

非病原性 *Pseudomonas solanacearum* 接種에 의한 담배內 抗菌物質生成과 Peroxidase 및 Polyphenoloxidase의 變化

李永根 · 閔泰基 · 朴元穆*

韓國人蔘煙草研究所 耕作試驗場
* 高麗大學校 農科大學 植物保護學科

Production of Antibacterial Substance, and Changes in Peroxidase and Polyphenoloxidase Activities in Tobacco Plants Inoculated with Avirulent Isolate of *Pseudomonas solanacearum*

Young Keun Yi, Tae Gi Min and Won Mok Park*

Korea Ginseng and Tobacco Research Institute, Suwon 170, Korea
*College of Agriculture, Korea University, Seoul 132, Korea

要 約

*Pseudomonas solanacearum*의 病原性菌株 및 非病原性菌株을 담배의 뿌리에 接種하여 그 잎과 줄기, 뿌리에서 *P. solanacearum*과 *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora*, *Escherichia coli*에 대한 抗菌物質을 分離하였다. 담배즙액을 TLC plate에 展開시킨 결과 非病原性菌株에 接種된 담배에서는 R_f 0.6 부근에서, 病原性菌株에 接種된 담배에서는 R_f 0.9 부근에서 각각 抗菌物質을 分離할 수 있었다. 그러나 高壓殺菌된 담배汁液培地에 病原性菌株 및 非病原性菌株을 3日間 培養한 培養濾液에서는 抗菌物質의 生成이 인정되지 않았다. 非病原性菌株 및 病原性菌株에 接種된 담배잎에서는 無處理 담배에 비하여 peroxidase와 polyphenoloxidase의 活性이 높았으나, 그 줄기와 뿌리에서는 酵素活性의 차이가 없었다. 非病原性菌株과 病原性菌株로 處理된 담배 사이, 感受性品種인 BY4와 抵抗性品種인 NC82 사이에도 두 酵素의 活性과 同位酵素形態의 차이가 없었다.

ABSTRACT

The substances obtained from the leaf, stem and root of tobacco plants inoculated with avirulent and virulent isolates of *Pseudomonas solanacearum* were at R_f 0.6 and R_f 0.9 on TLC plate, respectively. Both substances showed antibacterial activities not only on *P. solanacearum* but also on *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* and *Escherichia coli* in vitro. However, the antibacterial substances were not detectable from the fil-

trate of the autoclaves tobacco sap medium, in which the avirulent or virulent bacterium was cultured for 3 days. Peroxidase and polyphenoloxidase activities and their isozyme patterns did not differ significantly between plants treated with the virulent and avirulent isolates, or between the susceptible cultivar BY 4 and the resistant cultivar NC 82. However, activities of the two enzymes were increased in leaves of the susceptible cultivar BY 4 treated with either the virulent or the avirulent isolate.

Key words: tobacco bacterial wilt, induced resistance, antibacterial substance, enzyme activity.

緒 論

寄生性 植物病에 대한 抵抗性의 誘導는 Brown(2)에 의하여 데이지의 뿌리혹병에 대하여 처음 報告된 이래, 담배를 비롯한 가지과 식물의 세균성마름병 防除에 *Pseudomonas solanacearum*의 非病原性菌株(9, 24, 25, 26, 27)나 熱處理된 細菌(23, 24)을 이용한 試圖가 많이 보고되고 있다. 이와 같이 誘導된 抵抗性의 機作은 非病原性菌株 自體의 拮抗效果(1, 5, 6), 寄主植物體內 抗菌物質生成(14, 16, 24). 담배 뿌리의 感染部位 先占(6, 8, 17, 18) 등 여러가지로 해석되고 있다. 李等(26)도 담배 뿌리에 前接種된 非病原性菌株가 식물체內에서 上向移動하며 그 후 식물체內 病原性菌株의 増殖이 抑制되었다고 보고한 바 있다. 이 試驗에서는 非病原性 *P. solanacearum*을 담배 뿌리에 처리하여 식물체內 抗菌物質生成 및 酵素에 미치는 影響을 檢討하였다.

