

# 狭義のナラタケ *Armillaria mellea sensu stricto* の果樹類に対する病原性

中村 仁<sup>a)</sup>

農研機構 果樹研究所

[〒305-8605 茨城県つくば市藤本 2-1]

## Pathogenicity of *Armillaria mellea sensu stricto* on fruit trees

Hitoshi NAKAMURA<sup>a)</sup>

NARO Institute of Fruit Tree Science

### 1. 目的

ならたけ病は、多くの果樹や花木・林木などの木本植物をはじめとして草本植物にも発生する土壌病害で、果樹ではモモ、ブドウ、クリなどで被害が大きい。本病の病原菌はハラタケ目タマバリタケ科ナラタケ属に属するナラタケ (*Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm.) で、世界的に広く分布する。

本種の分類について、以前は形態的に類似したものが一括されて *A. mellea* として扱われていた。しかし、種内に生物学的種が存在することが示され、欧米では 1980 年代以降に、その後、日本においても生物学的種の整理が行われたことにより、*A. mellea* (狭義) を含めた複数の種に分けられた (Ota et al., 1998b; 車, 1999; Fox, 2000)。そのため、種を明確に示したい場合、種が整理される前の *A. mellea* は「広義のナラタケ (*A. mellea sensu lato*)」、種が整理された後の *A. mellea* は「狭義のナラタケ (*A. mellea sensu stricto*)」と区別される。また、日本に分布するナラタケは、ホモタリックな生活環を有することもあり (Ota et al., 1998a)、欧米に分布する種の亜種 *A. mellea* subsp. *nipponica* J.Y. Cha & Igarashi とされているが (車, 1999; 太田, 2006)、本亜種と同種あるいは近縁種と考えられる他地域に分布する菌との異同については整理されていない (Ota et al., 2000; Baumgartner et al., 2011)。したがって本研究では、現在日本に分布するナラタケの種名を *A. mellea* にとどめて「狭義のナラタケ (*A. mellea sensu stricto*)」として扱う。なお、これ以降、単に「ナラタケ」と表記した場合は「狭義のナラタケ」を指す。

ナラタケおよび広義のナラタケによって罹病した木本植物では、根や地際部の樹皮内および樹皮

---

a) (現所属) 農研機構 果樹茶業研究部門 Institute of Fruit Tree and Tea Science, NARO  
[〒305-8605 茨城県つくば市藤本 2-1]

下形成層部に膜状の白色菌糸体（菌糸膜）が伸展し、樹皮の腐敗と材質部の腐朽が起こる（Baumgartner et al., 2011）。罹病部が拡大すると通導阻害が進み、植物体全体が衰弱し、最終的には枯死に至る。感染は、ナラタケが形成する根状菌糸束が土壌中や罹病根を伝って、近接の健全根に達し、直接あるいは傷口から侵入することにより起こる。また、必ずしも根状菌糸束を形成しないこともあり、罹病根と健全根の接触によっても感染が広がる。

広義のナラタケにおいては、その宿主範囲は極めて広く、海外では 800 種以上と報告されている（Farr and Rossman, 2016）。日本においても 49 種（日本植物病理学会, 2015）あるいは 110 種（Kobayashi, 2007）との報告があり、その中には果樹類 9 種あるいは 11 種が含まれている。しかし、ナラタケについては、海外を含めて正確に同定された上で宿主範囲がまとめられた例は少なく、日本においては 1 種（日本植物病理学会, 2015）あるいは 16 種（Kobayashi, 2007）が宿主として挙げられているに過ぎず、果樹類ではナシとクリの 2 種のみが含まれる。

上記で挙げられたナラタケあるいは広義のナラタケの宿主とされている植物種については、必ずしも接種によって確認されたものではない。また、国内外を問わず、ある菌株を多くの植物種に接種し、その病原性を調査した事例は少ない。これは、ナラタケあるいは広義のナラタケにおいて、安定して病原性を評価できる接種方法が確立されていないことが理由の 1 つと考えられる。

そこで本研究では、ナラタケの病原性を安定して評価できる接種方法を開発するとともに、当該方法を用いてナラタケの果樹類に対する病原性を評価することを目的とした。なお、本稿では、2 年以上の栽培を要する木本植物で果実を食用とするものを「果樹類」とし、また、一部の果樹では台木に用いる樹種を当該果樹に相当するものとして扱った。

