

根圏細菌による植物の全身誘導抵抗性

農業環境技術研究所生物環境安全部 ^{そめ} ^や ^{のぶ} ^{たか}
染 谷 信 孝

はじめに

植物の根周辺は根圏と呼ばれ、その他の土壌域と比較して多くの微生物が生息している。植物はこれらの根圏微生物と互いに影響を受け合いながら共存している。根圏微生物の中には植物へ有益な作用を示す細菌が存在し、農業上でも注目されている。根圏細菌が植物にもたらす有益な作用の中で、最もよく知られているのは生育促進効果である。植物に直接のおよび間接的に生育促進効果をもたらすこれらの根圏細菌群は、植物生育促進性根圏細菌・PGPR(Plant Growth Promoting Rhizobacteria)と呼ばれている(KLOEPPER et al., 1980)。PGPRは低鉄分条件下においてシデロフォアと呼ばれる鉄分キレート物質を産生して植物への鉄分供給を助けたり、また植物ホルモンや根系発達に影響する二次代謝物などを産生して生育促進効果をもたらしている。また一部のPGPRは、植物根圏に生息する植物病原菌および病原菌ではないが植物に有害な根圏細菌・DRB(Deleterious Rhizobacteria)などの生育を直接的、間接的に抑制することによっても植物の生育を促している。これらの有用根圏細菌が植物に与える作用は、生育促進効果のみにとどまらない。宿主の地上部など根系以外の部位、つまりは全身的に耐病性を高める作用をもたらす根圏細菌が存在する。本稿では、根圏細菌が植物に誘導する病害抵抗性について紹介する。

I 植物に誘導される病害抵抗性

微生物が植物に誘導する病害抵抗性でよく知られているのは、病原微生物の局所感染が植物体全身に誘導する全身獲得抵抗性・SAR(Systemic Acquired Resistance)である。病原体と非親和性関係が成立する植物に病原体が感染しようとした場合、感染部位の過敏細胞死に続くサリチル酸レベルの上昇とPR(Pathogenesis Related)タンパク質の蓄積を伴った全身的な抵抗性が誘導されSARと呼ばれている。最近ではこのSARを誘導する化学物質・プラントアクチベーターを人為的に利用して病

害を防除する手段が試みられている(石井, 1999; 仲下, 2002)。また、病原体やプラントアクチベーターだけでなく、非病原性微生物の中にも植物体に抵抗性を誘導するものが存在する。非病原性フザリウム菌を中心とした非病原性糸状菌による抵抗性誘導作用は古くから報告例が多く、最近では植物生育促進菌類・PGPF(Plant Growth Promoting Fungi)や内生菌類による抵抗性誘導現象も注目されている(百町, 1998)。そしてPGPRを主とした非病原性根圏細菌も、また植物に病害抵抗性を誘導する。この根圏細菌により植物に誘導される病害抵抗性は、特に全身誘導抵抗性・ISR(Induced Systemic Resistance)と呼ばれている(長谷, 2005)。

II ISRとは

根圏細菌による植物への全身的な病害抵抗性誘導作用が注目されたのは1990年代からである。まずPGPRとしてよく知られていた*Pseudomonas*属細菌の一部が根圏に定着しているにもかかわらず、菌体との非接触部位である植物体地上部の病害を顕著に抑える現象が見出されたことに始まった。その後、*Pseudomonas*属細菌だけでなく*Bacillus*, *Paenibacillus*, *Serratia*属および*Methylobacterium* spp.などの非病原性根圏細菌においても植物体に抵抗性を誘導することが見出されてきた(VAN LOON, 1998)。

これら非病原性の根圏細菌が誘導する病害抵抗性では、それまでによく知られていたSARとはいくつかの相違点が見出されてきた。そうした中、VAN LOON(1997)は*Pseudomonas fluorescens* WCS417r株とシロイヌナズナとの関係をもとにISRモデルを定義した。その特徴は「根圏細菌により誘導される全身的な病害抵抗性であり、その誘導がサリチル酸シグナル伝達経路に依存せず、またPRタンパク質の蓄積を伴わない」というものであった(PIETERSE et al., 1996)。このモデルは広く認知されたが、一方でKLOEPPER et al.(2004)は、この定義の範疇を越えてISRという言葉で「PGPRが植物に処理された場合に、植物体の防御応答が誘発され、PGPRの接種部と離れた植物体部位で病原体が引き起こす病害の発生率もしくは程度が軽減される現象」に用いた。最近ではPGPRのみならず、植物への生育促進効果が確認されていない根圏細菌や、その他の根圏微生物、例えば

