

# 親和性 및 非親和性菌系の 混合 및 前後接種이 벼 稻熱病의 病斑擴大에 미치는 影響

朴 瑞 基 · 金 基 清

## Effects of mixing and reciprocal inoculation with compatible and incompatible races of *Pyricularia oryzae* on the enlargement of disease lesions of rice blast

Park, Seur Kee, Kim, Ki Chung

### ABSTRACT

Effect on blast lesion development was investigated in rice cultivar Milyang 23 and Jinheung using two races of *Pyricularia oryzae* compatible or incompatible to each of two rice cultivars. Disease lesions were measured in rice when inoculated with inoculum mixed with compatible and incompatible races, inoculated with a compatible race following with an incompatible race and vice versa.

Lesions were smaller when rice was inoculated with an incompatible race and then inoculated with a compatible race than those inoculated in the reverse way both at the inoculated site and at 3cm-upper part from inoculated spot. The results suggested that induced resistance might play a role in suppression of lesion development although such an effect appeared to be influenced by heavy application of nitrogen fertilizer.

### 緒 言

病抵抗性の機作 및 本質을 究明하기 爲한 實驗은 여러가지 側面에서 遂行되고 있는데 植物에도 動物의 獲得抵抗性과 類似한 誘導抵抗性이 있다는 것으로 알려져 있다.<sup>12)</sup>

벼 稻熱病에 對한 誘導抵抗性은 最初 高橋<sup>13)</sup>가 非親和性菌을 葉鞘接種하여 20時間後 親和性菌을 後接種하였을 경우 後接種한 侵入菌系の 伸展度가 현저히 抑制되었다는 것을 報告했고, 그 後 高坂 및 그의 共同研究者들은 이를 病斑形成의 경우에서 認定했고 經時的

으로 調査하여 非親和性菌 前接種 14~18時間 後에 後接種한 親和性菌의 病斑擴大가 完全히 阻止된 것을 發見하고 非親和性菌 前接種에 依한 抵抗性의 誘導는 侵入系가 表皮細胞壁을 貫通하기 始作함과 同時에 開始된다고 報告했다.<sup>6,8,11,20)</sup> 河野·高坂<sup>5)</sup>는 非親和性菌 前接種에 依한 抵抗性의 誘導는 菌의 侵入을 받아 過敏感死한 細胞를 中心으로 10細胞 範圍내까지 傳達된다고 하였다. 그러나 誘導抵抗性은 局部的으로 뿐만 아니라 隣接部位에도 誘導된다는 報告<sup>10)</sup>가 있고 全身의으로 誘導된다는 報告<sup>3,4,9,16,17,18)</sup>도 있다.

한편 親和性菌을 前接種하여 感受性이 誘導된 寄主細胞에서는 非親和性菌의 感染이 許容된다는 報告가

\*全南大學校 農科大學 農生物學科(Dept. of Agricultural Biology, College of Agri., Chonnam National Univ., Kwangju 500, Korea)

있다. 7, 14, 15, 21, 22) 즉 高坂, 和田<sup>7)</sup>는 벼 稻熱病의 親和性菌을 前接種하고 非親和性菌을 後接種하였을 경우 親和性菌 接種 18時間 後에는 後接種한 非親和性菌이 侵入하여 增殖된다는 것을 명백히 하였고 高橋<sup>19)</sup>는罹病性病斑組織汁液을 眞空透入시킨 葉鞘에 非親和性菌을 接種하면 寄主細胞의 過敏死가 抑制된다는 것을 發見하고 病斑組織에 抵抗反應抑制物質의 存在를 示唆했다. 또한 Arase와 Itoh<sup>1)</sup>는 親和性稻熱病菌 孢子發芽液에 非親和性菌 孢자를 浮遊시켜서 葉鞘接種하면 過敏反應이 抑制되고 非親和性菌의 侵入 및 侵入菌糸의 伸展이 可能하게 되며 特히 벼에 病原性이 全缺 없던 *Alternaria alternata*의 侵入도 可能하게 된다는 것을 報告했다.

