

特集：プラントアクティベーター

プラントアクティベーター開発につながる 生物防除微生物による誘導抵抗性機構

北海道農業研究センター 竹 中 重 仁
東北大学大学院 高 橋 英 樹

はじめに

生物防除微生物 (biological control agent, 以下 BCA と略す) による病害抑制機構として, 「寄生」, 「抗生」, 「競合」および「誘導抵抗性」の四つがよく知られている。これら BCA による病害抑制機構の内, 「誘導抵抗性」は, ①本来植物体がもっている防御システムを利用して病原体の感染を防ぐため, 抗菌物質や溶菌酵素を利用した「抗生」や「寄生」と比べて安全であること, ②「抗生」や「寄生」に比べて, かなり広範な病原体に対し防除効果が期待できること, ③「競合」に比べて, 植物体への BCA の定着量が少なくても十分な効果が期待できること, などから特に注目されている。また, レース特異的抵抗性 (非病原性遺伝子を有する病原体と抵抗性遺伝子を有する宿主との相互作用) で誘導される抵抗性の機構解明が主流ではあるが, BCA による誘導抵抗性の機構解明も, シロイヌナズナを用いたゲノミクス (KAZAN and SCHENK, 2007) により, 近年, 進展を見せている。さらに, この「誘導抵抗性」の詳細な機構解明は, 新しいプラントアクティベーター開発に結びつくものと期待されている。

そこで, 本稿では初めに誘導抵抗性について概説し, BCA などから見出されている代表的なエリシター物質と, 現在まで明らかになっている BCA による誘導抵抗性の機構の事例に関して, 筆者らの研究成果も交えて紹介する。なお, 植物生育促進根圏細菌 (Plant Growth-Promoting Fungi: PGPR) に関しては, 既に染谷 (2005) によりまとめられているので, そちらを参考にしていただきたい。

I 誘導抵抗性とは

植物がある部位で病原体の感染を受けたり, BCA を

含む非病原性微生物と接触したりした後に, 広範な病原体に対して抵抗性を発揮するようになる現象を「誘導抵抗性」という。誘導抵抗性は, 誘導する因子と関与するシグナル伝達系の違いから, 全身獲得抵抗性 (systemic acquired resistance, SAR) と誘導全身抵抗性 (induced systemic resistance, ISR) の二つのタイプに整理されている。SAR は, 植物の細胞を壊死させる病原体等の因子によって誘導される抵抗性で, 植物体内でサリチル酸 (SA) を蓄積し, 最終的に感染特異的タンパク質 (PR protein, 通常は酸性 PR タンパク質) を生成する SA シグナル伝達系に依存し, biotrophic (活物的) な病原体に抑制効果があるとされている。一方, ISR は, PGPR をはじめとした非病原性の根圏細菌が植物体の根圏に定着した際に誘導される抵抗性で, SAR と異なり, ジャスモン酸 (JA) とエチレン (ET) シグナル伝達系に依存しており, PR protein は誘導されない。しかし, ISR ではその後の病原体感染に伴い, 防御関連遺伝子の発現が迅速かつ高レベルで誘導される「プライミング現象」が起こり, necrotrophic (殺生的) な病原体に抑制効果があるとされている (長谷, 2002)。しかし, その後, いろいろな誘導因子と植物との組み合わせ, あるいはより詳細な分子機構が明らかになってきた結果, 特にシグナル伝達系の違いから上記のように誘導抵抗性を二つのタイプに分類すると, 当てはまらない事例がいくつか出てきた。例えば, *Alternaria brassicicola* をシロイヌナズナに接種すると過敏感応が起こり SAR が誘導されるが, これは SA ではなく JA/ET シグナル伝達系依存型である (PENNINGCKX et al., 1996)。また, 逆に根圏細菌である *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2 は SA を自身で産生して SA シグナル伝達系依存型の ISR を誘導する (MEYER and HÖFTE, 1997)。その他, 各種根圏細菌による ISR に関与するシグナル伝達系は多様である (染谷, 2005)。また, ごく最近, 非病原性遺伝子 *avirRpm1* を有する *Pseudomonas syringae* とそれに対応するシロイヌナズナの抵抗性遺伝子 *PRM1* の系で誘導される SAR には, SA ではなく JA が全身移行性のシグナル物質として働いていることを示唆する大変興味深い報告がなされた