材料 및 方法

菌株. *Pseudomonas solanacearum*의 病原性菌株는 담배의 罹病組織으로부터 分離하였고 이 菌株를 繼代培養하는 과정에서 非病原性 變異菌株를 선발, 사용하였다(25).

抗菌物質 生成. 播種 後 90 日된 BY4 品種의 담배 뿌리를 病原性菌株 및 非病原性菌株의 懸탁액(10^9 cfu/ml)에 沈漬接種시켜 3,500 lux의 光條件에서 2 일간 보존하였다. 無處理담배는 증류수에 뿌리를 沈漬시켰으며 處理別로 잎, 줄기, 뿌리를 각각 150g 씩 채취하여 田中の 방법(24, 그림 1)에 따라 抗菌物質을 抽出, 分離하였다. Thin layer chromatography로 展開된 物質은 2 cm 간격으로 채취된 TLC plate의 silica gel에서 ethanol로 추출하여 病原性菌株 등 8개 菌株에 대한 抗菌力을 檢정하였다.

또 담배의 잎, 줄기, 뿌리를 각각 150 g 씩 채취하여 유발에 잘고 증류수 300 ml 를 가하여 담배 汁液培地를 조제하였으며, 高壓殺菌한 후 非病原性 菌株를 接種하여 30 °C에서 100 rpm 으로 3 일간 振盪培養하고 培養液을 채취하여 위와 같은 방법으로 分離, 精製한 후 抗菌物質의 有無를 조사하였다.

抗菌力檢定은 paper disk method로 하였고 처리 당 3 disk 씩 3 반복으로 조사하였다.

酵素의 活性 및 同位酵素의 形態. 病原性菌株 및 非病原性菌株의 懸탁액에 뿌리를 침지 처리한 담배의 잎과 줄기, 뿌리 각 1g 에 0.1 M tris-HCl buffer (PH 8.0) 3 ml 를 가하여 마쇄한 후 4 °C에서 20,000g 로 1 시간 동안 遠心分離하여 上清液을 酵素抽出液으로 사용하였다. Peroxidase의 活性度측정은 Nadalny와 Sequeira의 방법(12)에 따라 反應液(0.2 M acetate buffer 235 ml PH 5.2, 1% H₂O₂ 10 ml, guaiacol 0.5 ml) 2.9 ml 에 酵素抽出液 0.1 ml 를 가하여 540nm에서 1분간 吸光度의 差를 측정하였다. Polyphenol-oxidase의 活性度측정은 Sheen과 Calvert의 방법(19)에 따라 dl dopa-용액(0.1 M phosphate buffer 300 ml PH 6.0, dl-dopa 0.8g) 2.8ml 에 酵素 추출액 0.2 ml 를 가하여 475 nm에서 2분간 吸光度의 差를 측정하였다. 단백질定량은 Lowry의 방법(11)에 따랐다.

同位酵素의 形態調査를 위하여 7%의 polyacrylamide gel 을 사용하여 tube 당 15 μl(peroxidase) 및 30 μl(polyphenoloxidase)의 酵素추출액을 넣었으며 0.1 M tris buffer (PH 8.9)를 사용하여 3mA/tube 로 4 시간 동안 전기영동시켰다(19). Peroxidase의 同位酵素 band는 benzidine 용액(benzidine 1g, 醋酸 9 ml, 증류수 40 ml): H₂O₂ : 증류수 = 1 : 1 : 4로 조제된 試藥으로, polyphenoloxidase의 同位酵素 band는 0.3 % (w/v)의 dl-dopa 용액에서 發色시켰다.

