無機元素による全身獲得抵抗性誘導

ケイ素を施用して栽培していると，キュウリのうどんこ病やつる割病の発生が抑制されることを三宅・高橋が1982年に発表して以来20年近くになる。ケイ素がイネをはじめとして作物の病害抵抗性発現に効果があることは広く知られている。そして，その効果は物理的障壁や光合成能の向上によると考えられていた。

しかし，1998年カナダのファエらが，ケイ素のキュウリうどんこ病耐性効果に，抗菌性物質であるファイトアレキシン誘導も関与していることを明らかにした。ファイトアレキシンとは，病原微生物の感染によって植物に新たに合成される抗菌物質の総称であるが，ケイ素を供与したキュウリではうどんこ病菌の接種によりフラボノールの一種であるラムネチンが生成され，それがキュウリのファイトアレキシンであることを発見している。リン酸カリウムや硫酸銅，塩化マンガンのような無機元素も全身獲得抵抗性（Systemic Acquired Resistance；SAR）誘導に関与することも報告されている。

そこで，無機元素によるSARに関する知見をわかりやすく解説するとともに，ファエらによるラムネチン発見に至る実験手法，海外での水溶性ケイ素利用の現状についてもあわせて紹介する。

（1）全身獲得抵抗性誘導（SAR）とそのメカニズム

糸状菌や細菌などの病原体を直接標的とするのでなく，植物が本来もっている生体防御機構を活性化させて，長期間にわたって植物体全体に病害抵抗性を発現させる化学物質や微生物資材についての研究が近年活発化している。化学物質ではノバルティス社の開発したアシベンゾラルSメチル（商品名バイオン）や明治製菓のプロベナゾール（商品名オリゼメート），微生物資材では根圏に共生する植物生育促進性根圏細菌（PGPR）や同糸状菌（PGPF）などがある。

全身獲得抵抗性誘導（SAR）は，基本的には，植物体の一部になんらかのストレスを与えたとき，その情報が全身に伝わるとともにそのストレスに対する新たな抵抗性が全身に誘導される現象をいう。1975年アメリカのクッチがキュウリの第一葉（株元に近い一番下の葉）だけに，炭疽病菌を接種して病斑をつくらせておき，次いで炭疽病菌や黒星病菌などを植物体全体に接種したところ，上位葉でもこれら複数の病害の発生が抑制された。すなわち複合抵抗性が現われた。この現象がSAR誘導のモデル実験として，今日まで広く知られている。

動物のように抗体産生を伴う免疫による生体防御機構とは原理は異なるが，植物体も病原菌に一度感染すると二度目の感染に対して抵抗性を示す現象がある。一度目に感染した葉と同じ葉に抵抗性を示すのを局部獲得抵抗性（LAR），他の葉位にも抵抗性を示すようになるのを全身獲得抵抗性（SAR）という。

SARのメカニズムも少しずつ解明されている（第1図）。病原菌に侵された細胞が病原菌の拡大を抑制するために過敏感反応（HR）で死ぬが，この過敏感反応による細胞の死が抵抗性誘導には重要で，受動的な崩壊現象であるえ死（ネクロシス）とは異なる，高度に制御された能動的な死で，アポトーシスといわれている。

HRを起こした細胞とその隣接細胞では種々の代謝変換が生じている。急激な活性酸素生成現象（オキシダティブバースト），フェノール化合物の蓄積と酸化，感染特異的（PR）タンパク質およびファイトアレキシンの生成蓄積などが一連の抵抗反応として顕著に現われる。HRを起こした細胞は，最終的には崩壊して死ぬが，第2図に示すように病原菌をそこに閉じこめる作用もある。

局部病斑におけるHRは，隣接細胞における局部的な抵抗性を誘導するばかりでなく，全身へのシグナル伝達物質であるサリチル酸などを生

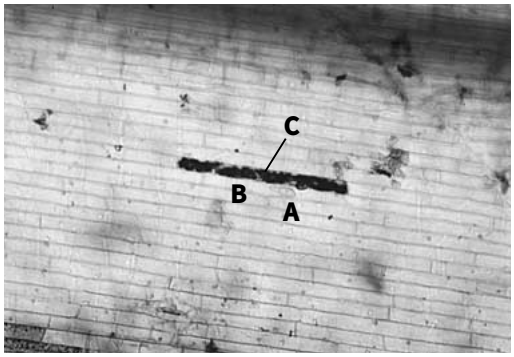
成し，作物体全身にSARを誘導する。1998年大橋らはこのシグナル伝達物質にスペルミンの系もあることを発見している。

