

벼 흰잎마름병균 파지의 생태학적 특성 및 이를 이용한 생물방제

유상미¹ · 노태환³ · 김동민¹ · 전태욱² · 이영기⁴ · 이세원⁴ · 유오종⁵ · 김병석⁵ · 이용훈^{1,2*}

¹전북대학교 환경생명자원대학 생명공학부, ²전북대학교 환경생명신기술연구소 및 식물의학연구센터,

³국립식량과학원 간척지농업과, ⁴국립농업과학원 작물보호과, ⁵국립농업과학원 유해생물과

Ecological Characteristics of Bacteriophages Infecting *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* and Their Use as Biocontrol Agents

Sang-Mi Yu¹, Tae-Hwan Noh³, Dong Min Kim¹, Tae-Woog Jeon², Young-Kee Lee⁴,
Se Won Lee⁴, Oh Jong You⁵, Byung-Seok Kim⁵ and Yong Hoon Lee^{1,2*}

¹Division of Biotechnology, Chonbuk National University, Iksan 570-752, Korea

²Advanced Institute of Environment and Bioscience, and Plant Medical Research Center,
Chonbuk National University, Korea

³Reclaimed Land Agriculture Research Div. Department of Rice and Winter Cereal Crop,
NICS, RDA, Iksan 570-080, Korea

⁴Plant Pathology Division, Department of Agricultural Biology, NAAS, RDA, Suwon 441-707, Korea

⁵Microbial Safety Division, Department of Agro-Food Safety, NAAS, RDA, Suwon 441-707, Korea

(Received on March 2, 2010; Accepted on March 17, 2011)

Bacterial leaf blight (BLB) caused by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (*Xoo*) is a very serious disease in rice growing regions of the world. There are no effective ways of protecting rice from the disease. In this study, the bacteriophage (phage) mixtures infecting *Xoo* were investigated as biological control agent on BLB. The effects of pH, heat and ultraviolet on the stability of phages were investigated to check and increase the possibility of practical use in the field. Phages were rather stable between pH 5 and pH 10. The infectivity dropped sharply when the phages were incubated at 50°C and more than 90% of the phages were inactivated after two minutes of ultraviolet treatment. The phages were stable for 7 days at the rice plant leaves, and the phages survived 10 times more than other treatments when mixed with skim milk. Although the skim milk increased the stability of the phages, the control efficacy was not effective. However, the phage mixtures reduced the occurrence of BLB when they were treated with Tecloftalam WP or Acibenzolar-S-methyl simultaneously. The results indicated that the *Xoo* phages could be used as an alternative control method to increase the control efficacy and reduce the use of agrochemicals.

Keywords : Bacteriophage, BLB, Phage, *Xanthomonas oryzae*

Xanthomonas oryzae pv. *oryzae*(*Xoo*)에 의해 발생하는 벼 흰잎마름병은 세계적으로 벼 재배지역에서 큰 피해를 주고 있다. 약제방제나 저항성 품종의 육성 및 재배를 통하여 흰잎마름병의 발생을 어느 정도 줄일 수 있으나, 현재까지 방제효과는 만족스럽지 못하다. 이와 같이, 흰잎

마름병은 피해에 비하여 약제 방제효과가 낮고, 약제에 대한 내성 유발, 새로운 레이스의 출현 등으로 인하여 새로운 방제법의 개발이 요구되고 있다.

박테리오파지(파지)는 오랜 동안 병 방제제로의 활용 가능성에 대해 연구되어 왔으나, 식물 병 방제를 위한 활용은 미미한 실정이다. 이는 병원세균에 대한 특이성이 너무 높거나 파지와 기주 세균간의 상호관계가 안정적이지 못한 것이 가장 큰 이유였다(Jones 등, 2007; Viadver, 1976). 최근에는, 약제의 사용으로 인한 인축과 환경에 대

*Corresponding author

Phone) +82-63-850-0841, Fax) +82-63-850-0834

Email) yonghoonlee@jbnu.ac.kr

한 독성과 오염, 약제나 항생제에 대한 저항성 미생물의 출현 등으로 인해 파지를 이용하여 각종 병원균을 방제하기 위한 연구가 새롭게 각광을 받고 있다(Goodridge, 2004; Obradovic 등, 2005). 또한, 파지는 목적으로 하는 세균만을 침입함으로 비표적 생물이나 단백질, 인축, 환경 등에 전혀 해가 없다는 장점이 있다.