## 2. 材料および方法

### 1) 供試菌株

茨城県つくば市（農研機構果樹研究所圃場）の枯死モモ樹から採集され、罹病根内の菌体（菌糸膜）を分離源として得られたナラタケ MAFF 625137 を使用した（口絵参照）。本菌株は、菌糸および菌叢の形態と rDNA ITS 領域の塩基配列情報に基づいて同定されたものである。また、それ以外にも以下の 11 菌株 [MAFF 420656（分離菌株番号 94-7）、94-4、97-6、AS-1、NAM5、94-5、P-7、94-9、SB-1、P-5、96-12；Ota et al., 2000] も用いた。これら菌株は、Ota et al. (2000) によって SIG（Somatic incompatibility group；体細胞不和合性群）が決定されており、日本国内に分布する SIG A～SIG D のいずれかに属する。

### 2) SIG 判定

MAFF 625137 と既に SIG が判明している菌株との間で対峙培養を行い、MAFF 625137 の SIG を決定した。MAFF 625137 と MAFF 420656 を含む他菌株の含菌寒天をオートミール寒天培地に約 2 cm 離して置床し、その 3 週間後に両菌叢間で境界を形成していない場合を同一の SIG、着色した、もしくは両菌叢間で菌糸体が盛り上がった境界を形成した場合を異なる SIG に属すると判定した。

### 3) 接種試験

被接種樹として、リンゴ台木（マルバカイドウ、*Malus prunifolia* var. *ringo*；本稿ではリンゴとみなす）を含む果樹類 8 科 15 種の幼木を用いた（表 1）。幼木の大きさは樹種によって異なるが、おおよそ樹高 10~60 cm の個体を用いた。蒸留水を十分に含ませた滅菌ナシ枝片（長さ約 3~4 cm×径約 0.8~1 cm）40 個あるいは滅菌ナシ枝チップ（4 mm 篩目以上、11 mm 篩目以下の大きさの

表 1. 狭義のナラタケ *Armillaria mellea* sensu stricto MAFF 625137 の果樹類に対する接種結果 <sup>1)</sup>

供試樹種の科・種名 <sup>2)</sup>		試験 番号	品種 <sup>3)</sup>	病斑・菌糸膜 形成頻度 <sup>4)</sup>	宿主植物 (既報) <sup>5)</sup>
バラ科 Rosaceae					
モモ	<i>Amygdalus persica</i>	1	あかつき	1/1	+ <sup>*,**</sup>
		2	あかつき	1/1	
ウメ	<i>Armeniaca mume</i>		不明	1/1	+ <sup>**</sup>
アンズ	<i>Armeniaca vulgaris</i>		平和	1/2	+ <sup>**</sup>
ビワ	<i>Eriobotrya japonica</i>		不明	2/2	+ <sup>**</sup>
ナシ	<i>Pyrus pyrifolia</i> var. <i>cultra</i>	1	幸水	1/1	+ <sup>*,**</sup>
		2	幸水	1/1	
ナワシロイチゴ	<i>Rubus parvifolius</i>		- <sup>*</sup>	1/2	
アケビ科 Lardizabalaceae					
ミツバアケビ	<i>Akebia trifoliata</i>		不明	3/4 <sup>*</sup>	
ブナ科 Fagaceae					
クリ	<i>Castanea crenata</i>	1	ぼろたん	1/1	+ <sup>*,**</sup>
		2	ぼろたん	1/1	
ミカン科 Rutaceae					
ラフレモン	<i>Citrus jambhiri</i>		- <sup>**</sup>	2/2	
カキノキ科 Ebenaceae					
カキ	<i>Diospyros kaki</i>	1	富有	3/3 <sup>**</sup>	
		2	次郎	2/2 <sup>**</sup>	
		3	- <sup>**</sup>	0/3	
		4	- <sup>**</sup>	0/4	
クワ科 Moraceae					
イチジク	<i>Ficus carica</i>		蓬菜柿	2/4	+ <sup>*</sup>
ヤマグワ	<i>Morus australis</i>		- <sup>*</sup>	1/2 <sup>*</sup>	+ <sup>*,**</sup>
ツツジ科 Ericaceae					
ラビットアイ・ブルーベリー	<i>Vaccinium ashei</i>		ホームベル	2/2	
ブドウ科 Vitaceae					
アメリカブドウ	<i>Vitis labrusca</i>	1	キャンベル・アーリー	1/2	+ <sup>*,**</sup>
		2	キャンベル・アーリー	2/2	

