

ミニレビュー

薬剤により誘導される植物の病害抵抗性[#]

仲 下 英 雄*

理化学研究所 中央研究所

(平成 14 年 8 月 7 日受理)

Chemically Induced Disease Resistance in Plants

Hideo NAKASHITA

Discovery Research Institute, RIKEN, 2-1 Hirosawa, Wako, Saitama 351-0198, Japan

Key words: disease resistance, systemic acquired resistance, salicylic acid, probenazole, brassinosteroid.

固定生活を営む植物は様々な環境ストレスにさらされており、病原菌の感染に対しては独特の自己防御系を発達させてきた。そのうちの一つである全身獲得抵抗性 (SAR) は、植物の免疫機構と呼べるもので、感染の情報を全身に伝えて健全部位においても新たな病原菌の侵入に備えるためのものである。これまでの研究から、病原菌の感染によりサリチル酸 (SA) 生合成が誘導され、さらに下流の NPR1 タンパク質を介して SAR が誘導されること、その結果として健全部位においても pathogenesis related (PR) タンパク質が蓄積すること等が明らかになっている。

SAR は親和・非親和の関係に依存せずに幅広い病原菌に対して比較的強い効果があることから、人為的に SAR を機能させる新しいタイプの病害防除が注目されている。このような観点から、SAR 誘導経路を活性化する薬剤が数種見いだされており (図 1)、その中には実際に農薬として実用化されているものもある。また、植物生理学的意義からも SAR に関する研究が多くの研究室で精力的に進められているが、これらの薬剤はその研究ツールとしても重要な役割を果たしている。このような薬剤が誘導する抵抗性は以下のような特徴をもつ；

- ① SAR と同様に幅広い病原菌に対して効果ある
- ② 効果がそれ自体の抗菌活性によらない
- ③ SAR の分子マーカー (酸性 PR タンパク質など) が植物体内で発現している

1. BTH, INA の作用機構

SAR 誘導化合物の作用機構については、タバコ・アラビドプシスに薬剤を処理した際の生理学的変化の解析等から研究が進められてきた。チバガイギー (現シンジェンタ) が開発した benzo (1,2,3) thiadiazole-7-carbothioic acid *S*-methyl ester (BTH) や 2,6-dichloroisonicotinic acid (INA) については 1990 年代に精力的な研究が行われた。BTH, INA はタバコ、アラビドプシスに種々の病害に対する抵抗性を誘導し、その際に PR タンパク質の蓄積を伴う。SA 分解酵素を導入したトランスジェニック植物 (NahG) でも効果を示し、SA の生合成を介さずに抵抗性を誘導することが明らかとなった。アラビドプシスの変異株を用いた解析から、BTH, INA の作用点は SA の蓄積と NPR1 の間にあることが示唆されている^{1,2)}。

2. PBZ の作用機構

イネいもち病防除剤として我が国で使用されてきた probenazole (PBZ) については 1970 年代後半からイネいもち病に対する作用機作が精力的に研究され、使用濃度では抗菌活性がない PBZ はイネに抵抗性を誘導することが示唆されていた。近年、タバコ、アラビドプシスを用いた分子レベルの解析から、PBZ とその代謝物 benzisothiazole (BIT) が誘導する抵抗性が SAR であることが示された。PBZ/BIT は、タバコではタバコモザイクウイルス (TMV)、タバコ野火病菌 (*Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*)、うどんこ病菌 (*Oidium lycopersici*)、アラビドプシスでは *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (Pst) DC3000, *Peronospora parastica* など、幅広い病原菌に対して病害抑制効