Induced Systemic Resistance in Plants by Rhizobacteria. By
Nobutaka SOMEYA

(キーワード: 根圏微生物, 植物・微生物相互作用, 生物防除, 全身獲得抵抗性, 全身誘導抵抗性)

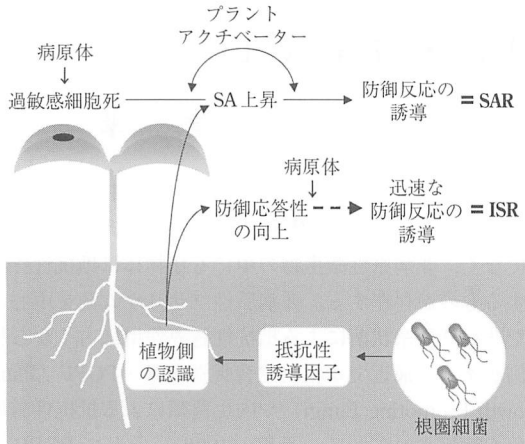


図-1 根圏細菌が誘導する植物への全身誘導抵抗性 (ISR) と病原体もしくはプラントアクチベーターにより誘導される全身獲得抵抗性 (SAR)
SA: サリチル酸, JA: ジャスモン酸, ET: エチレン。

Trichoderma, *Gliocladium*, 二核 *Rhizoctonia* 等の土壌糸状菌, そして菌根菌などが植物に誘導する病害抵抗性もまた ISR と呼ぶ場合があり, それらの特性は必ずしも VAN LOON et al. の定義に当てはまらない場合も多い。これらを踏まえると, 非病原性の根圏微生物が植物に誘導する全身的な病害抵抗性を ISR と考えるのが受け入れやすいかもしれない (図-1)。

III 根圏細菌による ISR シグナル伝達

もともと ISR が PGPR との絡みから見出されたため, ISR が植物体に誘導する抵抗性の研究は根圏細菌との関係における報告例が多い。上述したように *Pseudomonas* 属細菌の一部の菌株, 特に *P. fluorescens* WCS417r とシロイヌナズナとの関係における ISR は, SAR と異なって植物側のシグナル伝達系においてその発現がサリチル酸に依存せず, また防御反応として PR タンパク質の蓄積を伴わないという特性がある。このことはシロイヌナズナにサリチル酸分解酵素を導入したサリチル酸非蓄積性の NahG 形質転換植物やサリチル酸生合成欠損変異株等においても, ISR が誘導されたことから証明された。一方, 同じく病害抵抗性に関わる植物ホルモンであるジャスモン酸の応答変異株や, エチレンの情報伝達変異株では ISR が誘導されなかった。またサリチル酸, ジャスモン酸およびエチレンを介するシグナル伝達系においてより下流で機能する NPR1 タンパク質を欠損した変異株では ISR が全く誘導されなくなった。これらのことから, *P. fluorescens* WCS417r とシロイヌナズナの関係における ISR では, その抵抗性誘導がサリチル酸非依

存的に, ジャスモン酸とエチレンという 2 種類の植物ホルモンおよび NPR1 タンパク質には依存して誘導されることが明らかとなった (PIETERSE et al., 2002)。しかしながら, その他の根圏細菌株によっては同じくシロイヌナズナに対する ISR 誘導時においてもサリチル酸依存的であったり, ジャスモン酸もしくはエチレンに非依存的に誘導されたり, さらには NPR1 タンパク質にまで非依存的に ISR が誘導される事例も見出されている (Ryu et al., 2003)。根圏細菌に由来する ISR を引き起こす要因がそれぞれ異なるシグナル伝達系を介した抵抗性を導き, それらが ISR として我々に認識されていると言える。

また, これまで ISR の報告は双子葉植物での例がほとんどであった。非病原性の根圏微生物が誘導する植物への全身的な病害抵抗性として ISR を解釈することによって近年, 単子葉植物, 特にイネにおける ISR の報告が増えてきた (NANDAKUMAR et al., 2001; RADJACOMMARE et al., 2004)。イネにおける ISR の場合, 双子葉植物, シロイヌナズナと *P. fluorescens* WCS417r との関係と大きく異なっているのは PR タンパク質の誘導を伴う報告が多い点である。一方で双子葉, 単子葉植物ともにサリチル酸および PR タンパク質の上昇は顕著ではないが, オキシリピン経路にかかわるリポキシゲナーゼの顕著な変動が認められるような ISR も報告されている (ONGENA et al., 2004; SOMEYA et al., 2002)。またイネにおいては内生サリチル酸レベルが高く, ISR 誘導時の PR タンパク質発現などの防御応答がどのようなシグナル伝達系で誘導されているのかいまだ不明な点が多い。しかしながら, 根圏細菌によるイネへの ISR においてサリチル酸レベルの増加との関連性を指摘した報告もある (KRISHNAMURTHY and GNANAMANICKAM, 1998)。

