

イネ科植物寄生性 *Bipolaris* および *Exserohilum* 属菌の 抗生物質耐性の菌株間差異

Diversity of Resistances to Antibiotics among Isolates of Graminicolous Fungi of the Genera,
Bipolaris and *Exserohilum*

月星隆雄・吉田重信*

Takao Tsukiboshi and Shigenobu Yoshida

はじめに

近年、各種抗生物質耐性遺伝子が単離され遺伝子導入ベクターに組み込まれるようになったことにより、ハイグロマイシンなど各種抗生物質に対する糸状菌の耐性は、糸状菌の遺伝子導入による形質転換体の選抜マーカーとして重視されている。従って抗生物質耐性は形質転換に用いる菌株を選定する上で重要であるが、イネ科植物葉枯性病原体の *Bipolaris* および *Exserohilum* 属糸状菌については、圃場で用いられる数種の抗生物質に対する反応および耐性については調査されているものの (Chattopadhyay and Bose, 1979; Mladenov, 1979; Iloba, 1980), 遺伝子マーカーとして用いられるハイグロマイシンおよびシクロヘキシミドなどに対する耐性について、体系的にはほとんど調べられていない。ここでは、農林水産省 (MAFF) 微生物ジーンバンク登録菌株を初めとした *Bipolaris* および *Exserohilum* 属菌を対象として、選抜マーカーとして用いられることの多いハイグロマイシンおよびシクロヘキシミドに対する耐性を調査し、菌種間および同一種内の菌株間での耐性の差異を明らかにすることを目的とする。

材料と方法

Bipolaris および *Exserohilum* 属菌計 202 菌株を供試した。*Bipolaris* 属として国外を含む各地から得たトウモロコシごま葉枯病菌 (*B. maydis* (Nisik. & Miyake) Shoem.) 87 菌株, トウモロコシ北方斑点病菌 (*B. zeicola* (Stout) Shoem.) 69 菌株, ソルガム紫斑点病菌 (*B. sorghicola* (Lefeb. & Sherw.) Alcorn) 42 菌株を, *Exserohilum* 属としてはトウモロコシ等の葉上生息菌 (*E. rostratum* (Drechs.) Leonard & Suggs) 4 菌株を用いた。うち 35 菌株は MAFF ジーンバンク登録菌株である。各菌株の菌株番号, MAFF 番号, 分離宿主および採集地を表 1 に示す。各供試菌株は変異を防ぐためシリカゲル粒上で乾燥保存し (月星, 1999), これを PDA 斜面培地で前培養後, ハイグロマイシン B (Hyg) を $50 \mu\text{g/ml}$, シクロヘキシミド (Cyh) を $2 \mu\text{g/ml}$ (Cyh2) あるいは $5 \mu\text{g/ml}$ (Cyh5) をそれぞれ含んだ CM 平板培地 (Yoder 1988) 上, 25°C の暗黒下で 3 日間培養した後に菌叢直径を測定し, 同時に培養した抗生物質を含まない CM 平板培地上での菌叢直径との比率を求めた。実験は 2 反復とし, 平均値をもとにランク A ~ E の耐性評価 (A > 80%, 80 \geq B > 60, 60 \geq C > 40, 40 \geq D > 20, 20 \geq E) を行った。Cyh 耐性は Cyh5 で評価した。

* 農業環境インベントリーセンター 微生物分類研究室

Microbial Systematics Laboratory, Natural Resources Inventory Center

インベントリー, 第 2 号, p.2-10 (2003)

結果

Bipolaris maydis 87 菌株は、Hyg 添加区では対照の無添加区に対して 2.6-69.0%、Cyh2 添加区では 8.6-158.3%、Cyh5 添加区では 2.9-80.0%の生育を示し、いずれの薬剤でも菌株間で耐性に大きな差異が認められた (表 1)。Hyg 区では 1 菌株がランク B の耐性を示した以外は、すべてランク C-E で、ランク D および E が 49 菌株 (56%) を占め、概ね耐性は低かった。低濃度の Cyh に対してはほとんど生育が抑制されない菌株もあった。Cyh5 区では 1 菌株のみがランク B の耐性を示したが、ランク D および E が 80 菌株 (92%) を占め、Hyg に比較してさらに耐性は低かった。いずれの薬剤についても採集植物および地域による耐性の差異、Hyg 耐性と Cyh 耐性の相関は認められなかった。