本 實驗에서는 우리나라 벼 品種과 稻熱病 Race 와의 關係에서 親和性菌과 非親和性菌을 混合하여 接種하였을 경우의 病斑長變化를 調査하고 前後接種하였을 경우의 抵抗性 및 感受性의 誘導時期를 經時的으로 追跡하였으며 窒素를 多施하였을 경우의 이들 關係를 調査하였다. 아울러 이들 誘導가 感染部位에만 局限되는가 아니면 隣接部位에 까지 傳達되는가를 經時的으로 追跡하였다.

## 材料 및 方法

**供試品種 및 菌株** : 供試 벼 品種은 稻熱病菌 各 Race 에 完全히 相反되는 反應을 나타내는 密陽 23號와 振興을 選定하여 직경 18cm 비닐포트에 논흙을 使用하여 15粒씩 播種하고 自然感染을 防止하기 爲하여 하우스에서 栽培했다. 施肥는 포트당 複合肥料 0.5g씩(N-P-K: 21-17-17) 3회 分施하였고 窒素多肥區는 菌接種 16, 8日 前에 포트당 尿素 0.3g씩을 施肥하였다. 其他 모든 栽培管理는 慣行에 準하였고 7~8 葉期の 完全展開最上葉을 供試하였다.

供試菌株는 各 品種에 完全히 相反되는 反應을 나타내는 C-7<sup>+</sup>와 N-2 Race를 農技研으로부터 分讓받아 토마도煎汁寒天培地에 옮겨 27±1°C의 恆溫器에 7日 間 培養한 다음 螢光燈 照明下에서 7日間 孢자를 形成시켰다. 孢子浮遊液은 形成된 孢자를 Tween 20 0.01% 液으로 調製하고 여기에 소량의 sodium Carboxymethyl Cellulose(C.M.C)를 가하여 만들었다.

**混合接種** : 親和性 Race와 非親和性 Race를 8 : 2, 6 : 4, 4 : 6, 2 : 8의 孢子比率로 混合하여 현미경 150倍 視野當 약 40個의 孢子濃도로 하여 完全展開最上葉의 左半葉에 各 混合孢子浮遊液을 10μl씩 6 군데에 punch 接種하고 右半葉에 對照區로서 前記混合液中的 親和性孢子濃도와 一致하는 親和性菌을 單獨接種했다.

接種 10日後 1處理當 3個葉 總 18個 病斑長을 調査했으며 3反復 實施했다.

別途로 非親和性菌 대신 殺菌한 非親和性菌을 前記한 方法에 準해서 實施했다.

그리고 Slide glass 위에서 各 Race의 混合比率에 따른 混合液中的 孢子發芽狀態를 調査하였다.

**同一部位의 前後接種** : 親和性菌 또는 非親和性菌을 左半葉에 Punch 接種한 後 6, 12, 18, 24, 30, 36, 42, 48時間이 經過한 다음 前接種源을 除去하고 同一部位에 完全相反되는 反應을 나타내는 菌을 接種하였다. 對照로서는 前接種을 孢子浮遊液대신 殺菌水로 하였다. 後接種 10日 經過後 1處理當 3個葉, 1葉當 6個病斑 總18個 病斑長을 調査하였으며 3反復實施했다.

**隣接部位의 前後接種** : 親和性菌과 非親和性菌(150× 視野當 100個)을 기부 半葉 10 군데에 Punch 接種하고 12, 24, 36, 48, 60, 72, 84, 96, 108時間이 經過한 後에 接種源을 除去하고 上部 3cm 部位에 親和性菌(150×視野當 40個)을 後接種했다. 또한 前記와 同一한 方法으로 親和性菌을 前接種하고 非親和性菌을 後接種했다. 病斑長 調査는 後接種 10日 經過後에 實施했고, 1處理當 4個葉, 1葉當 4個病斑 總 16個 病斑을 調査하였으며 2反復 實施했다.

