Current and Developing Approaches for Controling Fire Blight (Caused by Erwinia amylovora)

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2019-03-22 キーワード (Ja): キーワード (En): copper compound, streptomycin, biological control, growth retardant, fire blight 作成者: 佐々木, 厚子, 島根, 孝典 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24514/00001867

果樹研報　Bull. Natl. Inst. Fruit Tree Sci. 6：1～9, 2007

総　　説

火傷病発生国における本病防除の現行法と新規法開発のアプローチ

佐々木厚子・島根孝典

独立行政法人　農業・食品産業技術総合研究機構

果樹研究所果樹病害研究チーム

305-8605　茨城県つくば市

Current and Developing Approaches for Controling Fire Blight (Caused by *Erwinia amylovora*)

Atsuko SASAKI and Takanori SHIMANE

Plant Pathology Research Team, National Institute of Fruit Tree Science
National Agriculture and Food Research Organization
Tsukuba, Ibaraki 305-8605, Japan

Summary

The enterobacterium *Erwinia amylovora* is a devastating plant pathogen causing fire blight disease in apple, pear, and many kinds of Rosaceae. Diverse approaches have been applied to control the pathogen. There are several reasons for a renewed impetus for the development of new control methods, including bacterial resistance to antibiotic. We summarize the knowledge on two conventional treatments (copper compounds and streptomycin), biological control and new chemical technologies for controlling fire blight.

Key words： copper compound, streptomycin, biological control, growth retardant, fire blight

1．はじめに

火傷病はグラム陰性植物病原性細菌の *Erwinia amylovora* によってリンゴ，ナシなどの果樹からコトネアスター，ピラカンサなどの観賞用植物といった広範なバラ科植物に発生する病害である（Van der Zwet・Beer, 1992）．「火傷病」の名前は英名の「Fire blight」によるもので，感染した枝葉が付着したまま黒く枯れ上り，炎であぶられたような様相を呈することから名付けられた．本病はもともとアメリカ北部に土着の病害であったが，果樹生産地の拡大と穂木，台木の移動等によって世界中に伝搬した．日本ではかつてナシで *Erwinia* sp.による類似の病害が報告されたが（谷井，1993），現在世界各地で蔓延している *E. amylovora* による火傷病は未発生である．火傷病は春季に主幹上の越冬したかいよう病斑で増殖した菌が，第一次伝染源として花に感染することで発生が始まる．感染は，花から葉，枝，幹へと樹全体に広がり，重症樹は枯死する．病原細菌は果樹の生育全期間を通じて，風雨，媒介昆虫によって伝搬され，果樹園全体に広がる．このため，火傷病は一度発生すると根治が困難で，ほぼ永続的に発生して経済的に甚大な被害を引き起こす．本病の薬剤防除には主に抗生物質と銅剤が使用されているが，前者は効果のある期間が限定され，後者の効果はそれほど大きくはないことから耕種的防除と組み合わせた総合的防除が必要とされる．近年，抗生

物質に対する耐性菌出現が問題化しており，新規の効果的な防除方法が求められている．そこで，本稿ではこれまでに行われてきた銅剤と抗生物質による防除法及び耐性菌の出現のメカニズムに触れ，近年注目される微生物による生物的防除，抗生物質以外の薬剤による防除の試みについて紹介する．

２．現行の防除法

火傷病の現行の化学薬剤による防除では銅剤と抗生物質が主に用いられる．使用される銅剤はボルドー液が一般的であるが，水酸化銅と硫黄の混合剤，オキシ塩化銅と硫黄（COCS）の混合剤，無機質あるいは有機質の銅剤を含んだ様々な化合物や製剤が使用されることもある．一方，抗生物質ではストレプトマイシンの使用が一般的だが，ストレプトマイシン耐性菌が出現した地域ではオキシテトラサイクリン，カスガマイシン等が代替薬剤として使用されている．散布は樹の生育ステージにあわせて地域ごとに行われるが，銅剤の効果は抗生物質よりもやや劣ることに加え，薬害の発生が問題となる．このため，銅剤は主に開花前と秋季に，抗生物質は開花期と暴風雨により傷付いた樹への侵入を防止する際に用いられるのが一般的である．火傷病の発生は気候によっても大きく影響を受けるため，抗生物質の散布は栽培地に適した発生予察プログラムが目安として利用されることもある．

