チャ輪斑病菌における QoI 剤耐性菌の発生

富濱 毅^{1)*}・野中 壽之²⁾・尾松 直志¹⁾・西 八束³⁾

(¹⁾鹿児島県農業開発総合センター茶業部*, (²⁾JA 鹿児島県経済農業協同組合連合会肥料農業課,

(³⁾鹿児島県農業開発総合センター)

Occurrence of QoI resistance in *Pestalotiopsis longiseta*, the pathogen causing gray blight disease in tea plants. Tsuyoshi Tomihama¹⁾, Toshiyuki Nonaka²⁾, Naoshi Omatsu¹⁾ and Yatsuka Nishi³⁾ (¹⁾Tea Research Division, Kagoshima Institute for Agricultural Development, 3964 Nagasato Chiran Minamikshushi Kagoshima 897-0303, Japan. ²⁾Kagoshima Prefectural Federation of Agricultural Co-operatives, 15 Kamoikeshinmachi Kagoshima 890-8515, Japan. ³⁾Kagoshima Institute for Agricultural Development, 2200 Oono Kinpo, Minamisatsuma Kagoshima 899-3401, Japan)

チャ輪斑病は、高温期に発生するチャの主要病害である。本病に対して、ストロビルリン系殺菌剤 (QoI 剤) は高い防除効果を有することから、基幹防除剤として1998年から使用されてきた。2008年、鹿児島県の現地茶園において QoI 剤使用にもかかわらず輪斑病が多発する事例がみられた。同は場から分離した輪斑病菌を検定したところ、QoI 剤に対して高度の耐性を示した。鹿児島県における QoI 剤耐性輪斑病菌の発生実態について調査したところ、調査した139ほ場の茶園のうち、44ほ場から QoI 剤耐性輪斑病菌が分離され、分離した2,259株の輪斑病菌のうち289株が QoI 剤耐性菌であった。本耐性菌のシトクロム b 遺伝子内には、コドン143のアミノ酸置換を伴う点変異が見つかった。生物検定の結果、カスガマイシン・銅剤やピリベンカルブ剤などが QoI 剤耐性菌による病斑形成を抑制した。チャの病害における QoI 剤耐性菌の発生は初めてである。

Key words : *Camellia sinensis*, quinone outside inhibitor, strobilurin.

緒 言

チャ輪斑病 (以下、輪斑病) は、*Pestalotiopsis longiseta* (Spegazzini) Dai & Kobayashi によって引き起こされる糸状菌病害で、チャ (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) の主要病害のひとつである (江塚・安藤, 1994)。本病は高温期の二・三番茶期に発生し、病原菌は摘採・整枝による葉や茎の切り口から感染し、葉枯れ症状や茎枯れ症状を引き起こす。そのため、輪斑病の防除は摘採・整枝直後に実施する必要がある。しかし、茶工場の操業や周辺茶園への農薬の飛散の危険性から、摘採直後の防除の実施は困難となっている。

ストロビルリン系殺菌剤 (以下、QoI 剤) は、食用

キノコから発見された天然生理活性物質に由来する殺菌剤で、病原菌細胞内におけるミトコンドリア内の電子伝達系に作用し、呼吸を阻害する (Sauter et al., 1999)。QoI 剤は、多くの糸状菌に対して優れた殺菌効果があり、植物体内移行性に優れ、浸達性も有する。QoI 剤のアゾキシストロビン剤 (商品名: アミスター 20フロアブル) は、1998年にチャに登録され、輪斑病に登録のある殺菌剤の中では治療効果が最も高く、摘採3日後まで輪斑病に対する防除効果がある。また、輪斑病菌による秋芽の新梢枯死症にも効果が高いことから、摘採後の防除だけでなく、秋芽生育期の防除にも用いられている。以上のようなことから、アゾキシストロビン剤は、ほとんどの地域の茶栽培層に基幹防除剤として掲載されている。

近年、QoI 剤に対する耐性菌の発生が多数報告されている (Sierotzki, et al., 2000; Ishii, et al., 2001; Ishii, et al., 2007)。通常、殺菌剤耐性菌は薬剤の散布により徐々に耐性菌の密度を増加し、その結果として防除効果の低下を招く場合が多いが、QoI 剤の場合、散布頻

*現在 大隅地域振興局曾於支所畑地かんがい農業推進センター

*Present address: Agriculture, Forestry and Fisheries Department Soo Branch, Osumi Regional Promotion Bureau.