파지를 이용한 세균병의 생물적 방제는 20세기 초반부터 연구되어 왔는데(Balogh와 Jones, 2003; Jones 등, 2007; Thomas 1935), Civerolo와 Kiel(1969)은 *X. oryzae*에 의해 발생하는 세균성 반점병을 86~100%까지 줄일 수 있었다. 그러나, 단일종의 파지를 사용함으로써 이에 대한 저항성 세균이 출현되어 만족할 만한 결과를 지속적으로 얻을 수 없었다. 이러한 이유 때문에 일부 연구자들은 기주범위가 다른 돌연변이(h- mutant) 파지 등을 포함하여 여러 종의 파지 혼합체를 사용하여 방제효과를 높이고 저항성 세균의 출현을 억제하려는 시도를 하였다(Flaherty 등, 2001; Jackson, 1989).

현재까지 벼 흰잎마름병균을 침해하는 많은 파지가 보고되어 있다(Kuo 등, 1968; Lin 등, 1994). 그러나, 흰잎마름병균을 침해하는 파지를 이용하여 담수상태의 논에서 생물적 방제를 시도한 연구는 전혀 없다고 할 수 있다. 더욱이 최근 벼 흰잎마름병의 만연과 낮은 약제 방제 효과는 파지를 이용한 벼 흰잎마름병의 생물적 방제 가능성에 대한 검토의 필요성이 높다고 할 수 있다. 따라서, 본 연구에서는 먼저 여러 가지 환경요인에 대한 파지의 안정성을 조사하고, 몇 가지 화합물이나 농약이 파지의 안정성을 증대시킬 수 있는지를 확인하였다. 그리고, 이러한 처리에 의한 포장에서의 벼 흰잎마름병 방제 효과를 조사하였다.

벼 흰잎마름병균 파지의 대량 증식. 한국의 주요 벼 재배 지역에서 수집한 관개수에서 벼 흰잎마름병균을 침입하는 파지를 분리하였다. 파지 분리를 위해서 먼저 채집한 관개수에 약 2%(v/v) 정도의 클로로포름을 첨가하여 혼합한 후 10,000 g에서 10분간 원심분리 하였다. 여기서 상등액만을 취하여 필터링(0.2 μ m)한 후 4°C에 보관하였다. 이를 흰잎마름병균(1×10^8 CFU/ml) 및 peptone sucrose(PS; Peptone, 10 g, Sucrose, 10 g, L-glutamate, 2 g per L) 배지와 혼합하여 이중층배양법(double layer plate method)으로 배양한 후 형성된 플라크로부터 파지를 분리하였다(Kuo 등, 1967). 이렇게 2회 이상을 순수 분리한 파지를 *Xoo* 균주(KACC 10332, 10312와 10860)를 이용하여 대량으로 증식하였다. 대량증식을 위해서는 먼저 *Xoo* 균주를 약 2×10^8 CFU/ml 농도로 배양한 후 여기에 0.1배량의 파지를 첨가하여 28°C에서 6~8시간 배양하였

다. 세균이 용해되어 맑아지면 여기에 클로로포름을 첨가한 후 원심분리(10,000 g, 10분)를 통해 세균 찌꺼기를 제거하였다. 이렇게 얻은 파지를 4°C에 보관하면서 10진 희석 후 이중층배양법으로 파지의 농도를 확인한 후 아래의 실험에 사용하였다.

파지의 생존에 대한 pH, 온도, UV 및 농약의 영향.

파지를 생물방제 인자로 사용하는 것은 파지의 자외선에 의한 불활성화, 세균에 따른 침입력 및 특이성의 차이, 파지에 대해 저항성을 보이는 세균의 출현 등으로 제한되어왔다(Okabe와 Goto, 1963). 그래서 제형을 개발하거나 처리시기 변경과 같은 처리 전략을 통하여 파지가 생존하기에 불리한 환경으로부터 보호하여 파지의 생존을 유지시켜주기 위한 연구가 진행되어왔다(Obradovic 등, 2004).

