

微生物によって誘導される作物の病害抵抗性

農林水産省北海道農業試験場 小 川 けい 奎

はじめに

植物にある種の微生物を二次接種しておく、抵抗性が誘導され、二次的に病原菌を接種しても、発病しないが抑制されることがある。この抵抗性は、地上部および地下部の病害を問わず広く認められる。そのスペクトラムが糸状菌、細菌、ウイルス病に広く有効な非特異的な抵抗性と、有効病害に限られる特異的な抵抗性がある (KUC, 1990; 小川, 1990)。また、局所的のみならず全身的に発現する例も多い。そこで、動物における免疫と同じように、幼苗への微生物の予防的接種により、作物自身が抵抗力を獲得し病気から免れるようになれば、極めて効果的な生物的防除技法となる。本稿では、このような微生物によって誘導される病害抵抗性の研究例を紹介する。

I 茎葉接種による地上部病害に対する誘導抵抗性

微生物を茎葉に接種することによって誘導される地上部病害に対する抵抗性の例を表-1 に示した。

1 ウリ類炭そ病菌等によって誘導される抵抗性

キュウリ、スイカ、マスクメロンなどのウリ類の子葉あるいは第一本葉に、ウリ類炭そ病菌や TNV を接種すると、上位葉に、炭そ病、黒星病、葉かび病、うどんこ病、斑点細菌病、CMV、TNV など 13 の病害に対して、非特異的な全身的抵抗性が誘導される (HAMMERSCHMIDT et al., 1976; KUC et al., 1975)。

一次接種による全身的抵抗性は 48~96 時間で誘導され、その後一次接種葉を切除しても上位葉での抵抗性は発現する。接ぎ木植物でも台木から穂木へ伝達される。また、一次接種葉の葉柄を環状剥離すると、全身的抵抗性の発現は阻害される。抵抗性の程度は 7 日間は増加

表-1 茎葉接種によって誘導される地上部病害に対する抵抗性

作物	インデューサー	誘導される抵抗性	研究者
タバコ	TMV 炭そ病菌, TNV, 斑点細菌病菌	TNV CMV	ROSS, 1961 BERGSTROMRA, 1982
タバコ	非親和性病原細菌 加熱死菌	立枯病, 野火病	LOVREKEVICH ら, 1965 LOZANO ら, 1970
イネ	非親和性病原細菌	白葉枯病	堀野ら, 1973
キュウリ	非親和性病原細菌	斑点細菌病	CARUSO ら, 1979; 大内, 1982
キャベツ	非親和性病原細菌	黒腐病	劉ら, 1988
ビワ	非親和性病原細菌	がんしゅ病	森田ら, 1983
インゲン	ウリ類炭そ病菌	炭そ病, さび病	EILLISTON ら, 1976 高橋ら, 1985
ウリ類	炭そ病菌, 斑点細菌病菌 炭そ病菌, 黒星病菌	炭そ病 炭そ病, 黒星病他	KUC ら, 1975 HAMMERSCHMIDT ら, 1976 STAUBRA, 1980
タバコ	べと病菌	べと病	CRUICKSHANK, 1960 KUC ら, 1983; TUZUN ら, 1985
イネ	非親和性レース	いもち病	岩野, 1987
キュウリ	ホウレンソウ・ダイオウ の葉の抽出物 シュウ酸, リン酸第二カリ ウム, リン酸第三カリ ウム	炭そ病	DOUBRAVA ら, 1988
イネ	プロベナゾール (農薬)	炭そ病, 斑点細菌病	MUCHARROMAH ら, 1991
		いもち病	岩田ら, 1980

Induced Resistance for Control of Plant Diseases. By Kei OGAWA

(キーワード: 誘導抵抗性, 生物防除, 微生物, PGPR, 非病原性フザリウム)

し、長いものでは4~6週間持続する。しかし、このあと追加接種しないと抵抗性は失効する。一次接種の2~3週間後に追加接種を行うと、収穫期まで効果が持続するという。

キュウリ炭そ病に対する誘導抵抗性では、全身的にペルオキシダーゼ、キチナーゼ活性の増大が見られるほか、表皮細胞へのリグニン沈着が見られる。このリグニン化は葉の表面をピンで刺して傷つけた場合に比べて、炭そ病菌を一次接種した場合のほうがより急速に起こる。

