

煙草 耕作地의 담배 모자이크 바이러스(TMV) 傳染源에 對한 研究

朴 銀 景 · 金 鐘 鎮*

韓國煙草研究所 環境部

江原大學校 農科大學 病理昆蟲學科*

(1980. 2. 19 접수)

Studies on Infection Sources of Tobacco Mosaic Virus(TMV) in Tobacco Fields

Park Eun Kyung, and Kim Jong Jin*

Lab. of Plant Pathology, Korea Tobacco Research Institute, Suweon, Korea

College of Agriculture, Gangwon National University, Chuncheon, Korea*

(Received Feb. 19, 1980)

초 록

우리나라 煙草耕作地의 담배모자이크 바이러스(TMV)病의 時期別 感染率 變化를 調査하고 傳染源究明을 為하여 越冬後 담배와 고추뿌리, 雜草類, 담배 果皮에서 生物學的 및 血清反應에 따라TMV를 檢定하였던바 그 結果를 要約하면 다음과 같다.

1. 本國에서 TMV 初期感染은 改良 말칭栽培의 경우 移植 및 一般 말칭으로의 轉換時, 一般 말칭栽培의 경우는 移植 및 1次 腋第除去時가 가장 重要한 時期로 判斷된다.
2. 越冬後 土壤中의 담배 및 고추뿌리에서 活性 TMV가 檢出되었으며, 腐蝕된 뿌리일수록 그 濃度가 낮았다.
3. 22科 38種의 雜草를 檢定한 結果 TMV에 自然感染되어 있는 것은 까마중과 파리 2種이었다.
4. 담배의 果皮에서 TMV가 檢出되었으며 어린 莖에서는 感染이 認定되지 않았다.

Abstract

Biological and serological assays were conducted with overwintered roots of tobacco and red pepper, capsule of tobacco, and several species of weeds in order to check whether those tissue could serve as a natural source of effection of tobacco mosaic virus (TMV) to field tobacco plants in the spring. Also in this study TMV occurrence was surveyed at several different stages of tobacco growth to see if a natural source discussed above has anything to do with

actual appearance of TMV at fields. The results are as follows:

- 1) The most critical period for TMV infection was the time when tobacco plants were handled with human hands; in the case of the modified polyethylene film mulching system it was at transplantation and when this modified system was changed to the regular system, and, in the case of the regular polyethylene film mulching system, the time was at transplanting and at primary sucker control by hands.
- 2) Roots of tobacco and red pepper were found to carry infective TMV even after overwintering in the soil.
- 3) Out of 38 weed species belonging to 22 families examined, only two species, Solanum nigrum and Physalis alkekengi var. franchetii were shown to be naturally infected with TMV.
- 4) TMV was isolated from capsule tissue, but not from immature anther of tobacco.

緒論

우리나라 일담배에 發生하는 담배 모자이크 바이러스(TMV)病은 記錄上 1919年 箱葉病이 바이러스에 依해 發生되는 "Mosaic"病이라고 한 것이 그 嘴質라고 할 수 있다.⁽⁸⁾ 그후 連作 및 耕地面積의 擴大 등으로 近來에는 담배가 栽培되고 있는 全產地에 分布하고 있으며 黃色種產地에서는 各種 바이러스病中 TMV에 依한被害가 가장 심하게 나타나고 있다⁽¹⁷⁾

本病은 主로 土壤속에 誠存하는 羅病組織에 依한 土壤傳染, 雜草類에 依한 TMV의 越終傳染, 汚染된 農機具 및 作業者에 依한 機械的傳染等에 依해 1次 또는 2次의으로 傳染되고 있다. 이같은 觀點에서 収穫後 殘幹根의 早期除去, 深耕, 雜草類 및 羅病株 除去, 作業中 禁煙 等傳染源을 차단하는 耕種的, 衛生的 防除가 그主를 이루고 있다^(5, 6, 13, 21, 22, 23, 24)

本實驗에서는 우리나라 產地의 栽培樣式에 따른 圃場內 TMV 發病株率의 變化를 調查하여 時期別 感染要因을 分析하고 傳染源을 調査하여 效率의인 防除의 基礎資料를 提供코자 實施한 바 그 結果를 이에 報告한다.