## 結果 및 考察

**混合接種** : 本 實驗을 遂行하는데 參考하기 爲하여 既히 同定된 稻熱病菌 Race와 벼 品種間의 反應을 確認한 結果 密陽 23號는 C-7<sup>+</sup>에 罹病性이고 N-2에 抵抗性이며 振興은 完全 相反關係로서 既히 報告된 反應과 一致됨을 確認했다.

이들 親和的 菌系와 非親和的 菌系를 서로 混合해서 接種한 結果 密陽 23號와 振興 모두 非親和性菌의 比率이 클수록 病斑長이 훨씬 減少하였는데 그 減少率은 振興보다 密陽 23號에서 훨씬 컸다(Table 1.) 이러한 現象은 大畑, 高坂의 報告<sup>11)</sup>와 잘 一致했다. 이에 反해 對照區의 病斑長에는 差異가 없었다. 따라서 親和性菌 孢子濃度의 減少에 起因한 病斑長의 減少라고 解釋하기에는 어렵다.

한편 非親和性菌을 殺菌하여 同一한 方法으로 混合接種한 경우에도 그 病斑長이 減少했는데 非親和性菌을 混合하였을 경우보다도 그 減少率이 훨씬 작았다 (Table 1.) 따라서 大畑, 高坂<sup>11)</sup>가 指摘한 바와 같이 非親和性菌의 어떤 干涉作用이 있다는 것을 생각할 수 있지만 殺菌한 非親和性菌을 混合接種하였을 경우도 病斑長이 多少減少하였기 때문에 그 干涉作用의 本質이 非親和性菌과 親和性菌間의 單純한 空間的 競合이라

**Table 1.** Changes of lesion length with mixing ratio of compatible and incompatible races of *Pyricularia oryzae* to the rice cultivars

Rice cultivar	Mixing ratio (C:I) <sup>a)</sup>	Control (mm) <sup>b)</sup>	Index of lesion length <sup>c)</sup>	
			Intact <sup>d)</sup>	Autoclaved <sup>e)</sup>
Milyang 23	8 : 2	5.2a <sup>d)</sup>	96a	96a
	6 : 4	5.5a	69b	88ab
	4 : 6	6.2a	65b	80bc
	2 : 8	5.8a	41c	76c
Jinheung	8 : 2	6.2a	97a	103a
	6 : 4	6.5a	86b	91b
	4 : 6	6.9a	70c	89bc
	2 : 8	6.4a	53d	80c

a) C and I in parenthesis are referred to compatible and incompatible race, respectively

b) Control was inoculated with compatible race alone

c) Index of lesion length was estimated as following:

Index of lesion length = (lesion length of each treatment / lesion length of control) × 100

d) Both intact races, compatible and incompatible, were inoculated in mixture

e) Incompatible race in the mixture was autoclaved under pressure 15LBS-cm<sup>2</sup> for 30 minutes

f) Values are the means from 3 replicate experiments, each of which consist of 3 leaves per treatment with 6 inoculation sites per leaf. Means followed by the same letter in each column are not significantly different according to Duncan's multiple range test, P=0.05

**Table 2.** Changes of lesion length, when nitrogen fertilizer was heavily applied, with mixing ratio of compatible and incompatible races of *Pyricularia oryzae* to the rice cultivars

