 1976）。本菌の分生胞子に本剤を散布し呼吸量を計測した結果、対照区に比べ50%程度の呼吸阻

害が認められた。ダニに有効な薬剤はうどんこ病にも有効な場合が多いことは前述したが、防除効果が共通する作用は呼吸阻害作用にあると考えられた。しかしながら、本剤のうどんこ病に対する顕著な防除効果から判断すると本剤による呼吸阻害程度は十分ではないと推察される。つまり、一連の実験結果から、本剤にはうどんこ病菌に対する呼吸阻害以外の作用も存在する可能性が高いことが示唆された。

一方、この被膜は、本剤をキュウリに散布した場合にも葉の表皮細胞上で観察された(図. 6-31)。本剤は、うどんこ病と宿主を同じくする灰色かび病やべと病には防除効果を示さず、うどんこ病にのみ高い防除効果を発揮する要因は、この被膜形成に関与していることが推察された。本剤が防除効果を発揮しないイネごま葉枯病菌、キュウリ灰色かび病菌および防除効果を発揮するキュウリうどんこ病菌の分生胞子に本剤を散布すると、前述した2病原菌は薬剤散布して10日間放置した後に蒸留水を散布すると、薬剤散布前の形態に容易に復元し、しかもごま葉枯病菌の場合は被膜内でも発芽が見られ(図. 6-17)、灰色かび病菌の場合は被膜を付着させたままでも発芽(図. 6-11)していた。しかしながら、うどんこ病菌の場合は収縮した分生胞子のみが観察された。一方、上記3病原菌の分生胞子の耐圧性について行なった実験では、やはりうどんこ病菌は耐圧性が低いことが証明された。以上の結果は、精製マシン油乳剤の特記すべき作用であり、本剤散布により形成される被膜により、物理的な破壊が生じてうどんこ病菌を死滅させるものと推察される。精製マシン油乳剤のうどんこ病菌の形態変化におよぼす作用については、走査型電子顕微鏡による観察(Ohtsukaら 1990c)および透過型電子顕微鏡による観察(Ohtsukaら 1991)を行ない、それらの結果はすでに報告した。接種前に本剤散布を行なった場合、無散布に比べて菌糸伸長は短い傾向がみられた。しかし、キュウリ子葉表皮細胞の細胞融合部に被膜が形成されているにもかかわらず(図. 6-36)、うどんこ病菌の菌糸は平滑

な表面を呈し、また菌糸先端部分には菌糸の分岐 (図. 6-35) が観察された。つまり、本剤のこのような処理方法は本菌におよぼす影響は少ないことを示している。このことは、本剤を散布した後に本菌を接種した防除試験 (図. 7-1) ならびに分生孢子発芽試験 (表. 5-1) の結果と一致する。被膜を形成して防除効果を発揮する薬剤として本間ら (1977) が報告した大豆レシチンの事例がある。本間ら (1977) は、大豆レシチンを散布し、その後に接種をしているがこの場合は、菌糸の先端に被膜が形成されるとしている。しかし、精製マシン油乳剤の場合には菌糸の先端に被膜の形成が認められなかった。このことから、本剤の作用は大豆レシチンのうどんこ病菌に対する作用と異なるものと考えられる。一方、接種後に本剤を散布すると、図. 6-32 に示したように、ほとんどの分生孢子は被膜に囲まれて収縮現象を呈していた。これらの作用は菌糸においても観察された (図. 6-33~34)。キュウリ表皮細胞上に生育する本菌の菌糸は、被膜に取囲まれて変形・収縮している電顕像が観察された。菌糸の変形や収縮は透過型電子顕微鏡でも観察された (図. 6-48)。本剤のうどんこ病菌におよぼす影響は、薬剤散布10時間後頃から認められた。菌糸の細胞壁は部分的に変形し (図. 6-44)、細胞質は液胞化を生じてミトコンドリアや原形質網状体は消失した。これらの変化は薬剤散布24時間後にさらに進行した。菌糸細胞内に存在する細胞内小器官はまったく消失し、原形質膜分離に類似した現象を生じ、すでに死滅に至ったと推定される結果が観察された。また、菌糸の細胞壁も著しく変形・収縮している電顕像も観察された。

