水田におけるイネ紋枯病菌個体群構造の年次推移

郭 慶元¹・小笠原崇文²・荒川 征夫³・稲垣 公治^{3*}

ABSTRACT

GUO, Q.¹, OGASAWARA, T.², ARAKAWA, M.³ and INAGAKI, K.^{3*} (2003). Annual changes in the number of vegetative compatibility groups of rice sheath blight fungus, *Rhizoctonia solani* AG-1 (IA), in a paddy field. Jpn. J. Phytopathol. 69: 212-219.

Rhizoctonia solani AG-1 (IA), the causal agent of rice sheath blight, was isolated from lesions on late-stage rice plants in a paddy field (area: ca. 7 a) from 1990 to 1994 and in 2000. Field isolates were tested for annual changes in the number of vegetative compatibility groups (VCGs) as determined by the barrage zone reaction in face-to-face culture (malt extract agar) of isolates. A total of 605 isolates comprised 131 vegetative compatibility groups. Of the 15 to 27 VCGs obtained in each of the sampling years, 73 to 85% (11~23 VCGs) were new in the respective year, and the remainder (4~6 VCGs) had been detected in previous years. Five (22%) of 23 VCGs in 2000 were detected in 1990-1991. As to the extent of VCG distribution within a field, 83 (63%) of the 131 VCGs detected were found in a single plot, and seven VCGs (5%) were in 10~22 plots, equivalent to a quarter to half of the field area. Compared to VCGs surviving 1 year, those surviving 2 or more years were more widespread in their field distribution. Many of the VCGs found more than 1 year were distributed in plots that were generally close to each other.

(Received September 25, 2002; Accepted March 12, 2003)

Key words: *Rhizoctonia solani* AG-1 (IA), vegetative compatibility groups, rice plant, paddy field.

緒 言

わが国の稲作栽培において、イネ紋枯病はいもち病とならぶ重要病害であり、その発生は作付面積の40-50%に及んでいる(堀, 1991). 紋枯病は *Rhizoctonia solani* Kühn AG-1 (IA) によってひき起こされ、主にイネ葉鞘上に形成される菌核が本病の第一次伝染源として重要な役割を果たしている(堀, 1991; Ou, 1984). 紋枯病の水田内における発生と病原菌の密度には密接な関係があることが報告されているが(岩田, 1964), 近年、病原菌の個体群構造に関する研究も進められている. 糸状菌の個体群構造の研究においては、圃場から採集された菌株間で体細胞和合性(vegetative compatibility: VC)を調査し、VCGの分布を論じた研究例が多い. これまでに、各種 *Rhizoctonia* 属菌や *Sclerotium* 属菌個体群の水田における空間的構造が

調査されている(稲垣, 1990; 稲垣・内記, 1987; 生越・宇井, 1983). このような VCG の調査により圃場での病原糸状菌における種内の遺伝的多様性(diversity)やその分布状況を知ることができ、さらに、特定の菌株あるいは VCG を追跡することが可能である. 紋枯病菌の場合、水田(7-10 a)に14-41種類の VCG またはクローンが存在していることが報告されている(Inagaki, 1998; 生越・宇井, 1983). 著者らは前報(Inagaki, 1998)において水田における紋枯病の発生、病原菌の越冬後における残存、残存後のイネでの発病、の3点に関して個体群構造の推移を報告した. 本報では、1990年から1994年の5年間にわたる水田での紋枯病の発生状況と紋枯病菌の分布との関係を詳細にみるために、紋枯病菌を多数分離し、それらの VCG を類別することによって、その多様性、年次変動、二次元分布での特徴について調査し、紋枯病菌の種内変異について考

¹ 新疆農業大学農学部(830052 中国烏魯木市南昌路52号) Xinjiang Agricultural University, Nanchang Rd. Urumuqi, Xinjiang 830052, China

² 農水省横浜植物防疫所(〒231-0801 横浜市中区新山下1-16-10) Yokohama Plant Quarantine Station, Ministry of Agriculture and Forestry, Naka, Yokohama 231-0801, Japan

³ 名城大学農学部(〒468-8502 名古屋市天白区塩釜口1-501) Faculty of Agriculture, Meijo University, Tenpaku, Nagoya 468-8502, Japan

* Corresponding author (E-mail: inagakik@ccmfs.meijo-u.ac.jp)