１）銅剤による防除

銅は抗菌活性を示すが，植物に対しても非常に毒性が高い．このため銅剤は，1885年にフランスで硫酸銅と石灰の混合物が薬害を出さずにブドウのべと病に防除効果を示すことが偶然に見出されるまでは農薬として用いられることはなかった．銅剤は，植物表面からの浸出物や空気中の CO_2 と反応して微量な Cu^{2+} を放出し，これが病原体の細胞壁中の H^+，Mg^{2+}，K^+ と置換したり，酵素と結合してその活性を阻害したりすることで抗菌活性を示すと考えられる（Martin・Woodstock, 1983）．可溶化した Cu^{2+} は，同様の機構で植物の葉や果実に薬害を発生させ，特にセイヨウナシではその作用が顕著である．銅剤による火傷病防除の歴史は古く，1900年代から行われている（Van der Zwet, T.・Beer, 1992）．高濃度の銅剤（2.5g Cu/l）は，直接あるいは１％のマシン油を加えて，開花前あるいは新芽の展開前，または秋期に散布されるが（Van der Zwet, T.・Beer, 1992；Garrett, 1990），低濃度の銅剤（0.5-１g Cu/l）であれば開花後まで使用できる（Garrett, 1990）．火傷病防除に主に使用される銅剤はボルドー液であるが，薬害の軽減のため本剤の成分である $CuSO_4$ を他の銅化合物に置き換えることが試みられている．しかし，ボルドー液と同程度，あるいはそれ以上の防除効果を示すものは全て薬害を引き起こす（Koistra・Gruyter, 1984；Van der Zwet・Beer, 1992）．銅剤と他剤とを混合したもの，例えば $CuSO_4$ とホセチルアルミニウム（葉面散布肥料）の混合剤では火傷病によるリンゴの花腐れと新梢の枝枯れに効果があるなど（Clake et al., 1993），幾つかの混合剤で有効性が報告されている．他の植物病原細菌では，プラスミド上にコードされた遺伝子による銅剤耐性菌の出現が報告されているが（Bender et al., 1990；Cookskey, 1990；Sundin et al., 1989），火傷病菌ではプラスミドによって銅剤に対する耐性を獲得した菌はまだ報告されていない（Psallidas・Tsuiantos, 2000）．

２）抗生物質による防除

抗生物質は，微生物により生産され，他の微生物の生育を選択的に阻害する物質の総称である．前述したように，銅剤は植物に薬害を引き起こすため，火傷病の防除にはいち早く抗生物質の使用が検討された．火傷病菌に抗菌活性を示す様々な抗生物質が *in vitro* では報告されているが（Martinec・Kocur, 1964；Morgan・Goodman, 1955），これらの多くは，①動物に毒性を示す，②植物に薬害を引き起こす，③野外試験では防除効果が劣る，④残効性が短かいなどの理由で，火傷病の防除に用いられることはなかった（Psallidas・Tsiantos, 2000）．

現在，火傷病防除には主にストレプトマイシン剤が用いられている．ストレプトマイシンは，1944年に Schatz et al. によって *Streptomyces griseus* から見出された抗生物質で，アミノグルコシドの一種である．ストレプトマイシンは，病原菌の細胞中で rRNA に結合して，rRNA と mRNA の結合を阻害し，正常なタンパク質の合成を妨げることにより細胞死に至らせる（Gottlieb・Shaw, 1970）．ストレプトマイシンのタンパク質合成阻害作用は高等植物に対しても発揮され，高濃度散布により葉でのクロロフィル合成を阻害してクロロシスを引き起こす．ストレプトマイシンは根からも吸収されるが，植物体内での濃度は細菌の生育を阻害するまでには上昇しない（Anderson・Nielson, 1947）．植物に薬害を生じず，かつ火傷病に防除効果のあるストレプトマイシン剤の散布回数・濃度についてはこれまでに幾つか検討されてきたが（Ark・Scotto, 1945；Dunegan et al., 1954；Heuberger・Poulos, 1953），Van der Zwet・Beer（1992）は開花期に３－５日間隔で100－150ppm の濃度

で散布すると良好な防除効果が得られることを報告している．また，暴風雨などで傷が付いた組織から火傷病菌が侵入した場合でも，ストレプトマイシンを6時間以内に散布すると防除効果が高い（Van der Zwet・Beer, 1992）．このようにストレプトマイシン剤は火傷病に対して高い防除効果を示す薬剤であるが，これを散布することによって火傷病菌だけでなく植物表面や環境中の常在菌，人間等の脊椎動物に対する潜在的な病原菌にも耐性菌を出現させる可能性がある．このため，多くのEU諸国ではストレプトマイシン剤の使用が禁止されているか，あるいは厳しく制限されるようになった（Psallidas・Tsuiantos, 2000）．また，火傷病菌ではストレプトマイシン耐性菌の出現がすでに報告されている（後述）．