度が低くても防除効果が低下する事例があり、耐性菌の発生リスクの高い薬剤とされている (Brent and Hollomon, 2007)。これまで輪斑病菌については、チャの主要産地においてチオファネートメチル剤やベノミル剤に対する高度耐性菌の発生が報告されている (堀川, 1986; 鬼木ら, 1986) が, QoI 剤に対する耐性菌発生の報告はなかった。

2008年, 鹿児島県の農家は場で QoI 剤の使用後に輪斑病および新梢枯死症の多発生が確認され, 病斑から QoI 剤に耐性を示す輪斑病菌が多数分離された。そこで, 鹿児島県内の茶園における QoI 剤耐性輪斑病菌の発生実態と, 耐性菌の諸性質について検討した結果を報告する。

材 料 お よ び 方 法

1. 供試ほ場および菌株

各種殺菌剤の感受性検定には, 鹿児島県南九州市の 6 ほ場 (茶業部無防除園, 茶業部慣行防除園, 知覧町後岳, 知覧町厚地, 知覧町菊永, 頤娃町折尾) および志布志市の 2 ほ場 (茶業部大隅分場, 有明町伊崎田) の茶園 (品種はすべて「やぶきた」) から採取した輪斑病葉を供試した。また, 各ほ場から分離した約 20 菌株の中から, QoI 剤感受性菌として cha1 株 (知覧町茶業部無防除園分離株), chk1 (同茶業部慣行防除園分離株), kik1 (知覧町菊永分離株) および osu1 (有明町大隅分場分離株), QoI 剤耐性菌として has1 (知覧町後岳分離株), uen1 (知覧町厚地分離株), isa1 (有明町伊崎田分離株) および ori1 (頤娃町折尾分離株) を供試菌株とした。

2. 供試薬剤

アゾキシストロビン剤 (商品名: アミスター 20フロアブル, 常用濃度 2,000 倍), トリフロキシストロビン剤 (同: フリントフロアブル 25, 同 2,000 倍), TPN 剤 (同: ダコニール 1000フロアブル, 同 700 倍), カスガマイシン・銅剤 (同: カッパーシン, カスミンボルドー, 同 500 倍), ピリペンカルブ剤 (同: ファンタジスタ顆粒水和剤, 同 3,000 倍, チャには現時点で未登録), ピラクロストロビン・ボスカリド剤 (同: ナリア WDG, 同 2,000 倍, チャには現時点で未登録) を供試した。

3. 輪斑病菌の分離

病斑からの輪斑病菌の分離は, 主に西島 (1995) の方法に従った。すなわち, 2008年 9 月から 12 月にかけて, 供試ほ場から 20~30 枚の病葉を採取し, 25℃ の湿室 (密閉したタッパー内) に保持した。2~4 日後に

病斑上に現れた黒色の分生子塊を滅菌した注射針で突いて分生子を取り, PDA 培地上に接種した。

4. 薬剤感受性検定

供試薬剤を滅菌水に希釈し, 検定濃度 (QoI 剤は常用濃度を最高にその 1/10,000 の濃度まで 10 倍段階列になるように, カスガマイシン・銅剤および TPN 剤は常用濃度のみ) の 10 倍液を加圧滅菌した 5 mM 没食子酸 (n-propyl gallate, Ishii et al., 2001) 添加 PDA 培地に 1:9 の割合で混和し, 検定培地を作成した。また, 滅菌水を同様に混和した培地を対照培地とした。輪斑病菌の分離後, 25℃ で 5 日間培養した菌叢の周辺部をピンセットで約 5 mm 角に切り取り, 菌叢面が検定培地に接触するように置床し, 25℃ で 4 日間培養し, 各供試薬剤について菌糸の伸長が見られない最小生育抑制濃度 (MIC), および菌糸の伸長程度を調査した。耐性菌の判定は, QoI 剤については, MIC が常用濃度以上のものを耐性菌 (r), それ以下のものを感受性菌 (s) とした。