また、炭そ病菌が二次接種された部位には、ファゼオリンや他のイソフラボノイドなどのファイトアレキシンが急速に蓄積する。しかし、二次接種されない部位からは検出されない。このことは、一次接種によって、全身的にファイトアレキシンの合成、蓄積に関する潜在的な反応性が高まることを示唆する (KUĆ, 1984)。

2 タバコベと病における全身的誘導抵抗性

オーストラリアのタバコ畑で、茎がタバコベと病に感

染してわい化した個体が本病に対して抵抗性を示すことが見いだされた。本病菌の胞子のう胞子を茎に注射接種したところ、注射接種9日後から抵抗性が発揮され、21日後には最高となった。接種3週間後で、病斑の数や大きさを対象の5%以下に抑制する効果が得られた。

ところが、その接種植物はわい化し、生育が異常になる。その後、茎への注射の仕方を内部組織である木質部に注入する方法に改善することで、この問題の解決が図られ、副次的に草丈、葉数などの生育促進効果が得られた (TUZUN and KUĆ, 1985)。

メキシコでは、メトラキシル耐性菌が問題となり、大きな被害を被っているが、この耐性菌に対して本法による抵抗性の誘導は大きな効果を発揮した (TUZUN et al., 1991)。

3 ジャガイモ疫病菌の菌体壁成分による全身的抵抗性の誘導

ジャガイモ疫病菌の親和性レースが侵入したジャガイモ細胞では、過敏感反応が起こり、ファイトアレキシン

表-2 根部接種によって誘導される土壌伝染性病害に対する抵抗性

作物	インデューサー	誘導される抵抗性	研究者
サツマイモ スイカ トマト	非病原性 <i>Fusarium oxysporum</i>	つる割病 つる割病 萎凋病 半身萎凋病 根腐萎凋病	小川ら, 1984 BILES ら, 1989 山口ら, 1986 雨宮ら, 1985 駒田ら, 1996
イチゴ		萎黄病	手塚ら, 1991
ジャガイモ トマト	弱毒・非親和性青枯病細菌 <i>Arthrobacter</i>	青枯病 青枯病	KEMPE ら, 1983 駒田ら, 1994
カーネーション ダイコン キュウリ	<i>Pseudomonas</i> <i>P. fluorescens</i> <i>P. putida</i> <i>Serratia marcescens</i> <i>P. corrugata</i> , <i>P. fluorescens</i>	立枯病 萎黄病 つる割病	VAN PEER ら, 1991 LEEMAN ら, 1995 LIU ら, 1995
トマト	<i>Glomus mosseae</i>	綿腐病	ZHOU ら, 1994
		萎凋病	DEHNE ら, 1978

表-3 根から根へ抵抗性誘導を証明した実験方法

1. 根部処理と茎部への病原菌の接種
 - 1) 船底植 : サツマイモつる割病 (小川ら, 1986)
 - 2) 茎部注射接種 : サツマイモつる割病 (小川ら, 1986)
カーネーション立枯病 (VAN PEER ら, 1991)
2. 根部を二分割し、一方の根にインデューサー、他方の根に病原菌を接種
 - 1) split-root assay : キュウリつる割病 (MANDEEL ら, 1991; LIU ら, 1995)
 - 2) 逆Y字型チューブによる根系二分割法
: キュウリ綿腐病 (ZHOU ら, 1994)
 - 3) ISR rockwool bioassay
(キューブ栽培の作物の根端部にインデューサー、根基部に病原菌)
: ダイコン萎黄病 (LEEMAN ら, 1995)

の生成が誘導される。そのごく初期に細胞の原形質膜で活性酸素の生成が活性化され、スーパーオキシド（活性酸素種の一つ）が検出される。このスーパーオキシド活性を阻害すると、一連のファイトアレキシン合成が誘導されないことから、活性酸素の生成がストレス反応の引き金的役割を果たしていると考えられる。

ジャガイモ疫病菌の菌糸から抽出した細胞壁成分にも過敏感反応特性があり、疫病に対する全身的抵抗性を誘導する。さらに、この細胞壁成分を、7葉期のジャガイモに付傷塗布接種すると、その上位葉は疫病に対して抵抗性を獲得する。なお、植物体内の温度が上がると、活性酸素生成系の不活化が起こるため、高温条件下では抵抗性の発現が不十分となる（道家, 1992）。