Mechanism of Induced Resistances Caused by Biological Control Agents Linked to Development of Plant Activators. By Shigehito TAKENAKA and Hideki TAKAHASHI

(キーワード: 生物防除, 生物防除微生物, 誘導抵抗性, プラントアクティベーター)

(TRUMAN et al., 2007)。以上のように、誘導抵抗性に関わるシグナル伝達系は複雑で、SA, JA, ET 以外にもスペルミンやブラシノステロイドなどの関与が報告されており、今後のこの分野の研究の進展が待たれている。

II BCA などから見出されているエリシター物質

前章までに述べたシグナル伝達系による誘導抵抗性が機能するためには、植物が病原体や BCA のエリシター物質を認識する必要がある。各種微生物からエリシター物質が発見されるにつれ、これらの多くは、①かなり微生物共通に存在し、②変異が少なく、③微生物の生存に重要な成分であり、④植物がこれらを非自己と認識することから、病原体共通の分子パターン、Pathogen-associated molecular patterns (PAMPs) と総称されるようになった (NÜRNBERGER and LIPKA, 2005)。しかし、これら分子パターンは病原体に限らず、BCA などの非病原体にも存在することから、Microbe-associated molecular patterns (MAMPs) と総称するほうがよいと言われている。以下に、BCA 中心に代表的なエリシター物質を記載する。

1 菌体の細胞壁・細胞膜成分

糸状菌の細胞壁成分であるキチンやその脱アセチル化物であるキトサンに、広範な植物体に対する抵抗性誘導能力があることが報告されている。例えば、AKIMOTO-TOMIYAMA et al. (2003) はキチンのフラグメントである *N*-acetylchitooligosaccharide を処理したイネ細胞における cDNA アレイ解析を行い、8,987 遺伝子の内、166 遺伝子の発現増強が認められ、それらの中にはシグナル伝達系に関連する Ca^{2+} 依存性プロテインキナーゼなどの酵素遺伝子や、その他防御関連遺伝子が含まれていたと報告している。一方、キトサンに関しては、2～8 mg/ml の濃度で処理したコムギ種子は、発芽後の第一葉におけるフェノール物質（主にフェルラ酸）やリグニンの蓄積が促進され、種子伝染する赤かび病菌 (*Fusarium graminearum*) の感染を抑制することが報告されている (BHASKARA et al., 1999)。また、卵菌類である *Phytophthora* 属菌の細胞壁成分である β -glucan (1,6- β -linked and 1,3- β -branched heptaglucoside) にも、ダイズなどのマメ科植物にエリシター活性があり、ファイトアレキシン合成を誘導することが明らかになっている (表-1)。

Fusarium oxysporum などの細胞膜に存在する脂質の一種であるセレプロシド (セレプロシド B) は、それ自体には殺菌効果はないが、レタス、トマト、メロンおよ

びサツマイモの根を本溶液に浸漬すると、抵抗性を誘導し各作物の *Fusarium* 病による被害を軽減できることが報告されている (UMEMURA et al., 2004)。

2 菌体由来のタンパク質

Trichoderma 属菌には抵抗性誘導能力があることが知られており、例えば、*T. virens* を根に処理したワタでは、植物体の抵抗性関連物質であるテルペノイド含量や peroxidase の活性が高まる (HOWELL et al., 2000)。本菌のエリシターとして、Phytotoxic protein に属する Sm1 という分子量 12.5 kDa の低分子量タンパクが報告されている (DJONOVIC et al., 2006)。Sm1 は植物体や微生物への毒性を欠失しており、ワタに処理すると活性酸素の集積や PR タンパク質などの防御関連遺伝子の発現の増強が起こり、炭そ病を抑制する。その他、*Trichoderma* 属菌の産生する酵素 (*T. longibrachiatum* の cellulase, *T. viride* の xylanase) にエリシター活性があることが報告されており (表-1)、その作用機構に関しては後述する。

