

馬鈴薯疫病の伝染環に関する研究

堀 正 侃

STUDIES ON THE DISEASE CYCLE OF POTATO LATE BLIGHT CAUSED BY
PHYTOPHTHORA INFESTANS (Mont.) de Bary.

By

Masa-akira Hori

農薬検査所報告特別号

Bulletin of the Agricultural Chemical Inspection Station
Special Issue, October 1964

目 次

緒 言

I. 馬鈴薯疫病菌の寄生性	3
A. 馬鈴薯疫病菌の各種植物葉における侵入度および感染度	3
B. 各種植物による表皮上の胞子発芽型の差異	8
C. 遊走子の走化性	9
D. 植物組織に対する侵入状況	15
E. 本菌の侵入に対する植物細胞の反応と菌の生育との関係	19
F. 論 議	22
II. 卵胞子の形成とその性質	25
A. 実験に用いた菌株	27
B. 罹病組織内の卵胞子	28
C. 培地上における不完全型卵胞子の形成	28
D. 各分離菌株による不完全型卵胞子の形成状態	38
E. 不完全型卵胞子の形成経過	40
F. 不完全型卵胞子の諸性質	40
G. 完全型卵胞子の形成および発芽	44
H. 論 議	45
III. 本菌の越夏・越冬および越冬菌の侵害力	48
A. 本菌の越夏・越冬	48
B. 越冬菌の侵害力	51
C. 論 議	52
IV. 総括論議	55
V. 摘 要	58
VI. Summary	60
VII. 文 献	66

緒 言

馬鈴薯疫病が世界的病害であり、ウィルス病とともに馬鈴薯生産の大きな障害となっていることは今更述べるまでもないことである。欧州および北米において 18 世紀以来度々馬鈴薯栽培が潰滅的打撃をうけ、そのため歴史的な大飢饉を招来したことも本病が主な原因となっている。

わが国における馬鈴薯栽培は、農林統計によると、昭和 29 年から同 34 年まで 6 カ年間、5~10 万 ha に亘っている。その内本病による被害面積は、年により差はあるが、大略 20~50% であり、減収は 3~7%、6~20 万トンに達している。この減収高は防除を相当実施してなお生じたものであり、無防除のまま放置したならば、その惨害は恐るべきものであったと考えられる。今日まだこのような減収を来している原因は、もとより第 2 次的蔓延防止に関する研究の不足、防除技術の不備による所も多いのであるが、本病の伝染環特に初発生源についての研究が不充分であることによる点も否定できないと思われる。

本病に関する研究は、1861 年 Anton de Bary の報告以来今日まで世界各国において多数行なわれている。その内、病原菌に関する研究が一時中断されていたが、近年本病に対する研究の重点が、抵抗性品種育成に置かれたため、本病原菌の race の確定、寄主の抵抗性機構に関し多くの研究が行なわれている。しかし、依然として本病の伝染環については疑問の点があるまま研究を要する分野として残されていた。筆者は、古くから本病の研究に終始しており、特に従来不明の卵胞子形成、初発生源の究明を目的とし、これによって本病の伝染環を明らかにし、本病防除の徹底化、防除技術の向上に資することを念願として来た。最近漸く従来唱えられていた perennial mycelium 説以外に本病原菌の耐久性器官による初発生経路の存在を確認し、伝染環をほぼ明らかにし得たと考えられるので、ここに報告する次第である。

本報告の前半馬鈴薯疫病菌の寄生性に関する研究は、著者が東京帝国大学農学部植物病理学教室において、故草野俊助博士の指導により実施したものであり、当時同部の助手であった小川隆氏、当時ともに教室に在籍した明日山秀文博士の非常な協力を得た。また、後半卵胞子の形成とその性質および本菌の越冬越冬および越冬菌の侵襲力に関する研究は、元東北大学教授田杉平司博士、現東北大学教授三沢正生博士、元同大学植物病理学教室研究員吉田三千子氏、元宮城県農事試験場技師（現農林省中国農業試験場技官）桜井義郎氏の格別の指導あるいは協力を得た。ここに付記して深く感謝の意を表す。

I. 馬鈴薯疫病菌の寄生性

馬鈴薯疫病菌 *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary が、馬鈴薯およびトマトを寄主とすることは明らかであるが、この外にナス^(25,34)・メジロハウズキ⁽⁶⁴⁾をはじめとし、多くのナス科植物を侵すことが報告されている。

自然にあるいは人工接種により、本菌に感染したと報告されている植物を Tucker⁽⁸²⁾の集録から引用すれば、次のようである。

Anthocercis viscosa R., *Hyoscyamus niger* L., *Lycium halmifolium* Mill., *L. Turcomanicum* Turcz., *Lycopersicon Lycopersicon* (L.) Karst., *Nicotiana tabacum* L., *Petunia hybrida* Hort., *Physalis Alkekengi* L., *P. coxatomatl* (?) (*P. ixocarpa* Brot.), *Schizanthus Grahamii* Gill., *Solanum atropurpureum* Schrank., *S. aviculare* Forst., *S. Caldasii* Humb. et Bonpl. *S. caripense* Kunth. *S. edinense* Berthault., *S. commersonii* Dun., *S. demissum* Lindl., *S. Dulcamara* L., *S. etuberosum* Lindl., *S. fendleri* Gray., *S. Jamesii* Torrey, *S. maglia* Molin., *S. marginatum* L., *S. melongena* L., *S. muricatum* Ait., *S. nigrum* L., *S. polyadenium* (?), *S. pyracanthum* Jacq., *S. stoloniferum* Schl., *S. tuberosum* L., *S. utile* Klotzch., *S. verrucosum* Schl.

以上の報告によれば、本菌はナス科植物内の非常に多数の植物に寄生するものようである。しかし疫病菌に関する研究の発達しなかった古い時期の報告には、本菌の同定に誤りがなかったか否か不明の点もあり、また人工接種の場合どの程度の病菌の侵入あるいは植物組織上における増殖・生存をもって感染あるいは寄主としたかは不明でもあるので、上記の植物全部を本菌の寄主と認めてよいか疑問がある。

筆者は、先ず本疫病菌の寄主範囲が、果して上記のように広いものか否かを、各種の植物について研究した。さらに本菌の侵入経過・侵入菌糸の生育・植物表皮細胞の反応等の相違と本菌侵入との関係から、本菌の寄生性の特質を明らかにする目的を以て実験を行なった。

A. 馬鈴薯疫病菌の各種植物葉における侵入度および感染度

(1) 実験材料および方法

実験に使用した菌株は、馬鈴薯系 2 菌株およびトマト系 1 菌株である。各菌株をオートミール寒天培地に培養し、形成した遊走子のう (sporangium) を用いて接種を行なった。

接種は、各植物の葉の裏面表皮に濃厚な遊走子のう浮遊液を点滴することにより行なった。特に撥水性の強い表皮に対しては、ガーゼの小片に遊走子 (zoospore) 液を含ませ、これを表皮に貼布して接種した。この場合に使用する遊走子は、オートミール寒天培地上に形成した新鮮な遊走子のうを、時計皿中の蒸溜水に濃厚に添加し、12~13°C の温度下で、形成されたものである。

接種に使用した植物は、主として野外から採集したが、止むを得ぬ場合には温室栽培のものを使用した。多くは切取葉をベトリ皿湿室内に置いて接種したが、切取葉の衰弱枯死の早い植物では、感染程度を判定するための補足として、鉢植え植物をガラス鉢内に入れて接種した。接種後 3~5 時間、12~13°C に置き、その後 20°C 前後の室内に移した。

侵入については、観察可能な期間内に適宜の時間ごとに、表皮を剥ぎ取り検鏡した。また感染については、検鏡にあわせて孢子形成の有無・病斑の状態を観察した。いずれの植物に

対しても数回の実験を反復したが、侵入・感染の識別困難なものに対しては、時期を変え特に回数多く実験した。

(2) 実験結果

実験の結果を纏めると、Table 1 に示す通りである。侵入度は、表皮細胞内に確実に菌糸の侵入したものについて、侵入の比率を示したものである。この結果から見ると馬鈴薯・トマトの表皮に最も侵入が容易である。またイヌホオズキ・サルピクロアの2種類は、馬鈴薯・トマトに匹敵している。その他のナス科植物は、タバコを除いて本菌の侵入したものは、主に幼若な葉であったが、総べて相当な侵入が認められた。

Table 1. Penetration and infection of *P. infestans* on various plants.

Plant ¹⁾		Rate of penetration ²⁾	Degree of infection ²⁾
ナス科	SOLANACEAE		
トマ	<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	+++++ ³⁾ +++++	A ⁴⁾ A~B
ジャガイモ	<i>Solanum tuberosum</i> L.	+++++ +++++	A A~B
イヌホオズキ	<i>S. nigrum</i> L.	+++++ +++++	B~C B~C
ナス	<i>S. melongena</i> L.	0 +++	0 C~D
ヒヨドリジョウゴ	<i>S. lyratum</i> Thunb.	0 +~0	0 B~D
フユサンゴ	<i>S. pseudo-capsicum</i> L.	0 ++	0 C~D
ハリナスビ	<i>S. sisymbriifolium</i> Lam.	0 +?	0 0
トウガラシ	<i>Capsicum annuum</i> L.	0 ++	0 B~D
ヨウセンアサガオ	<i>Datura stramonium</i> L. var. <i>chalybea</i> Koch	0 ++	0 C~D
クコ	<i>Lycium chinense</i> Mill.	0 ++	0 D
タバコ	<i>Nicotiana tabacum</i> L.	+ ++~0	B~C C~0
ツクバネアサガオ	<i>Petunia hybrida</i> Vilm.	0 +	0 D
センナリホオズキ	<i>Physalis angulata</i> L.	0	0
ホオズキ	<i>P. Alkekengi</i> L. var. <i>Francheti</i> Hort. f. <i>Bunyardii</i> Makino	0 ++	0 C~D
サルピクロア	<i>Salpichroa rhomboidea</i> Miers.	+++++ +++++	B B
ハダカホオズキ	<i>Tubocapsicum anomalum</i> Makino	0 +?	0 D~0

- 1) Scientific name of plants were referred to "Makino's New Illustrated Flora of Japan" (1961).
- 2) The upper sign in each plant represents rate of penetration or degree of infection on grown leaves, and the lower those on young leaves.
- 3) +: rate of penetration.
- 4) A: typical symptom with sporangium formation.
B: necrosis near the point of inoculation.
C: necrosis restricted at the point of inoculation.
D: small spot or fleck of necrosis on the point of inoculation.
0: no visible symptom at all.

Table 1. (Continued)

Plant		Rate of penetration	Degree of infection
マメ科 LEGUMINOSAE			
ヤブマメ	<i>Amphicarpaea Edgeworthii</i> Benth. var. <i>japonica</i> Oliver.	0 ++	0 C~D
ノダフシ	<i>Wistaria floribunda</i> DC.	0	0
ヤマハギ	<i>Lеспедеза bicolor</i> Turcz. var. <i>japonica</i> Nakai	0	0
エンドウ	<i>Pisum sativum</i> L. var. <i>arvense</i> Poir.	+(?) ++(?)	C~0 C~D
クズ	<i>Pueraria Thunbergiana</i> Benth.	0	0
シロツメクサ	<i>Trifolium repens</i> L.	0	0
ムラサキツメクサ	<i>T. pratense</i> L.	0	0
ソラマメ	<i>Vicia Faba</i> L. f. <i>anacarpa</i> Makino	0 0	0 0
ナンテンハギ	<i>V. unijuga</i> Al. Br.	0 +++	0 C~D
キク科 COMPOSITAE			
ヨメナ	<i>Aster Yomena</i> Makino	0 +~0	0 0
オニタビラコ	<i>Youngia japonica</i> DC.	0	0
オオキンケイギク	<i>Coreopsis lanceolata</i> L.	0 +~0	0 D~0
ヒメジョオン	<i>Erigeron annuus</i> L.	0 +++(?)	0 C
フキ	<i>Petasites japonicus</i> Miq.	0	0
ヤナギバキリンソウ	<i>Solidago occidentalis</i> Torr. et Gray	0 ++	0 D~0
ノゲシ	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	0	0
タンポポ	<i>Taraxacum platycarpum</i> Dahlst.	0	0
タデ科 POLYGONACEAE			
ソバ	<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench	+~0 ++	D~0 C~D
オオケタデ	<i>Polygonum orientale</i> L. var. <i>pilosum</i> Meisn.	+(?)	D
ハルタデ	<i>P. Persicaria</i> L.	+~0 +	D~0 D
ママコノシリヌグイ	<i>P. senticosum</i> Franch. et Sáv.	+ ++	D~0 C~D
ギシギシ	<i>Rumex japonicus</i> Houttuyn	0	0
シソ科 LABIATAE			
トウバナ	<i>Clinopodium gracile</i> O. Kuntze	+(?)—0	0
ヒメオドリコソウ	<i>Lamium purpureum</i> L.	+~0 +	D~0 D~0
シソ	<i>Perilla frutescens</i> Britton var. <i>acuta</i> Kudo	0	0
アオシソ	<i>P. frutescens</i> Britton var. <i>acuta</i> Kudo f. <i>viridis</i> Makino	0	0

Table 1. (Continued)

Plant		Rate of penetration	Degree of infection
サルビア	<i>Salvia officinalis</i> L.	0 +(?)	0 D
ツルナ科 AIZOACEAE			
ツルナ	<i>Tetragonia expansa</i> Murr.	0	0
ヒユ科 AMARANTHACEAE			
イノコズチ	<i>Achyranthes japonica</i> Nakai	0	0
サトイモ科 ARACEAE			
サトイモ	<i>Colocasia antiquorum</i> Schott var. <i>esculenta</i> Engl.	+(?)	D
ヤツガシライモ	<i>C. antiquorum</i> Schott var. <i>esculenta</i> Schott f. <i>multifolia</i> Makino	+(?)	D
ツリフネソウ科 BALSAMINACEAE			
ホウセンカ	<i>Impatiens Balsamina</i> L.	++~0	D~0
シュウカイドウ科 BEGONIACEAE			
シキザキベゴニヤ	<i>Begonia semperflorens</i> Link et Otto	0	0
ナデシコ科 CARYOPHYLLACEAE			
アメリカナデシコ	<i>Dianthus barbatus</i> L.	0	0
ムシトリナデシコ	<i>Silene Armeria</i> L.	+(?) ++(?)	B~D B~D
ハコベ	<i>Stellaria media</i> Cry.	0	0
アカザ科 CHENOPODIACEAE			
アカザ	<i>Chenopodium album</i> L. var. <i>centrorubrum</i> Makino	0	0
ホウレンソウ	<i>Spinacia oleracea</i> L.	+(?)	0
ツユクサ科 COMMELINACEAE			
ツユクサ	<i>Commelina communis</i> L.	0	0
アブラナ科 CRUCIFERAE			
アブラナ	<i>Brassica campestris</i> L.	++(?)	D~0
トウダイグサ科 EUPHORBIACEAE			
トウゴマ	<i>Ricinus communis</i> L.	0 ++~0	0 D~0
フウロソウ科 GERANIACEAE			
テンジクアオイ	<i>Pelargonium inquinans</i> Ait.	0	0
ゲンノショウコ	<i>Geranium nepalense</i> Sweet	0	0
イネ科 GRAMINEAE			
コムギ	<i>Triticum aestivum</i> L.	0 +~0	0 0

Table 1. (Continued)

Plant	Rate of penetration	Degree of infection
ナガハグサ <i>Poa pratensis</i> L.	0	0
オシロイバナ科 NYCTAGINACEAE		
オシロイバナ <i>Mirabilis Jalapa</i> L.	0	0
アカバナ科 OENOTHERACEAE		
メマツヨイグサ <i>Oenothera biennis</i> L.	0 +(?)	0 0
オオマツヨイグサ <i>O. Lamarckiana</i> Ser.	0 +(?)	0 0
コマツヨイグサ <i>O. sinuata</i> L.	0	0
カタバミ科 OXALIDACEAE		
ムラサキカタバミ <i>Oxalis Martiana</i> Zucc.	0	0
ケシ科 PAPAVERACEAE		
ケシ <i>Papaver somniferum</i> L.	0	0
ヤマゴボウ科 PHYTOLACCACEAE		
アメリカヤマゴボウ <i>Phytolacca americana</i> L.	?	D~0
オオバコ科 PLANTAGINACEAE		
ヘラオオバコ <i>Plantago lanceolata</i> L.	0	0
オオバコ <i>P. asiatica</i> L.	0	0
ハナシノブ科 POLEMONIACEAE		
クサキョウテクトウ <i>Phlox paniculata</i> L.	++	D
サクラソウ科 PRIMULACEAE		
オカトラノオ <i>Lysimachia clethroides</i> Duby	0	0
キンボウゲ科 RANUNCULACEAE		
シャクヤク <i>Paeonia albiflora</i> Pall. f. <i>hortensis</i> Makino	0	0
バラ科 ROSACEAE		
フレモコウ <i>Sanguisorba officinalis</i> L.	0	0
ゴマノハグサ科 SCROPHULARIACEAE		
トキワハゼ <i>Mazus japonicus</i> O. Kuntze	0	0
サギゴケ <i>M. Miquelii</i> Makino	0	0
ゴマノハグサ <i>Scrophularia Buergeriana</i> Miq.	0 +	0 D
ノウゼンハレン科 TROPAEOLACEAE		
ノウゼンハレン <i>Tropaeolum majus</i> L.	0 0	0 0

Table 1. (Continued)

Plant		Rate of penetration	Degree of infection
スミレ科	VIOLACEAE		
スミレ	<i>Viola mandshurica</i> W. Becker	0	0

ナス科以外については、63種中とに角侵入を認めたものは26種であり、ほとんど総べてが幼植物に限られている。しかしこれ等の植物の中にもナンテンハギ・ソバ・ママコノシリヌグイ等のように相当顕著な侵入を見たものもあった。

以上の結果から見ると、本菌は馬鈴薯・トマト以外にも侵入度は小さいが、かなり多数の植物、特に幼若な植物に侵入し得ることがわかる。

本菌の侵入は、一般に表皮細胞の縫合部や気孔孔辺細胞に多く見られるが、侵入の容易な植物では、その他の部分からも侵入する。また侵入しがたい植物では、専ら孔辺細胞および孔辺細胞と普通細胞の縫合部においてのみ行なわれている。

被侵入植物中、病斑上に遊走子のうを形成したものは、馬鈴薯およびトマトのみであった。ただイヌホオズキ・ヒヨドリジョウゴ・トウガラシ・タバコ・サルビクロア等では、病斑がわずかに拡大し、イヌホオズキ・ヒヨドリジョウゴの病斑または温室中で枯死した組織上に、極めてまれであるが遊走子のうの形成を認めることがあった。別の実験で認めたことであるが、ナス果実・リンゴ果実の切断面上に、本菌を接種すると、接種面上にわずかながら遊走子のうを形成することがあった。また筆者は、ナスについて幼若な莖に付傷接種を行ない、遊走子のうを形成させたことがある。しかし以上のような馬鈴薯・トマト以外の植物組織上での本菌の繁殖は腐生的なもので正常な本菌の寄生生活とは考えられない。したがって本菌の正常な寄主としては、馬鈴薯およびトマトとするのが妥当と考えられる。なお、田杉等は4倍体のペチュニアに、Hirst等⁽²⁷⁾は2倍体のペチュニアおよび *Datura stramonium* に、Driver⁽¹⁹⁾は *Solanum aviculare* に寄生したと述べている。

B. 各種植物による表皮上の胞子発芽型の差異

前章の実験により本菌が各種の植物表皮細胞に侵入し得るが、その侵入程度に非常に大きな差異があることを示した。

本菌が遊走子により表皮細胞に侵入する場合、遊走子が運動を停止して被のう (cyst) となり、このものが発芽管を形成し、その先端に普通には被のうと同形の膨らみを作る。この形成状態には、大別して3種の型のあることに着目し、この3型と植物の種類による本菌の表皮穿孔および侵入程度といかなる関係にあるかを、明らかにするために実験を行なった。

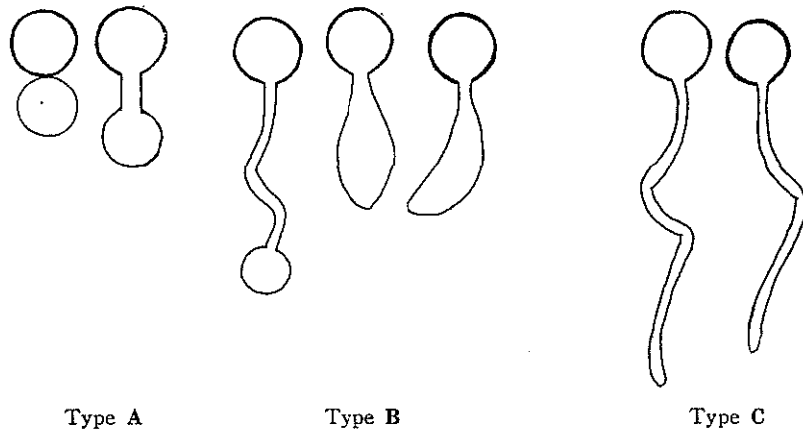
(1) 実験材料および方法

実験植物の採集および処理方法、接種法等は、すべて前A章と同様である。

(2) 実験結果

各種植物表皮上における発芽管の形態・形成状態を観察した結果、つぎの3種の型に大別されることがわかる。これ等の形態は、Fig. 1 に示す通りである。

(i) ほとんど発芽管を認めず、被のうと近接して膨らみを作るか、あるいはわずかに発芽管を出し、その先端に膨らみを生ずるもの——A型



Type A Type B Type C

Fig. 1. Germination types of zoospores of *P. infestans* (scheme).

(ロ) やや長い発芽管の先端に膨らみを生ずるか、あるいは膨らみが異常になり、球形にならないもの——B型

(ハ) ほとんど膨らみを作らず、長く曲りくねった発芽管となるもの——C型

接種を行なった各植物葉および植物柔組織上に認められた発芽型は、Table 2 に示す通りである。

実験植物の生育程度・生育条件が、必ずしも一様でなく、A・B・Cの3型の出現頻度は、反復実験の結果が一致しない面もあるが、全体を通じての傾向は認めることができる。本菌が穿孔侵入しやすい植物体上では、A型の出現率が多い。侵入の最も容易と考えられる柔組織に対しては、ほとんどA型のみであった。B型は、表皮外膜がやや固く、穿孔が困難と見られる植物の場合に出現することが多い。すなわち本菌の穿孔に好適な部分が表皮外膜面に少ないか、または穿孔困難で、穿孔に時間を要すると思われる場合である。この場合には完全に穿孔して菌糸が表皮細胞内に侵入している場合と穿孔しても侵入が極めて微かな場合および穿孔が途中で停止した場合とが存在する。C型は、全く穿孔不可能な場合である。スライドグラス上で発芽させた場合には、ほとんど全部がこの型である。

本菌の発芽管の先端に形成する膨らみは、一般には付着器と考えられ、また最近では、Pristou 等⁽⁵⁶⁾ もこれを認めているものである。しかし他の菌において侵入の前提と考えられている付着器とは、やや性質を異にしている。本菌の場合は、表皮上の穿孔に適する部分に発芽管の先端が到達し、穿孔を開始すると同時に被のうの内容が移行して膨らみを生ずるものであって、この膨らみの完成せぬうちに既に、発芽管の先端は表皮を穿孔している。したがって極めて静かに水洗すると、被のうは表面から離れることがなく、恰も付着器で表皮に密着しているかのように見える。

以上要するに、寄主植物と否とにかかわらず穿孔容易な場合にはA型が多いことを示すものであり、穿孔困難になるにしたがって、B型、C型が多くなることを示している。すなわち表皮外膜の強度が各3型の出現を支配するものと考えられる。

C. 遊走子の走化性

植物の表皮上に滲出する物質、あるいは表皮細胞含有物質が本菌の寄主体侵入にいかなる

Table 2. Germination type of zoospore of *P. infestans* on the leaves and parenchymatous tissues of various plants.

Plant	Germination type		
	A (%)	B (%)	C (%)
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	75	20	5
<i>Solanum tuberosum</i> L.	40	50	10
<i>Capsicum annuum</i> L. (young leaf)	40	60	0
<i>Solanum pseudo-capsicum</i> L.	0	90	10
<i>Solanum nigrum</i> L.	40	40	20
<i>Physaris Alkekengi</i> L. (young leaf)	20	30	50
<i>Solanum lyratum</i> Thunb. (young leaf)	30	70	0
<i>Petunia</i> sp. (young leaf)	10	45	45
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench	25	25	50
<i>Vicia unijuga</i> Al. Br. (young leaf)	30	30	40
<i>Phytolacca americana</i> L.	0	90	10
<i>Plantago asiatica</i> L.	0	0	100
<i>Taraxacum platycarpum</i> Dahlst.	0	0	100
<i>Rumex japonicus</i> Houttuyn	0	0	100
<i>Commelina communis</i> L. (young leaf)	0	0	100
<i>Erigeron annuus</i> L.	0	5	95
<i>Solidago occidentalis</i> Torr. et Gray	0	35	65
<i>Viola mandshurica</i> W. Becker	0	0	100
<i>Lamium purpureum</i> L.	0	0	100
<i>Perilla frutescens</i> Britton var. <i>acuta</i> Kudo f. <i>viridis</i> Makino	0	0	100
<i>Silene Armeria</i> L.	0	0	100
<i>Oenothera Lamarckiana</i> Ser.	0	0	100
<i>Oenothera biennis</i> L. (young leaf)	0	50	50
Parenchymatous tissues of various plants	almost		

役割を持つか、ひいては本菌の寄生性と関係があるか否かを明らかにする必要がある。

表皮上に滲出する物質が、菌の生育を促進あるいは抑制し、また侵入を誘引あるいは阻止する作用のあることについては、古くからかなり多くの報告がある。しかし本病に関しては、菌と寄主との間の、このような関係については、明らかではない。

本菌遊走子に対する外部滲出物質の誘引または阻止作用が、運動停止後の遊走子(被のう)の発芽・侵入と直接関係あるか否かについては、なお問題である。しかし本実験では、一応の目安として、本菌遊走子の走化性を調査し、さらに表皮上に滲出する物質あるいは組織細胞中に含まれる成分が、本菌の植物体侵入と関係があるか否かを実験した。

(1) 組織切片に対する走化性

本菌の侵入可能な植物と不可能な植物、あるいは寄主植物と非寄主植物との間に、遊走子の走化性について相違があるか否かを実験した。

新鮮な実験植物の葉の中肋または葉柄の柔組織を用いて小切片を作り、これを水洗して破壊細胞の内容物を洗滌した。既記の方法で遊走子浮遊液を作り、この中に前記切片を挿入し、遊走子の運動方向・集合状態を鏡視した。

Table 3. Taxis of zoospore of *P. infestans* to parenchymatous tissue fragments.