3．ストレプトマイシン耐性火傷病菌

1）耐性菌の出現

ストレプトマイシンは1944年に発見され，当初は結核の治療に用いられていたが，耐性菌の出現が短期間で報告されている（Steenken・Wolinsky, 1949）．アメリカ合衆国では1955年から火傷病防除にストレプトマイシン剤の使用が開始され，1960年代に防除体系が確立し，現在でも単剤あるいはオキシテトラサイクリンとの混合剤として使用され続けている（Psallidas・Tsiantos, 2000）．火傷病菌のストレプトマイシン耐性菌は1971年にカリフォルニア州のナシ園で出現したのを皮切りに（Miller・Schroth, 1972），ワシントン州からオレゴン州までに拡大し（Coyier・Covey, 1975），アメリカ西部のナシ及びリンゴ園で蔓延している（Loper et al., 1991；Stockwell et al., 1996b）．ミシガン州では1985年にストレプトマイシン耐性菌が初発し（Shaffer・Goodman, 1985），1990年以降数年間で数回出現が報告されているにも関わらず（Chiou・Jones, 1991；McManus・Jones, 1994），この期間リンゴ果樹園は感受性菌が大勢を占めていた（McManus・Jones, 1994）．一方，ストレプトマイシン剤を40年以上使用し続けているアメリカ北東部は，2000年の報告では未だ耐性菌の出現は報告されていない（Jones・Schnabel, 2000）．ストレプトマイシン剤は中近東及びニュージーランドでも火傷病防除に使用されているが，イスラエル（Manulis et al., 1996），ニュージーランドで耐性菌の出現が報告されている（Thomson et al., 1993）．

2）ストレプトマイシン耐性菌の遺伝的解析

火傷病菌のストレプトマイシン耐性は最小生育阻止濃度の試験によって，耐性が強いHighly resistant（HR）の菌株と（Chiou・Jones, 1995b；Coyier・Covey, 1975；McManus・Jones, 1994），中程度のModerate resistant（MR）の菌株（Chiou・Jones, 1995a；McManus・Jones, 1994）の2種類に区別された．

カリフォルニア州で分離された耐性菌は全てHR菌株であったが，Chiou・Jones（1995b）はタバコの葉緑体ではリボゾームのS12タンパク質がストレプトマイシンの結合タンパク質であるという知見（Galili et al., 1989）を基に，火傷病菌のS12タンパク質をコードする*rps*Lの解析を行い，HR菌株は*rps*Lの43番目のコドンがリジンからアスパラギンまたはスレオニンに変異していることを見出した．また，火傷病菌でタンパク質を高発現するプラスミドを用いて，耐性菌株で正常なS12タンパク質を過剰発現させると，ストレプトマイシン感受性が回復し，逆に感受性菌株で変異したS12タンパク質を過剰発現させるとストレプトマイシン耐性になることから，この変異がストレプトマイシンの耐性に関与していることが示唆された（Chiou・Jones, 1995b）．

MR菌株については，ミシガン州で分離されたCA11株の保持するプラスミドのpEA34とストレプトマイシン耐性の関連性が解析された．pEA34のシークエンス解析から，このプラスミドにはTn5393という転位因子の一部としてアミノグリコシド-3”-フォスフォトランスフェラーゼをコードした*str*Aとアミノグリコシド-6-フォスフォトランスフェラーゼをコードした*str*Bが近接して座乗していることが明らかにされ（Chiou・Jones, 1993），MR菌株はこれらの酵素的な作用によりストレプトマイシンの3”または6の水酸基をリン酸基に置換して薬剤を不活化すると考えられた（Chiou・Jones, 1995a）．McManus・Jones（1994）によってミシガン州で分離された他のMR菌株ではTn5953及び*str*A-*str*Bの配列がプラスミドのpEA29または染色体上に存在していることが確認され，Tn5953と共に*str*A-*str*Bが火傷病菌に転移してMR菌株が出現したと考えられた．一方，カリフォルニア州ではストレプトマイシンとスルフォナミドの両薬剤に耐性のMR菌株から，*str*A-*str*Bとスルフォナミド耐性遺伝子である*sul*IIが近接して座乗しているプラスミドpEA8.7が見出され，これによって両薬剤耐性を得たと考えられた（Palmer et. al., 1997b）．

Jones・Schnabel（2000）は，HR菌株とMR菌株のストレプトマイシン耐性の差は，前者が遺伝子の変異によってほとんど感受性を喪失するという質的なものにより，後者はストレプトマイシンを不活化する酵素の生産量に依存するという量的なものであることが関係していると考察している．HR菌株とMR菌株の両者の薬剤耐

性を獲得した菌株は発見されていない（Jones・Schnabel, 2000）．

4．火傷病の生物的防除

病害防除の現場では，様々な薬剤への耐性菌の出現に加え，より安全な防除法の確立を要求する社会情勢などから，従来の化学農薬のみに依存した防除体系から脱却した新たな防除法が模索されている．その中で火傷病の生物的防除は化学農薬による防除の代替法として，これまで25年以上にわたって様々な試みがなされてきた．近年の有効な防除素材となる微生物の発見に加え，発病抑制メカニズムの解析，植物表面上の細菌集団の動向などについての研究が進展したこと及び生産者側の理解により，生物的防除は次第に普及しつつある．火傷病の生物的防除における最も重要なポイントは，拮抗微生物（多くの場合細菌）が火傷病菌の初期感染の場である柱頭や蕚上で，いかに病原菌と競合して感染を阻止できるかにかかっている．これは，花への感染に伴う着果数の減少を防ぐだけではなく，花から他組織への二次感染の減少にもつながる．近年，アメリカ合衆国では *Pseudomonas fluorescens* strain A506（*Pf* A506），*Erwinia herbicola*（現在は *Pantoea agglomerans*）strain C9-1（*Eh*C9-1）の2種のグラム陰性細菌で拮抗性や散布法について解析がなされ（Vanneste, 1996），これらの防除効果が圃場試験で確認されている．また，温室内の試験では非病原性火傷病菌（Tharaud et al., 1997），グラム陽性細菌（主に *Bacillus* 属菌）及びこれと火傷病菌に特異的に感染するファージとの混用（Palmer et al., 1997a；Ritchie・Klos, 1977）などで火傷病の発病抑制効果があることが報告されている．ニュージーランドでは *P. agglomerans* strain P10c が商品化され，火傷病によるナシとリンゴの花腐れの防除に効果を上げている（Lindow, 1984；Vanneste et al., 2002）．