4 非親和性レースの前接種によるイネいもち病に対する誘導抵抗性

非親和性レースの前接種によって葉いもち、穂いもちの発病が抑えられる。親和性レースの病斑形成の抑制は、非親和性レース接種3日後で最も強く発現する（岩野, 1986）。しかし、この病斑の拡大抑制作用は5mm以上（約10隣接細胞）離れた部位では認められず、新たに抽出した葉には抵抗性は認められない。このことから、非親和性レースの孢子供給源として、抵抗性遺伝子型の異なる品種を水田に混植する方法が試みられている。

しかし、非親和性菌であっても、本来的には病原菌であるので、圃場に散布することには不安がある。

II 根部接種による土壌伝染性病害に対する誘導抵抗性

根部接種によって誘導される土壌伝染性病害に対する抵抗性の例を表-2に示した。この場合、微生物の接種部位と感染部位がともに地下部であるため、その発病抑制効果が微生物と病原菌との競合あるいは拮抗作用に基づくのか、あるいは抵抗性誘導に基づくのかの識別が容易ではない。そこで、表-3に示すように、お互いの接種部位を離す実験方法を工夫し、全身的抵抗性の誘導を証明する。

サツマイモつる割病における全身的誘導抵抗性の証明では、苗基部に非病原性 *Fusarium oxysporum*（非病原性フザリウム菌）を接種するかたわら、ここから離れた茎の上部組織に病原菌を接種する実験系が工夫された。その一つは接種部位を空中に持ち上げる船底植法で、土壌中に埋没した茎部に病原菌を感染させる。もう一つは、茎上部組織への病原菌を直接注射接種する方法である。そして、非病原性フザリウム菌の染色胞子の茎導管内での分布を調べ、一次接種菌が接種部位に局在することを確認した（小川, 1988）。

同様に、*Pseudomonas* sp. のカーネーション立枯病に対する抵抗性の誘導では、カーネーション苗を1週間前に挿し木したロックウール培地に、その細菌懸濁液を注ぎ、1週間後、茎の維管束部にカーネーション立枯病菌を注入接種する方法がとられた。この場合も、根部に接種された細菌は茎から検出されない（VAN PEER et al., 1991）。

もう一つの方法として、根部二分割法がそれぞれの作物で工夫されている。ダイコン萎黄病に対する PGPR (plant growth-promoting hizobacteria) である *Pseudomonas fluorescens* の誘導抵抗性は、ロックウールパイオアッセイ法で調べられた。まず、播種5日後のダイコン苗をロックウールに移植する。このキューブで生育している苗の根端部に PGPR を処理したタルクを設置する。そして、2日後に根基部に病原菌を処理したピートを設置する。3週間の調査期間を通じて PGPR は病原菌を接種した根基部からは検出されないで、一つの根系のうで PGPR と病原菌を空間的に隔離できる（LEEMANN et al., 1995）。

キュウリつる割病に対する PGPR である *Pseudomonas putida*, *Serratia marcescens* の誘導抵抗性は split-root assay で調べられた。播種2週間後のキュウリ苗の根を掘り上げ、水道水で洗い、注意深く根を二つに分け、片方の根は病原菌の懸濁液に、もう片方は PGPR 懸濁液に浸漬処理後、テープでつないだ二つのプラスチックポットに移植するというものである。なお、接種した PGPR が接種されていない部位に移動するか否かをモニターするために、*P. putida* の生物発光変異菌株が用いられ、隔離した根や茎内部および葉柄からは検出されなかった（LIU et al., 1996）。また、スイカつる割病の抑止土壌を中心にスイカの根部から集められた約400の細菌、放線菌、糸状菌のスクリーニングが、同様な根二分割法によって行われた（LARKIN et al., 1996）。

キュウリ綿腐病 (*Pythium aphanidermatum*) では誘導抵抗性を調べるため、バーミキュライトを詰めた逆Y字型チューブによる根系二分割法がとられた。その下端はそれぞれ分割されたロックウールポットに連結する。チューブの上端に播種し、その3週間後、片方のポットに *Pseudomonas corrugata* や *P. fluorescens* を接種する。さらに1週間後、他方のポットに病原菌を二次接種する。

