

## 各地のアカグサレ菌株の形態・生長比較と遺伝的差異

横尾一成・川村嘉応

### Comparative Observation on the Shape, Growth and Genetic Diversity as Revealed by RAPD Analysis in *Pythium porphyrae*, Sampled on the Nori Culture Ground on the Japan.

Kazunari YOKOO and Yoshio KAWAMURA

#### まえがき

アカグサレ病は全国各地のノリ養殖漁場で毎年発生し、気象条件によっては、その年の生産を左右するほどの多大な被害を与える病気の一つである。原因菌は卵菌綱—腐敗カビ目—*Pythium* 属—*Pythium porphyrae* (アカグサレ菌) であることが明らかになっている<sup>1)</sup>。

本菌については、分類から生理生態、さらには病害防除技術に関する研究まで多岐にわたって行われ、生活環が明らかにされる<sup>2)</sup>など多くの知見が蓄積されている。そのうち分類学的研究については高橋<sup>3)</sup>、佐々木・桜井<sup>4)</sup>、加藤ら<sup>5)</sup>、藤田・銭谷<sup>6-9)</sup>、佐々木・佐藤<sup>10)</sup>によって報告され、種の分類にとどまらず、本菌株の地域的な特徴についても生長比較などによって把握されている。

一方、ノリ養殖の現場では、上記の報告にもとづいた病害対策が実施されており、対策の1つである活性処理が全国的に導入された昭和59年以降、処理機などの改良とともに効率化され効果的に行われている。しかしながら、本病の被害は、依然として大きく<sup>11)</sup>、ノリ養殖現場からは、近年の症状や進行状況が従来と異なるのではないかとの声も聞かれる。本菌の病原性の変化については、他地域からの病原性の異なる菌株の移入などが考えられるが、未だ解明されていない。

そこで、ここでは佐賀県有明海のノリ養殖漁場から分離した本菌株とその他4県から採取・分離した菌株の形態と生長の違いを調べ、DNA多型識別法の1つであるRAPD-PCR法による遺伝的差異との関連について検討したので、その結果を報告する。

#### 材料および方法

**供試菌株** 菌株は表1に示す宮城県、福島県、愛知県、兵庫県、佐賀県の各ノリ漁場から採取したアカグサレ菌罹病葉体から分離したものをを用いた。

**供試培地** 培地は佐々木・佐藤の方法<sup>10)</sup>により作成したトウモロコシ煎汁寒天培地(以下、トウモロコシ培地と略す)、トウモロコシ前汁液体培地(以下、トウモロコシ液体培地)およびCMSA培地を用いた。全ての培地は塩分を20、pHを7.88に調整して供試した。

#### 1. 形態的差異

菌株は表1のうち宮城県1株、愛知県3株、兵庫県2株、佐賀県6株の合計12株を用いた。

各菌株はトウモロコシ培地へ置床した後、気温18℃、1,000Luxで12時間明:12時間暗条件下で2~3週間培養した。その後、形態は菌叢の縁部から5mm角の培養寒天を切りだし、スライドガラスの上に置き、その上からカバーガラスで軽く押しつぶし、顕微鏡倍率400倍下で観察した。

#### 2. 生長比較

菌株は表1のうち宮城県5株、福島県3株、愛知県3株、兵庫県4株、佐賀県39株の合計54株を用いた。

生長は接種から5、10、15日後に菌叢の半径を測定し、1日あたりの生長率を算出した。培養条件は、温度試験区として塩分20で10、15、20℃、塩分試験区として水温15℃で塩分10、20、30とした。

表1 供試菌株の経歴

No	略記	採集場所			採集日時
1	Mi-1	宮城県	松島湾		1996.11.16
2	Mi-2	〃	石巻		1999.2.8
3	Mi-3	〃	〃		2000.5.12
4	Mi-4	〃	〃		〃
5	Mi-5	〃	〃		〃
6	F-1	福島県	松川浦		1999.2.22
7	F-2	〃	〃		〃
8	F-3	〃	〃		〃
9	A-1	愛知県	伊勢湾	野間	1992.4.21
10	A-2	〃	〃	豊浦	1996.1.6
11	A-3	〃	三河湾	味沢	〃
12	H-1	兵庫県	播磨灘	明石浦	1997.1.14
13	H-2	〃	〃	〃	〃
14	H-3	〃	〃	淡路西	1997.1.13
15	H-4	〃	〃	〃	〃
16	S-1	佐賀県	有明海	農区 204	1995.10.31
17	S-2	〃	〃	有区 1059	1996.10.25
18	S-3	〃	〃	有区 1016	1996.10.29
19	S-4	〃	〃	有区 1098	1996.11.12
20	S-5	〃	〃	農区 204	1997.1.3
21	S-6	〃	〃	農区 204	1997.1.13
22	S-7	〃	〃	農区 202	1997.2.6
23	S-8	〃	〃	農区 204	1997.2.6
24	S-9	〃	〃	有区 1182	1997.2.6
25	S-10	〃	〃	有区 1061	1997.3.4
26	S-11	〃	〃	農区 204	1997.10.26
27	S-12	〃	〃	有区 1077	1997.10.27
28	S-13	〃	〃	有区 1061	1997.11.7
29	S-14	〃	〃	有区 1209	1997.11.10
30	S-15	〃	〃	有区 1244	1997.11.10
31	S-16	〃	〃	有区 1244	1998.1.12
32	S-17	〃	〃	有区 1249	1998.1.12
33	S-18	〃	〃	有区 1251	1998.1.12
34	S-19	〃	〃	有区 1274	1998.1.12
35	S-20	〃	〃	有区 1076	1998.11.1
36	S-21	〃	〃	有区 1018	1998.11.9
37	S-22	〃	〃	有区 1018	1998.11.9
38	S-23	〃	〃	有区 1183	1998.11.12
39	S-24	〃	〃	有区 1234	1998.11.12
40	S-25	〃	〃	農区 204	1998.11.12
41	S-26	〃	〃	有区 1182	1998.12.25
42	S-27	〃	〃	有区 1051	1999.1.5
43	S-28	〃	〃	有区 1215	1999.1.5
44	S-29	〃	〃	有区 1234	1999.1.11
45	S-30	〃	〃	有区 1182	1999.1.26
46	S-31	〃	〃	有区 1049	1999.11.1
47	S-32	〃	〃	有区 1264	1999.11.8
48	S-33	〃	〃	有区 1231	1999.11.8
49	S-34	〃	〃	有区 1053	1999.12.27
50	S-35	〃	〃	有区 1053	2000.1.3
51	S-36	〃	〃	有区 1277	2000.1.3
52	S-37	〃	〃	有区 1062	2000.11.6
53	S-38	〃	〃	農区 204	2000.11.8
54	S-39	〃	〃	農区 204	2002.1.11

