異なった黒斑病菌の strain をサツマイモ塊根に 接種した際にみられるエチレン生成および その他宿主の反応の相違について*

兵 藤 宏**・瓜 谷 郁 三**

Hiroshi Hyodo** and Ikuzo Urutani**: Variation on Ethylene Production
and Other Host Responses in the Tissues of Sweet Potato Infected
by Some Strains of *Ceratocystis fimbriata**

Abstract

Ethylene production in the infected sweet potato root or stem tissue by each strain of *Ceratocystis fimbriata* differing in pathogenicity (sweet potato strain, coffee strain or prune strain) was examined. Ethylene was remarkably produced in the tissue infected by sweet potato strain, whereas in the tissue infected by coffee strain a small amount of ethylene was produced, and in the tissue infected by prune strain the smallest amount was produced. The result corresponds with the fact which has been reported elsewhere¹³⁾ that furano-terpenoids including ipomeamarone were produced most distinctly in infected tissue by sweet potato strain, while in infected tissue by coffee strain the amount produced was very small and in the infected tissue by prune strain the amount was the smallest. This indicated that ethylene as well as furano-terpenoids was produced in a larger amount in the infected tissue by the pathogenic strain. Since the production of ethylene corresponded well with fungus invasion and growth in the host tissue, it was regarded that the amount of ethylene produced in infected tissue might be an indicator to the degree of fungus multiplication.

It was shown that when sweet potato root tissue (Norin 1, a moderate resistant variety, was used as a host) was inoculated with coffee or prune strain before infection by sweet potato strain, development of sweet potato strain in the host tissue was markedly suppressed. The inhibitory effect was prominently observed in the tissue which had been previously infected by coffee strain. In fact, 50% inhibition (evaluated by ethylene production) was found by an hour prior inoculation with coffee strain to that with sweet potato strain. The mechanism of the inhibitory action caused by the pre-inoculation with a non-pathogenic strain upon multiplication of a pathogenic strain was discussed. In connection with the above problem, it was also considered why a non-pathogenic strain ceased to penetrate the surface cells of the host tissue and could not develop further.

(Received October 6, 1969)

植物が病原菌の感染を受けると種々の代謝変化が誘起される。サツマイモ (*Ipomoea batatas*) 塊根がサツマイモ黒斑病菌 (*Ceratocystis fimbriata* Ell. et Halst.)

の侵入を受けると呼吸の増大⁵⁾, 酵素の誘導生成^{3, 6, 9, 10, 20, 21, 28)}, ポリフェノールの生成²⁷⁾, イポメアマロンをはじめとするフランテルペン類の生成^{4, 14, 22)}, エチレンの生成^{17, 26)}などが顕著にみられる。一方、著者らは病原性を異にする黒斑病菌をサツマイモ塊根に接種した場合にみられる菌の侵入の様相、およびサツマイモ塊根組織の反応について調べてきた。サツマイモ塊根がサツマイモを宿主とする黒斑病菌 (s strain) に感染すると、菌の内部への侵入を受け、上記のように宿主にい

* This paper constitutes part 83 of the phytopathological chemistry of sweet potato with black rot and injury.