5. 鹿児島県分離株の QoI 剤耐性判定法

鹿児島県南薩地域の南九州市, 南さつま市で計 52 ほ場, 北薩地域のさつま町, さつま川内市, 出水市で計 15 ほ場, 日置地域の鹿児島市, 日置市, いちき串木野市で計 12 ほ場, 曽於地域の志布志市, 曽於市で計 25 ほ場, 肝属地域の鹿屋市, 錦江町で計 26 ほ場, 始良地域の霧島市, 湧水町で計 8 ほ場, 熊毛地域の西之表市の 1 ほ場, 合計 139 ほ場の茶園 (品種はすべて「やぶきた」) から採取した輪斑病葉を供試した。アゾキシストロビン剤を滅菌水に希釈し, 検定濃度 (常用濃度の 100ppm) の 10 倍液を加圧滅菌した 5 mM 没食子酸添加 PDA 培地に 1:9 の割合で混和し, 検定培地を作成した。また, 滅菌水を同様に混和した培地を対照培地とした。輪斑病菌の分離後, 4. と同様に 25℃ で 4 日間培養し, 検定培地において対照培地の半分以上の菌糸伸長が認められた株を耐性菌と判定した。

6. QoI 剤のシトクロム *b* 遺伝子のシーケンス解析

主に Ishii et al. (2007) に従った。すなわち, QoI 剤感受性菌の輪斑病菌 cha1 株および耐性菌の has1 株の QoI 剤の標的タンパク質のシトクロム *b* 遺伝子を, RSCBF 1 および RSCBR 1 プライマーで増幅し, 得られた 286bp の増幅産物に対して, BigDye Terminator Cycle Sequencing kit (アプライドバイオシステム社製) を用いてサイクルシーケンス法によりシーケンス解析 (ABI PRISM 3130, アプライドバイオシステム社製) を行い, 塩基配列を決定した。

7. QoI 剤耐性輪斑病菌に対する各種薬剤の防除効果

切り枝を用いて、各種薬剤の QoI 剤耐性菌による輪斑病の防除効果を検定する方法は、主に築瀬・武田 (1987) の方法に従った。つまり、2008年10月から12月にかけて、知覧町茶業部内「やぶきた」(40年生) から硬化程度のそろった成葉 (秋芽の下位葉) が1枚着生した枝条を採取した。PDA 培地上に形成された供試菌の分生子塊を直径 3 mm のプラスドライバーで軽く突き、分生子をドライバー先端に付着させた。その後、チャ葉の支脈間を分生子が付着したドライバーで軽く突き、付傷と同時に分生子を接種した。接種後、直ちに成葉を常用濃度の供試薬剤液 (チャに未登録のピリベンカルブ剤は常用濃度の3,000倍に加えて2,000倍も実施した) および水道水 (対照) に10秒間浸し、オアシスに差し、25℃ 湿潤条件下 (RH > 95%) で10～14日培養した。培養後に対照および薬剤処理葉の接

種部位に形成された輪斑病病斑の直径 (mm) を計測し、病斑形成抑制率 (%) = $100 \times [(対照の病斑径 - 薬剤処理の病斑径) / 対照の病斑径]$ を算出した。試験は2～4反復で実施した。

結 果

1. QoI 剤耐性菌の検出

2008年9月鹿児島県南九州市知覧町の4ほ場のうち、2ほ場から分離した輪斑病菌は、すべてアゾキシストロビン剤の MIC が常用濃度 (100ppm) 以上と高度の耐性を示した (第1表)。これらの耐性菌は、QoI 剤のトリフロキシストロビン剤にも耐性を示した (第1表)。