Rice cultivar	Mixing ratio (C:I) <sup>a)</sup>	Control(mm) <sup>b)</sup>	Index of lesion length <sup>c)</sup>	
			Intact <sup>d)</sup>	Autoclaved <sup>e)</sup>
Milyang 23	8 : 2	7.2a <sup>d)</sup>	97a	94a
	6 : 4	7.5a	75b	96a
	4 : 6	6.8a	68bc	79b
	2 : 8	7.2a	58c	74b
Jinheung	8 : 2	7.5a	91a	96a
	6 : 4	8.4a	89ab	95a
	4 : 6	7.7a	75bc	88a
	2 : 8	8.1a	67c	82a

a) C and I in parenthesis are referred to compatible and incompatible races, respectively

b) Control was inoculated with compatible race alone

c) Index of length was estimated as following: Index of lesion length = (lesion length of each treatment / lesion length of control) × 100

d) Both intact races, compatible and incompatible, were inoculated in mixture

e) Incompatible race in the mixture was autoclaved under pressure 15 LBS-cm<sup>2</sup> for 30 minutes

f) Values are the means from 3 replicate experiments, each of which consist of 3 leaves per treatment with 6 inoculation sites per leaf. Means followed by the same letter in each column are not significantly different according to Duncan's multiple range test, P=0.05

고 보기에는 無理가 있다고 생각된다.

그리고 窒素를 많이 주었을 경우의 이들 變化關係를 보면 密陽23號와 振興 모두 非親和性菌의 比率이 淸水 病斑長이 減少하였는데 窒素普肥區 (Table 1.) 보다는 그 減少率이 작았고 (Table 2) 한편 對照區에서는 親和性菌의 孢子濃度에 關係없이 全般的으로 더 컸다. 따라서 窒素를 많이 주었을 경우 非親和性菌의 干涉作用能力이 떨어진 것으로 생각된다.

非親和性菌의 干涉作用이 兩 Race間的 拮抗作用에 의한 것인지 體內的 어떤 反應에 의하여 일어나는 것인지 를 알기 爲하여 兩 Race를 混合한 孢子浮游液에서의 孢子發芽率을 調査한 結果 모두양 호하였다 (Table 3). 따라서 非親和性菌의 干涉作用은 兩 Race間的 拮抗作用에 의한 것이 아니라 體內的 어떤 反應에 의하여

**Table 3.** Effects on germination of conidiospores in water drop on slideglass of mixed two races, C-7<sup>+</sup> and N-2, *Pyricularia oryzae*.

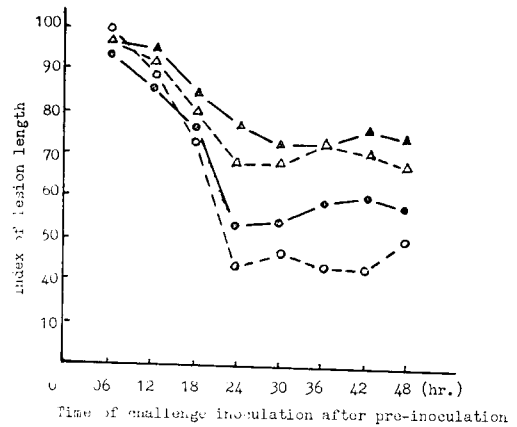
Mixing ratio of race C-7 <sup>+</sup> : N-2	% of spore germination <sup>a)</sup>	Expected value <sup>b)</sup>
10 : 0	61	61.0
8 : 2	64	62.8
6 : 4	65	64.6
4 : 6	70	66.4
2 : 8	67	68.2
0 : 10	70	70.0

- a) Percentage of spore germination was investigated under light microscope after 24 hour incubation.  
 b) Expected value was estimated from 61% of C-7<sup>+</sup> and 70% of N-2 races in control, that is, (C-7<sup>+</sup> germination % in control × share of C-7<sup>+</sup>/total amount) + (N-2 germination % × share of N-2/total amount)

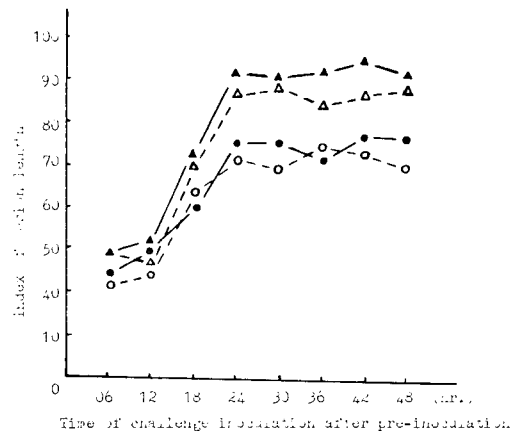
일어나는 것으로 推論된다.