異種微生物やエリシター＊物質の認識
⇩
急激な活性酸素生成現象
⇩
フェノール化合物の蓄積と酸化
⇩
細胞における過敏感反応死（または極度なストレス）
⇩
サリチル酸あるいはスペルミンなどによるシグナル伝達
⇩
感染特異的タンパク質遺伝子の発現
⇩
感染特異的タンパク質，リグニンなどの蓄積
⇩
全身的な抵抗性獲得

第1図　植物による全身獲得抵抗性誘導の模式図
（渡辺和彦，2000）

＊エリシターとは植物の生体防護反応を誘導する物質の総称

イネいもち病防除剤であるノバルティス社のアシベンゾラルＳメチル（バイオン）の作用部位はサリチル酸よりもさらに下流（図の下の方）で，あるいは別な系で作用するらしい



第2図　イネいもち病菌に侵された細胞（前川和正原図）

過敏感反応によるとの証明はまだないが，ケイ素施用イネでは，このような細胞死により隣接細胞への菌糸の伸長が阻止されている。Aは分生胞子，Bは付着器，Cは侵入菌糸

（2）ケイ素以外の無機元素によるSARとその類似現象

①リン酸塩，マンガン，銅など

SARの特徴は，処理した葉以外の葉にも抵抗性誘導シグナルが伝達されることであるが，イスラエルのロベニらは1997年キュウリのうどんこ病に対する無機元素のSARを観察している（第1表）。第1葉に無機元素試薬を処理していると，上位葉でのうどんこ病発生率が低下する。逆に上位の第3葉に無機元素試薬を処理していると，下位葉に同様の抵抗性反応がでることも観察している。この表には示していないが，モ

第1表　無機元素によるキュウリのうどんこ病に対するSARの誘導
（ロベニら，1997）

処　理	濃　度	植物当たりコロニー数
コントロール	―	70.5 a
K_2HPO_4	0.05M	29.8 bc
$MnCl_2$	0.01M	36.3 b
	0.005M	23.2 bc
	0.0025M	25.3 bc
H_3BO_3	0.02M	21.8 bc
	0.01M	19.2 c
	0.005M	21.2 bc
$CuSO_4$	0.01M	22.5 bc
	0.005M	33.8 b
	0.0025M	34.8 b

注　無機溶液を第1葉に散布2時間後に2，3葉位にうどんこ病菌を接種。コロニー数はうどんこ病菌接種15日後の2，3葉位のコロニー数の平均値。その後のa，b，cは5%レベルで有意差あり

第2表　リン酸カリウムと農薬とそれらを交互散布した場合のマンゴー（果樹）のうどんこ病防除試験結果
（ロベニら，1998）

処　理	発病程度	発病果房率（%）
無処理	3.42 ± 0.07	100.0 ± 0.0
ディニコナゾール（0.04%）	0.43 ± 0.03	36.3 ± 1.9
KH_2PO_4（50mM）	1.61 ± 0.10	82.5 ± 2.6
交互散布	0.54 ± 0.06	53.6 ± 3.8

注　3処理とも1994年の開花期に14日間隔で散布。交互区ではリン酸カリウムを2回，農薬を1回の順に散布した。発病程度は0～4段階で調査した平均値，発病率は2連制，各4本の木の10果房調査による

リブデン，マグネシウム，亜鉛では効果がない結果を得ている。

また，1998年マンゴ（果樹）で50mMのリン酸カリウムの葉面散布がうどんこ病発生を少し抑えること，薬剤とリン酸カリウムの交互散布が少なくとも農薬使用量を2分の1に低減できることを報告している（第2表）。

リン酸塩はマメ，トウモロコシにおいてもSARを誘導するが，リン酸塩を施用した部位のカルシウムが不活性化し，それが生体に由来する（内生的）SARシグナルを引き出していると考えられている。