試験はすべての菌株を再度、ノリ葉体に感染させ、分離したものを予め CMSA 培地で菌叢の直径が 65 mm になるまで各試験区の条件で前培養し、菌叢の縁辺を 7 mm のコルクボーラーで打ち抜き、新たな CMSA 培地に接種して行った。試験は 1 試験区 5 枚の培地で 3 回繰り返して行った。統計的有意差の検定は student の *t* 検定を用いた。

また、これらの値を統計解析ソフト R (windows 版 version R-2.4.1) を用いて群平均法によるクラスター分析を行った。

### 3. RAPD-PCR 法による遺伝的多様性の解析

菌株は表1のうち、宮城県2株、福島県3株、愛知県3株、兵庫県4株、佐賀県9株の合計21株を用いた。

菌株の DNA はトウモロコシ液体培地で 40 日間培養して得られた菌糸体を、Martin and Kistler<sup>12)</sup>に準じた方法で抽出した。

プライマーは市販の 10 塩基のオリゴヌクレオチド 60 種 (OPERON TECHNOLOGIES 社製 OPA-01~20, OPB-01~20, OPD-01~20) を用いた。

PCR の反応液は 25 ml あたり 0.5 U の Taq DNA polymerase (宝酒造 TaKaRa Taq), PCR buffer, 1.5 mM の MgCl<sub>2</sub>, 各 200 nM の dNTP mixture, 1.0 mM のプライマー, 1.0 ml の鋳型 DNA とし、サーマルサイクラー (バイオメトラ社製, T グラジェント・サーマルサイクラー 96) で行った。

PCR の反応条件は温度 94℃, 3 分間を 1 サイクル, 94℃, 1 分間, 35℃, 1 分間, 72℃, 2 分間を 40 サイクル, 72℃, 5 分間を 1 サイクルとした。

増幅 DNA 断片の検出は 1.0 % アガロースゲルにより 100 V 定電圧で約 30 分間の電気泳動を行った後、エチジウムブロマイドで染色して行った。DNA サイズマーカーは pHY Marker (TaKaRa 社製) を用いた。増幅断片の解析はゲル上でバンドとして確認された増幅断片のうち、明確に他の断片との区別ができ、再現性が確認できたバンドで行った。

遺伝的多様性の解析は、各サンプルの遺伝的類似度を示す指標として 2 個体間で検出された総断片数に占める共有断片数の割合 (Band Sharing Indices : BSI) を次式によって算出し、遺伝的な距離である非類似度 (1-BSI) を用いて行った。非類似度が小さいほど遺伝的な距離が近いと考えられる。また、それらの値を統計解析ソフト R (windows 版 version R-2.4.1) を用いて群平均法によるクラスター分析を行った。

$$BSI = 2Nab / (Na + Nb)$$

Nab: 個体 a および b に共有する断片数

Na: 個体 a に認められた断片数

Nb: 個体 b に認められた断片数

$$\text{非類似度} = 1 - BSI$$

## 結 果

### 1. 形態的差異

宮城県, 愛知県, 兵庫県および佐賀県の合計 12 株の形態の測定結果を表 2 に示す。蔵卵器に側着した蔵精器の数は, すべての菌株で 1~5 個であり, 高橋<sup>3)</sup>や一谷<sup>13)</sup>の *Pythium* 菌検索表に従い分類したところ, すべての株が *Pythium porphyrae* であることが確認された。同菌糸性の蔵精器の比率は, 10~33.3% となり, H-1 株で若干少ない傾向が見られた。蔵卵器の直径は 20.8~27.1  $\mu\text{m}$  となり, A-1 株で若干大きい傾向が見られた。卵胞子の直径および卵胞子壁の厚さは, それぞれ 18.2~23.1  $\mu\text{m}$ , 1.2~1.5  $\mu\text{m}$  となり, 明らかな傾向は見られなかった。球状無性繁殖器官の長径および短径は, それぞれ 18.2~26.6  $\mu\text{m}$ , 18.0~26.9  $\mu\text{m}$  となり, いずれの値も S-1, S-4 株で若干大きく, H-1 株で若干小さい傾向が見られた。中間性の球状無性繁殖器官の比率は, 38.7~73.3% となり, S-1 株で若干少ない傾向が見られた。主軸菌糸の太さは 3.9~5.2  $\mu\text{m}$  となり, H-1 株で若干細い傾向が見られた。

これらの値は藤田・銭谷<sup>6)</sup>や高橋ら<sup>14)</sup>と比較すると, 卵胞子壁の厚さが若干薄く, 主軸菌糸の太さが若干太かったが, いずれも文献値の範囲内で形態的な特徴については, 地域内および地域間で大きな差異はみられなかった。