同一部位의 前後接種 : 非親和性菌을 前接種하고 同一部位에 親和性菌을 後接種한 結果 (Fig. 1.) 非親和性菌 前接種後 18時間부터 後接種한 親和性菌의 病斑長이 抑制되기 始作하여 24時間에 最高에 달했고 親和性菌을 前接種하고 同一部位에 非親和性菌을 後接種한 結果 (Fig. 2.) 親和性菌 前接種 18時間後부터 病斑이 擴大되기 始作하여 24時間 後에 最高에 달했다. 이러한 現象은 高山, 高坂의 報告<sup>20)</sup>와 高坂, 和田의 報告<sup>7)</sup>와 거의 一致했다.

親和性菌을 前接種하고 殺菌한 非親和性菌을 後接種하였을 경우 (Fig. 3.)에는 非親和性菌을 後接種하였을 경우와 비슷한 경향을 나타냈지만 病斑擴大率이 더 작



**Fig. 1.** Effects on the enlargement of blast lesion in two rice cultivars Milyang 23 and Jinheung inoculated at different time with each of compatible races after pre-inoculation with incompatible race. Disease lesions were measured 10 days after challenge inoculation. The symbol ▲ indicates Jinheung from heavy and △ from standard nitrogen application. The symbol ● indicates Milyang 23 from heavy and ○ from standard nitrogen application.



**Fig. 2.** Effects on the enlargement of blast lesion in two rice cultivars Milyang 23 and Jinheung inoculated at different time with each of compatible races after pre-inoculation with compatible race. Disease lesions were measured 10 days after challenge inoculation. The symbol ▲ indicates Jinheung from heavy and △ from standard nitrogen application. The symbol ● indicates Milyang 23 from heavy and ○ from standard nitrogen application.

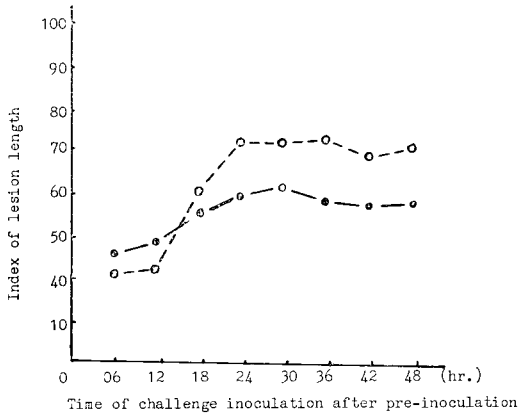


Fig. 3. Effects on the enlargement of blast lesion in two rice cultivars Milyang 23 and Jinheung inoculated at different time with each of dead incompatible races after pre-inoculation with compatible race. Disease lesions were measured 10 days after challenge inoculation. The symbol (○) indicates Milyang 23 and ● indicates Jinheung.

았다. 따라서 親和性菌을 前接種하면 受容성이誘導 되는 것으로 생각된다.

窒素를 많이 주었을 경우 混合接種 (Table 2), 前後接種 (Fig. 1, 2.) 모두 病斑抑制力이 훨씬 떨어졌는데 이것은 窒素를 많이 줌으로써 phytoalexin의 活性이 떨어지고 그 活性低下率은 非親和的 組合에서 더 현저하였다는 金等의 報告<sup>2)</sup>와 一致하는 點이 있다.