파지가 불활성화 되지 않고 안정적으로 생존할 수 있어야 실질적으로 생물방제에 이용이 가능할 것이므로 파지의 증식 및 보관, 살포시 영향을 미칠 수 있는 pH, 온도 및 자외선이 파지의 활성에 미치는 영향에 대해 먼저 조사하였다. PS 배지에 1 N NaOH와 1 N HCl을 첨가하

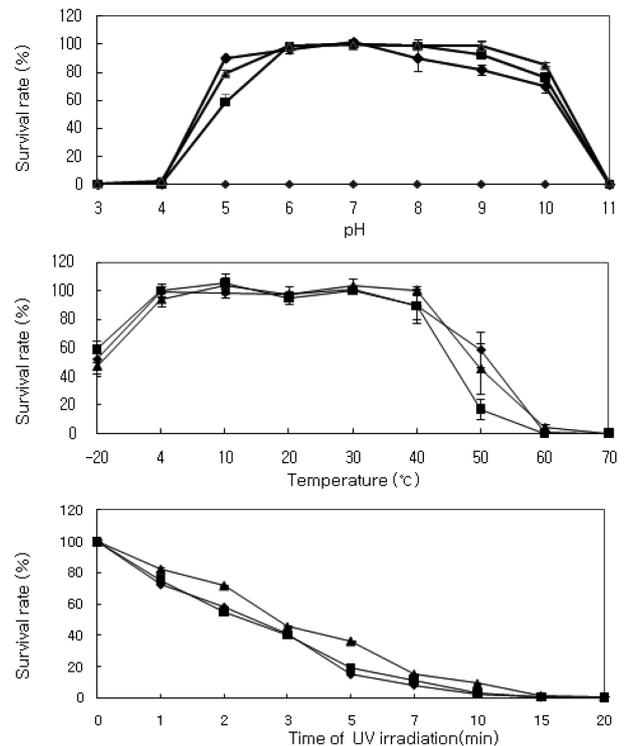


Fig. 1. Effect of pH, heat, and UV on inactivation of the phages. The PS broth containing bacteria-phage, PXo-4L (◆), PXo-43M (■), PXo-23M1 (▲), was incubated at each pH and temperature. After each treatment, samples were assayed for viable phages by the double layer plate method. The phage stability was checked at intensity of 15 μ W/cm² of ultraviolet. Vertical bars indicate standard errors of the means.

여 pH를 3-11로 조절한 후 여기에 1×10^8 PFU/ml 농도로 *Xoo* 파지 PXo-4L, PXo-43M 및 PXo-23M1을 첨가하였다. 이를 28°C에서 1시간동안 배양한 후 100 μ l를 취하여 파지의 생존정도를 조사하였다. 그 결과 파지는 pH 5~10 사이에서는 안정적이었다(Fig. 1). 그러나 pH 4 이하나 pH 11이상에서는 생존율이 급격히 감소하였다. 또한, 온도가 *Xoo* 파지의 생존에 미치는 영향을 조사하기 위하여 파지를 -20°C, 4°C, 10°C, 20°C, 30°C, 40°C, 50°C, 60°C 및 70°C에서 1시간 동안 처리한 후 이중층배양법으로 생존수를 조사한 결과 *Xoo* 파지를 40°C에 한 시간 처리하였을 때는 파지의 활성이 아무런 영향을 받지 않았으나, 50°C에 배양하였을 때 생존율이 급격히 감소하였으며, 70°C에 배양하였을 때는 모두 불활성화 되었다. 자외선에 대한 파지의 안정성을 조사하기 위해서 *Xoo* 파지를 약 1×10^8 PFU/ml의 농도로 혼합한 PS 액체배지 100 μ l를 페트리 디쉬에 떨어뜨린 후 여기에 cm^2 당 15 μ W의 광도를 가진 자외선을 조사하였다. 여기에서 1, 2, 3, 5, 7, 10, 15 및 20분 후에 샘플을 채취하여 이중층배양법으로 파지의 생존 정도를 조사하였다. 또한 파지를 카프로파미드 액상수화제(SC)와 테람 수화제(WP)와 혼합한 후 28°C에 보관하면서 3, 6시간, 1, 3, 5 및 7일 후에 파지의 생존량을 최초 혼합량에 대한 생존수의 비율로 조사하였다. 그 결과 자외선을 7분간 조사하였을 때 90% 이상의 파지가 불활성화 되는 것을 확인할 수 있었는데, 이는 실제 포장에서의 이용에 가장 큰 제약조건으로 작용할 것으로 생각된다.