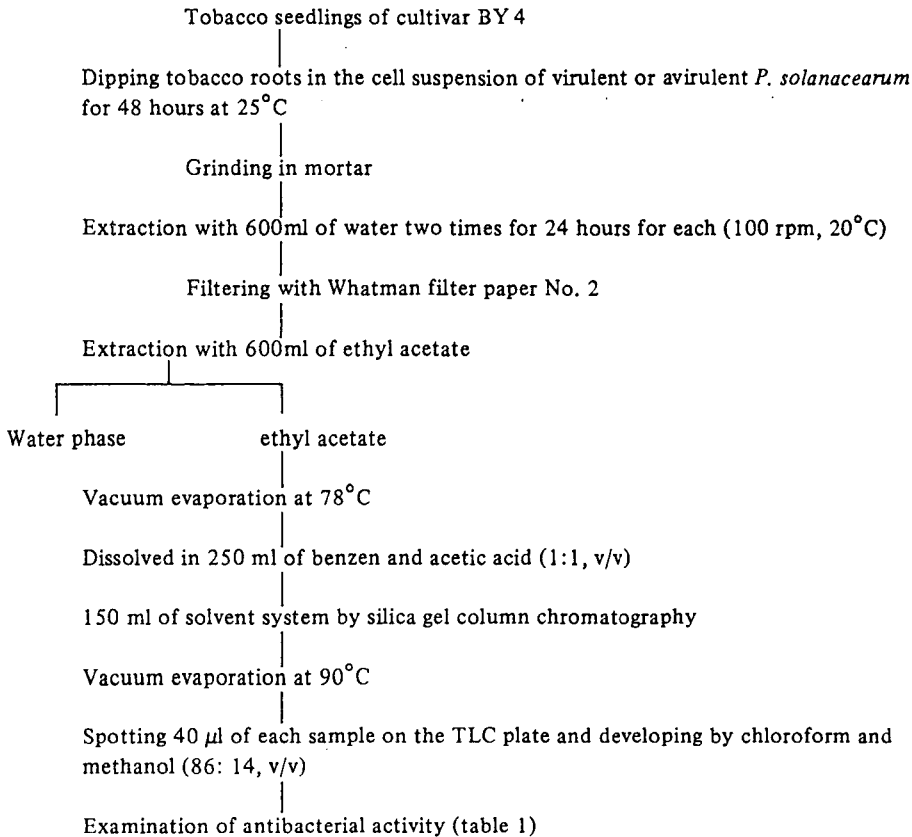


Fig. 1. Procedures for isolation of antibacterial compounds from tobacco plants treated with virulent or avirulent *Pseudomonas solanacearum*.

結 果

抗菌物質 生成. 病原性菌株 및 非病原性菌株로 處理한 담배로부터 抽出, 分離된 分割 中에서 病原性菌株에 對해 8~11 mm 의 發育阻止圈을 보이는 13 개의 分割을 얻을 수 있었다. 이 分割들이 TLC plate 에서 배열되었던 原形을 再現시킨 결과 抗菌力이 강한 2종류의 分割을 選拔할 수 있었다(표 1) 이 分割들은 非病原性 菌株에 處理된 담배의 抽出物로부터는 R_f 0.6 부근에서, 病原性菌株에 處理된 담배의 抽出物에서는 R_f 0.9 부근에서 얻을 수 있었다. 이 抗菌性 分割들은 *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora*, *Escherichia coli* 등에 對해서도 7~11 mm 의 發育阻止圈을 形成하였으나 *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* 등 비롯한 3개 菌株에 對해서는 發育阻止圈을 形成하지 않았다.

담배汁液培地에 非病原性菌株을 培養한 培養液으로부터 抽出한 濃縮液에서는 病原性菌株에 對한 抗菌力을 認定할 수 없었다.