材料 및 方法

1. 時期別 TMV 痘病株率의 變化; 前年度에 TMV가 發病하였던 圃場을 選定하여 栽培樣式에 따른 改良 말칭栽培, 一般 말칭栽培의 標準栽培法에 準하여, 品種別로 Hicks, B. Y. 104, B. Y. 4를 栽培하였다.

TMV 痘病株率 調査는 改良 말칭 경우 移植 37日後부터, 一般 말칭은 移植 23日後부터, 7月 19日까지 63日 동안에 4回 實施하였으며, 4個圃場, 5,850株를 調査하였다.

2. 抗血清(TMV) 調製 및 血清反應; Gooding⁽⁷⁾의 方法에 準하여 純化시킨 바이러스 液을 adjuvant incomplete와 同量으로 섞어 토끼에 2回 骨육주사後 5週뒤에 採血하여 抗血清을 分離하였다. 血清反應은 寒天內擴散法에 依해 實施하였다. 이때 寒天은 0.8% Difco noble agar에 NaN, 0.1%와 trypan blue 0.1%를 각각 添加하여 15Lbs에서 20分間 殺菌後 直徑 9cm의 plastic petri-dish에 12ml 씩 넣고 굳힌 다음 punch set로 直徑 7mm의 구멍을 뚫고 中心孔에 抗血清을, 주변孔에 抗原을 넣어 室溫에서 48時間 反應시킨後沈降帶를 觀察하였다.

3. 越冬後 고추 및 담배 뿌리에서의 活性TMV 檢定;

담배 越冬殘根은 寧越, 水原, 清州 等 3個地域 圃場에서 담배 移植 直前에, 고추뿌리는 寧越, 水原, 清州, 春川 地域에서 3月에 採取하였다. 採取된 각 뿌리는 0.5cm로 잘게 썰어 1g 当 0.01 M phosphate buffer(pH 7.0) 2ml를 加해 殺菌된 유발에 절아 摧斗後 Nicotiana glutinosa葉에 carborundum(500mesh) 塗沫接種을 하였다. 接種된 일은 吸水된 3枚의 여과지가 걸린 Ø 9cm의 petri dish에 넣어 2,000 Lux, 24°C에서 5日間 保存後 班點數를 調査하

였다. 또 汁液은 담배 "Hicks"品種에 接種하여 그 病徵을 調査하였으며, 血清反應에 依해 TMV를 確認하였다.

4. 雜草에서의 TMV檢定

3月부터 9月사이에 담배 圃場內 또는 그 주위에 發生하는 雜草를 採集하여 雜草組織 1g에 phosphate buffer(0.01M, PH7.0) 1ml의 比 율로 함께 갈아 搾汁하여 前記方法과 같이 *N. glutinosa* 葉 및 Hicks에서의 病徵, 血清反應等에 依해 TMV를 檢定하였다.

5. 種子 果皮 및 葯에서의 TMV 檢定

人工接種에 依해 罹病된 담배(Hicks)로 부터 果皮와 來成熟藥을 採取하였다. 이들은 各各 1g 当 1ml의 phosphate buffer에 갈아 *N. glutinosa*葉에 接種後 班點形成을 調査하였다.

結果 및 考察

1. 時期別 TMV 罹病率의 變化

改良 말칭栽培의 경우 移植後 37日째에 第1回 調査를 實施한 結果, Hicks品種에서 0.8%, B.Y. 104 品種은 1.7%의 罹病株率을 나타냈다 (Table 1). 이들은 1回調査 10日後 各各 4.4% 및 14.6%로 發病株率이 增加하였으며 移植 100日後인 7月19日에는 最高 56%까지 發病株率이 增加하였다. 이때 第1回 調査時に 나타난 發病株率은 苗床에서 感染된 苗로부터 移植時 傳染되었거나, 土壤에서 1次的으로 感染된 것으로 생

각된다. 第2回 調査時인 5月27日에는 發病株率이 급격히 增加하였는데 이때는 罹病株와 健全株가 서로 닿아 2次的으로 傳染될 만큼 담배가 크게 자라지 않은것으로 보아 一般 말칭으로 轉換作業을 할 때 作業者の 손 또는 農器具에 依해 傳染됨으로서 罹病株率이 급격히 增加된 것으로 思料된다. 그 以後부터는 담배가 크게 生長하여 株끼리 서로 닿아 傳染되거나 또는 腋芽除去等 作業時 傳染에 依해 感染率이 增加된 것으로 생각된다.