IV 根圏細菌による ISR 誘導要因

根圏細菌による ISR の誘導は, 環境条件による変動も大きい。特に ISR が見出された当初, 根圏の鉄分環境により ISR の成立が変動したことから, 根圏細菌側の ISR 誘導要因が鉄分に関連する要因であろうと考えられた。そして事実, 根圏細菌が土壤中において産生する鉄分キレート物質・シデロフォアが ISR 誘導要因であることがわかった。根圏細菌が産生するシデロフォアは様々であるが, その中にはサリチル酸 (鉄分キレート能を有するという点でシデロフォアの一種, またサリチル酸はピオシエリンなどのカテコール系シデロフォアの生合成前駆体) も含まれている。しかしながら, 根圏細菌による ISR 誘導の際にはそのサリチル酸が引き金となっているわけではない。このことは根圏細菌株のサリ

チル酸欠損変異株で証明されている (RAN et al., 2005)。根圏細菌のリポ多糖もまた ISR 誘導要因であることが認められている。さらに拮抗細菌として著名な *P. fluorescens* CHA0 株が誘導する ISR の場合、本菌が産生する抗菌物質ジアセチルフロログルシノールが ISR 誘導因子であることが報告された (Iavicoli et al., 2003)。また *Bacillus* 属細菌が産生する 2R, 3R-ブタネジオールおよびアセトインという 2 種類の揮発性物質も ISR 誘導因子であることが報告されている (Ryu et al., 2004)。

上記の各要因は確かに供試した植物体に ISR を誘導したが、この他にも複合的な要因の組み合わせで ISR が誘導される場合もある。ISR 誘導能を示す根圏細菌は上記の要因を複数兼ね備えている場合があるが、例えばリポ多糖もしくはシデロフォア産生能をそれぞれ、単独もしくは両方を欠損させた変異株の組み合わせでは、供試した菌株により ISR 誘導能が欠失する場合と保持される場合の両方が報告されている。また根圏細菌は、複数のシデロフォアを産生することが多い。例えば *P. aeruginosa* 7NSK2 株はインゲンに ISR を誘導するが、この菌株はピオベルジン、ピオシェリンおよびサリチル酸 (ピオシェリン前駆体) という 3 種類のシデロフォアを産生するが、このうち ISR に関わるのはピオシェリンであることが証明されている。7NSK2 株によるインゲンへの ISR 誘導の場合、加えて本株が産生するフェナジン化合物ピオシアニンと組み合わせられることによって ISR が誘導される (AUDENAERT et al., 2002)。この場合、両要因は植物細胞の活性酸素種生成を促進することによって誘導抵抗性発現の引き金となると考えられている。このことは、活性酸素種のスカベンジャーを用いた試験で ISR が誘導されなくなることから証明されている。このピオシェリンとピオシアニンの組み合わせによる ISR 誘導はイネ植物においても認められ、単子葉植物への ISR 誘導要因としても注目されつつある。こうした ISR 誘導因子の発見がそのメカニズム解明につながることに期待したい。また、近年増えつつある病害抵抗性誘導型薬剤、つまりは SAR 誘導化合物のように病害防除に利用できるのか、今後の研究進展が望まれる。

V 最近の ISR 研究

さらに最近では ISR 誘導時にどのような遺伝子群が変動するのか、その網羅的解析も始まった。VERHAGEN et al. (2004) はモデル化されている *P. fluorescens* WCS417r とシロイヌナズナの系でマイクロアレイ解析を行っている。その結果、*P. fluorescens* WCS417r を根圏に接種した植物体では、対照植物と比較して 97 遺伝子の変動が

