

農薬による植物の全身的病害抵抗性の誘導

JA 全農東京支所肥料農薬部 なか
中 ざわ
澤 やす
靖 ひこ
彦

はじめに

植物体の一部が比較的軽度で病原菌に侵されると、その後の病原菌の感染に対して全身的に抵抗性になるという現象は、既に100年程前から知られており (RAY, 1901)、動物の免疫に相当する現象と考えられていた。1960年代になって、この現象がタバコ-TMVの系で確認され、全身的獲得抵抗性 (Systemic Acquired Resistance, SAR) と呼ばれるようになった (ROSS, 1961)。

1970年代から、米国ケンタッキー大学の KUC のグループを中心として精力的に研究がなされた。KUCらは、キュウリの第1葉に例えば炭そ病菌 (KUC and RICHMOND, 1977) や TNV (JENNS and KUC, 1977) などの徐々にネクロシスを起こすタイプの病原菌を接種しておく、その数日後に第2葉やさらにその上位葉に病害抵抗性が誘導され、この抵抗性は糸状菌ばかりでなく細菌やウイルスを含む非常に広範囲の病害に対して有効であることを示した。

同様の現象は、その後、タバコ、インゲン、ダイズ、ワタ、ジャガイモ、トマト、アルファルファ、オオムギ、コムギ、イネ等多くの作物で見いだされている。また、抵抗性を誘導する微生物は病原菌に限らず、非病原菌や PGPR (Plant Growth Promoting Rhizobacterium)、さらには微生物の細胞壁成分の一部によっても抵抗性が誘導されることが示されている。

また、サリチル酸やアセチルサリチル酸 (アスピリン) などの化学物質によっても SAR が誘導され得ることが示され (WHITE, 1979)、その後、いくつかの企業が、抵抗性を誘導する化学物質のスクリーニングに取り組み、イソニコチン酸の誘導体 (METRAUX et al., 1991) やベンゾチアゾール系化合物 (RUESS et al., 1995) にその活性が見いだされている。ちなみに、イネもち病防除剤として20年以上にわたって我が国で広く使用されているプロベナゾールも、その作用機作としてイネに対する病害抵抗性誘導が推定されており (IWATA et

al., 1980)、この分野のバイオニオア的薬剤ということが出来る。

本稿では、既存の殺菌剤の中にも SAR 誘導能を持つものがあるのではないかとこの観点から行った筆者らの実験結果を紹介する。

I 保護殺菌剤で SAR が誘導される?

KUC and RICHMOND (1977) のキュウリと炭そ病の系を用いて、45種の殺菌剤をスクリーニングした。すなわち、1.5葉期のキュウリの第1葉のみを薬剤に浸漬処理し、7日後に全身に炭そ病菌をチャレンジ接種して、上位の非処理葉における病斑数を調査した (図-1)。そこで防除効果の見られる薬剤を、SAR 誘導活性を有する可能性のあるものとして選抜した。

銅剤、イオウ、TPN、キャプタン、ジチオカーバメートなどのいわゆる保護殺菌剤について検討したところ、驚いたことに、すべての薬剤で上位の非処理葉における病斑数が無処理に比べて有意に少なかった。特にマンゼブの非処理葉での効果は、対照として用いた炭そ病菌の前接種による生物誘導や SAR 誘導剤として報告されているアシベンゾラル S メチル (CGA 245704) (RUESS et al., 1995) の効果に匹敵した (図-2-1)。

一方、有機リン、ベンズイミダゾール、ジカルボキシイミド、EBI 剤などのいわゆる浸透性殺菌剤では、非処理葉における病斑数の減少はほとんど認められなかった (図-2-2)。ペノミルやチオファネートメチルは、ベンズイミダゾール感受性の炭そ病菌を供試しているため、浸透移行によって直接の効果が現れる可能性が考えられたが、実際には効果はなかった。これは、本実験系でその

