

ハクサイの軟腐病病斑および根圏土壌における 病原細菌のファージ型の分布

富樫 二郎*・清水 康子*¹⁾・生井 恒雄*

*山形大学農学部生物機能調節学講座
(平成6年9月1日受理)

Distribution of Phage-Types of the Soft Rot Bacteria in the Diseased
Tissues and the Rhizosphere Soils of Chinese Cabbage

Jiro TOGASHI*, Yasuko SHIMIZUI*¹⁾ and Tsuneo NAMAI*

*Section of Bioprocess Engineering, Faculty of Agriculture,

Yamagata University, Tsuruoka 997, Japan

(Received September 1, 1994)

Summary

According to the sensitivity of the soft rot bacteria isolated from the diseased tissues and the rhizosphere soils of Chinese cabbages to the phage strains from the same materials, distribution of phage-types of the organisms was investigated in the field of our University Farm. Chinese cabbages (cv. Matsushima kohai Shin No.6) were seeded on May 7, 1992. The soft rot bacteria and their phages were tried to isolate. One hundred and seventy five isolates of the organism, which were consisted of 101 isolates from 23 diseased tissues and 74 isolates from 26 rhizosphere soils, were collected. Furthermore, 18 phage strains displaying strain-specific and distinct host range activity were collected, of which 6 phages (a-f) were isolated from the diseased and 12 phages (g-r) were isolated from the rhizosphere soils. Of 175 isolates of the organisms, 108 isolates (61.7%) were sensitive to at least one of the 18 phages and were classified into 41 phage-types named tentatively as No.1-No.41. However the 67 isolates (38.3%) were tolerant to the phages and the isolates belonging to the group were designated as phage-type No.42. It was frequently observed that the different phage-types existed in the diseased tissue or in the rhizosphere soil and the phage-types in the diseased tissues were different from those in the rhizosphere soils in some plants. As distribution of the phage-types of the soft rot bacteria was considerably complicated even in 30 diseased plants within a certain lot, it was difficult to find a definite rule. The diversity of distribution of the phage-types was discussed from the point of epidemiological view.

key words: soft rot bacteria, phage-typing, Chinese cabbage

I 緒 言

前報¹⁶⁾で野菜類軟腐病菌 (*Erwinia carotovora* subsp.

carotovora) にはいくつかのファージ型が存在し、ほ場ではファージ感受性菌の割合やファージ型の数が年次によって変動していることを報告した。同一種の植物病原細菌でも、そのファージ型や血清型によって疫学的行動を異にすることがあり^{1,2,3)}、軟腐病細菌でもファージ型の植物病理学的意義、役割などの解明が要請されている。

1) 現在: アグロカネショウ株式会社研究所 (Agro-Kaneshou Co., Ltd. Research Center, Tokorozawa 359, Japan)

キーワード: 軟腐病細菌, ファージ, ハクサイ

本実験ではハクサイ連作ほ場の一区画内で軟腐病に罹

ったハクサイの組織病斑及び根圏土壌から病原細菌とそのファージを分離し、両者の反応から病原細菌のファージ型とその分布状況を調査した。

本報告の概要は平成5年度日本植物病理学会（近畿大学農学部）で発表した。

II 材料および方法

1. ハクサイの栽培および軟腐病細菌の分離

1992年5月7日、山形県鶴岡市高坂地内の本学部附属

農場のハクサイ連作ほ場にハクサイ *Brassica campestris* L. (pekinensis group, 品種：松島交配新六号) を播種した。栽培方法および肥培管理は前報¹⁵⁾と同様に行った。6月下旬から軟腐病が発生したが、ランダムに設定した一区画内（約3m×4m）の30個体 Ia~e—VIa~e（5個体×6個体）のハクサイ中肋の病斑及び根圏土壌から軟腐病菌の分離を行った。分離方法、病原性の確認、分離後の保存方法は前報^{15,17)}と同様である。

2. ファージの分離

前報¹⁶⁾の方法により前項で分離した軟腐病菌を指示菌として組織病斑からファージを分離した。

また、根圏土壌からの分離は次のように行った。土壌 10 g を 200 ml 容コルベンに 90 ml のブイヨンと加え希釈平板法で軟腐病菌を分離した。その後、25℃、24時間培養して遠心分離（10,000 rpm, 15分間）し、上澄液をメンブランフィルター（口孔：0.22μm）で濾過した。その濾液中のファージの存否は、同じ土壌から分離した軟腐病菌を指示菌として溶菌斑形成の有無で判定した。分離されたファージは、単溶菌斑分離を2~3回繰り返した後ブイヨンで5℃下で保存した。