イネごま葉枯病菌の菌糸細胞壁は3層からなり、厚さは $0.8\mu\text{m}$ であり (堀野ら1968)、耐圧性の高い病原菌であることが知られている。一方、うどんこ病菌の菌糸細胞壁は2層で構成されその厚さは $0.1\sim 0.2\mu\text{m}$ であった。うどんこ病菌の細胞壁は分生孢子も菌糸と同様の構造であり (Akaiら, 1966、Dekhuizenら, 1969)、

他の病原菌に比べ細胞壁は薄い (Knob 1972) ことが知られている。水深5 cmに5分間保持すると収縮した分生胞子が増加し、しかも外見健全な分生胞子は無処理区の分生胞子と同様に発芽できないなど圧力による影響を受けやすい病原菌であると推察された。また、分生子梗上の分生胞子に対する本剤の作用は顕著で、薬液が付着している部分の分生胞子は集合し、しかも収縮していた (図. 6-38)。この作用により分生胞子の離脱が抑制されるものと推察される。

鉱物油の作物の葉内への浸透について、Hart (1979) はワタやソラマメなどワックスの欠如した葉上では油滴のまま存在するとし、Boize (1976) は葉上における油滴の拡散は葉表面の形状に左右され、気孔が表皮細胞から突出している場合には多量の油が気孔内に侵入すると述べている。一方、Gudin (1976) はオオムギのように気孔が表皮細胞にとりかこまれて陥入した形状を有する作物では気孔には少量の油しか入らないとしている。キュウリ葉では、図. 6-10で示したように細胞融合部にそって被膜が付着しており、特に毛茸の周辺に多量の被膜が付着している傾向がみられた。Boizeら (1976) , Gudinら (1976) が指摘しているように、位置的に高い部分には散布液が多く付着するので毛茸およびその周辺に被膜の付着が多かったものと考えられる。一方、このことは、本剤の防除効果を説明する上で重要である。本菌は前述したように、吸器のみを宿主に侵入させ病原体のほとんどを表皮細胞上に露出している。したがって本菌はその生活史の大部分を表皮細胞層よりも外側の上面で生存するため、本剤を散布した場合には多量の油滴が直接病原体に付着することになる。本剤は被膜を形成して防除効果を発揮するため、うどんこ病防除に最適な作用を有することになる。

本剤のように被膜を形成して防除効果を発現する薬剤としては、精製マシン油乳剤の他に前述した大豆レシチンが知られている。本間ら (1977) は大豆レシチンをキュ

ウリ葉上に散布し、精製マシン油乳剤の場合と同様な分生胞子の収縮作用と菌糸先端に形成される被膜を観察している。上記の両薬剤のように物理的な作用により病原菌を阻害する薬剤は、特にうどんこ病の防除にきわめて重要であると考えられる。なぜなら、うどんこ病の防除薬剤には常に耐性菌問題が付随し、新規薬剤が登録・市販されても数年後に効力低下が生じるからである。

キュウリうどんこ病菌や灰色かび病菌の薬剤耐性菌が出現しやすい原因として、病原菌の世代交代が早く、一代で多数の菌数増加を生じる（上杉 1973）ことや、近年における殺菌剤の開発動向が一般的に非選択的阻害剤から浸透移行性を有する選択的阻害剤へ変化してきたこと（Schepers 1984）が指摘できる。また、上杉（1983）は選択的作用を示す殺菌剤は病原菌に対する作用点が限定されることが多く、そのため病原菌がわずかな変異をおこしても薬剤は効力を発揮しなくなり、これが耐性菌出現の共通的な背景となってきたことを指摘している。さらに、上記のような耐性菌出現に関与する要因の他に、同一の作用機作を示す数種の薬剤がほぼ同一時期に実用化されることもその原因の1つとして考えられる。具体例としてはベノミル剤とチオファネートメチル剤およびトリアジメホン、ピテルタノール、トリフルミゾールおよびフェナリモルのいわゆるE B I 剤（加藤ら 1985, 1987）である。筆者ら（1988c, 1990b）は、トリアジメホン感受性低下うどんこ病菌はフェナリモルおよびトリフルミゾールに交差し、かつチオファネートメチルおよびジメチリモールにも交差する多剤耐性菌で存在し、感受性の低下だけではなく防除効果も低下することを報告した。ヨーロッパでは、うどんこ病菌は耐性菌が出現しやすい病原菌であり本病の防除に使用される薬剤は大きく変化してきたことが報告されている（Schroeder, 1968、Bentら, 1971、Wolfe, 1975、Scphepers, 1983、1984a、1984b、Huggenbergen, 1984）。今後、日本でもこれらの薬剤に耐性を示すうどんこ病菌が各地で発生する可能性はき