BCA としてよく知られている *Pythium oligandrum* (PO) に抵抗性誘導能力があることを、実験的に初めて証明したのは BENHAMOU et al. (1997) である。その後、彼らのグループは PO の培養液からエリシタータンパク質を精製し、Oligandrin と命名した (PICARD et al., 2000)。Oligandrin は、*Phytophthora* 属菌から抽出されている、タバコなどのごく一部の植物種に過敏反応を引き起こす、低分子量タンパク質エリシターの総称である Elicitin と類似した構造を有している。一方、我々も Oligandrin とは別のエリシタータンパク質を PO の細胞壁分画 (CWP) から見つけ出した (TAKENAKA et al., 2003)。この CWP は 2 種の主要な糖タンパク質 (POD-1, POD-2) からなり、両者はアミノ酸レベルで約 83% の相同性があり、中央部に三つの Elicitin signature を含む Elicitin domain を、C 末に O-グリコシド結合型の domain を有する新しいタイプの Elicitin 様タンパク質であることを明らかにした (TAKENAKA et al., 2006)。CWP は Elicitin と異なり、タバコに過敏反応を引き起こさないが、テンサイ、コムギ、トマト、シロイヌナズナ、イネ、ジャガイモ等の多くの植物種に抵抗性誘導活性があることが明らかとなっている (TAKENAKA et al., 2003; HASE et al., 2006; 未発表データ)。CWP を市販のセルロース粉末あるいはテンサイ根の細胞壁分画と混合して静置すると、CWP はこれらに容易に吸着したことから、セルロース結合能力を有していることが明らかとなった。

その他のタンパクエリシターの例として、病原細菌の例ではあるが、*Erwinia amylovora* の *hrpN* 遺伝子産物である耐熱性の酸性タンパク質 Harpin に、SA と

表-1 誘導抵抗性が報告されている代表的なエリシター物質（特に生物防除微生物由来のものを中心に）（その1）

エリシター物質	微生物名	抵抗性が誘導された植物種	防除効果が認められた病原体	誘導される防御反応	活性化されたシグナル伝達系	文献
菌体の細胞壁・細胞膜成分						
キチン	糸状菌一般	イネ		Ca ²⁺ + 依存性プロテインキナーゼなどの酵素遺伝子, 防御関連遺伝子などの発現上昇		1), 9)
キトサン	糸状菌一般	コムギ, ニンジン	<i>Fusarium graminearum</i> , <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	フェノール物質, リグニンの集積		3), MOLLY, C. et al. (2004) : Postharvest Biol. Tec. 33 : 61.
β-グルカン	<i>Phytophthora</i> 属菌	ダイズなどのマメ科植物		ファイトアレキシン合成		FILEGMANN, J. et al. (2004) : J. Biol. Chem. 279 : 1132.
cerebroside B	<i>Fusarium oxysporum</i>	レタス, トマト, メロン, サツマイモ	<i>Fusarium oxysporum</i>	PR protein		25)
菌体由来の（糖）タンパク質						
cellulase	<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	メロン	<i>Sphaerotheca fuliginea</i>	HR 反応, 活性酸素生成, POX・LOX・CHT 活性の上昇等	SA, JA/ET	11)
xylanase	<i>Trichoderma viride</i>	タバコ		HR 反応, ET 生成に関する酵素遺伝子, ET 生成	ET (JA, SA については未検討)	18), AVINI, A. et al. (1994) : Plant Physiol. 106 : 1049.
低分子タンパクエリシター (Sm1)	<i>Trichoderma virens</i>	ワタ, イネ	<i>Colletotrichum</i> sp.	活性酸素生成, 防御関連遺伝子の発現上昇		4)
CWP (POD-1, POD-2)	<i>Pythium oligandrum</i>	テンサイ, トマト, ジャガイモ, イネ, コムギ, <i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Ralstonia solanacearum</i> , <i>Rhizoctonia solani</i> , <i>Aphanomyces cochlioides</i> , <i>Fusarium graminearum</i>	JA/ET に関する遺伝子, ファイトアレキシン合成遺伝子, ユビキチンリガーゼ遺伝子などの発現上昇	JA/ET	6), 7), 20) ~ 22)
harpin	グラム陰性細菌	トマト, ジャガイモ, トウモロコシ等多種	<i>Peronospora parasitica</i> , <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> 等	HR 反応, PR protein 等	SA / NPR1, JA/ET	KARIOLA, T. et al. (2003) : MPMI 16 : 179.