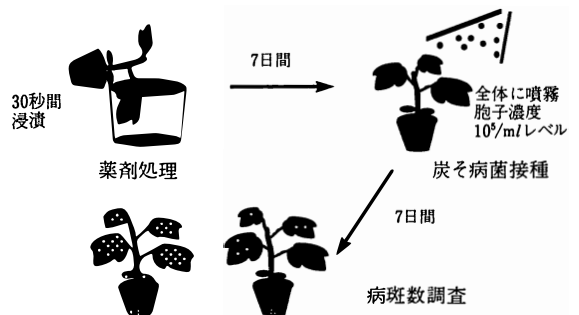


図-1 キュウリ-炭そ病の系を用いた SAR 誘導物質のスクリーニング

Induction of Systemic Acquired Resistance of Plants to Disease by Agrochemical. By Yasuhiko NAKAZAWA

(キーワード: 全身的獲得抵抗性, SAR, マンゼブ, CGA 245704, 誘導抵抗性)

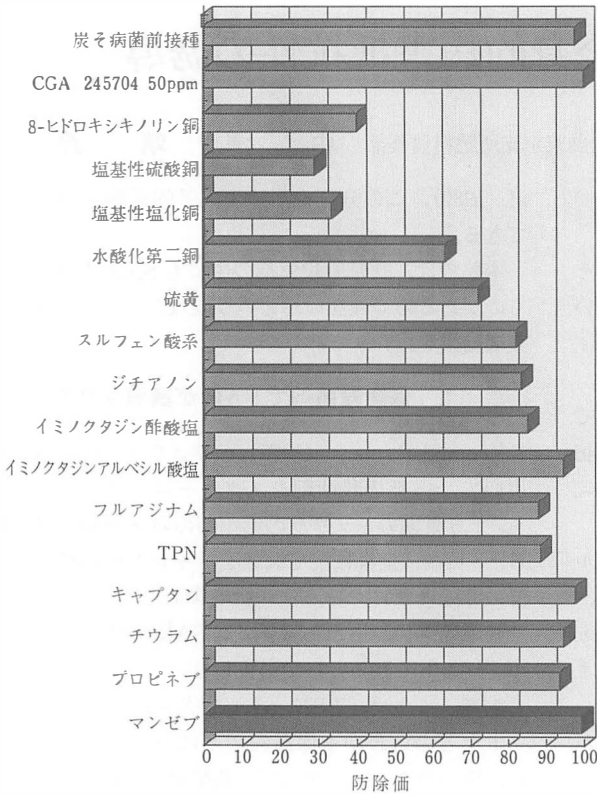


図-2-1 各種保護殺菌剤の抵抗性誘導処理によるキュウリ炭そ病に対する防除効果
病原菌接種 6 日前に本葉第 2 葉を常用濃度の薬液に 30 秒間浸漬した。グラフは接種 7 日後の第 4 葉における防除効果。

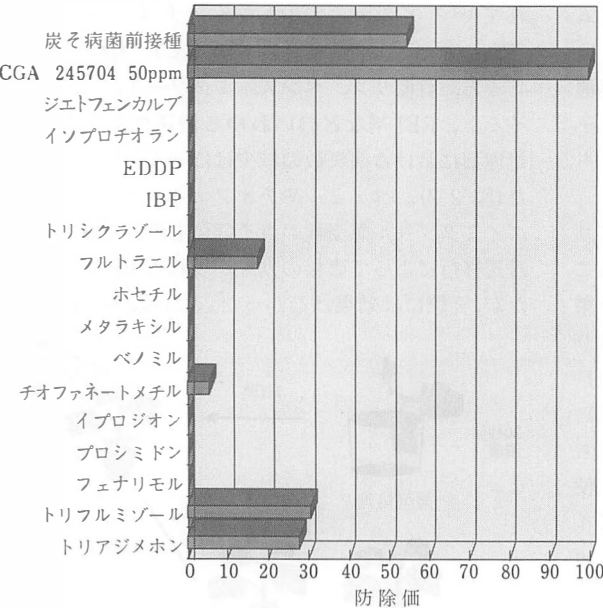


図-2-2 各種浸透性殺菌剤の抵抗性誘導処理によるキュウリ炭そ病に対する防除効果
病原菌接種 7 日前に本葉第 2 葉を常用濃度の薬液に 30 秒間浸漬した。グラフは接種 7 日後の第 4 葉における防除効果。