察した。さらに、紋枯病菌の水田における10-11年間にわたる長期残存についても調べた。

材料および方法

調査水田と調査年次 紋枯病を採集した水田は、愛知県愛知郡東郷町内の1水田で、面積は約7aである。病斑の採集は1990年から1994年、および2000年に行った。本調査水田を含めて、この地域一帯では、1995年以前はイネ品種「葵の風」が、1996年以降は「祭り晴れ」が栽培されている。両品種は紋枯病に対して感受性である。また、1990年から1994年には6月から8月にかけて紋枯病を含めた病害虫の一斉防除が3回実施されていたが（薬剤：フルトラニル、バリダマイシン）、1998年から廃止された。イネの出穂期は8月下旬で収穫期は10月上中旬であった。調査水田ではイネの収穫後、12月と翌春の4月、田植前の5月の計3回耕起が行われている。

病斑の採集と菌分離 収穫1-2週間前の9月下旬に、水田内の40地点から紋枯病病斑を採集した。各地点間の距離は約5mで、1地点の大きさは約1m×1m（3-4条）で、イネ株数にして約20株である。紋枯病発生が確認された地点では、それぞれの地点につき発病茎を最大10本採集した。紋枯病の発生株数が多い地点では、多くのイネ株から発病茎を1-2本ずつ採集し、少ない地点ではイネ1株から数本のイネ茎を採集した。

病斑部からの紋枯病菌の分離には、病組織片を1%アンチホルミン液で3-4分間表面消毒し滅菌水で洗浄後、これを50ppmストレプトマイシン添加素寒天平板培地上に置床した。1地点あたりの供試病斑数は最高10個とした。これら病組織片より生育した菌糸をジャガイモ煎汁寒天（PSA斜面）培地に移植し、28℃で10-14日間培養した。分離菌株の同定は、主として本学農学部植物病理学研究室保存の既知の紋枯病菌と菌そう形態を比較することにより

行った。また、一部の分離菌株については素寒天平板培地上で既知菌株と対峙培養し、菌糸融合群（AG）の確認を行った。

VCG (vegetative compatibility group) の判定

VCGの判定は前報（Inagaki, 1998）に準じて行った。径9cmペトリ皿内の麦芽エキスイ寒天（麦芽エキス20g、ペプトン10g、グルコース20g、寒天18g）平板上に紋枯病菌5または6菌株を対峙し30℃で培養した。7-10日後、菌株間の菌そう接触部における境界線（barrage zone; Worrall, 1997）形成の有無を観察した。実験は2-4回繰り返し、境界線が形成されない場合には相互に接する2菌株は同一のVCGとし、境界線が確認される場合には2菌株は異なるVCGとした。この評価基準に基づいて各地点の分離菌株内のVCG構成を調べた。各VCGの年次間の異同については、1990年から1994年の5年間はすべての年次で、また2000年に得られたVCGは1990年と1991年に得られたVCGとの間で調べた。なお、1990年から1994年のVCGの表現法については、確認した年次が分かるように3桁の数字（008=1990年のNo. 8, 219=1992年のNo. 19）で、2000年のVCGについては2-15（2000年のNo. 15）で表した。同一年次内の異なる地点や年次間で同一と確認されたVCGは共通VCG（common VCG）と呼称し、このうち年次間での共通VCGは図内に袋文字（008, 215）で示した。なお、本実験での1991年と1992年のVCG数は前報（Inagaki, 1998）の調査結果を一部改良して利用した。

結 果

分離地点数、分離菌株数およびVCG数

1990-1994年および2000年における調査で水田内の40地点中、紋枯病の発生が認められた地点は22-35地点（55-88%）であった（Table 1）。これらの地点から紋枯病菌が

Table 1. The number of vegetative compatibility groups (VCGs) of *Rhizoctonia solani* AG-1 (IA) and their distribution in a paddy field

Year surveyed	Number of			Distribution (Number of VCGs)													
	Diseased plots	Isolates	VCGs	Number of plots													
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	22	
1990	27	74	21	11	6	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
1991	31	82	27	19	4	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	
1992	30	85	27	22	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	
1993	22	108	15	11	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
1994	25	103	18	12	1	2	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	
2000	35	153	23	8	6	0	2	4	1	0	1	0	0	1	0	0	
Total	40 ^{a)}	605	131	83	20	7	4	5	2	0	2	1	1	4	1	1	

a) Total field plots surveyed in the field (see Fig. 1).

1990-1994年には毎年74-108菌株, 2000年には153菌株, 計605菌株が分離された. VCG に類別すると1990-1994年には毎年15-27種類, 2000年には23種類の VCG が認められた.