Plant	Collection	Plant	Collection
<i>Solanum tuberosum</i> L.	+ + ¹⁾	<i>Dianthus barbatus</i> L.	+
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	+++	<i>Stellaria media</i> Cry.	+
<i>Solanum nigrum</i> L.	+ +	<i>Silene Armeria</i> L.	+
<i>Solanum lyratum</i> Thunb.	+	<i>Rumex japonicus</i> Houttuyn	+++
<i>Lycium chinense</i> Mill.	+ +	<i>Brassica campestris</i> L.	+ +
<i>Petunia</i> sp.	+ +	<i>Verbena phlogiflora</i> Cham.	+ +
<i>Datura</i> sp.	+ +	<i>Ricinus communis</i> L.	+ +
<i>Chrysanthemum morifolium</i> Romat. var <i>sinense</i> Makino	+++	<i>Rubus trifidus</i> Thunb.	+
<i>Erigeron annuus</i> L.	+ +	<i>Lonicera japonica</i> Thunb.	+
<i>Taraxacum platycarpum</i> Dahlst.	+ +	<i>Chenopodium ambrosioides</i> L.	+ +
<i>Solidago occidentalis</i> Torr. et Gray	+ +	<i>Lamium purpureum</i> L.	+ +
<i>Trifolium repens</i> L.	+	<i>Ruta graveolens</i> L.	+ +
<i>Pueraria Thunbergiana</i> Benth.	+	<i>Tropaeolum majus</i> L.	+++
<i>Vicia Faba</i> L. f. <i>anacarpa</i> Makino	+	<i>Digitalis purpurea</i> L.	+++
<i>Pisum sativum</i> L. var. <i>arvense</i> Poir.	+	<i>Oenothera biennis</i> L.	+

1) Number of + indicates degree of collection.

実験結果は、Table 3 に示す通りである。

本菌遊走子は、Table 3 に示す全植物の柔組織切片に対して、(+) の走化性を示した。寄主と非寄主・侵入可能と不可能との間には、全く関係がない。しかし植物に対する走化性の程度には差が認められた。比較的強い走化性を示したのは、ギンギシ・キンレンカ・ジギタリス・トマト・キクであり、クズ・ソラマメ・スイカズラ・シロツメクサ・メマツヨイグサ等に対しては非常に弱い走化性を示した。

(2) 化学物質に対する走化性

前項の実験から、遊走子を誘引する物質は各種植物に共通なものであることが推定される。この物質が無機物であるかあるいは有機物であるかは、現在明らかにし得ない。本実験は、各種の化合物および糖に対する遊走子走化性を比較したものである。

(a) 実験方法

Pfeffer の毛細管を使用する方法を応用した草野⁽⁴²⁾の方法により行なった。

既記の方法により遊走子を形成させた。遊走子の運動継続時間は、温度の低いほど長い。形成適温および技術上の制約から、11~13°C の温度下で実験を行なった。また毛細管中の溶液の異常な拡散および収縮を避けるために、実験中の温度の維持には十分注意した。

使用した毛細管は、長さ 1.5~2.0cm・径 0.15mm 前後である。この中に各溶液を満し、一端をワセリンで封じ、溢出した溶液を脱脂綿で拭い去った他端を、スライドガラス上に置かれた遊走子浮遊液滴中に挿入する。毛細管の液滴中への挿入は、顕微鏡の観察下に行ない、遊走子の行動を観察した。

実験 i 各種塩類に対する走化性

実験に使用した塩類は 41 種である。溶液を満した毛細管を挿入すると遊走子は瞬間的に激動する。しかし溶液が濃厚に過ぎる場合には、誘引物質と否とにかかわらず遊走子は、直ちに運動を停止するか、あるいは運動が阻害される。適当な濃度に対しては、溶液の性質に

相応する運動を行なう。誘引物質に対しては集合運動をするが、溶液の濃度が一定以上のときは、かえって管口から離れて円形状をなして集合し、濃度の淡くなるにしたがって、漸次管口に近づき、遂には管口に泳ぎ入る。これに対して非誘引物質に対しては、全く反応しないかあるいは濃度に応じて管口から逃避する。この場合には、前者のように歴然たる現象を示さないことが多い。

実験結果は、Table 4 に示した通りである。

Table 4. Chemotaxis of the zoospore to salt solutions.

Solution	Chemotaxis	Solution	Chemotaxis
KNO ₃	+ ?	Na ₂ CO ₃	-
KClO ₃	-	Sodium citrate	-
KCl	-	Sodium aspartate	-
K ₂ SO ₄	-	NH ₄ NO ₃	-
KH ₂ PO ₄	+	(NH ₄) ₂ SO ₄	-
K ₂ HPO ₄	-	(NH ₄) ₂ SO ₃	-
K ₃ PO ₄	-	NH ₄ H ₂ PO ₄	+ ?
NH ₄ KHPO ₄	-	(NH ₄) ₂ CO ₃	-
K ₂ CO ₃	-	NH ₄ CH ₃ COO	+
KHCO ₃	-	Ammonium butyrate	?
KBr	-	(NH ₄) ₂ (COO) ₂	-
K ₂ (COO) ₂	-	Ammonium tartrate	+
KCH ₃ COO	-	Ca(CH ₃ COO) ₂	+
Potassium citrate	-	CaHPO ₄	+
NaNO ₃	-	Ca ₃ (PO ₄) ₂	+ ?
NaNO ₂	-	Ca(NO ₃) ₂	+
NaClO ₃	-	CaCl ₂	?
Na ₂ SO ₄	-	Mg(NO ₃) ₂	+
NaCl	-	MgSO ₄	+ ?
NaH ₂ PO ₄	-	Al(CH ₃ COO) ₃	+
Na ₂ HPO ₄	-		

本実験は、単に誘引の有無を知ることを目的としたために、供試塩類溶液は大体 1~0.5 モルとし、これ等の溶液を、目的に適した濃度まで漸次適宜にうすめて実験した。

本結果から見ると、すべての酸性溶液に対して走化性を示しているのに対して、中性あるいはアルカリ性塩類では、これが認められない。この現象は、全くその成分の如何にかかわらず単に溶液の pH によって起ることがわかる。3種のリン酸カリウムのように、同じ成分を含んでも酸性反応を呈するリン酸二水素カリウム以外では、遊走子の集合が認められない。すなわち本菌遊走子の走化性が、酸性反応を呈する物質に対して行なわれることが明らかである。

実験 ii 酸および酸性塩類に対する走化性

各種の濃度の液を用いて実験した結果が、Table 5 である。草野⁽⁴²⁾の Myxomycetes についての報告と全く一致した結果である。遊走子の運動反応は、全く供試溶液の酸度即ち H⁺ イオン濃度に比例している。等分子量において、強酸は弱酸より、解離度が等しいとす

Table 5. Chemotaxis of the zoospore to acids and acidic salts.

Solution	Concentration (mol)													
	1/5	1/10	1/20	1/30	1/40	1/50	1/100	1/200	1/300	1/400	1/500	1/700	1/1000	1/2000
HCl	卍 ⁽¹⁾	卍 ⁽¹⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽³⁾	卍 ⁽³⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
H ₂ SO ₄	卍 ⁽¹⁾	卍 ⁽¹⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽³⁾	卍 ⁽³⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
HNO ₃	卍 ⁽¹⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽³⁾	卍 ⁽³⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
H ₃ PO ₄	卍 ⁽¹⁾	卍 ⁽¹⁾	卍 ⁽¹⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽³⁾	卍 ⁽³⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
H ₃ BO ₃	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
HCH ₃ COO	卍 ⁽²⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
HCOOH	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽³⁾	卍 ⁽³⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
H ₂ (COO) ₂	卍 ⁽³⁾	卍 ⁽³⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
Succinic acid	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽³⁾	卍 ⁽³⁾	卍 ⁽³⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
Tartaric acid	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽²⁾				卍 ⁽³⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
KH ₂ PO ₄	卍 ⁽²⁾	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
CaCl ₂	卍 ⁽³⁾					卍 ^{(3)?}	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
Ca(CH ₃ COO) ₂	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽²⁾	卍			卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
(NH ₄) ₂ SO ₄	卍 ⁽³⁾	卍	卍			卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
NH ₄ CH ₃ COO	卍 ⁽²⁾	卍 ⁽²⁾	卍	卍		卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍
(NH ₄) ₂ (COO) ₂	卍 ^{(3)?}	卍 ^{(3)?}	卍			卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍	卍

- 1) +: attracting degree of solutions.
 (1) zoospore movement is remarkably disturbed:
 collection of zoospores at a certain distance from the mouth of the tubes.
 (2) cloudy collection of zoospores at a certain distance from the mouth of the tubes.
 (3) dense cloud of zoospores near or close to the mouth of the tubes.

れば二塩基性酸は一塩基性酸より、酸はその塩類より、強い誘引作用を示している。このことは、遊走子の(+)の走化運動は専ら H⁺ イオンに対して行なわれ、他のイオンに対して行なわれるものではないことを示している。

実験 iii アルカリ・アルカリ性塩類および中性塩類に対する走化性

実験結果は、Table 6 に示す通りである。アルカリおよびアルカリ性塩類に対しては、遊走子は(+)の走化性を示さないことが Table 4 からわかるが、本実験はさらに明瞭にこのことを示している。しかもアルカリ性反応を呈する溶液は、そのアルカリ度に応じて遊走子は反撥している。中性塩類には、何等反応を呈しないが、濃度の高い場合には遊走子は幾分反撥する傾向あるいは運動が阻害される状態が認められた。

実験 iv 糖類およびその他の物質に対する走化性

アラビノース・キシロース・デキストロース・レブロース・ガラクトース・サツカロース・マルトース・デンプン・イヌリン・マンニット・グリセリン・アスパラギン酸・アスパラギン・グリコシル・ロイシン・トリプシン・ペプシン・グリコーゲン・ペプトン・カゼイン・

Table 6. Chemotaxis of the zoospore to alkalis and basic salts.

Solution	Concentration (mol)										
	1/5	1/10	1/20	1/30	1/50	1/100	1/200	1/300	1/500	1/700	
NaOH	---	---	---	---	---	---	---	-?	0 ²⁾		
KOH	---	---	---	---	---	---	---	---	-?	-?	0
Na ₂ CO ₃									-?	0	
NaNO ₃	-	-?	0								
Na ₂ HPO ₄	-	-?	-?		0						
K ₃ PO ₄	---	---	---	---	---	---	---	---	-?	0	
K ₂ HPO ₄	-?	-?	?	?	0						
K ₂ CO ₃	---	---	---	---	---	?	0				
KHCO ₃	---	---	---	---	?	0					
(NH ₄) ₂ CO ₃	---	---	---	---	---	---	---				

1) -: degree of repulsion.

2) 0: no response.

ヘモグロビン・卵白・サイアミン・スクレイン酸・エチルアルコール・エーテル・クロロホルム・アンチピリン・ピクリン酸の合計 29 種の水溶液または溶媒に溶解した溶液の各種の濃度について前項と同様の実験を行なった。

糖類では、いずれもほぼ同様の反応を呈し、50%以下の濃度では遊走子は何等の反応も示さない。これ以上の濃度では、誘引類似の作用を示し、濃度増加するにしがいが、さらに著しくなる。例えば 50% デキストロース液では、遊走子は迅速且つ極めて顕著な集合運動をする。しかしこの運動が遊走子の走化性に基くものではなく、溶液の滲透圧の刺激によるものであることは、その集合状態を見ても明らかである。

その他の物質については、アスパラギン酸・アスパラギン・グリコロール・ペプトン等酸性反応を呈するものがわずかに誘引作用を持つのに対して、アルカリ性反応を呈するものは反撥作用を持ち、他は何等の作用を示さない。ただ濃度の高い場合にのみ集合運動に似た運動が見られるが、走化性によるものとは思われない。

実験 v 水素イオン濃度と走化性

前記各実験結果から、本菌遊走子の走化性が、H⁺ イオンおよび OH⁻ イオンのみに支配されることが明らかである。さらにこの結果を確めるために、次の実験を行なった。

pH を異にする溶液および水道水中に遊走子を浮遊させた。この液滴中に、前実験のようにいろいろの pH を示す緩衝液を満した毛細管を挿入し、毛細管中の液に対する遊走子の反応を比較した。

各 pH の液は、Koltoff 氏緩衝液である。

実験結果は、Table 7 に示す通りである。

遊走子は、常に pH の小さな液に対して運動することが明らかであり、相当敏感に反応することがわかる。常に H⁺ イオン濃度の大きい方に運動し、OH⁻ イオンに対し反撥することが確められた。

Table 7. Chemotaxis of the zoospore to the solutions adjusted to different hydrogen ion concentration.

Zoospore suspension ¹⁾ (pH)	8.2	7.7	water (6.6)
Buffer ²⁾ (pH)			
9.3	— ³⁾	—	—
8.3	—	—	—
7.9	?	—	—
7.5	?	?	
7.1	?	+?	0
6.7	0	+?	0
6.2	0	+	+?
5.9	0	+	+
5.3	+	+	+
4.3	+	+	+
3.3	+	+	+
2.9	+	+	+

1) pH was adjusted with diluted NaOH solution.

2) 1/10 mol buffer solution.

3) +: attracted

—: repelled

0: no response

D. 植物組織に対する侵入状況

前A章の実験結果から、本菌は寄主植物以外に、相当多数の植物にも、その葉の裏面表皮細胞内に侵入し得ることがわかった。しかしその総べてにおいて寄生関係が成立しているわけではない。侵入を受けた植物と受けない植物との間に、本菌の侵入に対し本質的な相違があるか否かを知るため、各種植物の幼弱組織、柔組織、表皮下面に接種を行なった。

(1) 実験材料および方法

使用菌株・接種方法は、A章と同様である。多くの場合、接種後 24 時間毎に観察し、3～5 日間に亘って観察を続けた。特に必要のある場合には、接種後 1～5 時間は、1 時間ごとに観察した。検鏡の際、必要のある場合には、gentian violet の稀薄液で染色した。

幼弱組織としては、暗室内で発芽させた萌芽の胚軸または茎を用いた。

使用した植物の種類は、次の通りである。

ヘチマ・カボチャ・キウリ・スイカ・アサガオ・オシロイバナ・エンドウ・トウゴマ・トマト・馬鈴薯(地下の萌芽)・ハウセンカ・ギシギシ・ムラサキカタバミ・ソラマメ・ネギ・コムギ・ヨウシュチョウセンアサガオ・ヨメナ。

柔組織としては、葉の主脈または葉柄の表皮とその下の組織を薄く剥ぎ取り、露出した組織を用いた。傷面は、常に水洗して破壊細胞の汁液を除去した。

表皮下面は、植物の表皮をピンセットで剥ぎ取り、水洗した表皮の内面部を用いた。

(2) 実験結果

(a) 幼弱組織に対する結果

(イ) カボチャ——接種 2～3 時間後：発芽管の先端が、わずかに膨らむが、その下の表

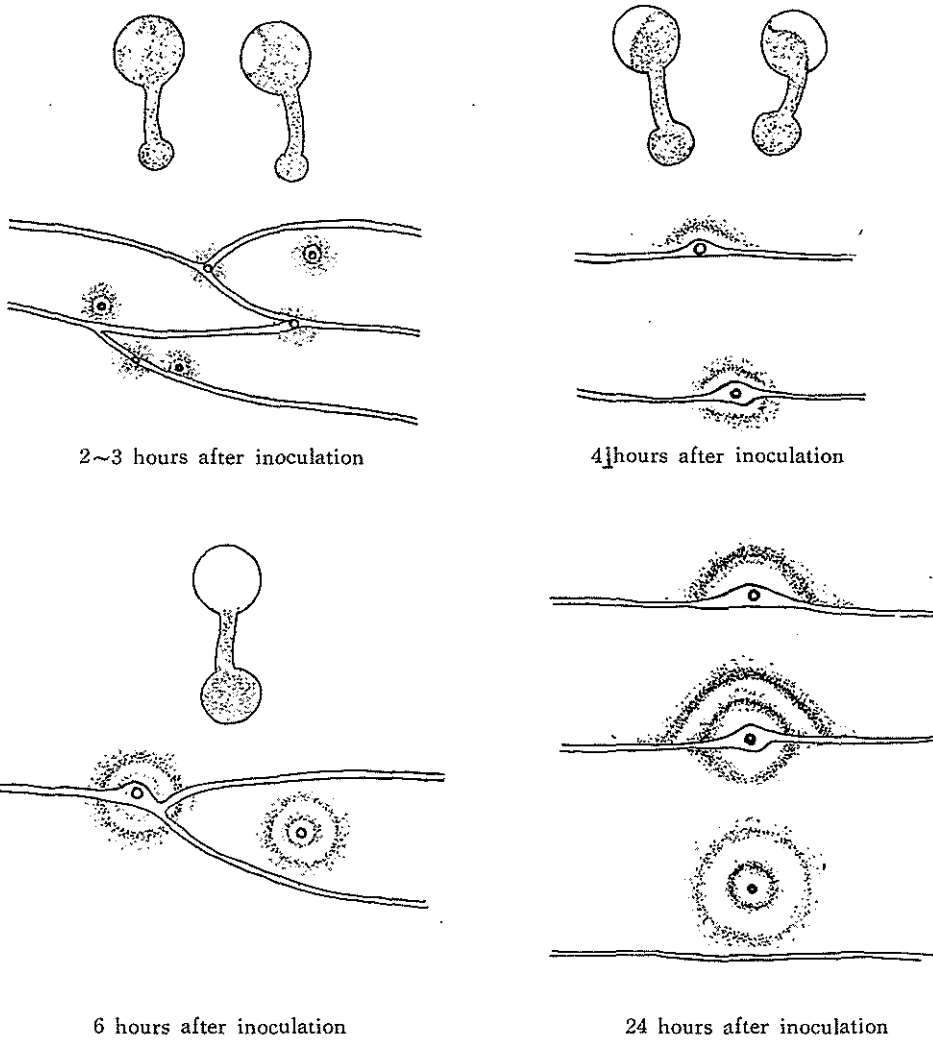


Fig. 2. Stages in the terminal swelling of germ tube of zoospore on the hypocotyl of *Cucurbita moschata* Duch., and reaction of epidermal cells to penetration at each stage (Gentian violet staining). Note migration of protoplasm from zoospore and process of cell reaction.

皮に明瞭な色素の浸潤点を認める (Fig. 2)。4~5 時間後：発芽管の先端の膨みは大となる，遊走子の内容物の大半が移行している。穿孔しているのが明らかに認められ，穿孔部付近の細胞壁の肥厚・色素の浸潤を認める (Fig. 2)。6 時間後：表皮細胞内に侵入した菌糸がわずかに認められ，侵入部の表皮の反応は顕著になる (Fig. 2)。24~48 時間後：表皮細胞内の侵入菌糸が明らかに認められる。穿孔部付近の細胞膜の肥厚が著しくなり，当該部付近に皺状の変化が生ずる。染色すれば同心輪紋を生ずる (Fig. 2)。

(ロ) ヘチマ・キウリ・スイカ・アサガオ・オシロイバナ・エンドウ・トウモロコシ——これ等の植物では，カボチャの場合とほぼ同様である (Fig. 2~3)。

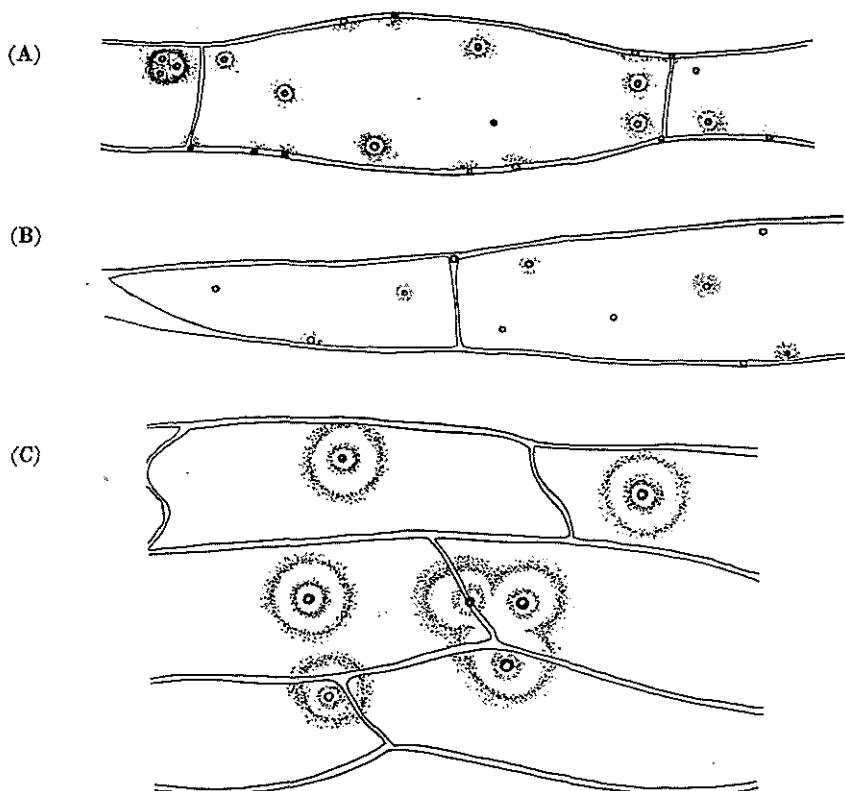


Fig. 3. Reaction of epidermal cells to penetration of *P. infestans*. (Gentian violet staining)
 A) Hypocotyl of *Pisum sativum* L. var. *arvense* Poir. (24 hours after penetration).
 B) Young stem of *Aster Yomena* Makino (24 hours after penetration). C) Young stem of *Solanum tuberosum* L. (48~72 hours after inoculation).

(イ) ソラマメ——子苗の地下部の茎には、よく侵入し穿孔部付近は特有の黄褐色を呈する。したがって穿孔は、染色しなくとも明瞭に認めることができる。接種2日後には、明らかに表皮細胞内に菌糸を認めることができる。穿孔部付近の組織は、日数を経るにしたがい瘤腫状になる。その変化は、他の植物に見られないほど顕著である。

(ニ) ホウセンカ・ギンギシ・ムラサキカタバミ・ヨメナ・ネギ・コムギ——表皮の穿孔は、前記(イ)~(イ)に比べ、やや困難のようである。侵入孔は小さく、その付近の変化も概して少ない。侵入孔付近がわずかに色素により染色される場合がある。接種24時間後には、表皮細胞内に侵入している菌糸を認める場合もあるが、認めない場合もあり、常に細胞内まで菌糸が侵入し得るとは限らない (Fig. 3)。

(ホ) 馬鈴薯 (暗黒中での萌芽茎)——接種2~2.5時間後：発芽管の先端の膨らみは、ほとんど形成されていないが、染色すれば穿孔と色素の浸潤を認めることができる。24時間後、被のうおよび発芽管の膨らみの内容物は、ほとんど認められない。侵入孔が明瞭となり、この周囲に色素が浸潤する。表皮細胞内には、わずかに菌糸が認められるようになる (Fig. 3)。

(v) トマト・ヨウシュユチ ヨウセンアサガオ——馬鈴薯の場合とほとんど同様である。

(b) 柔組織および表皮下面に対する結果

観察結果を表示すれば、Table 8 の通りである。供試した総べての植物について、柔組織細胞および表皮細胞に本菌は侵入することができる。しかし馬鈴薯・トマト以外の植物では、細胞内において菌糸が生育し得ず、いわゆる寄生が成立しているとは考えられない。

以上の各実験は、軟弱な表皮を持つと考えられる幼組織・表皮の存在しない柔組織等に対しての接種であるが、例外なく本菌は侵入することができる。柔組織または表皮下面を使用する場合、十分に水洗を行なうが、操作の不手際か、あるいは実験中に細胞含有物が接種液中に滲出してくるためか、遊走子の発芽が極めて不良な場合もあった。しかし反復して実験した結果、侵入に多少はあったが、全く侵入の見られなかった例はない。特に興味があるのは、本菌の侵入を全く許さない植物（ハルノゲシ・オオバコ）でも、表皮下面からは容易に侵入し得ることである。

Table 8. Penetration of the fungus into parenchymatous tissue and under surface of stripped epidermis.