第3表　ブドウベと病の防除試験結果

試験区No.	薬剤名（商品名）	希釈倍数（倍）	散布月日		平成3年6月25日調査		
			6/5	6/18	発病葉率(%)	発病度	防除価
1	ホセチル水和剤（アリエッティ）	800	○	○	31.3	11.4	73
2	マンゼブ水和剤（ジマンダイセン）	800	○	○	41.7	19.3	55
3	液肥A（アミグロー）	500	○	―	32.5	12.4	71
4	無処理		―	―	63.3	42.7	

注　薬害および結実への影響：各試験区とも認めなかった

②肥料の葉面散布

肥料の葉面散布がブドウのべと病対策に有効との3年間（1991～1993年）にわたるテスト結果がすでに兵庫にある（第3表）。液肥1回散布だけでもホセチルやマンゼブの2回散布と同等の効果がある。キュウリのべと病やキクの白さび病が肥切れででやすいことが知られていることから，こうした試験を実施している。資材施用は6月5日でブドウの肥切れは考えにくいのだが，ロベニらの実験結果とあわせ，液肥中のリンやカリウム，微量要素が関与していると考えると理解しやすい。

無機元素がSARに関与することを知っていれば，こうした試験結果はもっと重要視されると思う。全国的に情報を集めれば，類似の試験結果や農家の経験などは数多くあるであろう。

③銅

1999年コロムらがブドウのボトリチス・シネリアによる灰色かび病について行なった実験によると，ボルドー液や水酸化第二銅については直接的な殺菌作用のほかに，植物の防御機構を活性化するエリシター様作用も認められている。エリシターとはファイトアレキシンの誘導など，植物の生体防護反応を誘導する物質の総称で，病原菌由来の分泌物や細胞表層断片などが知られているが，銅のような無機元素もエリシターになると考えられている。

彼らは，通常の散布時期よりも遅い，すなわち収穫後21日目の果実にボルドー液や水酸化銅を散布して無処理区との比較実験を行なっている。細胞学的な観察によると銅処理をした果実の細胞構造は影響を受けていないが，無処理区の果実の細胞は影響を受けていた。生化学的な分析によると銅処理果実ではパーオキシダーゼ，フェノール，レスベラトール（ファイトアレキシンの一種），アントシアンを含む防御反応指標と考えられる物質の濃度が無処理区より高くなることを認めている。すなわち，銅は植物内在の防御機構を誘導するエリシターとなっている。

ボルドー液の主成分である塩化銅もイネのファイトアレキシンを生成させる強いエリシターである。ボルドー液を散布すると病原菌を防除するとともに植物体のエチレン生成が増大する場合もあり，塩化銅のエリシター活性発現にエチレンの関与が示唆されている。

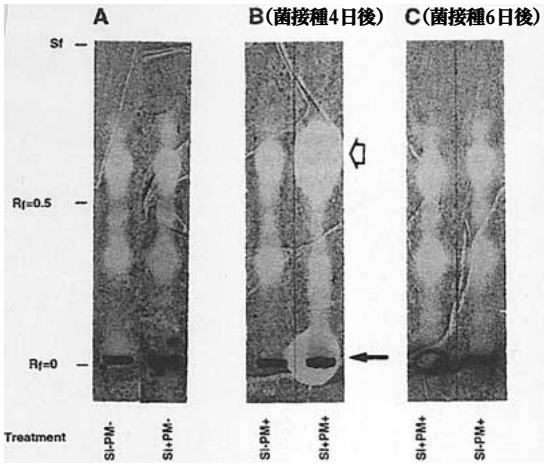
(3) ケイ素によるSAR類似現象の発見

ケイ素の吸収形態はケイ酸H_4SiO_4で，分子の形態で蒸散流によって地上部に運ばれ，水分の蒸発とともに濃縮され重合してシリカゲルSiO_2になる。ケイ素処理植物の病原菌に対する抵抗性の発現は，ケイ素重合体による物理性の強化が主要因と長い間考えられていた。しかし，重合される前の水溶性ケイ素がSAR類似現象発現の引き金となっていると考えられる事象が明らかとなった。なお，カナダのグループはSAR現象と表現しているが，ケイ素処理とは異なる葉での病害抵抗性発現の実証はまだのため，筆者は本稿ではSAR類似現象と表現する。

