

異なる根頭がんしゅ病菌系統に対するバラ品種の抵抗性の差異

周 林¹・矢吹 純子²・福井 博一^{2*}・松本 省吾³・景山 幸二²

ABSTRACT

ZHOU, L.¹, YABUKI, J.², FUKUI, H.^{2*}, MATSUMOTO, S.³ and KAGEYAMA, K.² (2000). The resistance of rose cultivars to crown gall disease caused by different strains of *Agrobacterium tumefaciens*. Jpn. J. Phytopathol. 66: 29-34.

Shoots of nine rose cultivars, including cut roses and rootstocks, were inoculated *in vitro* with four strains of *Agrobacterium tumefaciens* to test their resistance. Disease incidence of susceptible *R. canina* and *R. canina* 'Pfänder' was 61% and 85%, respectively. Disease incidence of 'PEKcougel' and 'Lifrane', with strong resistance to tumor formation, was under 17%. GOU1 caused disease on the most cultivars, with over 73% disease incidence on six roses, with the exceptions of 'Bridal Pink' 'Lifrane' and 'PEKcougel'. A208, G-Ag-27, C58clrif-R were weakly virulent, except against *R. canina* 'Pfänder'. 'Dukat', 'Fashion Parade' and *R. coriifolia froebelii* were susceptible to GOU1, but not to G-Ag-27 and C58clrif-R. Tumors were largest in 'Lifrane', and statistically smaller in the other roses. The tumors induced by C58clrif-R were larger than those induced by the other strains.

(Received August 30, 1999; Accepted January 7, 2000)

Key words: *Agrobacterium tumefaciens*, crown gall disease, *in vitro*, resistance, rose.

緒 言

根頭がんしゅ病は *Agrobacterium tumefaciens* によって発病する土壌病害の一つで、バラは特に感受性が高く、古くから生産上問題となってきた。筆者ら²³⁾は *in vitro* 検定法を用いてバラ品種の根頭がんしゅ病抵抗性検定を行った結果、がんしゅ形成率が著しく低く、根頭がんしゅ病菌のバラ細胞への付着から T-DNA の転移までのいずれかの過程で発現されたと判断できる抵抗性（病徴形成抵抗性: Resistance to tumor formation）と、形成されたがんしゅが著しく小さく、T-DNA の転移後のがんしゅの増殖過程で発現された判断できる抵抗性（病徴発達抵抗性: Resistance to tumor development）を示すバラ品種を選抜した。すなわち 'PEKcougel' はがんしゅがほとんど形成されず著しく強い病徴形成抵抗性を示した。また、'Lifrane' は同様に病徴形成抵抗性が高いものの形成されたがんしゅは著しく大きく、病徴発達抵抗性が低かった。

これに対して 'Dukat' は、がんしゅ形成率が高く、形成されたがんしゅは著しく大きかったことから病徴形成抵抗性と病徴発達抵抗性が共に低かった²³⁾。また、*R. canina* およびそれに由来する台木 *R. canina* 'Pfänder' は病徴形成抵抗性が低く、病徴発達抵抗性が高かった²⁴⁾。

根頭がんしゅ病に対する抵抗性は、病原菌の系統により差異があることが多く報告されており^{1,11,14)}、太田¹⁶⁾はキク、マーガレットおよびバラから分離した根頭がんしゅ病菌に対するバラ台木の抵抗性を検討し、バラから分離した菌に対して感受性であり、キクおよびマーガレットから分離した菌に対して抵抗性を示すことを報告している。また Boelema²⁾は、バラ台木に4系統の根頭がんしゅ病菌を接種した結果、*R. multiflora* は供試したすべての病原菌に対して高い感受性を示し、'Brooks 48' および 'Clarke 1957' はダリアとバラから分離した菌に抵抗性を示したが、モモから分離した菌に対して感受性であったと報告している。これらのことから、バラと根頭がんしゅ病菌との間には複

¹ 岐阜大学大学院連合農学研究科 (〒501-1193 岐阜市柳戸1-1) United Graduate School of Agricultural Science, Gifu University, Gifu 501-1193, Japan² 岐阜大学農学部 (〒501-1193 岐阜市柳戸1-1) Faculty of Agriculture, Gifu University, Gifu 501-1193, Japan³ 岐阜大学教育学部 (〒501-1193 岐阜市柳戸1-1) Faculty of Education, Gifu University, Gifu 501-1193, Japan