JA/ET の両シグナル伝達系を活性化する抵抗性誘導活性があることが知られている（表-1）。

3 その他の成分および培養濾液などの未同定物質

その他のエリシター成分として、クオラムセンシング（クオラムモンという物質を産生し、自分と同種の菌の密度を感知して、特定の物質の産生を制御する機構）の

際、細菌が産生するクオラムモン的一种である N-acyl homoserine lactone (AHL) に抵抗性誘導活性があることが、最近マメ科のモデル植物であるタルウマゴヤシを用いた実験から明らかになった (MATHESUIS et al., 2003)。また、成分は同定されていないが、各種 BCA の培養濾液中の成分にエリシター活性があることが報告されてい

表-1 誘導抵抗性が報告されている代表的なエリシター物質（特に生物防除微生物由来のものを中心に）（その2）

エリシター物質	微生物名	抵抗性が誘導された植物種	防除効果が認められた病原体	誘導される防御反応	活性化されたシグナル伝達系	文献
その他の成分および培養濾液等の未同定物質						
N-アシル-L-ホモセリンラクトン (AHL)	多くのグラム陰性細菌	タルウマゴヤシ (<i>Medicago truncatula</i>)		auxin-responsive and flavonoid synthesis proteins		12)
Pen (菌体抽出物、複数のタンパク質?)	<i>Penicillium chrysogenum</i>	トマト, タバコ, イネ, ワタ, <i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Hyaloperonospora parasitica</i> , <i>Botrytis cinerea</i> , <i>Alternaria brassicicola</i> , <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> , <i>Verticillium dahliae</i>	細胞外空間のアルカリ化と ET 生成	一部 SA を介した NPR1 や JA/ET とは異なる伝達系	24), DONG, H. et al. (2003): Crop Prot. 22: 129.
培養濾液	<i>Penicillium janczewskii</i>	メロン, ワタ	<i>Rhizoctonia solani</i>	POX・PAL 活性の上昇, β -1, 3-glucanase, hsp70 のタンパク発現の上昇		MADI, L. and J. KATAN (1998): Physiol. Mol. Plant Pathol. 67: 180.
培養濾液 (MW12 kDa 以上の非タンパク成分)	<i>Penicillium simplicissimum</i>	キュウリ, タバコ	<i>Colletorichum orbiculare</i>		SA/NPR1, JA/ET	KOIKE, N. et al. (2001): Eur. J. Plant Patnol. 107: 523. 久保田 (2007): パイオコントロール研究会: 64.

る。ペニシリンを抽出した後の *Penicillium chrysogenum* の菌体抽出液中のタンパク成分 (Pen と呼称) を散布すると、イネ、トマト、タバコ等に抵抗性が誘導され、biotrophic と necrotrophic の病原体による地上部病害に対して抑制効果が認められている (THUERIG et al., 2006)。また、他の *Penicillium* 属菌の培養濾液にも抵抗性誘導活性が報告されている (表-1)。

III BCA のエリシター物質による抵抗性誘導機構

エリシター物質を植物がレセプターで認識することにより、次々にシグナル伝達系カスケードが亢進され、誘導抵抗性が発現するものと推察されている。現在まで明らかになっている代表的な事例を下記に記す。

キチンによる抵抗性誘導に関しては、ZHANG et al. (2002) がシロイヌナズナのシグナル伝達系の変異体を用いて解析している。それによると、キチンにより発現増強の認められた3種の遺伝子 (zinc finger protein 遺伝子, lectin-like protein 遺伝子, MAP kinase 遺伝子)