3. 分離菌のファージ感受性の検定

ブイヨン寒天培地に保存の分離菌株を各々白金耳宛 2 ml のブイヨン培地に移植した。25℃、24時間培養後、直径 9.0 cm のシャーレに注ぎブイヨン寒天培地で平板にした。固化後、直ちに各ファージ浮遊液に浸漬した滅菌濾紙片（東洋濾紙No.2, 直径 3 mm）を静置した。25℃、24時間後濾紙片周囲の溶菌斑の形成で分離菌株のファージ感受性を検定した（Fig. 1）。なお、ファージ浮遊液は次のようにして調整した。すなわち、各ファージの単溶菌斑の

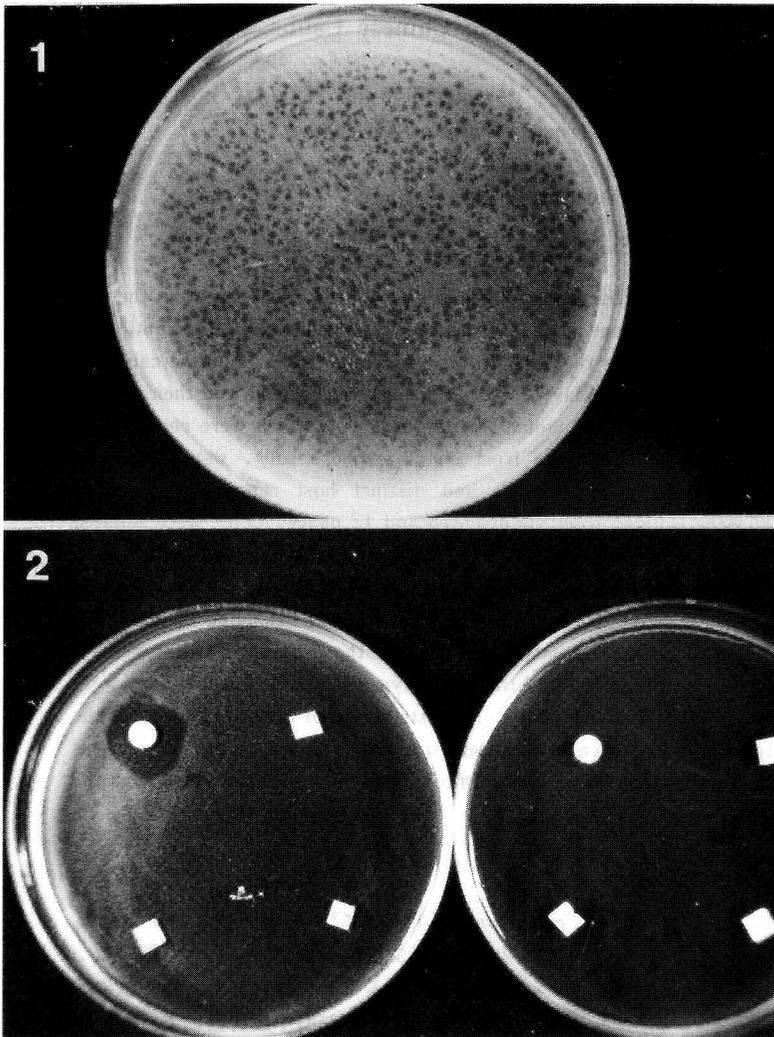


Fig. 1. Plaques formed by soft rot bacterial phage(1) and plaque around of sterilized filter paper dipped in the suspension of the phage(2) on nutrient agar seeded with 10^8 cfu/ml of bacterial isolates sensitive to the phage. The bacterial isolates were phage-typed by the plaques as illustrated in Tab. 3.