** 名古屋大学農学部生化学制御研究施設 Institute for Biochemical Regulation, Faculty of Agriculture, Nagoya University, Nagoya, Japan.

ちじるしい代謝変動が引き起こされる。しかるに、サツマイモ塊根がコーヒーやスモモを宿主とする黒斑病菌 (*c strain* および *p strain*) に感染するとたいへん異なった病徴が現われる。すなわち、菌の侵入は表面の3-5細胞層にとどまり、のちカルス細胞がいちじるしく形成される^{2,12,13}。本論文では宿主を異にする3種類の黒斑病菌 (*s strain*, *c strain*, *p strain*) をサツマイモに接種した際にみられるエチレンの生成の結果を中心にして述べたい。病害植物におけるエチレンの生成についてはすでにいくつかの報告がある^{7,17,24,26,32}。Stahmann らは黒斑病菌に感染したサツマイモ塊根からエチレンが生成し、それが代謝変動を誘起し、とくにペルオキシダーゼの生産を促がし、生産されたペルオキシダーゼが宿主の抵抗性に関与すると述べた^{8,20}。傷害および病害サツマイモ塊根組織からのエチレンの生成について、Imaseki らは定量的に詳細に調べた^{16,17}。また同氏らはサツマイモ塊根の切片にエチレンを与えることによりペルオキシダーゼなどの活性が増加することを明らかにした¹⁵。Sakai らは黒斑病菌を接種したサツマイモ組織を用いてエチレンの生合成機構を検討している²³。最近 Chalutz らは宿主を異にする黒斑病菌をサツマイモ塊根に接種したときにみられるエチレン生成の相違について報告した⁷。われわれはエチレン生成を黒斑病菌感染組織の代謝変動の一環とみなし、他の異常代謝産物 (イボメアロン、ポリフェノールなど) と関連させて、これらの生成を調べた。その結果と病原性を異にする菌の侵入の関係について考えてみたい。Stahmann らはあらかじめ非病原性の *strain* を接種したのち病原性の *strain* を接種すると病原性 *strain* の侵入がおさえられることを報告し^{25,29,30}、同氏らはこれを誘導免疫と呼んだ。われわれはエチレンの生産量は菌の侵入の程度的大小に対応するものであるというみかたから上記の非病原性菌をあらかじめ接種することによる病原性菌の侵入阻止という問題をエチレンの生成を指標にして考察した。

材料および方法

c strain および *p strain* はそれぞれ E. E. Trujillo 博士、M. A. Stahmann 博士から送られたものを使用した。*s strain* は瓜谷により黒斑病サツマイモ塊根から分離され、継代培養されたものを用いた。各 *strain* はジャガイモ抽出液と1%ショ糖を含む寒天培地上に培養し、培養後低温室に保存した。寒天培地上の子のう胞子の1白金耳をとり、坂口フラスコ中の100 ml

の培養液 (ジャガイモ抽出液と1%ショ糖溶液) に接種し 27-29°C で振とう培養をする。約30時間の lag ののち急速な内生分生胞子の増加がみられ、約40時間にわたって続く¹¹。対数期の間は内生分生胞子がおもに生産されるが、定常期では菌糸が多くなる。液体培養をはじめて2日ないし3日後、培養液を2層のガーゼで濾過し、菌糸を除き、濾液を低速遠心分離 (2,000×g, 5 min) して内生分生胞子を沈でんとして集める。内生分生胞子は2度蒸留水で洗い、10⁶/ml の濃度に調製する。*s strain*, *c strain* および *p strain* を含めたいろいろな *strain* の黒斑病菌の形態学的研究はすでに Webster らにより報告されている³¹。一方、滝口らは *s strain* の電子顕微鏡による観察を行なった¹¹。また生育曲線、呼吸活性、いくつかの酵素の活性あるいは電気泳動パターンについては筆者らが報告した¹¹。サツマイモ塊根 (農林1号) は収穫後 13-15°C に貯蔵したものを用いた。塊根を0.1% 次亜塩素酸ナトリウム溶液に30-60分間浸して外部を消毒し、よく水洗した。

エチレン生成実験のために、塊根を輪切にし皮層を除いた内部からコルクボーラーで直径15 mm の円筒を打ち抜く。それから厚さ4 mm のスライスを切り取る。これらの切片 (15 mm×4 mm) の片面に内生分生胞子の suspension (10⁶/ml) を筆でぬる。接種された切片は5個ずつアルミ製の弁当菜入器 (内容積300 ml) に入れる。容器の一隅には水でぬらした沬紙をおき内部の湿度を十分保つようにする。接種後切片は29-30°C に放置する。サツマイモの茎に接種する場合には葉や葉柄を落とし、水洗して茎を5 cm の長さの切片に切る。茎の表層、約0.5 mm の厚さの部分をかみそりの刃でうすくたてにはぎとり、切りとった面に胞子液をぬる¹²。接種された16個の切片を1個のアルミ菜入器に入れ29-30°C に放置する。インキュベーション後一定時間ごとに内部の気体をシリコンのゴム栓を通して注射器 (容積2 ml) で採取し含まれるエチレンの量を測定する。エチレンの定量は Imaseki らの方法¹⁶) にしたがいがガスクロマトグラフィーで行なった。