わめて高いと推定される。これらの薬剤耐性菌に対し、精製マシン油乳剤の感受性値はいずれも EC_{50} 値は高いものの、菌株間に差はなく供試した濃度ではいずれの菌株に対しても高い防除効果を示し、耐性出現回避に有効であることが明らかになった。

以上述べてきたように、本剤のキュウリうどんこ病菌に対する抑制作用は次のように要約される。本剤を作物に散布した場合、その表面に油滴の状態が付着し、散布液の蒸発とともに油滴の周囲に存在していた分生胞子は被膜形成時に被膜内に取りこまれる。さらに、散布液の蒸発が進むと被膜に囲まれた部分は収縮するが、その結果被膜内に取りこまれた分生胞子は被膜縮小時の圧力により収縮することが明らかになった。ついで分生胞子の呼吸阻害が二次的に生じ、本菌に対する阻害効果を発揮するものと考えられる。収縮した分生胞子のみならず外見は対照区と同様の分生胞子も発芽能力を失い、キュウリ葉に接種しても病原性を示さず、また、分生胞子の分生子梗からの離脱も阻害されるために防除効果が発揮されるものと考えられる。菌糸に対しても分生胞子の場合と同様、菌糸表面に形成された本剤の被膜により圧縮され、菌糸内の細胞質では細胞内小器官が消滅して原形質膜分離に類似した現象が生じて細胞質内部は空虚となることが明らかになった。その後は菌糸を伸長させることなく呼吸阻害を引起すため防除効果が発揮されるものと考えられる。

一方、鉱物油の散布により作物に薬害が出現することが懸念される。Gudinら(1976)は粘度の低い鉱物油をトマトに散布すると葉焼け症状の薬害を生じることを報告している。筆者は油の粘度の違いとうどんこ病の防除効果との関係について実験を行なった(図. 3)が、低粘度の油を7日間隔で3回散布したにもかかわらずキュウリに薬害症状はまったく観察されなかった。この点でもGudinらの実験とは異なる結果が得られた。この原因としてはキュウリとトマトでは葉の表皮細胞と気孔の位置関係が異なるため、キュウリではトマトよりも本剤の影響が少ないことが考えられる。

また、本剤の20000～2500ppm液を鉢植えのキュウリ10品種を供試して散布間隔を短縮（5日間隔）して3回連続散布を行なった。その結果、1品種を除いて薬害の発生は認められなかった。また、キュウリの栽培条件を種々変え本剤の散布濃度を10000～2500ppm液にして7日間隔で3回連続散布を行なったが薬害は発生しなかった。さらに、圃場に定植したキュウリを供試し、草丈、葉数および収量におよぼす本剤散布の影響を検討したが、対照区と比べて差異はなく、薬害は認められなかった。本剤の散布は作物の種類に関係なく呼吸を阻害するとされているが、生育の旺盛なキュウリでは散布された被膜の葉面積に占める割合が短期間のうちに少なくなるので作物に薬害が発生しなかったと考えられる。

キュウリを含む9種作物に発生するうどんこ病に対して、本剤の10000および5000ppm液散布を行なったところ、現在実用的に使用されている市販の薬剤と同等以上の防除効果を示すことが明らかになり、しかも薬害の発生は認められずうどんこ病防除薬剤として実用化の可能性が強く示唆された。