酵素의 活性 및 同位酵素의 形態. 病原性菌株 및 非病原性菌株에 處理된 담배잎에서는 無處理담배에 비하여 peroxidase 의 活性이 높았으며, polyphenoloxidase 의 活性도 앞에서는 높았지만 줄기와 뿌리에서 낮았다. 그러나 病原性菌株에 처리된 담배와 非病原性菌株에 처리된 담배 사이에는 어느 酵素도 活性의 차이가 認定되지 않았다(표 2, 3). 증류수에 처리된 BY4 및 NC82 담배에서 줄기나 잎의 peroxidase 活性은 뿌리에 비하여 낮았으며 polyphenoloxidase 의 活性은 줄기>뿌리>잎의 순서로 높았다. 담배품종 사이에서는 이 두 종류의 酵素活性의 차이가 認定되지 않았다. 蛋白質含量은 잎>줄기>뿌리의 순서로 많았으며, 品種間 또는 處理間에 차이가 인정되지 않았다. 또한 調査된 두 酵素의 活性에서

Table 1. Antibacterial activities of fractions obtained from tobacco plants treated with virulent or avirulent *Pseudomonas solanacearum* by silicagel thin-layer chromatography

Isolate treated ^a	Plant part	Fraction ^b (R _f)	Antibacterial activity ^c (mm) to							
			Ps1	Ps2	Ec1	E1	Ec2	Pf	Ea	Pss
Avirulent	Leaf	0.65	8	8	11	9	10	0	0	0
	Stem	0.65	11	8	10	8	9	0	0	0
	Root	0.56	10	9	10	7	7	0	0	0
Virulent	Leaf	0.90	10	8	10	8	8	0	0	0
	Stem	0.90	8	8	9	7	7	0	0	0
	Root	0.90	8	9	11	8	7	0	0	0
Distilled water	Leaf, stem or root	-	0	0	0	0	0	0	0	0

^aTobacco roots were dipped in the avirulent or virulent bacterial suspension (10^9 CFU/ml) for 24 hr. Antibacterial compounds were isolated by the procedure of Figure 1.

^b $R_f = \frac{\text{distance from base line traveled by compound}}{\text{distance from base line traveled by solvent}}$

^cPaper discs (6mm ϕ) moistened with ethanol extracted solution from fractions on TLC plate were placed on nutrient agar medium seeded with each bacterium. (Ps1) *Pseudomonas solanacearum* isolated from tobacco plants in Korea, (Ps2) *Pseudomonas solanacearum* ATCC 11697, (Ec1) *Escherichia coli* obtained from Seoul National University, (Ec2) *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* ATCC 29261, (Pf) *Pseudomonas fluorescens* ATCC 13525, (Ea) *Erwinia carotovora* subsp. *atroseptica* ATCC 12312, (pss) *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* ATCC 19310. For antibacterial activity, the diameters of inhibition zones were measured after 2 days of incubation at 30°C. Values are means of three replicates.

Table 2. Peroxidase activities of tobacco plants treated with avirulent or virulent *Pseudomonas solanacearum*

Tobacco cultivar	Isolate treated ^a	Peroxidase activity ^b (absorbance change/30 mg fresh plant/minute)		
		Leaf	Stem	Root
BY 4	Avirulent	1.67 \pm 0.50 ^c (5.00 \pm 1.37) ^d	0.39 \pm 0.06 (2.42 \pm 0.17)	1.01 \pm 0.28 (12.6 \pm 3.84)
	Virulent	1.26 \pm 0.25 (6.16 \pm 2.69)	0.43 \pm 0.10 (3.03 \pm 0.71)	1.05 \pm 0.18 (12.27 \pm 2.01)
	Water	0.49 \pm 0.08 (1.69 \pm 0.36)	0.72 \pm 0.15 (4.73 \pm 1.06)	1.56 \pm 0.38 (14.91 \pm 3.33)
NC 82	Water	0.62 \pm 0.18 (2.24 \pm 0.16)	0.48 \pm 0.13 (3.23 \pm 1.23)	1.55 \pm 0.38 (17.16 \pm 4.70)

^aTobacco roots were dipped in avirulent or virulent bacterial suspension (10^9 CFU/ml) for 48 hr under the light condition (3,400 lux).

^bActivities were measured by Nadolny and Sequenria's method (12).

^cValues are means \pm standard deviations of three tobacco plants.

^dSpecific activity = $\frac{\text{Absorbance change} \times 1,000}{\text{Protein content (mg)}}$

optical density 와 이 optical density 를 蛋白質含
량으로 나누어 준 specific activity 사이에도 그 경
향의 차이를 볼 수 없었다.