VCG 数の変動と残存期間

1990年から1994年までの連続した5年間における VCG 数の変動, さらに1990-1991年と2000年との間での VCG 数の変動をと共に Fig. 1 に示した. 調査年次のいずれも, その年に初めて確認される VCG 数が全体の73-85% を占めた. すなわち, 前年以前に確認された共通 VCG の全 VCG 数に占める割合は, いずれの年も30%未満 (1991年: 15%, 1992年: 22%, 1993年: 27%, 1994年: 22%) であった. また, 1990-1994年の各調査年次内で初めて確認された VCG 数のうち翌年以降に確認される VCG 数の割合については, 1990年: 5-19% (21種類のうちの1-4種類), 1991年: 4-13% (23種類のうちの1-3種類), 1992年: 10% (21種類のうちの2種類), 1993年: 18% (11種類のうちの2種類) であった. 1990年と2000年での共通 VCG は001, 006, 015の3種類 (14%), 1991年と2000年では001, 105, 116の3種類 (11%) であった.

VCG の分布

1991年から1994年までの調査において, 毎年初めて確認された11-23種類のすべての VCG が水田内で分布する範囲は水田全体の20-65% (平均43%) であったが, 前年度以前に確認された共通 VCG に関しては, その数が4-6種類と少なかったにもかかわらず水田全体の35-65% (平均48%) と高率に分離された (Table 2).

1 地点あたりの VCG 数は1990年の011, 020のように1種類である場合が43%を占め, 2種類の場合は39%, 4種類以上の場合は4%であった (Table 3). 1 地点で採集さ

Fig. 1. Change in composition of vegetative compatibility groups (VCGs) of *Rhizoctonia solani* AG-1 (1A) in a paddy field (area: 7a) in 1990-2000. Composition of VCGs in 2000 were compared with those from 1990 and 1991. Each three-digit number corresponds to the VCG, and VCGs in open fonts, i.e., 001, are those that were common among different years. VCGs, e.g., 201-221 in 1992 and 401-414 in 1994, shown under the lower horizontal lines are those that were not detected in previous years. a) Total VCGs.

Table 2. Comparison of distribution frequency of new and old vegetative compatibility groups (VCGs)^{a)} of *Rhizoctonia solani* AG-1 (1A) in a paddy field

Year	Number of diseased plots	New VCGs ^{a)}			Old VCGs		
		No. ^{b)}	Plots ^{c)} (%)	Distri. ^{d)}	No.	Plots (%)	Distri.
1991	31	23	26	65.0	4	15	37.5
1992	30	21	17	42.5	6	26	65.0
1993	22	11	8	20.0	4	21	52.5
1994	25	14	18	45.0	4	14	35.0
Total	108	69	69	43.1	18	76	47.5

a) New VCGs: VCGs that were not detected in the previous 1-5 years; old VCGs: VCGs that were detected in previous years.

b) The number of new VCGs.

c) The number of plots with new VCGs.

d) Distribution frequency (%) of new VCGs within a field: [No. of plots with new VCGs / total VCGs (40) surveyed] × 100.

Table 3. Number of vegetative compatibility groups (VCGs) of *Rhizoctonia solani* AG-1 (IA) within one plot in a paddy field

Number of VCGs per plot	Number of plots							(%) ^{a)}
	1990	1991	1992	1993	1994	2000	Total	
1	15	16	15	9	7	11	73	(42.9)
2	11	9	9	9	13	15	66	(38.8)
3	1	4	4	3	5	7	24	(14.1)
4	0	2	1	1	0	0	4	(2.4)
5	0	0	0	0	0	1	1	(0.6)
6	0	0	1	0	0	1	2	(1.2)
Total	27	31	30	22	25	35	170	(100.0)

a) (Total number of plots where the respective VCGs per plot were detected) / (total number of plots where all of the VCGs were detected) × 100.