の内、前1者はSA、JA依存型のシグナル系を、後2者はSA、JA、ET非依存型のシグナル系を利用していることが明らかとなり、キチンによる抵抗性誘導は未知のシグナル系を含めて複数関与していることが示唆されている。また、最近 KAKU et al. (2006) は、キチンのフラグメントである *N*-acetylchitooligosaccharide を認識して防除システムを働かせる受容体タンパク質をイネの細胞膜から見つけ出し、CEBiP と命名している。

Trichoderma longibrachiatum の産生する cellulase を、活性を保持したままメロン子葉に処理すると、①活性酸素種の生成、②SAとJA/ETシグナル伝達系の亢進、③PAL, peroxidase, chitinase 活性を増強させる。一方、cellulase 活性を熱で失活させて同様に処理すると、JA/ETシグナル伝達系の亢進、上記酵素活性は増強させるが、活性酸素種の生成やSAシグナル伝達系の活性は起こらなくなり、全体的にうどんこ病に対する抑制効果も劣る (MARTINEZ et al., 2001)。以上のことから、本菌の cellulase による抵抗性誘導は、本酵素のアミノ酸配列と酵素活性の両方が関与していることが示唆されて

いる。一方、*Tricoderma viride* が産生する xylanase (EIX と呼称) は、タバコとトマト葉に処理すると ET の生成と HR 反応を誘導するエリシタータンパク質である。EIX は分子量 22 kDa で、エリシター活性と酵素活性には関連性がなく、本タンパク質中に存在する 5 個のアミノ酸配列部位 (TKLGE) がエリシター活性にとって重要な部位であることが明らかになっている (Rotblat et al., 2002)。この EIX を認識して防御システムを働かせるために必要な植物側の受容体タンパク質に関しても、既にトマトより見出され構造決定されている (Ron and Avi, 2004)。本タンパク質中には、ロイシンジッパー、ロイシンリッチリピート、細胞膜貫通ドメイン、エンドサイトシスシグナルという部位があり、既に見つかっているレース特異的抵抗性で働いている R 遺伝子産物 (R タンパク質) の内、トマト半萎凋病抵抗性遺伝子 *Ve1*, *Ve2* と構造的に類似している。

Pen による抵抗性誘導は、細胞外空間のアルカリ化や ET 生成のような典型的な植物の初期の防御反応を誘導する。シロイヌナズナの変異株を用いて抵抗性誘導機構を解析した結果、*NahG* 変異株 (SA hydroxylase 遺伝子を導入して SA を蓄積できなくなった変異株) では biotrophic な病原体の抑制能力が野生株に比べて劣ったが、*npr1* 変異株 (SAR の転写制御因子遺伝子を破壊した変異株)、JA と ET の変異株では抑制能力に変化がないことから、Pen による抵抗性誘導は一部 SA を介した

シグナル伝達系が関与しているが、従来示されている NPR1 や JA/ET とは異なるシグナル伝達系が関与していることが示唆されている。

我々は、PO の CWP による誘導抵抗性の分子機構を解明するため、トマトのモデル植物である「マイクロトム」を用いて、cDNA アレイ解析を行った (Takahashi et al., 2006)。その結果、CWP 処理により JA や ET を介したシグナル伝達系に關与する遺伝子、糖代謝やアミノ酸代謝に関わる遺伝子、ファイトアレキシン合成などの 2 次代謝系に関わる遺伝子、ユビキチンリガーゼの遺伝子発現が顕著に上昇することが明らかとなった (Takahashi et al., 2006)。また、トマトのシグナル伝達系の変異体、一過的過剰発現系、酵母 two-hybrid system 等を用いた解析を行い、本誘導抵抗性が SA ではなく、JA、ET シグナル伝達系により制御されていることが判明した (Hase et al., 2006; Hondo et al., 2006; 未発表データ)。PO による抵抗性誘導の分子機構を、仮説も含めて図-1 にまとめてみた。すなわち、PO がトマトの根圏に定着すると、PO の細胞壁画分に存在する POD-1 と POD-2 がセルロース結合能力を働かせてトマトの細胞壁に付着する。これらタンパク質中のある部位 (Elicitin domain ?) を、おそらく、トマトが MAMP と認識して、JA と ET を介したトマトのシグナル伝達系を活性化させ、ファイトアレキシン合成系および塩基性 PR タンパク質遺伝子の発現を誘導させる。その際、ユビキチ