2. QoI 剤耐性菌の各種薬剤感受性

ほ場から分離した QoI 剤感受性および耐性菌計 8 菌株を供試したところ、ピリベンカルブ剤およびピラクロストロビン・ボスカリド剤の耐性菌に対する MIC は常用濃度 (ピリベンカルブ133ppm およびピラクロストロビンとして34ppm) の 1/10程度であった (第2表)。また、カスガマイシン・銅剤の常用濃度 (カスガマイシンとして114ppm) はすべての菌の菌糸伸長を抑制したが、TPN 剤の常用濃度 (571ppm) はすべての菌の菌糸伸長を抑制できなかった (データ省略)。

3. QoI 剤のシトクロム *b* 遺伝子のシーケンス解析

QoI 剤感受性菌 *cha1* 株と耐性菌 *has1* 株のシトクロム *b* 遺伝子を比較したところ、耐性菌は点変異により143番目のコドンがグリシンからアラニンに変異していた (第1図)。

第1表 分離した輪斑病菌の各種薬剤感受性

ほ場 ^{a)}	供試株数	MIC による感受性 ^{b)}			
		アゾキシストロビン		トリフロキシストロビン	
		s	r	s	r
茶業部	8	8	0	8	0
菊永	8	8	0	8	0
後岳	8	0	8	0	8
厚地	8	0	8	0	8

a) 供試ほ場は、鹿児島県南九州市知覧町茶業部無防除園 (茶業部)、同知覧町菊永 (菊永)、同知覧町後岳 (後岳) および同知覧町厚地 (厚地)。b) 判定の r は高度耐性 (MIC が常用濃度以上)、s は感受性 (MIC が常用濃度以下) を示す。

第2表 QoI 剤感受性および耐性輪斑病菌の各種薬剤感受性

	分離場所	菌株	MIC ^{a)} (ppm)		
			アゾキシストロビン	ピラクロストロビン・ボスカリド	ピリベンカルブ
感受性菌	茶業部無防除	<i>cha1</i>	0.1	0.03	0.13
	茶業部慣行	<i>chk1</i>	0.1	0.03	0.13
	知覧町菊永	<i>kik1</i>	0.1	0.03	0.13
	大隅分場	<i>osu1</i>	0.1	0.03	1.33
耐性菌	知覧町後岳	<i>has1</i>	>100	34	13.3
	知覧町厚地	<i>uen1</i>	>100	3.4	13.3
	顚娃町折尾	<i>oril</i>	>100	34	13.3
	有明町伊崎田	<i>isal</i>	>100	3.4	13.3

a) 常用濃度については、アゾキシストロビン剤は2,000倍 (有効成分100ppm)、ピラクロストロビン・ボスカリド剤は2,000倍 (同34+68ppm)、ピリベンカルブ剤は3,000倍 (同133ppm) で、ピラクロストロビン・ボスカリド剤の MIC はピラクロストロビンの濃度で示す。なお、ピラクロストロビン・ボスカリド剤およびピリベンカルブ剤は現在 (2009年7月) のところチャに未登録である。

QoI剤感受性菌 cha1

CCA TAT GGA CAA ATG TCT TTA TGA GGT GCT ACA
 P Y G Q M S L W G A T
 ↑ ↑
 135 143(グリシン)

QoI剤耐性菌 has1

CCA TAT GGA CAA ATG TCT TTA TGA GCT GCT ACA
 P Y G Q M S L W A A T
 ↑ ↑
 135 143(アラニン)

第1図 QoI 剤感受性および耐性菌のチトクロム *b* 遺伝子の比較. 耐性菌ではコドン143のアミノ酸がグリシンからアラニンに置換している.