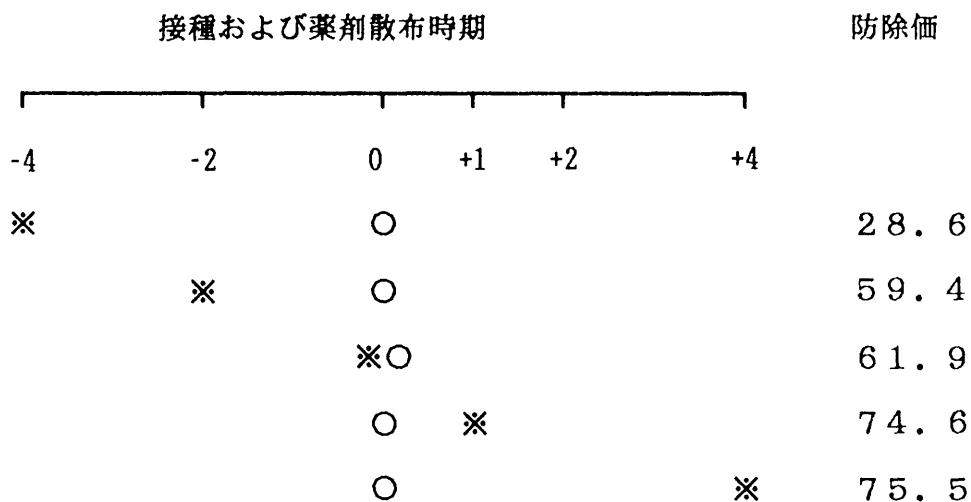


図. 7-1 精製マシン油乳剤の散布時期とキュウリうどんこ病防除価との関係¹⁾

(○: 接種時期, ※: 散布時期)