* Corresponding author (E-mail: fukui@cc.gifu-u.ac.jp)

雑な相互関係が存在することが推定された。そこで本研究では *in vitro* 検定法を用い、両者の相互関係を明らかにする目的で、*A. tumefaciens* GOU1 に対する抵抗性が明らかとなっているバラ9品種を用い、由来の異なる4系統の *A. tumefaciens* に対する抵抗性について比較検討を行った。

実験材料および方法

植物材料 第1表に示すバラ9品種を用い、茎頂培養した後、*in vitro* で6週間ごとに継代培養しているシュートを供試材料とした。供試バラのうち *R. coriifolia froebelii* (*R. dumetorum laxa*), *R. virginiana*, *R. canina* および *R. canina* 'Pfänder' は台木として用いられている系統で、それ以外は切り花と鉢物生産用品種である。供試材料の継代培養にはシュートの生育に最適で、カルスが形成しない培地組成を予め検討した培地 (Table 1) を用い、培養は 25°C, 3000 lx, 16時間日長の条件で行った。

根頭がんしゅ病菌 供試病原菌として *A. tumefaciens* の A208, GOU1, G-Ag-27 および C58clrif-R を用いた (Table 2)。A208 は岐阜大学教育学部が保有する菌株で、多くの植物で病原性が確認されている¹⁰⁾。GOU1 は岐阜県で栽培されているバラに形成されたがんしゅから分離・同定したものである²³⁾。G-Ag-27 は農水省農業環境技術研究所から分与を受けたもので、ブドウのがんしゅより分離・同定されたものである¹⁷⁾。C58clrif-R はバラから分離した R225f 菌株のもつ Ti プラスミドをオウトウから分離した C58 に移したもので、名古屋大学から分与された菌である。いずれの供試菌も YEB 培地²³⁾ で24時間、25°C で培養した後、接種源として用いた。

接種方法 継代培養6週間後のシュートを用い、頂部か

Table 1. GA₃ concentration in the medium^{a)} for the test of resistance to crown gall disease and for the subculture following shoot-tip culture of the rose rootstocks and cultivars

Rootstocks and cultivars	GA ₃ concentration (M)
<i>R. coriifolia froebelii</i>	1.0×10 ⁻⁷
<i>R. canina</i>	1.0×10 ⁻⁷
<i>R. canina</i> 'Pfänder'	1.0×10 ⁻⁷
<i>R. virginiana</i>	1.0×10 ⁻⁷
PEKcoulgel	1.0×10 ⁻⁷
Bridal Pink	0
Dukat	1.0×10 ⁻⁷
Lifrane	1.0×10 ⁻⁶
Fashion Parade	1.0×10 ⁻⁶

a) Basal medium is Murashige and skoog's (MS) medium¹³⁾ containing BAP 1.0×10⁻⁵ (M), sucrose 3% and gelrite 0.2%.

ら2~4枚の葉を持つ10-15mmのシュートを切り取り接種材料とした。接種病原菌として YEB 斜面培地で25°C, 24時間培養したものをを用いた。シュートへの菌の接種は、培地上に形成された菌を針に塗布し、この針をシュートの節間中央部に刺す方法で行った²²⁾。接種したシュートは継代培養と同じ組成の培地 (Table 1) を10ml加えたφ20mm×150mmの培養管に1個体ずつ移植し、6週間培養した後、がんしゅを形成した発病個体数、形成されたがんしゅ数およびがんしゅの最大縦径、最大横径を調査した。接種個体に対する発病個体の割合を発病率とし、形成されたがんしゅの縦径と横径の積をがんしゅの大きさ (mm×mm) として算出した。

結 果

4系統の *A. tumefaciens* を接種した各品種の6週間後

Table 2. Characteristics of *A. tumefaciens* strains used in this study

Characteristics	<i>A. tumefaciens</i> strains			
	A208 ^{a)}	GOU1 ^{b)}	G-Ag-27 ^{c)}	C58clrif-R ^{d)}
Taxon	Biovar 1	Biovar 2	Biovar 3	Biovar 1
Chromosomal background	C58	GOU1	G-Ag-27	C58
Ti-plasmid	pTiT37	Wild type	Wild type	pTiR225
Opine-type	Nopaline	Nopaline	Vitopine	Nopaline
Isolation source	Cherry	Rose	Grape	Cherry
Reference	18)	23)	17)	3, 9, 12)

Machida (personal contact)

a) A208 is conjugation *in planta* of T37 with A136 which is a plasmidless derivative of C58.