### 2. 生長比較

**培養温度** 10, 15, 20 $^{\circ}\text{C}$ での生長率を図 1 に示す。生長率は宮城県の 5 株では, 10 $^{\circ}\text{C}$ が 0.3~0.7 mm/day で平均 0.5 mm/day, 15 $^{\circ}\text{C}$ が 1.0~1.8 mm/day で平均 1.5 mm/day, 20 $^{\circ}\text{C}$ が 2.0~2.8 mm/day で平均 2.3 mm/day, 福島県の 3 株では, 10 $^{\circ}\text{C}$ が 0.0~0.5 mm/day で平均 0.2 mm/day, 15 $^{\circ}\text{C}$ が 0.0~0.5 mm/day で平均 0.2 mm/day, 20 $^{\circ}\text{C}$ が 0.9~2.3 mm/day で平均 1.5 mm/day, 愛知県の 3 株では, 10 $^{\circ}\text{C}$ が 1.3~1.6 mm/day で平均 1.4 mm/day, 15 $^{\circ}\text{C}$ が 1.9~2.3 mm/day で平均 2.1 mm/day, 20 $^{\circ}\text{C}$ が 3.4~3.6 mm/day で平均 3.5 mm/day, 兵庫県の 4 株では, 10 $^{\circ}\text{C}$ が 0.8~1.1 mm/day で平均 1.0 mm/day, 15 $^{\circ}\text{C}$ が 1.3~1.6 mm/day で平均 1.4 mm/day, 20 $^{\circ}\text{C}$ が 1.6~3.3 mm/day で平均 2.3 mm/day, 佐賀県の 39 株では, 10 $^{\circ}\text{C}$ が 0.2~1.4 mm/day で平均 0.8 mm/day, 15 $^{\circ}\text{C}$ が 0.7~2.2 mm/day で平均 1.4 mm/day, 20 $^{\circ}\text{C}$ が 1.1~3.3 mm/day で平均 2.1 mm/day であった。ほぼすべての株において水温が高くなるに従って生長が良好であった。

表 2 アカグサレ菌形態の測定結果

菌株	蔵精器の数 (個/蔵卵器)	同菌糸性の 蔵精器の比率 (%)	蔵卵器の直径 $\pm$ SD ( $\mu\text{m}$ )	卵胞子の直径 $\pm$ SD ( $\mu\text{m}$ )	卵胞子壁の 厚さ $\pm$ SD ( $\mu\text{m}$ )	球状無性繁殖 器官の長径 $\pm$ SD ( $\mu\text{m}$ )	球状無性繁殖 器官の短径 $\pm$ SD ( $\mu\text{m}$ )	中間性の球状 無性繁殖器官 の比率 (%)	主軸菌糸の 太さ $\pm$ SD ( $\mu\text{m}$ )
Mi-1	1~5	26.7	21.6 $\pm$ 2.2	19.2 $\pm$ 2.1	1.2 $\pm$ 0.2	19.5 $\pm$ 2.4	19.1 $\pm$ 2.5	63.3	5.2 $\pm$ 0.9
A-1	1~5	16.7	27.1 $\pm$ 2.2	23.1 $\pm$ 2.4	1.5 $\pm$ 0.3	23.6 $\pm$ 4.4	23.8 $\pm$ 4.5	60.0	4.6 $\pm$ 0.4
A-2	1~5	33.3	22.7 $\pm$ 2.5	20.1 $\pm$ 2.2	1.3 $\pm$ 0.2	23.6 $\pm$ 4.0	22.6 $\pm$ 3.9	66.7	4.3 $\pm$ 0.5
A-3	1~5	20.0	22.8 $\pm$ 1.7	20.3 $\pm$ 1.7	1.4 $\pm$ 0.2	22.7 $\pm$ 4.5	23.1 $\pm$ 4.7	73.3	4.8 $\pm$ 0.3
H-1	1~5	10.0	20.9 $\pm$ 1.7	18.2 $\pm$ 1.8	1.2 $\pm$ 0.2	18.2 $\pm$ 3.1	18.0 $\pm$ 3.2	60.0	3.9 $\pm$ 0.5
H-3	1~5	-	-	-	-	18.8 $\pm$ 4.1	19.0 $\pm$ 4.0	45.2	5.0 $\pm$ 0.3
S-1	1~5	-	24.7 $\pm$ 2.3	21.6 $\pm$ 2.5	1.3 $\pm$ 0.3	24.6 $\pm$ 4.5	24.7 $\pm$ 4.4	38.7	4.8 $\pm$ 0.3
S-2	1~5	33.3	20.8 $\pm$ 2.3	18.3 $\pm$ 2.0	1.2 $\pm$ 0.2	21.0 $\pm$ 3.1	20.6 $\pm$ 2.9	70.0	4.5 $\pm$ 0.5
S-3	1~5	30.0	22.7 $\pm$ 2.4	20.2 $\pm$ 2.1	1.3 $\pm$ 0.2	20.5 $\pm$ 3.2	21.0 $\pm$ 3.0	53.3	4.9 $\pm$ 0.3
S-4	1~5	-	24.5 $\pm$ 4.1	21.8 $\pm$ 4.5	1.2 $\pm$ 0.1	26.6 $\pm$ 7.5	26.9 $\pm$ 7.5	48.4	4.8 $\pm$ 0.4
S-5	1~5	26.7	22.6 $\pm$ 2.0	20.1 $\pm$ 1.9	1.3 $\pm$ 0.2	20.7 $\pm$ 2.6	20.9 $\pm$ 2.7	63.3	5.0 $\pm$ 0.2
S-6	1~5	20.0	-	-	-	19.4 $\pm$ 4.0	19.3 $\pm$ 4.2	54.8	4.5 $\pm$ 0.6
藤田ら (1976)	1~5	異菌糸性が 多い	15~30	15~25	2.0~3.2	-	15~32	多い	2.0~5.1
高橋ら (1977)	1~5	異菌糸性	14.6~19.3	13.2~17.4	-	-	8.8~30.8	-	2.2~4.4