Plant	Penetration	Growth of mycelium after penetration (24hr after inoculation) ¹⁾
(Parenchyma)		
<i>Solanum tuberosum</i> L.	+	++
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	+	++
<i>Lycium chinense</i> Mill.	+	+
<i>Datura stramonium</i> L. var. <i>chalybea</i> Koch	+	?
<i>Lamium purpureum</i> L.	+	+
<i>Petasites japonicus</i> Miq.	+	-
<i>Coreopsis lanceolata</i> L.	+	-
<i>Tropaeolum majus</i> L.	+	-
<i>Begonia</i> sp.	+	-
<i>Pisum sativum</i> L. var. <i>arvense</i> Poir.	+	-
<i>Trifolium repens</i> L.	+	?
<i>Vicia unijuga</i> Al. Br.	+	+
(Under surface of stripped epidermis)		
<i>Plantago asiatica</i> L.	+	+
<i>Oenothera Lamarckiana</i> Ser.	+	-
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	+	+
<i>Brassica rapa</i> L.	+	+
<i>Pisum sativum</i> L. var. <i>arvense</i> Poir.	+	?
<i>Vicia unijuga</i> Al. Br.	+	+

- 1) ++: vigorous
 +: slight
 -: no

これ等の結果から見ると、本菌は表皮外膜が軟弱であれば、植物の種類を問わず穿孔し、侵入が可能であり、本菌の侵入の能否は、植物の表皮外膜の強弱に基く穿孔に対する抵抗の

程度によるものと考えられる。Young⁽⁹¹⁾ は、*Dematiaceae* に属する菌および任意寄生菌を用いて 400 種の植物に接種した結果、198 の未記載の病害を惹起させたとし、菌の侵入を受けた表皮上に乳状隆起をした callosity・細胞垂直壁の肥厚・その他着色反応を認めたと報告している。また Johnson⁽³⁶⁾ は、*Colletotrichum circinum* を 22 種の植物に接種し、20 種の植物に侵入することを認め、本菌の侵入には特異性がないと述べている。さらに Dastur⁽¹⁷⁾・Neger⁽⁵⁴⁾・Smith⁽⁶⁰⁾・Young⁽⁹¹⁾ その他多くの研究者は、細胞壁に形成される callosity が菌の侵入に対し阻止作用のあることを認めている。本実験において、認められた侵入孔付近の肥厚または膜壁の変化が、阻止作用のあるものか否かは、特に実験をしなかったが、一般的に穿孔部付近の変化は、むしろ穿孔・侵入の容易な場合に顕著に生ずるので、これ等のことからすれば、本菌の場合阻止作用はないのではないかと考えられる。

なお、染色した場合、穿孔部からある距離をへだてて輪紋、ぼかし等の現われるのは、本菌の侵入機構を考える上に興味深い現象である。

E. 本菌の侵入に対する植物細胞の反応と菌の生育との関係

病原菌が寄主組織内に侵入した場合、侵入を受けた細胞または周辺細胞が、速かに変化して菌の進展を阻止する現象については、Ward^(86,87)・Stakman⁽⁶⁷⁾・Allen^(1,2)・宮部⁽⁵²⁾等の銹菌に関する研究を始めとして、純粹活物寄生菌については、多くの研究がなされている。Stakman 等は過敏性説を唱えている。その他細胞内寄生菌である *Synchytrium* 属菌については、草野^(43,44)・Cartwright⁽⁹⁾・殺生菌については Leach⁽⁴⁵⁾ のインゲン豆炭疽病菌、鏝方⁽³⁵⁾の稲イモチ病菌に関する研究等が見られる。

疫病菌については、Dufrénoy⁽²⁰⁾、馬鈴薯疫病菌では、Müller⁽⁵⁸⁾が研究している。Müller は、抵抗性品種が菌の侵入を受けると細胞が速かに膨圧を減じ、メラニンを形成して間もなく分解するのに対し、罹病性品種では菌の侵入初期に、菌と寄主細胞との間に共生的関係が存在するかに見えると述べている。また富山^(78,79,80) は、被のうの内容が寄主細胞内に移行すると、抵抗性品種では 30 分間以内に寄主細胞が壊死し、褐変化するが、罹病性品種では 1.0~1.5 時間を要する。侵入菌糸は、強抵抗性品種では、約 20 時間後に死滅すると報告している。

筆者は、この植物の示す過敏性的反応が寄主範囲と関係があるか否かを検討した。

(1) 実験材料および方法

使用した菌株および接種方法は、既に記したものと同様である。

(2) 実験結果

接種後の供試植物に対する本菌の侵入状況・菌糸の進展状態・寄主細胞の示す反応を纏めて見れば、Table 9 の通りである。

全般を通じて見られることは、菌侵入の難易が、必ずしも組織内の菌糸進展程度の多少と一致しないことである。菌糸の侵入は大多数の植物で認められたが、組織内での菌糸の生育の見られた植物は少数であった。また菌糸の侵入により、ほとんどの植物において、程度の差はあるが、細胞は顆粒化あるいは褐変化するのが認められる。

馬鈴薯・トマト——馬鈴薯・トマトは、品種により多少の難易はあっても、例外なく菌の侵入を受けることは前述の通りである。侵入の難易が、その後の菌糸の進展の良否を示すものでもない。筆者は、馬鈴薯およびトマトの品種を使用した。そのうち菌糸の生育良好で

Table 9. Reaction of protoplasm of various plants to penetration of *P. infestans*.

Plant	Rate of penetration	Degree of mycelial growth after penetration ¹⁾	Reaction of protoplasm ²⁾
<i>Solanum tuberosum</i> L.	+++++	++	+~-
<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.	+++++	++	+~-
<i>Solanum nigrum</i> L.	+++++	-~+	+
<i>Salpichroa rhomboidea</i> Miers.	+++++	-~+	+
<i>Solanum melongena</i> L. (young leaf)	+++	+	+
<i>Capsicum annuum</i> L. (young leaf)	++	+	+
<i>Physalis Alkekengi</i> L. (young leaf)	++	+	+
<i>Datura</i> sp. (young leaf)	++	+	+
<i>Lycium chinense</i> Mill. (young leaf)	++	-	+
<i>Solanum pseudo-capsicum</i> L. (young leaf)	++	-	+
<i>Nicotiana tabacum</i> L.	+++	+	+
<i>Nicotiana tabacum</i> L. (old leaf)	+	-	±
<i>Vicia unijuga</i> Al. Br.	+++	+	+
<i>Polygonum senticosum</i> Franch. et Sav.	++	-	+
<i>Amphicarpaea Edgeworthii</i> Benth. var. <i>japonica</i> Oliver	++	-	+
<i>Phlox paniculata</i> L.	++	-	+
<i>Solidago occidentalis</i> Torr. et Gray	++	-	+
<i>Erigeron annuus</i> L.	?		
<i>Brassica campestris</i> L.	?		
<i>Pisum sativum</i> L. var. <i>arvense</i> Poir.	?		
<i>Silene Armeria</i> L.	?		
<i>Cucurbita moschata</i> Duch. (sprout)	+++	-	+
<i>Luffa cylindrica</i> Roem. (sprout)	+++	-	+
<i>Impatiens Balsamina</i> L. (sprout)	++	-	+
<i>Solanum tuberosum</i> L. (sprout)	+++++	+	+

- 1) ++: vigorous
 +: slight
 -: no

- 2) Reaction of protoplasm: granulating or browning of protoplasm 24 hr after inoculation.

あったトマト“ポンテローザ”種・馬鈴薯“男爵薯”種は、他に比べむしろ侵入し難く、抵抗品種である“疫不知”種は侵入が容易な傾向がある。トマト“ポンテローザ”種・馬鈴薯“男爵薯”種・“メークイン”種・“疫不知”種(在来種)および“北海2号”種について観察すると、ポンテローザ種では接種後数時間で被のうの全内容が、寄主細胞中に移行し、24時間後には大いに菌糸は伸長して、約30~50 μ に達するものが多く、時には分岐を生じ、また細胞間隙あるいは隣接細胞に達するものもある。しかし被侵入細胞には、明らかな変化がなく、時には僅かに侵入孔付近に顆粒化が見られるに過ぎない。接種2日後には、侵入孔付近または全細胞内容が褐変化することがあるが、この時期には菌糸は、既に隣接細胞または細胞間隙に伸展している。男爵薯種・メークイン種も、ほぼ同様な現象が認められるが、菌糸の生育が若干劣り、接種1日後では20~30 μ であるが、細胞の褐変化は幾分早い。

これに対し、北海2号種では接種後1日目に、僅かに菌糸が生育する場合があるが、疫不

知種では、ただ被のう内容が移行するのみである。2品種共細胞は濃褐色に変化し、殊に疫不知種では、細胞内容が泡状または顆粒状となって菌糸の周囲に集まるのが見られる。罹病性品種でも萌芽または幼葉では抵抗性品種におけると同様な状態で、組織内菌糸の生育が劣り、被害組織は軟化腐敗する。

なお、罹病性品種で同一細胞に、同時に数箇の菌糸が侵入した場合には、細胞の壊死を早め、往々抵抗性品種におけると同様の状態を示し、菌糸の生育が停止することがある。この事實は、菌の侵害に対する細胞反応と菌糸生育との関係を考察するのに興味がある。

イヌホオズキ・サルビクロア——両植物共最も菌の侵入は容易である。接種1日後には菌糸は小さく萎縮した外観を呈するものが多いが、時には 10μ 内外伸長しているものも見受けられる。また既に褐色となり死滅したと思われるものもある。被侵入細胞は、1日後では、全面的に褐変することは少く、僅かに侵入孔付近のみに褐変が見られるが、細胞内容は顆粒状になる。以後漸次変化が明瞭となり、接種3日後には被侵入細胞は完全に褐変し死滅する。1細胞に同時に多数の菌糸が侵入した場合、あるいは付近隣接細胞に同時に侵入した場合には、菌糸の生育は不良ではあるが、組織は軟化腐敗し、疫病の病斑を形成したかのように見える。

ナスの若葉——1箇の菌糸が侵入した場合には、接種1日後に侵入部周囲に細胞内容の顆粒化のみが起るが、2箇の菌糸が同時に侵入した場合には、細胞は褐変する。菌糸は相当伸長し 20μ 前後に達する。接種2日後には、さらに若干伸長しているが、細胞の褐変あるいは顆粒化が進み、菌糸を包囲するようになる。これ以後になると、菌糸は死滅しているようであり、細胞内容の変化も進まない。

トウガラシ・タンバホオズキ・ヨウシュチョウセンアサガオ——各若葉に接種後1~2日目には、侵入した菌糸は相当生育し $20\sim 25\mu$ に達するのが見られる。細胞内容は、最初は菌糸の周囲が顆粒状または淡褐色を呈するのみである。3日目になるとタンバホオズキ・ヨウシュチョウセンアサガオでは著しく細胞内容が顆粒化し、また侵入孔付近に褐変が起り、菌糸の生育は停止する。植物表皮は、外観的には多くの場合、淡い小黑点を認めるに過ぎない。トウガラシでは、これらの変化がやや少い。菌糸の生育も停止し、外部病徴はタンバホオズキ等と大差がない。

ヒヨドリジョウゴ——成葉では、菌の侵入が観察されない。幼葉でも侵入は極めて悪いが、有傷接種を行なうと相当侵入する。枯死組織には、遊走子のうを形成することがある。

クコ・フユサンゴの若葉——主として気孔付近の細胞に侵入するが、侵入菌糸はほとんど伸長し得ない。接種2日後には、被侵入細胞は淡褐色となりまた菌糸も褐色となり死滅する。

タバコ——成葉・老葉では、菌の侵入を観察し得ることはまれである。侵入した場合も菌糸の生育は不良であり、細胞は侵入孔付近が、やや褐色を呈する。若葉・折葉には容易に侵入する。菌糸は生長するが、隣接細胞をわずかに侵し得る程度である。侵害された組織は腐敗しやすい。

ナス科植物以外——ナンテンハギの若葉には、菌は容易に侵入する。接種2日後に至つても、菌糸の伸長が見られない場合が多いが、まれに $20\sim 30\mu$ の長さに伸長する場合がある。数箇の菌糸が同時に侵入した植物細胞は、直ちに褐変枯死する。1箇の菌糸のみが侵入した場合には、侵入部付近だけが褐変する。接種後3日経過すれば、被侵入細胞は濃褐色となり菌糸の生育も停止する。

ママコノシリヌグイ・ヤブマメ・クサキョウチクトウ・ヤナギバキリンソウ等では、接種1日後には既に細胞内に侵入した菌糸が伸長せず萎縮し、また被侵入細胞も顆粒化するのが観察される。2日後には、被侵入細胞は全く褐変する。ただママコノシリヌグイのみは、顆粒状を呈するのみで褐変しない。菌糸はいずれの場合も2日後には死滅しているようである。

その他の植物においても、細胞内に侵入した菌糸は概して小である。しかし被侵入細胞の枯死には早晚が見られるが、多くの場合は侵入後間もなく侵入菌糸が萎縮または死滅し、同時にかあるいはやや遅れて、ときには数日後に至って被侵入細胞が死滅するのが観察された。Table 9 中“?”を付したのものの中には、被侵入細胞が褐変し、菌の侵害を受けたと思われるのにもかかわらず、侵入状態が明瞭に観察されない場合が多く、ことにヒメジョオン根出葉・アブラナ・エンドウ・ムシトリナデシコ等で顕著であった。

なおカボチャ・ヘチマ・馬鈴薯の萌芽・ハウセンカの子苗の地下軟白部では、菌糸は侵入し、わずかに生育することがある。

以上本実験の結果の内、馬鈴薯・トマトに関しては、多くの研究者の結果と大体一致している。馬鈴薯またはトマト等の寄主植物では、菌の侵入に対応する寄主表皮細胞の変化の遅速が、侵入菌糸の生育程度と密接な関係にあることは明らかであると思われる。本来菌の良好な生育を許す品種でも、幼弱な組織または1箇の寄主細胞に、同時に多数の菌が侵入して細胞が急激に変化する場合には、菌糸の生育に適さぬようである。

その他のナス科植物中、イヌホオズキ・サルピクロアでは、明らかに被侵入細胞の過敏反応が、菌糸の生育を阻止しているように思われる。その他の植物でも被侵入細胞が比較的速かに変化、褐変して菌糸の生育も僅少であるが、このような細胞の変化のみが、菌糸の生育を不良にする原因であるのか、あるいはさらに主体となる生育阻止の原因があるのか不明である。

ナス科以外の植物でも、菌糸の侵入・生育に応じて、多少の差はあるが反応を示す場合が多い。ある植物では、菌の侵入がわずかであるにもかかわらず非常に速かに褐変をきたすものがある。また他のものでは、表皮細胞に侵入する菌糸は極めて小さく、且つ速かに萎縮し表皮細胞の変化が認められる前に、既に菌糸の生育が停滞するか、死滅したと認められる場合も多い。ナンテンハギ・ママコノシリヌグイのように、相当明瞭に菌糸の侵入が認められる場合、被侵入細胞の変化がそれほど著しくなくとも、間もなく菌糸は生育を停止する場合がある。したがって、これ等のナス科以外の植物の菌糸に対する生育阻止は、一様に論ずることができない。現象的には、被侵入細胞の過敏反応が菌糸の生育を阻止しているように見られる場合もあるが、別の原因に帰すべき場合も多いと思われる。

F. 論 議

馬鈴薯疫病菌が、馬鈴薯およびトマトを寄主とすることは、古くから一般に認められており、研究者によってはナス・メジロホオズキその他ナス科植物を侵すことを報告している。

本研究では、先ず本菌の寄生範囲を知り、本菌の生活環 (life cycle) と植物との関連を明らかにしようとした。

約 79 種の植物に接種を行なった結果、本菌は馬鈴薯・トマトその他のナス科植物を始めとし、相当多数の各種植物の表皮細胞に侵入し得ることが明らかにされた。侵入の難易は植物により相違しており、馬鈴薯・トマトは最も侵入容易な部類に属する。その他イヌホオズ

キ・サルピクロア等にも容易に侵入する。主として幼葉の場合ではあるが、供試植物 79 種中の半数の植物には、多かれ少なかれ本菌が侵入し得ている。

これ等の結果から見れば、本菌はなお一層広範囲に亘って多数の植物表皮に侵入し得るものと考えられる。

このような侵入の難易が、何に起因するかを追求して、種々の実験を行なった。各種植物の組織切片に対しては、本菌の遊走子は (+) の走化性を示して誘引される。いわゆる寄主と非寄主との間に走化性に関して何等の差はない。もちろん誘引状態は、植物により相違はあるが、侵入を制限するほどの相違は認められない。遊走子の走化性は、pH により支配され、常に H^+ イオンに誘引され、 OH^- イオンに反撥することを明らかにした。植物組織および表皮上には有機酸その他無機塩類等が滲出することが知られている。仮にこの滲出物が本菌の遊走子を誘引し、さらに本菌の植物体侵入に関係があるとしても、そのために本菌の植物体侵入、少くとも寄主と非寄主の相違を生じる原因になるとは考えられない。

遊走子が運動を停止して被のうとなり、発芽して表皮を貫通する場合、発芽管の型を A・B・C の 3 種に大別することができるが、各型の発芽は侵入の難易によって、ほぼ別れる。ガラス面のように固い物体に対しては、ほとんど C 型であること、および侵入し難いと思われる植物においても C 型の多いことは穿孔の難易と発芽型が関係深いことを示すものである。被のう (cyst) の発芽・穿孔作用に対しては、植物の有する化学成分は影響しないと思われる。供試した総べての植物に対しても、表皮上の部位を選ぶことなく、穿孔作用を行なっている。また、筆者が別の実験で確かめたことであるが、侵入可能な植物について、表皮細胞の内容を除去したのものにも侵入することから見て、このことは明らかである。

軟弱な表皮または柔組織・表面からは侵入不可能な表皮の裏面からは、植物の種類にかかわらず侵入すること等から見て、穿孔の難易は表皮の固さに由来するものであって、寄主組織に存在する化学物質によるものとは考えられない。なお本菌は、穿孔開始前に、他の糸状菌に見られるような付着器を形成せず、発芽管先端の膨らみ形成以前に侵入糸を見ることも、表皮の固さに影響されやすいものといえることができる。

以上述べた侵入に対する表皮の物理的抵抗の多少のみが、本菌の寄生範囲を限定するものではない。本菌の侵入可能な植物は、供試植物中の約半数であり、しかもその大部分は、幼弱な組織の場合であって、しかもその侵入の程度は馬鈴薯・トマト・イソホオズキ・サルピクロア等における侵入と比較すれば、はるかに小さい。物理的抵抗以外の原因を考慮せねばならない所以である。

本菌が全く侵入し得ぬ場合は別であるが、侵入し得ても、その後侵入菌糸が生長し得ぬ場合がある。本菌が馬鈴薯・トマト等の植物に侵入した場合、品種・組織の成熟度により被侵入細胞の反応が異なることが知られている。第 E 章に示したように、本菌の侵入に敏感に反応して、細胞内容が速かに変化し、顆粒化あるいは褐変を来すものほど、菌糸の生育が不良である。イソホオズキ・サルピクロアおよび一部のナス科植物でも過敏反応が、明らかに菌糸の生育を阻止しているのが見られる。その他のナス科植物、ナンテンハギ等は、被侵入細胞内で菌糸が若干生育するが、48 時間以後には生育が認められないので、過敏反応が生育を阻止したようでもあるが、菌糸の生育自体が馬鈴薯・トマト等の場合より相当遅く、このような場合過敏反応のみが生育阻止の原因であるか否かは不明である。またママコノシリヌグイ・ヤブマメ・クサキョウチクトウ・ヤナギバキリンソウ等でも被侵入細胞は、速かに変化

・凋萎するが、細胞内へ侵入する菌糸の長さは非常に短かく、かつ萎縮する。その他の植物において、被侵入細胞の変化が比較的少ないもので、菌糸の侵入部分が小さく、その後全く生育を停止したと見られる場合がある。したがって細胞の過敏反応以外にも、本菌の生育に不適な原因があると思われる。

以上要するに、本菌は供試した 79 種余の植物の内、相当多数の植物に侵入し得ることが明らかとなったが、侵入し得ることは直ちに侵入菌糸の生育可能を意味するものではなく、Table 9 に示したように、馬鈴薯・トマト等の外は、侵入菌糸の生育はほとんど見られない。その原因は、表皮の固さ、被侵入細胞の過敏反応およびその他に帰せられる。すなわち本菌の穿孔し得ない表皮の固さにより、先づ寄主が制限され、さらに穿孔侵入しても、細胞の過敏反応により生育が制限され、したがって第 2 段階の制限が寄主範囲を限定する。ただ過敏反応が存在しても反応速度が遅いために、菌糸は既に隣接細胞に伸長し、生育を継続し得る場合がある。馬鈴薯・トマトがその例である。その他過敏反応とは関係ないと思われる細胞自体に由来する別箇の制限があると思われるが、その原因については、まだ説明し得ない。

以上から、本菌が容易に侵入し得、菌糸が正常に生育して繁殖器官を豊富に形成し得る植物としては、馬鈴薯・トマトが主要なものといえることができる。なおペテユニア・*Solanum aviculare*, *S. laciniatum* に寄生し、繁殖器官を形成し得るとの観察・報告もあるが、馬鈴薯疫病発生の見地からは、さほど重要な寄主とは思われない。

本菌の生活環上に占める寄主としては、意外に種類が少なく、馬鈴薯・トマトを主としている結果を得、すでに報告の結果をさらに確認することになった。

II. 卵胞子の形成とその性質

馬鈴薯疫病菌が、卵胞子を形成する事実は前世紀末 1875 年に Smith により報告されている。Smith は罹病薯の被害部に存在した卵胞子を発見したものであるが、de Bary は *Pythium* 菌の卵胞子の誤認であると疑問視した。しかし 1890 年に至り Smorawski が矢張り Smith と同様に、茎の罹病組織内に基着の蔵精器を持つ蔵卵器を発見報告し、ここに本菌が卵胞子を形成するものであることがほぼ確定した。その後 1909 年に Jones⁽⁸⁸⁾、1912 年に Jones 等⁽⁸⁹⁾ が、本菌を培養した培地上に蔵卵器様物 (oogonium-like body) を認めたとしたが、蔵精器の接着したものを発見し得なかったと述べている。ついで 1910 年 Clinton^(11,12,13) は本菌を培養し、卵胞子形成について報告を行なった。彼は燕麦粉から作製した培地上で、比較的多数の卵胞子が形成されるのを観察した。しかし蔵精器を持つ蔵卵器は極めてまれであると述べている。彼は卵胞子(蔵精器を有しない)の形成経過を見ているが、蔵精器の接着した蔵卵器すなわち受精した卵胞子の形成経過は見えていない。受精した卵胞子(彼は perfectly normal oospore と記している)の形成が頗るまれなので、本菌は性的増殖力を大幅に失ったものと考えた。当時雌性菌系と雌性菌系とを想定し、両者がともに存在する場合にのみ卵胞子形成が行なわれるものであらうとの説もあったのである。しかし両菌系存在の実証は、なされてはおらなかった。Rosenbaum⁽⁵⁸⁾ の *Phytophthora* 属に関する研究が 1917 年に発表された。彼も蔵精器を有する蔵卵器の形成が少なく、培地に形成した卵胞子と思われるものの 95% は、蔵精器を有していないと述べている。Pethybridge と Murphy⁽⁵⁵⁾ が、主として Clinton の報告を追試して、その結果を 1913 年に報告している。蔵精器を有するものと有しない卵胞子の存在を認め、有しないものは parthenogenetically に形成したのと考えている。また罹病薯内に厚膜を持つ胞子 (thick walled spore) の形成されることを報じている。彼等は、いわゆる厚膜胞子 (chlamydo-spore) とは呼んでいないので、このものを卵胞子とは考えないが、しかし純然たる厚膜胞子とも考えていないようである。彼等も卵胞子の受精過程は明らかにし得なかったが、形態上から *P. erythro-septica* と似た過程であらうと考えた。de Bruyn⁽¹⁸⁾ は、本菌の諸性質に関して、詳細な研究報告を 1926 年に出し、本菌に関する知識を飛躍的に前進せしめた。彼女は、各種の天然培地および土壌培地を駆使して、卵胞子形成を比較研究し、燕麦・小麦・ライ麦それぞれの茎葉培地上で受精した卵胞子が豊富に形成されるのを見た。また同時に未受精卵胞子と耐久体と思われるものを見て、本菌はつぎの 4 種の器官を持つものと考えた。すなわち菌糸・遊走子のう・卵胞子 (受精および未受精のものを含む) および耐久体 (resting form) とである。なお卵胞子と耐久体が、第 1 次伝染源となる可能性を論じたが実証はしていない。Tucker⁽⁶¹⁾ が 1931 年に発表した “*Phytophthora* 属の分類” においても、本菌は古い培地上で受精した卵胞子がまれに見られるのみであると記述している。本菌卵胞子の形態図の記載も見られず、彼は培地上で多数の卵胞子を形成せしめ得なかったのではないかとと思われる。

わが国では著者⁽³²⁾ が培地上で少数ながら卵胞子の形成を観察し、1938 年度日本植物病理学会で簡単な報告を行なった。

以上述べた報告以後、換言すれば 1938 年以降本菌の器官に関する研究は途絶していたが、1957 年に至って、Gallegly と Galindo⁽²³⁾ が特定菌株の対峙培養により受精卵胞子が多数形

成されることを報告した。それはメキシコ系 43 号菌（蕨卵器形成系）と合衆国系 256 号菌（蕨精器形成系）との結合により、始めて発見したものである。その後多数の菌株と上記両菌とを交配させて、性的な compatibility group の存在を見、本菌には性を異にする mating type があると判断した。その後彼等は、相対すると思われた菌株が、いずれも両性的であり、雄性を示すかあるいは雌性を示すかは、相対する両菌株の間で決定される。したがって mating type は compatibility type とする方が良いと訂正した。なお相対的性発現力には、菌株により雄性の強いものから雌性の強いものへと種々の程度があると述べている。Gough 等⁽²⁴⁾は、Gallegly 等の結果から得た受精卵胞子を発芽させることに成功した。この Gallegly 等とほとんど同時に筆者等⁽³³⁾も卵胞子の形成に成功した。

卵胞子に関しては従来の業績は以上のものであるが、卵胞子の諸性質・寄生力については

Table 10. Origin of isolates.