T37: biovar 1, nopaline, from walnut; C58: biovar 1, nopaline, from cherry.

b) GOU1 is the wild strain collected from rose cultured in Gifu.

c) G-Ag-27 is the wild strain from the National Institute of Agri-Environmental Science in Japan.

d) C58clrif-R is the conjugation *in planta* of R225 with C58.

R225: biovar 2, nopaline, from rose; C58: biovar 1, nopaline, from cherry.

における発病率を第3表に示した。平均発病率を見ると、供試バラ品種のうち *R. canina* およびその選抜系統である *R. canina* 'Pfänder' は61%、85%と発病率が高かったのに対して、'Lifrane' と 'PEKcougel' の発病率は17%以下と低く、なかでも、'PEKcougel' では4系統の病原菌を接種した80個体のうち、発病個体は1個体であった。供試病原菌についてみると、GOU1 の平均発病率は61%と高かったのに対して、他の病原菌では A208, G-Ag-27, C58clrif-R の順で40%前後の発病率であった。

菌の系統ごとに品種の発病率を見ると、GOU1 においては *R. coriifolia froebelii*, *R. canina* 'Pfänder', 'Dukat', 'Fashion Parade', *R. canina* および *R. virginiana* の6品種が73%~90%と著しく高い発病率を示した。しかし、'Lifrane' では7%と低く、'PEKcougel' では発病がみられなかった。A208 では *R. canina* 'Pfänder' において90%と高い発病率を示した以外、他の品種では60%以下と低く、'Lifrane' と 'PEKcougel' では GOU1 と同様、著しく低い発病率であった。G-Ag-27 では *R. canina* 'Pfänder' で90%、*R. canina* で70%を示した以外は GOU1 と比較して発病率は低かった。C58clrif-R においては、最も高い発病率を示した *R. canina* 'Pfänder' でも70%で、他の品種

においては GOU1 と比較して発病率は低かった。ただし、'PEKcougel' において1個体にがんしゅ形成が認められた。

各品種ごとに4系統の菌に対する発病率の差異を見ると、'Dukat', *R. coriifolia froebelii*, 'Fashion Parade' で菌の系統間に有意差が認められ、'Dukat' と 'Fashion Parade' では GOU1 で87%、85%と発病率が高かったのに対して、G-Ag-27 では27%、30%と低かった。また、*R. coriifolia froebelii* においては GOU1 で90%と高かったのに対して C58clrif-R での発病率は30%と低かった。以上のようにバラの品種間での発病率の差異に加えて、菌の系統間でも差が認められ、さらにバラ品種と菌の系統間での相互作用も認められた。

4系統の病原菌を接種したバラ品種に形成されたがんしゅの大きさの平均値を第4表に示した。供試品種のうち、'Lifrane' に形成されたがんしゅは 8.02 (mm×mm) と最も大きく、'Dukat' および 'Fashion Parade' に形成されたがんしゅが 3.91 と 3.15 (mm×mm) と次いで大きく、その他の品種では 1.55 (mm×mm) 以下と有意に小さかった。品種ごとに菌の系統間でのがんしゅの大きさを比較すると、'Lifrane' では全体に形成されたがんしゅが8個

Table 3. The disease incidence caused by four strains of *A. tumefaciens* in rose rootstocks and cultivars^{a)}

Rootstocks and cultivars	<i>Agrobacterium tumefaciens</i> strains				Average	χ^2 test ^{c)}
	GOU1	A208	G-Ag-27	C58clrif-R		
<i>R. canina</i>	75 (15/20) ^{b)}	60 (6/10)	70 (7/10)	40 (4/10)	61	NS
<i>R. canina</i> 'Pfänder'	90 (18/20)	90 (9/10)	90 (9/10)	70 (7/10)	85	NS
<i>R. virginiana</i>	73 (11/15)	53 (8/15)	53 (8/15)	47 (7/15)	57	NS
Dukat	87 (13/15)	60 (9/15)	27 (4/15)	53 (8/15)	57	*
<i>R. coriifolia froebelii</i>	90 (18/20)	40 (4/10)	50 (5/10)	30 (3/10)	53	*
Fashion Parade	85 (17/20)	45 (9/20)	30 (6/20)	50 (5/10)	53	*
Bridal Pink	45 (9/20)	50 (10/20)	30 (6/20)	40 (6/15)	41	NS
Lifrane	7 (1/15)	20 (2/10)	20 (2/10)	20 (3/15)	17	NS
PEKcougel	0 (0/20)	0 (0/20)	0 (0/20)	5 (1/20)	1.3	NS
Average	61	46	41	39		
χ^2 test	*	*	*	*		

a) Disease incidence means the percentage of shoots with crown gall tumor to all inoculated shoots.