ポリフェノールの実験についてはつぎのように行なった。サツマイモ塊根を2 cm の厚さの輪切にし、片面に胞子液をぬって29-30°C に放置する。一定時間後直径13 mm の円筒をコルクボーラーで打ち抜き、円筒から厚さ1 mm のスライスを表面から4層 (0-4 mm まで4枚) 切りとる。切り取った切片は空気酸化を防ぐためにただちにドライアイスで凍結する。各層

ごとに切片を一定数集めて細くきざみ80%熱エタノールで汙過し、汙液中のポリフェノール含量を Zucker らの方法により測定した¹⁰⁾。

ペルオキシダーゼの抽出と活性測定についてはつぎのように行なった。サツマイモ塊根を 2 cm の厚さの輪切にし表面に孢子液をぬって 29-30°C に放置する。24 時間後 コルクボーラーで円筒 (直径 13 mm) を打ち抜き、菌を接種した表面を含め 0.5 mm の厚さの切片を切り取る。切片はただちにアセトン中で磨砕し、汙過後残渣はアセトン、エーテルでよく洗い、デシケーター中真空で十分乾燥する。乾燥粉末 (acetone powder) から緩衝液で酵素を抽出する¹⁰⁾。溶液中のペルオキシダーゼの活性は主として Kanazawa らの方法にしたがって行なった¹⁸⁾。溶液の 450 m μ の吸光度は Hitachi Perkin-Elmer 分光光度計 Model 139 で測定した。

実験結果

Fig. 1 は *s* strain, *c* strain および *p* strain のおのおのを接種した塊根組織のエチレン生成量を 24 時間ごとに測定した結果を示している。毎回の測定後、アルミ容器のふたをあけ、ガス交換を十分に行なった。Fig. 1 はエチレンの蓄積量を表わしている。

Fig. 1. Ethylene production in the root tissue infected by each strain of *Ceratocystis fimbriata*.

S, C and P: sweet potato strain, coffee strain and prune strain, respectively.

s strain 接種組織では顕著なエチレンの生成がみられる。それに対して *c* strain 接種組織では生成量はかなり低い。*p* strain 接種組織においてはごくわずかのエチレンしか生成されない。なお対照組織 (菌を接種しない傷害組織) では *p* strain 感染組織よりさらに少なく Fig. 1 のスケール (μ l/disc) ではほとんど 0 に近い。各 strain を接種したサツマイモの茎のエチレン生成の様子が Fig. 2 に示されている。ここでも Fig. 1 と同じような結果が得られた。しかし茎の場合、*c* strain 感染組織では根の場合よりエチレン生成比 (*s* strain の場合と比較して) は大である。これは *c* strain を茎に接種した場合、根とは少し異なりカルス形成はあまりみられず、菌の侵入の程度が根の場合より多少大であるためと考えられる。*s* strain, *c* strain および *p* strain のおのおのに感染したサツマイモ塊根組織でのエチレンの生成パターンの相違はすでに著者が報告した各 strain 感染後の菌の侵入の様子のちがいが、あるいはフランテルペン類の生成パターンのちがいが¹⁸⁾とよく似た傾向を示している。これらのことはエチレンの生成がイボメアマロンを含むフランテルペン類の生成と同様に菌の侵入の度合に比して生産されることを示唆している。

s strain 接種一定時間前に *c* strain あるいは *p* strain を接種すると *s* strain の侵入がおさえられる。

Fig. 2. Ethylene production in the stem tissue infected by each strain of *C. fimbriata* and in the wounded stem tissue. S, C and P: sweet potato strain, coffee strain and prune strain, respectively. W: wounded tissue.

Fig. 3. Ethylene production in various tissues which were pre-inoculated with coffee strain for various periods and then inoculated with sweet potato strain. S: tissue infected by sweet potato strain. C: tissue infected by coffee strain. S+C: tissue infected by both sweet potato and coffee strains. C₁, C₂, C₃, C₄ and C₅: tissues subjected to pre-inoculation (23 hr, 10 hr, 5 hr, 3 hr and 1 hr before, respectively) with coffee strain and then inoculated with sweet potato strain.

Fig. 4. Ethylene production in various tissues which were subjected to pre-inoculation with prune strain for various periods and then inoculated with sweet potato strain. S: tissue infected by sweet potato strain. P: tissue infected by prune strain. S+P: tissue infected by both sweet potato strain and prune strain. P₁, P₂, P₃, P₄ and P₅: tissues subjected to pre-inoculation (28 hr, 10 hr, 6 hr, 3 hr and 1 hr before, respectively) with prune strain and then inoculated with sweet potato strain.