1 非病原性フザリウム菌による誘導抵抗性

サツマイモつる割病に対する防除効果は、ベノミル剤による苗消毒効果に比べても全く遜色なく、9年間にわたる現地試験でもその効果は安定しており、極めて実用性が高い。

非病原性フザリウム菌は一般的にサツマイモの導管のなかに潜在しているが、植物組織に対する攻撃力が乏しく、生組織に刺激を与えることができないので、抵抗性も誘導できない。ところが、サツマイモ苗の切り口のような傷ついた柔組織に直接接種すると、弱いながら感染状態が一時的に成立する。この刺激に植物組織が反応し、抗菌性物質を産生するとともに、フザリウム毒素を解毒する機能が生じ、この二つの抵抗性機作が複合的に働くものと考えられる。

この場合、誘導される抵抗性の効力は約1週間と短いにもかかわらず、その防除効果が収穫期にまで及ぶ。これは誘導された抵抗性の初期感染阻止作用が極めて高いために、本病に最も感染しやすい植え付け直後の苗が完全に保護されることと、土壌伝染と種苗伝染の双方に有効であることによる。その製剤は生物農薬としての登録が準備されつつある。本菌はストック、ダイズ、カーネーション、ハウレンソウ、シュンギクの萎ちょう病、コマツナ萎黄病などにも広く有効性を示す。

イチゴ萎黄病に対しては、非病原性フザリウム菌の浸根接種と圃場施用の組み合わせが有効であるが、土壌中の病原菌密度が高い場合には効果が劣る。このような場合、メチルイソチオシアネート油剤などの土壌消毒を併用すると効果は安定する。なお、非病原性フザリウム菌を接種したイチゴの根部を、72時間水中に浸漬すると、イチゴ導管内のリグニン生成が増加し、イチゴ萎黄病の防除効果が高まる。

サラダナ土耕栽培は夏期に根腐病が多発するが、本菌のビール粕培養菌体の土壌混和はクロロピクリンなどの土壌消毒効果を長く維持させる。

さらに、定植時のトマト根へ非病原性フザリウム菌のペノミル耐性変異菌株を接種し、ペノミル剤1,000倍液の灌漑を組み合わせると、萎ちょう病および半身萎ちょう病発病抑制効果はそれぞれの単独処理に比べてより高くなる。

ハウレンソウ萎ちょう病では、非病原性フザリウム菌をセル育苗の床土に土壌混和し、その苗を定植すると、直播栽培に比べて、発病抑制効果が高く、増収する。

養液栽培でも、水耕栽培のサラダナ根腐病やロックウール栽培のトマト根腐萎ちょう病に対して、非病原性フザリウム菌の適用が検討されている。

西ヨーロッパでは、ロックウールやグラスウールなどを用いたソイルレス温室栽培で問題となるトマト根腐萎ちょう病について、非病原性フザリウム菌と蛍光性 *Pseudomonas* を組み合わせた試験が行われている。対照区では91.7%の発病株率であるのに対して、混合区での発病は15週間にわたり20%台にとどまった (LEMANCEAU and ALABOUVETTE, 1991)。スイスでは、

土耕のトマトについて、非病原性フザリウム菌を土壌消毒後の土壌と播種床へ混和し、定植時に浸根接種して3回の接種を行った。病原菌を定植1週間後に接種して防除効果をみたところ発病抑制効果はみられたものの、線虫被害を受けたため、経済的には不十分な効果に終わったという (FUCHES and DEFAGO, 1991)。

非病原性フザリウム菌は、作物に病原性を示さない腐生性の菌で、土壌中に普遍的に生息し、植物とも共生している。また、抗菌活性もなく、人間や生態系にとっての安全性は高いと思われる。さらに、多くの作物のフザリウム病およびパーティシリウム病に広く適用できるなど、Biocontrol agent として優れている。しかし、その誘導抵抗性は長期間持続しないので、この欠点の克服が実用性を高めるための鍵である。

2 PGPR による誘導抵抗性

PGPR は生育促進効果のほか、1990年代に入ると全身的抵抗性の誘導能に多くの関心が注がれている。

PGPR による土壌伝染性病害に対する誘導抵抗性は、カーネーション立枯病では、病原菌接種1週間前にPGPRを根に一次接種しておく必要があり、病原菌との同時接種では無効であった。カーネーションの茎におけるファイトアレキシン (dianthramide-type phenolic 化合物) は、バクテリゼーションのみでは蓄積しないが、病原菌が感染したときに限って生成、蓄積される (VAN PEER et al., 1991)。