*第 27 回大会シンポジウムの講演者による解説。

*〒351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1

E-mail: nakashi@postman.riken.go.jp

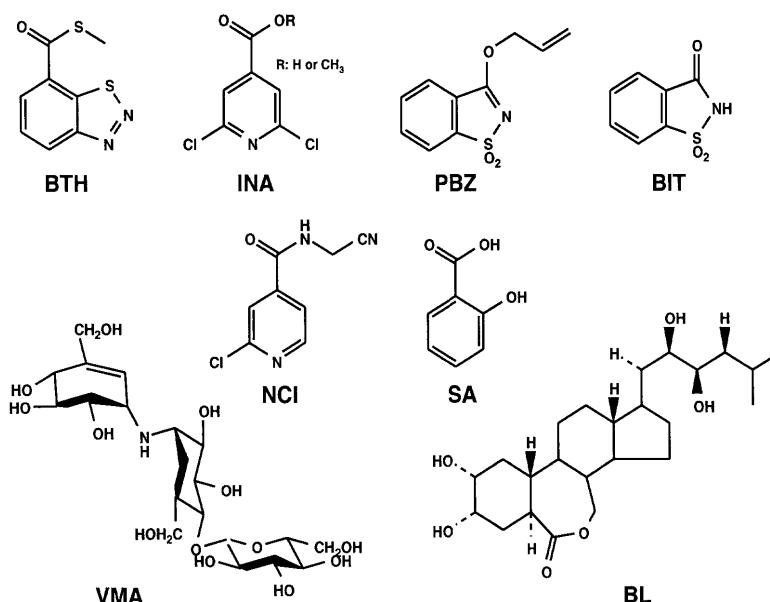


図1 抵抗性誘導化合物の構造

果を示した。さらに、PBZ/BIT 処理は PR 遺伝子の発現を誘導したことから、PBZ/BIT は SAR 誘導化合物の条件を満たすことが明らかとなった。PBZ/BIT が SA の合成・蓄積を誘導すること、また NahG 植物やアラビドプシスの変異株を用いた研究から、この抵抗性の誘導には SA および NPR1 が必要であることが明らかになり、PBZ/BIT の作用点は SAR 誘導経路中の SA より上流にあることが示された³⁾。

3. NCI の作用機構

N-Cyanomethyl-2-chloroisonicotinamide (NCI) はイネいもち病に効果があるが抗菌活性はないことが報告されており、その作用は植物に抵抗性を誘導することによると推定されていた。NCI のタバコに対する効果を検討した結果、TMV、野火病菌、うどんこ病菌に対して病害抑制効果を示し、また PR 遺伝子の発現も誘導されたことから、NCI は SAR 誘導活性があることが明らかとなった⁴⁾。この SAR 誘導活性はアラビドプシスにおいても確認された。タバコ、アラビドプシスを用いた生理学的・病理学的解析から、NCI は BTH や INA と同様に、SAR 誘導経路において SA と NPR1 タンパク質の間に作用する化合物であることが明らかとなった。

4. バリダマイシン A の抵抗性誘導効果

Validamycin A (VMA) はイネ紋枯病菌をはじめ種々の病害に有効な薬剤であるが、最近、武田薬品と東京農工大の研究グループにより、VMA の茎葉散布が *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* が起こす土壌伝染性維管束病であるトマト萎凋病の発病を抑制することが報告された⁵⁾。

これは抗菌活性によらないことから植物に抵抗性が付与された結果であることが推定され、VMA 処理がトマトに及ぼす効果が調べられた。その結果、VMA 処理により、トマト茎葉部でのサリチル酸の蓄積と PR-1, PR-2, PR-5 遺伝子の発現が認められ、SAR が誘導されていることが示唆されている。