1) ポット植えの被接種樹の大きさに応じた接種源（培養ナシ枝片・チップ；2~4ヶ月培養）数量を使用し、接種2~3ヶ月後に調査。ウメとアンズに対する試験では培養期間5ヶ月の枝片を接種源として使用。土壌中での根状菌糸束形成が観察された試験のみを結果として示した。

2) 米倉・梶田（2003）に準拠。一部は一般名を使用。

3) \*：野外採取，\*\*：実生。

4) 病斑および樹皮下での菌糸膜形成が観察された被接種樹数/供試樹数，\*：病斑組織からの接種菌株の再分離を確認，\*\*：富有では2個体で，次郎では1個体で樹皮にのみ菌糸膜形成。

5) +：報告あり，\*：日本植物病理学会（2015），\*\*：Kobayashi (2007)。いずれもナラタケあるいは広義のナラタケの宿主植物を指す。

もの) 100 ml 分 (乾燥重約 15 g) を入れたプラントボックス内に、あらかじめ各菌株を培養していたナシ枝片 4 個を接種源として加えて培養した。培養は、暗黒下 23°C で 2~5 か月間行い、培養期間 2 か月を超えた場合は乾燥を防ぐために滅菌蒸留水を適宜加えた。

室内において、接種源として 2~4 か月間培養した枝片を 6 個あるいは 8 個、培養チップ 50 ml 分を使用し、剪定鋏で根の先端を切除するとともに太い根に切れ込みを入れた 2 年生リンゴ台木を接種源に接するように作土 (黒土 (刀川平和農園, 栃木) : バーミキュライト = 10 : 1) を用いてビニールポットに植え付けた。各試験にはリンゴ台木 3~5 個体を用い、各 1 回行った。一部試験では、対照として無接種の台木を用いた。

リンゴ台木以外の被接種樹については、幼木の大きさに応じて、2~5 か月間培養した培養枝片を 8 個あるいは 20 個、培養チップを 50 ml あるいは 100 ml 分を接種源として用い、リンゴ台木と同様に根部に付傷させた後、ビニールポットあるいは素焼き鉢に植え付けた。試験には樹種ごとに 1~4 個体を用い、試験は状況に応じて 1~4 回行った。いずれの試験においても対照としての無接種樹は用いなかった。一部試験では、形成された病斑から菌を再分離した後、SIG 判定と同様の手順で接種菌株と再分離菌株との対峙培養を行い、その際、両菌叢間で境界を生じなかった場合に接種菌株が再分離されたと判断した。

リンゴ台木の場合は 25°C で 2 か月育成後、その他の被接種樹の場合は 25°C で 2~3 か月育成後、接種源上あるいは土壤中における根状菌糸束の形成の有無、および地下部 (根冠部および根部) における病斑形成 (樹皮組織の腐敗) および樹皮下における菌糸膜形成の有無を調査した。リンゴ台木以外の被接種樹の場合は接種後に根状菌糸束の形成が認められない場合は接種不成功とみなして、試験結果から除外した。ある樹種に対する接種において、基本的には複数個体あるいは複数回にわたって病斑形成が認められた場合、当該植物種に対して病原性ありと判定した。

### 3. 結果

#### 1) SIG 判定

MAFF 625137 は、対峙培養後に SIG A に属する 4 菌株とは境界を生じず、MAFF 420656 を含む SIG B~D に属する 7 菌株とは境界を生じた (図 1) s. したがって、MAFF 625137 は、Ota et al. (2000) で報告された 4 SIG のうち、SIG A に属すると判定した。

#### 2) 接種試験

##### (1) ナラタケ MAFF 625137 のリンゴ台木に対する接種結果

リンゴ台木に対して、接種源の培養期間を 2、3 あるいは 4 か月、および接種源個数を 6 個あ

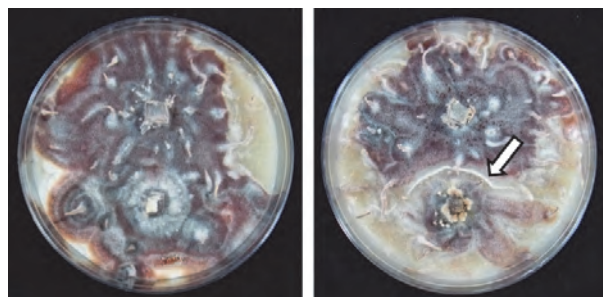


図1. 狭義のナラタケ *Armillaria mellea sensu stricto*におけるSIG反応

左 : MAFF 625137 (上側) と AS-1 (下側 ; SIG A に属する) との反応 (同じ SIG に属する)。右 : MAFF 625137 (上側) と MAFF 420656 (下側 ; SIG C に属する) との反応 (異なる SIG に属する。矢印は菌叢間に形成された境界を示す)。