1）拮抗細菌 *Pf* A506と *Eh*C9-1

(1) *Pf* A506

Pf A506の元株はカリフォルニア州のセイヨウナシから分離され（Lindow, 1984），その後カリフォルニア州，オレゴン州などで火傷病の防除効果があることが報告された（Johnson et al., 1993b；Lindow et al., 1996）．これにストレプトマイシン耐性を付与した *Pf* A506は1996年から火傷病の防除剤として販売されている．本菌の拮抗作用は火傷病菌との養分の競合によるもので，抗菌物質によるものではない（Wilson et al., 1992；Wilson・Lindow, 1993）．*Pf* A506はアメリカ北西部では開花初期から盛期の仁果類の蕚上での定着性が良好であり，野外での花への定着率は50－70％程度である（Stockwell et al., 1992, 1998）．アメリカ北西部やカリフォルニア州での散布試験における火傷病の花腐れに対する防除価は40－60％程度で，化学農薬によるものと同程度であった（Johnson et al., 1993b；Lindow et al., 1996）．*Pf* A506は，火傷病菌と同時に接種した場合は発病抑制効果が認められず，火傷病菌接種の72時間前に予め接種していた場合は発病抑制効果を示す（Wilson・Lindow, 1993）．

(2) *Eh*C9-1

本菌はミシガン州のリンゴから分離された拮抗細菌で（Ishimaru et al., 1988），オレゴン州やワシントン州でも火傷病の発病抑制効果が確認された（Johnson et al., 1993b；McLaughlin・Robert, 1992；Stockwell et al., 1996a）．本菌の火傷病菌に対する拮抗作用は主に β-ラクタムと推定される2種の抗菌物質によるもので，Herbicolin 0 及び Herbicolin I と命名された（Ishimaru et al., 1988）．前者の抗菌スペクトラムは広範だが，後者は火傷病菌特異的である．トランスポゾン挿入により Herbicolin を産生できなくなった *Eh*C9-1は火傷病の発病抑制効果が著しく低下したものの，完全にこれを喪失しなかったことから，競合作用も拮抗能に関与している可能性は否定できない（Vanneste et al., 1992）．本菌も仁果類の蕚上に定着し，野外での定着率は40－70％程度と報告されている（Stockwell et al., 1992, 1998）．*Eh*C9-1の防除価は水処理と較べて50－80％程度と高いが，これはストレプトマイシン剤と同程度であり，しばしば *Pf* A506を上回る（Johnson et al., 1993b）．また，*Eh*C9-1の火傷病の発病抑制効果は *Pf* A506とは異なり，両者を同時に接種した場合も効果が認められる（Wilson et al., 1992）．

2）*Pf* A506と *Eh*C9-1による防除体系

圃場では気象条件や地域，年次によって *Pf* A506と *Eh*C9-1の定着率が大きく異なり，それぞれを単独で用いた場合には火傷病に対する防除効果が一定しないことがあるが，両者を混合して施用する事で防除価が向上することが報告されている（Nuclo et al., 1998；Stockwell et al., 1992；Vanneste・Yu, 1996）．このようなシナジー効果には，*Pf* A506と *Eh*C9-1の火傷病菌の抑制メカニズムが異なること，両者を接種することで植物体の栄養分がより広範囲に消費されること，両者の生物学的性質の差異から環境が変化してもどちらかがそれに対応して定着しうることなどが関係していると予想されるが，この

点についてはさらに解析が必要とされている（Jones・Stockwell, 2000）．

Pf A506と *Eh*C9-1による防除は，抗生物質による防除と組み合わせることによって，防除効果が高まることが報告されている．Lindow et al.（1996）は *Pf* A506処理後にストレプトマイシン剤を散布することによって，火傷病に対する防除価が *Pf* A506単独，あるいはストレプトマイシン剤単独の場合よりも，上昇することを報告している．また Stockwell et al.（1994a）は *Pf* A506及び *Eh*C9-1S（*Eh*C9-1のストレプトマイシン耐性変異株）の接種をストレプトマイシン剤処理と同時，または2－7日後に行っても，これらの定着には影響せず高い防除効果が得られるが，オキシテトラサイクリン剤処理は7日以上間隔を空ける必要があるという結果を得ている．