5. ブラシノステロイドの病害抑制効果

ブラシノステロイド (BR) は、植物の生育において様々な重要な働きをする植物ホルモンである。また、低温耐性など環境ストレスにおいても働いていることが示唆されていることから、BR の活性本体と考えられるブラシノライド (BL) の病害ストレスに対する効果について検討を行った。BL を土壌に処理したイネは、イネいもち病およびイネ白葉枯病に対する抵抗性を示した。タバコにおいても、BL 処理は TMV、タバコ野火病菌、うどんこ病菌に対して抵抗性を誘導した。しかし、その病害抑制効果は SAR に比較して弱く、異なるメカニズムによる抵抗性であることが推定された。アラビドプシスを用いた解析から、この抵抗性の誘導は、SA を必要としないが NPR1 タンパク質を介する、しかし酸性 PR タンパク質の発現を伴わないことが示された。このように BL は幅広い病原菌に対する抵抗性を誘導し、また使用濃度では抗菌活性もないが、SAR とは異なる抵抗性を誘導することが明らかとなった⁶⁾。SAR とステロイドホルモンが誘導する抵抗性 (brassinosteroid-mediated disease resistance; BDR) の相関関係を調べる目的で、SAR と BDR を同時に誘導したところ両者は相加的に病害抑制効果を示し、これらの抵抗性が独立に病害に対して効果を発揮することが明らかとなった。

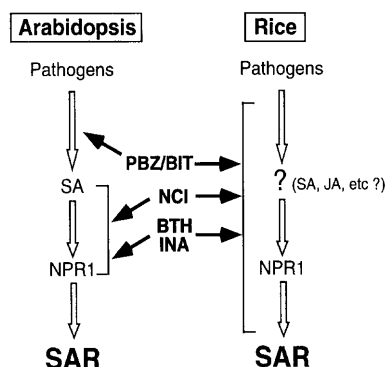


図2 SARの(推定)誘導経路

以上のように、双子葉植物では薬剤の SAR 誘導活性を評価する方法が確立されており、作用点についての知見を得ることができる。また、逆にこれらの化合物は植物の抵抗性の誘導機構の解析に利用されている。一方、単子葉植物のイネの SAR の誘導経路は不明であり、内生 SA レベルが高いことから抵抗性誘導における SA の関与に疑問が持たれている。しかし、最近イネにおいても NPR1 ホモログが同定され抵抗性に関与していることが示唆された。また、タバコやアラビドプシスに抵抗性を誘導する上記の化合物 BTH, PBZ/BIT, NCI, BL はイネにおいてもイネいもち病に対する抵抗性を誘導する。このことは、イネにもタバコ・アラビドプシスの SAR 誘導経路に働く因子が機能していることを強く示唆する(図2)。未だイネの SAR での SA の関与は不明であるが、これらの植物に類似の情報伝達経路

が存在している可能性がある。今後の SAR 誘導経路に関する研究の進展により、植物の自己防御機構の一層の理解とそれを利用した効果的な植物病害防除法の開発が期待される。

引用文献

- 1) P. Vernooij, L. Friedrich, P. Ahl-Goy, T. Staub and H. Kessmann: *Mol. Plant-Microbe Interact.* **8**, 228-234 (1995).
- 2) L. Friedrich, K. Lawton, W. Ruess, P. Masner, N. Specker, M. Gut Rella, B. Meier, S. Dincher, T. Staub, S. Uknes, J-P. Métraux, H. Kessmann and J. Ryals: *Plant J.* **10**, 61-70 (1996).
- 3) K. Yoshioka, H. Nakashita, D. Klessig and I. Yamaguchi: *Plant J.* **25**, 149-457 (2001).
- 4) H. Nakashita, M. Yasuda, M. Nishioka, S. Hasegawa, Y. Arai, M. Uramoto, S. Yoshida and I. Yamaguchi: *Plant Cell Physiol.* **43**, 823-831 (2002).
- 5) 石川 亮, Lee Han-Young, 本山高幸, 仲下英雄, 山口 勇, 白水健太郎, 寺岡 徹, 有江 力: 日本農薬学会第 26 回大会 講演要旨集, p. 153 (2001).
- 6) 安田美智子, 仲下英雄, 長谷川賢, 新田貴子, 浅見忠夫, 吉田茂男, 山口 勇: 日本植物生理学会 2002 年度年会 講演要旨集, p. 155 (2002).

略歴

仲下英雄

生年月日: 1964 年 3 月 28 日

最終学歴: 東京大学大学院農学系研究科博士課程修了
研究テーマ: 植物の免疫システムのメカニズムの解明, パイオテクノロジーによる新機能植物の創生

趣味: 観劇, 釣り