두 酵素의 同位酵素形態는 담배의 잎과 줄기, 뿌
리 사이에서는 뚜렷한 차이가 있었으나 非病原性菌
株와 病原性菌株의 處理에 따른 차이는 분명하지 않
았으며, 품종 사이에서도 차이가 인정되지 않았다

(그림 2).

考 察

非病原性菌이나 熱處理한 病原細菌을 植物에 接種
한 후 生成된 抗菌物質을 根據로 誘導抵抗性的 機作
을 해석하고자 한 報告는 담배 以外の 作物에서도

Table 3. Polyphenoloxidase activities of tobacco plants treated with avirulent or virulent *Pseudomonas solanacearum*

Tobacco cultivar	Isolate treated ^a	Polyphenoloxidase activity ^b		
		(absorbance change/70 mg fresh plangy/2 minutes)		
		Leaf	Stem	Root
BY 4	Avirulent	0.13 ± 0.02 ^c (1.73 ± 0.48) ^d	0.15 ± 0.05 (4.49 ± 2.02)	0.04 ± 0.02 (2.19 ± 1.35)
	Virulent	0.14 ± 0.02 (2.96 ± 1.91)	0.14 ± 0.03 (3.95 ± 1.20)	0.05 ± 0.02 (2.21 ± 1.40)
	Water	0.05 ± 0.03 (0.78 ± 0.42)	0.29 ± 0.03 (8.07 ± 0.36)	0.12 ± 0.07 (4.48 ± 2.39)
NC 82	Water	0.06 ± 0.04 (1.24 ± 1.33)	0.26 ± 0.07 (7.29 ± 1.96)	0.13 ± 0.04 (6.45 ± 2.25)

^aTobacco roots were dipped in avirulent or virulent bacterial suspension (10⁹ CFU/ml) for 48 hr under the light condition (3,400 lux).

^bActivities were measured by Sheen and Calvert's method (19).

^cValues are means ± standard deviations of three tobacco plants.

^dSpecific activity = $\frac{\text{Absorbance change} \times 10,000}{\text{Protein content (mg)}}$

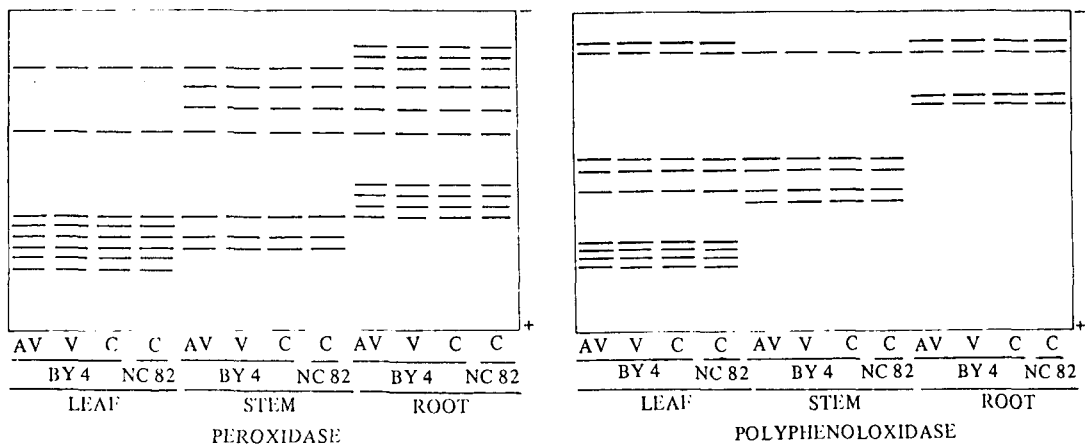


Fig. 2. Isozyme patterns of peroxidase and polyphenoloxidase of tobacco plants treated with avirulent or virulent isolate of *Pseudomonas solanacearum*. Tobacco roots were dipped into the bacterial suspension (10⁹ CFU/ml) for 48 hr under light condition (3,400 lux). Each enzyme was extracted from cultivar BY 4 and/or NC 82 treated (AV) with the avirulent, (V) with the virulent isolate, and (C) with water. BY 4 and NC 82 have been known to be susceptible and resistant tobacco cultivar to bacterial wilt, respectively.