1部をそれぞれの指示菌を接種した10mlのピジョンに加え25℃、24時間培養後、前述と同様にメンブランフィルターで濾過し、その濾液をファージ浮遊液とした。この濾液には通常 $10^8 \sim 10^9$ PFU/mlのファージ粒子が含まれていた。

Ⅲ 結 果

1. 分離したファージとその指示菌との反応

ファージは組織病斑から6系統(a~f)、根圏土壌から12系統(g~r)の合計18系統が分離された。これらのファージが分離されたハクサイのほ場内の位置をFig. 2. に示したが、ハクサイの位置とファージの分離位置との間に特に一定の関係は見られなかった。また、分離ファージのプラークの形態的特性などをTable 1

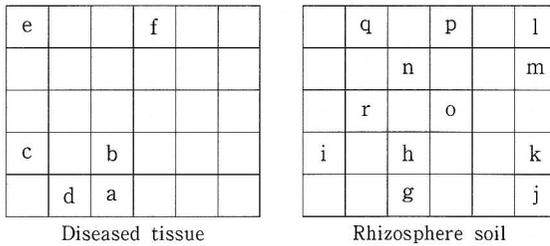


Fig. 2. Distribution of the plants from which the phages were isolated.

に示した。これらのファージはいずれも25℃、24時間培養すると直径約0.5~2mmの大きさのプラークを形成

Table 1. Source and plaque morphology of soft rot bacterial phage strains used in the present study.

Phage strains	Source	Date collected	Plaque morphology		
a	Diseased tissue	'92.7. 2	2.2 ^{a)}	T ^{b)}	Ci ^{d)}
b	〃	7. 7	1.5	T	Ci
c	〃	〃	<0.5	T	P ^{e)}
d	〃	7.20	1.0	T	Ci
e	〃	7.27	0.8	T	Ci
f	〃	7.31	<0.5	T	P
g	Rhizosphere soil	7. 2	1.5	Cl ^{e)}	Ci
h	〃	7. 7	1.8	T	Ci
i	〃	〃	<0.5	T	P
j	〃	7.14	0.7	Cl	Ci
k	〃	〃	1.1	Cl	Ci
l	〃	〃	〃	〃	〃
m	〃	7.20	<0.5	T	P
n	〃	7.27	<0.5	T	P
o	〃	7.31	1.6	Cl	Ci
p	〃	〃	0.9	T	Ci
q	〃	〃	1.7	Cl	Ci
r	〃	〃	〃	〃	〃

- a) Diameter(mm) based on average of 10 plaques
- b) Turbid
- c) Clear
- d) Circular
- e) Pinhole

Table 2. Reaction of indicator isolates to phage strains used in the present study^{a)}.

Indicator	Phage strains ^{b)}																	
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r
A	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-
B	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-
C	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
F	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
G	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-
H	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-
I	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
J	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
K	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
L	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
M	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
N	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+
O	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-
P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
Q	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	+
R	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+

- a) + : Plaque formation, - : No reaction.
- b) a-f were isolated from rotted tissues and g-r were from rhizosphere soils

Table 3. Classification of the soft rot bacterial isolates into phage-types according to their sensitivity to 18 phage strains^{a)}.

Phage -type	Phage strains																		No. of bacterial isolates belonging to each phage type
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m	n	o	p	q	r	
1	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	5
2	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	23
3	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	8
4	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	1
5	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	3
6	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	1
7	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	1
8	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
9	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	3
10	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	-	1
11	+	+	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	1
12	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	1
13	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	3
14	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	1
15	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	+	1
16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	16
17	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	1
18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	2
19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	1
20	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
21	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
22	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	1
23	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	1
24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	1
25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	1
26	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	1
27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	2
28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	3
29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	2
30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	1
31	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7
32	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	1
33	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	1
34	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	1
35	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	1
36	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
37	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	1
38	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	1
39	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	1
40	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	1
41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	1
42	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	67

a) + : Plaque formation, - : No reaction

した。しかし、その形状は円形 (circular) で明瞭 (clear) のものから混濁 (turbid) でピンホール状のものまで様々であった。指示菌との反応では f, j, l の各系統はそれぞれの指示菌にのみ反応したが、その他の系統では宿主範囲が広く、特に n, h などの系統はそれぞれ 9 および 8 の系統の指示菌と反応した (Table 2)。

2. 分離菌株のファージ型への類別

ハクサイ一菌体あたり病斑、根圏土壌とも 5 菌株をめぐりに病原菌を分離した。しかし、病勢が進み分離できなかった菌体や分離しても病原性のない菌株もあったので、分離された菌株は 30 個体のハクサイのうち 23 個体の組織病斑から 101 菌株、26 個体の根圏土壌から 74 菌株の合計 175 菌株となった。これらの菌株と 18 系統のファージとの反応を Table 3 に示した。供試した菌株のうち