Isolate	Host	Locality
P-1	馬鈴薯 長崎赤薯	鹿児島市農試圃場
P-2	同 ケネベック	宮城県鳴子町東北大学農場
P-3	同 男爵薯	同県 大沢村
P-4	同 同	同県 小野田町
P-5	同 同	同県 岩出山町
P-6	同 同	福島県相馬市
P-7	同 農林1号	宮城県串間市
P-8-1	同 西海3号	愛知県刈谷市
P-8-2	同 不 明	愛知県不詳
P-9-1	同 タチバナ	長崎県愛野試験地圃場
P-9-2	同 農林1号	同 上
P-9-3	同 ウンゼン	同 上
P-9-4	同 ラソーダ	同 上
P-10-1	同 一	北海道農試 H-1
P-10-2	同 一	同 H-2
P-10-3	同 一	同 H-3
P-11	同 農林1号	宮城県串間市
P-12	同 不 明	広島県安芸津町
P-13-1	同 ウンゼン	岐阜市農試圃場
P-13-2	同 タチバナ	同 上
P-14	同 男爵薯	宮城県小野田町
P-15-1	同 同	宮城県鳴子町東北大学農場
P-15-2	同 同	同 上
P-15-3	同 同	同 上
P-15-4	同 同	同 上
P-16	同 同	仙台市外
P-17	同 不 明	前橋市群馬県農試圃場
P-19	同 不 明	盛岡市岩手県農試圃場
P-21	同 不 明	仙台市外
P-22	同 不 明	同 上
P-23	同 不 明	秋田県茨島

Table 10. (Continued)

Isolate	Host			Locality
P-24	馬鈴薯	不	明	宮城県一迫町
P-25	同	不	明	宮城県大衡村
P-27	同	不	明	大阪府河内町
P-28	同	不	明	長野県須坂市
P-29	同	不	明	徳島県不詳
P-30	同	不	明	神戸市外
P-31	同	不	明	不詳
P-32	同	農 林 1 号		北海道農試宗谷支場
P-33	同	男 爵 薯		同 天北支場
P-34	同	農 林 1 号		同 宗谷支場
P-35	同	紅	丸	同 琴似本場
P-36	同	男 爵 薯		同 渡島支場
P-37	同	96	一 56	同 胆振支場
P-38	同	島 系 61 号		同 琴似本場
P-39	同	男 爵 薯		同 十勝支場
P-40	同	同	上	同 後志支場
P-41	同	ケ ネ ベ ッ ク		同 十勝支場
P-42	同	北 海 23 号		同 琴似本場
P-43	同	ケ ネ ベ ッ ク		同 同 上
P-44	同	北 海 10 号		同 同 上
P-45	同	96	一 56	同 後志支場
P-46	同	島 系 410 号		同 琴似本場
P-48	同	農 林 1 号		同 同 上
T-1	トマト	不	明	仙台市東北大学農学部
T-2	同	不	明	仙台市宮城県農試
T-3	同	不	明	仙台市東北大学農学部
T-4	同	不	明	宮城県鳴子町東北大学農場
T-5-1	同	不	明	千葉市外
T-5-2	同	不	明	千葉市外
T-6	同	不	明	石川県松仁町

知る所が必ずしも多くはない。その原因は、従来卵胞子の形成数が比較的少数であり、また偶然に形成を見た場合が多かったためと思われる。筆者は、まず卵胞子特に不完全型卵胞子を培地上で確実に多数形成させることに意を注ぎ、ついでその諸性質を明らかにするための実験を行なった。

A. 実験に用いた菌株

本実験を行なうため、日本各地から罹病薯を集め疫病菌の分離を行なった。常法により本菌を分離し、オートミール抽出液寒天培地（組成は後に記す）上に培養保存した。その後各分離株から遊走子のうの単個培養を行ない実験に使用した。各菌株の保存番号および来歴は、Table 10 に示す通りである。なお P-32~P-48 菌株は、北海道農業試験場の保存菌であり、新たに単個培養を行なわなかったものである。

B. 罹病組織内の卵胞子

培地上における卵胞子と比較対照するために、本菌によって侵害された寄主の罹病組織内に卵胞子が存在するか否か、存在するとすればその形態はいかなるものであるかを知るために、以下の実験を行なった。

馬鈴薯茎葉・トマト茎葉および果実に、本菌を人工接種して形成させた罹病組織と自然感染の馬鈴薯茎葉とを供試材料とした。各試料を蒸留水とともに磨砕し、磨砕物をガーゼに包み搾汁した。搾汁を遠心分離（3500回/分・10分間）し、沈殿物を集めて検鏡し卵胞子を探索した。結果は Table 11 に示す通りである。

Table 11. Oospore-like organs on diseased tissues.

Organ	Numbers observed	
	Exp. I	Exp. II
Resting spore	A	27
	B	22
Imperfect oospore		8

Table 12. Sizes of resting spore and imperfect oospore.

Part of diseased plant	Degree of formation	Size (μ)		Cell-wall thickness (μ)	
		Range	Average	Range	Average
Potato leaf	### ¹⁾	12.5~49.2×12.5~46.3	28.5×25.9	0.4~0.5	0.4
Tomato leaf	### ¹⁾	18.5~33.6×16.4~33.6	25.0×24.6	0.5~1.2	0.8
Tomato fruit	### ²⁾	20.8~38.8×17.9~37.5	27.9×26.3	1.3~5.0	3.3

1) Resting spore

2) Imperfect oospore

Table 11 に示すように卵胞子の存在が認められたが少数であり、不完全型卵胞子（蔵精器を接着せぬもの）であった。この場合同時に見出された胞子のほとんどすべては休眠胞子（一応この名称を付する）であった（Plate II-A, B）。また休眠胞子には、後に述べるA型およびB型が見られた。不完全型卵胞子と思われるものも、蔵卵器の着色程度が淡く、また着色しないものがあり未成熟のものではないかと思われる。

罹病組織内に見出された休眠胞子および不完全型胞子の大きさは、Table 12 に示した。卵胞子よりも小形である。

C. 培地上における不完全型卵胞子の形成

(1) 合成培地

罹病組織内に卵胞子（ほとんどのものが不完全型と思われるが）の形成されることが、明らかとなったが、形成数はわずかであった。実験遂行上培地上に多数形成させることが望ましい。その目的のために以下の実験を行なった。

合成培地として、次の12種類のものを使用した。すなわちクノッブ：ツアベック・ドックス：坂口・王：ヘンネベルヒA：ヘンネベルヒB：マーサン：ハイダック：クラインスキー：ワックスマン：ブラウン：ローラン：ペッフアーの各培地である。なお対照としてオートミール抽出液寒天培地を使用した。各培地の組成は、Table 14 に示した通りである。

実験結果は、Table 13 に示したが、合成培地上での本菌の生育は、全般的に不良であり、

Table 13. Growth of *P. infestans* on synthetic media.

Medium ¹⁾	Isolate	Diameter of colony (mm)		Aerial mycelium	Sporangium	Oospore
		7 ²⁾	14			
Knop	P-1	—	—	—	—	—
	P-2	+	+	—	—	—
Czapeck-Dox	P-1	—	—	—	—	—
	P-2	+	8.5	±	—	—
Sakaguchi-O	P-1	—	—	—	—	—
	P-2	—	—	—	—	—
Henneberg A	P-1	—	—	—	—	—
	P-2	+	8.8	±	—	—
Henneberg B	P-1	—	—	—	—	—
	P-2	+	+	±	—	—
Maassen	P-1	±	+	±	—	—
	P-2	+	11.5	+	—	—
Hayduck	P-1	+	12.0	+	±	—
	P-2	+	11.8	±	—	—
Krainsky	P-1	11.5	12.5	±	+	—
	P-2	+	+	±	±	—
Waksman	P-1	+	9.3	+++	±	—
	P-2	11.3	23.5	++++	±	—
Brown	P-1	+	+	±	—	—
	P-2	+	9.5	+	±	—
Raulin	P-1	13.2	31.7	++	+	—
	P-2	10.8	31.5	+++	±	—
Pfeffer	P-1	+	+	±	—	—
	P-2	±	+	±	—	—
Oat meal extract	P-1	29.0	66.8	+++	++	—
	P-2	17.3	40.0	++	+	—

1) 1.5% agar and 0.1 ppm thiamine added: adjusted to pH 5.5-6.0 after sterilized: 5 petri dishes (8 cm) used.

2) Days after incubation.

遊走子のう (sporangium) の形成も僅少であった。しかも供試した2菌株のいずれにおいても卵胞子の形成は全く認められなかった。またオートミール抽出液寒天培地にも卵胞子の形成はなかった。

(2) 天然培地

(a) 各種煎汁または抽出液培地

無機培地には、卵胞子の形成が見られないので、天然培地について実験を行なった。各種植物の枯葉 (カキ・リンゴ・ブラタナス・ササ・マツ・カシ・ケヤキ・ヨモギ・エノコログサ)、稲藁、収穫後の大豆莢茎、馬鈴薯莖葉および生クローバー莖葉、生ペチュニア莖葉を材料として、煎汁培地を作製した。対照にはオートミール抽出液培地を対照として使用した。

実験結果は、Table 15 に示す通りである。

マツ枯葉煎汁培地を除く、すべての培地に本菌は生育した。特に生育の良好であったのは、オートミール抽出液およびこれを添加した培地であった。しかしいずれの培地にも卵胞子の形成は認められなかった。

Table 14. Composition of synthetic media.

Medium	Composition
Knop	Glucose; 20g, KH_2PO_4 ; 0.25, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 1.0, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0.25, KCl ; 0.12, FeCl_3 (1% solution); 2 drops, H_2O ; 1 liter.
Czaapeck-Dox	Sucrose; 20g, NaNO_3 ; 2.0, K_2HPO_4 ; 1.0, KCl ; 0.5, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0.5, FeSO_4 ; 0.01, H_2O ; 1 liter.
Sakaguchi-O	Glucose; 30g, NaNO_2 ; 2.0, K_2HPO_4 ; 1.0, KCl ; 0.5, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0.5, FeSO_4 ; 0.01, H_2O ; 1 liter.
Henneberg A	Glucose; 100.0g, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0.5, Peptone; 10.0, CaCl_2 ; 0.1, $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$; 2.0, KH_2PO_4 ; 1.0, H_2O ; 1 liter.
Henneberg B	Sucrose; 100.0g, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0.5, KNO_3 ; 2.0, CaCl_2 ; 0.1, KH_2PO_4 ; 1.0, H_2O ; 1 liter.
Maassen	Glucose; 30.0g, Asparagine; 10.0, Na_2HPO_4 ; 2.0, Malic acid (neutralized with KOH); 0.7, Na_2CO_3 ; 2.5, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0.4, CaCO_3 ; 0.01, H_2O ; 1 liter.
Hayduck	Sucrose; 100.0g, Asparagine; 2.5, K_2HPO_4 ; 1.0, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 3.0, H_2O ; 1 liter.
Krainsky	Glucose; 10g, Asparagine; 0.5, K_2HPO_4 ; 0.5, H_2O ; 1 liter.
Waksman	KH_2PO_4 ; 1.0g, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0.5, Peptone; 5.0, Glucose; 10.0, H_2O ; 1 liter.
Brown	Potato starch; 10g, Asparagine; 0.2, K_3PO_4 ; 1.25, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 0.75, H_2O ; 1 liter.
Raulin	Glucose; 70g, Tartaric acid; 4.0, NH_4NO_3 ; 4.0, $(\text{NH}_4)_3\text{PO}_4$; 0.6, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$; 0.25, ZnSO_4 ; 0.07, K_2CO_3 ; 0.6, MgSO_4 ; 0.4, FeSO_4 ; 0.07, K_2SiO_3 ; 0.07, H_2O ; 1.5.
Pfeffer	Glucose; 50g, NH_4NO_3 ; 10.0, KH_2PO_4 ; 5.0, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 2.5, FeCl_3 ; trace, H_2O ; 1 liter.

つぎに堆肥抽出液から作製した培地上の結果は、Table 16 のようである。これ等の培地上でも卵胞子の形成は認められなかった。

以上述べた各種の煎汁あるいは抽出液培地上では、全く卵胞子の形成が認められなかった。そこで、生育良好な培地を中心として、若干の種類培地を選定し、なお実験を行なった。その結果は、Table 17 の通りである。酒粕培地以外の各培地上で本菌は生育した。中でもトウモロコシ寒天、トウモロコシ抽出液は、オートミール抽出液に劣らぬ良好な栄養源であった。しかしすべての培地に卵胞子の形成は見られなかった。しかし、筆者⁽⁸²⁾は、かつて、オートミールおよびコーンミール寒天培地上では、僅少なながら、つぎに述べる卵胞子様の器官と不完全型卵胞子を観察している。

(b) その他の培地

前述のように、煎汁培地上では卵胞子の形成が認められないので 20 種の植物および畑土壌を用い、それぞれの素材に直接本菌を培養することを試みた。その結果は、Table 18 に示す通りである。

供試したすべての培地上に本菌は生育し、しかも 13 種の培地上に卵胞子とは異なる胞子様器官の形成が認められた。その大きさは、Table 19 に示す通りである。形はほぼ球形であ

Table 15. Growth of *P. infestans* on plant decoction agars.

Medium	Diameter of colony (mm) ¹⁾			Sub-merged mycelium	Aerial mycelium	Sporangium	Oospore
	7 ²⁾	14	21				
Rice stem	16.0	21.0	25.5	###	###	###	-
Petunia stem and leaf	13.0	15.0	21.0	++	###	###	-
Corn stem and leaf	12.8	25.0	50.0	++	++	###	-
Soybean pod, stem and leaf	14.0	20.3	32.0	++	+	###	-
Persimmon leaf	13.0	17.0	20.3	++	++	###	-
Apple leaf	±	+	15.0	+	+	###	-
Platan leaf	±	16.3	18.5	++	++	###	-
Bomboo leaf	13.0	37.5	60.0	++	++	###	-
Pine leaf	-	-	-	-	-	-	-
Oak leaf	+	8.8	10.4	###	###	###	-
Zelkova leaf	26.0	42.8	51.0	++	++	###	-
Mugwort stem and leaf	11.0	21.3	26.8	++	++	###	-
<i>Setaria viridis</i> Beauv.	11.5	25.0	26.9	+	+	++	-
Potato stem and leaf	+	16.0	22.3	+	+	++	-
Clover stem and leaf	11.8	34.0	60.8	###	++	###	-
<i>ditto</i> + oat meal extract	44.3	80.2	>85.0	###	###	###	-
<i>ditto</i> + <i>ditto</i> + rice stem	9.5	35.3	71.2	###	###	###	-
Oat meal extract	44.0	77.5	>85.0	###	###	###	-
<i>ditto</i> + rice stem	17.5	52.0	>85.0	###	###	###	-

- 1) Average of 5 replicates.
- 2) Days after incubation.

Table 16. Growth of *P. infestans* on compost extract agars.

Medium		Diameter of colony (mm)	Submerged mycelium	Aerial mycelium	Sporangium	Oospore
Compost extract (cold water) ¹⁾	With 2% sucrose	26.0 ²⁾	++	+	+	-
	No sucrose	28.0	++	±	±	-
Compost extract (hot water)	With 2% sucrose	22.5	###	++	++	-
	No sucrose	22.5	++	+	+	-

- 1) 50g compost was extracted by 200ml water in 1 hour.
- 2) Average of 10 replicates.

り、外膜が薄く無色であり、かつ内容物も着色していない。ついで半ば腐熟した堆肥（稲、麦藁を材料としている）に培養したところ、本菌はよく生育し、かつ卵胞子および胞子様器官を形成した。

これらの形成した卵胞子および胞子様器官 (resting spore と仮称) を大きさ、着色の有無・程度等から、Table 20, 21 に示す通り、それぞれ2種に分類することができる。

胞子様器官は、前B章に述べた胞子と同じものと考えられる。A型は、裸出した卵胞子の外観を呈し、その大きさは従来報告されている卵胞子の大きさよりも幾分小形である。また外膜、内容物ともに着色していない。B型はA型と同様裸出した卵胞子状であるが、大きさ

Table 17. Growth of the fungus on decoction or extract agars.

Medium ¹⁾	Isolate	Diameter of colony (mm)		Aerial mycelium	Sporangium	Oospore
		7 ⁸⁾	14			
Clover decoction + sucrose ²⁾	P-1	+	17.3	++	++	—
	P-2	+	16.2	++	+++	—
Corn agar ³⁾	P-1	33.5	66.2	+++	+	—
	P-2	19.3	36.5	+++	+++	—
Soil decoction ⁴⁾	P-1	±	±	—	—	—
	P-2	+	10.3	+	±	—
Corn extract + peptone + thiamine ⁵⁾	P-1	27.5	64.5	+++	++	—
	P-2	+	15.8	+	+	—
Corn extract	P-1	±	38.0	+++	++	—
	P-2	±	10.0	+	+	—
Sake-lees ⁶⁾	P-1	—	—	—	—	—
	P-2	—	—	—	—	—
Oat meal extract ⁷⁾	P-1	28.5	71.3	+++	+	—
	P-2	17.5	45.5	++	+	—

1) 5 replicates in each medium.

2) Clover decoction+sucrose: 500g of fresh clover leaf was boiled with 1 liter of distilled water, and its filtrate was added with 2.0 g sucrose, 0.5 g KNO₃, 25 g agar, and a few drop of diluted lactic acid to make 1 liter.

3) Corn agar: 300 g of corn powder, 15 g of agar were solved in distilled water to make 1 liter.

4) Soil decoction: 100 g of field soil and 1 liter of water was boiled 30 min, added a small amount of CaCO₃, and 100 ml of its filtrate was added with 1.0 g glucose, 0.5 g K₂HPO₄, 12.5 g agar and distilled water to make 1 liter.

5) Corn extract: 15g corn and 100 ml distilled water shaken in 1 hr and its supernatant was added with 1.5% agar, 0.4% pepton and 0.1 ppm thiamin.

6) Sake-lees: sake-lees from commercial source sterilized for 10 min (120°C).

7) Oat meal extract: see text.

8) Days after incubation.

はA型よりも大きい。外膜は厚く、内容物とともに淡黄褐色乃至褐色に着色している。

卵胞子のD型は、蔵卵器に内蔵されており、着色状態・形態・大きさいずれも従来報告されている卵胞子と一致する (Table 20, 21)。しかし蔵精器が接着していないため、未受精の卵胞子と考えられる。C型は、D型とほとんど同じであるが、ただ着色程度が淡いもので、D型に比べ未成熟のものと考えられることができる。両型卵胞子には、蔵精器の接着した蔵卵器が認められないので、B章の場合と同様に筆者は一応不完全型卵胞子と仮称し、蔵精器の接着した蔵卵器の卵胞子を完全型として区別した。各胞子の形状は、(Plate I-B,C; II-A,B) に示した。

なお、休眠胞子と不完全卵胞子は筆者⁽³²⁾ がオートミールおよびコーンミール寒天培地上で観察したものと同じものである。

(3) 培地転換培養

不完全型卵胞子の培地上での形成条件が、全く不明なので、この点を明らかにするために以下の実験を行なった。

ある培地に予め一定期間培養した菌叢を、全く別種の培地に移植培養した場合、本菌が卵胞子を多数形成することを予備実験で確めた。この前培地と後培地の組合わせが、卵胞子の

Table 18. Formation of oospore-like organ on autoclaved soil and plant tissues.

Medium	Mycelial growth			Formation of sporangium	Formation of oospore-like organ
	14 ¹⁾	21	28		
Soil	±	±	+	+	+
Barley stem and leaf	++	++~###	###	###	###
Rice stem and leaf	+~++	###	###	###	###
Clover	###	###	###	###	###
<i>Commelina communis</i> L.	+	+~++	++	+	-
<i>Rumex Acetosa</i> L.	±	±	±	-	-
<i>Agropyron Kamoji</i> Ohwi.	++	###	###	++	+
<i>Erigeron annuus</i> L.	±	±	±	-	-
Soil + clover	++	###	###	###	###
Crimson clover	###	###	###	###	###
<i>Plantago asiatica</i> L.	±	±	±~+	-	-
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	+~++	++	++~###	+	-
<i>Polygonum Blumei</i> Meisn.	±	+	+	-	-
Dandelion	±	±	+	-	-
<i>Polygonum aviculare</i> L.	+~++	++	###	+	-
<i>Scirpus juncooides</i> Roxb.	+	+	++	++	+
<i>Stellaria media</i> Cry.	+	+	++	+	-
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	+	++	###	###	+
<i>Rorippa indica</i> Hiern.	+	++	###	++	-
Tomato leaf	+	###	###	+	+
Eggplant leaf	++	###	###	++	++
Potato middle leaf	+	++	###	###	++
Potato bottom leaf	+	++	###	###	+

1) Days after incubation.

Table 19. Size of oospore-like organ (resting spore) formed on autoclaved soil and plant tissues.

Medium	Size (μ)		Cell-wall thickness (μ)	
	Range	Average	Range	Average
Soil	20.8~19.8×20.8~18.8	20.0×18.8	0.5	0.5
Barley stem and leaf	25.0~14.6×22.9~12.5	16.3×15.0	0.4~0.8	0.5
Rice stem and leaf	25.0~12.5×25.0~12.5	19.2×18.8	0.4~0.8	0.6
Clover	25.0~12.5×25.0~12.5	16.7×16.7	0.4~0.9	0.6
<i>Agropyron Kamoji</i> Ohwi	22.9~14.6×20.0~14.6	18.3×17.5	0.4~0.8	0.5
Soil + clover	20.8~16.7×18.8~14.6	17.9 17.9	0.4~0.8	0.6
Crimson clover	20.1~14.6×20.1~12.5	15.8×15.0	0.4~0.8	0.6
<i>Scirpus juncooides</i> Roxb.	17.0×17.0	17.0×17.0	0.5	0.5
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	18.8~14.6×18.5~14.6	17.3×16.7	0.5	0.5
Eggplant leaf	16.7~14.6×16.7~14.6	15.0×15.0	0.4	0.5
Tomato leaf	16.7×16.7	16.7×16.7	0.5	0.5
Potato middle leaf	22.8~16.7×22.8~16.7	19.8×19.2	0.4~0.8	0.5
Potato bottom leaf	16.7×16.7	16.7×16.7	0.5	0.5

Table 20. Sizes of resting spore and imperfect oospore formed on the autoclaved compost (rice and barley stems).

Kind of spore ¹⁾		Size (μ)		Cell-wall thickness (μ)	
		Range	Average	Range	Average
Resting spore	A	16.4~43.1×16.4~42.2	27.1×25.8	1.2~4.1	2.0
	B	24.6~34.9×22.6~34.0	29.0×28.7	3.3~5.3	4.1
Imperfect oospore	C	24.6~32.8×22.6~30.8	28.3×26.7	0.8~2.0	1.2
	D	24.6~30.8×22.6~30.8	29.5×27.9	0.8~1.2	1.2

- 1) A: Outer wall of the spore is thin and not colored. Protoplasmic content is light yellowish brown. Without oogonium and antheridium formation.
 B: Outer wall of the spore is light brown. Protoplasmic content is brown. Without oogonium and antheridium formation.
 C: Outer wall of oogonium is colorless or light brown. Inner content of oospore is light to dark yellowish brown and granular. Without antheridium formation.
 D: Oogonium is reddish brown or brown. The content of oospore is light to dark yellowish brown and granular. Without antheridium formation.

形成にいかにか影響するかを比較実験した。

(a) 前培地の種類

後培地を一定の種類のものとし、各種の前培地の影響を比較した。後培地はオートミール抽出液寒天培地である。前培地は、Table 22 に示すように 21 種類である。

前培地の作製は次の通り行なった。茎葉の場合には、生茎葉 50g に脱イオン水を

加え、1 時間煮沸浸出し、濾過後濾液に脱イオン水を加えて全量を 100ml とする。豆および穀類の場合にはそれぞれの細粉 15g を用い前記と同様に行なった。また抽出液の場合には、細粉 15g に脱イオン水 100ml を加え、常温で 1 時間振盪後遠心分離 (3500 回/分・10 分間) して得た上澄液を用いた。いずれの場合も寒天を 1.5% の割合に添加した。前培養は、18°C・20 日間である。前・後培養とも試験管による斜面培養である。

実験結果は、Table 22 に示す通りである。後培養開始後 10 日目位から、不完全型卵孢子 (B 型) の形成が認められ始めた。培地の種類を比較して見れば、豆類の煎汁あるいは抽出液培地よりも、穀類の煎汁あるいは抽出液培地の方が形成数が多いようである。中でもトウモロコシ抽出液寒天培地において最も多数形成される傾向が見られた。2 種の無機培地の場合にも形成された。不完全型胞子の形成状態は、Plate I-A に示すようである。形成はかなり豊富である。卵孢子は、主として試験管の管壁に沿い下方に U 字形の位置に形成され、気中菌糸に形成されるよりも、基中菌糸により形成されることが多い。したがって培地面から深さ 10mm 位に至る範囲内に多いが、集团的に形成される場合と散在して形成される場合とがあり、形成状態には一定の傾向がない。

(b) 後培地の種類

前培地としては、穀類の煎汁あるいは抽出液培地が卵孢子形成数を多くすることが認めら

Table 21. Size of oogonium of imperfect oospore.

Type	Size (μ)	
	Range	Average
C	29.9~36.9×28.7~36.9	33.2×32.4
D	30.8~49.2×30.8~47.2	41.8×39.4

Table 22. Comparison of various substances as pre-culture medium in changing culture for oospore fomation. (Post-culture medium: oat extract agar).