량이 있었다(4, 13, 15, 22). 특히 Rathmell 과 Sequeira (16)는 熱處理된 *P. solanacearum* 을 담배 잎에 注入한 후 담배의 細胞間腔物質을 추출하여 그 속에 *P. solanacearum* 에 대한 抗菌物質이 있음을 立證하였고, 이 물질이 100 °C에 안정한 低分子物質이라고 하였다. 田中(24)도 역시 같은 處理를 한 담배 잎의 抽出物을 TLC로 展開시켜 R_f 0.5 부근에서 *P. solanacearum* 을 물론 *P. syringae* pv. *tabaci* 에 대해서도 抗菌성을 보이는 3種의 抗菌物

質을 分離하였다.

이 試驗에서도 非病原性菌株로 處理한 담배에서 *P. solanacearum* 에 대한 抗菌物質이 추출되었는데, 담배의 잎과 줄기, 뿌리에서 分離된 抗菌物質이 모두 TLC plate 의 R_f 0.6 부근으로 전개되었기 때문에 같은 抗菌物質이 식물체내 모든 部位에서 生成되었을 가능성이 있다. 또, 病原性菌株로 處理한 담배에서 추출된 抗菌物質은 R_f 0.9 부근에서 分離되었으므로 非病原性菌株에 處理된 담배에서 얻은 抗

菌物質과는 다른 물질인 것으로 생각된다. 그리고 이抗菌物質들이抽出, 分離되는 과정에서 78~90°C의 高温으로 濃縮한 후에도 抗菌성을 나타내었으므로 적어도 90°C에서 安定된 물질로 생각된다. 非病原性菌株를 담배가액培地(숙은 植物)에서 培養하였을 때 培養液의 추출물에서 抗菌성을 볼 수 없었기 때문에 이 抗菌物質은 담배의 非病原性菌株와의 相互作用 結果 寄主植物인 담배에 의하여 生成되었다고 생각되었다. 이 抗菌物質이 *Erwinia carotovora* subsp. *carotovora* 나 *Escherichia coli* 에 대해서도 抗菌성을 나타내었지만, 단지 담배에 상처만 주었을 때는 生成되지 않았으며, 病原性菌株를 接種하였을 때와 非病原性菌株를 接種하였을 때 각각 다른 물질이 생성되었으므로 phytoalexin 이라고 할 수는 없을 것이다.

李 등(25, 26)에 의하면 非病原性菌株에 前處理된 담배에서 無處理에 비하여 2개월간 세균성마름병의 發病이 遲延되었으며 이러한 發病遲延은 植物體內에서 病原性菌株의 增殖이 抑制되는 것과 관계가 있다고 하였는데, 이러한 病原細菌의 增殖抑制가 植物體內에 生成되는 抗菌物質과 관계가 있는 것 같다. 病原性 菌株로 接種한 담배에서도 抗菌物質이 檢出되었지만 病原菌의 침입을 막기 이전에 非病原性菌株의 前接種에 의하여 이미 植物體內에 生成된 抗菌物質은 病原菌의 增殖抑制에 더 效果적이었던 것으로 생각된다.