108菌株 (61.7%) がファージのいずれかと反応し、反応パターンの差異により41のファージ型に類別された。その中ではファージ型2に属する菌株が最も多く23菌株、ファージ型16の16菌株がこれに次いだ。これに対してファージ型4, 6, 7などに属するのはそれぞれ1菌株のみであった。なお、いずれのファージとも反応しないファージ耐性菌株は67菌株 (38.3%) であった。このファージ耐性菌株のグループを加え175菌株は42ファージ型に類別された。

また、病斑から分離された6系統のファージと101菌株の病原菌の反応では46菌株 (45.5%) が反応し、8ファージ型に類別された。他方、根圏土壌から得た74菌株ではその28菌株 (37.8%) が反応し、5ファージ型に類別された。同様に根圏土壌からの12系統のファージに対して病斑から分離した101菌株は56.4%に当たる57菌株が反応して、16ファージ型に、根圏土壌からの74菌株は55.4%にあたる41菌株が反応し24ファージ型に類別された (Table 4)。

3. 病斑および根圏土壌における軟腐病菌のファージ型の分布

前項で明らかにされた42ファージ型の軟腐病菌の病斑および根圏土壌における分布を Fig. 3 にまとめた。組織病斑および根圏土壌における軟腐病菌のファージ型はハクサイの個体によって異なり、同一病斑や根圏土壌に異なるファージ型の軟腐病菌が同時に存在していること、同一個体でも組織病斑と根圏土壌で軟腐病菌のファージ型が異なることがあることなどが示された。

IV 考 察

これまで多くの植物病原細菌でファージが存在することが知られている。その宿主範囲は病原細菌の種によって異なり、ビワがんしゅ病菌 *Pseudomonas syringae* pv. *eriobotrya*⁷⁾ やクワ縮葉細菌病菌 *Pseudomonas syringae* pv.

*mor*¹³⁾ のファージのように他の種の細菌にも反応するものからナス科植物青枯病菌 *Ps. solanacearum*⁹⁾ のそのように同一種内の特定の系統のみにしか反応しない系統特異性のものまで多様である。これまで報告された軟腐病菌ファージはいずれも系統特異性であり^{5,16)}、ファージに対する反応によっていくつかのファージ型に類別された。しかし、ファージの宿主特異性は分離源によっても異なり、一般に土壌由来のものは組織病斑由来のそれよりも宿主範囲が広い (polyvirulent) とされている。

今回分離した軟腐病菌ファージはその指示菌にのみ反応するものや、土壌由来の n や q 系統のように 8~9 系統の指示菌と反応するものも見られた。しかし、土壌由来のものが必ずしも宿主範囲が広いとは限らない結果となった。これらのファージに対して病斑や根圏土壌から得た約60%の軟腐病菌が反応し、反応パターンの差異により41という多くのファージ型に類別された。

ほ場における植物病原細菌の分布や分離頻度がファージ型によって異なることは、カンキツかいよう病菌 *Xanthomonas campestris* pv. *citri*⁸⁾、タバコ角斑病菌 *Ps. syringae* pv. *tabaci*¹⁰⁾ などの病原菌で報告されている。今回はほ場の一区画内の30個体のハクサイについて調査したが、同一の病斑や根圏土壌にそれぞれ異なるファージ型の軟腐病菌が混在していること、同一の個体でも組織病斑と根圏土壌で軟腐病菌のファージ型が異なることが確認され、わずかハクサイ30個体という狭い区画の中でも軟腐病菌のファージ型は複雑な分布を示し、一定の規則性を見いだすことは困難であった。Table 3 に示した分離菌株のファージ感受性のパターンからファージ型1~15のように比較的多くのファージに反応するグループと全く反応しないか、反応しても1~3の少数の系統に限られるファージ型16, 19, 20, 40などのグループに分けた場合、I a, II b, IV d などの個体の病斑、II e, III d などの個体の根圏土壌には同一グループのファージ

Table 4. Reaction of phage strains from diseased tissue and rhizosphere soil to bacterial isolates from diseased tissue and rhizosphere soil.