Pre-culture medium ¹⁾	Oogonium			Antheridium	Note
	10	15	25 ²⁾		
Rice stem and leaf decoction	—	+	+	—	Imperfect type
Bean stem and leaf d.	—	+	+	—	〃
Corn stem and leaf d.	—	+	+	—	〃
Soybean leaf d.	—	+	+	—	〃
Bean extract	±	+	+	—	〃
Soybean e.	—	+	+	—	〃
Broad bean e.	—	+	+	—	〃
Bean decoction	—	±	±	—	〃
Soybean d.	—	±	+	—	〃
Broad bean d.	—	±	+	—	〃
Pea d.	—	±	+	—	〃
Soybean (black) d.	—	±	±	—	〃
Millet extract	±	+	+	—	〃
Barnyard grass grain e.	±	+	+	—	〃
Rice e.	±	+	+	—	〃
Millet decoction	—	±	±	—	〃
Barnyard grass grain d.	±	+	+	—	〃
Rice d.	±	+	+	—	〃
Corn d.	—	+	+	—	〃
Waksman	±	+	+	—	〃
Krainsky	±	+	+	—	〃

1) 3 replicates.

2) Post-culture period (days).

れたので、前項の実験と全く逆の組合せの転換培養を行なった。すなわち前培地としては、トウモロコシ抽出液寒天培地を用い、後培地に各種の培地を使用した。

実験結果は、Table 23 に示す通りである。

この実験では、22種の培地中9種の培地、すなわち穀類煎汁および抽出液培地と稲葉(茎)煎汁培地にのみ不完全型卵胞子が形成された。その内オートミール抽出液培地に最も多数形成され、ついで粟煎汁培地に比較的多くの形成が見られた。

(c) 前培地・後培地の組合せの関係

前2項までの実験結果から、卵胞子を形成させるために最も適していると思われる培地は、トウモロコシ抽出液培地およびオートミール抽出液培地とであった。この2種類の培地は、いずれを前培地あるいは後培地とした場合に卵胞子の形成が多いかを実験した。

実験結果は、Table 24 の通りである。

本実験の結果と前2項の結果とを総合して考慮すると、トウモロコシ抽出液培地を前培地に、オートミール抽出液培地を後培地に使用した場合に最も豊富に卵胞子を形成させ得ることが結論される。したがって以後の実験には、この組合せを用いた。

(d) 液体培地と固体培地との比較

Table 23. Comparison of various substances as post-culture medium in changing culture for oospore formation. (Pre-culture: corn extract agar).

Post-culture medium ¹⁾	Oogonium			Antheridium	Note
	10	15	20 ²⁾		
Rice stem and leaf decoction	-	-	-	-	
Bean leaf d.	-	-	-	-	
Corn leaf d.	-	-	-	-	
Soybean leaf d.	-	-	-	-	
Clover stem and leaf d.	-	-	-	-	
Bean extract	-	-	-	-	
Soybean e.	-	-	-	-	
Broad bean e.	-	-	-	-	
Bean decoction	-	-	+	-	Imperfect type
Soybean d.	-	-	-	-	
Broad bean d.	-	-	-	-	
Pea d.	-	-	-	-	
Soybean (black) d.	-	-	-	-	
Millet extract	-	±	+	-	Imperfect type
Barnyard grass grain e.	-	±	+	-	//
Rice e.	-	±	±	-	//
Oat meal e.	-	+	+	-	//
Millet decoction	±	+	+	-	//
Barnyard grass grain d.	-	±	+	-	//
Rice d.	-	±	+	-	//
Waksman	-	-	-	-	
Krainsky	-	-	-	-	

1) 3 replicates.

2) Post-culture period (days).

Table 24. Formation of oogonium on different combinations of pre- and post-culture media.

Pre-culture medium (18°C, 20 days)	Post-culture medium (18°C)	Oogonium		
		10	20	30 ¹⁾
Corn extract agar	Corn extract agar	-	-	-
<i>ditto</i>	Oat meal extract a.	-	+	+
Oat meal extract a.	Corn extract a.	-	-	-
<i>ditto</i>	Oat meal extract a.	-	-	-

1) Post-culture period (days).

液体培地と固体培地とにより、卵胞子の形成に相違があるか否かを実験した。前培地としてはトウモロコシ抽出液、後培地としては、オートミール抽出液を用いた。固体培地には寒天 1.5% またはゼラチン 10% を添加した。

実験結果は、Table 25 に示す通りである。

Table 25. Comparison between liquid and solid culture media for oogonium formation. (18°C)

Pre-culture medium (18°C, 20 days)	Post-culture medium (18°C)	Degree of oogonium formation ¹⁾	
		15 ²⁾	20
Corn extract	Oat meal extract	-	-
<i>ditto</i>	<i>ditto</i> + agar	-	±
Corn extract + agar	Oat meal extract	-	-
<i>ditto</i>	<i>ditto</i> + agar	+	+
<i>ditto</i>	<i>ditto</i> + gelatin	+	+
Corn extract + gelatin	Oat meal extract	-	-
<i>ditto</i>	<i>ditto</i> + agar	+	+
<i>ditto</i>	<i>ditto</i> + gelatin	+	+

1) 3 replicates.

2) Post-culture period (days).

前・後培地がともに液体培地の場合には、卵胞子の形成が見られない。後培地が固体培地の場合にのみ卵胞子の形成が認められた。培地が固体であることも卵胞子を形成させるための一つの条件と考えられる。

(e) 前培養期間の影響

前培養期間の長短が、不完全型卵胞子の形成におよぼす影響を実験した。実験結果は、Table 26 に示す通りである。

Table 26. Influence of pre-culture period on oospore formation in post-culture. (18°C)

Pre-culture(days)	Post-culture (days)					
	10	15	20	25	30	40
10	-	-	-	-	±	+
20	-	±	+	+	+	+
30	±	+	+	+	+	+
40	±	+	+	+	+	+

前培養が短い 10 日間の場合には、後培養 40 日間を必要としている。これに対し、前培養期間が 20 日間以上になれば、10~15日間の後培養で不完全型卵胞子の形成が見られている。すなわち前培養期間が長いほど卵胞子形成に要する後培養期間が短縮する傾向が得られた。

(f) 培養温度の影響

卵胞子形成におよぼす温度の影響は、Table 27, 28 に示す通りである。菌糸の生育が抑制される 25°C においても形成が認められた。したがって実験範囲の温度では、不完全型卵胞子の形成に大きな差はないように思われる。すなわち著しく低温か

Table 27. Effect of temperature of pre-culture on oospore formation in post-culture.

Temperature (°C)	Days of post-culture	
	15	20
18	+	+
25	+	+
Room temperature (4.5~18.5)	+	+

Table 28. Effect of temperature of post-culture on oospore formation.

Temperature (°C)	Days of post-culture	
	15	20
18	+	+
25	+	+
Room temperature (5.5~23.5)	+	+

あるいは高温の場合以外は、不完全型卵胞子の形成は行なわれるものと考えられる。

D. 各分離菌株による不完全型卵胞子の形成状態

培地転換培養法を用い、前培地にトウモロコシ抽出液培地、後培地にオートミール抽出液培地を使用すれば、多数の不完全型卵胞子の形成されることが明らかにされた。

この方法を用い、各分離菌株により不完全型卵胞子の形成に差異があるか否かを比較実験した。

供試した菌株は、Table 10 に示した分離経歴を持つ馬鈴薯系 54 株とトマト系 7 株、合計 61 株である。3 回反復した実験結果から、各分離菌株による形成の有無を判定した。実験結果は Table 29 の通りである。

馬鈴薯系 54 株中 31 株に、またトマト系 7 株中 1 株に不完全型卵胞子の形成が認められ

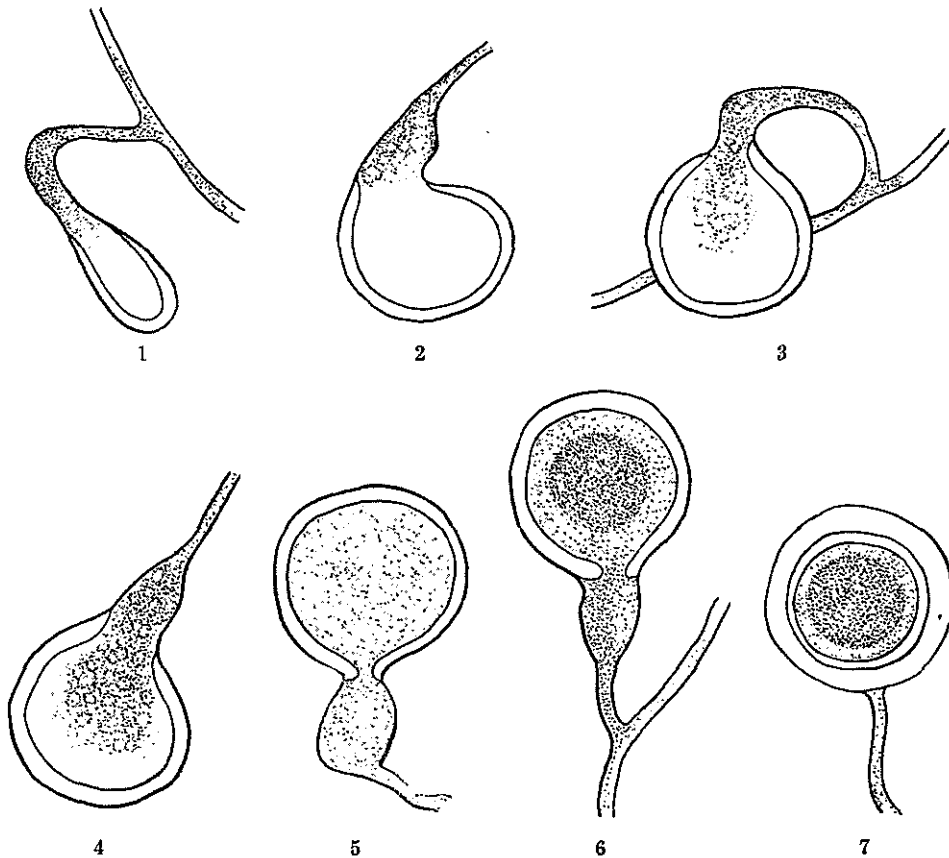


Fig. 4. Process of imperfect oospore formation.

Table 29. Imperfect oospore formation of isolates collected from various localities of Japan.¹⁾ (18°C)

Formed	Not formed
P- 1	P- 8-1
P- 2	P- 9-3
P- 3	P-13-1
P- 4	P-14
P- 5	P-15-1
P- 6	P-15-2
P- 7	P-15-3
P- 8-2	P-15-4
P- 9-1	P-16
P- 9-2	P-17
P- 9-4	P-19
P-10-1	P-21
P-10-2	P-22
P-10-3	P-23
P-11	P-24
P-12	P-25
P-13-2	P-28
P-27	P-29
P-30	P-31
P-32	P-38
P-33	P-39
P-34	P-41
P-35	P-42
P-36	T- 1
P-37	T- 2
P-40	T- 4
P-43	T- 5-1
P-44	T- 5-2
P-45	T- 6
P-46	
P-48	
T- 3	

Table 30. Comparison of imperfect oospore formation among the isolates.

Isolate	Degree of formation
P- 1	## ¹⁾
P- 2	±
P- 3	±
P- 4	+
P- 5	±
P- 6	##
P- 7	±
P- 8-2	±
P- 9-1	±
P- 9-2	±
P- 9-4	##
P-10-1	##
P-10-2	+
P-10-3	±
P-11	±
P-12	##
P-13-2	+
P-27	+
P-30	##
P-32	##
P-33	±
P-34	##
P-35	±
P-36	±
P-37	±
P-40	+
P-43	±
P-44	+
P-45	±
P-46	±
P-48	+
T- 3	±

1) 20 days pre-culture and 40 days post-culture.

1) ++>+>±

た。他の菌株には、3回の実験を通じて常に形成が認められなかった。Table 30 は、不完全型卵胞子の形成状態を示したものである。菌株により形成数に差異のあることが明らかである。上述のように不完全型卵胞子を形成する菌株と形成しない菌株との存在は、本菌に性を異にする菌系統の存在を示唆するものようである。

E. 不完全型卵胞子の形成経過

不完全型卵胞子の形成経過については、1913年に Pethybridge 等⁽⁵⁵⁾の報告がある。筆者は不完全型卵胞子の性格を明らかにするためには、その形成経過を知ることが必要であると考えたので、つぎのような実験を行なった。

トウモロコシ抽出液培地に前培養 (18°C・20 日間) した菌叢を、オートミール抽出液培地に後培養 (18°C) した。顕微鏡観察に便利のため、後培地はスライドガラス上に厚さ 2 mm 位に流し固めた。

不完全型卵胞子の形成は、Fig. 4 に示した図の番号順に進行している。最初に菌糸の先端が膨大し、膨大部の細胞膜が肥厚してくる。ついで膨大部は、漸次褐色を帯びてくる。さらに膨大して球状をなしてくるが、この時期には細胞膜は、さらに肥厚し、その着色も濃化し、内部と着色程度に差が生ずる。この時期頃までは、菌糸の原形質は膨大部に入り込まない。球状をなした膨大部は蔵卵器にますます似てくるが、この時期になると菌糸原形質が膨大部に流入する。流入が完了すれば、膨大部の下部が徐々に閉塞し、最後には完全に母菌糸と隔絶して蔵卵器となる。

蔵卵器の完成時には、これと接着する母菌糸の部分は、いまだに膨大しているが、漸次縮小して通常の太さに復帰する。蔵卵器内には 1 個の卵球が形成され、ついで卵胞子は完全に成熟する。

F. 不完全型卵胞子の諸性質

不完全型卵胞子の生理的諸性質については全く知られていない。諸性質を明らかにすることは、本菌の生活環中の不完全型卵胞子の意義を解明する基礎となる。したがって発生源として関連のあると思惟される 2, 3 の生理的性質について実験を行なった。

(1) 発芽力の有無

不完全型卵胞子が発芽するものであるか否かを知るために行なったものである。前 C 章に述べた培地を用い、培地転換培養により形成させた不完全型卵胞子を供試した。前培養は、18°C・20 日間である。

発芽試験方法：不完全型卵胞子の存在する培地の部分を約 0.5mm の厚さの連続的な切片とする。これらの切片をスライドガラス上に並べ、脱イオン水または殺菌した山羊糞浸出液を添加し、18°C 下において卵胞子の発芽の有無を調査した。なお山羊糞浸出液を使用したのは、耐久性胞子を発芽させる場合、発芽を促進させることがあるからである。

実験結果は、Table 31 に示す通りである。

不完全型卵胞子が発芽し得ることを明らかにし得た。本結果では発芽力はあまり高くはない。山羊糞浸出液の使用が、脱イオン水に比べ特に発芽を促進することも認められない。ただ後培養日数の長い方が発芽率を大にする傾向があるように見受けられる。

発芽状態には、種々異なるものが見られたが、2 種類に大別することができる。すなわち菌糸と同径の発芽管を出す型 (菌糸型発芽) と径の大きい発芽管を出し、その先端に遊走子のうを形成する型 (遊走子のう型発芽) である。また径の大きな発芽管を出す、遊走子のうの形成が見られぬ場合があるが、これは後者の型に包含されるものと考えられる。この後者の発芽型を、Plate I-D, E, F に示す。

Table 31. Percentage of germination of imperfect oospore.

Exp.	Period	Temperature (°C)			Temperature (°C)		
		18			25		
I ¹⁾	Germination medium	H ₂ O	0.1% ³⁾	0.5%	H ₂ O	0.1%	0.5%
		3 days	0%	2.0	1.7	4.4	8.2
	6	1.7	4.6	6.1	2.2	3.9	0
	9	3.2	2.6	4.4	3.9	2.6	2.1
Exp. II ²⁾	Period	Temperature (°C)			Temperature (°C)		
		18			25		
	Germination medium	H ₂ O	0.1% ³⁾	0.5%	H ₂ O	0.1%	0.5%
	3 days	3.0%	5.1	6.4	4.4	4.2	1.2
	6	4.1	8.7	4.7	5.6	5.7	2.6
	9	7.8	9.4	10.9	8.6	17.0	5.6

- 1) Isolate P-1
20 days post-culture.
- 2) Isolate P-1
26 days post-culture.
- 3) Concentration of goat dung extract.

両種の発芽型が、どの程度生ずるかを見たのが Table 32 である。各日数共に遊走子のう型発芽の方が、菌糸型発芽よりも多く現われ易いことが認められる。

Table 32. Germination type of imperfect oospore.

Type	Incubation period (days)	3	6	9
	Sporangium type		0.7 ¹⁾	0.7
Thick tube type		3.4	2.3	3.8
Mycelium type		1.3	1.6	1.8

- 1) Germination percentage in desalted water.

(2) 耐久性

不完全型卵胞子が形成されても、外部の影響に抗して、発芽力を相当期間維持し得なければ、第1次発生源となる可能性が無い。この点を明らかにするために、耐乾燥性・耐熱性・越冬性について実験を行なった。

(a) 耐乾燥性

すでに記載した方法により形成させた卵胞子を、各所定湿度下に一定時間保存した後、発芽試験（前項の方法と同様）を行ない、発芽力の変化を調査した。空気湿度の調節は、塩類飽和溶液によった。すなわち関係湿度 92%：リン酸二水素カリウム，同 79%：塩化アンモニウム，同 52%：硫酸水素ナトリウム，同 32%：塩化カルシウムである。

実験は、3回反復したが、結果は常に同一傾向を示したので、その1例を Table 33 に示

Table 33. Effect of drying on germination of imperfect oospore. (P-12, 18°C)

Humidity (%)	Treatment period (hours) 24		48		72	
	Germinated/Total	% ¹⁾	Germinated/Total	%	Germinated/Total	%
100	47/287	16.4	16/80	20.0	51/383	13.3
92	139/964	14.5	39/296	13.2	45/355	12.7
79	21/181	11.6	33/314	10.5	25/227	11.0
52	19/362	5.0	19/205	9.3	43/449	9.6
32	57/741	7.7	15/244	6.1	29/557	5.2
Control ²⁾	22/357	6.2	24/451	5.3	24/451	5.3

1) Germination percentage 10 days after immersion in desalted water.

2) Germination is counted at the beginning of the treatment.

した。湿度の低い状態に置かれると発芽力が低下する傾向が見られる。

つぎに乾燥させた場合と凍結させた場合の結果を Table 34 に示すが、乾燥すると短時間内に卵胞子は発芽し難くなることがわかる。凍結（または低温）に対して相当抵抗力がある。凍結すると破裂する卵胞子がしばしば認められるが、これらの卵胞子は、恐らく未熟な卵胞子であろうと思われる。

Table 34. Effect of drying and freezing on germination of imperfect oospore. (P-1)

Condition	Treatment period (hours)				
	3	6	24	48	72
Saturated	8.2% ³⁾	7.1	9.2	6.7	4.5
Dried ¹⁾	0	0	0	0	0
Frozen ²⁾	10.6	4.4	7.1	2.8	5.8

1) Dried: in desiccator with Adosol.

2) Frozen: in -10°C.

3) %: germination percentage.

(b) 耐熱性

不完全型卵胞子の耐熱性について実験を行なった。発芽実験で行なったように、卵胞子の存在する部分の培地切片を作り、これら切片を所定の温度に調節した恒温槽に5分間浸漬した。その後の発芽の有無により卵胞子の耐熱性を見たものである。筆者は、別箇の実験において、菌糸および遊走子のうが 45°C・3分間の処理により死滅することを知ったので、本実験では 50°C 以上の温度を選択した。結果の1例を Table 35 に示したが、この表によって見ると、不完全型卵胞子は 55°C・5分間の処理に耐え得ることが明らかである。

(c) 越冬性

不完全型卵胞子が、畑土壌内あるいは寄主の被害部内において、冬期間生存し得るならば、翌春の発生源となり得る可能性が大となる。そのため、培地上の卵胞子について越冬性を実験した。

卵胞子の形成している培養試験管を、下記の各所に保存し、毎月1回3本の培養試験管を取り出し、内部の卵胞子について発芽試験を行ない、越冬性を調査した。

保存場所はつぎの通りである。すなわち 25°C および 17°C の定温器内、5°C および 0°C

Table 35. Effect of hot-water treatment (5 minutes) on germination of imperfect oospore. (P-1)

Temperature(°C)	Days after treatment			
	3		6	
	Germinated/Total	%	Germinated/Total	%
50	10/ 86	11.6	12/ 71	16.9
55	11/122	9.0	16/100	16.0
60	7/150	4.7	12/176	6.7
Control ¹⁾	4/ 91	4.4	8/126	6.3

1) Germination is counted at the beginning of the treatment.

の冷室内, 屋内 (最高・最低気温=12月: 9.5~8.0°C, 1月: 9.0~4.0°C, 2月: 10.0~7.0°C, 3月: 13.0~11.0°C, 4月: 18.0~15.0°C), 畑土壌内 (地下 2 cm) (同=12月: 21.0~0°C, 1月: 6.0~-3.0°C, 2月: 8.0~-4.0°C, 3月: 17.0~-4°C, 4月: 24.0~0°C) である。

実験結果は, Table 36 に示す通りである。

Table 36. Germination of imperfect oospore formed on culture media after overwintering. (P-12)¹⁾

Place material preserved	Date of germination test			
	Jan. 19, '61	Feb. 15, '61	Mar. 15, '61	Apr. 13, '61
Incubator 0°C	22.0 ²⁾ %	20.0	17.8	11.5
5	31.6	18.4	5.8	17.6
17	24.3	22.1	18.7	18.0
25	16.1	21.7	18.9	19.0
Laboratory	29.4	16.2	18.2	24.5
Under ground	25.3	19.0	18.4	23.5

1) The experiment started on December 15, 1960.

2) Germination was counted 7 days after above-mentioned date.

表が示すように, 各場所に保存された卵胞子は, いずれも発芽力を保有している。畑土壌中において, 冬期間の地温に耐え得たことは, 少なくとも秋季形成された不完全型卵胞子は, 翌春まで土壌中において生存し得ると思われる。

(3) 侵害力の有無

不完全型卵胞子が発芽力を持つことは, さきに述べた通りであるが, 発芽可能なことによって寄生力すなわち病原性を保有することは, 十分推定されることである。この点を実証する目的で, 寄主に対する侵害力の有無を実験した。

前述の方法で形成させた不完全型卵胞子を実験に用いた。培地から卵胞子を個別に取り出すことが困難のため, 培地切片上で卵胞子と混在する遊走子のうおよび菌糸を 55°C・5 分間の温湯処理により死滅させ, 残った生存卵胞子を用いて, トマト (ポンテローザ種) の幼茎に有傷接種を行なった。

実験結果は, Table 37, 38 に示す通りである。いずれの実験においても, 発病株数は少数であった。これは不完全型卵胞子の発芽率が低いことから予想されることであった。発

病株の接種部は、褐色を呈し、表面に遊走子のうを形成した。卵胞子を接種することにより寄主を発病させた事実は、不完全型卵胞子が病原性を有することを示すものである。

Table 37. Infectivity of imperfect oospore to young stem of tomato. (1)

Inoculum	Treatment	1 ²⁾	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Mycelium	Hot water ¹⁾	- ³⁾	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	None	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Imperfect oospore	Hot water	-	-	-	+ ⁴⁾	-	-	-	-	卅	-	-	-	-	-	-

- 1) Testing material were treated with hot water (50°C, 5 min) to perish mycelia and sporangia.
- 2) Replication.
- 3) -: not infected.
- 4) +: degree of infection.

Table 38. Infectivity of imperfect oospore to young stem of tomato. (2)

Inoculum	Treatment	1 ²⁾	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Mycelium	Hot water ¹⁾	- ³⁾	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	None	-	-	+ ⁴⁾	-	+	+	+	+	-	-
Imperfect oospore	Hot water	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-

1), 2), 3), 4) See Table 37.

G. 完全型卵胞子の形成および発芽

前D章に述べた実験により、不完全型卵胞子が、菌株により形成される場合とされない場合とがあることを示した。すなわち形成する菌株は、常に形成するが、形成しない菌株は全く形成が認められない。この現象は、性 (+・-) を異にする2種の菌系の存在を考えさせた。そのため、2種の菌系を対峙培養させることにより完全型卵胞子 (蔵精器を接着させているもの) を形成させることが、可能であるか否かを実験した。

各菌系に該当すると思われる菌株を、それぞれ別箇に前培養し、後培養の培地上で対峙させた。実験結果は、Table 39 に示す通りである。

不完全型卵胞子を形成する菌系 (-系) 同志および形成せぬ菌系 (+系) 同志の対峙培養では、完全型卵胞子の形成が認められない。ところが不完全型卵胞子を形成する菌系と形成しない菌系とを対峙させた場合に始めて完全型卵胞子が形成した。形成した完全型卵胞子は、Plate II-C, D, E に示すようである。蔵精器は、基着であり、その形態と共に既報告^(23,24,55)と一致している。形成した卵胞子の総べてが完全型ではなく、不完全型が混在した。

完全型卵胞子は、Table 40 に示すように、発芽力を有しており、しかも不完全型卵胞子について既述したように、同様に2種の発芽型すなわち菌糸型発芽と遊走子のう型発芽とを行なうことがわかる。また遊走子のう型発芽を行なう場合の多いことも不完全型卵胞子と同様であった。

Table 39. Formation of oospore in paired cultures.