認められた。ところが、この状態ではこの系における抵抗性シグナル伝達を担っている二つの植物ホルモン、エチレンおよびジャスモン酸に制御されている防御遺伝子群の発現量には有意な上昇が起っていない。しかしながらこの状態の植物体が病原体の感染を受けた際には、エチレンおよびジャスモン酸に制御される抵抗性応答遺伝子群の発現が対象植物よりも迅速かつ強く発現することが示された。このマイクロアレイによる網羅的解析の結果、ISR が誘導されている植物体が病原体の感染を受けた際に変動する遺伝子群のうち、サリチル酸シグナルに依存するのはわずか 3% であり、ジャスモン酸およびエチレンに制御される遺伝子が約 35% を占めることがわかった。もちろん ISR を誘導する微生物の種類および植物の組み合わせにより抵抗性のシグナル伝達経路が異なるので、他の根圏微生物株による ISR の場合にはまた異なった遺伝子群の発現パターンが見られるだろう。しかしながら、ここで重要な点は、根圏細菌による ISR は SAR のように引き金となる要因を認識した直後から防御反応が誘導されるわけではなく、根圏細菌が定着した植物体では、その後の病原体の感染に対して過敏な状態になっている状態と考えてよいだろう (図-1)。

このように ISR のシグナル伝達は微生物株と植物の組み合わせによって多様ではあるが、他の誘導抵抗性と共通して言える点は植物ホルモンがシグナルとして重要な役割を果たしている点である (仲下・安田, 2004)。これは ISR に限らず SAR においても同様ではあるが、近年、植物の病害抵抗性におけるこれら植物ホルモンの役割は、単に抵抗性応答を促すシグナルとして以外の機能も注目されている。SAR における鍵シグナルであるサリチル酸においては、PR タンパク質発現を促す以外にも植物体内の転写後型ジーンサイレンシングを促すなど、その多様な生理機能が指摘されている (光原ら, 2004)。サリチル酸以外の植物ホルモンシグナル、ISR において重要と考えられているエチレンおよびジャスモン酸、もしくは近年耐病性との関係が注目されているブラシノステロイドなどにおいても、また未解明の生理機能を示す可能性は十分に考えられる。ISR という生物現象には、これらのシグナル分子それぞれが単独的、もしくは協調的にかかわっていることが推測される。

一方で、サリチル酸が介する耐病性シグナル経路とジャスモン酸、エチレンおよびアブシジン酸など他の耐病性シグナル経路とは互いに拮抗的に働く場合が知られている。しかしながら、ISR 誘導能を有する根圏細菌と SAR 誘導化合物・プラントアクチベーター処理を組み合わせても互いに拮抗することはなく、その病害防除効

果が高まるという報告も出ている (ANITH et al., 2004)。この場合、植物内においてどのようにシグナル伝達が制御されているかは定かではない。しかしながら、異なるシグナル伝達経路を介する複数の病害抵抗性を利用してその実用性を高めることが期待される。

VI ISRによる病害防除の可能性

研究が進んできたISRであるが、農業分野における実用性はあるだろうか。いくつかの研究グループは根圏細菌によるISRが野外条件においても十分に有効であることを報告しているが、化学薬剤ほど顕著な病害防除効果を単独で示した例は極めて少ない。しかしながら、市販された微生物農薬の中には宿主植物への抵抗性誘導を作用機作として掲げた商品も出てきている。根圏細菌を微生物農薬として利用する場合、土壌病害の防除を目的とする場合がほとんどだと考えられる。その根圏細菌にさらに地上病害に対する防除効果をISRで期待できるとすれば、その有効性も大きくなるのではないだろうか。農業現場で十分な病害防除効果を発揮できるほどのISRエージェントはまだ見出されていないのが実情である。しかしながら、プラントアクチベーターのように植物の抵抗性機能を利用した病害防除技術の開発は、今後さらに発展することが期待される。ISRもまたその中で役立てられることに期待したい。

さらにISRに限ったことではないが、誘導抵抗性を利用した場合の病害防除のリスク面にも目を向けなくてはならない。誘導抵抗性による病害防除法は、病害発生以前に適用される予防的措置である。その後、病害が多発した際には、ISR誘導能を有する根圏細菌の前処理もしくはプラントアクチベーターの前施用による誘導抵抗性は農作物の被害軽減に大きく貢献するだろう。これに対し、病害が発生しなかった場合はどうであろうか。一連の予防的措置に対する代償として、生産者側のコストだけでなく作物自身への負荷が問題となりうる。誘導抵抗性は外部からの環境ストレスに対する植物の自己防御反応である。人為的にその機能を発現させ、そして長期にわたってその状態を維持し続けることは植物自身の代謝系への負担となり、ひいては生産性減少へとつながる可能性を有する。これまで耐病性に注目する研究報告のほとんどは抵抗性が誘導された状態の植物の生育および物質生産性に言及したことは少ない。しかしながら実際には、恒常的に抵抗性を誘導され続けた植物体は、極端な矮化、人畜にも有害な防御物質の過剰蓄積、そしてバイオマス全体の減少などの「代償」が顕著になることがある (HEIL and BALDWIN, 2002)。