一般 말칭栽培의 경우 移植後 23日째에는 B.Y. 104 및 B.Y. 4 調査圃場에서 各各 0.3 및 0.1% 第2回 調査때에는 各各 1.7%, 0.9%의 發病株率을 나타냈다. 이期間內에는 移植作業外의 作業이 없었으며 담배의 生育도 옆의 株끼리 서로 닿지 않을 程度로 자라있기 때문에 이때의 發病增加原因是 移植時 感染 또는 土壤傳染에 依한 感染으로 생각된다. 一般 말칭栽培에서 가장 심하게 發病株率이 增加한 것은 移植後 49日째인 6月12日 調査로서 2個調査圃場에서 各各 16.8%와 29.6%로 나타났다. 이것은 腋芽除去時 罹病株로부터 2次 感染되었거나 또는 罹病株와 健全株가 서로 맞닿아 感染됨으로서 크게 發病株率이 增加된 것으로 생각된다. 特히 改良 말칭에서 一般 말칭으로 轉換作業을 할 때는 담배에 상처를 줄 可能性이 크며 温度의 上升과 함께 生育이 旺盛해지기 시작하고 強한 照度(14)의 영향으로 感染이 쉽게 되며 病徵의 進展가 빠르게

Table 1. Increase in TMV infection rate to tobacco with time

Mulching system	No. of plants observed	Cultivar	Infection rate (%)			
			May 17	May 27	June 12	July 19
MPM*	2,280	Hicks	0.8	4.4	6.8	16.1
	1,440	B.Y. 104	1.7	14.6	21.9	56.0
RPM**	840	B.Y. 104	0.3	1.7	16.0	32.0
	1,290	B.Y. 4	0.1	0.9	29.6	33.2

* MPM : With the modified polyethylene film mulching system (MPM) the cultivar Hicks was a transplanted on April 10 and the other B.Y. 104 on April 18. The system was changed into the regular mulching system (RPM) on May 2 and May 12 for Hicks and B.Y. 104, respectively.

** RPM : With the regular polyethylene film mulching system (RPM) both cultivars were transplanted on April 24.

Table 2. Assay of TMV Infectivity from Tobacco (Hicks) Roots Overwintered in Fields.

No. Places collected	No. of local lesions*			Symptoms on** tobacco "Hicks"	Serological reaction***	Remarks
	1	2	3			
1. Suweon, Gyeonggi-Do	0	3	5	M mM	+	For 19 samples from No. 1 to No. 19
2. "	3	7	5	M	+	O A single cropping with tobacco only.
3. "	0	2	0	-	-	O The fields were plowed once each in the fall and spring.
4. "	5	5	5	M Mal	+	O Most of the tobacco roots were pulled out in the fall.
5. "	9	0	5	M	+	
6. "	1	6	4	M	+	
7. "	4	6	0	M	+	
8. "	1	3	4	mM	+	
9. "	1	0	4	mM	+	
10. "	1	1	1	wMm	+	
11. "	1	1	1	-	-	
12. "	0	2	2	-	-	
13. "	0	0	0	-	-	
14. "	1	1	4	M	+	
15. "	3	3	4	M	+	
16. "	3	1	1	M	+	
17. "	2	2	5	M	+	
18. "	2	3	0	mM	+	
19. "	6	2	3	M mMal	+	
20. Cheongwon, Chungbuk	4	0	5	M	+	For 15 samples from No. 20 to No. 34
21. "	0	0	0	-	-	
22. "	0	0	0	-	-	O Two crops cultivation with tobacco followed by Chinese cabbage.
23. "	5	2	2	M	+	O The fields showed severe infection of the bacterial wilt in the previous year.
24. "	0	0	0	-	-	
25. Youngweol, Gangwon-Do	0	1	1	-	-	
26. "	0	0	0	-	-	
27. "	0	0	0	-	-	
28. "	0	2	0	-	-	
29. "	0	0	0	-	-	
30. "	0	0	0	-	-	
31. "	3	3	0	M	+	
32. "	4	2	2	M	+	
33. "	0	4	2	M	+	
34. "	0	0	0	-	-	
35. "	13	7	18	M mMal	+	For 5 samples from No. 35 to No. 39
36. "	12	17	5	M	+	O No roots were digged out.
37. "	29	13	17	M	+	O Neither were the fields plowed, nor were tobacco roots pulled out.
38. "	24	14	11	M	+	
39. "	18	24	19	M mMal	+	

* Number of local lesions were counted per leaf of *Nicotiana glutinosa*.