植物에서 peroxidase 나 polyphenoloxidase 의 活性이 病에 대한 抵抗성과 관계가 있는지에 대해서는 아직 분명하지 않은 점이 많다. Lovrekovich 등(10)은 peroxidase 를 담배잎에 실포한 결과 輪腐病에 抵抗성을 보였고, 성숙된 담배잎에서 peroxidase 의 活性과 輪腐病에 대한 抵抗성이 다 함께 높기 때문에 peroxidase 의 活性이 輪腐病에 대한 抵抗성과 관계가 있다고 하였다. 그 밖에 담배의 TMV 에 대한 저항성과 peroxidase (20, 21), 非病原性 *P. solanacearum*에 대한 담배잎의 超過敏反應과 polyphenoloxidase (14)가 관련이 있다는 報告가 있다. 그러나 Nadolny 와 Sequeira(12)는 숙은 *P. solanacearum* 을 注入한 담배잎이나 상처만 준 담배잎에서 모두 peroxidase 의 活性이 상승되었기 때문에 peroxidase 의 活性과 誘導抵抗성이 관계가 없으며 細菌을 接種한 담배에서 나타나는 特定 isozyme 의 영향으로 peroxidase 의 活性이 증가된 것이라고 하였다. 그밖에 TMV 에 대한 抵抗성과 polyphenolo-

xidase 의 活性이 관계가 없다는 報告도 있다(20, 21)

이 試驗에서 非病原性菌株나 病原性菌株에 處理된 담배잎에서 peroxidase 나 polyphenoloxidase 의 活性이 無處理담배에 비하여 원등히 높았지만, 1차적으로 病原菌의 侵入部位가 되는 뿌리나 줄기에서 두 酵素의 活性이 無處理에 비해 높지 않았기 때문에, 非病原性菌株處理에 의해 誘導되는 抵抗性(25, 26)은 이 두 酵素의 活性과 관계가 없다고 생각된다. 또 현재 普及되고 있는 모든 담배品種의 세균성마름병에 대한 抵抗性因子는 TI 448 A에서 導入되고 있는데(24), 感受性品種인 BY 4와 抵抗性品種인 NC82 사이에 酵素活性의 차이가 認定되지 않았기 때문에 이 抵抗性因子와 peroxidase 및 polyphenoloxidase 사이에도 관계가 없다고 생각된다. 細菌의 接種에 의해 이 두 酵素의 活性이 담배잎에서만 높아진 이유는 분명하지 않다. 또 두 酵素의 同位酵素形態(isozyme band)가 잎, 줄기 및 뿌리의 部位別로는 달랐지만 處理 사이에는 차이가 認定되지 않았기 때문에 담배의 세균성마름병에 대한 抵抗성과 이 두 酵素의 特定 同位酵素와도 관계가 없는 것으로 생각된다.

參 考 文 獻

1. ABO-EL-DAHAB, M. K. & EL-GOORANI, M. A. (1969). Antagonism among strains of *Pseudomonas solanacearum*. *Phytopathology* 59: 1005-1007.
2. BROWN, N. A. (1923). Experiments with Paris daisy and rose to produce resistance to crown gall. *Phytopathology* 13: 87-99.
3. CHANG, I & KOMMEDAHL, T. (1968). Biological control of seedling blight of corn by coating kernels with antagonistic microorganisms. *Phytopathology* 58: 1395-1401.
4. CHEN, S. C., STALL, R. E. & COOK, A. A. (1969). Extraction and range of activity of a bacterial inhibitor from *Capsicum annum*. *Phytopathology* 59: 112 (abstr.).
5. CHEN, W. Y. & ECHANDI, E. (1984). Effect of avirulent bacteriocin-producing strain of *Pseudomonas solanacearum* on the control of bacterial wilt of tobacco. *Plant Pathol.* 33: 245-253.