b) The numerators are number of shoots with tumor, and the denominators are number of inoculated shoots.

c) * Significantly different at the 5% level; NS: not significant.

The variance of data (Table 3) scored 6 weeks after inoculation was analyzed using the Chi-square test for homogeneity:

$$\chi^2 = \frac{\sum (n_{i2}^2/n_i) - n_{.2}^2/n_{..}}{n_{.1}n_{.2}/n_{..}^2}$$

Where:

n_{i2} = number of plants with galls

n_i = number of inoculated plants in the treatment

$n_{.2}$ = total number of plants with galls in all treatments

$n_{..}$ = total number of inoculated plants in all treatments

$n_{.1}$ = total number of plants without galls in all treatments

Table 4. The tumor size on rose rootstocks and cultivars 6 weeks after inoculation with four strains of *A. tumefaciens*

Rootstocks and cultivars	Total number of tumors induced by strains	<i>Agrobacterium tumefaciens</i> strains				Average	Analysis of variance
		GOU1	A208	G-Ag-27	C58clrif-R		
Lifirane	8	4.75	8.00±2.00	5.96±2.96	13.39±15.87	8.02 ^a	NT
Dukat	50	3.62±3.08	3.42±4.73	1.09±0.77	7.50±8.88	3.91 ^b	NS
Fashion Parade	66	0.99±1.24	5.79±2.99	4.29±2.25	1.53±1.05	3.15 ^{bc}	*
Bridal Pink	42	0.19±0.13	1.95±1.69	1.97±1.68	2.10±0.89	1.55 ^{cd}	*
<i>R. virginiana</i>	37	0.83±0.55	1.74±4.08	0.56±0.52	1.88±0.98	1.25 ^{cd}	NS
<i>R. coriifolia froebelii</i>	70	0.45±0.27	0.95±0.56	1.05±0.98	0.69±0.71	0.79 ^d	*
<i>R. canina</i> 'Pfänder'	77	0.29±0.31	0.28±0.25	0.88±0.87	1.24±1.66	0.67 ^d	*
<i>R. canina</i>	47	0.40±0.34	0.56±0.43	0.49±0.37	0.88±0.52	0.58 ^d	NS
PEKcougel	1	0	0	0	1.96	0.49 ^d	NT
Average		1.28 ^a	2.52 ^a	1.81 ^a	3.46 ^a		
Analysis of variance		*	*	*	*		

Tumor sizes are given as the product (mm×mm) of the maximum length and the maximum width (means±S.E.).

Averages with different letters are significantly different at the 5% level by least significant difference analysis.

* Significantly different at the 5% level; NS: nonsignificant; NT: no test.

と少なかったため、統計的評価ができなかったものの菌の系統に関わりなく大きながんしゅが形成された。'Dukat'においても菌の系統間で有意差がみられなかったが、大きながんしゅが形成された。これに対して、*R. canina*ではいずれの系統でもがんしゅは小さかった。'Fashion Parade', 'Bridal Pink', *R. coriifolia froebelii* および *R. canina* 'Pfänder' では菌の系統間に有意差が認められ、'Fashion Parade' においては A208 および G-Ag-27 を接種した場合にがんしゅが 5.79, 4.29 と大きかったのに対して、GOU1 を接種したものでは 0.99 と小さく、'Bridal Pink' および *R. canina* 'Pfänder' においては C58clrif-R では 2.10, 1.24 と大きく、GOU1 では 0.19, 0.29 と小さかった。また、*R. coriifolia froebelii* においても GOU1 で 0.45 と小さながんしゅを形成した。