ような効果を発揮するためには、葉に処理された薬剤がいったん茎にシンプラスト移行する必要があるが、これらの浸透性殺菌剤はそのような移行はしないためと思われた。また、抗生物質およびストロビルリン系、アニリノピリミジン系、フェニルピロール系などの新規薬剤では、多少効果が認められるものもあったが、生物誘導やアシベンゾラル S メチルに匹敵するものはなかった (図-2-3)。

上位の非処理葉で効果の認められたジチオカーバメート系殺菌剤数種を用いて追試を行った。濃度は常用とその 5 倍濃度とした。非処理葉における効果は再現され、詳しく見ると、ジメチルジチオカーバメートよりもエチレンビスジチオカーバメートのほうが効果が高かった。また、効果の程度は濃度に依存し、これはアシベンゾラル S メチルも同様であった (図-3)。

II マンゼブは本当に SAR を誘導するのか？

KESSMANN ら (1994) は、ある化合物が SAR の活性化剤として見なされるためには、化合物は以下の三つの特徴を備えている必要があると提唱している。第一に、化合物およびその主要な代謝物が直接抗菌活性を示さないこと。第二に、化合物は、生物によって誘導される SAR と同じ病原体のスペクトラムに対して抵抗性を誘導すること。第三に、化合物は、病原体によって活性化される SAR において見られるのと同じマーカー遺伝子 (SAR に付随して発現するキチナーゼや β -1, 3 グルカナーゼなどの病原性関連遺伝子) の発現を誘導すること。

筆者としては、第一の条件にはいささか異議がある。直接抗菌活性とは、ある化合物が持っている属性の一つであり、SAR 誘導活性とは本来独立した性質である。つまり、直接抗菌活性と SAR 誘導活性の両方を有している化合物が存在しても何ら不思議はない。実際、KESSMANN のグループが SAR の活性化剤として報告しているアシベンゾラル S メチルも、ある種の植物病原菌には直接抗菌力を示すとの報告もある (石井ら, 1997)。

筆者らは、先に述べた実験で SAR 誘導活性を持つ可能性があると考えられた薬剤の中からマンゼブを選んで、KESSMANN らの第二の条件である、有効な病原菌のスペクトラムについて検討した。実験方法は、チャレンジ接種する病原菌を変えただけ

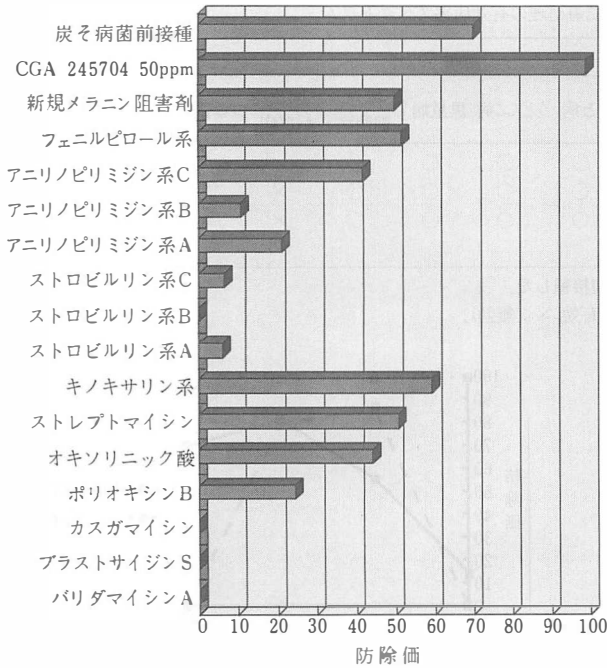


図-2-3 各種殺菌剤および新農薬の抵抗性誘導処理によるキュウリ炭そ病に対する防除効果
病原菌接種6日前に本葉第1葉を常用濃度の薬液に30秒間浸漬した。グラフは接種7日後の第3葉における防除効果。