B. zeicola 69 菌株でも Hyg 区で対照区に対して 0.0-97.4%、Cyh2 区で 15.4-87.0%、Cyh5 区で 0.0-72.7%の生育を示し、耐性に大きな差異が認められた。Hyg 区では 1 菌株がランク A の耐性を、16 菌株 (23%) がランク B の耐性を示したが、ランク D および E が 35 菌株 (51%) を占めた。Cyh5 区では 4 菌株 (6%) がランク B の耐性を示したが、ランク D および E が 53 菌株 (77%) を占め、Hyg に比較するとより耐性は低かった。いずれの薬剤についても採集植物および地域による耐性の差異、Hyg 耐性と Cyh 耐性の相関は認められなかった。

B. sorghicola 42 菌株では Hyg 区で対照区に対して 0.0-53.6%、Cyh2 区で 8.0-116.7%、Cyh5 区で 3.9-55.6%の生育を示し、耐性に差異が認められた。Hyg 区では全ての菌株がランク C 以下を示し、ランク E が 39 菌株 (93%) を占め、耐性は低かった。Cyh5 区では全ての菌株がランク C 以下を示し、ランク D および E が 38 菌株 (90%) を占め、耐性は低かった。いずれの薬剤についても採集植物および地域による耐性の差異、Hyg 耐性と Cyh 耐性の相関は認められなかった。

Exserohilum rostratum 4 菌株は Hyg 区で対照区に対して 45.2-69.4%、Cyh2 区で 67.7-89.0%、Cyh5 区で 49.3-60.0%の生育を示した。Hyg 区では 3 菌株 (75%) がランク B で耐性は比較的高く、Cyh5 区では全ての菌株がランク C であった。

表 1. *Bipolaris* および *Exserohilum* 属菌のハイグロマイシンおよびシクロヘキシミド耐性

菌株番号 MAFF No.	分離宿主	採集地	Hyg	Cyh2	Cyh5	Hyg 耐性	Cyh 耐性
BM8110*	トウモロコシ	宮崎	38.6**	61.4	24.1	D***	D
BM8144	〃	栃木	32.5	17.6	7.8	D	E
BM8208	〃	宮崎	48.6	69.2	42.2	C	C
BM8221	〃	宮崎	15.9	64.1	41.4	E	C
BM8234	〃	鹿児島	47.7	38.6	19.5	C	E
BM8257	〃	山梨	38.9	45.7	25.7	D	D
BM8273	〃	栃木	35.6	35.6	14.1	D	E
BM8303	〃	宮崎	41.4	48.4	21.1	C	D
BM8308	〃	北海道	48.8	77.2	36.6	C	D
BM8309	〃	北海道	36.2	45.9	22.4	D	D
BM8310 511389	〃	北海道	45.5	38.6	19.5	C	E