4. 鹿児島県における耐性菌の発生実態

調査した139ほ場のうち44ほ場 (31.7%) で QoI 剤耐性菌が検出され, とくに鹿児島県の南薩地域 (南九州市颯娃町, 知覧町, 川辺町, 南さつま市) での耐性菌検出ほ場率 (各地域の調査ほ場に占める耐性菌検出ほ場の割合) が高かった (第2図A)。また, 分離した輪斑病菌2,259株のうち QoI 剤耐性菌は289株 (12.8%) であり, 耐性菌が検出された44ほ場のうち, 耐性菌検出率 (分離した菌に占める耐性菌の割合) が1~20%のは場が最も多く16ほ場, ついで81~100%のは場が14ほ場であった (第2図B)。なお, 耐性菌検出率が100%であった8ほ場のうち7ほ場が南薩地

域のは場であった。

5. 各種 QoI 剤の病斑形成抑制効果

アゾキシストロビン剤の2,000倍 (常用濃度) は, 感受性菌 (cha1 および chk1 株) に対しては病斑形成抑制効果が高かったが, 耐性菌 has1 株に対しては病斑形成抑制効果が低かった (第3図A, B)。ピラクロストロビン・ボスカリド剤の2,000倍は, 感受性菌 cha1 株に対しては病斑形成抑制効果が高く, 耐性菌 has1 株に対しては病斑形成抑制率が約50%と低下したものの効果は認められた (第3図A)。ピリベンカルブ剤の3,000倍は, 感受性菌 cha1 株に対しては病斑形成抑制効果が高かったが, 耐性菌 has1 株に対しては病斑形成抑制効果が低かった (第3図A)。一方, ピリベンカルブ剤の2,000倍は, 感受性菌 cha1 株に対しては病斑形成抑制効果が高く, 耐性菌 has1 株に対しては病斑形成抑制率が約60%とやや低下したものの効果は認められた (第3図A)。

6. QoI 剤以外の各種殺菌剤の病斑形成抑制効果

TPN 剤の700倍は, 感受性菌 chk1 株に対しては病斑形成抑制率が60.0%と効果が認められ, 耐性菌に対しては病斑形成抑制率が37.7%と低下した (第3図B)。カスガマイシン・銅剤の500倍は, 感受性菌 chk1 株に対しては病斑形成抑制率が76.0%と高く, 耐性菌に対しても病斑形成抑制率は75.6%と感受性菌とほぼ同等であった (第3図B)。

考 察

QoI 剤に高度耐性を示す輪斑病菌は, 鹿児島県南九

第2図 鹿児島県におけるQoI剤耐性菌の発生実態. (A) 鹿児島県の各地域におけるQoI剤耐性菌の検出ほ場率 (調査ほ場に占める耐性菌検出ほ場の割合). (B) 耐性菌発生ほ場における, 耐性菌検出率 (分離した菌に占める耐性菌の割合) ごとくのは場数.

第3図 QoI剤耐性菌に対する各種殺菌剤の病斑形成抑制効果. (A) 各種QoI剤系殺菌剤の病斑形成抑制効果. (B) QoI剤以外の各種殺菌剤の病斑形成抑制効果. 対照としてアゾキシストロビン剤の効果を示す. 病斑形成抑制率 (%) = $100 \times [(水道水処理の病斑径 - \text{各種薬剤処理の病斑径}) / \text{水道水処理の病斑径}]$. 各供試薬剤の下に供試濃度を示してある.

州市の2つの茶園で検出された(第1表)。これは、チャの病害においてQoI剤耐性菌が検出された初めての事例である。調査時においてこれらの茶園では、アゾキシストロビン剤散布にもかかわらず、輪斑病および輪斑病菌による新梢枯死症が多発していた。分離した菌がすべて培地上でQoI剤に耐性を示した(第1表)、また生物検定により、分離された耐性菌に対して、常用濃度のQoI剤が病斑形成を抑制できなかった(第3図)から、これらの茶園ではQoI剤耐性菌が蔓延しており、アゾキシストロビン剤の効果が低下していると考えられる。その他のほ場におけるQoI剤耐性菌の検出率とアゾキシストロビン剤の防除効果との関係については現在検討中である。