1): 精製マシン油乳剤の濃度は10000ppm。

2): 発病調査は本剤散布7日後に行なった。

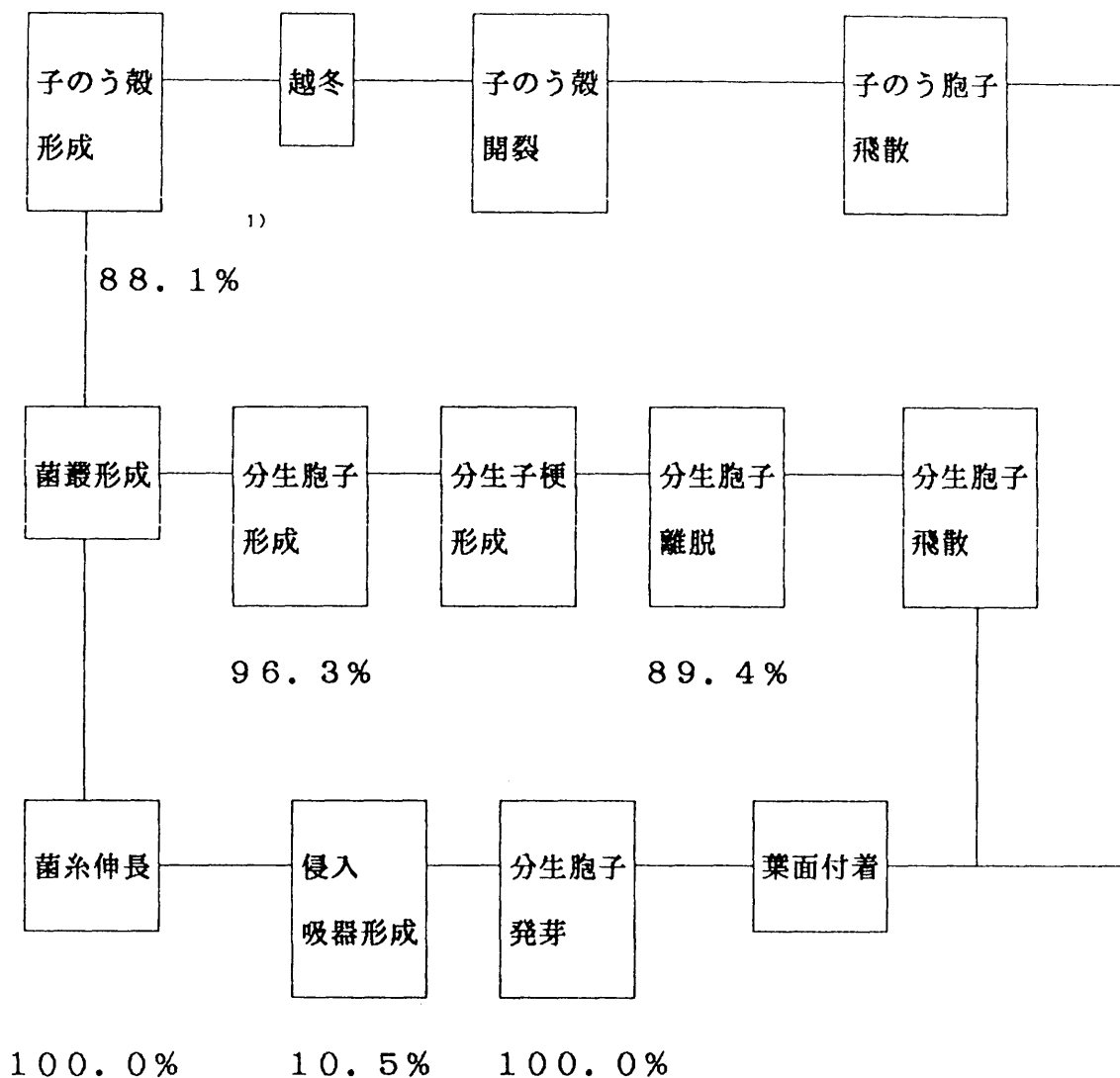


図. 8-2 精製マシン油乳剤²⁾のキュウリうどんこ病菌生活環³⁾の

各過程における阻害作用⁴⁾

1) : ナシうどんこ病で実施。2) : 精製マシン油乳剤の濃度は10000ppm液。

3) : 遠藤の原図を改変した。4) : 図中の数値は阻害率を示す。

第10章 摘要

本論文では、精製マシン油乳剤のキュウリうどんこ病防除に対する適用について実用レベルでの実験とうどんこ病菌の生活史における各生育過程におよぼす本剤の影響およびその作用機作について検討を行ない以下の結果を得た。なお、本実験では精製マシン油剤を蒸留水で20000ppmから625ppmまで所定の濃度に希釈して散布した。

1. 本剤はキュウリうどんこ病を含め各作物に発生するすべてのうどんこ病に有効であり、現在使用されている薬剤以上の優れた防除効果を示した。
2. 本剤は、うどんこ病菌が作物体表面に付着する以前に散布するよりも作物体内に侵入したごく初期に散布した方がより効果的であった。また、本剤は散布した部位でのみ効果を発揮し、他の部位への浸透移行性は認められなかった。
3. うどんこ病は普遍的に発生する病害で、一度発生すると急激に蔓延するために被害が大きく、多種類の薬剤が使用される。したがって、これらの薬剤に対し抵抗性を示すうどんこ病菌が広く分布している。本剤は、これらの耐性菌に対し、常に安定した防除効果を示した。
4. 本剤は鯊物油97.5%と界面活性剤2.5%から構成される薬剤である。鯊物油と界面活性剤をそれぞれ単独に散布しても十分な防除効果が発揮されず、両剤の混合によって高い効果が得られた。両剤を種々の割合で混合した結果、鯊物油が99.0~97.5%と界面活性剤が1.0~2.5%の割合で混合した場合、最も防除効果が高かった。

5. うどんこ病菌の各生育過程におよぼす本剤の作用を検討した結果、接種前に薬剤散布をした場合、分生孢子発芽、菌糸生育および侵入部位の形成に対して顕著な阻害作用を示さなかった。しかし、接種後に本剤を散布した場合、分生孢子発芽、菌糸伸長時および分生孢子形成時に95%以上の阻害作用を示した。また、分生子梗形成時に本剤を散布すると、分生子梗上の分生孢子的周囲に被膜が形成され、その結果分生孢子が収縮し、分生孢子的離脱は90%近く阻害された。これらの分生孢子はキュウリに病原性を示さなかった。
6. 本剤を作物に散布した場合、その表面に被膜が形成される。この被膜が本剤の効果発現に大きく関与している。本剤をキュウリ葉上のうどんこ病菌に散布すると、葉上の油滴は水分が蒸発するに従って、被膜を形成する。この被膜内に分生孢子がとり込まれ、被膜の縮小とともに分生孢子は被膜縮小時の圧力により収縮することが認められた。本剤はキュウリ葉上の菌糸および分生子梗上の分生孢子に対しても上記と同様の作用を示した。この作用によりうどんこ病菌は薬剤散布24時間以内に細胞質の凝集を生じて細胞内はほとんど空虚となり死滅に至った。
7. 透析膜上にうどんこ病菌を置床し、本剤を散布した場合の本菌の呼吸は明らかに阻害され、対照の無散布区に比べ酸素吸収量は55%、二酸化炭素の排出量は57%減少した。この呼吸量の減少は、本剤の散布によってうどんこ病菌の分生孢子的周囲に形成される被膜の影響に起因することが明らかとなった。
8. 栽培条件を異にして生育させたキュウリに本剤を散布して薬害の発生と生育におよぼす影響を検討した。その結果、薬害症状はほとんど認められず、また、キュウリの生育および収穫量に影響がないことから、本剤はうどんこ病の防除薬剤として実用的に十分使用できる薬剤であると結論された。