菌株番号	MAFF No.	分離宿主	採集地	Hyg	Cyh2	Cyh5	Hyg 耐性	Cyh 耐性
BM8311		トウモロコシ	北海道	40.4	27.7	14.0	C	E
BM8313	511390	"	北海道	46.7	40.7	13.3	C	E
BM8314		"	北海道	50.3	64.9	43.2	C	C
BM8315	511391	"	山梨	41.4	71.4	35.7	C	D
BM8316		"	静岡	54.3	45.7	20.0	C	E
BM8317		"	神奈川	59.3	40.0	16.7	C	E
BM8318	511392	"	神奈川	11.8	55.9	31.2	E	D
BM8319		"	神奈川	58.3	38.3	10.0	C	E
BM8320	511393	"	福島	29.0	61.7	30.1	D	D
BM8321	511394	"	宮城	33.3	43.3	30.0	D	D
BM8322		"	宮城	32.5	45.0	17.5	D	E
BM8323	511395	"	静岡	33.1	57.1	30.3	D	D
BM8324	511396	"	滋賀	16.4	62.8	37.2	E	D
BM8327	511397	"	長野	41.7	100.0	48.3	C	C
BM8328		"	長野	28.6	68.6	42.9	D	C
BM8329		"	長野	46.9	56.3	31.3	C	D
BM8330		"	北海道	54.3	34.8	14.3	C	E
BM8332		"	長野	46.2	35.9	17.9	C	E
BM8334	511398	"	山口	41.9	32.3	8.4	C	E
BM8335	511399	"	熊本	41.1	57.9	27.9	C	D
BM8343	511400	"	宮崎	37.9	63.1	29.3	D	D
BM8344	511401	"	鹿児島	19.4	50.3	12.9	E	E
BM8347		"	山口	40.5	50.0	22.9	C	D
BM8348		"	山口	27.8	63.9	25.0	D	D
BM8350		"	熊本	33.8	39.2	6.8	D	E
BM8351		"	宮崎	23.6	49.3	16.3	D	E
BM8355	511402	"	栃木	36.6	72.4	37.9	D	D
BM8356		"	熊本	31.6	52.6	28.9	D	D
BM8357		"	宮城	45.1	48.7	22.1	C	D
BM8358	511403	"	山形	32.8	40.7	22.4	D	D
BM8359		"	福島	39.0	19.0	8.6	D	E
BM8360	511404	"	栃木	57.3	120.0	80.0	C	B
BM8361		"	栃木	30.4	26.1	7.1	D	E
BM8362		"	栃木	29.0	25.8	9.0	D	E
BM8364	511405	"	愛媛	50.7	50.7	15.5	C	E
BM8365	511406	"	長崎	35.8	33.2	13.2	D	E
BM8366		"	宮崎	42.4	57.6	18.2	C	E

菌株番号	MAFF No.	分離宿主	採集地	Hyg	Cyh2	Cyh5	Hyg 耐性	Cyh 耐性
BM8367	511407	トウモロコシ	宮崎	44.1	54.7	14.7	C	E
BM8368		〃	宮崎	29.5	47.7	18.2	D	E
BM8369		〃	宮崎	58.6	87.5	23.4	C	D
BM8370		〃	宮崎	8.3	158.3	55.0	E	C
BM8371		〃	宮崎	35.3	50.0	17.6	D	E
BM8372		〃	宮崎	34.1	50.0	15.9	D	E
BM8373		〃	宮崎	35.1	39.5	28.6	D	D
BM8374		〃	宮崎	30.0	45.3	13.3	D	E
BM8375		〃	宮崎	2.6	73.9	37.4	E	D
BM8376	511408	〃	鹿児島	18.2	59.1	39.1	E	D
BM8377	511409	〃	鹿児島	69.0	33.3	21.4	B	D
BM8378		〃	鹿児島	40.7	72.6	35.6	C	D
BM8379		〃	鹿児島	22.9	48.6	14.3	D	E
BM8380	511410	〃	鹿児島	29.4	50.0	22.4	D	D
BM8381	511411	〃	熊本	58.3	65.0	27.5	C	D
BM8382		〃	熊本	31.8	29.5	12.7	D	E
BM8383		〃	熊本	32.7	49.0	31.4	D	D
BM8384		〃	熊本	53.3	76.7	22.0	C	D
BM8385	511412	〃	群馬	24.3	16.1	8.2	D	E
BM8386		〃	群馬	38.5	56.4	14.4	D	E
BM8387		〃	群馬	45.5	59.4	27.3	C	D
BM8388		〃	群馬	58.8	44.1	20.6	C	D
BM8389		〃	群馬	37.5	62.5	20.8	D	D
BM8390		〃	栃木	28.2	52.9	23.5	D	D
BM8391		〃	長野	31.7	33.3	8.3	D	E
BM8392		〃	長野	23.2	54.1	36.2	D	D
BM8393	511413	〃	宮崎	55.3	46.7	32.0	C	D
BM8394		〃	山形	41.9	54.8	24.5	C	D
BM8395		〃	沖縄	30.0	46.2	12.7	D	E
BM8396		〃	沖縄	58.0	49.2	14.0	C	E
BM8397		〃	沖縄	10.0	58.3	13.9	E	E
BM8398		〃	北海道	29.4	40.6	8.3	D	E
HITO7711		〃	熊本	52.8	61.1	27.8	C	D
KU-5		ギニアグラス	熊本	52.5	44.0	26.5	C	D
KU-10		コキビ	山梨	54.8	43.9	21.3	C	D
KU-13		ブルーステム	熊本	39.5	28.9	10.5	D	E
C1C2		トウモロコシ	USA	17.1	8.6	2.9	E	E