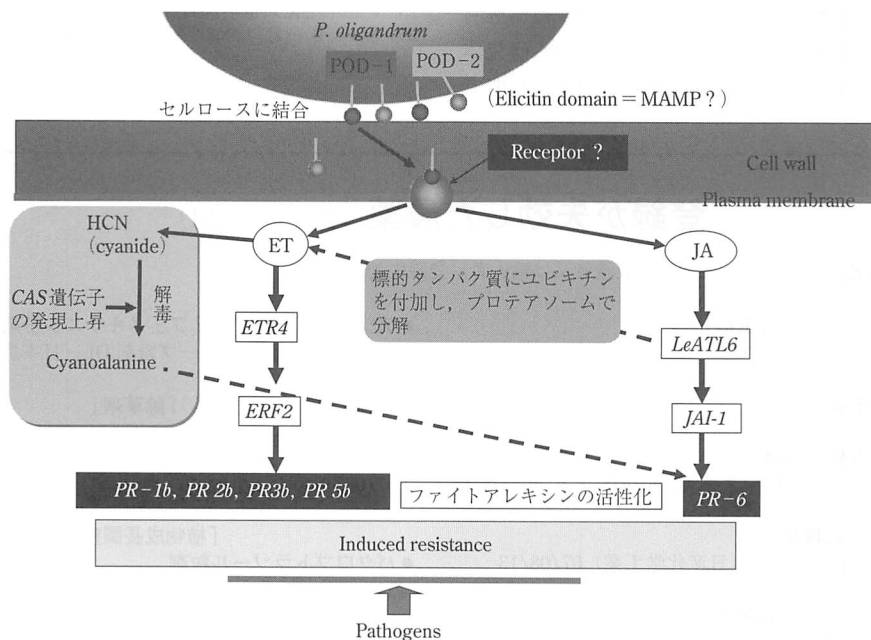


図-1 *P. oligandrum* によるトマトでの誘導抵抗性機構 (仮説も入れて)

ンリガーゼ *LeATL6* は、標的タンパク質にユビキチンを付加させプロテアソームで分解させることにより ET 合成を亢進するとともに、JA シグナル伝達系を介して下流にある防御関連遺伝子である *PR-6* の発現を制御しているものと思われる。また、ET シグナル伝達系の活性化で合成される ET に伴い生じる HCN の解毒のため、 β -cyanoalanine synthase (CAS) 遺伝子が一過的に発現上昇して無毒の Cyanoalanine を生成し、これも JA シグナル伝達経路の下流にある *PR-6* の発現を増強しているようである。このように、CWP により亢進される JA と ET のシグナル伝達系はネットワークを形成し、相互に協調的なクロストークをしているものと考えている。

おわりに

現在、実用化されている PBZ, BTH, NCI, チアニジル等のプラントアクティベーターは、上記のエリシター分子から開発されたものではなく、植物のシグナル物質の類似物やシグナル伝達経路に作用点を有する化合物である。これら化合物はいずれも SA シグナル伝達系依存型の SAR を亢進する剤であることが推定されている。今後は、より幅広い病原体に効果が期待できる、SA と JA/ET シグナル伝達系などの複数の系を亢進する剤の開発が必要であろう。また、剤を化合物からより天然の生物因子に近づけることも要望されるであろう。その際、上記のエリシター分子からプラントアクティベーターを開発する戦略も必要になってくるものと思われる。いずれにしても、誘導抵抗性のより詳細な分子機構解明とそれら情報を積極的に実用化に結びつけていく研究体制が、新しいプラントアクティベーター開発には必要で