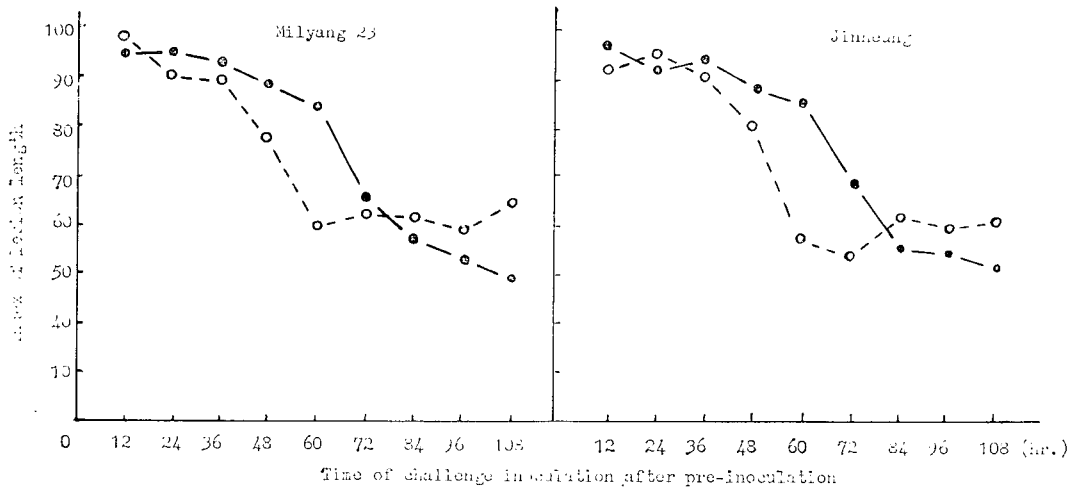


Fig. 4. Effects on the enlargement of blast lesion in two rice cultivars Milyang 23 and Jinheung inoculated at different time with each of compatible races at upper site of 3cm from inoculated site after preinoculation with incompatible (○) or compatible race (●). Disease lesions were measured 10 days after challenge inoculation

隣接部位의 前後接種: 隣接部位에도 誘導現象이 일어나는가를 알아보기 爲하여 親和性菌과 非親和性菌을 前接種하고 隣接部位에 親和性菌을 後接種한 結果 (Fig. 4.) 非親和性菌을 前接種하면 前接種 48時間부터 後接種한 親和性菌의 病斑長이 減少되기 始作하여 60時間에 最大로 減少하고 親和性菌을 前接種하면 72時間부터 減少되기 始作하여 그 以後 계속적으로 減少하는

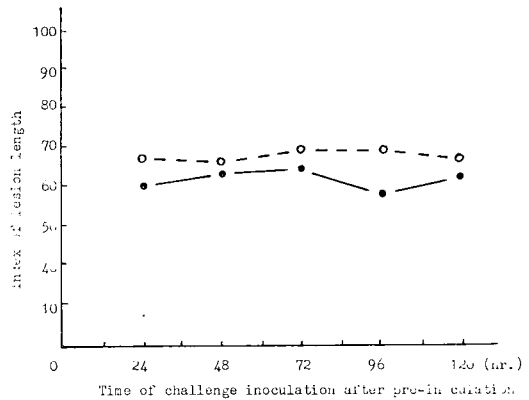


Fig. 5. Effects on the enlargement of blast lesion in two rice cultivars Milyang 23 and Jinheung inoculated at different time with each of incompatible races at upper site of 3cm from inoculated site after pre-inoculation with compatible race. Disease lesions were measured 10 days after challenge inoculation. The symbol ● indicates Milyang 23 and ○ indicates Jinheung.