Pf A506と *Eh*C9-1の処理方法については，凍結乾燥した菌を水に再懸濁して噴霧接種する方法が有効とされ，培養した生菌を処理した場合は定着率が著しく低下する（Stockwell et al., 1988）．ミツバチによる両菌の接種試験も実施されているが，その有効性は示されたものの，時期によっては対象外の植物の花が開花して対象花への訪花の妨げとなることや，天候によってミツバチの活動活性及び伝搬が影響を受けるなど，噴霧接種と比較して不安定であるという結果が示されている（Jhonson et al., 1993a；Thomson et al., 1992）．Nuclo et al.（1998）はミツバチによる *Pf* A506と *Eh*C9-1の接種は花への細菌の初期定着には不適であるものの，花から花へ二次的に拡散させる方法としては有効であることを示した．

Pf A506と *Eh*C9-1施用時期としては，火傷病菌が活動を開始する前に予め拮抗菌を定着させる散布，すなわち開花初期の処理が有効であると考えられるが，この時期は開花している花の数が少ないため，その後の満開期の防除に十分な量の菌の増殖が期待できない．そこで，25％開花期と90％開花期の二度の散布が推奨されている（Johnson・Stockwell, 2000）．

5．新規薬剤による防除

火傷病菌のストレプトマイシン耐性株の出現で示されたように，病原菌に直接作用する薬剤はいずれ耐性菌の出現を招くこととなる．このため，従来とは異なり，逆に植物側に作用して火傷病に対する抵抗性を増大させるような薬剤が注目されている．リンゴでは生育抑制剤と全身獲得抵抗性（Systemic acquired resistance：SAR）誘導剤が火傷病に対する抵抗性を増大する剤として報告されている（Norelli et al., 2003）．

1）生育抑制剤

プロヘキサジオンカルシウムとトリネキサパックエチルで火傷病の発病抑制効果が報告されている（Yoder et al., 1999；Yoder・Marine, 2002；Jones, 2001b）．両剤ともジベレリン生合成の阻害剤で，リンゴでは新梢の徒長を抑制するために使用される．いずれの薬剤も火傷病菌に対して直接的な殺菌作用はない．プロヘキサジオンカルシウムは樹勢を抑えることで罹病しやすい組織の発生を抑制するほか，植物の二次代謝産物の合成に関与するフェニルプロパノイド生合成系を変化させることで抵抗性を増大していると考えられる（Evans et al., 1999）．本剤による処理は中心花の萼が萎凋を始める頃の開花期終了直前に行うが，薬効は施用量のほか，樹勢の影響を受ける（Jones, 2001a）．トリネキサパックエチルによる火傷病の発病抑制効果については更に検討が必要とされている（Norelli et al., 2003）．

2）SAR 誘導剤

SAR とは植物体の一部が病原体の感染などによりストレスが与えられたときに，その情報が植物全体に伝わり，ストレスに対する抵抗性が植物全体で誘導される現象であり，SAR を引き起こした植物は広範な病害虫に対して抵抗性を示すようになる（大橋ら，1997）．SAR が誘導された植物では感染特異的（Pathogenesis-related：PR）タンパク質が発現するため，これが SAR 誘導の指標とされる．植物に SAR を誘導する薬剤はいくつか知られており（岩田，1997），リンゴではアシベンゾラル S メチル処理3－5日後に，数種類の PR タンパク質の発現とともに SAR の誘導が観察され，これに伴って火傷病の発病抑制効果が観察された（Brisset et al., 2000；Maxson-Stein et al., 2002）．アシベンゾラル S メチルは，処理を行ってから SAR が誘導されるまで2－3日を要するという剤の性質上，火傷病が発生する前に処理する必要があり，リンゴでは花蕾が桃色に着色し始める時期が適期と考えられている（Brisset et al., 2000；Maxson-Stein et al., 2002）．また，リンゴも他の植物と同様，SAR 誘導剤による効果は永続的ではなく，一週間ごとに散布する必要がある（Maxson-Stein et al., 2002）．

プロヘキサジオンカルシウムは火傷病による枝枯れだけでなく花腐れにも効果があり，圃場での大規模試験でも良好な結果が得られていることから，現在最も注目されている．一方のアシベンゾラル S メチルは防除効果がストレプトマイシン剤よりも劣ることから，実用化までには今しばし時間が必要である（Norelli et al., 2003）．

6．おわりに

耐性菌の出現，環境問題，食の安全性などの見地から，防除効果のみならず従来の化学薬剤の使用を少しでも軽減する新規防除技術の開発研究が近年ますます必要とされている．本稿では，火傷病の新規の防除法についても触れたが，現状においてはこれらの技術は未だ完成したものではない．しかしながら，耕種的防除法と組み合わせて化学薬剤の使用を最小限に抑えるという見地から新規の防除法は，大きな効果を上げていると考えられる．火傷病の被害を防ぐために，本稿で紹介した新規の防除法に加え，宿主側では火傷病に耐性となる遺伝子を導入した形質転換体の作出，耐病性品種及び苗木の育種等が行われている．この他，リンゴでは火傷病菌の病徴発現因子との相互作用に関与する遺伝子の発見等の基礎的研究も行われている．一方，火傷病菌ではこれまで数多くの病原力に関与する遺伝子が見出されており，全ゲノム解析も進行中である．これらの解析によって病原菌が植物に病気を引き起こすメカニズムの総合的な理解が可能となり，新規防除法の開発へとつながることが期待される．