供試病原菌についてみると、C58clrif-R は 3.46 と最も大きく、次で A208, G-Ag-27, GOU1 の順であった。菌の系統ごとに各品種で形成されたがんしゅの大きさを比較すると、C58clrif-R においては 'Lifirane' のがんしゅが 13.39 (mm×mm) と最も大きかったのに対して、*R. coriifolia froebelii* では 0.69 (mm×mm) と小さく、A208 においては 'Lifirane' で 8.00 と大きながんしゅを形成したものの、*R. canina* 'Pfänder' ではわずか 0.28 と小さながんしゅしか形成しなかった。G-Ag-27 では 'Lifirane' で 5.96, 'Fashion Parade' で 4.29 を示した以外、他の品種では 2.0 以下と小さかった。GOU1 においても、最も大きながんしゅを示したのは 'Lifirane' の 4.75 であり、他の品種において形成されたがんしゅは小さかった。

考 察

根頭がんしゅ病の発病には、植物の付傷部位からの菌の進入、菌の植物細胞への付着、植物体の合成するアセトシリコンなどのフェノール物質による *vir* 領域の活性化、Ti プラスミドからの T-DNA の切り取りと植物細胞内への移行、T-DNA の植物の核染色体への組み込み、染色体に組み込まれた T-DNA によるオーキシンとサイトカイニンの生合成、これらの植物ホルモンによるがんしゅの増殖などの過程が含まれている。

Braun⁴⁾ は、これらの発病過程を病原菌の侵入から植物の核染色体への T-DNA の組み込みまでの病原菌による植物細胞の転換期と、転換されたがんしゅ細胞の分裂増殖期の 2 段階に類別しており、筆者ら^{23,24)} はこの類別を基に根頭がんしゅ病に対する抵抗性を発病率で示される病徴形成抵抗性 (Resistance to tumor formation) と、がんしゅの大きさで示される病徴発達抵抗性 (Resistance to tumor development) にわけることを提案し、根頭がんしゅ病菌 GOU1 に対するバラ品種の抵抗性を類別した。その結果、'PEKcougel' が著しく高い病徴形成抵抗性を示し、'Dukat' は病徴形成抵抗性と病徴発達抵抗性が共に著しく低いことを明らかにした。また、*R. canina* および *R. canina* 'Pfänder' は病徴形成抵抗性は著しく低いものの病徴発達抵抗性が高く、'Lifirane' は病徴形成抵抗性が高いものの病徴発達抵抗性が著しく低いことを明らかにした。

本研究では、これらのバラ品種を含む 9 品種について、4 系統の根頭がんしゅ病菌との相互関係を検討した。その結果、'PEKcougel' はいずれの系統の菌に対しても

発病率が低く、著しく高い病徴形成抵抗性を示した。‘PEKcougel’に対する菌の付着過程を電子顕微鏡で観察した結果、罹病性品種‘Dukat’で観察された菌と植物細胞との間の繊維状架橋構造が、‘PEKcougel’では観察されなかったことから（未発表）、‘PEKcougel’の著しく高い病徴形成抵抗性は菌の付着過程における阻害と関係している可能性が推定できる。

‘PEKcougel’を除く8品種の平均発病率は *R. canina* ‘Pfänder’の85%から‘Lifrane’の17%まで変化した。Stüleら²⁰⁾はブドウの根頭がんしゅ病抵抗性について調査し、抵抗性品種‘Gloire’ではT-DNAの植物細胞への転移効率が罹病性品種と比較して低く、ブドウの抵抗性がT-DNAの転移効率あるいはT-DNAが組み込まれた細胞の反応と関係すると報告している。従って、*R. canina* ‘Pfänder’では菌の付着性が高いか、又はT-DNAの転移効率が高い可能性が考えられる。これに対して‘Lifrane’の低い発病率は、菌の付着性が低いか、又はT-DNAの転移効率の低さが考えられる。

R. coriifolia froebelii, ‘Fashion Parade’および‘Dukat’において、4種の菌の系統間で発病率に有意差が認められ、そのいずれもがGOU1では発病率が高く、それ以外の菌の系統では低い発病率を示した。筆者らは‘Dukat’のカルス形成率と植物ホルモン濃度との関係を調べた結果、カルス形成率はオーキシン濃度の影響を強く受け、低濃度のオーキシンではカルス形成率が低く、高濃度では高かった¹⁵⁾。‘Dukat’の発病率はGOU1で高く、G-Ag-27で低かったことから、G-Ag-27のT-DNAによって合成されたオーキシン活性がGOU1のそれに比べて低かった可能性が推定され、今後GOU1とG-Ag-27のT-DNA領域のシーケンスを行い、両者の比較を行うとともに、両菌の感染によって形成されたがんしゅのオーキシン生合成能を含めて多角的に原因を検討して行きたい。