エチレンの生成を上述べたように菌の侵入の度合に対応するとみなすならば、エチレンの生成を菌の侵入の指標として考えることができる。このような観点から *s* strain の侵入阻止に対する *c* あるいは *p* strain の影響を、エチレンを測定することにより調べた。Fig. 3 は *s* strain, *c* strain を接種した組織 (図中の S, C), *s* strain と *c* strain を同時感染させた組織 (S+C) および *c* strain を接種してから 23 時間後、10 時間後、5 時間後、3 時間後、1 時間後にそれぞれ *s* strain を接種した組織 (それぞれ C₁, C₂, C₃, C₄, C₅) でエチレンがインキュベーションの時間とともにどのように生成されてくるかを調べたものである。*s* strain 接種組織に比して *c* strain 接種組織ではエチレン生成はいちじるしく低く、また前もって *c* strain を接種した組織では一定時間後に *s* strain を接種してもエチレンの生成が顕著に阻害されることが示された。*c* strain を *s* strain と同時感染 (*c* と *s* の胞子の等量混合液で濃度は全体で 10⁸/ml のものを接種した) しても約 20 % の阻害が現われた。肉眼で観

察した *s* strain の内部への侵入、気菌糸の生育の差はエチレンの生成量とよく一致した対応を示していた。すなわち *s* strain の生育、侵入の大きいものほどエチレンの生成量は高かった。同様な結果が *p* strain によっても起こされた (Fig. 4)。すなわち前もって *p* strain を接種した組織ではのちに *s* strain を接種しても菌の侵入はおさえられ、エチレンの生成は阻害されている。ただし *p* strain 接種組織ではいちじるしいカルスが表面にできるが、かなり後期になってカルスの中にわずかなづつ *s* strain の侵入がみられる。したがって後期になってエチレンの生成が増加する傾向にある (Fig. 4 の P₁, P₂ など)。 *c* strain, *p* strain 感染による阻害効果は単なる切断処理の影響によるものではないことが Fig. 5 に示される結果によって明らかである。*s* strain を接種する以前に前もって切片をインキュベートしておいて一定時間後に *s* strain を接種した場合、多小の阻害効果があらわれるが、これは処

Fig. 5. Ethylene production in various tissues which were subjected to previous wounding for various periods before infection by sweet potato strain.

S: tissue infected by sweet potato strain.
W₁, W₂, W₃, W₄ and W₅: tissues subjected to wounding (29 hr, 10 hr, 6 hr, 3 hr and 1 hr before, respectively) and then inoculated with sweet potato strain.

理時間と対応するものではないしあまり大した効果を示していない (Fig. 5)。Fig. 3, 4, 5 において *s* strain 接種後 140 時間後のエチレン生成量について前もって一定時間前に *c* strain 接種, *p* strain 接種, 切断処理がどのような阻害効果をもたらすかを示したのが Fig. 6 の曲線である。たとえば *c* strain の阻害効果についてはつぎのように計算されたものである。Fig. 3 で S-C の値を 100 とした場合に (S+C)-C, C₅-C, C₄-C, C₃-C, C₂-C, C₁-C が S-C に対して何%になっているか, いいかえればその阻害率は何%であるかが求められた。Fig. 6 の *c* strain を接種した組織 (曲線 C) では *c* strain 接種後かなり短時間のうちに *s* strain 感染の阻害効果をもちうるようになる。たとえば *c* strain 接種後 1 時間後に *s* strain を接種するとエチレンの生成率は 50% 阻害される。これに対して *p* strain の阻害効果は弱い。50% 阻害率を示すのには *p* strain 接種後 5.5 時間必要である。一方切断による影響は若干あらわれているが, その時間に対する規則性はみられない。このエチレン生成の阻害, いいかえれば *s* strain の侵入の阻止はなにによって由来するのかははっきりわからないが, *c* strain

Fig. 6. Inhibitory effect of pre-inoculation with coffee or prune strain, or of wounding prior to inoculation, on the ethylene production in the tissue infected with sweet potato strain.