るいは8個にしてリンゴ台木に接種した結果、培養期間・使用個数に関わらず、根状菌糸束の形成が認められた場合には供試した全ての個体の根部に病斑（樹皮組織の腐敗）および樹皮下における菌糸膜形成が認められた（図2）。根状菌糸束形成が認められなかった場合には、土壌中から回収した接種源が黒変しており、接種源が不良であったものと判断された。したがって、以降の接種試験には、上記の培養期間・使用個数のうち、短期間で接種源が作製でき、かつ、より安定的に

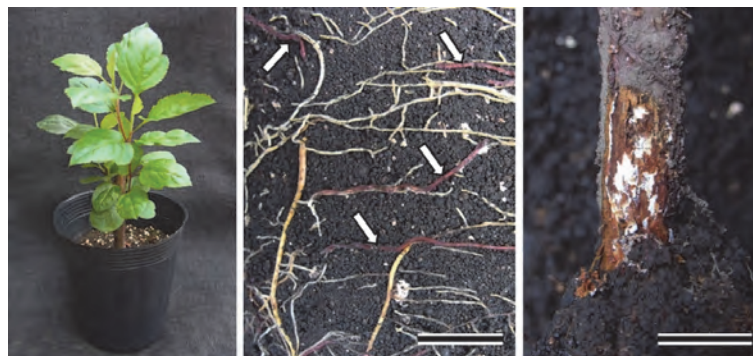


図2. 狭義のナラタケ *Armillaria mellea sensu stricto* MAFF 625137によるリンゴ台木への接種結果

左：接種されたリンゴ台木（マルバカイドウ）の2年生幼木。中：接種2か月後に土壌中で伸長していた濃赤紫色の根状菌糸束（矢印）（バー：1 cm）。淡黄褐色に見えるのはリンゴ台木の根。右：接種されたリンゴ台木幼木の地際部に認められた病徴・標徴（樹皮組織の腐敗および樹皮下に形成された白色の菌糸膜）（バー：1 cm）。

病斑形成が期待できる接種条件として、培養期間2か月の培養ナシ枝片を8個使用（培養チップの場合は50 ml分使用）することを基本とした。併せて、接種後、根状菌糸束が形成されていることが確認できた場合に限り、試験が成功したものとみなした。

## (2) ナラタケの異なるSIGに属する菌株の接種結果

接種条件として培養期間2か月の接種源を8個使用してリンゴ台木に接種したところ、MAFF 625137以外のSIG Aに属する4菌株の病原性が確認されたが、MAFF 420656を含むSIG Cに属する3菌株では病斑・菌糸膜形成は観察されず、病原性が認められなかった（表2）。対照とした無接種台木では病斑・菌糸膜形成は観察されなかった。SIG Aに属する菌株は根状菌糸束の形成頻度が高かったが、MAFF

表2. 狭義のナラタケ *Armillaria mellea sensu stricto* 各菌株のリンゴ台木への接種試験結果<sup>1)</sup>

供試菌株 <sup>2)</sup>	SIG <sup>2)</sup>	根状菌糸束形成頻度 <sup>3)</sup>	病斑・菌糸膜形成頻度 <sup>4)</sup>
MAFF 625137	A	4/4	3/4
94-4	A	4/4	3/4
97-6	A	4/4	4/4
AS-1	A	4/4	2/4
NAM5	A	4/4	4/4
MAFF 420656 (94-7)	C	2/4	0/4
94-5	C	2/4	0/4
P-7	C	0/4	0/4
対照（無接種）		0/4	0/4