今後、誘導抵抗性を病害防除技術として利用していく際には、農作物としての質と量の維持にも注意を払わなければならないだろう。根圏細菌によるISRは、誘導要因認識後に直ちに防御反応が誘導されるわけではない。根圏細菌が植物の根に定着しただけでは防御遺伝子群の発現上昇が見られないこと、そして植物体の病原体感染時における防御反応の応答性を過敏にしていることは上記の章で述べた。近年、次々と市販化が進むプラントアクチベーター中にも、処理後、速やかに防御反応を誘導するものもあれば、やはり病原菌感染時の応答性を高めている作用を示すものが存在する。病害軽減および植物体自身の生産性維持という複数の視点から見た場合、通常は植物体自身に大きな負荷がかかる防御反応は抑えられた状態で、病原体感染時に迅速に防御反応が高まるというISRは、理想的な抵抗性の一つとも考えられる。もちろんISRだけの病害軽減効果はそれだけで十分なものとは言えないので、ISR誘導能を有する根圏細菌を病害防除に利用する場合には、他の防除技術と併せて総合防除の一環として利用されていくことが望ましい。近年、植物の誘導抵抗性に関する研究はモデル植物を材料とした研究が進んできたが、今後は得られた知見を農業現場における病害防除技術にどれだけ反映できるかが重要となってくるだろう。

おわりに

植物は生育環境中の様々なストレスに対する自己防御手段を発達させてきた。誘導抵抗性が植物の自己防御力である以上、問題となるストレスに応じて適切な示すべく無駄のない範囲でその機能を発現させることが望ましい。それを裏付けるかのように植物は病原体や傷害など異なるストレスに対して、異なるシグナル伝達系を介した防御反応メカニズムを一部共有しながら、一方で独立的に、さらには拮抗的に使い分けていることが明らかになってきた。根圏細菌が誘導するISRがどのようなメカニズムで発揮されているのかは、まだ不明な点も多い。さらに理解を深めて病害防除技術へとつなげていきたいものである。

引用文献

- 1) ANITH, K. N. et al. (2004): *Plant Dis.* **88**: 669 ~ 673.
- 2) AUDENAERT, K. et al. (2002): *MPMI* **15**: 1147 ~ 1156.
- 3) 長谷 修 (2005): 新しい作物保護の展開, 羽柴輝良編, ソフトサイエンス社, 東京, p. 285 ~ 288.
- 4) 百町満朗 (1998): *日本農業学会誌* **23**: 422 ~ 426.
- 5) HEIL, M. and I. T. BALDWIN, (2002): *Trends Plant Sci.* **7**: 61 ~ 67.
- 6) IAVICOLI, A. et al. (2003): *MPMI* **16**: 851 ~ 858.
- 7) 石井英夫 (1999): *植物防疫* **53**: 393 ~ 397.
- 8) KLOEPPER, J. W. et al. (1980): *Nature* **286**: 885 ~ 886.
- 9) ——— et al. (2004): *Phytopathology* **94**: 1259 ~ 1266.

- 10) KRISHNAMURTHY, K. and S.S. GNANAMANICKAM (1998) : World J. Microbiol. Biotechnol. 14 : 935 ~ 937.
 11) 光原一朗ら (2004) : 分子レベルから見た植物の耐病性—ポストゲノム時代の植物免疫研究, 島本 功ら監修, 秀潤社, 東京, p.126 ~ 135.
 12) 仲下英雄 (2002) : 日本農業学会誌 27 : 401 ~ 403.
 13) ———・安田美智子 (2004) : 植物の生長調節 39 : 203 ~ 213.
 14) NANDAKUMAR, R. et al. (2001) : Soil Biol. Biochem. 33 : 603 ~ 612.
 15) ONGENA, M. et al. (2004) : MPMI 17 : 1009 ~ 1018.
 16) PIETERSE, C. M. J. et al. (1996) : Plant Cell 8 : 1225 ~ 1237.
 17) ——— et al. (2002) : Plant Biol. 4 : 535 ~ 544.
 18) RADJACOMMARE, R. et al. (2004) : J. Phytopathol. 152 : 365 ~ 370.
 19) RAN, L. X. et al. (2005) : Phytopathology 95 : 1349 ~ 1355.
 20) RYU, C.-M. et al. (2004) : Plant Physiol. 134 : 1017 ~ 1026.
 21) ——— et al. (2003) : New Phytol. 160 : 413 ~ 420.
 22) SOMEYA, N. et al. (2002) : J. Gen. Plant Pathol. 68 : 177 ~ 182.
 23) VAN LOON, L. C. (1997) : Eur. J. Plant Pathol. 103 : 753 ~ 765.
 24) ——— et al. (1998) : Annu. Rev. Phytopathol. 36 : 453 ~ 483.
 25) VERHAGEN, B. W. M. et al. (2004) : MPMI 17 : 895 ~ 908.