菌株番号	MAFF No.	分離宿主	採集地	Hyg	Cyh2	Cyh5	Hyg 耐性	Cyh 耐性
BC26		ソルガム	宮崎	51.4	51.4	28.6	C	D
BC32		"	鹿児島	38.0	64.4	46.0	D	C
<i>Bipolaris maydis</i> 平均				38.0	51.9	23.6	D	D
BZ1001	511414	トウモロコシ	青森	70.7	46.3	22.0	B	D
BZ1002		"	青森	33.8	22.3	6.8	D	E
BZ1003		"	青森	28.6	34.3	22.9	D	D
BZ1004	511415	"	青森	69.7	69.7	53.5	B	C
BZ1005		"	青森	66.7	54.5	41.2	B	C
BZ1006		"	青森	37.5	35.0	29.0	D	D
BZ1007		"	青森	35.2	50.3	36.4	D	D
BZ1008		"	青森	16.2	37.8	24.3	E	D
BZ1009		"	青森	50.2	28.0	5.8	C	E
BZ1010		"	青森	42.9	32.4	13.3	C	E
BZ1011	511416	"	青森	26.5	48.8	44.1	D	C
BZ1012		"	青森	54.8	52.4	47.6	C	C
BZ1013		"	青森	7.5	50.0	39.0	E	D
BZ1014		"	青森	51.3	57.9	43.6	C	C
BZ1101	511417	"	北海道	24.3	87.0	59.1	D	C
BZ1102		"	北海道	47.9	40.8	20.8	C	D
BZ1103	511418	"	北海道	70.0	26.7	3.3	B	E
BZ1104		"	北海道	28.9	34.2	30.5	D	D
BZ1105		"	北海道	77.5	25.0	2.5	B	E
BZ1106	511419	"	北海道	23.9	-	8.7	D	E
BZ1107		"	北海道	71.5	44.2	51.5	B	C
BZ1108		"	北海道	67.7	67.7	54.8	B	C
BZ1109	511420	"	北海道	14.4	42.6	40.0	E	D
BZ1110		"	北海道	18.9	29.7	18.9	E	E
BZ1111		"	北海道	66.7	22.7	3.0	B	E
BZ1112		"	北海道	53.8	15.4	1.5	C	E
BZ1113	511421	"	北海道	52.5	34.0	14.0	C	E
BZ1203		"	栃木	57.9	-	17.5	C	E
BZ1204	511422	"	栃木	58.3	52.8	36.1	C	D
BZ1205	511423	"	栃木	9.1	45.5	35.0	E	D
BZ1206		"	栃木	25.4	50.8	36.4	D	D
BZ1207	511424	"	栃木	60.0	45.3	35.3	C	D
BZ1208		"	栃木	62.5	42.1	19.6	B	E