摘　　要

火傷病の防除法として銅剤と抗生物質の薬効及び散布適期，抗生物質耐性火傷病菌とその遺伝的解析，生物的防除で用いられている細菌とその効果，植物側の抵抗性を助長して火傷病抵抗性を付与する植物生育抑制剤とSAR 誘導剤について概説した．

引用文献

1）Anderson, H.W. and I. Nienow. 1947. Effect of streptomycin on higher plants. Phytopathology. 37：1 (Abstr.).

2）Ark, P.A. 1949. Use of Streptomycin in agriculture. In：S.A. Waksam (ed.) Streptomycin：Nature and Practical Applications. p607-612. Williams and Wilkins, Baltimore.

3）Ark, P.A. and C.E. Scott. 1954. Antibiotics as protection against fire blight. Phytopathology. 44：481 (Abstr.).

4）Bender, C.L., D.K. Malvik, K.E. Conway, S. Geore and P. Pratt. 1990. Characterization of pXV10A a copper resistance plasmid in *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. Appl. Environ. Microbiol. 56：170-175.

5）Brisset, M.S., S. Cesbron, V. Thomson and J.P. Paulin. 2000. Acibenzolar-s-methyl induces the accumulation of defense-related enzymes in apple and protect from fire blight. Eur. J. Plant Pathol. 106：529-536.

6）Chiou, C. and A.L. Jones. 1991. The analysis of plasmid-mediated streptomycin resistance in *Erwinia amylovora*. Phytopathology. 81：710-714.

7）Chiou, C. and A.L. Jones. 1993. Nucleotide sequence analysis of a transposon (Tn5393) carrying streptomycin resistance genes in *Erwinia amylovora* and other gram-negative bacteria. J. Bacteriol. 175：732-740.

8）Chiou, C. and A.L. Jones. 1995a. Expression and identification of the *str*A-*str*B gene pair from streptomycin -resistant *Erwinia amylovora*. Gene. 152：47-51.

9）Chiou, C. and A.L. Jones. 1995b. Molecular analysis of high level streptomycin resistance in *Erwinia amylovora*. Phytopathology. 85：324-328.

10）Clarke, G.G., J.W. Travis and K.D. Hickey. 1993. Efficacy of fosetyl-aluminium and copper for control of the fire blight on blossoms and shoots of apple. Acta Hortic. 338：281-288.

11）Cooksey, D.A. 1990. Genetics of bactericide resistance in plant pathogenic bacteria. Annu. Rev. Phytopathol. 28：201-204.

12）Coyier, D.L. and R.P. Covey. 1975. Tolerance of *Erwinia amylovora* to streptomycin sulfate in Oregon and Washington. Plant Disease Report. 59：849-852.

13）Dunegan, J.C., J.R. Kienholz, R.A. Wilson and W.T. Morris. 1954. Control of pear blight by a streptomycin -terramycin mixture. Plant Disease Report. 38：666-669.

14）Evans, J.R., R.R. Evans, C.L. Regui and W. Rademacher. 1999. Mode of action, metabolism, and uptake of BAS 125W, prohexadione-calcium. HortScience. 34：1200-1201.

15）Galili, S., H. Fromm, D. Aviv, M. Edelman and E. Galun. 1989. Ribosomal protein S12 as a site for streptomycin resistance in *Nicotiana* chloroplasts. Mol. Gen. Genet. 218：289-292.

16）Garrett, C.M.E. 1990. Control of Fire Blight. In：Agriculture：Agrimed Research Programme. p54-78. CEC-EUR 12601, Bruxelles.

17）Gottlieb, D. and P.D. Shaw. 1970. Mechanism of action of antifungal and antibiotics. Annu. Rev. Phytopathol. 8：371-402.

18) Heuberger, J.W. and P.L. Poulos. 1953. Control of fire blight and frog-eye leaf spot (black rot) disease of apples in Delaware in 1952. Plant Disease Report. 37 : 81-83.

19) Ishimaru, C.A., E.J. Klos and R.R. Brubaker. 1988. Multiple antibiotic production by *Erwinia herbicola*. Phytopathology. 78 : 746-750.

20) 石丸道顕．1997．植物の病害抵抗性を利用した新農薬の開発．p141-144．山田，島本，渡辺　監．分子レベルから見た植物の耐病性―植物と病原菌の相互作用に迫る．秀潤社，東京．

21) Jones, A.L. 2001a. Experience with Apogee in 2000 : Rate versus concentration. Proc. Mick. State Hortic. Soc. 130 : 50-51.