チェリフらは，1994年キュウリ根腐病ではケ

イ素による発病抑制が，感染に対する根の物理的障壁の強化やリグニン化のみならず，フェノール性物質の蓄積と関連していることをみつけている。これらの菌に侵入された細胞の顕微鏡観察によると，ケイ素処理区では表皮細胞にフェノール性物質が蓄積し，そこに侵入していた菌が死滅している。顕微鏡観察結果と，ファエらの1998年のファイトアレキシンとしてのラムネチンの発見は，ケイ素処理による抵抗性誘導メカニズムの発現機構がSARの機構発現ときわめて類似していることを示している。

ファエらは，SiO_2濃度を0と100ppmの2処理の培地で，キュウリを第三葉が完全に展開するまで育ててからうどんこ病菌を接種し，接種後0，1，2，3，4，6，8，10日後に葉を逐次サンプリングし，葉中に含まれる抗菌活性物質を検索している。なお，うどんこ病の発病程度は菌接種10日後の病斑面積率によるとケイ素無施用区では15%，ケイ素施用区では4%で，新たに展開した葉での二次感染はケイ素無施用区では認められたが，ケイ素施用区では認められていない。



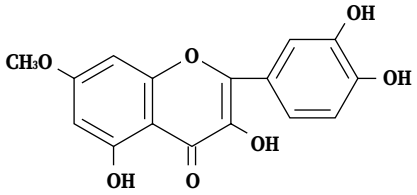
第3図　酸加水分解したフェノール画分の薄層クロマト上のバイオアッセイ結果　（フェアら，1998）

処理のPM±はうどんこ病菌の接種の有無，Si±はケイ素施用の有無を示す。Aはうどんこ病菌無接種区，B，Cはうどんこ病菌接種区で，Bは接種4日後，Cは接種6日後。Bの右側，ケイ素施用，うどんこ病菌接種区の4日後で，白抜きの矢印部分と黒の矢印Rf＝0付近に強い抗菌活性を

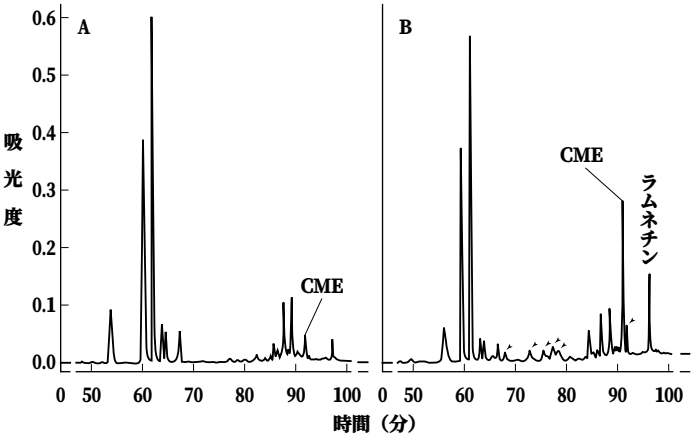
抗菌活性物質の検索は，菌接種後の葉を10倍量の80%メチルアルコールで摩砕抽出し，減圧濃縮後，pH2に調整して，まず石油エーテルを加え脂溶性化合物を除去する。水溶性画分に等量の酢酸エチルを添加し，さらに酢酸エチル画分に等量の4N塩酸を添加し，1時間100℃で酸加水分解する。その加水分解物を冷却後，酢酸エチルに溶解している。前者の酢酸エチル画分と酸加水分解後の酢酸エチル画分を乾燥後，無水メチルアルコールに溶解し，それらをそれぞれ遊離のフェノール画分と結合型フェノール画分とした。最終試料1mlは新鮮重2.5gの葉に相当する。それらの400μlまたは800μlをシリカゲル薄層クロマトでジクロロメタンと酢酸エチル（6:4,vol/vol）で展開し，254nmと366nmの紫外線下でスポットを確認するとともに，薄層上にキュウリ黒星病菌の胞子をポテトデキストロース培地に懸濁した液をスプレーし，2～3日湿室に保管し，クロマト上の阻止帯を観察している。キュウリの黒星病菌は分生胞子が黒い色素を形成するので判別しやすいため，SAR研究の抗菌物質の判別によく用いられている。菌糸の生育阻害部分は白いスポットとして現われ，バックグランド部は黒星病菌が増殖するため灰黒色を呈する（第3図）。