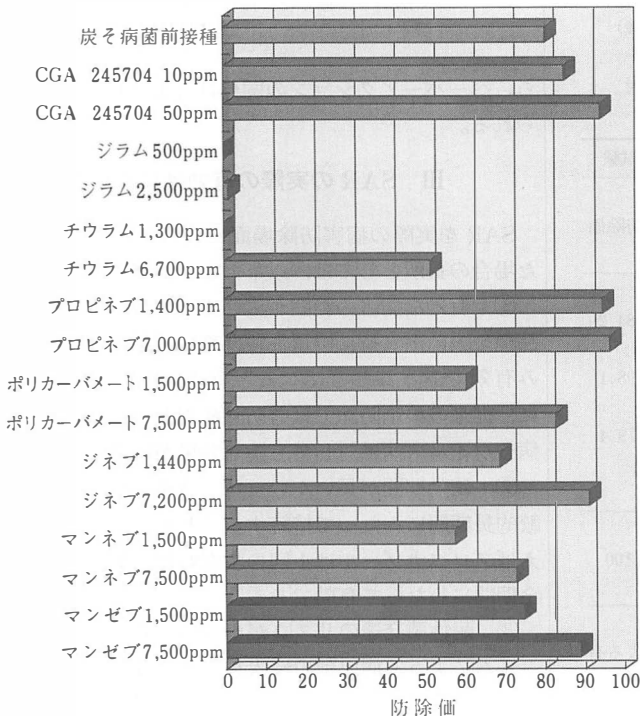


図-3 各種ジチオカーバメート系殺菌剤の抵抗性誘導処理によるキュウリ炭そ病に対する防除効果
病原菌接種6日前に本葉第1葉を所定濃度の薬液に30秒間浸漬した。グラフは接種7日後の第3葉における防除効果。

では図-1と同様である。なお、トマト疫病の実験では、対照の生物誘導として、既に抵抗性を誘導するとの報告(HELLER and GESSLER, 1986)があるトマト疫病菌を前接種する区を設けた。

その結果、キュウリべと病・うどんこ病・黒星病・斑点細菌病およびトマト疫病では、マンゼブの誘導処理によって非処理葉で防除効果が認められた。しかし、キュウリ灰色かび病・つる割病では効果が認められなかった(表-1, 図-4)。そして、このスペクトラムは生物誘導およびアシベンゾラルSメチルによる誘導処理と完全に一致した。したがって、KESMANNらの第二の条件は満たされた。

第三の条件である、SAR遺伝子の発現については、現在のところ解明できていない。

したがって、マンゼブがSARの活性化剤であると断言することは、現在の段階ではできない。しかし、以下に述べる理由から、筆者はその可能性は非常に大きいものと考えている。

マンゼブの局所処理によって全身的に病害防除効果が現れる説明としては、①薬剤の浸透移行性による、②ペーパーアクションによる、③SARの誘導による、の三つが考えられよう。

浸透移行については、分析による確認は行っていないが、同様の処理で浸透性殺菌剤のペノミルですら効果が現れないことや、過去からの知見により否定されると考えられる。

ペーパーアクションの可能性については、これを否定するデータを二つあげる。

一つは、マンゼブ処理葉とその上位葉における炭そ病菌の感染行動を比較したデータである。処理葉では菌の発芽阻害が大きかったが、上位葉では発芽阻害は観察されない代わりに付着器形成が少なく、その結果、菌の植物体への侵入も少かった(表-2)。したがって、上位の非処理葉では処理葉とは異なったメカニズムで効果が発現していると考えられ、ペーパーアクションによる効果とは考えにくい。

もう一つのデータは、薬剤処理葉を経時的に除去して、効果発現に要する誘導期間を見たもので、マンゼブは処理4日後に処理葉を除去した区から上位葉で効果が見られ、7日後および10日後除去で高い効果を示した(図-5)。アシベンゾラルSメチルは処理1日後に処理葉を除去しても高い効果を示した。生物誘導は処理

表-1 各種抵抗性誘導処理の有効病害スペクトラム

処理* 濃度	キュウリ							トマト
	炭そ病	べと病	うどんこ病	黒星病	斑点細菌病	灰色かび病	つる割病	疫病
マンゼブ 1,500~7,500 ppm	○**	○	○	○	○	×	×	○
CGA 245704 10~50 ppm	○	○	○	○	○	×	×	○
炭そ病菌前接種	○	○	○	○	○	×	×	
疫病菌前接種								○