경향을 나타냈다. 非親和性菌을 前接種하였을 경우의 抑制된 現象은 大畑, 高坂<sup>9)</sup>와 河野, 高坂<sup>9)</sup>의 報告와 完全相反된다. 그러나 이들은 前接種 1日後에 後接種한 結果이기 때문에 直接的인 比較가 될 수 없고 벼 白葉枯病에서 經時的으로 調査된 渡邊, 中西의 報告<sup>10)</sup>와 比較하면 어느 정도의 一致點을 찾을 수 있다. 한편 親和性菌을 前接種에 의한 病斑抑制現象을 經時的으로 調査한 結果는 거의 없지만 親和性菌의 感染葉에서는 抗菌性物質이 서서히 檢出되어 發病末期에 상당히 增加한다는 報告<sup>6), 23)</sup> 등이 이를 뒷받침해 주고 있다.

親和性菌을 前接種하고 隣接部位에 非親和性菌을 後接種한 結果(Fig. 5.) 品種間 또한 經時的 變化에 有意한 差가 認定되지 않았다. 이러한 現象은 벼 白葉枯病으로 實驗한 渡邊, 中西의 報告<sup>10)</sup>와 一致했다.

### 摘 要

稻熱病 病抵抗性의 機作을 究明하기 爲한 하나의 手段으로서 親和性菌과 非親和性菌을 混合接種하였을 경우의 病斑長 變化和 前後接種하였을 경우의 經時的 變化, 아울러 窒素를 多施하였을 경우의 이들 變化關係를 調査하고 또한 隣接部位에 前後接種하였을 경우의 關係를 調査한 結果는 다음과 같다.

1. 密陽 23號에 親和性이고 振興에 非親和性을 나타내는 C-7<sup>+</sup>와 이것에 完全 反對의 反應을 나타내는 N-2 Race를 여러 比率로 混合하여 Punch 接種하였을 경우 兩品種 모두 非親和性菌의 混合量이 클수록 親和性菌 單獨接種區 보다 病斑長이 減少되었고 非親和性菌의 어떤 干涉作用이 認定되었다.

2. 非親和性菌을 前接種하고 一定時間後 同一部位에 親和性菌을 後接種하면 非親和性菌 前接種 18時間後부터 病斑이 抑制되기 始作하여 24時間에 Peak에 달했다. 反面 親和性菌을 前接種하고 非親和性菌을 後接種하면 親和性菌 前接種 18時間 後부터 病斑이 擴大되기 始作하여 24時間에 Peak에 달했다.

3. 窒素를 多施하면 混合接種에서는 非親和性菌의 干涉作用能力이 떨어졌다. 前後接種에 있어서는 誘導時期에는 差가 없었으나 抵抗性誘導能力이 떨어지는 傾向을 보였다.

4. 親和性菌과 非親和性菌을 前接種하고 一定時間後 2cm 떨어진 上部 部位에 親和性菌을 後接種하였을 경우 非親和性菌을 前接種하면 48時間부터 病斑長이 抑制되기 始作하여 60時間에 最高로 抑制되었고 親和性菌을 前接種하면 72時間부터 抑制되기 始作하여 그 以後 계속 抑制되는 傾向이었다. 反面 親和性菌을 前接種하고 非親和性菌을 後接種하였을 경우에는 經時的變

化에 別差가 없었고 抑制傾向도 나타나지 않았다.