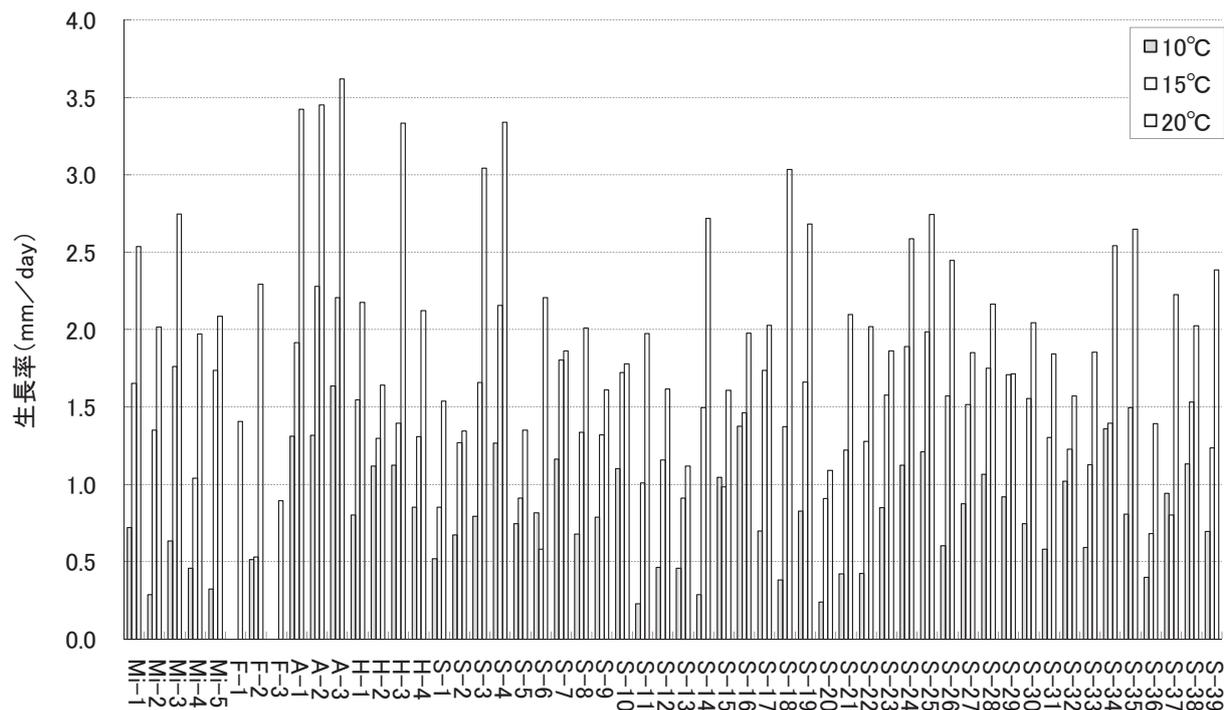


図1 株間の培養水温の違いによる生長比較

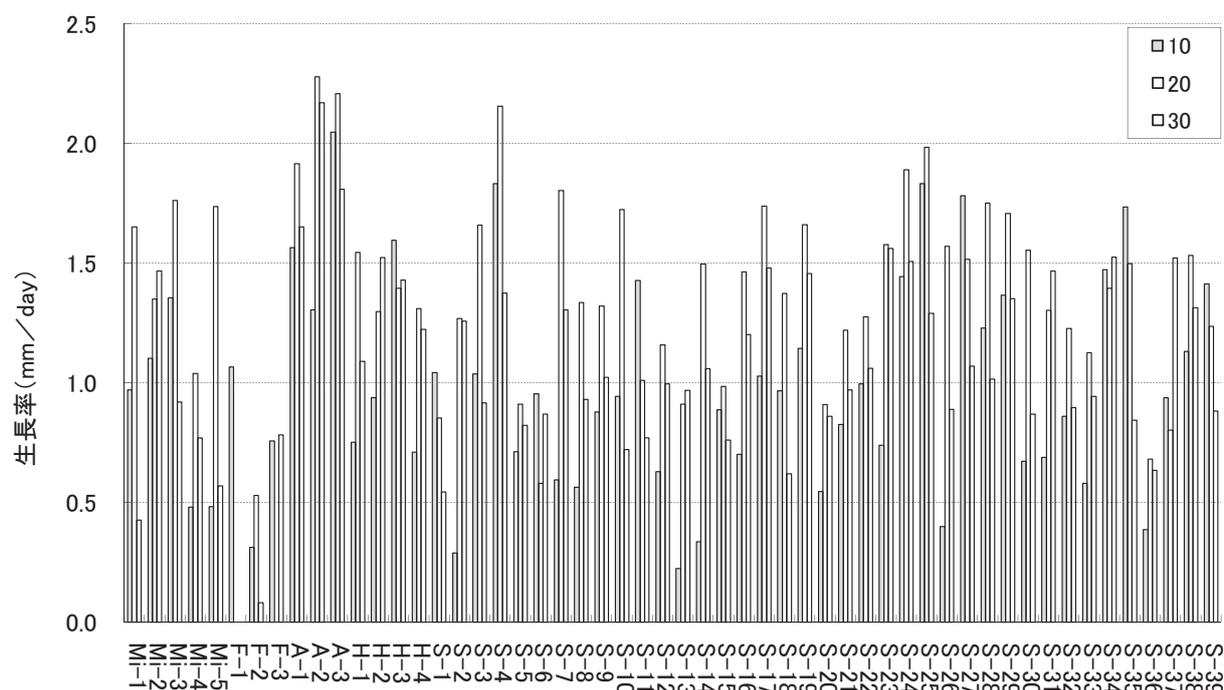


図2 株間の培養塩分の違いによる生長比較

地域間での生長率の違いを地域毎の平均値で比較すると、10℃では、佐賀県、愛知県、兵庫県の3地域が宮城県と福島県に比べ生長率が大きかった ( $p < 0.05\%$ )。15℃では、愛知県がその他の地域に比べ生長率が大きく ( $p < 0.05\%$ )、福島県がその他の地域に比べ生長率が小