*: 下位葉に薬剤を浸漬処理または病原菌を前接種した。
 **: 上位葉または地下部における効果 (○: 有効, ×: 無効)。

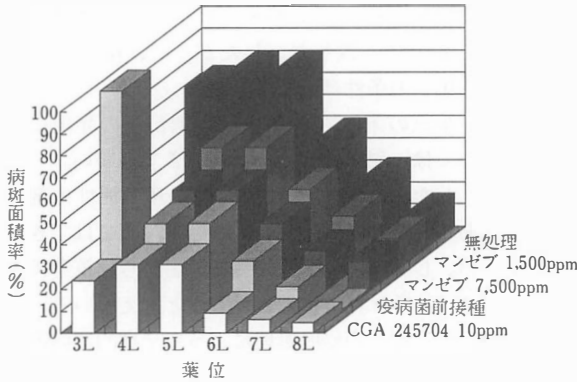


図-4 マンゼブとCGA 245704のトマト第3葉浸漬処理による上位葉におけるトマト疫病に対する発病軽減効果 (2×10⁹/ml 遊走子のう懸濁液接種5日後)

表-2 第1葉の抵抗性誘導処理が第2葉でのキュウリ炭そ病菌の感染行動に及ぼす影響

処 理	顕微鏡観察			ポット試験		
	調査分生子数	発芽率 (%)	付着器形成率 (%)	侵入率 (%)	病斑数	防除価
(第2葉)						
マンゼブ 7,500 ppm	606	96.8NS*1	19.8a*2	2.5a	16.8b	84.2
CGA 245704 10 ppm	663	95.3	20.3a	1.9a	2a	98.1
炭そ病菌前接種	700	96.9	29.0a	2.0a	21.8b	79.4
水処理	700	97.1	65.1b	6.1b	106c	
(第1葉)						
マンゼブ 7,500 ppm	252	8.7	0	0	0	100

*1: F検定で有意差なし (p=0.05).
 *2: 同一英字を付した平均値間にはダンカンの多重検定による有意差 (p=0.05) がない。

4日後除去から有効だったが、10日後除去では失活した。いずれにしても、チャレンジ接種時にマンゼブ処理葉が切除されていても、上位葉で効果が発現したことか

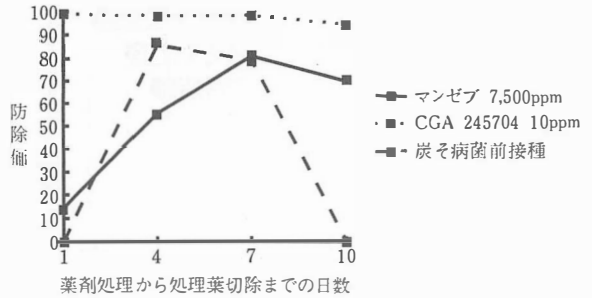


図-5 薬剤処理葉(第1葉)の切除時期が第2葉でのキュウリ炭そ病に対する防除効果に及ぼす影響
 キュウリの第1葉を薬液に30秒間浸漬処理し、その後経時的に処理葉を除去して、処理10日後に全身に炭そ病菌を接種した。接種7日後に第2葉の病斑数を調査した。

ら、ペーパーアクションの関与は否定されるものと考えられる。

III SAR の実際の有効性について

SAR を実際の病害防除場面に利用することを想定した場合の長所としては、以下のことが考えられる。

① 有効な病害の範囲が広い: これは、通常の抵抗性品種や殺菌剤(特に浸透性殺菌剤)が限られた病害にのみ有効であることと比べると有利な特徴である。さらに、従来の薬剤防除では難防除病害とされてきた、細菌病やウイルス病に対しても防除効果が期待される。

② 残効期間が長い: いったん誘導された抵抗性は比較的長期間にわたって持続することが示されており、例えばプロベナゾールは1回の水面処理で葉いもち発生の全期間にわたって有効である。

③ 耐性菌発達のリスクが小さい: 非常に多様なメカニズムによって病原菌の侵入を阻止すると考えられるため、病原菌はこれらのすべてに対して耐性を発達させるのは困難であると考えられる。

一方、SARの短所としては、以下のことが考えられる。

① 効果発現までに時間がかかる: 例えば、キュウリ

一炭そ病の系では、炭そ病菌を局所接種してから全身的に抵抗性が誘導されるまでに6日間程度を要する。したがって、誘導処理のタイミングを逸すると十分な効果が得られない恐れがある。