** M : Mottling mM : Mild mottling

Mal : Malformation

mMal : Mild malformation

*** The reaction was carried out with the immuno-diffusion test using antiserum against TMV

+ : Positive reaction

- : Negative reaction

Table 3. Assay of TMV Infectivity from the Red Pepper Capsicum annum
Roots Overwintered in Fields*

No.	Places collected	No. of local lesions			Symptoms on tobacco "Hicks"	Serological reaction
		1	2	3		
1. Suweon, Gyeonggi-Do	"	0	0	0	-	-
2.	"	4	1	0	mM	+
3.	"	0	5	2	M Mal	+
4.	"	2	4	0	M	+
5.	"	0	0	0	-	-
6. Youngweol, Gangwon-Do	"	7	2	3	M Vb**	+
7.	"	3	2	5	M Vb	+
8.	"	0	0	1	-	-
9.	"	2	8	7	M	+
10.	"	0	0	0	-	-
11.	"	0	0	0	-	-
12.	"	0	0	1	-	-
13. Cheongwon, Chungbuk	"	4	1	0	M	+
14.	"	0	0	0	-	-
15. Chuncheon, Gangwon-Do	"	0	0	0	-	-
16.	"	8	8	4	M mMal	+

* This experiment was done in the same way as shown in the table 2.

** Vein banding symptom

나타나는 것이 급격한 發病株率의 增加 要因으로 생각된다. 이같이 어릴때 感染이 월수록 収量과 品質에 큰 영향을 미치기 때문에⁽²⁾ 生育初期感染防止가 防除上 큰 의의를 갖고 있다.

2. 담배 越冬殘根에서의 TMP 檢出前年度 TMV가 發病하였던 圃場으로부터 移植直前 담배 殘根 39點을 採集하여 調査한 結果 Table 2 와 같다.

採集된 試料 39點中 25點에서 TMV의 活性이 認定되었다. 前年度에 立枯病 (*Pseudomonas solanacearum*)이 심히 發生하였던 圃場에서 採集된 뿌리들은 상당히 腐蝕되어 細根은 採集하기가 매우 困難하였으며 TMV의 活性도 낮게 나타났다. 反面, 前年度에 収穫後 殘幹根을 除去하지 않고 그대로 越冬시킨 圃場에서 採集된 試料에서는 바이러스의 濃度가 比較的 높게 나타났다.

一般的으로 前年度에 TMV가 심하게 發生하

였던 浦場에서는 約 0.1~5% 정도의 土壤傳染에 依한 發病株率를 나타내며⁽⁴⁾ 이는 頗しく, 애아제거 등 作業過程을 通해 収穫期에 이르러 100%까지 傳染될 수 있다. 이같은 結果로 미루어 圃場에서 収穫後 줄기와 뿌리를 뽑아내고 이들의 腐蝕을 促進시키는것이 유리할 것으로 생각된다.

3. 고추 越冬殘根에서의 TMV 檢出 前年度에 고추를 栽培하였던 圃場에서 越冬後 16點의 殘根을 採取하여 TMV의 活性을 調査한 結果 Table 3과 같다.

이中 8點의 試料가 *N. glutinosa*葉에 病班을 形成하였으며 담배 (Hicks)에 感染되어 「모자이크」病徵을 나타냈고 TMV 抗血清과의 反應에서도 陽性을 나타냈다. 大部分의 고추들은 圃場에 심겨져 있는 그대로 越冬하였거나 또는 줄기를 除去하고 뿌리만 남아 있는 상태로 있었다. *N. glutinosa*葉當 斑點數에 依해 比較해 보면 담배

Table 4. Assay of TMV Infectivity from Weeds Collected from March to September.