さかった ( $p < 0.05\%$ )。20℃では、愛知県がその他の地域に比べ生長率が大きかった ( $p < 0.05\%$ )。その差が大きかったのは、福島県と愛知県で培養温度によって2~8倍の差がみられた。

また地域内での生長率の違いは、すべての地域で株間

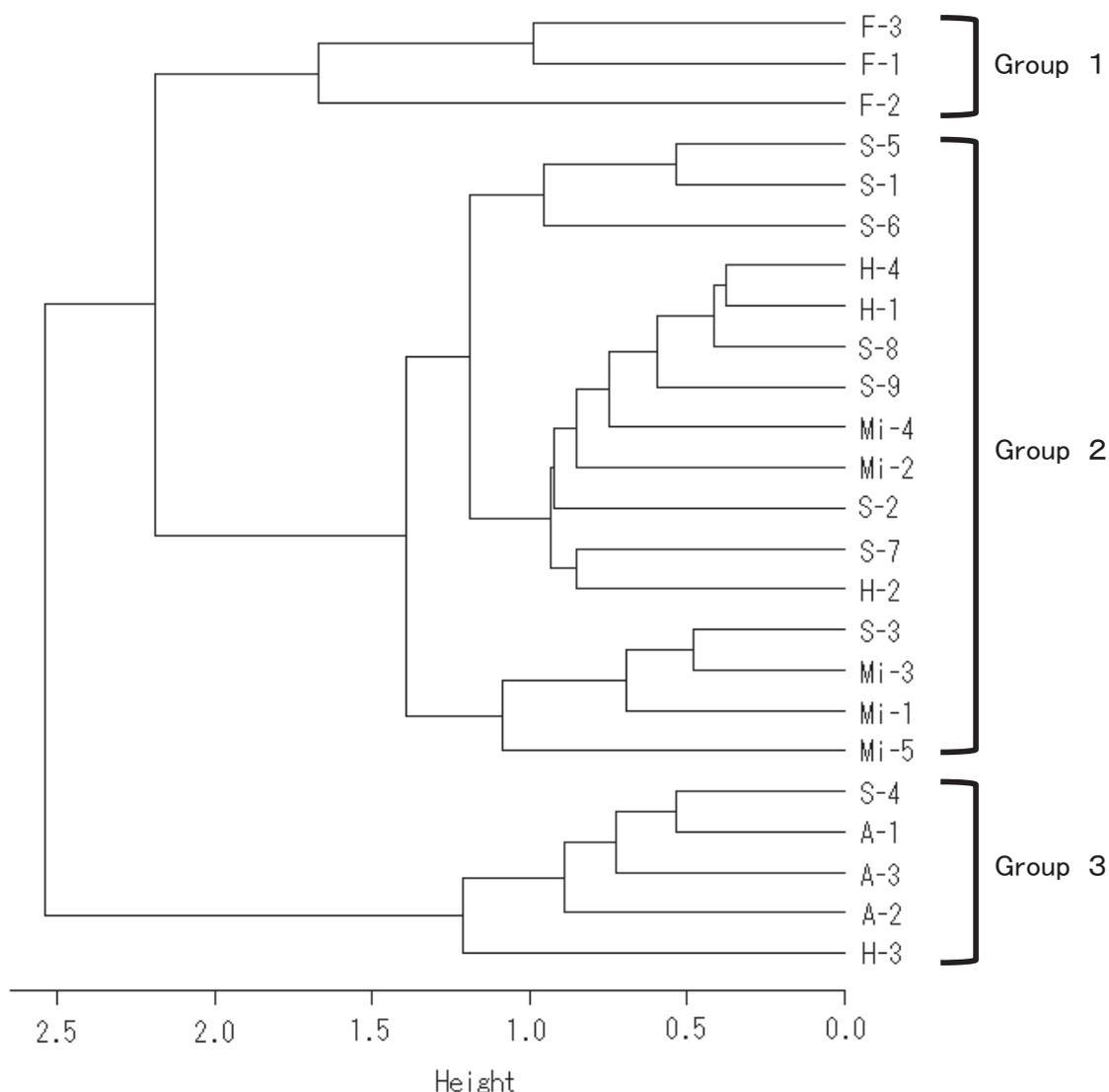


図3 群平均法によるアカグサレ菌生長率から作成した樹状図

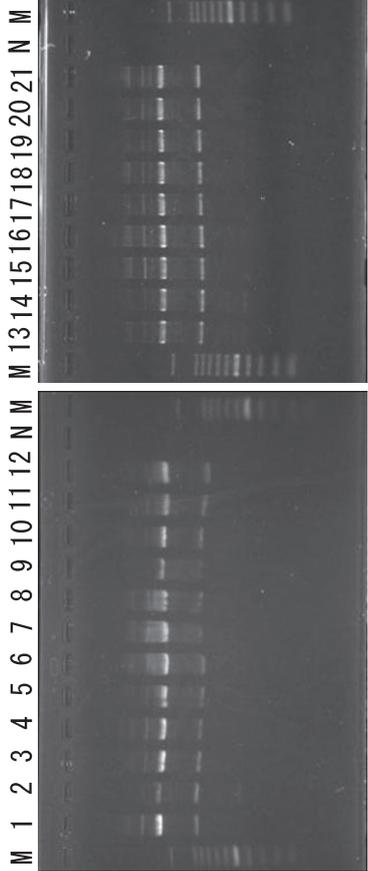
による違いが見られた ( $p < 0.05\%$ )。その差が大きいものは、すべての温度区の佐賀県株の S-4 と S-5 や 20℃ 区の福島県株の F-2 と F-3 および兵庫県株の H-2 と H-3 で 2~2.5 倍の差がみられた。また F-1 と F-3 では、10, 15℃ 区で生長率が極めて小さかった。