登録が失効した農薬 (18.1.1 ~ 1.31)

掲載は、種類名、登録番号：商品名（製造業者又は輸入業者）登録失効年月日

「殺虫剤」

- **BPMC 乳剤**
 10627 : 三共バッサ乳剤 (三共アグロ) 2006/1/29
 10633 : トモノバッサ乳剤 (シンジェンタ ジャパン) 2006/1/29
 10635 : 日産バッサ乳剤 (日産化学工業) 2006/1/29
 10636 : ホクコーバッサ乳剤 (北興化学工業) 2006/1/29
- **MIPC・MPP 粒剤**
 14929 : クミアイバイジットミブシン粒剤 (クミアイ化学工業) 2006/1/30
- **クロルピリホスメチル・BPMC 粉剤**
 14938 : 日産レルダンバッサ粉剤 DL (日産化学工業) 2006/1/30
 14939 : クミアイレルダンバッサ粉剤 DL (クミアイ化学工業) 2006/1/30
- **テトラジホン・ピリダフェンチオン乳剤**
 14949 : バイデン乳剤 (アグロ カネショウ) 2006/1/30
- **XMC 水和剤**
 12709 : ホクコーマクパール水和剤 (北興化学工業) 2006/1/31
- **ピリダフェンチオン粉剤**
 12735 : オフナック粉剤 (三井化学) 2006/1/31

「殺菌剤」

- **キノキサリン系水和剤**
 7882 : サンケイモレスタン水和剤 (サンケイ化学) 2006/1/17
- **有機銅水和剤**
 14928 : 有機銅 80 (北海三共) 2006/1/30
- **フサライド・EDDP 粉剤**
 18769 : バイエルヒノラブサイド粉剤 35DL (バイエルクロップサイエンス) 2006/1/18

「殺虫殺菌剤」

- **アシベンゾラル S メチル・フラチオカルブ粒剤**
 20319 : アリババ箱粒剤 (シンジェンタ ジャパン) 2006/1/13
- **BPMC・MEP・トリシクラゾール・バリダマイシン粉剤**
 16955 : ビームバッサバリダグミ粉剤 3DL (住化武田農業) 2006/1/27
- **BPMC・トリシクラゾール・メプロニル粉剤**
 15910 : ビームバンタックバッサ粉剤 DL (クミアイ化学工業) 2006/1/31
- **エトフェンプロックス・フサライド・EDDP 粉剤**
 17877 : バイエルヒノラブトレボン粉剤 35DL (バイエルクロップサイエンス) 2006/1/18
- **MPP・フサライド・ペンシクロン・EDDP 粉剤**
 18782 : バイエルヒノラブバイセレン粉剤 35DL (バイエルクロップサイエンス) 2006/1/18

18 ページへ続く

農薬ハンドブック2005年版 (改訂新版)

本書は、わが国の登録農薬の簡便な解説書として1967年に初版を刊行して以来、2001年版まで11版を重ね、これまで幅広い関係者に愛用されてきました。

2005年版 (改訂新版) においては、これまでの体裁を大幅に改めて内容を一層充実致しました。具体的には、現在登録されている農薬成分を収載し、機能別に分類するとともに、各農薬についてはその名称、化学構造式、物理化学性、作用特性および安全性の情報などを分かりやすく記載し内容を一新しました。

社団法人 日本植物防疫協会 編 A5判 本文約840ページ 布表紙
 定価10,500円税込み (本体10,000円) 送料サービス

お問い合わせとご注文は 〒 170-8484 東京都豊島区駒込1-43-11 社団法人 日本植物防疫協会
 TEL 03-3944-1561 FAX 03-3944-2103 郵便振替口座 00110-7-177867 ホームページ <http://www.jpnr.ne.jp/nishokubo>