1) ポット植え2年生リンゴ台木（マルバカイドウ）に接種源として培養ナシ枝片8個を用いて接種した2か月後に調査。

2) 分離菌株番号およびSIG（Somatic incompatibility group）はOta et al.（2000）による。

3) 土壌中での根状菌糸束形成が観察されたポット数/リンゴ台木植えポット数。

4) 病斑および樹皮下での菌糸膜形成が観察されたリンゴ台木数/供試リンゴ台木数。

420656 を始めとして SIG C に属する菌株は根状菌糸束の形成頻度が低く、菌株によっては全く形成しなかった。

### (3) ナラタケ MAFF 625137 の果樹類に対する接種結果

リンゴ（リンゴ台木）以外の果樹類 14 種に対して MAFF 625137 を接種したところ、カキを除いた 13 樹種では明瞭に病斑・菌糸膜が形成され、MAFF 625137 は当該 13 樹種に対して病原性を有すると判断された（図 3, 表 1）。一部の試験では接種菌株が腐敗組織から再分離されることを確認した。カキに対して接種試験を 4 回行ったところ、うち 2 回では病斑・菌糸膜形成が認められなかったが、他の 2 回では一部の個体において病斑・菌糸膜が形成された（図 4, 表 1）。しかし、それら病斑・菌糸膜は、根の切断部のみで見られるものや、樹皮のみで見られるものがあり、それらの伸展は局所にとどまった。また、感染部位ではタンニンによるものと思われる強い黒変が観察された（図 4）。被接種樹のうちウメおよびアンズに対しては、リンゴ台木を用いた接種試験では使用しなかった培養期間 5 か月の培養枝片を接種源として用いた結果、一部個体に対する病斑・菌糸膜形成が認められた（表 1）。

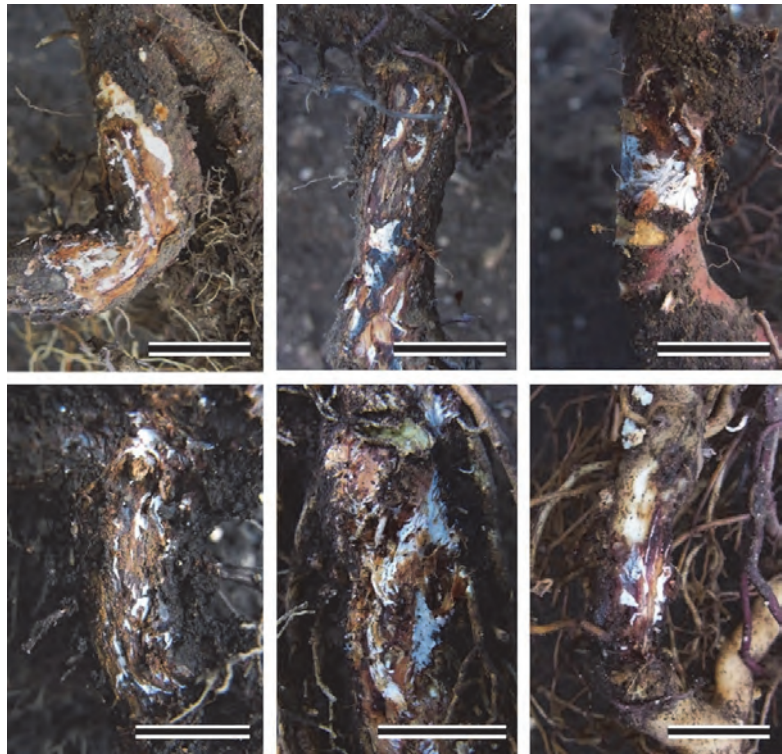


図3. 狭義のナラタケ *Armillaria mellea sensu stricto* MAFF 625137による果樹類への接種結果

左上：ナシ，中上：クリ，右上：モモ，左下：ビワ，中下：ラフレモン，右下：ミツバアケビ。いずれも被接種樹に認められた病斑（根部樹皮下に形成された白色の菌糸膜およびその周辺組織の腐敗）を示す。バー：1 cm.

## 4. 考察

### 1) 接種方法と病原性の評価

これまでのナラタケあるいは広義のナラタケの接種に関する報告では、接種源として、滅菌枝片で3~6か月培養したものを使用し、接種1か月~1年後に調査していることが多い(Mansilla et al., 2001; Sicoli et al., 2002; Baumgartner and Rizzo, 2006; Metaliaj et al., 2006)。本研究では、リンゴ台木に対する接種試験の結果から、効率的な接種条件として、枝片を2か月培養して作製した接種源を8個使用し、接種2か月後に調査を行うことで病原性を評価できることを明らかにした。接種の目的や被接種植物体の大きさにもよるが、これは過去の報告と比べると、若干効率が良いとい