온실에서의 파지 생존율. *Xoo* 파지 PXo-4L, PXo-43M 및 PXo-23M1을 PBS 완충액(pH 7.0)에 1×10^8 PFU/ml의 농도로 희석한 후 여기에 계면활성제인 Silwet L-77을 0.2%의 농도로 첨가하였다. 이들 파지는 벼 흰잎마름병균에 대해 기주범위나 플라크 형성 등에 차이를 보였던 파지들로서 ① 파지 혼합액(PXo-4L, PXo-43M 및 PXo-23M1) + 테람 WP(1 g/l), ② 파지 혼합액 + 카프로파미드 SC(0.65 m/L), ③ 파지 혼합액 + 스킴 밀크(0.75 g/l), ④ 파지 혼합액 PM + Acibenzolar-S-methyl(ASM; Actigard, 0.1%) 및 ⑤ 파지 혼합액 단독처리구로 구분하여 처리하였다. 위의 처리 용액을 해 질 무렵에 3-4주 정도 자란 벼의 유묘에 분무기로 살포한 후, 온실(25-35°C)에 보관하였다. 처리된 벼에서 6시간, 1, 3, 5 및 7 일 후에 잎을 50 ml의 튜브에 채취한 후 각 샘플의 무게를 측정한다 다음 그램당 2 ml의 증류수를 첨가하였다. 이 튜브를 10분간 강하게 진탕한 후 잎에서 씻겨 나온 용액을 채취하여 1.5 ml의 튜브에 옮긴 다음 20 μ l의 클로로포름을 넣어 200 rpm에서 15분간 진탕하였다. 이를 13,000 rpm에서 15분간 원심분리한 후 700 μ l의 상등액을 멸균된 새로운

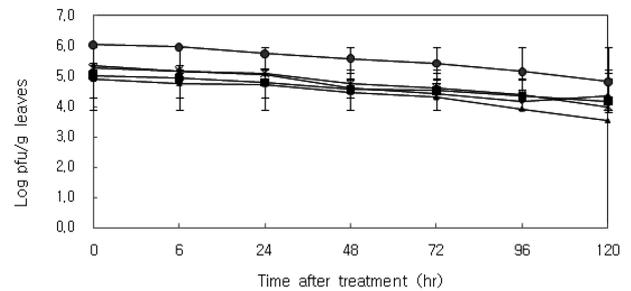


Fig. 2. Time series recovery of phages from rice leaves after spray application. The experiment was performed 3 times with 3 replications in the greenhouse and one of the representative data is presented here. The constitution of treatments was: ■, phage mixture (PM)+Tecloftalam WP (1 g/l); ▲, M+Carpropamid SC (0.65 m/L); ●, PM+skim milk (0.75 g/l); *, PM+ASM (Actigard, 0.1%) and ◆, PM only.

튜브에 옮긴 후 파지 생존량을 조사하였다. 파지를 분리한 후 4°C나 28°C에 보관하였을 경우 생존력은 1년 후에도 크게 차이가 없었으나(자료 미제시), 위에서와 같이 자외선을 처리하면 파지는 급속히 불활성화 되었다. 이와 같이 자외선에 의해 파지가 불활성화 되는 것을 방지하고 파지처리에 의한 방제효과를 증가시키기 위하여, 본 실험에서는 벼 흰잎마름병 방제를 위해 사용되는 농약 등 몇 가지 화합물이 파지의 생존율을 높여 주는지에 대해 시험하였다. 그 결과 온실에서 파지의 생존력은 스킴 밀크를 제외하고는 크게 차이가 없었는데, 스킴 밀크와 혼합하여 살포시 파지의 생존력이 7일 후까지 10배 이상 지속적으로 높게 유지되었다(Fig. 2). 파지와 혼합하였을 경우 약제 입자가 파지들이 직접 자외선에 노출되는 정도를 낮춰주어 생존율을 높여줄 수 있을 것으로 생각되었으나, 생존력이 증가되지는 않았다. 한편, 테람 WP와 카프로파미드 SC는 파지의 생존에 직접적으로 아무런 영향을 미치지 않아서(자료 미제시), 파지와 혼합하여 사용하더라도 문제가 없을 것으로 생각되었다.