ダイコン萎黄病でも、バクテリゼーションと病原菌の二次接種との間に、少なくとも1日以上の間隔を必要とする。しかし、これと異なり、*Pseudomonas* sp. の根部接種による *Pythium aphanidermatum* に対する誘導抵抗性は、病原菌の接種が同時であっても、1週間後であっても同程度であった。

抵抗性の有効期間をみると、PGPRを根部接種したキュウリでは、5週間にわたりつる割病菌の侵入、まん延を抑制する。また、*Pseudomonas fluorescens* や *P. solanacearum* の弱毒変異株を用いたジャガイモ種いもの青枯病に対するバクテリゼーションの効果は、植え付け35日後まで持続される。このように、PGPRによる誘導抵抗性は1か月にわたり有効な例が多い (KEMPE and SEGUERIA, 1983)。

PGPR である *Pseudomonas fluorescens* の細胞壁から抽出されたりポ多糖類 lipopolysaccharides (LPS) も、カーネーション萎ちょう病やダイコン萎黄病に対する全身的抵抗性を誘導する。このLPSには菌株特異性があり、抵抗性を誘導するLPSはラムノースおよびフルコースを含有するという。

オランダの種子会社では、ジャガイモ根圏から分離したPGPRである *Pseudomonas fluorescens* を処理した

表-4 根部接種によって誘導される地上部病害に対する抵抗性

作物	インデューサー	誘導される抵抗性	研究者
キュウリ スイカ	弱病原性つる割病	炭そ病	石破ら, 1981 BILES ら, 1989
タバコ キュウリ トマト キュウリ	<i>P. fluorescens</i> <i>P. putida</i> <i>S. marcescens</i> <i>P. fluorescens</i> <i>P. aureofaciens</i> <i>P. putida</i> <i>S. phymthica</i>	TNV CMV 炭そ病	MAURHOFER ら, 1994 RAUPACH ら, 1996 Wei ら, 1991

表-5 茎葉接種によって誘導される土壤伝染性病害に対する抵抗性

作物	インデューサー	誘導される抵抗性	研究者
キュウリ	炭そ病菌, TNV	つる割病	GESSLER ら, 1982

ダイコン種子を、BioCoat の名称で販売を予定している。このダイコン種子は、 $10^5 \sim 10^6$ CFU/種子を含んだ PGPR を 1% のメチルセルロースあるいはポリビニルアセテートで被覆して乾燥させ、 6°C で保存される。ダイコン萎黄病に対する効果試験では、対照区の発病が 5% 以上の場合に、平均で発病が 42.6% 減少し、収量は 44.7% 増加した。この効果は年次により変動し、病原菌の分布が不均一な圃場ではふれる。また、ダイコン萎黄病の発生が 55~85% 以上の場合や、PGPR の根圏密度が 10^5 CFU/g 以下の場合には効果が劣った。この欠点を補うためには、土壌くん蒸消毒後の病原菌の復活軽減に用いるのが効果的とされている (LEEMANN et al., 1995)。

III 根部接種による地上部病害および茎葉接種による土壤伝染性病害に対する抵抗性の誘導

微生物の根部接種により誘導される地上部病害に対する抵抗性は、表-4 に示すようにウリ類の炭そ病、ウイルス病やタバコのウイルス病にみられる。これに対して、葉への一次接種によって根にも抵抗性が伝達される例は少なく、表-5 に示すように、キュウリつる割病の一例が報告されているに過ぎない (GESSLER and KUČ, 1982)。

1 弱病原性フザリウム菌の根部接種による炭そ病に対する誘導抵抗性

キュウリつる割病の弱病原性菌株をキュウリの子苗胚軸切断部に接種し、2~4 週間後の第一本葉に炭そ病菌を接種すると、炭そ病の病斑数の減少や病斑拡大の遅延

など、炭そ病に対する全身的な抵抗性の誘導が認められる。なお、この前接種菌は胚軸および不定根にわずかに局在しているのみで、抵抗性を示す第一本葉には存在しない。また、キュウリつる割病菌の弱病原性菌株から得た不溶性の菌体壁成分をキュウリ子苗胚軸切断部から吸収させると、キュウリ炭そ病に対する全身抵抗性が誘導される (ISHIBA et al., 1981)。