本研究で用いた4系統の菌の平均発病率を比較すると、GOU1の平均発病率が61%で最も高く、他の系統では40%前後と低かった。菌の系統によって、感染能力に差があることはBoelema²⁾および中村¹⁴⁾によって報告されており、バラから分離した菌はバラに対して感染能力が高く、他の植物から分離した菌は低いことが知られている。この菌の寄主植物選択性には菌の染色体上のchromosome vir (*chv*) 遺伝子が関与しているといわれている⁸⁾。本実験で供試した4系統の菌のうちバラから分離されたものはGOU1のみであり、GOU1の持つ*chv* 遺伝子がバラに対する広い寄主域と関係しているものと考えられた。同様に、C58clrif-Rはバラ由来の根頭がんしゅ病菌のTiプラ

ズミドを有するが、*chv* 遺伝子はオウトウ由来であるためGOU1に比べて発病率が低かったと考えられ、*chv* 遺伝子が植物に対する寄主選択性と関係している可能性が示唆された。

ブドウから分離されたG-Ag-27の発病率はGOU1のそれと比較して‘Dukat’や‘Fashion Parade’で有意に低かったものの、*R. canina* および *R. canina* ‘Pfänder’ではGOU1と差が認められなかった。*R. canina* および *R. canina* ‘Pfänder’は、これまでの抵抗性検定結果から、発病率は高いものの特異的に高い病徴発達抵抗性を示すことが明らかになっており、この点も含めて今後これらの品種の特性を明らかにしていきたい。

植物に形成されるがんしゅの大きさは病原菌由来の植物ホルモン含量と植物の内生植物ホルモン含量が相互に関係していると言われている^{1,5,7)}。また、Stompら¹⁹⁾は *Pinus* に形成されたがんしゅの大きさが切り株からの発芽の能力、すなわち内生オーキシンおよびサイトカイニンに対する反応性と関係があることを報告している。バラにおける植物ホルモンに対する反応はCai⁶⁾、豊田²¹⁾によって報告されており、*in vitro*での側枝形成やカルス形成能に品種間差異のあることが知られている。本実験において、‘PEKcougel’を除く8品種のがんしゅの大きさの平均値が、‘Lifrane’の8.02から*R. canina*の0.58まで変化した。植物ホルモン反応性に大きな品種間差異のあることが推察でき、今後これらの品種の植物ホルモンに対する反応性とがんしゅの大きさとの関係についても検討して行きたい。

摘 要

*In vitro*で継代培養している切りバラおよび台木9品種のシュートを用い、*in vitro*検定法で4系統の *A. tumefaciens* を接種し、各品種の抵抗性について比較検討を行った。*R. canina*, *R. canina* ‘Pfänder’の平均発病率は61%、85%と高く、‘Lifrane’と‘PEKcougel’では17%以下と低かった。供試病原菌ではGOU1の発病率は供試9品種中の6品種で73%~90%と高く、A208, G-Ag-27, C58clrif-Rでは*R. canina* ‘Pfänder’において高く、それ以外では低かった。‘Dukat’, *R. coriifolia froebelii*, ‘Fashion Parade’では菌の系統間に有意差が認められ、GOU1の発病率は高く、G-Ag-27やC58clrif-Rでは低かった。形成されたがんしゅの大きさは、‘Lifrane’で8.02と最も大きく、その他の品種では有意に小さかった。供試病原菌では、C58clrif-Rは3.46と最も大きく、次いでA208, G-Ag-27, GOU1の順であった。