菌株番号	MAFF No.	分離宿主	採集地	Hyg	Cyh2	Cyh5	Hyg 耐性	Cyh 耐性
BZ1209	511425	トウモロコシ	栃木	21.9	59.4	59.4	D	C
BZ1210		"	栃木	33.3	38.1	26.2	D	D
BZ1211		"	栃木	28.2	40.0	28.2	D	D
BZ1212		"	栃木	17.5	45.6	31.3	E	D
BZ1213	511426	"	栃木	52.9	55.3	38.5	C	D
BZ1214		"	栃木	50.0	56.3	48.8	C	C
BZ1301	511427	"	長野	36.4	45.5	45.5	D	C
BZ1303		"	長野	57.8	-	8.9	C	E
BZ1304	511428	"	長野	0.0	-	0.0	E	E
BZ1305		"	長野	60.9	-	15.2	B	E
BZ1306	511429	"	長野	29.5	-	5.9	D	E
BZ1307		"	長野	6.3	34.1	30.7	E	D
BZ1308		"	長野	97.4	52.6	26.3	A	D
BZ1309		"	長野	30.3	50.3	51.4	D	C
BZ1401	511430	"	熊本	37.0	44.4	39.3	D	D
BZ1403	511431	"	宮崎	3.7	66.7	63.0	E	B
BZ1501	511432	"	静岡	69.2	17.9	5.1	B	E
BZ1502		"	静岡	37.1	60.0	34.3	D	D
BZ1601	511433	"	千葉	4.7	50.0	35.3	E	D
BZ1602		"	千葉	61.9	-	4.8	B	E
BZ1701	511434	"	福島	52.8	-	6.8	C	E
BZ1703	511435	"	福島	34.0	39.6	27.7	D	D
BZ1801	511436	"	宮城	72.4	44.4	31.1	B	D
BZ1902	511437	"	山梨	78.8	39.4	33.3	B	D
BZ1903		"	山梨	68.1	42.6	26.8	B	D
BZ2001	511438	"	岩手	33.9	36.1	27.4	D	D
Carb.alb.		"	USA	17.1	37.1	27.4	E	D
NI1086		"	USA	22.0	51.2	34.1	D	D
NI1099		"	USA	5.0	65.0	63.0	E	B
NI1245		"	USA	23.5	41.2	38.2	D	D
NI692		"	USA	43.6	80.0	63.6	C	B
NI695		"	USA	74.4	48.8	36.3	B	D
NI812		"	USA	40.4	40.4	30.8	C	D
NI848		"	USA	30.7	25.0	3.6	D	E
NI926		"	USA	40.9	63.6	72.7	C	B
Yuy.y.alb.		"	USA	10.3	48.6	31.4	E	D
<i>Bipolaris zeicola</i> 平均				41.6	45.0	30.0	C	D

菌株番号	MAFF No.	分離宿主	採集地	Hyg	Cyh2	Cyh5	Hyg 耐性	Cyh 耐性
BC2		ソルガム	千葉	0.0	16.3	22.5	E	D
BC3		"	栃木	2.8	11.1	4.4	E	E
BC4		"	宮崎	0.0	35.0	18.8	E	E
BC6		"	宮崎	7.1	71.4	47.1	E	C
BC9		"	長野	21.2	17.6	11.8	D	E
BC10		"	長野	0.0	20.0	32.5	E	D
BC11		"	宮崎	8.3	116.7	33.3	E	D
BC12	511377	"	宮崎	5.0	8.0	10.0	E	E
BC13		"	宮崎	10.0	30.0	20.0	E	E
BC14		"	宮崎	2.3	61.5	10.0	E	E
BC15		"	宮崎	42.2	54.7	34.7	C	D
BC16		"	宮崎	16.0	36.0	20.0	E	E
BC17		"	宮崎	11.6	88.4	34.9	E	D
BC18		"	宮崎	0.0	28.6	18.6	E	E
BC19		"	宮崎	3.9	11.7	3.9	E	E
BC20	511378	スーダングラス	宮崎	11.5	29.2	6.2	E	E
BC21		ソルガム	宮崎	0.0	50.0	14.3	E	E
BC22		"	宮崎	3.0	30.0	8.0	E	E
BC23		"	宮崎	18.5	25.9	7.4	E	E
BC24	511379	"	宮崎	0.0	21.2	5.9	E	E
BC25		"	千葉	4.5	27.3	9.1	E	E
BC27		"	宮崎	20.0	112.0	52.0	E	C
BC28		"	鹿児島	0.0	42.3	23.1	E	D
BC29		"	鹿児島	0.0	78.9	31.6	E	D
BC30	511380	"	鹿児島	11.0	27.4	11.0	E	E
BC31		"	鹿児島	12.5	37.5	37.5	E	D
BC33		"	鹿児島	53.6	71.4	37.9	C	D
BC34	511381	"	熊本	5.0	58.3	25.0	E	D
BC35		"	熊本	6.7	77.8	55.6	E	C
BC36		"	熊本	7.4	33.8	14.7	E	E
BC37	511382	"	熊本	20.0	38.5	10.8	E	E
BC38	511383	"	群馬	8.3	33.3	30.0	E	D
BC39		スーダングラス	群馬	3.0	35.0	20.0	E	E
BC41	511385	ソルガム	栃木	17.9	83.6	35.9	E	D
BC42		"	長野	0.0	23.0	15.0	E	E
BC43	511386	"	長野	3.8	47.5	22.5	E	D
BC44		"	熊本	5.6	20.0	5.6	E	E