引用文献

- 我孫子和夫, 岸国平 (1976) : 日植病報 42: 344
- Akai, S., M. Fukutomi and H. Kunoh (1966) : Mycopathol. Mycol. App. 29 : 211-216.
- 阿久津克巳, 渡部忠一, 小林裕美子, 黄耿堂, 見里朝臣 (1980) 農薬学会講要旨: 105
- 天野幸治 (1972) : 植防 26: 169-173
- Bent, K.J., A.M. Cole, J.A.W. Turner and M. Woolner (1971) :
Proceeding 6th. British Insecticide and Fungicide Conference : 274-282.
- (1978) : In "The Powdery Mildew" (D.M. Spencer, Ed.) Academic Press.
London : 259-282.
- Boize, L., C. Guidin and G. Purdoe (1976) : Ann. Appl. Biol. 84. : 205-211.
- Buchenauer, H., K. Budde, K.H. Hellward, E. Taube and R. Kirchner (1984) : British
Crop Protection Conference - Pests and Diseases: 438-488.
- Calpouzos, L., T. Theis, Carmen M. Rivera and C. Colberg (1959) : Phytopathology
49: 119-122.
- , Alma Santiago, T. Theis and C. Colberg (1960) : ——— 50: 865-866
- Cohen, Y. and Y. Samoucha (1984) : Plant Disease 68: 137-139.
- Cooke, L.R. (1986) : British Crop Protection Conference - Pests and Diseases -
507-514.
- Davidse, L.C., D. Looijen, L.J. Turkensteen and D. Van Der Wal (1981) :
Netherland Journal of Plant Pathology 87: 65-68.

- Davis, R.P. and C. Dennis (1979) : British Crop Protection Conference - Pests and Diseases : 193-201.
- Dekhuizen, H.M. and Van Der C. Sheer (1969) : Neth. J. of P. Path. 75 : 169-177.
- Dimond, A.E. and P.E. Waggman (1953) : Phytopath. 43 : 229-235.
- Enisz, J. (1988) : Proceedings British Crop Protection Conference - Pests and Diseases: 373-378.
- 遠藤忠光 (1977) : 植防 31: 185-191.
- (1989) : 福島農試特研報 5: 28-31.
- Fisher, R.W., G.C. Chamberlain and W.G. Kemp (1954) : Plant Dis. Repr. 44: 273-275.
- Fletcher, J.T. and M.S. Wolfe (1981) : Proceeding British Crop Protection Conference - Fungicides and Insecticides 2: 633-640.
- Fujiwara, M., H. Oku, T. Shiraishi and S. Ouchi (1986) : Ann. Phytopath. Soc. Japan 52: 330-335.
- 福富雅夫, 赤井重恭, 平田衛 (1969) : 化学と生物 7: 92-96.
- 古木市重郎 (1977) : 1977年度 薬剤耐性菌に関するシンポジウム 日植防: pp.13-22.
- 古谷真二 (1979) : 日植病報 45: 105.
- (1980) : ———— 46: 408.
- Georgopoulos, S.G. and A.C. Grigoriu (1981) Plant Disease 65: 729-731.
- Gudin C. and W.J. Syrett (1976) : Annual appl. Biol. 84: 213-219.
- Hart, C.A. (1979) : Pestic. Sci. 10: 341-357.
- Heany, S.P., G.J. Humphreys, R. Hutt, P. Montiel and P.M.F.E. Jegerings (1984) : Proceeding British Crop Protection Conference : 459-464.