ある。

引用文献

- AKIMOTO-TOMIYAMA, C. et al. (2003): *Plant Mol. Biol.* **52**: 537 ~ 551.
- BENHAMOU, N. et al. (1997): *Phytopathology* **87**: 108 ~ 122.
- BHASKARA, M. V. et al. (1999): *J. Agric. Food Chem.* **47**: 1208 ~ 1216.
- DJONOVIC, S. et al. (2006): *Mol. Plant-Microbe Interact.* **19**: 838 ~ 853.
- 長谷 修 (2002): 化学と生物 **40**: 236 ~ 238.
- HASE, S. et al. (2006): *Plant Pathol.* **55**: 537 ~ 543.
- HONDO, D. et al. (2006): *Mol. Plant-Microbe Interact.* **20**: 72 ~ 81.
- HOWELL, C. R. et al. (2000): *Phytopathology* **90**: 248 ~ 252.
- KAKU, H. et al. (2006): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **103**: 11086 ~ 11091.
- KAZAN, K. and P. M. SCHENK (2007): *Induced Resistance for Plant Defence*, (WALTERS, D. et al., eds), Blackwell, Oxford, UK, p. 31 ~ 64.
- MARTINEZ, C. et al. (2001): *Plant Physiol.* **127**: 334 ~ 344.
- MATHESIUS, U. et al. (2003): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **100**: 1444 ~ 1449.
- MEYER, G. D. and M. HÖFTE (1997): *Phytopathology* **87**: 588 ~ 593.
- NÜRNBERGER, T. and V. LIPKA (2005): *Mol. Plant Pathol.* **6**: 335 ~ 345.
- PENNINCKX, I. A. M. A. et al. (1996): *Plant Cell* **8**: 2309 ~ 2323.
- PICARD, K. et al. (2000): *Plant Physiol.* **124**: 379 ~ 395.
- RON, M. and A. AVNI (2004): *Plant Cell* **16**: 1604 ~ 1615.
- ROTLAT, B. et al. (2002): *Plant J.* **32**: 1049 ~ 1055.
- 染谷信孝 (2005): 微生物の生物防除剤としての機能開発と普及課題 (土屋健一, 對島誠也編集), 日本植物病理学会バイオコントロール研究会, 東京, p. 66 ~ 78.
- TAKAHASHI, H. et al. (2006): *Phytopathology* **96**: 908 ~ 916.
- TAKENAKA, S. et al. (2003): *ibid.* **93**: 1228 ~ 1232.
- et al. (2006): *Mol. Plant Pathol.* **7**: 325 ~ 339.
- TRUMAN, W. et al. (2007): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **104**: 1075 ~ 1080.
- THUERIG, B. et al. (2006): *Physiol. Mol. Plant Pathol.* **67**: 180 ~ 193.
- UMEMURA, K. et al. (2004): *Phytopathology* **94**: 813 ~ 818.
- ZHANG, B. et al. (2002): *Mol. Plant Pathol.* **15**: 963 ~ 970.

登録が失効した農薬 (19.8.1 ~ 8.31)

掲載は、種類名、登録番号：商品名（製造者又は輸入者）登録失効年月日。

「殺虫剤」

● DEP 粒剤

9237: ネキリトン (三共アグロ) 07/08/13

● アセフェート水和剤

21326: ST オルトラン水和剤 (住化武田農薬) 07/08/04

● アセフェート・NAC 水和剤

21327: ST オルトランナック水和剤 (住化武田農薬) 07/08/04

● ビフェナゼートくん煙剤

21334: マイトコーネくん煙剤 (日産化学工業) 07/08/13

「殺菌剤」

● フェノキサニル粒剤

20661: BASF アチーブ粒剤 7 (日本農薬) 07/08/16

● アゾキシストロビン・フェノキサニル粉剤

20662: アミスターアチーブ粉剤 DL (日本農薬) 07/08/16

「除草剤」

● DCPA 乳剤

9609: クミアイ DCPA 乳剤 35 (クミアイ化学工業) 07/08/16

「植物成長調整剤」

● パクロブトラゾール粒剤

21323: ST スマレクト粒剤 (住化武田農薬) 07/08/04