遊離のフェノール画分には，シリカゲル薄層プレート上で紫外線照射下あるいはバイオアッセイによる抗菌活性判定でも，なんら特別なスポットは認められなかった。しかし，結合型フェノール画分を酸加水分解したアグリコン（配糖体の加水分解で得られた糖以外の部分）には紫外線下で差異を生じた。また，キュウリ黒星病菌の増殖を阻止する活性物質は菌接種1～4日の試料に現われた（第3図B）。しかし，菌接種6日後には消失した（第3図C）。UV照射下でみると，ケイ素無処理区では緑色の蛍光を示すだけであったが，ケイ素処理区の生理活性物質部分の各スポットはフラボノイドの存在を示唆する色調を示した。この抗菌活性のスポットは低濃度で再実験すると二つになった。Rf＝0のスポットも強い抗菌活性を示すので，少なくとも3種の抗菌物質が存在している。

この抗菌活性物質を同定するため，ケイ素処理，うどんこ病菌接種2，3，4日後の植物体新鮮重約100gを集め，酸加水分解した結合型フェノール画分をシリカゲルカラムクロマトでヘキサン―ジクロロメタン―酢酸エチル―メタノールと順次極性の高い溶媒を用いて溶出，純化し，各溶出液のフラクションをキュウリ黒星病菌で抗菌活性を同定した。そして純化した活性画分をUVスペクトルとNMRスペクトルでラムネチン（3,5,3',4'-tetrahydroxy-7-o-methoxyflavone）であると同定している（第4図）。さらに，ラムネチンの標準品を植物体からの試料と同じようにHPLCとTLCにかけることにより確認している（第5図）。ラムネチンは，他のファイトアレキシンで報告されているのと同濃度である20μgで抗菌活性を示すため，ラムネチンがキュウリのファイトアレキシンであるとしている。



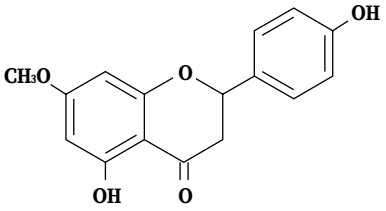
第4図　ラムネチンの化学構造



第5図　植物体抽出物中にラムネチンが存在していることをHPLCで再確認したもの。フェノール画分の酸化水分解物のHPLC分析結果　（フェアら，1998）

Aはケイ素無施用，無菌接種区（Si－PM－，0日後），Bはケイ素施用，菌接種区（Si＋PM＋，4日後）。Bにはピークがいくつか認められる（矢印）。ファイトアレキシンと同定されたラムネチンのピークはAには認められないが，Bには96.8minに明確に認められる。Aの97minの位置のピークはラムネチンではない。Bにはρ－クマレイトメチルエステル（CME）も91.9minに認められるが，Aにも少しだが認められる

抗菌活性は低分子の代謝産物によるが，これらの代謝産物の一つがこうして同定されたフラボノールのアグリコンであるラムネチンである。ラムネチンは，イネいもち病感染葉で発現するファイトアレキシンのサクラネチン（第6図）によく似た構造をしており，興味深い。また，ケイ素単独ではラムネチンの誘導活性は認められず，ケイ素をキュウリに前処理してうどんこ病菌を接種すると抗菌活性が増加し，ラムネチンも生成する。したがって，ケイ素はエリシターではないが，感染時のファイトアレキシン生成能力を増加させて抵抗性を示していると推察される。



第6図　サクラネチンの化学構造

ウリ科植物では化学的防御物質が存在しないと長く考えられていたが，キュウリにおいてフラボノール系のファイトアレキシンが存在すること，また，ラムネチンが植物におけるファイトアレキシンであることは，すべてフェアら，ベランジェのグループの初めての発見である。