れた VCG は最大で 6 種類であった。また、1 種類の VCG が占める地点は最大で 22 地点 (1993 年の 201) に及んだが、調査年次中にみられた 131 VCG (年次間で共通 VCG は重複) のうち 63% にあたる 83 種類は 1 地点のみから分離され、15% にあたる 20 種類は 2 地点から分離された (Table 1)。さらに、1990 年から 1993 年に確認された 90 VCG について分布をみたところ、単一の調査年次にのみ確認された VCG は平均 1.3 地点、2 年間以上にわたって確認された VCG の場合は 4.0 地点であり、両者間に有意な差 ($p=0.01$) が認められた (Table 4)。

調査年次のうち 1990-1994 年において確認されたすべての VCG の水田における分布状況を Fig. 2 に、また 2000 年に確認された VCG の分布状況を Fig. 3 に示した。共通 VCG が隣接する複数の地点 (地点間の距離が 10 m 以内) で認められた場合は、それらを破線で結んで図示した。同一年次内で共通 VCG が複数の地点で確認される場合、1990 年の 005、1991 年の 120 等のように 25-35 m 離れていることもあったが、1990 年の 007 が水田の上辺部左隅の 2 地点、018 が下辺部右隅の 3 地点、2000 年の 2-07 が中央上部の 5 地点にみられたように、互いに隣接する地点でみら

れることが多かった。また、共通 VCG が 6 地点以上と広い範囲に確認される場合も、たとえば 1991 年の 107 が中央部近くの 6 地点、1992 年の 004 が上辺部右側の 10 地点、1994 年の 402 が左辺部に沿った 6 地点でみられたように、やはり隣接していることが多かった。異なる年次間において共通 VCG が確認される地点は、たとえば 004 が 1990 年には上辺部右側 (2 地点) と中央部下側 (4 地点)、1991 年には中央部左側 (1 地点)、1992 年には右辺部上側 (10 地点)、1993 年には右辺部右隅 (1 地点)、中央部近く (1 地点) および下辺部 (1 地点)、1994 年に上辺部左側 (6 地点) に、それぞれみられたように年次ごとに異なっている場合が多かった。

考 察

糸状菌における体細胞相合性は、PDA やオートミール寒天培地上で菌株を対峙培養した際に形成される barrage zone (demarcation line, antagonic zone) の有無によって判定され、遺伝的に異なる菌株を識別するのに利用されている (Adams and Roth, 1967; Sonoda *et al.*, 1982; Worrall, 1997)。このようにして区別された菌株グループは植物病原菌の種類や研究者によって名称が異なり、VCG (Inagaki, 1998; Julian *et al.*, 2000; Proffer and Hart, 1988), interaction group (Punja and Grogan, 1983), clone (生越・宇井, 1983), strain (Inagaki, 1996; 稲垣・磯村, 1992) などと呼称されているが、紋枯病菌では clone (生越・宇井, 1983) または VCG (Inagaki, 1998; Julian *et al.*, 2000) が用いられている。VCG 調査に基づいた本実験の場合、約 7 a の水田に毎年 15-27 種類の VCG が確認され、さらに水田において紋枯病をひき起こしている紋枯病菌は、その VCG からみて、毎年認められる全 VCG のうちの約 73-85% がその水田にとって新規のものであり、残りの 15-27% が前

Table 4. Comparison of distribution of vegetative compatibility groups (VCGs) of *Rhizoctonia solani* AG-1 (IA) surviving 1 year with those surviving two or more years in a paddy field

Survival periods of VCGs ^{a)}	Number of VCGs	Number of plots	
		Mean	Range
1 year	62	1.3 a ^{b)}	1-4
2 or more years	28	4.0 b	1-22

a) VCGs in 1990 to 1993 were examined.

b) Values followed by the different letters within the same column are significantly different according to Student's *t* test ($p=0.01$).

Fig. 2. Changes in spatial distribution of vegetative compatibility groups (VCGs) of *Rhizoctonia solani* AG-1 (1A) in a paddy field (area: 7a) in 1990-1994. A total of 40 plots, each covering around 20 rice hills, was surveyed for VCGs, each separated by ca. 5 m. Common VCGs within a year are enclosed with a broken line when detected at a distance not more than 10 m from each other. See Fig. 1.

Fig. 3. Changes in spatial distribution of vegetative compatibility groups (VCGs) of *Rhizoctonia solani* AG-1 (1A) in a paddy field (area: 7a) in 2000. Common VCGs and VCGs 2-01 - 2-06 were shown in the left and VCGs 2-07 - 2-18 in the right. See Figs. 1 and 2.