Inhibition per cent of ethylene production by the pre-inoculation with coffee strain, for example, was calculated as follows: The amount of ethylene produced within 140 hours after inoculation with sweet potato strain in each tissue (C₁-C, C₂-C, C₃-C, C₄-C and C₅-C in Fig. 3) was divided by that of S-C (in Fig. 3) and then multiplied by 100.

あるいは *p* strain の感染によりなんらかの *c*, *p* それぞれの strain 自身に対する阻止因子が形成され, それら阻止因子がそれぞれ *s* strain の侵入阻止に働いているものと推定している。

考 察

すでに Stahmann²⁶⁾, Imaseki¹⁷⁾ らが報告したようにサツマイモ塊根に *s* strain を接種すると菌の侵入, 増殖に伴って宿主であるサツマイモの罹病組織から多量のエチレンが生成される。Stahmann らは生成したエチレンが宿主の代謝活性を高め, ペルオキシダーゼの増加を誘導し, 生じたペルオキシダーゼは宿主の病原菌に対する抵抗性の反応と密接に関係していると考えている²⁶⁾。Chalutz らは宿主を異にする黒斑病菌をサツマイモ塊根組織に接種してエチレンの生成をみた⁷⁾。黒斑病菌自身もエチレンを生成するが, サツマイモ塊根に接種した場合の方がはるかに多量のエチ

レンが作られる。Chalutz らの結果* は著者らの結果と同様であり、病原性の強い菌を接種した場合の方がエチレンの生成が大きいことを報告している。植物体からのエチレンの生成は病原菌の侵入がなくとも、傷害を与えただけで、また薬剤を与えても引き起こされる¹⁶⁾。ただし病原菌の侵入により物理的あるいは化学的刺激が絶えず一定の強さをもって与えられているためと思われる。著者らはすでに病原性の異なる strain をサツマイモ塊根に接種した際の菌の侵入の様子、イボメアマロンをはじめとするフランテルペン類の生成などについて報告した¹³⁾。これらの結果はエチレン生成の様相とかなりよい一致を示している。すなわち *s* strain 感染組織ではフランテルペン類の生成はいちじるしく高く、*c* strain 感染組織は相当低く、*p* strain 感染組織はさらに低くなりこれは菌の侵入の程度と平行している。したがってフランテルペン、エチレンなどの生産は菌が宿主内部に侵入する度合により大きく左右されるものと考えられる。

Fig. 7. Patterns of polyphenols production in tissue infected by each strain and in wounded tissue.

Polyphenols contents in every layers of 1 mm thickness (1, 2, 3, 4 and 5) taken from inoculated or cut surface to 4 or 5 mm inside were determined. The amounts of polyphenols were calculated on the basis of standard curve prepared by using known amounts of chlorogenic acid.

* われわれは *Phytopathology* に報告された Chalutz らの結果をこの原稿準備中に知った。

一方クロロゲン酸をはじめとするポリフェノール類は感染組織においていちじるしく増加するが、切断組織(傷害組織)においてもかなりの量の生成がみられるし、また病原性の異なる strain を接種した場合も程度の大小はあるにせよ量的にはいちじるしく異なるものではない(Fig. 7)。したがってサツマイモ塊根が黒斑病菌に感染した際に生成する異常代謝産物の中でイボメアマロン、エチレンなどの物質とポリフェノールとは生成に対する誘導機作の面から異なった様式が考えられる。Stahmann らはサツマイモの罹病性品種(Jersey Orange, Julian)にあらかじめ非病原性の黒斑病菌を接種し、その2日後に病原性の strain(サツマイモ黒斑病菌)を接種すると後者の感染が強くおさえられることをみいだした。彼らは非病原性菌をあらかじめ接種した効果として、エチレンの生成とそれに続くペルオキシダーゼの誘導を考えている。著者らは Stahmann らと質的にはかなり異なった系を用い(すなわち宿主としては中抵抗性の農林1号を用いている)、非病原性菌接種による病原性菌の感染阻止効果をエチレン生成を指標にしてこまかく調べた。著者らの実験においても非病原性菌(*c* strain, *p* strain)の前感染によって相当程度に病原性菌(*s* strain)の侵入阻止がみいだされた。とくに *c* strain の前処理はいちじるしい作用を示した。これらの結果の原因を説明するためには Stahmann らが述べているような考え方でうまくあてはまらないように思われる。なぜならば *c* strain, *p* strain の24時間以内の感染組織によるエチレンの生成は少なく(とくに *p* strain は非常に少ない)、またペルオキシダーゼの活性増加は *c* strain 感染組織, *p* strain 感染組織と切断組織においてほぼ同様な程度を示している(Fig. 8)。われわれはつぎのように考えている。非病原性菌を接種した場合これらの菌が細胞へ侵入すると宿主の細胞と特異的にかつすみやかに反応し、一連の相互作用の結果として褐変層が形成される(この褐変化の過程でポリフェノール、ポリフェノールオキシダーゼ、ペルオキシダーゼが働いていると思われる)。褐変層の物理的障壁あるいは宿主細胞で作られるある種の阻止物質の作用により菌の侵入、生育がおさえられる(われわれはこれらの阻害作用をもつものを総称して実体ははっきりしないが阻止因子と呼びたい)。このようにあらかじめ非病原性菌の感染によって作られた場(阻止因子が形成された場)に *s* strain が接種されると *s* strain の侵入菌糸の生長がおさえられる結果、*s* strain のより一層の侵入の阻害がおこるように思われる。われわれ