Phage strains		Bacterial isolates				
Source	No. of strains	Source	No. of isolates	No. of isolates sensitive to phages	No. of phage-types of sensitive isolates	No. of isolates tolerant to phages
Diseased tissue	6	Diseased tissue	101	46 (45.5%)	8	55 (54.5%)
		Rhizosphere soil	74	28 (37.8%)	5	46 (62.2%)
Rhizosphere soil	12	Diseased tissue	101	57 (56.4%)	16	44 (43.5%)
		Rhizosphere soil	74	41 (55.4%)	24	33 (44.5%)

<u>1^a(1)^b, 2(3), 13(1)</u>		<u>42(5)</u>	<u>36(1), 42(2)</u>		<u>42(1)</u>
I a	<u>2(2), 15(1) 19(1), 38(1)</u>	III a	<u>37(1)</u>	<u>16(1), 28(1)</u>	<u>27(1)</u>
	II a			V a	VI a
<u>2(5)</u>	<u>16(2), 27(1), 29(2)</u>	<u>31(1), 33(1), 42(3)</u>		<u>8(1), 42(4)</u>	<u>16(3), 42(2)</u>
<u>2(2), 12(1), 20(1)</u>	<u>16(1), 28(1), 30(1)</u>	<u>34(1)</u>	<u>2(1), 42(1)</u>	<u>42(4)</u>	<u>16(1)</u>
I b	II b	III b	IV b	V b	VI b
<u>31(2), 35(1), 42(2)</u>		<u>41(1), 42(4)</u>	<u>2(1), 3(1) 9(1), 13(2)</u>	<u>5(3), 6(1), 7(1)</u>	
I c	<u>20(1), 39(1), 40(1)</u>	III c	<u>3(1)</u>	V c	<u>16(1), 31(1) 32(1), 42(1)</u>
	II c		VI c		VI c
<u>18(1), 19(1), 20(1)</u>	<u>42(1)</u>	<u>2(2), 3(2), 42(1)</u>		<u>2(1), 3(1) 9(1), 10(1), 11(1)</u>	<u>24(1), 42(3)</u>
I d	<u>42(3)</u>	<u>1(1), 2(1) 3(2), 9(1)</u>	IV d	<u>42(1)</u>	<u>25(1), 26(1)</u>
	II d	III d		V d	VI d
<u>16(5)</u>	<u>31(3), 42(1)</u>	<u>1(2), 2(3)</u>		<u>16(1), 17(1), 42(3)</u>	<u>42(5)</u>
<u>28(1), 42(2)</u>	<u>16(1), 42(3)</u>	<u>1(1), 2(2) 3(1), 4(1)</u>	<u>42(1)</u>	<u>42(4)</u>	<u>22(1), 23(1), 42(1)</u>
I e	II e	III e	IV e	V e	VI e

Fig. 3. Distribution of the phage-types of the soft rot bacteria in diseased tissues and rhizosphere soils of Chinese cabbage.

a : Phage-type b : Number of the isolates

Upper row : Diseased tissue, Under row : Rhizosphere soil

型が分布していることが示された。しかし、異なるグループのファージ型が混在している例も見られた。また、病斑と根圏土壌に同一グループのファージ型が分布している個体（II e, III e, IV c など）もみられたが、全く異なる個体（III b, V d など）もあり、グループ別の分布でも一定の結論を導くことは困難であった。ファージ型22, 29, 32, 34のように4～6系統のファージと反応するグループについても同様であった。

土壌に生息している軟腐病細菌はハクサイの根面で増殖しながら地表面上昇し、外葉中肋部の傷口から侵入、感染すると理解されている。このように、根面～根圏で増殖した病原菌が感染源となるとすれば地下部の根面～根圏と地上部の組織病斑の病原菌は同一のファージ型に属することになるはずである。しかしながら、地上部と

地下部の両者で病原菌のファージ型が異なる例が多くみられた。これらのことから野菜類軟腐病菌でもジャガイモ黒脚病菌 *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica*^{4, 11)} のように昆虫伝搬⁶⁾ や、罹病組織への雨水の衝突によって発生するエアロゾルによって空気伝染性的に広い範囲に伝搬し (air-borne spread), 作物に落下して病気をひきおこす¹²⁾ ことが比較的高い割合でおこっている可能性が考えられる。ハクサイは場で雨水や露滴から軟腐病菌が検出された¹⁷⁾ こともこのことを示唆しているように思われる。

植物体内でイタリアンライグラスかさ枯病菌 *Pseudomonas syringae* pv. *atropurpurea* の病原性遺伝子は菌株間を移行する¹⁴⁾。軟腐病菌でも土壌やハクサイ体内でファージ特異性を支配する遺伝子（群）が菌株間を移