NI No.	Weed species	Hypersensitive* reaction	Symptoms on tobacco "Hicks"	Serological reaction
1.	<i>Potentilla supina</i>	—	—	—
2.	<i>Duchesnea chrysanthia</i>	—	—	—
3.	<i>Ixeris dentata</i>	—	—	—
4.	<i>Lactuca indica</i> var. <i>laciniata</i>	—	—	—
5.	<i>Youngia japonica</i>	—	—	—
6.	<i>Evigeron annuus</i>	—	—	—
7.	<i>Commelina Communis</i>	—	—	—
8.	<i>Calystegia japonica</i>	—	—	—
9.	<i>Calystegia hederaceae</i>	—	—	—
10.	<i>Physalis alkekengi</i> var. <i>franchetii</i>	+	M	+
11.	<i>Solanum nigrum</i>	+	M	+
12.	<i>Mazus japonicus</i>	—	—	—
13.	<i>Viola seoulensis</i>	—	—	—
14.	<i>Viola keiskei</i> var. <i>okuboi</i>	—	—	—
15.	<i>Stellaria aquatica</i>	—	—	—
16.	<i>Acyranthes japonica</i>	—	—	—
17.	<i>Oxalis corniculata</i>	—	—	—
18.	<i>Polygonum perfoliatum</i>	—	—	—
19.	<i>Polygonum lapathifolium</i>	—	—	—
20.	<i>Polygonum aviculare</i>	—	—	—
21.	<i>Rumex crispus</i>	—	—	—
22.	<i>Rorippa atrovirens</i>	—	—	—
23.	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	—	—	—
24.	<i>Arabis glabrar</i>	—	—	—
25.	<i>Chenopodium album</i> var. <i>centrorubrum</i>	—	—	—
26.	<i>Kochia scoparia</i>	—	—	—
27.	<i>Salvia plebeia</i>	—	—	—
28.	<i>Portulaca oleracea</i>	—	—	—
29.	<i>Barbarea sibirica</i>	—	—	—
30.	<i>Draba nemorosa</i>	—	—	—
31.	<i>Chelidonium majus</i> var. <i>asiaticum</i>	—	—	—
32.	<i>Aeschynomene indica</i>	—	—	—
33.	<i>Cephalonoplos setosum</i>	—	—	—
34.	<i>Cirsium macckii</i> var. <i>koraiense</i>	—	—	—
35.	<i>Sonchus oleraceus</i>	—	—	—
36.	<i>Taraxacum platycarpum</i>	—	—	—
37.	<i>Digitaria adscendens</i>	—	—	—
38.	<i>Equisetum arvense</i> v	—	—	—

* The positive (+) reaction means that inoculated leaves of *N. glutinosa* show local necrotic lesions.

뿌리에서 보다活性 TMV의 濃度가 낮은 것으로 나타났다.

우리나라에서는 5種의 바이러스가 고추에發生되고 있으며 그中 TMV 55.8%, CMV 57.0%의 發生比率을 이루고 있어 이들 두 바이러스가

主를 이루고 있다⁽¹⁹⁾. 또 고추는 TMV의 種子傳染이 可能한것으로 報告되어 있어^(3, 18) TMV가 發病될 可能性은 높으며 이들로 因해 土壤中의 殘根 또는 기타 機械的 傳染 等으로 담배에 被害를 줄 우려가 있다.

Table 5. Assay of TMV Infectivity from Capsule and Immature Anthers of Infected Tobacco

Samples	No. of local lesions*									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Capsule	12	8	21	24	15	12	7	16	28	21
Anther	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

* Average number of local lesions on 3 leaves of *Nicotiana glutinosa*.

4. 雜草에서의 TMV 檢定

TMV가 發生한 담배밭內 또는 그 주변에서'79年 3月부터 9月까지 22科 38種의 雜草를 採集하여 TMV의 自然感染 여부를 調査한 結果 Table 4와 같다.

이들중 까마중 (*Solanum nigrum*)과 파리 (*Physalis alkekengi* var. *franchetii*)에서 TMV가 檢定되었으며 그 外에는 感染이 認定되지 않았다. TMV는 그 寄主範圍가 넓어 담배 以外에도 100種以上의 植物에 感染되는 것으로 알려져 있으며⁽¹²⁾ 美國의 North Carolina 州에서는 *Solanum carolinense*가 담배밭에서 主要 雜草 傳染源이 되고 있다⁽⁴⁾. 이 外에 *Plantago major*에서도 自然感染될 수 있기 때문에^(9,10,11) 우리나라 農家の 경우 雜草 傳染源에 對해서 계속적인 調査가 要된다.