**培養塩分** 10, 20, 30 での本菌株の生長率を図 2 に示す。生長率は宮城県の 5 株では、塩分 10 が 0.5~1.4 mm/day で平均 0.9 mm/day, 20 が 1.0~1.8 mm/day で平均 1.5 mm/day, 30 が 0.4~1.5 mm/day で平均 0.8 mm/day, 福島県の 3 株では、10 が 0.3~1.1 mm/day で平均 0.7 mm/day, 20 が 0.0~0.5 mm/day で平均 0.2 mm/day, 30 が 0.0~0.8 mm で平均 0.3 mm/day, 愛知県の 3 株では、10 が 1.3~2.1 mm/day

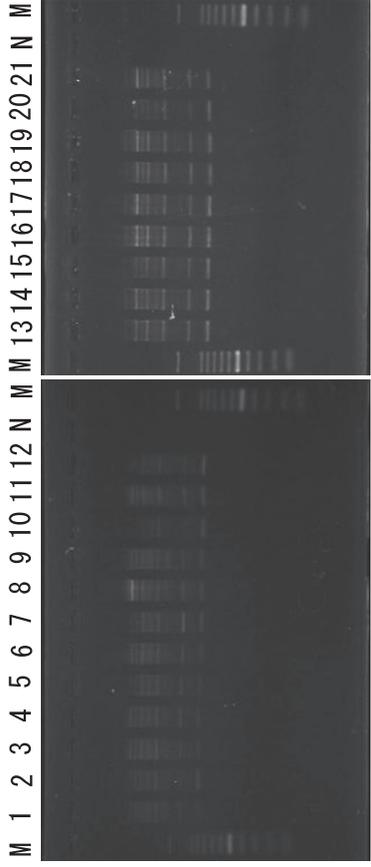
で平均 1.6 mm/day, 20 が 1.9~2.3 mm/day で平均 2.1 mm/day, 30 が 1.7~2.2 mm/day で平均 1.9 mm/day, 兵庫県の 4 株では、10 が 0.7~1.6 mm/day で平均 1.0 mm/day, 20 が 1.3~1.6 mm/day で平均 1.4 mm/day, 30 が 1.1~1.5 mm/day で平均 1.3 mm/day, 佐賀県の 39 株では、10 が 0.2~1.8 mm/day で平均 1.0 mm/day, 20 が 0.6~2.2 mm/day で平均 1.4 mm/day, 30 が 0.5~1.6 mm/day で平均 1.1 mm/day であった。54 株中 40 株が塩分 20 で最も生長が良かった。

地域間での生長率の違いを地域毎の平均値で比較すると塩分 10 では、愛知県がその他の地域に比べ生長率が大きかった ( $p < 0.05\%$ )。塩分 20 では、愛知県がその

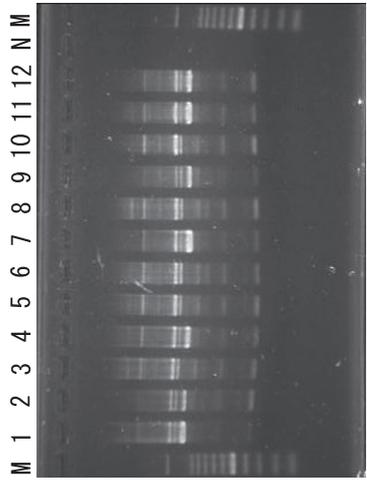
OPA-09



OPA-20



OPB-07



OPB-11

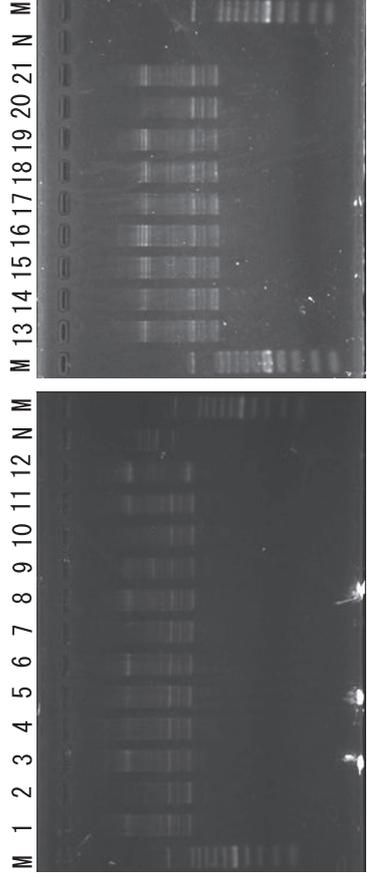


図4 RAPD-PCR法によるアカグサレ病原DNAの電気泳動画像  
 M: サイズマーカー, 1: Mi-1, 2: Mi-2, 3: F-1, 4: F-2, 5: F-3, 6: A-1, 7: A-2, 8: A-3, 9: H-1, 10: H-2, 11: H-3, 12: H-4,  
 13: S-2, 14: S-3, 15: S-4, 16: S-5, 17: S-6, 18: S-7, 19: S-8, 20: S-9, 21: S-10, N: ネガティブコントロール



地域間の非類似度は愛知県と佐賀県で最も小さく0.0558, 愛知県と兵庫県で最も大きく0.1463であった。地域内の非類似度の平均は, 佐賀県で最も小さく0.0111, 兵庫県で最も大きく0.1459であった。

また, 株間の非類似度は, S-2, S-5, S-6やS-4, S-7, S-10およびS-8, H-3で最も小さく0.0000となり, H-4, S-9で最も大きく0.2143となった。