年までに既に存在しているものであることが分かった。紋枯病菌の水田における多様性は生越・宇井 (1983) が報告しているが、本実験においても VCG の多様性が確認された。また、複数の年次にわたって分離された VCG (共通 VCG) のうちには、途中の年次で認められない (1995-1999 年は不明) 場合があるものの、10-11 年にわたって存在するものがある (VCG: 001, 006, 015, 105, 116) ことが本実験によって初めて確認された。これらの VCG は必ずしも毎年確認できなかったが、病斑の採集の際に抽出標本に含まれなかったことが必ずしもその VCG の不在を示すものではない。また、これらの VCG が調査水田には存在しなくても他の隣接する水田に存在していた可能性もある。

病原菌の水田における個体群構造については、これまで紋枯病菌、赤色菌核病菌、褐色菌核病菌および灰色菌核病菌の調査例がある (稲垣, 1990; 稲垣・内記, 1987; 生越・宇井, 1983)。これらの調査によると、約 70-80% の VCG は 1 地点のみに見られること、また複数の地点に分布する VCG の場合も水田内の隣接した地点に集中して存在する場合が多いことが示されている。紋枯病菌でも、131 種類の VCG のうち 63% (83 種類) が 1 地点のみに見られ、ま

た共通 VCG は互いに隣接した 2-5 ヶ所で坪状に分布している場合が多かった。さらに、単一年にしかみられなかった VCG は 2 年以上みられた共通 VCG と比べて分布範囲が小さかった。共通 VCG の分布範囲は年次によって大きさや場所が異なる場合が多かった。これは他の VCG による影響のためかもしれないし、また収穫後から翌年の田植までに行われる数回の耕起による土壌かく乱と田面に浮上した菌核の移動に起因することもあると考えられる。

近年、*Rhizoctonia solani* (有性世代 *Thanatephorus cucumeris*) の 2, 3 の菌糸融合群に関して、植物体での発病に担子孢子が重要な役割を果たしていることが指摘されている (Huang *et al.*, 2000; Naito, 1996)。イネの紋枯病菌においても担子孢子による発病が確認されている (深津ほか, 1960; 宮坂ほか, 2001)。本研究において、毎年、多数の新しい VCG が出現していることが明らかとなったが、新しい VCG の出現には担子孢子的形成とそれによる発病が関係している可能性が考えられる。別な要因として、隣接水田や畦畔の雑草から異なる VCG の菌核が水の出入りによってもって侵入した (Hashiba *et al.*, 1972) ことが考えられる。また、VCG の中には広範囲に分布するものと 1 地点にしか見られないもの、長期間にわたって生存

するものと単年次にしか見られないものがあるが、この理由としては、菌核の形成能力、イネに対する病原性あるいは紋枯病防除剤に対する感受性がVCG間で異なる可能性などが考えられる。紋枯病菌は菌株間でイネに対する病原性や培養型が異なることが指摘されていることから(Chang *et al.*, 2000; 羽柴ほか, 1974; 野中ほか, 1979), 病原性と水田での残存期間や分布との間で関係があるのか、さらに検討する必要がある。

以上のように、水田内における紋枯病発生には毎年異なる多数のVCGが関与していて、それらの大部分は水田に新規に出現したものであることが判明した。また、一部のVCGは水田内で長期間残存することも明らかとなった。今後、1水田のみでなく、その周囲に隣接する水田も含めた多くの近隣水田について調査を進めることにより、紋枯病菌の動態についての情報が多く得られると考えられる。

摘 要

1990-1994年および2000年に、約7aの水田内の40地点でイネ紋枯病菌菌株を採集した。体細胞和合性(vegetative compatibility)に基づいた個体群調査を行い、年次別のVCGの推移をみた。毎年、15-27種類のVCGが確認され、それらのうち約73-85%(11-23種類)がその水田に初めてみられるVCGで、前年以前に見られたVCGは約15-7%(4-6種類)と少なかった。2000年に確認された23種類のVCGのうち5種類(22%)は1990-1991年に既にその存在が確認されたものであった。また、調査期間中に確認された全VCG(131種類)のうち83種類(63%)が1地点のみに分布したが、水田の25-55%に及ぶ10-22地点と広範囲に分布するVCGも7種類(5%)あった。水田内で単年次にしか見られなかったVCGに比べて、2年以上残存するVCGは水田内での分布範囲が広がった。複数地点にわたって分布する共通VCGは、水田内に数ヵ所で坪状に確認される場合が多かった。