- 平根誠一 (1975) : 植防 29: 377-379.
- Homma, Y., H. Takahashi, H. Mizuno and T. Misato (1977) :
J. Pesticide Sci. 2: 33-40.
- , Y. Arimoto, H. Takahashi, T. Ishikawa and T. Misato (1980) : Ann.
Phytopath. Soc. Japan 46: 140-149.
- , ——— and T. Misato (1981a) : J. Pesticide Sci. 6: 201-209.
- , ——— and ——— (1981b) : ——— 6: 701-409.
- Homma, Y., Y. Arimoto and T. Misato (1984) : Ann. Phytopath. Soc. Japan 50: 31-38.
- 堀野修, 赤井重恭 (1968) : 日植病報 34: 36-39.
- Huggenberger, F., M. A. Collins and G. Skylakis (1984) : Crop Protection 3: 137-149.
- Hunter, T., V. W. L. Jordan and A. C. Pappas (1979)
British Crop Protection Conference -Pests and Diseases : 177-183.
- 飯田格 (1975) : 植防 29: 163-166.
- 池上八郎, 高木勇 (1967) : 日植病報 33: 144-149.
- 石井英夫, 宇田川英夫, 柳瀬春夫, 山口昭 (1982) : 日植病報 48: 382.
- Ishizaki, H., K. Mitsuoka, M. Kohno and H. Kunoh (1975) :
Ann. Phytopath. Soc. Japan 41: 131-140.
- 石崎寛, 藤原純子, 久能均 (1977) : 関西病虫研報 19: 21-26.
- (1979) : 農薬-デザインと開発指針 山本出, 深見順一, 上杉泰彦 編
ソフトサイエンス社: pp.169-172.
- Katan, T. (1982) : Plant Pathology 31: 133-141.
- , Y. Elad and H. Yunis (1989) : Plant Pathology 38: 86-92.

- 加藤寿郎 (1979) : 農薬-デザインと開発指針 山本出, 深見順一, 上杉泰彦 編
ソフトサイエンス社: 191-207.
- (1985) : 化学と生物 23: 627-629.
- , 宮本純之 (1987) : 防菌防黴 15: 45-52.
- 刈米孝夫 (1983) : 油脂 32: 64-69.
- 川瀬孝夫, 宮本純之 (1976) : 防菌防黴 4: 18-28.
- Kendall, S.J., G.A.Carter (1984) : British Crop Protection Conference
- Pest and Disease: 503-508.
- 木曾皓, 山口昭, 石井英夫, 飯島章彦 (1983) :
薬剤抵抗性 深見順一, 上杉康彦, 石塚皓造 編 ソフトサイエンス社 : 202-206.
- Klein, H.H. (1960) : Phytopathology 50: 488-491.
- 黄耿堂, 松沢安彦, 渡部忠一, 見里朝臣 (1978) : 農薬学会講要: 248.
- , 小林裕美子, 松沢安彦, 渡部忠一, 見里朝臣 (1979) : 農薬学会講要: 249.
- Kozlouskiy, B. and V.Suprun (1988) : Proceedings Brighton Crop Protection
Conference - Pests and Diseases : 421-425.
- Kunoh H. (1972) : The Bulletin of The Faculty of Agri. Mie Univ. 44 : 141-224.
- 櫛間義幸, 三浦勇夫, 日高透, 川越仁 (1989) : 九病虫研会報 35: 37-40.
- Loebenstein, G., M.Deutsh, H.Frankel and Z.Sabar (1965) :
Phytopathology 56: 512-516.
- 松永良夫 (1976) : 植防 30: 21-26.
- 三浦春夫, 伊藤弘, 木村和夫, 高橋昭二 (1973) : 日植病報 39: 239-240.

- Miura, H., M. Katagiri, T. Yamaguchi, Y. Uesugi and H. Ito (1976) :
Ann. Phytopath. Soc. Japan 42: 117-123.
- Mukherijee, N. (1974) : Pflkrankh 8: 468-471.
- 村越重雄, 大類寿和 (1980) : 日植病報 46: 408.
- 内藤中人, 谷利一 (1967) : 日植病報 33: 17-22.
- 中田昭 (1987) : 新農薬の開発と市場展望 シ-エムシ- 社 : pp25-76.
- 西泰三 (1979) : 植防 30: 477-481.
- 西村正暘, 甲元啓介, 宇田川英夫 (1972) : 植防 26: 157-159.
- 野村良邦, 小林紀彦 (1990) : 日植病報 56: 105.
- 刑部勝 (1974) : 植防 28: 119-124.
- 岡田大, 後藤重喜 (1969) : ———— 35: 365.
- 大串龍一, 西野敏勝, 蒲生宜郷 (1977) : 応動昆 21: 15-22.
- 大塚範夫, 夏目孝男, 山川哲弘 (1976) : 農薬学会講要: 235.
- , ————, ————, 小塚宅右衛門 (1977) : ———— 209.
- (1988a) : 防菌防黴 16: 157-161.
- , 中沢靖彦, 天野徹夫 (1988b) : 防菌防黴 16: 265-272.
- Ohtsuka, N., K. Sou, T. Amano, M. Ojima, Y. Nakazawa and Y. Yamada (1988c) :
Ann. Phytopath. Soc. Japan 54: 629-632.
- 大塚範夫, 黒沢美保子, 宗和弘, 天野徹夫 (1990) : 日植病講要: 202.
- Ohtsuka, N., K. Sou, T. Amano, M. Ojima, Y. Nakazawa and Y. Yamada (1990b) :
J. Pesticide Sci. : in press.
- and Y. Nakazawa (1990c) : Ann. Phytopath. Soc. Japan :
in press.