スイカの根部に、病原性を欠損したキュウリつる割病菌を一次接種すると、スイカつる割病が抑制されるが、それだけでなく、一次接種の 24~72 時間後、地上部の葉に炭そ病菌を二次接種すると、炭そ病斑数が約 5 割減少する (BILES and MARRTYN, 1989)。

非病原性フザリウム菌の誘導抵抗性はフザリウム病、バーティシリウム病などに作用するとする例が多いが、今後、本菌の地上部病害に対する誘導抵抗性の有無をさらに確かめていく必要がある。

2 PGPR によるウイルス、炭そ病に対する誘導抵抗性

PGPR によってウイルスに対する抵抗性が誘導された試験例のうちキュウリー-CMV の系では 14 日間の病徴が観察されず、タバコ-TNV の系では、育苗 6 週間後の苗に TNV を二次接種した場合にも抵抗性であった (RAUPACH et al., 1996)。

シデロフォア pyoverdine 生産性の *Pseudomonas fluorescens* は根部病害であるタバコ黒根病を抑制しないが、地上部病害の TNV に対する抵抗性を誘導する。この TNV に対する誘導抵抗性は、下葉に TNV を接種した場合に 7 日後に生じる交差防御と同程度のものが発現する。このとき、接種した *P. fluorescens* は根の表層部に存在し、根毛の形成を旺盛にするが、茎や葉からは分離されない (MAURHOFER et al., 1994)。

TNV に対する全身的抵抗性が誘導されたタバコ葉の細胞内の液胞中に、TNV の下葉接種と同じ量の PR タンパクが検出される。しかし、TNV に対する抵抗性を誘導しない *P. fluorescens* の別の菌株によっても PR タンパクの生成が起こるため、PR タンパクと誘導抵抗性との関係は明らかではない。

サリチル酸は PR タンパクを誘導する物質として、全身的抵抗性の発現に重要と考えられている。TNV をタバコの下位葉に接種すると、その上位葉にサリチル酸の増加が認められる。これと同じように、*P. fluorescens* を接種した場合にも検出されたが、細菌が植物体にサリチル酸の生成を誘導したのか、あるいは細菌のサリチル酸を植物が吸収し、葉まで移行したのかは不明としている。

PGPR である *Pseudomonas putida*, *Serratia marcescens* を種子処理したキュウリとトマトについて、CMV

に対する全身的抵抗性が調べられた。キュウリでは、CMV 接種 7 日後に子葉に発病のみられる株の割合が低下し、トマトでは胚軸に CMV が接種されたが、18~35 日間にわたって病徴発現が抑制された。

キュウリ種子を PGPR (*Pseudomonas putida*, *Serratia marcescens*, *Flavomonas oryzae*, *Bacillus pumilus* など) の細菌懸濁液 (10⁸CFU/ml) に 30 分間浸漬し、さらに、10⁵CFU/ml の細菌懸濁液を株当たり 100 ml 灌注し、斑点細菌病菌は 6 週間後に人工接種し、炭そ病は自然発生に任せて、圃場条件下で両病に対する PGPR バクテリアゼーションの効果が調べられた。その結果、発病を抑えることはできなかったが、対照区に比べ病斑形成が減少した。そのほかに、副次的に初期の生育促進効果と収量の増加がみられている (Wei et al., 1996)。

PGPR 94 菌株のアルギナートを含んだ濃厚な細菌懸濁液に浸漬したキュウリ種子を採取し、第二本葉展開期に炭そ病菌を接種し、6 日後に病斑数、病斑の大きさを測定した。その結果、*Pseudomonas fluorescens*, *P. aurifaciens*, *P. putida*, *Serratia plymuthica* ら 6 菌株に、炭そ病に対する抵抗性の誘導がみられた。これら 6 菌株の抵抗性誘導能は、炭そ病菌を抵抗性誘導菌とした場合の抵抗性誘導能に比べて劣るが、PGPR 処理では葉が大きくなり、草丈も高くなるという副次効果が生じた。また、PGPR によって誘導された炭そ病に対するキュウリ第一~五本葉の抵抗性は、少なくとも 5 週間にわたって持続した (Wei et al., 1991)。