菌株番号 MAFF No.	分離宿主	採集地	Hyg	Cyh2	Cyh5	Hyg 耐性	Cyh 耐性
BC45	ソルガム	栃木	0.0	50.0	50.0	E	C
BC46	〃	栃木	0.0	-	37.5	E	D
BC47	〃		2.3	52.6	26.3	E	D
BC48	〃		6.3	-	18.8	E	E
P-B	〃	フィリピン	8.4	26.3	13.7	E	E
<i>Bipolaris sorghicola</i> 平均			8.6	43.5	22.6	E	D
ROS1			45.2	71.0	49.3	C	C
ROS3			63.3	73.3	-	B	-
ROS4	306605 トウモロコシ	宮崎	60.3	89.0	60.0	B	C
ROS5			69.4	67.7	-	B	-
<i>Exserohilum rostratum</i> 平均			59.5	75.3	54.6	C	C

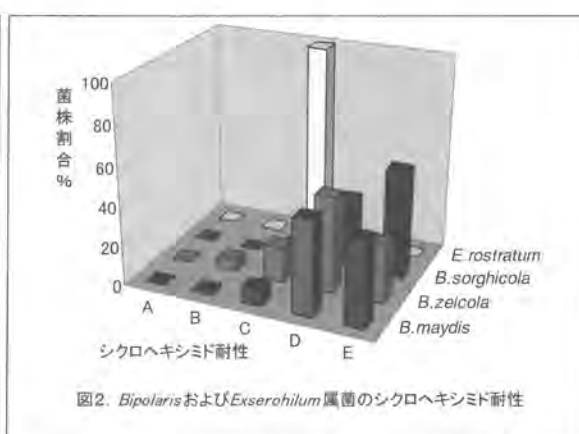
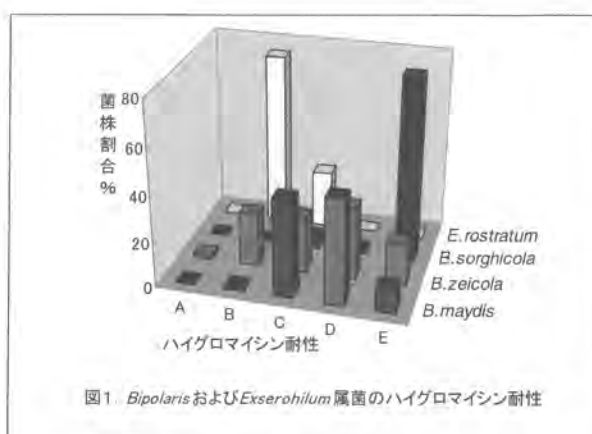
* : BM, BZ, BC, ROS は研究室保存株, KU は京大分譲株。