クラスター分析の結果は, 図5に示すとおり, 大きく3つのグループに大別された。グループAは宮城県株のMi-2と兵庫県株のH-1, H-2が含まれ, グループBは兵庫県株のH-4, グループCは宮城県株, 兵庫県株のその他の株と福島県株, 愛知県株および佐賀県株が含まれた。

## 考 察

アカグサレ病の被害は, アカグサレ菌の遊走子がノリ葉体表面に付着し, 発芽した菌糸がノリ細胞内に侵入, 貫通しながら伸長することで, ノリ細胞の壊死した面積が広がり, 品質の低下や, ノリ網からの脱落による収量の低下を引き起こす。このため本菌の生長性は本病の対策を検討するにあたり重要な因子である。

そこで, 本研究では宮城県, 福島県, 愛知県, 兵庫県, 佐賀県の各地のノリ養殖漁場で分離したアカグサレ菌のうち12株の形態, 54株の生長性および21株の遺伝的差異を明らかにした。

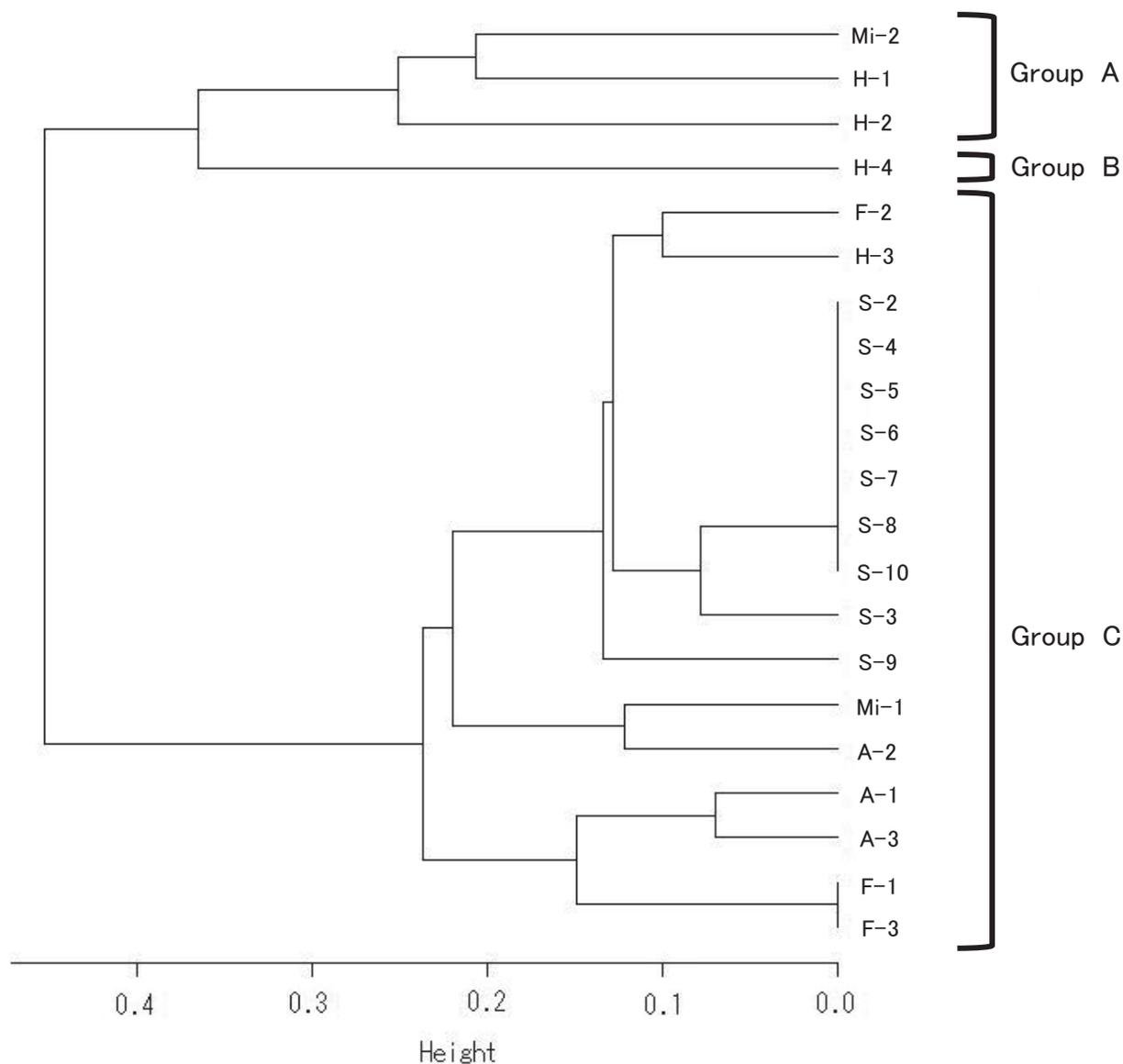


図5 群平均法によるアカグサレ菌 DNA の RAPD マーカーから作成した樹状図

その結果、形態はこれまでの報告値<sup>6,14)</sup>との違いはみられず、地域的な特徴も明らかではなかった。一方、生長性は生長率の測定値が0.0~3.6 mm/dayとなり、これまでの報告<sup>4)</sup>とほぼ一致した。また、生長性の地域的な特徴はクラスター分析の結果、3つのグループに分けられ、愛知県株と福島県株で明らかな優劣がみられた。しかし、過去の報告<sup>4-9)</sup>では、宮城県以北から採取した株で生長が早く、福島県以南から採取した株で生長が遅いなど、その特徴に地理的な要因がうかがえたが、本研究では宮城県株と佐賀県株が同程度の生長であることなど異なる結果となった。