Fig. 8. Peroxidase activity of healthy tissue (fresh tissue), wounded tissue and the tissue infected by sweet potato, coffee or prune strain.

In the later two cases, peroxidase was extracted from the tissue one day after inoculation or cutting.

は今までの研究でしばしば *c* strain や *p* strain のようなサツマイモに病原性の弱い黒斑病菌がサツマイモに対してなぜに深く侵入できないかということを考えてきた。これまでに述べてきたように *c* strain や *p* strain の侵入阻止に対しておそらく第一義的に関与している反応は上記のように非病原性 strain とサツマイモ細胞の特異的な相互作用ではないかと思われる。エチレンやフランテルペン類などの物質は菌侵入の結果それに対応して宿主細胞で生成されるもので、これらの物質、少なくともエチレンは非病原性菌の侵入の抑止力として働いている可能性はきわめてうすい。しかしながらペルオキシダーゼなどの酵素誘導や、エチレン、フランテルペン類、クマリン類等の生産、蓄積の機構は抵抗性や罹病性のメカニズムを解明するために十分有用であろうと思われる。

なお strain に対する防御反応はサツマイモの品種により異なることがわかっており、その場合にその程度はフランテルペン類の生成量に比例することもわかっている。たとえば農林 10 号は農林 1 号よりも大で、農林 1 号は農林 4 号(または 5 号)よりも大である²⁷⁾。この結果は、上に述べた 宿主-寄生者相互関係の防御反応の範囲のある一部を扱っているものと理解される

べきであろう。

摘 要

宿主を異にする 3 種類の黒斑病菌(サツマイモ黒斑病菌, コーヒー黒斑病菌, スモモ黒斑病菌)をサツマイモ塊根および茎に接種して, 宿主の感染組織からのエチレンの生成量を調べた。サツマイモ黒斑病菌感染組織ではいちじるしい量のエチレンが生成されたが, コーヒー黒斑病菌感染組織では生成量はかなり低く, スモモ黒斑病菌感染組織ではさらに生成量は少なかった。これらの結果は著者らがすでに報告したようにイポメアロンを含むフランテルペン類の生成がサツマイモ黒斑病菌感染組織でもっとも高く, コーヒー黒斑病菌感染組織ではかなり低く, スモモ黒斑病菌感染組織ではもっとも少ないという結果とよく似ている。すなわちエチレンの生成はフランテルペン類の場合と同様に病原性の強い菌を接種した組織ほど高いことを示している。エチレン生成は菌の侵入, 気菌糸の生育の度合とよく対応していることから, エチレンの生成量を菌の侵入, 生育の度合をあらわす 1 つの指標とした。中抵抗性の農林 1 号を宿主に用いてあらかじめコーヒー黒斑病菌, スモモ黒斑病菌を接種したのちにサツマイモ黒斑病菌を接種すると, サツマイモ黒斑病菌の侵入がおさえられることがわかった。サツマイモ黒斑病菌侵入阻止効果はコーヒー黒斑病菌の前感染により非常に強くあらわれる。サツマイモ黒斑病菌の接種 1 時間前にコーヒー菌を接種することにより 50% の阻止(エチレン生成量の測定から)がみられた。これら非病原性菌の前感染による病原性菌の感染阻止機構について考察した。同時にこの問題と関連してなぜ非病原性菌が宿主の表層にとどまり内部に深く侵入できないかということについて推察を行なった。