える。また、本研究で行ったように、供試する植物体の大きさに合わせて接種源の大きさや数量を変えることによって、本法による接種の効率性を維持できるものと考えられる。

本研究では、病原性の有無を病斑(樹皮組織の腐敗)および樹皮下における菌糸膜の形成の有無によって判定した。リンゴ台木に対する MAFF 625137 の接種試験では、根状菌糸束形成が認められなかった場合には病斑・菌糸膜は形成されず、根状菌糸束形成が認められた場合には根の傷口への菌糸束による侵入が観察された。このことは、従来指摘されているように (Gregory et al., 1991; Fox, 2000; Baumgartner et al., 2011), ナラタケの宿主への感染・侵入に果たす根状菌糸束の重要性を示すと同時に、根状菌糸束形成の有無によって接種の成否もしくは接種源の良否が判定できることを意味する。根状菌糸束形成を確認しながら接種試験を実施することは、より安定した病原性評価を可能にするという点で重要と考えられる。

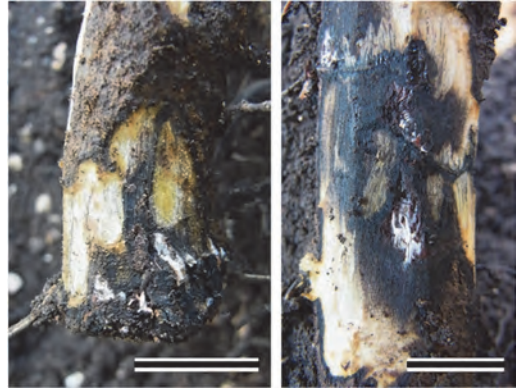


図4. 狭義のナラタケ *Armillaria mellea* sensu stricto MAFF 625137によるカキ樹への接種結果

左：品種「次郎」の切断した根先端部の樹皮下にわずかに形成された白色の菌糸膜 (バー：5 mm), 右：品種「富有」の樹皮部にのみ形成された白色の菌糸膜 (バー：1 cm)。

## 2) ナラタケの異なる SIG に属する菌株間での病原性の比較

本研究において、ナラタケの異なる SIG に属する複数菌株を用いてリンゴ台木に接種したところ、MAFF 420656 を含む SIG C に属する 3 菌株では病斑・菌糸膜形成に至らなかったが、MAFF 625137 を含む SIG A に属する 5 菌株では高頻度に病斑・菌糸膜形成が認められた。これまで日本のナラタケにおいて SIG 間における病原性・病原力の差異に関する知見は得られていないが、今回の試験結果からは SIG A は SIG C よりもリンゴ台木に対する病原力が強い可能性が示唆される。Ota et al. (2000) は SIG A が他 SIG よりも国内に広く分布することを報告しており、各 SIG の分布の違いは各々の病原力と関連していることも考えられる。

同時に、SIG C の菌株では菌糸束形成頻度が低く、SIG 間における病原性の差異は根状菌糸束の形成程度による可能性もあると考えられた。一方で、今回供試した SIG C に属する菌株においては、長期の維持・管理の過程で根状菌糸束の形成能が不良となった可能性もある。今後、野外から採集して間もない SIG C に属する菌株の菌糸束形成程度を調査する必要があるだろう。

## 3) ナラタケ MAFF 625137 の果樹類に対する病原性

これまで、日本のナラタケに関しては、宿主植物として 16 種が挙げられ、果樹ではナシとクリの 2 種のみしか挙げられていない (Kobayashi, 2007)。広義のナラタケでは、宿主として 49 種 (日本植物病理学会, 2015) あるいは 110 種 (Kobayashi, 2007) が挙げられているが、それぞれ果樹

としては9種あるいは11種が含まれているに過ぎない。本研究で、ナラタケ MAFF 625137 がリンゴ（リンゴ台木）を含む果樹類 8 科 15 種に病原性を有することが明らかになった。これら樹種の中には日本におけるナラタケの宿主として報告されていない5樹種（ナワシロイチゴ、ミツバアケビ、ラフレモン、カキ、ラビットアイ・ブルーベリー）も含まれており、広義のナラタケと同様にナラタケも宿主範囲が広いものと考えられる。ただし、カキに対しては他樹種と異なり、病斑・菌糸膜形成頻度が低く、それらの伸展程度も小さかった。このことから MAFF 625137 はカキに対しては病原力が弱いことが示唆される。