キュウリ等のウリ類うどんこ病菌(Heaney et al., 2000)や、コムギうどんこ病菌(Sierotzki et al., 2000)、キュウリべと病菌(Ishii et al., 2001)では、すでにQoI剤耐性菌の発生が報告されている。これらの病害ではQoI剤の登録・普及後速やかに耐性菌が発生しており、このような場合、耐性機構として薬剤作用点の変異が考えられる。QoI剤の作用点は、ミトコンドリア内膜に存在するチトクロム *bc1* 複合体であり、QoI剤がこのタンパクに結合することにより、ミトコンドリア内での電子伝達が阻害され、菌は呼吸ができなくなり死滅する(Sierotzki et al., 2000)。キュウリのうどんこ病菌やべと病菌の耐性菌では、チトクロム *b* 遺伝子に点変異があり、それによりコドン143のアミノ酸がグリシンからアラニンに置き換わっていることが報告されている(Ishii et al., 2007)。この変異部位はQoI剤の結合に重要な部位であり、このアミノ酸

置換によって、チトクロム複合体へのQoI剤の結合性が低下することで、殺菌効果がなくなるものと推察されている(Ishii et al., 2001)。チャ輪斑病菌のQoI剤耐性菌においても、チトクロム *b* 遺伝子内にコドン143のアミノ酸置換を伴う点変異が見つかった(第1図)ことから、輪斑病菌のQoI剤耐性機構はうどんこ病菌やべと病菌と同様であると考えられる。

鹿児島県における輪斑病のQoI剤耐性菌の発生には顕著な地域間差がみられ、南薩地域での検出は場率(調査は場に占める耐性菌分離は場の割合)が高かった(第2図)。本地域は温暖な気候と機械化栽培体系により鹿児島県の主要な茶産地となっている。また、ほ場や工場の集約によって形成された大規模な生産組合によって、管理機械の共同使用が実施されている。輪斑病菌は主に摘採による葉や茎の切り口から感染するが、ほ場からは場の伝播は摘採機によるものが大きい(江塚・安藤, 1994)。本地域で検出率が高かった理由は、気候的な条件に加えて、これらの栽培管理の影響も考えられる。一方、耐性菌が検出されたほ場については、耐性菌の検出率(分離した菌に占める耐性菌の割合)が20%以下のほ場、および80%以上であるほ場が多かった(第2図)。これは、先に述べたような機構によりQoI剤耐性菌が出現した後にQoI剤を使用すると、耐性菌が摘採機等により速やかにほ場に蔓延する可能性を示唆する。

チャ葉を用いた生物検定により、QoI剤耐性菌に対して病斑形成抑制効果のある殺菌剤は、ピラクロストロビン・ボスカリド剤2,000倍、ピリベンカルブ剤2,000倍、カスガマイシン・銅剤500倍であった(第3

図)。ピラクロストロビン・ボスカリド剤については、QoI 剤であるピラクロストロビンに、異なる系統であるボスカリドが混用されていることがQoI 剤耐性菌に効果がある要因と考えられる。また、ピリベンカルブ剤はQoI 剤ではあるが、シトクロムへの結合性がアゾキシストロビンと異なることが明らかとなっている(高垣ら, 2006) ことから、ピリベンカルブがQoI 剤耐性菌に効果があったのは、シトクロムへの作用点の違いが要因と考えられる。

カスガマイシンの作用機構は、蛋白質合成系の阻害であることから、QoI 剤耐性菌に対して効果があったと考えられる。カスガマイシンは、水溶性塩基性抗生物質で植物への浸透移行性があり、糸状菌に対しては菌糸の生育を抑制し、病斑の形成・伸展を阻害する。カスガマイシン・銅剤はチャに登録があり、輪斑病に対しては治療効果を有し、摘採3日後まで効果があることから、QoI 剤耐性菌発生ほ場におけるアゾキシストロビン剤の代替剤となり得ると考えられる。ほ場におけるこれらQoI 剤およびカスガマイシン・銅剤の防除効果については現在検討中である。