この研究を行なうにあたり種々討論に加わり, 助言を与えて下さった名古屋大学農学部酒井慎吾氏, 京都大学農学部滝口洋佑氏に感謝する。

引 用 文 献

1. 赤井重恭・滝口洋佑・瓜谷郁三 (1968). 日植病報, 34: 386.
2. 赤井重恭・滝口洋佑・瓜谷郁三・兵藤 宏 (1969). 同上 35: 94-95.
3. Akazawa, T., Umemura, Y. and Uritani, I. (1957). Bull. Agr. Chem. Soc. Jap. 21: 192-196.
4. Akazawa, T., Uritani, I. and Akazawa, Y.

- (1962). Arch. Biochem. Biophys. 99 : 52-59.
5. Akutsu, K., Imaseki, H. and Uritani, I. (1966). Bot. Mag. Tokyo 79 : 644-653.
6. Asahi, T., Honda, Y. and Uritani, I. (1966). Plant Physiol. 41 : 1179-1184.
7. Chalutz, E. and Devay, J. E. (1969). Phytopathology 59 : 750-755.
8. Clare, B., Weber, D. J. and Stahmann, M. A. (1966). Science 153 : 62-63.
9. Hyodo, H. and Uritani, I. (1965). J. Biochem. 57 : 161-166.
10. Hyodo, H. and Uritani, I. (1966). Plant Cell Physiol. 7 : 137-144.
11. Hyodo, H. and Uritani, I. (1969). *Ibid.* 10 : 891-897.
12. Hyodo, H., Uritani, I. and Akai, S. (1968). Phytopathology 58 : 1032-1033.
13. Hyodo, H., Uritani, I. and Akai, S. (1969). Phytopath. Z. 65 : 332-340.
14. Imaseki, H. and Uritani, I. (1964). Plant Cell Physiol. 5 : 133-143.
15. Imaseki, H., Uchiyama, M. and Uritani, I. (1968). Agr. Biol. Chem. 32 : 387-389.
16. Imaseki, H., Uritani, I. and Stahmann, M. A. (1968). Plant Cell Physiol. 9 : 757-768.
17. Imaseki, H., Teranishi, T. and Uritani, I. (1968). *Ibid.* 9 : 769-781.
18. Kanazawa, Y., Shichi, H. and Uritani, I. (1965). Agr. Biol. Chem. 29 : 840-847.
19. Kawashima, N. and Uritani, I. (1965). Plant Cell Physiol. 6 : 247-265.
20. Kawashima, N., Hyodo, H. and Uritani, I. (1964). Phytopathology 54 : 1086-1092.
21. Minamikawa, T. and Uritani, I. (1964). Arch. Biochem. Biophys. 108 : 573-574.
22. Oshima, K. and Uritani, I. (1968). Agr. Biol. Chem. 32 : 1146-1152.
23. Sakai, S. (in preparation)
24. Smith, W. H., Meigh, D. F. and Parker, J. C. (1964). Nature 204 : 92-93.
25. Stahmann, M. A. (1967). In The Dynamic Role of Molecular Constituents in Plant-Parasite Interaction (Mirocha, C. J. and Uritani, I. eds.). Bruce Publishing Co., St. Paul. pp. 357-372.
26. Stahmann, M. A., Clare, B. G. and Woodbury, W. (1966). Plant Physiol. 41 : 1505-1512.
27. Uritani, I. (1961). In Symposium of Plant Phenolic Substances (Johnson, G. and Geisman, T. A. eds.). pp. 98-124.
28. Uritani, I. and Stahmann, M. A. (1961). Plant Physiol. 36 : 770-782.
29. Weber, D. J. and Stahmann, M. A. (1966). Phytopathology 56 : 1066-1070.
30. Weber, D. J., Clare, B. and Stahmann, M. A. (1967). *Ibid.* 57 : 421-424.
31. Webster, R. K. and Butler, E. E. (1967). Canad. J. Bot. 45 : 1457-1467.
32. Williamson, C. E. (1950). Phytopathology 40 : 205-208.