22) Jones, A.L. 2001b. Challenges of controlling fire blight. Compact Fruit Tree. 34 : 86-91.

23) Jones, A.L. and E.L. Stockwell. 2000. Biological control of fire blight. In : J.L. Vanneste (ed.) Fire blight : The disease and its causative agent, *Erwinia amylovora*. p319-337. CABI publishing, London.

24) Johnson, K.B., V.O. Stockwell, M.J. McLaughlin, D. Sugar, J.E. Loper and R.G. Robert. 1993. Effect of bacterial antagonists on establishment of honey bee-dispersed *Erwinia amylovora* in pear blossoms and fire blight control. Phytopathology. 83 : 995-1002.

25) Koistra, T. and J. de Gruyter. 1984. Chemical control of *Erwinia amylovora* under artificial and natural conditions. Acta. Hortic. 151 : 223-232.

26) Lindow, S.E. 1984. Integrated control and role of antibiosis in biological control of the fire blight and frost injury. In C. Windels and S.E. Lindow (eds.) Biological control on the Phylloplane. p83-115. APS press, St Paul, Minnesota.

27) Lindow, S.E., G. McGourty and R. Elkins. 1996. Interaction of antibiotics with *Pseudomonas fluorescens* strain A506 in the control of fire blight and frost injury of pear. Phytopathology. 86 : 841-848.

28) Loper, J.E., M.D. Henkels, R.G. Roberts, G.G. Grove, M.J. Willett and T.J. Smith. 1991. Evaluation of streptomycin, oxytetracycline, and copper resistance in *Erwinia amylovora* isolated from pear orchard in Washington state. Plant Dis. 75 : 287-290.

29) Manulis, S., D. Zutra, D. Ga'ash, F. Kleitman, P. Dror, S. Elisha, I. David, D. Rav-Raid, M. Zilberstaine, Z. Herzog and E. Shabi. 1996. Streptomycin resistance of *Erwinia amylovora* in Israel and occurrence of blossom blight in the autumn. Phytoparasitica. 24 : 161 (Abstr.).

30) Martin, H. and D. Woodstock. 1983. The scientific principles of crop protection, 7th edn. Edward Arnold, London.

31) Martinec, T. and M. Kocur. 1964. A taxonomic study of *Erwinia amylovora* (Burrill, 1882) Winslow et al., 1920. International Bulletin of Bacteriological Nomenclature and Taxonomy. 14 ; 5-14.

32) Maxson-Stein, K., S. He, R. hammerschmidt and A.L. Jones. 2002. Effect of treating apple trees with Acibenzolar-s-methyl on fire blight and expression of pathogenesis-related protein genes. Plant Dis. 86 : 785-790.

33) McManus, P.S. and A.L. Jones. 1994. Epidemiology and genetic analysis of streptomycin resistant *Erwinia amylovora* from Michigan and evaluation of oxytetracycline for control. Phytopathology. 84 : 627-633.

34) Miller, T.D. and M.N. Schroth. 1972. Monitoring the epiphytic population of *Erwinia amylovora* on pear with a selective medium. Phytopathology. 62 : 1175-1182.

35) McLaughlin, R.J. and R.G. Robert. 1992. Biological control of fire blight with *Pseudomonas fluorescens* strain A506 and two strains of *Erwinia herbicola*. Phytopathology. 82 : 1129 (Abstr.).

36) Morgan, B.S. and R.N. Goodman. 1955. In vitro sensitivity of plant bacterial pathogens to antibiotics and antibacterial substances. Plant Disease Report. 39 : 487-490.

37) Norelli, J.L., A.L. Jones and H.S. Aldwinckle. 2003 Fire blight management in the twenty-first century, using new technologies that enhanced host resistance in apple. Plant Dis. 87 : 756-765.

38) Nuclo, R.L., K.B. Jhonson, D. Sugar and V.O. Stockwell. 1998. Secondary colonization of pear blossoms by two bacterial antagonists of the fire blight pathogen. Plant Dis. 82 : 661-668.

39) 大橋祐子・光原一朗・瀬尾茂美・大坪憲弘．1997．SAR（全身獲得抵抗性）とそのシグナル伝達．p131-140．山田，島本，渡辺　監．分子レベルから見た植物の耐病性―植物と病原菌の相互作用に迫る．秀潤社，東京．