謝 辞

本実験の遂行には、名城大学ハイテクリサーチセンターの研究補助を一部受けた。ここに深謝の意を表する。

引用文献

Adams, D.H. and Roth, L.F. (1967). Demarcation lines in paired cultures *Fomes cajanderi* as a basis for detecting genetical distinct mycelia. *Can. J. Bot.* 45: 1582-1589.
Chang, C.H., Lin, Y.Z., Chang, F.L., Liu, F.L. and Chen, L.C. (2000). The diversity of the rice sheath blight pathogens in Taiwan. p. 43, *In Abstr.*, Third International Symposium

on *Rhizoctonia*, Taichung, Taiwan.
深津量栄・柿崎 正・平山成一 (1960). 稲紋枯病の担孢子による二次伝染に関する研究. 高知県農試研報 2: 26-38.
羽柴輝良・茂木静夫・八木貞子 (1974). 全国から採集したイネ紋枯病菌菌株の生育に及ぼす温度の影響. 日植病報 40: 190 (講要).
Hashiba, T., Yamaguchi, T. and Mogi, S. (1972). Biological and ecological studies on the sclerotium of *Pellicularia sasakii* (Shirai) S. Ito, 1. Floating on the water surface of sclerotium. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 38: 414-425.
堀 真雄 (1991). イネ紋枯病. pp. 1-74, 日本植物防疫協会, 東京.
Huang, J.W., Lin, H.F. and Hsieh, T.F. (2000). Factors affecting formation of hymenia and basidiospores of *Thanatephorus cucumeris* (teleomorph of *Rhizoctonia solani* AG-2-2 IIIB), the causal agent of Chinese amaranth leaf spot. pp. 75-76, *In Abstr.*, Third International Symposium on *Rhizoctonia*, Taichung, Taiwan.
稲垣公治 (1990). 水田から分離したイネ赤色菌核病菌菌株の類縁関係と水田における年次消長. 日植病報 56: 443-448.
Inagaki, K. (1996). Distribution of strains of rice bordered sheath spot fungus, *Rhizoctonia oryzae*, in paddy fields and their pathogenicity to rice plants. *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.* 62: 386-392.
Inagaki, K. (1998). Dispersal of rice sheath blight fungus, *Rhizoctonia solani* AG-1 (IA), and subsequent disease development in paddy fields, from survey of vegetative compatibility groups. *Mycoscience* 39: 391-397.
稲垣公治・磯村嘉宏 (1992). イネ褐色菌核病菌系統の水田における残存期間と近隣水田での分布. 日植病報 58: 340-346.
稲垣公治・内記 隆 (1987). 水田から分離したイネの灰色菌核病菌と褐色菌核病菌菌株の類縁関係の調査. 日植病報 53: 516-522.
岩田和夫 (1964). 稲紋枯病の越冬菌核量および初期の発病率と被害度との関係. 日植病報 29: 59-60 (講要).
Julian, M.C., Debets, F. and Keijer, J. (2000). Independence of sexual and vegetative incompatibility mechanisms of *Thanatephorus cucumeris* (*Rhizoctonia solani*) anastomosis group 1. *Phytopathology* 86: 566-574.
宮坂 篤・園田亮一・岩野正敏 (2001). イネ紋枯病菌子実層形成環境と担子孢子による病斑形成. 日植病報 67: 195 (講要).
Naito, S. (1996). Basidiospore dispersal and survival. *In Rhizoctonia species: Taxonomy, molecular biology and disease control.* (Sneh, B., Jabaji-Hare, S., Neate, S. and Dijst, G. eds.) pp. 197-205, Kluwer Academic Publ., Netherlands.
野中福次・井手真一・田中欽二 (1979). 全国各地から分離されたイネ紋枯病菌の培地上での比較. 九州病害虫研報 25: 1-3.
生越 明・宇井格生 (1983). 一圃場に存在する *Rhizoctonia solani* Kühn 菌糸融合群内クローンの多様性. 日植病報 49: 239-245.
Ou, S.H. (1984). Fungus diseases-sheath blight. *In Rice diseases.* pp. 272-286, Commonwealth Mycological Institute,

- Kew, UK.
- Proffer, T.J. and Hart, J.H. (1988). Vegetative compatibility groups in *Leucocytophthora kunzei*. *Phytopathology* 78: 256-260.
- Punja, Z.K. and Grogan, R.G. (1983). Hyphal interaction and antagonism among field isolates and single-basidiospore strains of *Athelia* (*Sclerotium*) *rolfsii*. *Phytopathology* 73: 1279-1284.
- Sonoda, R.M., Ogawa, J.M., Essar, T.E. and Manji, B.T. (1982). Mycelial interaction zones among single ascospore isolates of *Monilinia fructicola*. *Mycologia* 74: 681-683.
- Worrall, J.J. (1997). Somatic incompatibility in basidiomycetes. *Mycologia* 89: 24-36.