② 予防効果しかない：病原菌の植物体への侵入阻止が主要な作用であるため、既に侵入を果たした病原菌には効果がないと考えられる。

③ 効果変動要因が比較的大きい：植物を介して効果が発現するため、処理される植物側の条件（作物の種類、品種、生育状況など）や病害の発生状況によって効果が変動しやすいと考えられる。

④ 植物に一時的なダメージもしくは葉害がある：病原菌の局所接種にしても化学物質の処理にしても、これまでの例では、徐々にクロロシスやネクロシスが現れるような処理によって抵抗性が誘導される場合が多いようである。

本稿では、既存の殺菌剤の中にもSARを誘導する可能性のあるものが存在することを示した。さらに興味深いことに、それらはいわゆる保護殺菌剤と呼ばれるタイプの薬剤に集中していた。もちろん保護殺菌剤の効果の主体は直接抗菌力によるものと考えられるが、圃場にお

ける広い病害防除スペクトラムや新葉展開期にも一般に1~2週間程度の残効性が期待できる事実は、SAR誘導能と関係しているのかもしれない。

もし、保護殺菌剤が直接抗菌力とともにSAR誘導能を持つとすれば、先に述べたSARの長所と短所を意識して使用する（例えば植物の生育初期に集中して使用するなど）ことによって、より効果を高めることができるのではないだろうか。

引用文献

- 1) HELLER, W. And C. GRESSLER (1986): J. Phytopathol. 116: 323~328.
- 2) 石井英夫ら (1997): 日植病報 63(3): 223 (講要).
- 3) IWATA, M. et al. (1980): Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 46: 297~306.
- 4) JENNS, A. and J. KUĆ (1977): Physiol. Plant. Pathol. 11: 207~212.
- 5) KESSMANN, H. et al. (1994): Annu. Rev. Phytopathol. 32: 439~459.
- 6) KUĆ J. and S. RICHMOND (1977): Phytopathology 67: 533~536.
- 7) METRAUX, J-P. et al., (1991): In Advances in Molecular Genetics of Plant-Microbe Interactions. Kluwer, Dordrecht: pp. 432~439.
- 8) RAY, J. (1901): Rev. Gen. Bot. 13: 145~151.
- 9) ROSS, A.F. (1961): Virology 14: 340~358.
- 10) RUESS, W. et al. (1995): In XIII Int. Plant Protection Congr., Hague: p. 424.
- 11) WHITE, R.F. (1979): Virology 99: 410~412.

●月刊誌「植物防疫」特別増刊号

発行 日本植物防疫協会

No. 2 天敵微生物の研究手法

岡田斉夫 編者代表 B5判 222ページ
定価 3,058円(本体2,913円+税) 送料 140円

天敵微生物を研究するための一通りの方法(研究施設、天敵微生物の探索・同定・増殖等)のほかに、近年進歩が著しい遺伝子解析実験法と天敵微生物の目録を付す。

No. 3 鳥獣害とその対策

中村和雄 編 B5判 190ページ
定価 2,549円(本体2,428円+税) 送料 132円

我が国の農作物に被害を与えている主要な鳥獣について、その分布や生態と被害防止法を詳細にまとめたもので、本邦初の鳥獣害対策の専門書と言える。

No. 4 植物病原菌の薬剤感受性
検定マニュアル

日本植物病理学会殺菌剤耐性菌研究会 編
B5判 172ページ
定価 2,800円(本体2,667円+税) 送料 124円

作物病害の防除を主として殺菌剤に頼らざるを得ない現実の中で、耐性菌の問題は避けて通れない。本書は、薬剤の試験や現場対応に関係する方々にとって有益な書である。

No. 5 日本産植物細菌病の病名と
病原細菌の学名

西山幸司 著 B5判 227ページ
定価 3,200円(本体3,048円+税) 送料 132円

植物細菌病の診断ならびに病原細菌の分離・同定に関係する方のために、我が国に発生する細菌病の種類を取りまとめた。

ご購入は、直接本会「出版情報グループ」に申し込むか、お近くの書店でお取り寄せ下さい。

(社)日本植物防疫協会 〒170-8484 東京都豊島区駒込1-43-11 Tel(03)3944-1561 Fax(03)3944-2103