40) Palmer, E.L., W.G.D. Fernando and A.L. Jones. 1997a. Control of *Erwinia amylovora* by mixtures of bacterio-

phage. Phytopathology. 87 : S73-S74 (Abstr.).
41) Palmer, E.L., B.L. Teviotdale and A.L. Jones. 1997b. A relative of the broad-host-range plasmid RSF1010 detected in *Erwinia amylovora*. Appl. Environ Microbiol. 63 : 4604-4607.
42) Psallidas, P.G. and J. Tsuiantos. 2000. Chemical control of fire blight. In : J.L. Vanneste (ed.) Fire blight : The disease and its causative agent, *Erwinia amylovora*. p199-234. CABI publishing, London.
43) Ritchie, D.F. and E.J. Klos. 1977. Isolation of *Erwinia amylovora* bacteriophage from aerial parts of apple trees. Phytopathology. 67 : 101-104.
44) Shaffer, W.H. and R.N. Goodman. 1985. Appearance of streptomycin resistance in *Erwinia amylovora* in Missouri apple orchards. Phytopathology. 75 : 1281 (Abstr.).
45) Schatz, A., E. Bugie and S.A. Waksman. 1994. Streptomycin : a substance exhibiting antibiotic activity against Gram positive and Gram negative bacteria. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. 55 : 66-69.
46) Steenken, W. Jr. and M.D. Wolinsky. 1949. Resistance of tubercle bacilli to streptomycin. In : S.A. Waksam (ed.) Streptomycin : Nature and Practical Applications. p177-196. Williams and Wilkins, Baltimore.
47) Stockwell, V.O., K.B. Johnson and J.E. Loper. 1996a. Compatibility of bacterial antagonists of *Erwinia amylovora* with antibiotics used for fire blight control. Phytopathology. 86 : 834-840.
48) Stockwell, V.O., K.B. Johnson and J.E. Loper. 1998. Establishment of bacterial antagonists of *Erwinia amylovora* on pear and apple blossoms as influenced by inoculum preparation. Phytopathology. 88 : 506-513.
49) Stockwell, V.O., J.E. Loper and K.B. Johnson. 1992. Establishment of bacterial antagonists on blossom of pear. Phytopathology. 82 : 1128 (Abstr.).
50) Stockwell, V.O., D. Sungear, R. Spotts, K.B. Johnson and J.E. Loper. 1996b. Recovery of streptomycin-resistant isolates of *Erwinia amylovora* from Oregon orchards. Phytopathology. 86 : S50 (Abstr. 440A).
51) Sundin, G.W., A.L. Jones and D.W. Fulbright. 1989. Copper resistance in *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* from cherry orchard and its associated transfer *in vitro* and *in planta* with a plasmid. Phytopathology. 79 : 861-865.
52) 谷井昭夫. 1983. ナシ火傷病類似症状とその病原細菌. p.18-23. 第12回植物細菌病談話会(講要), 日本植物病理学会編.
53) Tharaud, M., J. Laurent, M. Faize and J.P. Paulin. 1997. Fire blight protection with avirulent mutants of *Erwinia amylovora*. Microbiology. 143 : 625-632.
54) Thomson, S.V., S.C. Guk, J.L. Vanneste, C.N. Hale and R.G. Clark. 1993. The presence of streptomycin resistant strains of *Erwinia amylovora* in New Zealand. Acta Hortic. 338 : 223-230.
55) Thomson, S.V., D.R. Hansen, K.M. Flint and D.J. Vandenverg. 1992. Dissemination of bacteria antagonistic to *Erwinia amylovora* by honey bees. Plant Dis. 76 : 1052-1056.
56) Van der Zwet, T. and S.V. Beer. 1992. Fire blight-Its Nature, Prevention, and Control. A Practical Guide to Integrated Disease Management. 91pp. United States Department of Agriculture, Washington DC.
57) Vanneste, J.L. 1996. Honey bees and epiphytic bacteria to control fire blight, a bacterial disease of apple and pears. Biocontrol News and Information. 17 : 67N-78N.
58) Vanneste, J.L., D.G. Cornish, L. Yu and M.D. Voyle. 2002. P10c : a new biological control agent for control of fire blight which can be sprayed or distributed using honey bees. Acta Hortic. 590 : 231-235.
59) Vanneste, J.L. and J. Yu. 1996. Biological control of fire blight using *Erwinia herbicola* strain C9-1 and *Pseudomonas fluorescens* strain A506 separately or in combination. Acta. Hortic. 411 : 351-353.
60) Vanneste, J.L., J. Yu and S.V. Beer. 1992. Role of antibiotic production by *Erwinia herbicola* Eh252 in biological control of *Erwinia amylovora*. J. Bacteriol. 174 : 2785-2796.
61) Wilson, M., H.A.S. Epton and D.C. Sigee. 1992. Interaction between *Erwinia herbicola* and *E. amylovora* on the stigma of hawthorn blossoms. Phytopathology 82 : 914-918.
62) Wilson, M. and S.E. Lindow. 1993. Interactions between the biological control agent *Pseudomonas fluorescens* strain A506 and *Erwinia amylovora* in pear blossoms. Phytopathology 83 : 117-123.
63) Yodder, K.S. and R.P. Marini. 2002. Demonstration of effectiveness of Apogee for suppression of fire blight on apple shoots in commercial apple orchard. Moun-

taineer Grower. 568 : 16-21.

64) Yodder, K.S., S.S. Miller and R.E. Byerss. 1999. Suppression of fire blight in apple shoots by prohexadione-calcium following experimental and natural inoculation. HortScience. 345 : 1202-1204.