次に、遺伝的差異はRAPD-PCRを用いた遺伝的多様性の解析によって3つのグループに分けられ、株間の遺伝的差異が確認された。ただし、分けられたグループに地域性はみられず、グループCは、すべての地域の株が含まれるなど、遺伝的に近い株が各地域に存在していたことが示唆された。Park et al<sup>15)</sup>は韓国、宮城県、愛知県、福岡県のアカグサレ菌株でRAPD-PCR法による遺伝的多様性の解析を行い、すべての地域の株が含まれるグループがあったと報告している。その要因として養殖技術の進歩によって可能となった冷凍網やフリー糸状体による地域間移動の可能性を指摘している。また、筆者らは2000年5月に佐賀県有明海に宮城県から搬入された種牡蛎に付着していたノリ葉体から本菌を分離している(未発表)。現在の水産業においては、他海域から種苗等として生物を移入することは一般に行われており、ノリ養殖以外にも水産資材等の移動によって本菌が運ばれる可能性もあると考えられる。

以上のことから、本研究で用いた1992-2002年に採取した各地のアカグサレ菌は、過去に他地域から病原性の異なる菌株の移入等によって既存の株と混在したか、それらが交雑し、生長性の地域的な特徴が変化したと考えられた。

佐賀県株の生長性については、これまで報告されていた「南西型」よりも生長の好適範囲が広い「東北型」に近い測定結果が得られており、近年、低水温期においてもアカグサレ病の被害がみられる理由の1つと考えられる。

本研究ではアカグサレ菌の形態・生長性について検討したが、本菌がノリ養殖におよぼす影響についてはUppalapati・Fujita<sup>16)</sup>やAddepalli・Fujita<sup>17)</sup>が報告するように感染源となる遊走子や遊走子嚢の形成に関する評価を含めた総合的な検討が必要であろう。

## 謝 辞

最後に本研究を行うにあたり多大なご助言を頂いた東條元昭先生に厚くお礼申し上げる。また、各地のアカグサレ菌の収集にご助力いただいた宮城県、福島県、愛知県、兵庫県のノリ担当者の方々に感謝の意を表する。

## 文 献

- 1) 新崎盛敏 (1947) : アサクサノリの腐敗病に関する研究. 日水誌, **13**(3), 74-90.
- 2) Y. Kawamura, K. Yokoo, M. and Tojo, M. Hishiike (2005) : Distribution of *Pythium porphyrae*, the causal agent of red rot disease of *Pythium* spp., in the Ariake Sea, Japan. *Plant Disease*, **89**(10), 1041-1047.
- 3) 高橋 実 (1970) : *Pythium* 菌の見分け方. 植物防疫, **24**(8), 339-346.
- 4) 佐々木 実・桜井保雄 (1972) : 各地のノリあかぐされ病菌株の生長比較. 東北水研報, (32), 83-87.
- 5) 加藤 盛・渡辺 競・佐藤陽一 (1973) : 養殖アマノリの疾病に関する研究-VII 各地に発生する赤腐病病原菌の栄養生理と病原性について. 日水誌, **39**(8), 859-865.
- 6) 藤田雄二・銭谷武平 (1976) : 有明海のり漁場から分離したあかぐされ病原菌 *Pythium* に関する研究-I 一般菌学的性状. 日水誌, **42**(10), 1183-1188.
- 7) 藤田雄二・銭谷武平 (1977) : 有明海のり漁場から分離したあかぐされ病原菌 *Pythium* に関する研究-II 生育環境要因ならびに栄養要求. 日水誌, **43**(1), 89-95.
- 8) 藤田雄二・銭谷武平 (1977) : 有明海のり漁場から分離したあかぐされ病原菌 *Pythium* に関する研究-III 有性生殖器官形成の環境および栄養条件. 日水誌, **43**(8), 921-927.
- 9) 藤田雄二・銭谷武平 (1977) : 有明海のり漁場から分離したあかぐされ病原菌 *Pythium* に関する研究-IV 病原菌株の血清学的区別. 日水誌, **43**(11), 1313-1318.
- 10) 佐々木 実・佐藤重勝 (1969) : ノリ赤腐病菌の培地組成と培養温度について. 東北水研報, (29), 125-132.
- 11) 藤武史行・久野勝利・伊賀田邦義 (2009) : 有明海湾奥部の佐賀県ノリ養殖場におけるアカグサレ病および壺状菌病の発生. 佐有水研報, (24), 57-66.
- 12) F. N. Martin and H. C. Kistler (1990) : Species-specific banding patterns of restriction endonuclease digested mitochondrial DNA from the genus *Pythium*. *Exp. Mycol.*, **14**(1), 32-46.
- 13) 一谷多喜郎 (1992) : 真菌の分離と分類・同定. *Pythium* 属. 防菌防微, **20**(2), 107-116.
- 14) 高橋 実・一谷多喜郎・佐々木 実 (1977) : ノリ赤腐菌を

起因する *Pythium porphyrae* Takahashi et Sasaki, sp. nov.  
日菌報, **18**(3), 279-285.

- 15) C. S. Park, M. Kakinuma, K. Sakaguchi and H. Amano (2003) : Genetic variation detected with random amplified polymorphic DNA markers among isolates of the red rot disease fungus *Pythium porphyrae* isolated from *Porphyra yezoensis* from Korea and Japan. *Fish. Sci.*, **69**(2), 361-368.
- 16) S. R. Uppalapati and Y. Fujita (2000) : Carbohydrate

regulation of attachment, encystment, and appressorium formation by *Pythium porphyrae* (Oomycota) zoospores on *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta). *J. Phycol.*, **36** (2), 359-366.

- 17) M. K. Addepalli and Y. Fujita (2002) : A monoclonal antibody and the lectin wheat germ agglutinin induce zoospore encystment in *Pythium porphyrae*, a marine microbial pathogen. *Mycologia*, **94**(4), 712-722.