** : 抗生物質含有 CM 培地上の菌叢直径の非含有培地上に対する比率(%)

Hyg: ハイグロマイシン, Cyh2: シクロヘキシミド 2 μg/ml, Cyh5: 同 5 μg/ml 使用時

***: 抗生物質耐性評価 (*値 : A > 80%, 80 ≥ B > 60, 60 ≥ C > 40, 40 ≥ D > 20, 20 ≥ E)

Cyh 耐性は Cyh5 で評価。



考察

いずれの菌種および薬剤についても、菌株間での耐性差異は大きく、生育が大きく抑えられるものから、全く影響を受けないものまで様々であった。これらの菌の遺伝子導入による形質転換にあたっては、まず抗生物質に対する耐性の確認が必要である。対象とする菌株を選抜する場合は、ランク D 以下 (生育率 40% 以下) から選択するのが好ましい。

菌株間での差異に加え、菌種による差異も明らかであった。Hyg に対しては *Bipolaris zeicola* および *Exserohilum rostratum* ではランク B (生育率 60-80%) の耐性を示す菌株が相当数を占め、

耐性が比較的高いと考えられたのに対し、*B. maydis* は中程度、*B. sorghicola* はほとんどの菌株がランク D および E となり耐性が低いと考えられた (図 1)。このことは各菌種の遺伝的背景を反映し、*B. maydis* と *B. sorghicola* は遺伝的距離が近く、*B. zeicola* とはやや遠いことと Hyg 耐性は一致するとの見方もでき、興味深い。Cyh はいずれの菌種の生育も比較的良く抑え、菌種間での Cyh 耐性差異は明瞭ではなかった (図 2)。

Bipolaris 属菌等の抗生物質耐性遺伝子については、ポリオキシン耐性において、1 優性遺伝子支配であることが解明されているが (Gafur *et al.*, 1998; Tanaka *et al.*, 2002)、Hyg および Cyh については耐性支配遺伝子は明らかにされていない。いずれの菌種も Hyg および Cyh に対する耐性に全く相関がなかったことから、全く異なる遺伝子による支配であることが予想される。供試した菌株中に優性耐性遺伝子による明瞭な耐性があるかどうかは不明であるが、今後はランク A の耐性を示した株を中心に交配による遺伝子解析を進める必要がある。

謝辞

供試菌株を分譲頂いた京都大学農学部微生物環境制御学講座、津田盛也教授に深く感謝いたします。

参考文献

- 1) Chattopadhyay, J. P. and Bose, S. K. (1979): Studies on the control of brown leaf spot disease (*Helminthosporium oryzae*) of rice with mycobacillin and versicolin (two antifungal antibiotics). *Plant Dis. Repr.* **63**, 103-108.
- 2) Iloba, C. (1980): Effect of substrate moisture and antibacterial antibiotics on the incidence and sporulation in *Drechslera oryzae* in routine seed testing (rice). *Zeitschrift fuer Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*. **87**, 600-606.
- 3) Gafur, A., Tanaka, C., Shimizu, K., Ouchi, S., Tsuda, M. (1998): Genetic analysis of *Cochliobolus heterostrophus* polyoxin-resistant mutants. *Mycoscience* **39**, 155-159.
- 4) Mladenov, M. (1979): A study on the possibilities for wheat seed antibiotic disinfection against fusarium and helminthosporium root rot pathogens. *Plant Sci.* **16**, 116-122.
- 5) Tanaka, C., Shimizu, K., Gafur, A. and Tsuda, M. (2002): Polyoxin Resistance of Reddish Brown Laboratory Mutants of *Cochliobolus heterostrophus*. *J. Gen. Plant Pathol.* **68**, 141-146
- 6) 月星隆雄 (1999) : イネ科植物寄生性 *Drechslera*, *Bipolaris*, *Exserohilum* 属菌. 微生物遺伝資源利用マニュアル (6), 29p. 農業生物資源研究所
- 7) Yoder, O. C. (1988): *Cochliobolus heterostrophus*, cause of southern corn leaf blight. *Advances of Plant Pathology*. 93-112. Academic Press