（4）海外での水溶性ケイ素の病害防除利用の歴史

ベランジェらの1995年の総説に記載されてい

ることから，以下説明する。

14～15世紀，錬金術師が活躍した時代，トクサの水抽出液を作物の立枯病やうどんこ病のような病気に対して散布する農法があり，その抽出液の作成法が有機農業の図書に紹介されているそうだ。トクサは乾物当たり15％以上もケイ素を含む高ケイ素含有植物のひとつである。トクサを水の中ですりつぶすと，その抽出液はケイ酸ナトリウムを含んでいることが，水溶性ケイ素を市販している業者によって確認されている。

ケイ素が作物病害の抑制に効果があることが科学的に研究されたのは1920～1930年代からである。穀物や草類についてで，イネいもち病やうどんこ病についての研究もすでに紹介されている。ケイ素とキュウリのうどんこ病の相互作用について最初に報告したのは1940年ワーグナーである。彼はキュウリにケイ素を施用するとうどんこ病の発病が遅延され，被害が軽減することをみつけている。なお，キュウリのつる割病に対してのケイ素の抑制効果の報告は日本の三宅・高橋らが世界で最初である。

単子葉植物はケイ素を吸収し，生育にも効果があることは明らかだが，ケイ素の双子葉植物の生育への影響は明確ではない。双子葉植物もキュウリ，カンキツ類，クロミキイチゴ，イチゴなどはケイ素を吸収し茎葉に集積することが知られている。

近年ヨーロッパでは水溶性ケイ素を施設栽培で利用することが急速に増加している。施設栽培で用いられる培養液原水のSiO_2濃度は0.17mM（10ppm）以下が多い。そこでは培養液の組成そのものを修正して，ケイ素を基本培地成分の一つとして組み入れている。特にキュウリとバラ栽培で顕著で，うどんこ病やその他の病気に対する抵抗性増加のみならず，収量増加も伴うと栽培者は報告している。

しかし，北米ではまだ水溶性ケイ素を園芸作物に使用することは承認されていない。ケイ素を与えることにより生育が良くなる植物種，影響を受ける病原菌の種類，ケイ素の最適処理濃度などに関する情報がまだ混乱しているためである。

ヨーロッパではケイ酸カリウム（あるいはメタケイ酸塩）が施設園芸用に市販されている。市場は十分大きく，数社で公正な競争販売がなされている。小売値は185l缶（300kg）で700～800＄USである。正確な把握は不可能であるが，業者はキュウリ栽培農家の60％，バラ栽培農家の30％がケイ酸カリウムを使用していると推定している。推奨濃度はバラでは1.7～2.0mM（SiO_2で約100ppm），キュウリでは0.75～1.0mM（SiO_2で約50ppm）である。ベランジェらの実験によると，うどんこ病やピシウム菌による根腐病に対する最適濃度は，いずれの病原菌に対しても100ppmである。キュウリではケイ素施用はブルーム（果実の表面に生じる白いろう状の粉）の生成を増加することが知られている。しかし，50ppm以下ではブルームが生成せず，オランダの生産者は病害抵抗力を減じてでもブルームの生成を避けたいのだろう。

ヨーロッパの農家はすでに数年間水溶性ケイ素を使用してきているが，施設園芸で水溶性ケイ素を使用する経済的効果は不明で，多くの生産者はケイ素を使用することにより，殺菌剤の使用量が減らせたり，収量が増加することを期待している。

北米の生産者は政府機関の承認をまだ待っている状態である。カナダでは栄養素としての十分な支持データがないため，肥料としてのケイ酸カリウムの承認は却下されている。ケイ酸カリウムあるいはケイ酸ナトリウムを農薬として承認を受けるのは，肥料として登録するよりも費用がかかる。しかし，いくつかの農薬会社はある種のケイ素製品を商品化することに関心をもっていることを表明している。

（5）水溶性ケイ素の葉面散布

ボーエンらの1992年の実験によると，SiO_2として100，500，1,000，2,000ppm濃度の溶液をキュウリ，マスクメロン，ズッキーニに散布し，1日後にそれぞれのうどんこ病菌を接種すると，1,000ppmの葉面散布が根からの100ppm処理区と同等の防除効果を得ている。しかもブドウでは