6. CHEN, W. Y., ECHANDI, E. & SPURR, H. W. Jr. (1981). Protection of tobacco plants from bacterial wilt with avirulent bacteriocin-producing strains of *Pseudomonas solanacearum*. Pages 482-492. In: Lozano, J. C. ed. *Proc. 5th Int. Conf. Plant Pathogenic Bacteria*. Call. Columbia.
7. COOPER, T. G. (1977). *The tools of biochemistry*. John Wiley & Sons. New York. 423pp.
8. GRAHAM, T. L., SEQUEIRA, L. & HUANG, T. R. (1977). Bacterial lipopolysaccharides as inducers of disease resistance in tobacco. *Appl. and Environ. Microbiol.* 34: 424-432.
9. KEMPE, J. & SEQUEIRA, L. (1982). Biological control of bacterial wilt of tobacco: Attempts to induce resistance by treating tubers with bacteria. *Plant Disease* 67: 499-503.
10. LOVREKOVICH, L., LOVREKOVICH, H. & STAHPMAN, M. A. (1968). The importance of peroxidase in the wildfire disease. *Phytopathology* 58: 193-198.
11. LOWRY, O. H., ROSEBROUGH, N. J., FARR, A. L. & RANDALL, R. J. (1961). Protein measurement with folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193: 265-275 (cited from reference No. 7).
12. NADOLNY, L. & SEQUEIRA, L. (1980). Increase in peroxidase activities are not directly involved in induced resistance in tobacco. *Physiol. Plant Pathol.* 16: 1-8.
13. 中西清人・渡邊 實. (1977). イホ白葉枯病の抵抗性機作に関する研究. IV. 感染葉の細菌抑制物質の抽出と部位的精製. 日植病報 43: 449~454.
14. OBUKOWICZ, M. & KENNEDY, G. S. (1981). Phenolic ultracytochemistry of tobacco cells undergoing the hyper-sensitive reaction to *Pseudomonas solanacearum*. *Physiol. Plant Pathol.* 18: 339-344.
15. 太田孝彦 (1983). 칸킵츠 かいよう病菌の拮抗細菌(*Pseudomonas* spp.) 接種 칸킵츠 葉組織内に生成された フアイトアレキシン様物質. 日植病報 49: 676~682.
16. RATHMELL, W. G. & SEQUEIRA, L. (1975). Induced resistance in tobacco leaves: The role of inhibitors of bacterial growth in the intercellular fluid. *Physiol. Plant Pathol.* 5: 65-73.
17. SEQUEIRA, L. (1983). Mechanisms of induced resistance in plants. *Ann. Rev. Plant Pathol.* 37: 51-79.
18. SEQUEIRA, L., GAARD, G. & DE ZOETEN, G. A. (1977). Interaction of bacteria and host cell walls: its relation to mechanisms of induced resistance. *Physiol. Plant Pathol.* 10: 43-50.
19. SHEEN, S. T. & CALVERT, J. (1969). Studies on polyphenol content, activities and isozymes of polyphenoloxidase and peroxidase during air-curing in three tobacco types. *Plant Physiol.* 44: 199-204.
20. SIMONS, T. J. & ROSS, A. F. (1970). Enhanced peroxidase activity associated with induction of resistance to tobacco mosaic virus in hypersensitive tobacco. *Phytopathology* 60: 383-384.
21. SIMONS, T. J. & ROSS, A. F. (1971). Metabolic changes associated with systemic induced resistance to tobacco mosaic virus in Samsun NN tobacco. *Phytopathology* 61: 293-300.
22. STALL, R. E. & COOK, A. A. (1968). Inhibition of *Xanthomonas vesicatoria* in extracts from hypersensitive and susceptible pepper leaves. *Phytopathology* 58: 1584-1587.
23. TANAKA, H. (1983). Protection of tobacco and tomato against root infection of *Pseudomonas solanacearum* by heat-killed bacterial cells. *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 49: 66-68.
24. 田中 博. (1985). タバコ立枯病菌に對する抵抗性誘導とその機構. 宇都宮たけこ試報 21: 1~66.
25. 李永根・金政和・朴元穆. (1985). 非病原性 *Pseudomonas solanacearum*을 이용한 담배세균성 마름병의 防除 한식병지 1: 17~21.
26. 李永根・金政和・朴元穆. (1986). 非病原性菌株 前處理에 依한 담배세균성 마름병균(*Pseudomonas solanacearum*)의 植物體內 侵入 및 増殖抑制. 한식병지 2: 114~120.
27. ZEHR, E. I. (1971). Pathogenesis as influenced by the interaction of two virulent strain of *Pseudomonas solanacearum* in inoculated tobacco plants. *Phytopathology* 61: 978-989.