Pre-culture: Corn extract agar (18°C, 20 days)

Post-culture: Oat meal extract agar (18°C, 30 days)

Combination of isolates		Imperfect oospore			Perfect oospore		
		10 ³)	20	30	30	40	50
(-) ¹⁾	(-)						
P-2	× P-1	-	+	+	-	-	-
P-2	× P-5	-	±	+	-	-	-
P-2	× P-6	-	+	+	-	-	-
(+) ²⁾	(-)						
T-1	× P-1	-	+	+	±	+	+
T-1	× P-2	-	-	±	-	±	+
T-1	× P-5	-	±	±	-	±	±
T-1	× P-6	-	+	+	-	+	+
(+)	(-)						
T-2	× P-1	-	+	+	-	±	+
T-2	× P-2	-	-	-	-	-	-
T-2	× P-5	-	±	±	-	-	-
T-2	× P-6	-	+	+	-	-	+
T-2	× P-10-1	-	±	+	-	±	±
T-2	× P-12	-	+	+	-	±	±
T-2	× P-13-2	-	±	±	-	-	-
(+)	(-)						
P- 8-1	× P-12	-	+	+	-	-	±
P- 9-3	× P-12	-	+	+	-	±	±
P-15-2	× P-12	-	+	+	-	±	±
P-16	× P-12	-	+	+	-	-	±
(+)	(+)						
T-1	× T-2	-	-	-	-	-	-

- 1) (-): isolate forming imperfect oospore.
- 2) (+): isolate forming no imperfect oospore.
- 3) Post-culture period (days).

H. 論 議

筆者は、特殊な培養法すなわち培地転換培養により多数の不完全型卵胞子を形成させることを得た。しかも前培地としてトウモロコシ抽出液寒天培地、後培地としてオートミール抽出液寒天培地が最良であった。従来は培養後相当長期間経過後に始めて僅少に形成されたにすぎず、多数形成さ

Table 40. Germination percentage of perfect oospore.¹⁾

Type	Incubation period (days)		
	3	6	9
Sporangium type	8.3%	0	0
Thick tube type	0	22.2	27.2
Mycelium type	0	11.1	9.0

- 1) Perfect oospore formed by paired culture of isolates P-1 and T-1.

せ得たとする de Bruyn もイネ科植物の莖葉培地上においてのみであり、寒天培地上では成功していない。

この不完全型卵胞子は、蔵精器を接着していない蔵卵器内に形成されたものであるから、受精したものとは考えられない。また単に蔵精器の接着が認められぬ点のみではなく、前章に述べた形成過程からも、未受精であることが結論できる。

未受精とすれば、このものをいわゆる卵胞子と呼び得るか否か疑問が生じてくる。しかし無性的卵胞子という場合が考えられるかも知れないが、この点はさらに考慮を要する。

不完全型卵胞子が外部からの影響に対して抵抗力を持つことは、耐久性胞子としての性格を有しているが、形成過程すなわち蔵卵器内に形成することは、厚膜胞子に属させることを疑問とする。Clinton, Pethybridge などおよび de Bruyn は卵胞子中に包含したが、彼等は単に形態的に判断しているに過ぎない。

筆者は不完全型卵胞子すなわち未受精卵胞子の発芽法と諸性質を究明し、疫病の発生源となり得ることをここに始めて実証し得たが、これらの結果から見れば、不完全型卵胞子は受精による遺伝上の役割を除けば、完全型卵胞子（受精卵胞子）と機能の面において何等異なる所がない。したがって卵胞子の範疇に属せしめられるべきものと考えられる。

主としてイネ科植物の莖葉培地上および罹病寄主組織内に形成した休眠胞子は、B章およびC章(2)(b)で述べたように、形態的には裸出した卵胞子の外観を呈している。外膜の厚さは薄いものと厚いものがある、着色程度も種々である。Pethybridge らの述べる “thick walled spore,” あるいは de Bruyn の “resting form” が形態・大きさから見て、ここでいう休眠胞子（B型）に該当するのではないかと考えられる。

休眠胞子は、蔵卵器内に形成された後、蔵卵器が何等かの原因により破壊された結果、裸出したものとは考え難い。不完全型卵胞子とは、成因的に別の胞子であることは明白である。しかし、まだかつて発芽させた報告が無く、筆者もまたこれら胞子の発芽にまだ成功していない。胞子の性質を明らかにし得ぬことは、胞子を類別する根拠が薄弱となり、研究者により種々の名称の付されるのも止むを得ぬことである。以上から筆者は、これを卵胞子とは見ずに一応休眠胞子と呼ぶこととする。

不完全型卵胞子は、供試した 61 分離株中 32 株によって培地上に形成され、他の分離株は形成しなかった。この現象は、性的に相対する菌系の存在によるものか、または卵胞子を形成する能力を失った菌系の存在によるものか不明であり、なお検討を要する点である。しかし卵胞子を形成する菌系と形成しない菌系との対峙培養においてのみ完全型卵胞子（蔵精器の接着した）の形成のあったことは、性的に相対する菌系の存在を推測させる。もっとも菌株の組合せにより完全型卵胞子の形成状態に差異があり、また不完全型卵胞子の形成も菌株により相違することは、雄性あるいは雌性発現力に大小の差のあることがわかる。

Phytophthora 属に属する菌にも、heterothallism の現象を持つ種が知られている⁽⁴⁶⁾。すなわち菌系に(+)型と(-)型とが存在し、両菌系からそれぞれ別箇に蔵精器あるいは蔵卵器が形成される。そして両器官の癒合により受精が行われる。また hybridism の現象も知られ、種間交雑が行なわれ卵胞子が形成されることも報告されている (Tucker)⁽⁸¹⁾。本疫病菌についても Clinton^(12,13) は *P. phaseoli* と容易に交雑することを述べている。したがって本疫病菌にも heterothallism 現象の存在を予測することも、あながち無理なことではない。

ところが、Galindo と Gallegly⁽²¹⁾ は、本疫病菌が両性であり、雄性を示すか雌性を示す

かは交配する2菌株の間で決定され、相互の菌株は mating type ではなく compatibility type と考えるべきだと述べている。

Phytophthora 属に類似する *Peronospora* 属および *Pythium* 属にも heterothallism が存在するが⁽⁴⁷⁾ これ等の属では両性的な現象についての報告はない。同一属中の特定の種にのみこのような現象が存在するものか否かは現段階では疑問であり、Galindo 等の説にはにわかには賛同し難いものがある。

さらにまた Gallegly と Eichenmüller⁽²²⁾ は、固定的と思われた生態種が、他の生態種と交配することなく変化すると述べ、Hiddema と Kole⁽²⁶⁾ は遊走子の25%以上が複核であったという観察を報告している。

本疫病菌が、heterocaryotic な菌糸を持つので、性発現に関する現象は核行動の追跡とともに今後なお一層検討を要する問題であろう。

本疫病菌は、完全型および不完全型の2種の卵胞子を形成する。これ等の卵胞子は、いずれも発芽力を持ち、かつ寄主を侵害し得ることは、両種卵胞子がともに第1次伝染源となることを示すものである。さらに不完全型卵胞子が耐久性であり、寄主罹病組織内にも形成されること、また完全型卵胞子よりも普遍的に多数形成されやすいことは、不完全型卵胞子の第1次伝染源としての役割が非常に大きいことを意味するものである。

C章(2)(b)項に示した堆肥培地上の形成と de Bruyn の示した土壌中における形成とをあわせ考えると、自然下において本菌が土壌中の有機物上に増殖し、不完全型卵胞子を形成する可能性あるいは罹病組織とともに土壌中に埋没し、翌春の発生源となる可能性は十分あるものと考えられる。

III. 本菌の越夏・越冬および越冬菌の侵害力

馬鈴薯疫病の第1次伝染源に対しては、大別して2種類の見解がある。

1. 罹病種薯——本菌が罹病種薯の病斑組織内に生存して、越夏・越冬し、翌春植えつ後発芽した茎葉を侵害する。

2. 土壌内潜在菌——土壌内に、何等かの形態で潜在して、越夏・越冬し、翌春植えつけられた種薯あるいは発芽した茎葉を侵害する。

前者の見解については、1846年の Berkeley の報告以来多数の研究^(5,6,10,18,39,40,41,48,50,77,81,83,85,90)がある。罹病種薯すなわち罹病組織内に生存した本菌が、第1次伝染源となることには、異論を差し挟む余地はないと思われる。これ等の研究結果から、実際に疫病の第1次発生を防止するため、罹病種薯の選別および種薯の消毒が実施されている現状である。

後者の見解については、1922・1926年の de Bruyn⁽¹⁸⁾ その他の報告^(68,92)において、その可能性が論じられている。しかしその後研究がほとんど行なわれていないために、土壌内潜在菌の第1次伝染源としての価値が、過小に評価されている憾みがある。

ここにおいて筆者は、後説の無視し得ない理由を明らかにする目的を以て、以下に述べる実験を行なった。

A. 本菌の越夏・越冬

(1) 培地上の越夏

本菌が、外界すなわち自然の土壌温度の変化に対して抵抗し得るか否かを知るために、まず試験管内に培養した本菌を用いて実験を行なった。

(a) 実験1

馬鈴薯枯葉および堆肥(稲藁)を培地として本菌を培養し、十分菌糸が生育した後、畑(裸地)の地下5cmの箇所(1)に培養試験管を、1956年7月11日に埋没した。以後毎月1回試験管を取出し、内部の菌叢をオートミール抽出液寒天培地に移植して、本菌の生死を判別した。

結果は、Table 41 に示す通りである。

実験期間中の地温は、17~37°C のかなり広範囲であった。37°C の高温に達した日もあ

Table 41. Survival ratio of *P. infestans* on culture media after oversummering¹⁾.

Observation date	Culture medium	Treatment		In soil	
		In incubator (18°C)		Potato dead leaf	Compost
Aug. 11		Potato dead leaf	2/2 ²⁾	2/2	2/2
Sep. 11		Potato dead leaf	2/2	2/2	1/2
Oct. 11		Potato dead leaf	2/2	2/2	1/2
Nov. 11		Potato dead leaf	2/2	2/2	1/2

1) The culture in test tubes were buried in the soil on July 11, 1956.

2) Number of test tubes in which the fungus was alive/total test tubes.

ったが、このような地温変化の影響に耐え、11月中旬まで本菌が生存し得たことがわかる。

(b) 実験2

土壌内に存在する本菌の抵抗力を知るために、次のような培地を使用して実験した。風乾馬鈴薯莖葉を細切し、これを畑土壌と混和したものを試験管に詰め、高压殺菌した培地を使用して実験した。

培地組成は、次の通りである。

風乾畑土壌	160g
風乾馬鈴薯莖葉	15g
2%蔗糖液	100ml

本菌を移植し、十分生育させた後、各試験管を、畑（裸地）の地下15cmの箇所に埋没した。1956年7月5日から10月30日まで通算118日間放置し、10月30日に取出し、本菌の生死を調査した。生死の判別は、培養試験管中の土壌を健全薯に接種し、病斑形成と遊走子のうの形成の有無により行なった。

結果は、Table 42 に示す通りである。

実験期間中の午前9時の地温の範囲は、12.0~25.6°Cであり、実験1に比べれば、地温は全般的に低い。したがって地温の面のみから考えて、生存は十分期待し得た。Table 42 によると、本菌は、殺菌土壌中の有機物に寄生して、本条件下に生存し得ることが示されている。10月30日に掘り出したときにはほとんどの試験管中に土壌水が浸入し、細菌・糸状菌が培地上に生育しているのが認められた。また本菌の菌糸は、肉眼的には認めることができない状態であった。

(2) 罹病薯内の越夏

前項の実験により、外界から隔離された試験管内においての生存力を見たので、つぎの罹病薯の組織内において生存し得るかを実験した。

健全馬鈴薯塊茎に、本菌を接種して病斑を形成させた後、蓋付腰高シャーレ（内径8.7cm × 深さ15.0cm）に詰めた畑土壌内に埋没した。各シャーレは、地下室廊下および地下冷室内に、1956年7月30日から10月18日までの81日間保存した。10月18日には、各罹病薯は腐敗し原形を留めなかつたので、薯の存在した部分の土壌を健全薯に接種し、薯の発病の有無により本菌の生存を調査した。

Table 42. Survival of *P. infestance* on culture medium¹⁾ after oversummering.²⁾

Total test tubes	Number of test tubes in which the fungus was alive	Number of test tubes in which the fungus died
30	3	27

- 1) Culture medium: field soil 160 g, dried potato top 15g, 2% sucrose solution 100ml.
- 2) The culture in test tubes had been buried 15cm below the surface of ground from July 5 to October 30, 1956.

Table 43. Survival of the fungus in infected potato tubers after oversummering.¹⁾

Temperature of preservation	Total	Alive	Dead
(13.0~16.5°C)	23	9	14
(17.5~20.0°C)	13	3	10

- 1) Infected potato tubers were kept in glass vessels filled with soil and preserved in basement from July 30 to October 18, 1956.

結果は、Table 43 に示す通りである。いずれの保存場所においても、本菌の生存し得たことが認められた。罹病薯が腐敗し、組織も分解した後においても、

本菌が土壤中で生存し得たことは重視すべきことに思われる。なお実験期間中の地下室廊下および地下冷室内の気温は、それぞれ 17.5~20.0°C および 13.0~16.5°C の範囲であった。

(3) 培地における越冬

(a) 実験 1

(1)・(a)項と全く同様な培地・方法で行なった。ただ冬期間実験を行なった点のみが相違する。1956年1月6日から7月5日まで行なった。

結果は、Table 44 に示す通りである。

Table 44. Survival ratio of *P. infestans* on culture media after overwintering¹⁾.

Observation date	Treatment Culture medium	In incubator (18°C)		In soil	
		Potato dead leaf	Compost	Potato dead leaf	Compost
Feb. 3		2/2 ²⁾	2/2	2/2	2/2
Mar. 3		2/2	2/2	2/2	2/2
Apr. 3		2/2	2/2	1/2	1/2
May 4		2/2	2/2	1/2	2/2
Jun. 4		2/2	2/2	2/2	1/2
Jul. 5		2/2	2/2	1/2	1/2

1) The culture in test tubes were buried 5cm below the surface of ground at January 6.

2) Number of test tubes in which the fungus was alive/total test tubes.

本菌は、冬期間の低温に抗して十分生存し得ることがわかる。この期間の月別地温範囲は次の通りであった。1月：15.0~-5.5°C，2月：14.0~-5.0°C，3月：24.0~-4.0°C，4月：28.0~-2.0°C，5月：30.0~3.5°C，6月：31.0~13.0°C，7月：25.0~16.5°C。

(b) 実験 2

土壌内の有機物に寄生する本菌が、越冬し得るか否かを知るために実験を行なった。実験方法は、(1)・(b)項に準ずる。有機物としては、麦稈・馬鈴薯茎葉・ラジノクローバー・茄子葉・馬鈴薯塊茎を使用し、200ml 三角フラスコを使用して培養した。本菌が十分生育した後、1956年11月26日から1957年5月16日まで172日間室内に保存した。

結果は、Table 45 に示す通りである。

Table 45. Survival of *P. infestans* on soil culture medium after overwintering.¹⁾

Medium	Total	Alive	Dead
Soil	7	0	7
Soil + clover	7	1	6
+ compost	7	7	0
+ potato	4	3	1
+ eggplant	7	0	7
+ rye stem	10	10	0

1) The cultures had been preserved in laboratory from November 26 to May 16, 1957.

室内保存であるため、冬期間を経過したとはいえ、本菌は生存に不適な温度に遭遇したわけではない。室温は、最低2.0°C・最高25°Cであった。土壌単独培地および茄子葉添加土壌培地を除く、各培地内で本菌の生育し得たことが認められた。

(c) 実験 3

本実験においては、畑土壌と麦稈・馬鈴薯茎葉あるいは塊茎をそれぞれ混合した培地を使用した。培地組成・実験方法

はA章(1)・(b)項と同様である。各培養試験管は、畑の地下10cmの箇所に埋没した。実験期間は1956年11月26日から、翌年5月21日に至る177日間である。

結果は、Table 46の通りである。

綿栓部を通して、水が浸入し試験管内の培地は、相当湿潤となっており、外観的には菌糸を認め得ない状態であった。しかし少数ではあるが、本菌の生存が認められた。

B. 越冬菌の侵襲力

前A章の実験により、本菌が土壤中で越冬・越冬し得ることが示された。またその際本菌の生存の有無は、主として塊茎に接種することによって判定されている。したがって土壤中に生存していた本菌が、春播種された種薯を侵襲し得るであろうことは予想され得ることである。この点を実証するために、次のような実験を行なった。

(1) 土壌内越冬菌

前A章(c)項と同様に、麦稈添加土壌培地に本菌を培養し、1957年12月20日から翌春

Table 46. Survival of *P. infestans* on soil culture medium after overwintering in soil.¹⁾

Medium	Total medium	Alive	Dead
Soil + straw	30	1	29
+ potato top	30	0	30
+ potato tuber	30	4	26

1) The cultures in test tubes had been buried in soil from November 26 to May 21, 1956.

Soil temperatures 10 cm below the surface of ground in experimental period.

Month	Max.	Min.	Average temperature in month
Nov.	14.4°C	5.0	9.3
Dec.	5.2	0.7	2.5
Jan.	2.5	0.8	1.5
Feb.	2.0	0.9	1.4
Mar.	4.7	1.0	3.1
Apr.	12.5	4.5	9.3
May	16.5	10.8	14.3

Table 47. Infectivity of the fungus on soil culture medium after overwintering in soil. (December 20, 1957~April 1, 1958).

Condition of overwintering	Replication										Infection %
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Surface of ground	-	-	-	-	-	+ ¹⁾	-	-	-	-	1
10cm below the surface of ground	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	50
20cm below the surface of ground	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	40

1) +: infection.

Soil temperature 10cm below the surface of ground.

Month	Max.	Min.	Average
Dec.	6.8°C	2.5	4.3
Jan.	3.5	0.8	1.7
Feb.	4.7	0.9	2.1
Mar.	8.0	0.9	4.0
Apr.	13.6	4.3	8.8

Soil temperature 20cm below the surface of ground.

Month	Max.	Min.	Average
Dec.	7.4°C	3.5	5.4
Jan.	3.9	1.5	2.4
Feb.	4.8	1.5	2.8
Mar.	8.0	1.7	4.7
Apr.	13.2	6.0	9.1

4月1日まで、畑の地下10cm及び20cmの箇所に培養試験管を埋没した。4月1日に、これ等の土壤培地を、底部に畑土を詰めた植木鉢に移した。その土壤培地に直接接触するように、半切した健全種薯を切断面を下にして伏せ、畑土で覆土した。植えつけ後10日目に種薯を取り出し、飽和湿度下に保って、侵害の有無を調査した。

結果はTable 47に示す通りである。

発病した種薯は、少数ではあったが、越冬した土壤中の本菌が、植えつけられた種薯を侵害し得ることは明らかである。

(2) 土壤内残存薯内の越冬菌

畑土壤中に本菌が残存する経路として、罹病薯が掘り残される場合が考えられる。このような場合、翌春植えつけられた種薯を侵害する可能性を知るために実験を行なった。

1/2000アール・ワグネルポットに、砂土・砂壤土・壤土・粘質壤土を詰め、ポットを畑の土中に埋めた。予め本菌を接種し、病斑を形成している罹病薯を、このポットの深さ10cmの位置全面に亘って埋没した。埋没は1957年11月11日である。翌春4月26日に、各ポットの覆土を除き、罹病薯の植えつけられた位置に健全種薯を半切して、1ポット当り3箇宛伏せ、再び覆土した。その後5月7日に植えつけた種薯を取出して発病の有無を調査した。罹病薯埋没中の地温(10cm深)の範囲は、12月:6.0~2.5°C, 1月:3.5~0.8°C, 2月:4.7~0.9°C, 3月:8.0~0.9°C, 4月:13.6~5.4°Cである。

Table 48. Infectivity of the fungus remained in soils after overwintering.¹⁾

Soil	Replication				
	1	2	3	4	5
Sand	- ²⁾	-	-	-	-
Sandy loam	+	-	-	-	-
Loam	-	-	-	-	-
Clay loam	-	-	-	-	-

1) Artificially infected potato tubers had been buried in soils from November 11, 1957 to April 26, 1958.

2) -: not infected.

結果は、Table 48の通りである。

健全種薯を植えつけるため、覆土を除去したところ、前年植えつけた罹病薯は、いずれも腐敗して原形を留めず、わずかに表皮の一部と維管束の一部が見られるのみであった。しかしわずかな例ではあったが、発病薯が認められたのは、罹病薯の病斑組織内に潜在した菌が、薯の腐敗後においても土壤中あるいは残存組織内に生存し、これ等に近接する種薯を侵害し得ることを示すものである。土壤の種類と本菌の越冬力との関係は、まだ明瞭に説明され得ない。

C. 論 議

本菌が、外界の影響に抵抗し、土壤中における夏季および冬季間生存を続け得ることが明らかにされた。本実験条件は、試験管内に菌が存在した場合と罹病薯組織内に菌が存在した場合との2種類に要約される。したがって前条件下では、土壤湿度の影響および土壤内に存在する他の微生物の影響は除外しており、温度の影響のみが主条件になっている。この結果から見れば、自然における土壤温度の日変化あるいは季節変化に十分耐えて翌春まで生存し、伝染源として活動し得る可能性は十分あると考えられる。ただ問題となるのは、土壤が乾燥した場合および拮抗性微生物の作用のある場合である。de Bruyn⁽¹⁸⁾の報告では、-20~-25°Cの低温にも5日間は培地上で耐え得たと述べている。また多湿度下よりも、むしろ乾燥状態の

方が低温に耐えやすいとも述べている。Zan⁽⁹²⁾は、自然土壤中に遊走子のうを混和した場合、本菌が9~10カ月間生存し得、生存期間の長短は、土壤湿度と土壤温度に影響されると述べている。筆者の寄主組織内に存在する菌を対象とした後の条件の実験において、土壤温度は自然状態のまま、すなわち降雨・降雪により乾湿状態が随時変化した場合にも、本菌は夏季および冬季間を生存し得ている。またこの場合寄主組織は、腐敗分解しても本菌は生存し続けたことおよび試験管を土壤中に埋没した場合、偶然ではあるが土壤水が管内に没入し、内部の培地上にいろいろの細菌・糸状菌が繁殖したが、なお本菌は生存していたことは、自然土壤内においてもZan⁽⁹²⁾、Bochow等⁽⁷⁾の結果と同様、一般的には他の微生物の影響をあまりうけず共存し得るのではないかと思われる。本菌に対する拮抗性微生物は、現在知られてはいないが、存在を否定することはできない。したがって拮抗性微生物が存在する所に於いても、本菌が土壤中で生存し得るか否かは今後の問題である。

本菌が、腐生的生活をなし得ることは、de Bruynと同様筆者(II・III編)も明らかにしたが、本菌が土壤中の有機物上で、生存し得ることは第1次伝染源として重要である。土壤有機物への寄生に至る過程は、次のように考えられる。寄主の地上部(茎葉)の病斑に形成した遊走子のうあるいはこれから生じた遊走子が地上に落下して発芽し、土壤中を蔓延して有機物に到達する。本菌を土壤培地に接種すると、土壤内に菌糸が相当深くまで(筆者の観察では少なくとも約4cm)蔓延し得ることを観察しているが、de Bruyn⁽¹⁸⁾の結果も、このことを裏付けている。したがって土壤水分が相当高ければ、本菌が土壤内に蔓延し得ることに疑問はなく、特に本邦の馬鈴薯疫病の発生期が主として雨期であることは、この現象を助長するものと思われる。また一方発病茎葉が、生育中あるいは収穫時に種々の原因により地上に落下することは、しばしば認められることである。これ等の寄主体が、本菌を組織内外に持つ有機物として、土壤中に埋没される機会も多々存することである。

土壤中に潜在する本菌の形態が、どのようなものであるかについては、現在までのところ定説はない。わずかにde Bruyn⁽¹⁸⁾がresting formという名称のもとに漠然とした予想を述べている。筆者は、本菌の卵胞子の示す耐久性と他の糸状菌の形成する卵胞子の耐久性とから見て、卵胞子が越冬・越冬時の本菌の形態の1種であろうと考えている。その他に、筆者が培地上で観察し、その性質を明らかになし得ないが、濃褐色に着色した厚膜の耐久菌糸様の菌糸および休眠胞子も考慮に入れなければならないと思われる。また通常の栄養菌糸が形態変化を伴わずに耐久的性質を帯びることも考えられる。Zan⁽⁹²⁾は、遊走子のうあるいは発芽管として土壤中に生存するものと予想しているが、遊走子のう・発芽管の耐久性の程度から考えて、筆者は否定的である。

したがって大別すれば、卵胞子(および休眠胞子)・菌糸の2種の形態で、本菌は越冬・越冬し得るものであろうと考える。

いずれにしても、畑地土壤から本菌の卵胞子・菌糸を選別することは、極めて困難なので、形態を明らかにする証明はいまだにすることができないが、本菌が確実に存在する土壤を翌春馬鈴薯に接種すれば、罹病させ得る事実、本菌がいずれかのあるいは両種の形態で土壤中に生存し得ることを確実に示すものと思われる。

罹病薯組織内における本菌の越冬・越冬形態として、Melhus⁽⁶⁰⁾以来perennial myceliumなる説がある。このものは、形態的に栄養菌糸と区別せられたものではなく、現象面から名づけられているものである。筆者の罹病薯を土壤中に埋没した実験結果も、perennial

mycelium によるものといってもよいが、なお詳細に考えれば、前に述べた土壤中に潜在する菌の形態に到達する。

本菌が、越夏・越冬し、播種された種薯を侵害し得ることは、土壤中に潜在する菌が第1次伝染源となることを証明するものと考えられる。

侵害された種薯の病斑から、地上茎葉発病への過程は、多くの研究の証明するところである。

IV. 総 括 論 議

馬鈴薯疫病菌は、相当多数の種類の植物表皮に侵入し得るが、寄生関係の成立にまで至ることはほとんどない。したがって、寄主は極めて少なく、馬鈴薯・トマトを主としている。これ以外には2・3のナス科植物が寄主として報告^(19,25,31,64)されているのみである。ペチュニア、*Detura stramonium*, *Solanum aviculare*, *S. laciniatum* に寄生するといわれるが、*S. aviculare* と *S. laciniatum* とは、わが国には自生しておらず、またペチュニアは、個体的に少数の罹病株が見出されたに過ぎず、*Datura stramonium* に寄生するという報告はわが国にはいまだない。