根からケイ素をほとんど吸収しないため，100ppmの根施用では効果がまったくないが，1,000ppmの葉面散布ではうどんこ病に対する防除効果があることを明らかにしている。

ブライチらの1989年の走査型電子顕微鏡とX線マイクロアナライザーによる無機元素分析によると，ブドウのうどんこ病菌の分生胞子はケイ素が沈積している葉の表面では伸長が停止している。ケイ素自身が分生胞子の発芽や発芽管の伸長を阻害するか否かをテストするため，寒天培地に0～17mM（0～1,000ppm）のケイ素を加えてテストすると，供試濃度範囲ではケイ素はむしろ分生胞子の発芽や伸長を，弱くではあるが促進することを認めている。ケイ素の散布が分生胞子に対して物理的な障害をつくったのか，フェノール化合物などを蓄積して妨害したのかはこの実験では明らかになっていない。

（6）ケイ酸カリウムによる試験

筆者らも水耕栽培でSiO_2濃度で25～100ppmをケイ酸カリウムで与えたイチゴがうどんこ病抵抗性を示すこと（1998），また，イネの通常の育苗培土においても箱当たり200gのシリカゲル施用が苗いもちに対して効果が高いが，ケイ酸カリウムではSiO_2として6g程度の施用でも顕著に苗いもちの発病を抑制することを確認している（1999）。

ケイ素が作物の病害抵抗性発現に関与していることは日本では古くから知られている事実である。筆者も20年前はケイカルで再確認の実験をしていた。キュウリのうどんこ病対策にケイカルを施用したが，結果が判然としなかった（1983）ので，近年は試薬のケイ酸カリウムで実験をしている。すると，たとえ土耕でもケイ素の効果が顕著に再現できる。試薬のケイ酸カリウムは植物に吸収されやすいのだが，体内の全ケイ素含有率だけでは説明のつかない事象も多く，ベランジェやサムエルら（1991）がいう植物体内での水溶性ケイ素の持続効果の影響かも知れず，目下検討中である。

（謝辞）カナダのベランジェ教授には図表も引用し，内容を日本の読者に紹介することの許可をいただいている。記してお礼申し上げる。

執筆　渡辺和彦・前川和正・神頭武嗣・三好昭宏
（兵庫県立中央農業技術センター）

参 考 文 献

Bélanger, R. R., P. A. Bowen, D. L. Ehret, and J. G. Menzies. 1995. Soluble Silicon, its Role in Crop and Disease Management of Greenhouse Crops. Plant Disease. **79**, 329－336.

Coulomb, C., Y. Lizzi, P. J. Coulomb, J. Roggero, P. O. Coulombo, and O. Agulbon. 1999. Le Cuivre a-t-il un Effect Eliciteur？. Phytoma. **512**, 41－46.（要約は英語）

Fawe, A. , M. Abou－Zaid, J. G. Menzies, and R. R. Bélanger. 1998. Silicon－Mediated Accumulation of Flavonoid Phytoalexins in Cucumber. Phytopathology. **88**, 396－401.

神頭武嗣．1998．イチゴ水耕栽培におけるケイ酸カリ施用によるうどんこ病発生抑制．近畿中国地域における新技術．**33**，66－68.

前川和正・渡辺和彦・相野公孝・岩本豊．1999．各種ケイ酸資材の苗いもち発病抑制効果．土肥学会関西支部講演要旨集．p. 27.

三宅靖人・高橋英一．1982．キュウリの病害抵抗性におよぼすケイ酸の影響．土肥誌．**53**，106－110.

Reuveni, M. , V. Agapov, and R. Reuveni. 1997. A Foliar Spray of Micronutrient Solutions Induces Local and Systemic Protection against Powdery Mildew in Cucumber Plants. European Journal of Plant Pathology. **103**, 581－588.

Samuels, A. L. , Glass, A. D. M. , Ehret, D. L. , and Menzies, J. G. 1991. Mobility and Deposition of Silicon in Cucumber Plants. Plant Cell Environ. **14**, 485－492.

渡辺和彦．1983．ケイサン．野菜の要素欠乏と過剰症（タキイ種苗出版部）．p. 119.