TPN 剤700倍はQoI 剤耐性菌の培地上での菌糸伸長、およびチャ葉での病斑形成を抑制できなかった(図3 B)。TPN は、輪斑病菌の菌糸伸長ではなく胞子発芽を抑制することにより輪斑病の発生を抑制すると考えられ、また切り枝を用いた検定法では病斑抑制効果を十分判定することができない(西島・外側, 私信)。TPN 剤については、QoI 剤耐性菌に対するほ場での防除効果を確認する必要がある。

QoI 剤がチャに登録されたのは、1998年のアゾキシストロビン剤が初めてであるが、本剤は輪斑病に治療効果を有し防除効果が高いことから、多くの地域の防除暦に基幹防除剤として採用されてきた。多くの場合、その使用場面は三番茶後の輪斑病防除(7月)、もしくは秋芽生育期の輪斑病菌による新梢枯死症防除(8月)で、ほぼ年1回の使用となっている。しかし、アゾキシストロビン剤に加え、トリフロキシストロビン剤やクレソキシムメチル剤等のQoI 剤も登録され、輪斑病や新梢枯死症対策として使用されてきている。これらのQoI 剤の使用頻度の増加が耐性菌の発生と関連していると考えられることから、今後生産履歴と耐性菌発生の関係について検討する必要がある。

引用文献

Brent, K. J. and D. W. Hollomon (2007) Fungicide resistance : the assessment of risk. FRAC

Monograph No. 2 second, (revised) edition.

江塚昭典・安藤康雄 (1994). チャの病害. 日本植物防疫協会.

Heaney, S., A. A. Hall, S. A. Davies and G. Olaya (2000) Resistance to fungicides in the QoI-STAR cross resistance group: current perspectives. Proceedings of The BCPC Conference- Pests & Diseases 2 : 755-762.

Ishii, H., B. A. Fraaije, T. Sugiyama, K. Noguchi, K. Nishimura, T. Takeda, T. Amano and D. W. Hollomon (2001) Occurrence and molecular characterization of strobilurin resistance in cucumber powdery mildew and downy mildew. Phytopathology 91 : 1166-1171.

Ishii, H., K. Yano, H. Date, A. Furuta, Y. Sagehashi, T. Yamaguchi, T. Sugiyama, K. Nishimura and W. Hasama (2007) Molecular characterization and diagnosis of QoI resistance in cucumber and eggplant fungal pathogens. Phytopathology 97 : 1458-1466.

堀川知廣(1986). チャ輪斑病菌 *Pestalotiopsis longiseta* Spegazzini のベンズイミダゾール系殺菌剤に対する耐性の発生. 静岡県茶業試験場研究報告12 : 9-14.

西島卓也 (1995). 植物病原菌の薬剤感受性検定マニュアル (20) チャ炭疽病菌・輪斑病菌・赤葉枯病菌. 植物防疫49 : 349-352.

鬼木正臣・成沢信吉・安藤康雄 (1986). わが国の主要茶産地におけるベンズイミダゾール系殺菌剤耐性輪斑病菌の発生実態. 茶業研究報告64 : 29-33.

Sauter, H., W. Steglich and T. Anke (1999) Strobilurins: Evolution of a new class of active substances. Angew. Chem. Int. Ed. 38 : 1328-1349.

Sierotzki, H., S. Parisi, U. Steinfeld, I. Tenzer, S. Poirey and U. Gisi (2000) Mode of resistance to respiration inhibitors at the cytochrome bc1 complex of *Mycosphaerella fijiensis*. Pest Management Science 56 : 833-841.

高垣真喜一・片岡 智・福本俊一郎・石井英夫・山口純一郎・稲田 稔・間佐古将則 (2006). 新規殺菌剤ピリベンカルブ (ISO 申請中) の各種 QoI 剤耐性菌に対する防除効果. 日植病報72 : 274-275 (講要). 築瀬好充・武田善行 (1987). チャの育種における輪斑病抵抗性の検定法. 野菜・茶業試験場研究報告 B (金谷)1 : 1-9.

(2009年4月23日受領; 7月7日受理)