### 引用 文 獻

1. Arase, S., and S. Itoh, 1981. Growth of *Alternaria alternata* and incompatible race of *Pyricularia oryzae* Cavara in rice leaf-sheath previously infected with compatible race. Ann. Phytopath. Soc. Japan 47 : 269-271.
2. 車在淳, 趙白皓, 金基清, 1982. 水稻品種과 稻熱病菌 Race와의 親和 및 非親和組合에 있어서 Phytoalexin 活性差異와 窒素過用に 의한 活性低下. 韓植保護誌. 21(1) : 27-33.
3. Hammerschmidt, R. & J. Kuc, 1980. Enhanced peroxidase activity and lignification in induced systemic protection of cucumber. Phytopathology. 70 : 689.
4. Hammerschmidt, R. and J. Kuc, 1982. Lignification as a mechanism for induced systemic resistance in cucumber. Physiol. Plant Pathol. 20 : 61-71.
5. 河野みどり, 高坂沖爾, 1978. イネ いもち病における 非親和性 레이스接種による 誘導抵抗性의 範圍について(講要) 日植病報. 44 : 345.
6. 高坂沖爾, 大畑貫一, 1965. いもち病斑形成における race間の 局所的 干涉作用について(講要). 日植病報. 30 : 101.
7. 高坂沖爾, 和田隆造, 1979. イネ いもち病における 受容性誘導의 時期について(講要). 日植病報. 44 : 366.
8. 高坂沖爾, 山崎義人, 1980. 抵抗性의 機構. イネの いもち病と 抵抗性育種, 博友社, 東京. pp. 321-330.
9. Kuc, J. & S. Richmond, 1977. Aspects of the protection of cucumber against *Colletotrichum lagenarium* by *Colletotrichum lagenarium*. Phytopathology 67 : 533-536.
10. 渡邊 實, 中西清人, 倉倉邦夫, 下山辰行, 古河 衛, 1976. イネ白葉枯病의 抵抗性機作에 關する 研究, I, 非親和性細菌의 前接種による 親和性細菌의 病斑擴大抑制, 日植病報. 42 : 295-303.
11. 大畑貫一, 高坂沖爾, 1967. いもち病斑形成에對する race間の 局所的 干涉作用と 病斑にみられる 螢光物質について, 農技研報. C-21 : 111-132.
12. 大內成志, 1980. 植物における 病原體認識と 誘導抵抗性. 化學と生物. 18(3) : 144-153.
13. 大內成志, 1978. 感染と遺傳子. 植物病理化學 最

- 近の進歩. pp. 58.
14. Ouchi, S., H. Oku, and C. Hibino, 1976. Localization of induced Resistance and Susceptibility in barley leaves inoculated with the Powdery Mildew Fungus. *Phytopathology* 66 : 901.
  15. Ouchi, S., H. Oku, C. Hibino, and I. Akiyama, 1974. Induction of ascessibility to a nonpathogen by preliminary inoculation with a pathogen. *Phytopath. Z.*, 79 : 142-154.
  16. Richmond, D., J. Kuc, and J.E. Ellioton, 1979. Penetration of cucumber leaves by *Colletotrichum lagenarium* is reduced in plants systemically protected by previous infection with the pathogen. *Physiol. Pl. Pathol.* 14 : 329-338.
  17. 下村徹, 1978. 局部感染 宿主における ウイルス 抵抗性, 植物病理化学 最近の 進歩. pp.25-40.
  18. Stauch, T. & J. Kuc, 1980. Systemic protection of cucumber plants against disease caused by *Cladosporium cucumerinum* and *Colletotrichum lagenarium* by prior localized infection with either fungus. *Physiol. Pl. Pathol.* 17 : 389-393.
  19. 高橋喜夫, 1959. いもち病 抵抗性の 機作について, 山形農林學會報. 13 : 17-28.
  20. 高山保子, 高坂淳爾, 1976. 非親和性 レース接種による イネの いもち病 抵抗性誘導の 時期について(講要). 日植病報. 42 : 66.
  21. Tomiyama, K., 1966. Double infection by an incompatible race of *Phytophthora infestans* of a potato plant cell which has previously been infected by a compatible race. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 32 : 181-185.
  22. 富山宏平, 1979. 受容性の 誘導, 抵抗性の 誘導. 植物の 感染生理. 東京大學出版會, 東京. pp.47-51.
  23. 中西清人, 渡邊 實, 1977. イネ白葉枯病の 抵抗性 機作に 關する 研究. Ⅲ. 抵抗性 および 罹病性品種における 細菌抑制物質の 生成速度と 細菌の 増殖結果. 日植病報 43 : 265-269.