포장에서의 벼 흰잎마름병 방제효과. 흰잎마름병 방제 효과를 조사하기 위하여 전북 김제의 흰잎마름병 상습 발생지에서 2년에 걸쳐 방제시험을 실시하였다. 벼 품종은 감수성인 남평을 사용하였고, 파지는 기주범위가 다른 PXo-4L, PXo-43M 및 PXo-23M1을 위에서와 같이 대량 증식한 후 1×10^8 PFU/ml의 농도로 조절하여 사용하였다. 처리방법은 온실에서의 예비시험을 통하여 ① 파지 혼합액(PXo-4L, PXo-43M 및 PXo-23M1) + 테람 WP(1 g/l), ② 파지 혼합액 + 스킴 밀크(0.75 g/l), ③ 파지 혼합액 + ASM(0.1%), ④ 테람 WP(1 g/l), ⑤ 파지 혼합액 및 ⑥ 스킴 밀크 단독 처리구로 하였다. 모든 처리는 7월 중순과

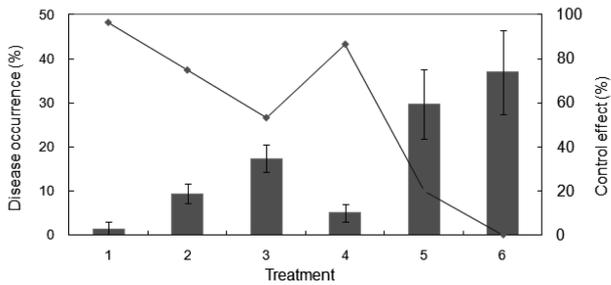


Fig. 3. Control effect of phage mixture and selected materials on bacterial leaf blight of rice plant. The different formulations were sprayed three times on the leaves of rice plants. Column represents the occurrence of BLB in each treatment. The constitution of treatments was: (1) Phage mixture (PM)+ Tecloftalam WP (1 g/l), (2) PM+ASM (Actigard, 0.1%), (3) PM+skim milk (0.75 g/l), (4) Tecloftalam WP (1 g/l), (5) PM control, (6) skim milk only.

하순, 8월 초순(7.16, 7.28 및 8.10)에 약 10일 간격으로 해 질 무렵에 살포하였다. 병 발생정도는 병 발생면적을 마지막 처리 10일 후에 조사하여 무처리와 비교하였다. 각각의 처리는 3반복으로 실험하였으며, 각 처리구는 25 m²였고, 임의난괴법으로 배치하였다. 파지 살포 등 위의 처리내용의 차이를 제외하고 시비, 관개, 제초, 해충방제 등은 관행적으로 실시하였다.

포장에서 무처리의 발병율은 40% 정도로 방제효과를 비교하기에 적절한 발병 조건이었다(Fig. 3). PBS 완충액에 파지를 혼합하여 살포하였을 경우 방제효과는 20% 정도로 아주 낮은 편이었으나, 스킴 밀크와 혼합하여 살포하면 약 40-50% 정도로 방제효과가 증가하였다. 파지혼합액과 테람 WP를 혼합하여 처리할 경우 98% 이상의 방제효과를 보여 약제 단독처리에 비해 방제효과가 월등히 증가하였으며, 파지혼합액 + ASM을 처리하였을 때도 75% 정도의 방제효과를 보였다.

파지는 기주 선택의 특이성이 있고, 동일한 종의 세균 내에서도 균주에 따라 침입력에 차이가 있다(Goodridge, 2004; Reaney 등, 1883). 이는 어떤 특정한 파지가 동일한 종의 세균을 침입하지 못할 가능성이 있다는 것을 의미하므로 한 종의 파지를 이용하여 세균병을 방제하는 데는 제약조건이 될 수 있다. Kuo 등(1971)은 *Xoo* 파지가 무논의 관개수에 폭 넓게 분포되어 있다고 보고하였다. 본 실험에서는 방제효과를 증대시키고 저항성 세균의 출현이나 파지의 특이성으로 인해 침입당하지 않는 병원균이 있을 가능성에 대비하기 위하여 기주범위나 특이성이 다른 파지를 혼합하여 생물방제에 사용하였는데, 본 실험에 사용된 *Xoo* 파지는 *Myoviridae*에 속하는 파지로 PXo-4L은 기주범위가 좁은 반면 침입력이 우수하였고, PXo-