특히 파리는 農家 주변에서 흔히 볼 수 있고, 多年生인 關係로 일단 TMV에 感染되면 해가 거듭될 수록 感染이 增加될 수 있기 때문에 이에 對한 주의를 要한다.

5. 果皮 및 葉에서의 TMV 感染調査

罹病株로 부터 採集된 果皮 (capsule) 組織 10點을 *N. glutinosa*葉에 接種한 結果 全 試料에서 모두 典型的인 TMV 感染에 依한 異色斑點을 나타냈으나 未成熟藥은 感染이 認定되지 않았다 (Table 5).

TMV의 種子傳染은 토마토에서 심하게 나타나고 있으며⁽³⁾, 仮植 또는 移植作業을 할 때 뿌리의 傷口를 通해 感染되나⁽²⁰⁾, 담배의 경우 種皮에 TMV가 存在하지만⁽³⁾ 이들 種子로부터 發芽한 植物体에는 TMV의 感染이 確實치 않다.

Neergaard⁽¹⁶⁾는 一般的으로 바이러스病은 種

子傳染이 되기 어려운데 그 原因은 胚珠 또는 胚에는 plasmodesmal connection이 그 주위 조직으로부터 이루어지지 않아 바이러스가 侵入되기 어려우며 花粉이 完全히 發育하지 못하여 受精이 어려운 경우가 많기 때문이라고 하였다. 그러나 담배의 경우 生育後期에 感染되면 種子가充分히 結實될 수 있으며 採種作業時 種子를 精選하지 않으면 微細한 罹病果皮 組織이 混入되어 種子表面에 附着되어 있거나 種子와 섞여 있는 경우가 많아 이들로 因해 仮植 또는 移植時 어린 苗에 感染될 可能性이 있을 것으로 생각된다.

참 고 문 헌

1. Broadbent, L., Ann. appl. Biol., 56 : 177 – 205 (1965)
2. Chaplin, J. F., S. C. Agri. Exp. Sta. Bull., 513, 7 p. (1964)
3. Crowley, N. C., Australian J. Biol. Sci., 10 : 449 – 464 (1957)
4. Gooding, G. V., North Carolina Agr. Exp. Sta. Tech. Bull., 195, 25p. (1969)
5. Gooding, G. V., G. B. Lucas, plant Dis. R Repr., 53 : 174 – 178 (1969)
6. Gooding, G. V., F. A. Todd, Tob. Sci., 20 : 133 – 135 (1976)
7. Gooding, G. V., T. T. Hedert, phytopathology, 57 : 1285 (1967)
8. 許塗, 韓國植物保護學會誌, 14 : 173 – 177 (1975)

9. 比留木忠治, 索野たばこ試報, 56: 19 - 25 (1965)
10. Holmes, F. O., Phytopathology, 31: 1089 - 1090 (1941)
11. Holmes, F. O., Phytopathology, 40: 487 - 492 (1950)
12. Holmes, F. O., Phytopathology, 36: 643 - 659 (1946)
13. Lehman, S. F., N. C. Agri. Exp. Sta. Bull., 46, 43p. (1934)
4. Lucas, G. B., "Diseases of tobacco," 3rd ed. p. 447, Biological Consulting Associates, N. C., U. S. A. (1975)
15. Mckinney, H. H., Plant Dis. Reptr., 36: 184 - 187 (1952)
16. Neergaard, p. "Seed pathology," 1st ed. Vol. 1, p. 71, Mamillan Press, London,
- Great Britain (1977)
17. 朴銀景, 羅塔俊, 許溢, 李鎔得, 韓國植物保護學會誌, 14: 59 - 63 (1975)
18. Phatak, H. C., Seed Sci. and Tech., 2: 3 - 155 (1974)
19. 羅塔俊, 崔廷一, 姜光倫, 韓國植物保護學會誌, 15: 23 - 27 (1972)
20. Smith, K. M., "Poant Viruses," 5th ed. p. 211, Chapman & Hall Ltd, U. S. A. (1974)
21. Todd, F. A., R. L. Robinson, Progr. Farmer., August (1967)
22. 都丸敬一, 久保進, 宇田川晃, 日植病報, 36: 188 (1970)
23. 魚住哲郎, 神山功, 日植病報, 25: 18 (1960)
24. Wolf, F. A. Phytopathology, 23: 831 - 833 (1933)