広義のナラタケを含めて、ある特定の菌株を多くの樹種に接種し、その病原性を調査した報告は少ない。加えて、当該報告例では1属内の複数樹種への接種結果に限られるようであり (Guillaumin et al., 1991; Sicoli et al., 2002; Metaliaj et al., 2006), 科レベルで異なる多数の樹種に接種を行った事例は見当たらない。本研究でナラタケ MAFF 625137 の多数の樹種に対する病原性を明らかにできたのは、病原性を安定して評価しうる接種方法が開発されたことが大きな理由と考えられる。今後、本接種方法を用いることによってナラタケ種内における宿主範囲の比較や宿主の抵抗性の評価などを効率的に行うことができるものと思われる。

## 5. 謝辞

本研究を行うにあたり、ナラタケ菌株を分譲いただくとともにナラタケ属菌の分類・同定および生理・生態的特性に関する貴重なご意見をいただいた森林総合研究所（現所属 日本大学）の太田祐子氏に厚く御礼申し上げます。

## 6. 参考文献

- Baumgartner, K. and Rizzo, D.M. (2006). Relative resistance of grapevine rootstocks to *Armillaria* root disease. *Am. J. Enol. Vitic.* 57: 408–414.
- Baumgartner, K., Coetzee, M.P. and Hoffmeister, D. (2011). Secrets of the subterranean pathosystem of *Armillaria*. *Mol. Plant Pathol.* 12: 515–534.
- 車 柱榮 (1999). 北海道産ナラタケの分類と生態. *日菌報* 40: 155–164.
- Farr, D.F. and Rossman, A.Y. (2016). Fungal databases, Systematic mycology and microbiology laboratory, <http://nt.ars-grin.gov/fungaldbases/>. ARS, USDA (参照 2016年8月1日) .
- Fox, R.T.V. (2000). *Armillaria* root rot: Biology and control of honey fungus. Intercept Ltd., Andover.
- Gregory, S.T., Rishbeth, J. and Shaw, C.G., III (1991). Pathogenicity and virulence. *In: Armillaria* root disease. Agriculture Handbook No. 691 (Shaw, C.G., III and Kile, G.A., eds). pp. 76–87, United States Department of Agriculture Forest Service, Washington, DC.
- Guillaumin, J.J., Pierson, J. and Grassely, C. (1991). The susceptibility to *Armillaria mellea* of different *Prunus* species used as stone fruit rootstocks. *Scientia Horticulturae* 46: 43–54.
- Kobayashi, T. (2007). Index of fungi inhabiting woody plants in Japan –host, distribution and



- literature—. Zenkoku-Noson-Kyoiku Kyokai Publishing, Tokyo.
- Mansillal, J.P., Aguin, O. and Sainz, M.J. (2001). A fast method for production of *Armillaria* inoculum. *Mycologia* 93: 612–615.
- Metaliaj, R., Sicoli, G. and Luisi, N. (2006). Pathogenicity of *Armillaria* isolates inoculated on five *Quercus* species at different watering regimes. *Phytopathol. Mediterr.* 45: 3–9.
- 日本植物病理学会 (2015). 日本植物病名目録, 2015年版. 日本植物病理学会, 東京.
- Ota, Y., Fukuda, K. and Suzuki, K. (1998a). The nonheterothallic life cycle of Japanese *Armillaria mellea*. *Mycologia* 90: 396–405.
- Ota, Y., Matsushita, N., Nagasawa, E., Terashita, T., Fukuda, K. and Suzuki, K. (1998b). Biological species of *Armillaria* in Japan. *Plant Dis.* 82: 537–543.
- Ota, Y., Intini, M. and Hattori, T. (2000). Genetic characterization of heterothallic and non-heterothallic *Armillaria mellea* sensu stricto. *Mycol. Res.* 104: 1046–1054.
- 太田祐子 (2006). ナラタケ属菌の分類・系統・生態およびならたけ病の防除. *樹木医学研究* 10: 3–10.
- Sicoli, G., Annese, V., de Gioia, T. and Luisi, N. (2002). *Armillaria* pathogenicity tests on oaks in Southern Italy. *J. Plant Pathol.* 84: 107–111.
- 米倉浩司・梶田忠 (2003). BG Plants 和名-学名インデックス (YList), <http://ylist.info>. (参照 2016年4月30日).