43M 및 PXo-23M1은 기주범위가 넓은 파지였다(자료 미제시). 그러나 이 파지 혼합액을 PBS 완충액에 혼합하여 살포한 결과 발병율이 무처리와 비슷하여 방제효과를 보이지는 않았다. 하지만, 파지 혼합물과 테람 WP를 동시에 살포하였을 경우 방제효과가 월등히 증가하였고, 파지 혼합물과 ASM을 동시에 처리하였을 때도 방제효과가 우수하였다. 한편, 포장에서는 파지를 처리한 10일 후 파지를 처리한 구와 처리하지 않은 구에서의 파지 농도를 조사한 결과 파지를 처리한 구에서 약 10-100배 정도 파지 농도가 높은 것을 확인할 수 있었다(자료 미제시). 이상의 결과로 볼 때 파지 농도의 증가가 벼 흰잎마름병 방제에 상승적인 효과를 나타낸 것으로 생각된다. 하지만, 파지 단독처리에서의 방제효과가 만족할 만한 효과를 내지 못한 것을 볼 때 파지를 생물적 방제에 이용하기 위해서는 파지의 생태 및 담수조건과 같은 환경에서 파지와 기주의 상호관계에 대한 이해가 필요할 것이다(Goodridge, 2004; Tanaka 등 1990).

세균에 의한 식물 병은 농약에 의해서 어느 정도 예방이 가능하나, 일단 발병하면 방제가 어려워 약제방제를 대체할 수 있는 방법의 개발이 요구되고 있다. 현재까지 파지를 이용하여 세균병을 방제하기 위해 생물방제인자로의 활용 가능성에 대해 많은 가능성이 제시되고 또 일부 연구되기도 하였으나, 파지가 자외선에 의해 쉽게 불활성화 되거나 파지에 대한 저항성 세균이 발현될 가능성 등으로 인해 그 사용이 의문시되거나 제한되어왔다(Goodridge, 2004; McGuire 등, 2001; Okabe와 Goto, 1963). 본 연구는 *Xoo* 파지를 벼 흰잎마름병 방제를 위한 대체제로의 이용가능성에 대해 연구하고자 실시하였다. 그 결과 파지와 농약의 교호사용이나 혼합사용은 벼 흰잎마름병의 발생을 현저히 저하시킬 수 있음은 물론 약제의 살포량이나 빈도를 줄여 줄 수 있을 것으로 생각된다. 그러나, 이의 성공적 사용을 위해서는 파지의 안정성 증진을 위한 제형화의 연구가 선행되어야 할 것이다. 또한 저항성 세균의 출현을 억제하기 위해서는 본 연구에서와 같이 다양한 파지 혼합물을 사용하거나 기주범위가 변형된 파지를 이용하는 방안을 고려하여야 할 것이다. 또한 지역에 따라 벼 흰잎마름병균의 레이스나 계통이 다르므로 파지와 벼 흰잎마름병균의 상호관계 및 분포에 대한 연구가 필요할 것이다.

요 약

Xanthomonas oryzae pv. *oryzae*에 의해서 발생하는 벼 흰잎마름병은 세계적으로 벼 재배지역에서 큰 피해를 주

고 있다. 그러나, 이 병의 효과적인 방제 수단은 적은 실정이다. 본 연구에서는 국내 벼 재배지의 관개수에서 분리한 *Xoo* 파지를 이용하여 흰잎마름병을 생물적으로 방제하고자 하였다. 먼저 포장에서의 사용가능성을 확인하기 위하여 pH, 온도, 자외선에 대한 *Xoo* 파지의 안정성을 조사하였다. *Xoo* 파지는 pH 5-pH 10 사이에서는 안정적이었고, 50°C에서 1시간 이상 처리시 대부분 불활성화되었다. 자외선을 조사하였을 때는 약 2분간의 노출에서도 불활성화 되었다. 벼의 유묘에 살포한 파지는 세균이 없이도 7일간 벼 잎에서 활성을 유지하였고, 스킴 밀크에 혼합하여 살포하면 PBS 완충액에 넣어 살포한 것 보다 10배 이상의 생존율을 보였다. 그러나 이러한 생존율의 증가에도 불구하고 포장에서의 방제효과는 저조하였다. 하지만 파지 혼합액을 Tecloftalam WP, ASM 등과 혼합하여 동시에 살포하면 방제효과가 월등히 증가하였다. 이상의 결과는 *Xoo* 파지가 흰잎마름병의 방제에 사용될 수 있으며, 약제의 사용 빈도나 농도를 줄여 줄 수 있을 것임을 의미한다.