行し、病斑や根圏土壌におけるファージ型の多様性をひきおこしていることも考えられ、今後検討する必要がある。

V 摘 要

ハクサイ連作ほ場における野菜類軟腐病菌のファージ型の分布状況を調査した。1992年5月7日、本学部附属農場内のハクサイ連作ほ場にハクサイ(松島交配新六号)を播種した。軟腐病は6月下旬から7月上旬にかけて発生したが、ほ場中にランダムに設定した一区画内の30株の発病個体の病斑および根圏土壌からファージと軟腐病菌を分離し、それらの反応を調べた。ファージは6個体の病斑と12個体の根圏土壌から分離された。また、軟腐病菌は23個体の病斑から101菌株、26個体の根圏土壌から74菌株の合計175菌株分離された。それらのうち病斑からの62菌株、根圏土壌からの42菌株合計104菌株(59.4%)が供試のファージに感受性を示した。これらの感受性菌は18系統のファージに対する反応の差異によって42のファージ型に類別された。病斑や根圏土壌におけるこれらのファージ型の分布を検討したところ、その分布はランダムで一定の規則性は見られなかった。

引用文献

- 1) Crosse, J. E. and Garrett, C. M. E. (1963). Studies on the bacteriophage of *Pseudomonas mors-prunorum*, *Ps. syringae* and related organisms. J. appl. Bact. 26: 159-177.
- 2) De Boer, S. H. (1987). Serological and epidemiology of *Erwinia carotovora*. In Plant Pathogenic Bacteria. Pro. 6th Inter. Conf. on Plant Path. Bact. (Civerole, E.L. et al eds.) Martinus Nijhoff Publisher, Dordrecht. pp.121-128.
- 3) 後藤正夫・太田光輝・岡部徳夫(1975). カンキツかいよう病菌 *X. citri* (Hasse) Dowson の腐生的生存に関する研究. 日植病報 41: 141-147.
- 4) Graham, D. C. and Quinn, C. E. (1977). Quantitative studies on the generation of aerosoles of *Erwinia carotovora* var. *atroseptica* by simulated raindrop impact on blackleg-infected potato stems. J.appl. Bact. 43: 413-424.
- 5) Gross, D. C., Powelson, M. L., Regner, K.M. and Radamarker, G.K. (1991). A bacteriophage-typing system for surveying the density and distribution of strains of *Erwinia carotovora* in potato fields. Phytopathology 81: 220-226.
- 6) Molina, J. J., Harrison, M. D. and Brewer, J. W. (1985). Transimission of *Erwinia carotovora* var. *atroseptica* by *Drosophila melanogaster* Meig. Amer. Pot. J. 51: 245-250.
- 7) 森田 昭 (1974). ピワがんしゅ病に関する研究 日植病報 40: 401-411.
- 8) Obata Takashi (1974). Distribution of *Xanthomonas campestris* strain in relation to the sensitivity to phages Cp₁ and Cp₂. Ann. Phytopath. Soc. Japan 40: 6-13.
- 9) 岡部徳夫・後藤正夫(1953). *Pseud. solanacearum* の研究. 静大農研報 3: 52-80.
- 10) 小野邦明・赤沢順子(1983). 我が国に分布するタバコ角斑病菌の系統 岡山たばこ試験場報告 42: 155-163.
- 11) Perombelon, M. C. M. (1978). Contamination of potato crops by air-borne *Erwinia carotovora*. Proc. 4th Int. Conf. Plant Path. Angers. pp.563-565.
- 12) Qulinn, C. E., Sells, I. A. and Graham, D. C. (1980). Soft rot *Erwinia* in the atmospheric bacterial aerosol. J.appl. Bact. 49: 175-181.
- 13) 佐藤 守・高橋幸吉(1971). クワ縮葉細菌病の発生生態に関する研究 日桑雑 41: 285-293.
- 14) Sato, M. (1988). In planta a transfer of the gene(s) for virulence between isolates of *Pseudomonas syringae* pv. *atropurpurea*. Ann. Phytopath. Soc. Japan 54: 20-24.
- 15) 富樫二郎(1989). 宿主および非宿主作物の連作がハクサイ軟腐病の発生と土壌中の微生物フローラの変動に及ぼす影響. 山形大学紀要(農学) 10: 771-781.
- 16) 富樫二郎(1990). 野菜類軟腐性細菌のファージ感受性に関する研究 日植病報 56: 309-314.
- 17) 富樫二郎(1991). ハクサイほ場の露滴や雨水からの軟腐病細菌の検出 山形農林学会報 48: 55-59.