PGPR は根圏定着性で、誘導抵抗性のスペクトラムが広く、昆虫や線虫にも有効な事例が報告されており、併せて、作物の生育促進効果も有する優れた Biocontrol agent である。加えて、種子処理で有効であるため、極めて省力的な生物防除法になる。今後、さらに発病抑制効果を高める条件を解明するとともに、特に地上部病害では補完的な薬剤防除を組み入れた実用的な防除体系を検討していく必要がある。

おわりに

誘導抵抗性は、微生物を茎葉散布、根部浸漬や種子処理で接種することによって感受性品種にも全身的抵抗性が誘導されること、拮抗微生物の土壌処理に比べて土着の微生物との競合が避けられること、増収効果が期待できる例もあることなど、生物的防除技法として魅力的な点が多い。今後は誘導抵抗性の効果の及ぶ病害の範囲を、作物と病原菌の組み合わせのなかで明らかにするとともに、品種抵抗性や農薬と比べて、その誘導抵抗性の発病抑制効果の大きさあるいはその持続性をはっきりさ

せていく必要がある。

また、抵抗性誘導微生物としては、軽いストレス誘起性のある微生物、すなわち病原微生物との境界にある非・弱病原性微生物や植物と親和性が高い共生あるいは根面生息性の微生物が注目される。さらに、興味をもたれるのが、例は少ないが茎葉接種により地下部病害に有効な抵抗性を発現することのできる微生物である。

誘導抵抗性をはじめとする生物的防除が、総合防除のなかで生かされるには、地道ではあるが有効菌の種類を病害ごとに豊富にそろえておくことである。それを基に薬剤や他の微生物を併用しながら、総合防除のメニューを考え、実証していく必要がある。

さらに、誘導抵抗性は微生物と植物と病原菌の相互作用により生じることから分子生物学にも面白い材料を提供してくれるはずであり、基礎的にも応用的にも幅広い研究がより一層展開されることを期待する。

引用文献

- 1) 雨宮良幹 (1996): 土壤伝染病談話会レポート 18: 91~96.
- 2) BILES, C. L. and R. D. MARRTYN (1989): *Phytopathology* 79: 856~860.
- 3) 道家紀志 (1992): バイオコントロール研究会レポート 3: 19~29
- 4) FUCHES, T. and G. DEFAGO (1991): *Plant-Promoting Rhizobacteria Progress and Prospects* p. 51~56.
- 5) GESSLER, C. and T. KUĆ (1982): *Phytopathology* 72: 1439~1441.
- 6) HAMMERSCHMIDT, R. et al. (1976): *ibid.* 66: 760~794.
- 7) ISHIBA, T et al. (1981): *Ann. Phytopath. Soc. Japan* 47: 352~359.
- 8) 岩野正敏 (1986): 今月の農業 30(9): 66~69.
- 9) KEMPE, J. and L. SEQUERIA (1983): *Plant Disease* 67: 499~503.
- 10) KUĆ, J. et al. (1975): *Physiol. Plant Pathol.* 7: 195~199.
- 11) ——— (1984): *Origin and Development of Adaptation*. Pitman, London, p. 100~118.
- 12) ——— (1990): *Biological control of Soil-borne Plant pathogens*. CABI, London, p. 355~373.
- 13) LARKIN, R. P. et al. (1996): *Phytopathology* 86: 812~819.
- 14) LEEMANN, M. et al. (1995): *ibid.* 85: 1301~1305.
- 15) LEMANCEAU, P. and C. ALABOUVETTE (1991): *Crop Protection* 10: 279~286.
- 16) LIU, L. et al. (1995): *Phytopathology* 85: 695~698.
- 17) MAURHOFER, M. et al. (1994): *ibid.* 84: 139~146.
- 18) 小川 奎 (1988): 農研センター研報 10: 1~127.
- 19) ——— (1990): 農業有用微生物. 養賢堂, 東京, p. 139~151.
- 20) RAUPACH, G. S. et al. (1996): *Plant Disease* 80: 891~894.
- 21) TUZUN, S. and J. KUĆ (1985): *Phytopathology* 75: 1127~1129.
- 22) ——— et al. (1991): *ibid.* 82: 425~429.
- 23) VAN PEER, R. et al. (1991): *ibid.* 81: 728~738.
- 24) WEI, G. et al. (1991): *ibid.* 81: 1508~1512.
- 25) ——— et al. (1996): *ibid.* 86: 221~224.