本菌の最も主要なまた一般的な寄主は、馬鈴薯ということが出来る。それは、本病の発生状況を見れば、容易に理解されるところである。わが国における馬鈴薯の栽培は、一般に見られる春作・秋作の2期作か、あるいは高冷地における1期作である。この1期作・2期作とを問わず、疫病の発生は、その発生程度に多少はあるが必然的と思われるほど、栽培に伴うものである。トマトに対しては、近來発生が相当増して来ているが馬鈴薯に比べるとそれほどの発生ではない。特殊の環境下かまたは気象下に発生が限られる。しかも、馬鈴薯から伝播される場合が多い。

このような寄主の生育中には、もちろん本菌は寄主体中で菌糸の形で生存し、遊走子のうの形で蔓延するわけである。この形の生存経路は、時期の上では、当然冬季を除く各季節に存在する。この経路については異論の余地はない。ところが、寄主の生育しておらない期間は、年間2回あるわけである。冬季間と1期作と2期作との中間時期すなわち夏季とである。単作地帯は、1回になることはいうまでもない。本菌の生活環を考える上に、寄主の存在しない空白期間は、寄主範囲が狭いことと、かつこれら寄主が一年生草本であることと相俟って、生存経路に各種の問題を提起する。

従来、この寄主の存在しない時期の生存経路として、主に6種類の説が唱えられている^(18,47)。

(1) Pringsheim の perennial mycelium theory, (2) Masee の latent dormant mycelium theory. (3) Wilson の sclerotia-like body theory, および (4) 休眠孢子説と (5) 土壌内越冬菌糸説、さらに (6) de Bruyn の resting form および卵孢子説がある。

Masee の説および Wilson の説は、すでに否定されているので問題はない。perennial mycelium theory は、罹病した新生薯組織内に本菌が生存するとする説である。薯の罹病部において、outer cambium layer と inner cortical cell との間に菌糸の形で生存することが証明されている⁽⁶⁴⁾。また罹病種薯が、本病の初発生源であることの証明は、幾多の報告^(5,6,10,18,39,40,41,49,50,77,81,83,85,90)により、確定されていることである。しかし、罹病部内に存在する菌の形態が菌糸のみであるとの証明はない。

残る3種の説には、証明がなく、単なる仮説であるが、筆者はこれらの諸説の証明を本論文において試みたわけである。休眠孢子説については休眠孢子の実態そのものがまだ明らかでない。筆者の既述した休眠孢子は、寄主体上にもまた腐生的にも形成されるものであるが、

ついに休眠胞子を発芽させることができなかつたため、休眠胞子説の可否を論ずることは、本論文においてはまだ不十分といわざるを得ない。

筆者は、本菌が2種類の卵胞子（完全型および不完全型）を形成するが、最も普遍的に多数形成されるのは、不完全型卵胞子であること、およびその諸性質を明らかにし、また本菌が被害組織および有機物に腐生的に生育し、越夏・越冬し得ることを明らかにした。これらのことは、土壌内越冬説、resting form および卵胞子説に 確固とした 基礎を与えたものである。

したがって寄主を離れての本菌の生存は、卵胞子および菌糸の形態で行われるものということができる。

以上の事から、本病の伝染環は Fig. 5 のように改められる。

上述の伝染環は従来の生存経路に、新たに土壌中の腐生的生存経路と卵胞子経路とが付加されたわけである。換言すれば、本病の初発生源は、罹病種薯の菌のほかに、土壌中に潜在する菌を考慮しなければならないことを意味する。新経路の初発生に対する役割がいかなる程度であるかは、今後圃場を用いて明らかにしなければならない。播種された罹病種薯が初発生源となる率は、Hirst ら⁽²⁷⁾の5ケ年に亘る実験結果によると、0.52~0.79% であり、極めて低い。また Wallin⁽⁸⁵⁾によれば、植えつけ種薯 2940 箇中罹病薯が5箇存在した場合の本病の発生は尠少であり、6300 箇中 46 箇存在した場合は中程度の発生を見たと報告している。もちろん本病の発生蔓延は、栽培環境・気象条件・品種などに大いに影響されるが、

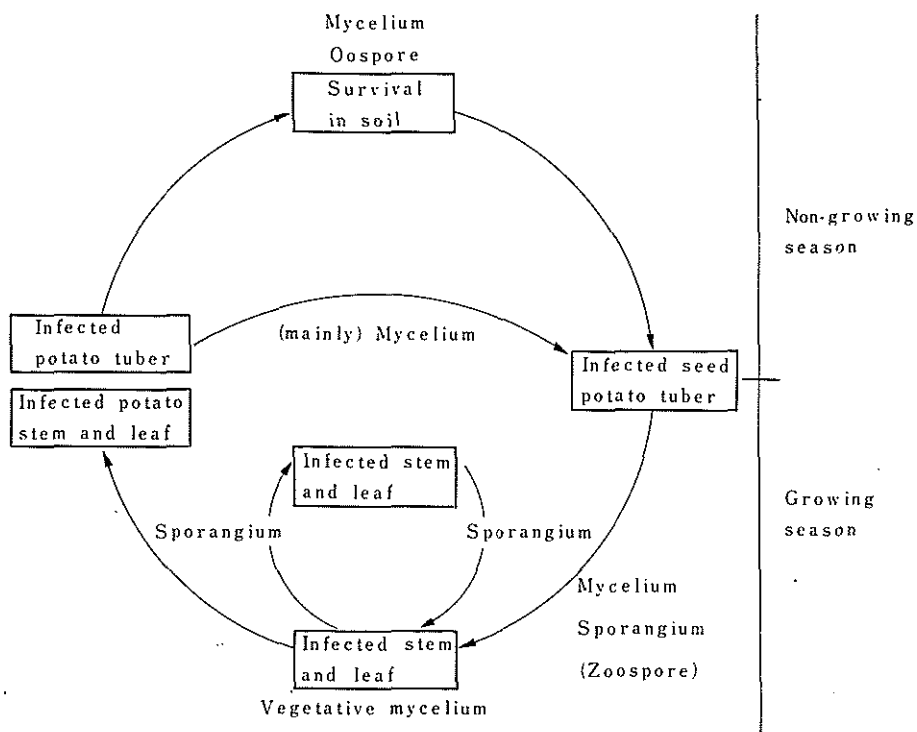


Fig. 5. Diagram of the disease cycle of potato late blight.

いずれにしても、罹病種薯が初発生源となる率は案外に低い。しかし、本病は圃場に全面的に同時に発生するのではなく、ある株に初発生し、この株を中心として周囲の株に漸次蔓延し、飛散孢子濃度の増大と共に急激に蔓延するものである。また馬鈴薯の連作畑では、初発生が早いという観察もある。このような蔓延状況から見れば、土壌潜在菌糸および卵胞子の生存率あるいは侵害率が、初発生におよぼす罹病種薯の役割と同程度であるとしても、ここに新たに証明した生存経路の、本病初発生に対する役割は、今後重要視されるべきものである。なお新生薯が罹病する機会よりも、本菌が土壌中に潜入する機会の方が、はるかに多いことも、新生存経路の普偏性を増大させ、初発生に対するその役割の重要性を暗示するものであろうと考えている。

V. 摘 要

1. 馬鈴薯疫病菌を 30 科 79 種の植物葉に接種した結果、侵入の認められたのは 15 科 42 種であり、ナス科以外のものでは 26 種であった。その内相当顕著な侵入の認められたのは、馬鈴薯・トマト・イヌホオズキ・サルピクロアであって、その他のナス科植物およびナンテンハギ・ソバ・ママコノシリズグイなどの若葉でも相当の侵入が認められた。

2. 被侵入植物の内、正常の状態において病斑が進展し遊走子のうの形成の見られたのは、馬鈴薯およびトマトである。

3. 本菌の侵入は、一般に孔辺細胞および表皮細胞の縫合部に多く見られる。侵入し難い植物では、孔辺細胞および孔辺細胞と普通細胞の縫合部においてのみ行われる。

4. 遊走子から生ずる被のうの発芽型は 3 種類に大別される。すなわち A・B・C 型である。本菌が穿孔侵入し易い植物上では A 型が多く、表皮がやや固く穿孔が困難になるにしたがって B 型 C 型が多くなる。全く穿孔不可能な場合にはほとんど C 型が見られる。

5. 本菌の発芽管の先端侵入部位上に生じる膨らみは、他種菌類の付着器とはその性質が異っている。すなわち穿孔開始前にその形成が完了するのではなく、穿孔に伴って形成され形成完了前にすでに菌糸は表皮を穿孔している。

6. 本菌遊走子は、供試した 30 種の植物の組織切片に対して強弱の差はあるが、総べて (+) の走化性を示した。寄主と非寄主、侵入可能と不可能には関係しない。

7. 本菌遊走子は、酸性溶液に (+) の走化性を示し、中性あるいはアルカリ性塩類には走化性を示さない。アルカリ性溶液に対しては、そのアルカリ度に応じて無反応若しくは反撥する。すなわち H^+ イオンに対し (+) の走化性を示し、 OH^- イオンに対しては反撥する。強酸は弱酸より、二塩基性酸は一塩基性酸より強い誘引作用を示す。pH の低い液は高い液よりも誘引作用が強い。

8. 本菌遊走子は、糖類・アミノ酸・アルコール等に対しては、何等反応を示さない。濃度の高い場合には、集合運動に似た運動を示すが、走化性によるものとは思われない。

9. 本菌は 17 種の植物の軟弱な萌芽の胚軸または莖、18 種の植物の柔組織または表皮の下面に対しては、すべてに侵入した。普通葉の表皮面からは全く侵入しない植物に対しても、よく侵入した。また、gentian violet で染色して観察した結果では、胚軸または幼莖表皮の穿孔部の周辺部に、callosity, 皺, 染色, 同心輪紋状の皰などが認められ、この変化は侵入の容易なものほど顕著なように認められた。この結果は、表皮が非常に軟弱であるか表皮外膜を除去すれば、大多数の植物に侵入し得ることを示し、表皮外膜の固さが、侵入の難易に大きく影響することを示す。

10. 本菌の侵入に対する植物細胞の反応(褐変, 顆粒化)は、植物の種類により相違がある。馬鈴薯・トマト等寄主植物では表皮細胞の変化の遅速が、侵入菌糸の生育程度と密接に関係する。ナス科中イヌホオズキ・サルピクロアでは、被侵入細胞の過敏反応が、菌糸の生育を阻止している。その他のナス科植物およびナス科以外の植物でも菌の侵入に対し多かれ少かれ被侵入細胞が反応を示し、中には過敏な細胞反応が菌の生育を阻止しているのではないかと思はれるものもあるが、大部分のものはこの反応とは別の、菌の生育に不都合な細胞

原形質の本質的な性質に由来するようである。

11. 各地方から採集した 61 菌株を用いて、本菌の卵胞子形成に関する実験を行なった。

12. 罹病馬鈴薯葉組織内には、2 種類の胞子が認められる。一つは、休眠胞子（仮称）であり、他は不完全型卵胞子（仮称）である。また培地上にも両種類が形成される。休眠胞子は、卵胞子よりも小形であり、裸出した卵胞子の外観を示す。発芽させることができないため、性質は不明である。不完全型卵胞子は、蔵卵器に内蔵されており、普通の場合大きさは完全型卵胞子と同じである。

13. 不完全型卵胞子は、蔵精器を接着していないため、未受精と思われる。

14. 特殊な培養法を行なうことにより、不完全型卵胞子は比較的短期間に豊富に形成される。

15. 前培養にトウモロコシ抽出液寒天培地、後培養にオートミール抽出液寒天培地を使用する場合に形成が最も多い。概して穀類培地で前培養すれば、多少の差はあるが形成可能である。液体培地では形成しない。前培養期間の長い程、卵胞子形成までの後培養期間が短縮される。培養温度は、18°C 付近が良好である。

16. 供試した 61 菌株中、不完全型卵胞子を形成したものは、馬鈴薯系 31 菌株とトマト系 1 菌株のみであった。形成した菌株も、その形成数には相違がある。

17. 不完全型卵胞子の形成は次の通りである。菌糸の先端が膨大し、細胞膜も肥厚する。漸次膨大部が大形となり球状を呈してくる。ついで細胞膜が褐色に着色してくる。膨大部が完了すると菌糸の内容物が膨大部内部に流入する。流入が完了すれば、膨大部の下部が閉塞し、蔵卵器が完成する。その後内部に不完全型卵胞子 1 箇が形成される。不完全型卵胞子は厚膜である。

18. 不完全型卵胞子は、発芽力を有し、2 種の発芽型を示す。遊走子のう型発芽と菌糸型発芽である。前者の型の方が多い。発芽率は、あまり高くはない。

19. 不完全型卵胞子は、侵害力を有し、寄主を発病させ得る。

20. 不完全型卵胞子は、耐乾燥性はあまり強くはない。湿度 79% 以下では、比較的短期間に発芽力が低下する。低温に対する抵抗力は強い。また耐熱性は、55°C、5 分間の温湯処理に耐え得る程度である。自然地温下の越冬力（多湿度下）は強く、翌春の馬鈴薯栽培期まで生存し得る。

21. 不完全型卵胞子を形成する菌株と形成しない菌株とを、対峙培養することにより完全型卵胞子（蔵精器を基着させている）を形成する。このことは、性的に相対する菌糸の存在を推測させる。完全型卵胞子は、発芽力を有し、不完全型と同様 2 種の発芽型を示す。

22. 本菌は、自然状態の環境下で、越夏および越冬し得る。すなわち培地上、罹病馬鈴薯組織内および土壤混在有機物上において生存し得る。

23. 土壤内において越冬した本菌は、翌春馬鈴薯種薯を侵害し得る。

24. 本病の伝染環は、罹病種薯以外に、土壤内その他に存在する不完全型卵胞子、完全型卵胞子および菌糸による経路の存在を示した。

VI. SUMMARY

Many studies have been made on the potato late blight, caused by *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, since the important report had been published by Anton de Bary in 1861. But its disease cycle is not yet completely ascertained. Therefore, further work is indispensable in this field.

The present paper concerns the investigations, which started in 1931, to clarify the disease cycle of the potato late blight. First, the host range of the fungus in connection with its parasitic characters was studied⁽²⁹⁾. Next, the nature of oospores was investigated, as the author found their existence in some culture media in 1938⁽³²⁾ and succeeded in producing them artificially in abundance on culture media between 1955 and 1957⁽³³⁾. Furthermore, the significance of the fungus remained in the soil as a source of inoculum for the primary infection of the disease was confirmed as well as that of the "perennial mycelium" in the tuber⁽⁵⁰⁾.

Host Range and Parasitic Characters

Two isolates from potato and one isolate from tomato attacked by *Phytophthora infestans* were inoculated on the leaves of various plants of 79 species in 30 families, and it was showed that these three isolates were able to enter into the epidermal cells of plants of 42 species in 15 families (Table 1). But degrees of liability to penetration varied with plant species. The most liable plants in the *Solanaceae* were *Solanum tuberosum* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., *Solanum nigrum* L., and *Salpichroa rhomboidea* Miers. The other species of the *Solanaceae*, *Vicia unijuga* Al. Br., *Fagopyrum esculentum* Moench and *Polygonum senticosum* Franch. et Sav. were liable to penetration only on young leaves. In the other 23 plant species, degrees of liability to penetration were much lower than the above-mentioned plants even on young leaves.

The fungus could develop completely only on potato and tomato plants after the penetration, extending the lesions from the point of inoculation and forming sporangia there. On the plants such as *Solanum nigrum* L., *Solanum lyratum* Thunb., *Capsicum annuum* L., *Nicotiana tabacum* L., and *Salpichroa rhomboidea* Miers., necrosis was observed near the point of inoculation. On the other plants, which are less liable to penetration, small spots or necrotic flecks were found only at the point of inoculation. Sporangium formation was rarely found on the dead tissues of *Solanum nigrum* L., and *Solanum lyratum* Thunb., and also on the cut surfaces of apple and eggplant fruits or wounded young calyx of the latter plant. But such growth of the fungus is rather saprophytic and it is not considered as a normal host-parasite relationship. Though some workers stated that the fungus can be parasitic on several plants other than potato or tomato, it does not seem so important in view of the actual outbreak of late blight. So the important hosts of *Phytophthora infestans* are limited to potato and tomato plants.

From the above results, it was recognized that the fungus penetrated various kinds of plants in various degrees. Therefore, the causes of the

difference in the liability of various plants to penetration of the fungus were pursued.

At first, chemotaxis of zoospores was examined, in order to know the effect of chemical components of plants, which were excreted to their surfaces, upon the penetration by the fungus. The zoospores of the fungus were always attracted rather weakly by the parenchymatous tissues of various plants tested, although degrees of the attracting effect differed with plant species (Table 3). This fact suggests that the attractive substance excreted from all the plants tested are of the same component. To identify the attractive substance, inorganic and organic salts (Table 4), acids and acidic salts (Table 5), alkalis and basic salts (Table 6), neutral salts, sugars, and other various substances were tested for the chemotaxis of the zoospores. The results showed that all acidic substances attracted the zoospores and all alkaline agents repelled them, while all neutral substances were inactive for chemotaxis. Then, the hydrogen ion is obviously an attractive element. On the other hand, most plants are supposed to excrete acidic substances to their surfaces nonspecifically. Therefore, it is not considered that the chemotaxis is one of the effective factors for the choice of host, even if the zoospores are attracted by acidic substances excreted to its surface.

When the zoospores stopped swimming, encysted, and germinated on the leaves, the tip of the germ tube swelled to the same shape as cyst. But the behavior of germination differs with plants tested. Germination types can be classified into three as shown in Fig. 1. Type A is common on the plants, into which the fungus can enter easily. Types B and C are more frequently found on the plants, which the fungus can penetrate with much difficulty. On the plants, which the fungus cannot penetrate at all, the zoospore germination is exclusively of the Type C (Table 2). For example, all germ tubes grow to Type C on the slide glass, while most of them grow to Type A on the parenchymatous tissues of any of the plants tested. The swelling at the tip of germ tube seems to be different from appressoria of other fungi, and it is considered that this swelling occurred in the process of perforation through the cuticle (Fig. 2).

From the results described previously, it is supposed that the difficulty of penetration depends on the mechanical toughness of the cuticle and epidermal cell wall. To confirm this supposition, two experiments were conducted. First, the inoculation was made on hypocotyls or young stems of plants of 17 species, which had been germinated in darkness to have delicate epidermis. The fungus penetrated successfully hypocotyls or young stems of all plants including those, the leaves of which the fungus cannot penetrate. Near the point of penetration, the epidermal cells showed reactions such as callosity, wrinkles and strong affinity to staining with gentian violet as Figs. 2~3. These reactions occurred more distinctly on the plants which are more liable to penetration. Next, the parenchymatous tissues or the under surfaces of the stripped epidermis of the plants, given in Table 8 were inoculated. They were penetrated without exception, although the leaves of most of those plants were not penetrated at all.

These results indicate that the fungus can penetrate epidermal cells of

any plant, unless it is inhibited by the mechanical resistance of the plant surface. But the degree of the toughness of the cuticle and epidermal cell wall is not a sole factor to define the host range of the fungus.

As previously described, the fungus can enter into epidermal cells of 42 plant species, but cannot grow normally after penetration except on potato and tomato plants. So the protoplasmic reaction in various plants was observed. The results of inoculation on potato and tomato plants of different resistance, 6 varieties respectively, showed that there is a close relation between the growth of infection hyphae and the degree of the reaction occurred in the invaded cells, and the hypersensitive reaction of host cells disturbs the mycelial growth of the pathogen. This reaction occurred most remarkably in the invaded cells of *Solanum nigrum*, *Salpichroa rhomboidea*, and some of solanaceous plants, which the fungus penetrated easily. And the growth of the fungus was apparently inhibited by this reaction. On the other plants, however, the infection hyphae failed to grow further or shrank to die after poor growing, whether the hypersensitive reaction occurred or not in the invaded cells. So, this phenomenon could have been due to other protoplasmic nature of the invaded cells different from the hypersensitivity to be unfavorable for the growth of the fungus.

Oospores and Their Characters

Since the first report of Smith, many investigators have reported the existence of oospore on the diseased tissues of host plants or on culture media. But little information had been given on its characters. This is because most of their investigations were based on the observation of rather small number of oospore or on the oospore formed by chance.

Two kinds of oospore-like organs are formed in the diseased tissues of potato and tomato. The one has the shape of naked oospore without oogonium. The other is found in oogonium without antheridium, so it is considered to be an oospore formed parthenogenetically. Both organs are colorless or light to dark yellowish brown, and are rather small (Table 12). The former is named "resting spore" and the latter "imperfect oospore" in this paper. Resting spores failed to germinate and its characters are not yet studied.

Attempts to produce oospores in culture failed on about 30 kinds of media, containing synthetic agar media, plant tissue decoction, oat meal extract, corn extract, compost extract or other kinds of decoction or extract (Tables 13, 15, 16 and 17). However, resting spores were found on 13 out of 23 kinds of culture media such as autoclaved plant tissues or soil (Table 18), and both resting spores and imperfect oospores were found on the autoclaved half-decayed compost. The sizes of both organs are given in Tables 20 and 21.

Thus, the oospore-like organs were found in the diseased tissues of host plants and on many kinds of culture media, but the number was not enough to make further investigation. Then, a special method of culturing has been devised to obtain oospores in abundance. That is, the fungus is at first cultured on one kind of medium for a certain period and then transferred to another. Tests were carried out with various combinations of pre- and

post-culture media (Tables 22~25) and it was recognized that the oospores are found most abundantly when the fungus is cultured on corn extract agar for 20 to 30 days at 18°C and then transferred to oat meal extract agar (Plate I—A). Oospores produced in this method are also what is called "imperfect oospore". The longer the pre-culturing period, the shorter tended to be the post-culturing period (Table 26).

The diseased tissues of potato and tomato plants were collected from various localities in Japan and isolates, 61 in number, were gained from them. They were cultured by the above-mentioned changing culture method, and the imperfect oospores were found in cultures of 31 out of 54 isolates from potato and 1 out of 7 from tomato, but not in the other isolates though the tests were repeated 3 times.

The process of imperfect oospore formation is illustrated in Fig. 4. The tip of a hypha is swollen and its cell membrane thickens in the first stage, the swollen part gradually turns brown in color and spherical in shape, and when it grows into oogonium-shape, protoplasm withdraws from hypha and begins to flow into it. After flowing is over, the swollen part is delimited at its base from the mother hypha to be an independent oogonium. Every oogonium contains one spore in it.

As is shown in Table 31, the germination percentage of imperfect oospores is rather low. In regard to the imperfect oospore germination, two types of germ tubes were observed. That is, some of imperfect oospores produce slender germ tubes, which are similar to those of normal mycelium in diameter, whereas rest of them produce thick and short tubes, forming sporangium at their tips (see Table 32 and Plate I—D, E, F). Germinability of the imperfect oospores declines by drying, but not by low temperature or freezing. The imperfect oospore is more resistant to high temperature than normal mycelium and sporangium, and hardly affected by the 5 minutes treatment with hot water at 55°C, by which both mycelium and sporangium are killed. The imperfect oospores kept germinability under the various conditions of temperature for 4 months in winter (Table 36). In addition, a wound inoculation with the imperfect oospore causes the infection on the young stem of tomato (Table 37).

In the above stated experiments, some of the tested isolates formed the imperfect oospores by the changing culture method, while other did not. So, it was presumed that the imperfect oospore forming isolates might be female, and non-forming isolates might react as male. Then isolates separately pre-cultured from both groups were paired in various combinations on the same post-culture medium. The results are given in Table 39. Paired cultures of isolates from the different groups produced the oospores in contact with amphigynous antheridia, which are perfect oospores, while those from the same group did not (Plate II—C, D, E). The morphological characters of this organ agree with the description by other authors. Even in the paired cultures, imperfect oospores were found intermingled.

The number of perfect oospores produced in paired culture varied with isolates. Furthermore, the imperfect oospore formation also differed with isolates. So the isolates are considered to diverse in the expression of

male- or femaleness. Perfect oospores on germination gave rise to two types of germ tubes, as in the case of imperfect oospores.

From the results of experiments, it may be concluded that both perfect and imperfect oospores are able to germinate and to infect their host plants. Therefore, there is a possibility for both of them to serve as the source of primary infection.

Oversummering, Overwintering and Primary Infection

As a source of the primary inoculum of late blight, the fungus in infected seed potatoes is regarded to play a major part without doubt. But the persistence of the fungus remained in the soil has not yet been fully investigated, though its possibility had been discussed for a long time. Therefore, in the present work, experiments were carried out to confirm the possibility of oversummering and overwintering of the fungus in the soil and its role as a source for primary infection.

First, the cultures of the fungus on the autoclaved potato dead leaves or on rice straw compost in test tubes were left in the field soil 5 cm below the surface of ground for 4 or 6 months (July 11~November 11, 1956; January 6~July 5, 1956 respectively). Next, the fungus was cultured on the autoclaved soil containing compost, potato-tops or wheat stems and kept in the laboratory for 172 days (November 26, 1956~May 16, 1957). In all the cultures tested, the fungus was found alive after such long periods of exposure to fluctuating temperature in summer or winter (Tables 41, 44 and 45). In addition, the cultures of the fungus on the autoclaved soil containing the dried potato-tops or other organic substances in test tubes were buried 10~15 cm below the surface of ground for 117 or 170 days (July 5~October 30, 1956; November 26, 1956~May 21, 1957 respectively). The results showed that a part of the cultures in which the fungus was proved to be alive as represented in Tables 42 and 46. In those cases most of the cultures were contaminated with soil water, other fungi and bacteria, so that the mycelial mats of the late blight fungus could not be recognized with the naked eyes. This indicates that the fungus may survive on the organic substances in the soil for a long time, tiding over adverse circumstances.