참고문헌

- Balogh, B., Jones, J. B., Momol, M. T., Olson, S. M. and Obradovic, A. 2003. Improved efficacy of newly formulated bacteriophages for management of bacterial spot on tomato. *Plant Dis.* 87: 49-54.
- Civerolo, E. L. and Keil, H. L. 1969. Inhibition of bacterial spot of peach foliage by *Xanthomonas pruni* bacteriophage. *Phytopathology* 59: 1966-1967.
- Flaherty, J. E., Harbaugh, B. K., Jones, J. B. and Somodi, G. C. 2001. H-mutant bacteriophages as a potential biocontrol of bacterial blight of Geranium. *HortScience* 36: 98-100.
- Goodridge, L. D. 2004. Bacteriophage biocontrol of plant pathogens: fact or fiction? *Trends Biotechnol.* 22: 384-385.
- Jackson, L. E. 1989. Bacteriophage prevention and control of harmful plant bacteria. U.S. Patent No. 4, 828,999.
- Jones, J. B., Jackson, L. E., Balogh, B., Obradovic, A., Iriarte, F. B. and Momol, M. T. 2007. Bacteriophages for plant disease control. *Annu. Rev. Phytopathol.* 45: 245-262.
- Kuo, T., Cheng, L., Yang, C. and Yang, S. 1971. Bacterial leaf blight of rice plant IV. Effect of bacteriophage on the infectivity of *Xanthomonas oryzae*. *Bot. Bull. Acad. Sinica* 12: 1-9.
- Kuo, T. T., Huang, T. C., Wu, R. Y. and Chen, C. P. 1968. Phage Xp12 of *Xanthomonas oryzae* (Uyeda et Ishiyama) Dowson. *Can. J. Microbiol.* 14: 1139-1142.
- Kuo, T. T., Huang, T. C., Wu, R. Y. and Yang, C. M. 1967. Characterization of three bacteriophages of *Xanthomonas oryzae* (Uyeda et Ishiyama) Dowson. *Botan. Bull. Acad. Sinica* 8: 246-254.
- Lin, N. T., You, B. Y., Huang, C. Y., Kuo, C. W., Wen, F. S., Yang, J. S. and Tseng, Y. H. 1994. Characterization of two novel filamentous phages of *Xanthomonas*. *J. Gen. Virol.* 75: 2543-2547.
- McGuire, M. R., Tamez-Guerra, P., Behle, R. W. and Streett, D. A. 2001. Comparative field stability of selected entomopathogenic virus formulations. *J. Econ. Entomol.* 94: 1037-1044.
- Obradovic, A., Jones, J. B., Momol, M. T., Balogh, B. and Olson, S. M. 2004. Management of tomato bacterial spot in the field by foliar applications of bacteriophages and SAR inducers. *Plant Dis.* 88: 736-740.
- Obradovic, A., Jones, J. B., Momol, M. T., Olson, S. M., Jackson, L. E., Balogh, B., Guven, K. and Iriarte, F. B. 2005. Integration of biological control agents and systemic acquired resistance inducers against bacterial spot on tomato. *Plant Dis.* 89: 712-716.
- Okabe, N. and Goto, M. 1963. Bacteriophages of plant pathogens. *Annu. Rev. Phytopathol.* 1: 397-418.
- Reaney, D. C., Gowland, P. C. and Slater, J. H. 1983. Genetic interactions among microbial communities. In : *Microbes in Their Natural Environments*, ed. by J. H. Slater, pp. 379-422. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Tanaka, H., Negishi, H. and Maeda, H. 1990. Control of tobacco bacterial wilt by an avirulent strain of *Pseudomonas solanacearum* M4S and its bacteriophage. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 56: 243-246.
- Thomas, R. C. 1935. A bacteriophage in relation to Stewart's disease of corn. *Phytopathology* 25: 371-372.
- Vidaver, A. K. 1976. Prospects for control of phytopathogenic bacteria by bacteriophages and bacteriocins. *Annu. Rev. Phytopathol.* 14: 451-465.