謝 辞

本研究を行うに当たり、貴重な助言および Abstract などの英文校閲をいただいた岐阜大学 T.P. Mcgonigle 博士に厚くお礼申し上げます。

引用文献

1. Beneddra, T., Picard, C., Petit, A. and Nesme, X. (1996). Correlation between susceptibility to crown gall and sensitivity to cytokinin in aspen cultivars. *Phytopathology* 86: 225-231.
2. Boelema, B.H. (1969). Resistance of rose rootstocks to crown gall (*Agrobacterium tumefaciens*). *Neth. J. Pl. Path.* 75: 147-150.
3. Bouzar, H., Moore, L.W. and Schaup, H. (1988). Lipopolysaccharide from *Agrobacterium tumefaciens* B6 induces the production of strain-specific antibodies. *Phytopathology* 78: 1237-1241.
4. Braun, A.C. (1962). Tumor inception and development in the crown gall disease. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 13: 533-558.
5. Bush, A.L. and Pueppke, S.G. (1991). Cultivar-strain specificity between *Chrysanthemum morifolium* and *Agrobacterium tumefaciens*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 39: 309-323.
6. Cai, J., Cai, M.Y. and Qian, D.L. (1984). Induction of multiple shoot and rapid propagation of clones of China rose (*R. chinensis*). *Plant Physiol. Commun.* 5: 37-38.
7. 後藤正夫 (1990). 植物感染生理学 (西村正暘・大内成志編). pp. 205-239, 文永堂, 東京.
8. Knauf, V.C., Panagopoulos, C.G. and Nester, E.W. (1982). Genetic factors controlling the host range of *Agrobacterium tumefaciens*. *Phytopathology* 72: 1545-1549.
9. 牧野孝宏・森田 儔 (1985). 静岡県内バラ園から分離されたバラ根頭がんしゅ病菌の生理型と Agrocin 84 感受性. *静岡農試研報* 30: 45-52.
10. Matsumoto, S., Machida, Y. and Takebe, I. (1986). A rapid method for assaying tumorigenicity of *Agrobacterium tumefaciens*. *Plant Mol. Biol. Rep.* 4: 42-47.
11. Miller, H. N., Miller, J.W. and Crane, G.L. (1975). Relative susceptibility of chrysanthemum cultivars to *Agrobacterium tumefaciens*. *Plant Dis. Rep.* 59: 576-581.
12. Moore, L.W. (1979). *Agrobacterium radiobacter* strain 84 and biological control of crown gall. *Ann. Rev. Phytopathol.* 17: 163-179.
13. Murashige, T. and Skoog, F. (1962). A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* 15: 473-497.
14. 中村秀雄 (1978). バラ根頭がんしゅ病と抵抗性台木. *施設園芸* 21: 42-44.
15. 鳴瀬健浩・周 林・福井博一・松本省吾 (1998). バラの根頭がんしゅ病抵抗性発現機構における植物ホルモンの反応性について. *園学雑* 67別 2: 391.
16. 太田光輝 (1984). 花き類の根頭がんしゅ病に関する研究. II. 病原細菌の病原性ならびに感染ポテンシャル. *日植病報* 50: 205-210.
17. 澤田宏之 (1994). *Agrobacterium* 属細菌の系統及び分類に関する研究. *果樹試験場報告 特別報告第5号*, pp. 1-110.
18. Sciaky, D., Montoya, A.L. and Chilton, M.D. (1978). Fingerprints of *Agrobacterium* Ti plasmids. *Plasmid* 1: 238-253.
19. Stomp, A.M., Loopstra, C., Chilton, W.S., Sederoff, R.R. and Moore, L.W. (1990). Extended host range of *Agrobacterium tumefaciens* in the genus *Pinus*. *Plant Physiol.* 92: 1226-1232.
20. Süle, S., Mozsar, J. and Burr, T.J. (1994). Crown gall resistance of *Vitis* ssp. and grapevine rootstocks. *Phytopathology* 84: 607-611.
21. 豊田秀吉・吉田健二・緒方陽子・森川芳恵・是枝一春・茶谷和行・大内成志 (1993). バラ葉外植片からのカルス誘導と個体再生系の確立. *植物組織培養* 10: 293-297.
22. Zhou, L., Fukui, H. and Matsumoto, S. (1996). *In vitro* inoculation test for resistance to crown gall disease on rose. *Com. Proc. Inter. Plant Prop. Soc.* 46: 750-754.
23. 周 林・鈴木邦典・福井博一・松本省吾・景山幸二・松原陽一 (1999). *In vitro* におけるバラの根頭がんしゅ病抵抗性の品種間差異. *園学雑* 68: 440-445.
24. Zhou, L., Suzuki, K., Naruse, T., Fukui, H., Matsumoto, S. and Kageyama, K. (2000). Resistibility of rose rootstocks to crown gall disease determined by *in vitro* testing. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 69: 171-175.