In addition, the infected potato tubers by artificial inoculation had been buried in the soil for 80 days (July 30~October 18, 1956), so that the tubers decayed to have no trace of original form. The fungus was found alive in the soil where the tubers had been (Table 43).

In most of these experiments, the survival of the fungus was determined on the basis of infection of potato tubers by inoculating with debris of cultures or infected tubers in test. Therefore, it is supposed that the fungus alive in the soil would infect the planted seed potatoes. Then, the following experiments were carried out to give a proof for the supposition. The cultures of the fungus on the autoclaved soil containing barley stems in test tubes were buried 10~20 cm below the surface of ground for 102 days (December 20, 1957~April 1, 1958). After that, the cultures were transferred into the soil of field from the test tubes, and sound potato

tubers cut in half were planted in contact with the cultures. As a result, some of seed potatoes were found to be infected (Table 47). Furthermore, the infected tubers by artificial inoculation had been buried in soil 10 cm below the surface of ground for 166 days (November 11, 1957~April 26, 1958) and they decayed perfectly. When the sound potato tubers cut in half were buried where the diseased tubers had been, they were found infected though very small in number.

Thus, it may be concluded that the fungus can remain in soil and can play the role as a source of primary infection.

* * *

In conclusion, it was confirmed that only potato and tomato plants are important as host plants in the disease cycle of late blight. And it was proved that the fungus could survive in the soil during non-growing season of these two plants and was capable of infecting seed potatoes planted. Therefore, in all probabilities the fungus surviving in the soil takes a great part as a source of inoculum for primary infection as well as the "perennial mycelium" in the seed potato. The late blight fungus in the soil is considered to be derived from the sporangia which fallen from diseased leaves and stems into the soil and grew on the organic substances, from the diseased stems or leaves mixed in the soil, and from the diseased tubers left in the field. Though it has been considered that the fungus can survive as imperfect oospore, perfect oospore, and mycelium, imperfect oospore seems to take the most important role among them as a source of primary infection because it is found most universally and endurable to the long period of hard condition. The so-called resting spore could be found easily, too, and presumably becomes the source of primary infection. But its significance remains for further study.

VII. 参 考 文 献

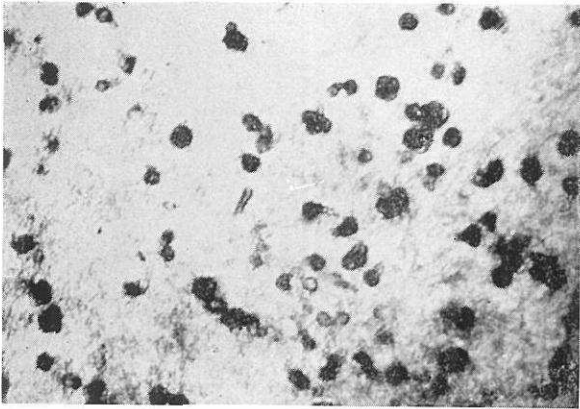
1. Allen, R. F. (1923). A cytological study of infection of Baart and Kanred wheats by *Puccinia graminis tritici*. Jour. Agr. Res. **23**: 131~151.
2. Allen, R. F. (1923). Cytological studies of infection of Baart, Kanred, and Mindum wheats by *Puccinia graminis tritici* form III and XIX. Jour. Agr. Res. **26**: 571~604.
3. Arens, K. (1929). Physiologische Untersuchungen an *Plasmopara viticola*, unter besonderer Berücksichtigung der Infektionsbedingungen. Jahrb. f. Wiss. Bot. **70**: 93~157.
4. Arens, K. (1930). Untersuchungen über *Pseudoperonospora Humuli* (Miyabe u. Takah.) den Erreger der neuen Hopfenkrankheit. Phytopath. Zeit. **1**: 169~193.
5. 明日山秀文・山口富夫 (1951). ジャガイモ疫病菌の病薯による越冬とその発病経過. (講演要旨) 日植病報 **15** (3~4): 148~149.
6. 明日山秀文・山口富夫 (1952). 馬鈴薯疫病の第1次伝染源. (講演要旨) 日植病報 **16** (3~4): 144.
7. Bochow, H. & Rauber, A. (1956). Untersuchungen über Einfluss niederer Temperaturen auf den Krautfäuleerreger *Phytophthora infestans* de By. Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Berlin) N. F. **10**: 120~123.
8. Brown, W. (1922). Studies in the physiology of parasitism. (VIII). On the exomosis of nutrient substances from the host tissue into the infection drop. Ann. Bot. **36**: 101~119.
9. Cartwright, K. (1926). On the nature of the resistance of the potato to wartdisease. Ann. Bot. **40**: 391~395.
10. Clayson, A. M. & Robertson, N. F. (1956). Survival of *Phytophthora infestans* in potato stem lesions. Plant Path. **5**: 30~31.
11. Clinton, G. P. (1906). Downy mildew or blight *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary of potato II. Conn. Agr. Exp. Sta. Ann. Rept. 1905: 304~330.
12. Clinton, G. P. (1908). Artificial cultures of *Phytophthora*, with special reference to oospores. Conn. Agr. Exp. Sta. Ann. Rept. 1907~1908: 891~907.
13. Clinton, G. P. (1911). Oospores of the potato blight fungus, *Phytophthora infestans*. Conn. Agr. Exp. Sta. Ann. Rept. 1909~1910: 753~774.
14. Corda, A. (1847). Beiträge zur Kunde der Kartoffel in Beziehung auf ihre Organisation und Krankheiten. Hlubecks Oekonm. Neuigk. und Verhandl., **59**: 465.
15. Crosier, W. (1933). Culture of *Phytophthora infestans*. Phytopath., **23**: 713~720.
16. Crosier, W. (1934). Studies in the biology of *Phytophthora infestans*. Cornell Agr. Exp. Sta. Memoir **155**. 40pp.
17. Dastur, J. F. (1913). On *Phytophthora parasitica* n. sp. var., a new disease of castor oil plants. Mem. Dept. Agr. India, Bot. Ser. 5, **4**: 177~231.
18. de Bruyn, H. L. G. (1926). The overwintering of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Phytopath., **16**: 121~140.
19. Driver, C. M. (1957). Infection of native *Solanum* species by the potato blight fungus. Nature **180**: 1367~1368.
20. Dufrenoy, J. (1928). Some cytological phenomena in disease-resistant plants. (Abstr.) Phytopath. **18**: 144.

21. Galindo, J. A. & Gallegly, M. E. (1960). The nature of sexuality in *Phytophthora infestans*. *Phytopath.* **50**: 123~128.
22. Gallegly, M. E. & Eichenmüller, J. J. (1959). The spontaneous appearance of the potato race 4 character in cultures of *Phytophthora infestans*. *Amer. Potato Jour.* **36**: 45~51.
23. Gallegly, M. E. & Galindo, J. (1957). The sexual stage of *Phytophthora infestans* in Mexico. (Abstr.) *Phytopath.* **47**: 13.
24. Gough, F. J., Smoot, J. J., Lamey, H. A. & Eichenmüller (1957). Germination of oospores of *Phytophthora infestans*. (Abstr.) *Phytopath.* **47**: 13.
25. Haskell, R. J. (1921). *Phytophthora infestans* on eggplant. *Phytopath.* **11**: 504~506.
26. Hiddema, J. & Kole, A. P. (1954). Enkele waarnemingen over versmelten van zoosporen bij *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. *Tijdschr. Planteziekten* **60**: 138~139.
27. Hirst, J. M. & Moore, W. C. (1957). *Phytophthora infestans* on *Petunia* and *Datura*. *Plant Path.* **6**: 76.
28. 堀正侃 (1935). 馬鈴薯疫病菌の植物体侵入と化学成分との関係. 日植病報 **5** (1): 20~22.
29. 堀正侃 (1935). 馬鈴薯疫病菌とその抵抗性植物との関係に就ての研究. 日植病報 **5**(3): 225~243.
30. 堀正侃 (1935). 培養基上から見た馬鈴薯疫病菌の寄生性. 病虫害雑 **22** (3): 15.
31. 堀正侃 (1936). 濃度を異にする各種溶液中に於ける *Phytophthora infestans* の遊走子形成. 日植病報 **6** (2): 145~148.
32. 堀正侃 (1938). 本邦各地産馬鈴薯疫病菌に関する 2, 3 の調査.(講演要旨) 日植病報 **8**(1):66~67.
33. 堀正侃・吉田三千子 (1959). 馬鈴薯疫病菌の卵胞子の形成に就いて. 日植病報 **24** (2): 87~92.
34. 堀正太郎 (1910). 茄疫病. 農作物医談 **1**: 215~218.
35. 鉢方末彦 (1931). 稲熱病の防除に関する試験研究成績. 第1報 農林省農改資 **20**.
36. Johnson, B. (1932). Specificity to penetration of the epidermis of plant by the hyphae of a pathogenic fungus. *Am. Jour. Bot.*, **19**: 12~31.
37. Jones, L. R. (1905). Disease resistance of potatoes. *U. S. Dept. Agr. Bur. Pl. Ind. Bull.* **87**: 1~39.
38. Jones, L. R. (1909). Resting spores of the potato fungus, *Phytophthora infestans*. *Science* **30**: 813~814.
39. Jones, L. R., Giddings, N. J., & Lutman, B. F. (1912). Investigation of the potato fungus, *Phytophthora infestans*. *U. S. Dept. Agr. Bur. Pl. Ind. Bull.* **245**: 243~250.
40. Josifovic, C. & Sutic, D. (1952). Contribution to the knowledge of the origin and initiation of primary infections of potato by *Phytophthora infestans* de By. *Yearb. Fac. Agric., Beograd* **4**: 3~10.
41. Keay, M. A. (1954). Further observations on delayed sporulation of *Phytophthora infestans* on infected potato shoots. *Plant Path.* **3**: 88~89.
42. Kusano, S. (1909). Studies on the chemotactic and other related reactions of the swarmspores of Myxomycetes. *Jour. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo.* **2**: 1~33.
43. Kusano, S. (1929). Resistance of *Oenothera* to the attack of *Synchytrium fulgens*. *Jour. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo.* **10**: 313~327.
44. Kusano, S. (1932). The host-parasite relationship in *Olpidium*. *Jour. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo.* **11**: 359~426.
45. Leach, J. G. (1923). The parasitism of *Colletotrichum Lindemuthianum*. *Min. Agr. Exp. Sta. Tech. Bull.* **14**.

46. Leonian, L. H. (1931). Heterothallism in *Phytophthora*. *Phytopath.* **21**: 941~955.
47. McMeekin, D. (1960). The role of the oospores of *Peronospora parasitica* in downy mildew of crucifers. *Phytopath.* **50**: 93~97.
48. Melhus, I. E. (1915). Germination and infection with the fungus of the late blight of potato (*Phytophthora infestans*). *Univ. Wisconsin Agr. Exp. Sta. Res. Bull.* **37**, 64 pp.
49. Melhus, I. E. (1915). The perennial mycelium of *Phytophthora infestans*. *Centralbl. für Bakt. und Parasit 2 Abt.* **39**: 482~488.
50. Melhus, I. E. (1915). Hibernation of *Phytophthora infestans* in Irish potato. *Jour. Agr. Res.* **5**: 71~102.
51. Mills, W. R. (1947). Tomato race of late blight overwintering on potato tubers in Pennsylvania. *Plant Dis. Rept.* **31**: 230.
52. 宮部金吾 (1925). 植物疾病に対する抵抗性及び免疫性. *日本学術協会報告* **2**: 257~264.
53. Müller, K. O. (1931). Über die Entwicklung von *Phytophthora infestans* und widerstandsfähigen Kartoffelsorten. *Arb. Biol. Reichsanst. Land u. Forstw.* **18**: 465~505.
54. Neger, F. W. (1923). Beiträge zur Biologie der Erysipheen III. Der Parasitismus der Mehltaupilze eine Art von geduldeter Symbiosis. *Flora* **116**: 331~335.
55. Pethybridge, G. H. & Murphy, P. A. (1913). On the pure culture of *Phytophthora infestans* de Bary, and the development of oospore. *Sci. Proc. Roy. Dublin Soc.* **13**: 566~588.
56. Pristou, R. & Gallegly, M. E. (1954). Leaf penetration by *Phytophthora infestans*. *Phytopath.* **44**: 81~86.
57. Reddick, D. (1928). Blight-resistant potatoes. *Phytopath.* **18**: 483~502.
58. Rosenbaum, J. (1917). Studies of the genus *Phytophthora*. *Jour. Agr. Res.* **8**: 233~276.
59. Rosenbaum, J. & Sando, C. E. (1920). Correlation between size of fruit and resistance of tomato skin to puncture and its relation to infection with *Macrosporium tomato* Cooke. *Am. Jour. Bot.* **7**: 78.
60. 酒井隆太郎 (1955). 馬鈴薯疫病菌の生理学的研究 (II) 馬鈴薯疫病菌の窒素源. *日植病報* **19** (3~4): 141~145.
61. 酒井隆太郎 (1955). 馬鈴薯疫病菌の生理学的研究 (第 1, 2 報) 病原菌の発育と炭素源並びに窒素源との関係 (講演要旨). *日植病報* **19** (3~4): 178.
62. 酒井隆太郎 (1955). 馬鈴薯疫病菌の生理学的研究 (第 3 報) 馬鈴薯疫病菌の発育に及ぼす重金属塩類の影響. (講演要旨). *日植病報* **19**(3~4): 178.
63. 沢田兼吉 (1915). 台湾作物病害に関する調査. *台湾農試特報* **11**: 1~90.
64. 沢田兼吉 (1919). 台湾産菌類調査報告 (1). *台湾農試特報* **19**: 74~80.
65. 沢田兼吉 (1927). 台湾産菌類調査報告 (2). *台湾中研農業部報告* **27**: 9~40.
66. Smith (1900). The haustoria of the Erysiphae. *Bot. Gaz.*, **29**: 193.
67. Stakman, E. C. (1915). Relation between *Puccinia graminis* and plants highly resistant to its attack. *Jour. Agr. Res.*, **4**: 193.
68. Stewart, F. C. (1913). The persistence of the potato late-blight fungus in the soil. *N. Y. State Agr. Exp. Sta. Bull.* **367**: 357~361.
69. 鈴木橋雄 (1950). 疫病に対する馬鈴薯の抵抗性と小葉片内水素イオン濃度との関係. *日植病報* **16** (3~4): 144~145.
70. 鈴木橋雄・青木 寛・村野久富 (1950). 馬鈴薯の疫病抵抗性と葉液滲透圧との関係. (講演要旨) *日植病報* **15** (1): 46.

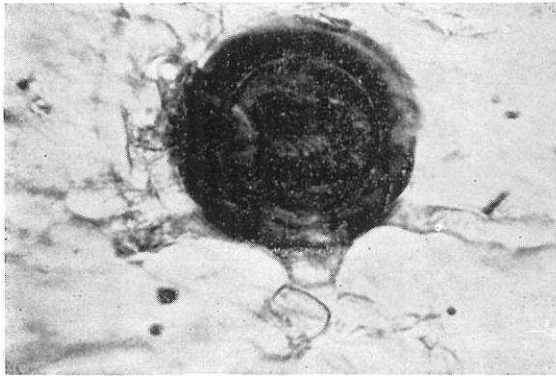
71. 鈴木橋雄・吉野正義 (1950). 馬鈴薯疫病菌の寄主体侵入法に就いて. (講演要旨) 日植病報 14 (1~2): 54.
72. 鈴木橋雄・橋本好夫 (1952). 馬鈴薯疫病抵抗性と還元糖含有量との関係. (講演要旨) 日植病報 16 (3~4): 145.
73. 鈴木橋雄・橋本好雄・飯塚典男 (1952). 馬鈴薯疫病菌胞子の発芽に及ぼす水素イオン濃度の影響. (講演要旨) 日植病報 16(1): 37.
74. 鈴木橋雄・石田里司 (1951). 馬鈴薯小葉片浸出液が疫病菌胞子の発芽に及ぼす影響. (講演要旨) 日植病報 15(3~4): 148.
75. 鈴木橋雄・渡辺 実 (1950). 馬鈴薯疫病に対する抵抗性と細胞液濃度との関係. (講演要旨) 日植病報 14 (1~2). 54~55.
76. 高桑 亮・高瀬 昇・富山宏平 (1955). 日本における馬鈴薯疫病菌新系統の発生について. 日植病報 19(3~4): 114~116.
77. 田中一郎・赤井 純 (1955). 馬鈴薯疫病の罹病塊茎と馬鈴薯地上部の罹病の関係について. (講演要旨) 日植病報 19 (3~4): 177~178.
78. 富山宏平 (1954). 馬鈴薯疫病抵抗性の細胞生理学的研究 (I) 疫病菌侵入初期の馬鈴薯中肋表皮細胞の変化. 北海道農試報 67: 28~38.
79. 富山宏平 (1955). 馬鈴薯疫病抵抗性の細胞生理学的研究 (II) 寄主細胞の変化と侵入菌糸の生死の関係. 日植病報 19(3~4): 149~153.
80. 富山宏平 (1956). 馬鈴薯疫病抵抗性の細胞生理学的研究 (III) 疫病菌の侵入を受けた細胞の樹変に至る過程の時間の測定. 日植病報 20(4): 165~169.
81. Tucker, C. M. (1931). The taxonomy of the genus *Phytophthora*. Missouri Agr. Exp. Res. Bull. 153, 208 pp.
82. Tucker, C. M. (1933). The distribution of the genus *Phytophthora*. Missouri Agr. Exp. Res. Bull. 184, 80 pp.
83. Van der Zaag, D. E. (1956). Overwintering and epidemiology of *Phytophthora infestans*, together with some new possibilities of control. Tijdschr. Plantenziekten. 62: 89~156.
84. Vowinkel, O. (1926). Die Anfälligkeit deutscher Kartoffelsorten gegenüber *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, unter besonderer Berücksichtigung der Untersuchungsmethoden. Arb. Biol. Reichsanst. Land u. Forstw. 14: 538~641.
85. Wallin, J. R. (1956). Prediction of potato late blight incidence from samples of blighted seed tubers. Amer. Potato Jour. 33: 220~222.
86. Ward, H. M. (1905). On recent researches on the parasitism of fungi. Ann. Bot. 19: 1.
87. Ward, H.M. (1920). On the relations between host and parasite in the bromes and their brown rust, *Puccinia dispersa* Erikss. Ann. Bot. 16: 233.
88. 山口富夫・明日山秀文 (1952). 馬鈴薯葉などの浸出液及び榨汁液が疫病菌胞子の発芽に及ぼす影響 (講演要旨) 日植病報 17(1): 34.
89. 山本昌木 (1952). 馬鈴薯疫病病斑の組織化学. (講演要旨) 日植病報 17(1): 33~34.
90. 山本昌木・木村幹夫 (1955). ジャガイモの疫病に関する研究(I) 第1次発生に関する2, 3の実験. 東北農試報告 4: 34~40.
91. Young, P. A. (1926). Penetration phenomena and facultative parasitism in *Alternaria*, *Diplodia*, and other fungi. Bot. Gaz. 81: 258~279.
92. Zan, K. (1956). Persistence and movement of *Phytophthora infestans* in soil. (Abstr.) Trans. Brit. Mycol. Soc. 39: 385.

Plate I

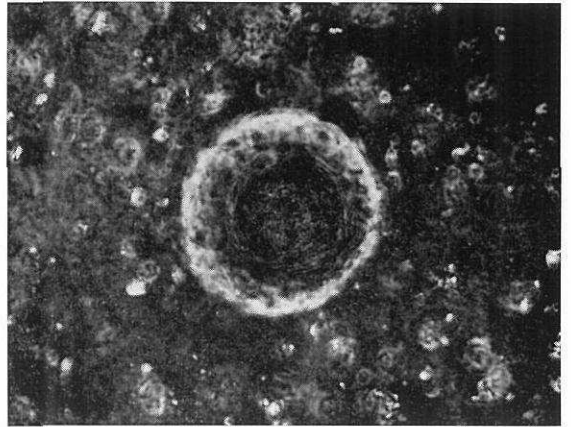


A

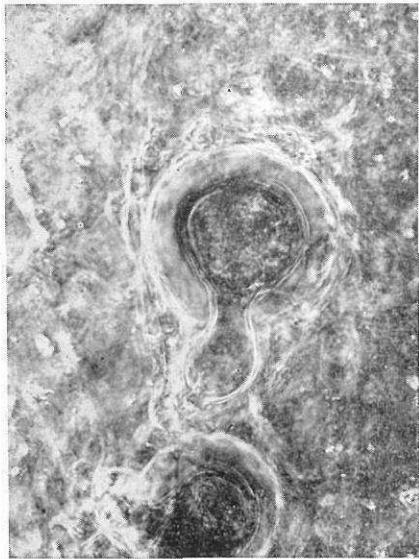
Imperfect oospore. A : Formation of imperfect oospores by changing culture method, about $\times 60$, B : Imperfect oospore, about $\times 540$, C : Imperfect oospore (phase contrast) about $\times 540$, D : germination of imperfect oospore, about $\times 540$, E : germination of imperfect oospore, about $\times 540$, F : germination of imperfect oospore, about $\times 200$.



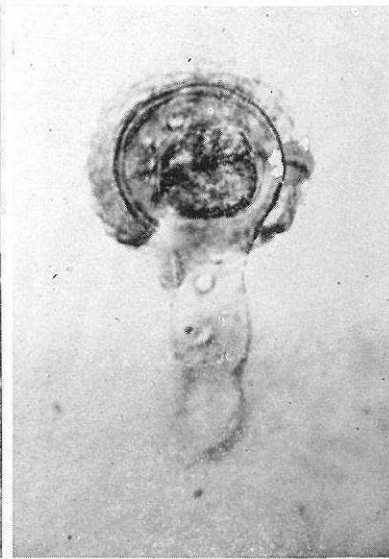
B



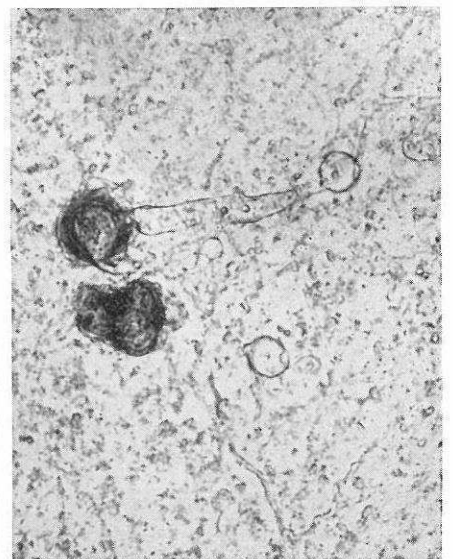
C



D



E



F

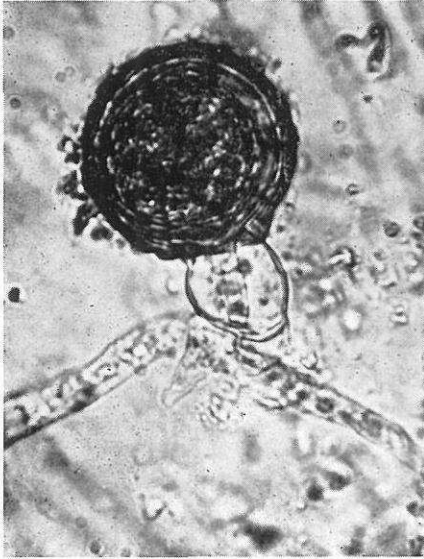
Plate II



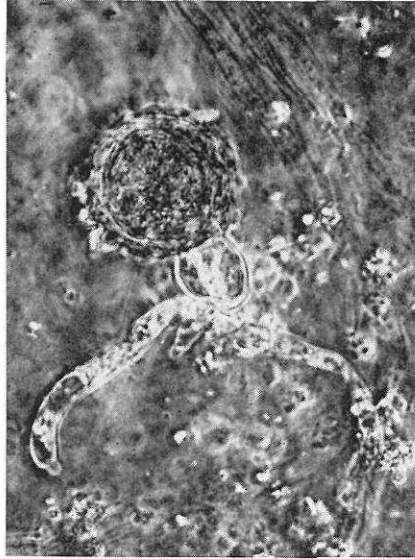
A



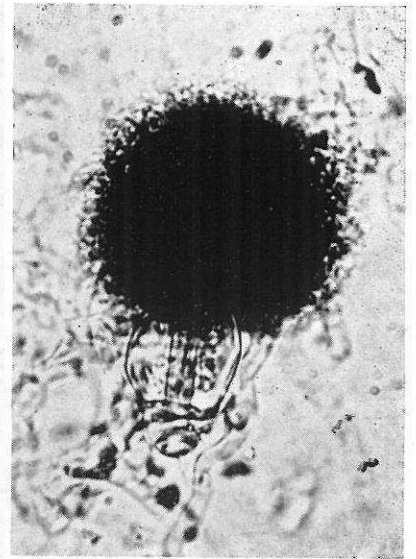
B



C



D



E

Resting spore and perfect oospore. A: Resting spore, about $\times 1,400$, B: Resting spore, about $\times 1,000$, C: perfect oospore, about $\times 750$, D: perfect oospore (phase contrast) about $\times 530$, E: perfect oospore showing amphigynous antheridium in detail, about $\times 790$.

昭和39年10月28日 印刷
昭和39年10月31日 発行

農 林 省 農 薬 検 査 所

東京都小平市鈴木町2丁目772番地

AGRICULTURAL CHEMICAL INSPECTION
STATION

Ministry of Agriculture and Forestry

2-772, Suzuki-cho, Kodaira-shi, Tokyo, Japan