- Ohtsuka, N., Y. Nakazawa and O. Horino (1991) : Ann. Phytopath. Soc. Japan :
Submitted for publication.
- Riedhart, J.M. (1961) : Trop. Agriculture Trin. 38 : 23-27.
- 斎藤正, 山本磐, 倉田宗良 (1969) : Bull. Kochi Inst. Agr. and Forest Sci. 2:
13-14.
- , 古谷真二 (1978) : 今月の農業 22(10): 74-76.
- Schepers, H.H.A.M. (1983) : Neth. J. Pl. Path. 89: 33-35.
- (1984a) : ————— 90: 14-20.
- (1984b) : Proceedings British Crop Protection Conference
-Pests and Diseases : 495-496.
- (1985a) : Neth. J. Pl. Path. 91: 21-32.
- (1985b) : ————— 91: 36-49.
- Schephard, M.C., K.J. Bent, M. Woolner and A.M. Cole (1975) : Proceedings 8th.
British Insecticide and Fungicide Conference : 59-66.
- Schroeder, W.T. and R. Provvident (1968) : Plant Disease Reporter 52 : 630-632.
- and ————— (1969) : ————— 53 : 495-496.
- Schulz, U. and H. Scheinpflug (1986) : Proceeding British Crop Protection
Conference - Pests and Diseases : 531-538.
- Scott, K.J. and M. Smillie (1966) : Plant Physiol. 41: 289-297.
- Sharp, E.L. (1965) : Phytopathology 56 : 198-203.
- 白石雅也, 坂本和成, 浅田泰次, 永谷隆, 肥高洋 (1975) : 日植病報 41 : 24-32.
- 杉浦哲也, 上住泰 (1977) : 植防 31: 441-446.

- Takagi, Y. and K. Ogawa (1978) : Ann. Phytopath. Soc. Japan 44: 282-287.
- 高橋広治, 古田力 : 日植病報 41: 69-72.
- 竹内昭士郎 (1976) : 日植病報 42: 49-52.
- 竹内妙子, 長井雄治 (1980) : 日植病報 46: 408.
- , ——— (1981) : ——— 47: 87-88.
- , ——— (1982) : ——— 48: 210-216.
- (1990) : 日植病講要 : 203.
- 手塚信夫, 木曾皓 (1975) : 日植病報 41: 303-304.
- , —— (1976) : ——— 42: 98-99.
- 上杉康彦 (1975) : 植防 29: 167-172.
- (1983) : 薬剤抵抗性 深見順一, 上杉康彦, 石塚皓造 編
ソフトサイエンス社 : pp.175-179.
- Walker, A.S.L. and L.R. Cooke (1988) : Proceedings Brighton Crop Protection
Conference - Pests and Diseases : 353-358.
- 渡部忠一, 小林裕美子, 松沢安秀, 黄耿堂, 見里朝臣 (1980) : 農薬学会講要 : 106.
- , ———, ———, ——, ——— (1981) : ——— : 121.
- Weltzien, H.C. (1978) : The Powdery Mildew (ed. by D.M. Spencer)
Academic Press. London : pp.39-48.
- William R.B. and P.J. Allen (1962) : Plant Physiol. 24 : 751-758.
- Wolfe, M.S. (1975) : Proceeding 8th. British Insecticides and
Fungicide Conference 3: 813-822.
- 山口昭 (1979) : 植防 33: 482-489.
- 山口富夫 (1979) : 植防 33: 471-476.

山本弘幸, 谷利一 (1987) : 日植病報 53 : 616-621.

Yarwood (1978) : The Powdery Mildew (ed. by D.M.Spencer) Academic Press.

London : pp.1-32.