解説

有用根圏微生物により誘導される植物の全身抵抗性

百 町 満 朗

岐阜大学農学部

(平成 10 年 8 月 20 日受理)

Systemic Resistance in Plants Induced by Beneficial Rhizosphere Microorganisms

Mitsuro HYAKUMACHI

Faculty of Agriculture, Gifu University, Yanagido 1-1, Gifu 501-1193, Japan

はじめに

植物の根や根圏から分離される細菌や菌類の中には植物の生育を顕著に促進するものがあり、それぞれ植物生育促進根圏細菌 (plant growth-promoting rhizobacteria: PGPR)¹⁻⁴⁾、植物生育促進菌類 (plant growth-promoting fungi: PGPF)⁵⁻¹⁷⁾ と呼ばれている。有用根圏微生物であるこれら PGPR や PGPF は植物の生育を促進するのみならず、各種の土壤病害を抑制することも知られている^{1,3-7,9-11,13-23)} が、興味深いことに土壤病害に加えて地上部病害も抑制することが明らかになってきた²⁴⁻³⁷⁾。すなわち PGPR や PGPF の病害抑制機構に植物への全身抵抗性の誘導が関わっていることが見いだされてきており近年特に注目されている。事実、1997 年 10 月に札幌で開かれた国際 PGPR ワークショップの全発表数 107 題の 17% にあたる 18 題が誘導抵抗に関するものだった。一般的に、自然土壤で育てた植物は殺菌した土壤で育てたものに比べて病気に対しより抵抗的であるとされる。また、最近ではコンポスト土壤のような発病抑制土壤で植物を育てると植物に抵抗性が誘導されるとの報告もある^{38,39)}。これらは、発病抑制とくに誘導抵抗に関わる微生物が自然土壤中に存在することを示唆しているとともに、植物の全身抵抗性は、単一の有用微生物のみならずある種の微生物コミュニティによっても誘導されることを意味しており、改めて“土作り”の重要性が伺われて興味深い。ここでは、有用根圏微生物により誘導される植物の全身抵抗性に関して、まだ萌芽的な状態にすぎないが我々の研究室で得られた PGPF による結果を中心に紹介する。

I. 植物の生育を促進する有用根圏微生物の例

これまでに報告されている植物の生育を促進する有用根圏微生物としては、細菌では *Agrobacterium paspali*, *Azotobacter putida*, *Bacillus pumilus*, *Bacillus subtilis*, *Bacillus* sp., *Flavomonas oryihabitans*, *Pseudomonas fluorescense*, *P. putida*, *Serratia marcescens*, *Streptomyces* sp.⁴⁰⁻⁴⁶⁾ が、また菌類では *Fusarium roseum*, *Phytophthora parasitica*, 非病原性 *Rhizoctonia solani*, 2 核 *Rhizoctonia* AG-F, AG-K, *Rhizopus nigricans*, sterile black fungus, sterile dark fungus, sterile red fungus, *T. harzianum*, *Trichoderma koningi*, *T. viridae*, 等が知られている^{5,6,7,11-13,17,47-49)}。PGPF は数種の土壤菌類の中から見いだされているがその種類は限られており、また PGPR に比べそれらの報告事例も数例あるにすぎない。これまでに報告されている PGPR や PGPF は、植物の根圏・根面に定着する能力 (根圏定着能力; rhizosphere competence) の高いものが多い^{2-4,17,23,32)}。根圏定着能力が高いことは PGPR や PGPF が生物防除要員となりうる有望な特性の一つと考えられている。我々の研究室でコウライシバ、コムギ、トウモロコシ、ナスおよびピーマンの根圏と根面から菌類を分離し高い生育促進能力を持つ PGPF を探索したところ、興味深いことにコウライシバから分離された菌類に顕著な生育促進効果を示すものが多く見いだされた^{9,10,14-16)}。最終的に 32 菌株が選抜されたが、その内訳は *Phoma* 12 菌株 (37.5%), *Trichoderma* 9 菌株 (28.1%), *Fusarium* 5 菌株 (15.6%), *Penicillium* 4 菌株 (12.5%), *Mucor* 1 菌株 (3.1%) および *sterile* 1 菌株 (3.1%) だった。これらのうち一番多かった *Phoma* は菌そう形態からいずれも同じグループに属すると思われるがまだ種名は同定できていな

い、*Trichoderma* の 9 菌株は *T. aureoviridae*, *T. hamatum*, *T. harzianum*, *T. inhamatum*, *T. viridae* の 5 種から構成されていたが、一方 *Fusarium* の 5 菌株はいずれも *F. equiseti* であった。また *Penicillium* の 1 菌株は *P. simplicissimum* と同定された。これらの生育促進効果の例を挙げると茎葉重の対照比でベントグラスに 9.1 倍、ライグラスに 4.4 倍、トマトに 5.1 倍という結果を得ている^{9,10}。また、PGPF の生育促進効果は通常生育初期の幼苗個体に顕著に現れるが、*Phoma* や sterile 菌を用いたコムギの実験では開花期（播種後 10 週目）から種子成熟期（14 週目）に至るまでの長期間にわたって生育促進効果が持続する結果も得られている¹⁴。PGPF の根面定着能力は用いた植物の種類と PGPF との組み合わせで異なり、例えば *Phoma* のある菌株はコムギ、オオムギ、ライグラス、キュウリの根によく定着するのにトマトとダイズには定着しない。

II. 有用根圏微生物による病害抑制

前述したようにこれまでに報告されている PGPR や PGPF はいずれも各種土壌病害に対して高い発病抑制効果を示している。病原菌との組み合わせで異なったもののコウライシバから分離した PGPF も *Pythium aphanidermatum*, *P. irregulare*, *Rhizoctonia solani*, *Sclerotium rolfsii*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis*, *F. oxy.* f. sp. *cucumerinum*, *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, *Cochliobolus sativus* に対して、顕著な発病抑制効果がみられている^{9,10,23}。

III. 有用根圏微生物による誘導抵抗

微生物を植物に処理することで植物に抵抗性を誘導する試みは既に 19 世紀初頭から行われてきており、25 種以上の作物で認められている。多くは病原菌が用いられてきた。すなわち、予め少量の病原菌を接種した後に同じ病原菌を多量に接種したときに抵抗性がみられることが多い。この現象は動物で知られている“免疫”現象と似ていることから、植物の系でも“免疫”という言葉が使われることもある。現在では病原菌以外に非病原菌、弱病原菌、根圏・根面微生物、内生菌、菌根菌など各種の微生物が用いられている。

コウライシバから分離した *Phoma*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Penicillium*, sterile の各 2 菌株づつ（計 10 菌株）の含菌大麦粒（BGI）、菌糸体および培養ろ液（CF）をキュウリの地下部に接種後、キュウリ炭そ病菌（*Colletotrichum orbiculare*）を本葉第 2 葉に接種し、出現病斑数と病斑面積を測定し PGPF による植物への全身抵抗性の誘導の有無を調べた。その結果、*Trichoderma* の BGI を除きいずれの菌株の接種源を用いても顕著な病気抑制がみられ、PGPF による抵抗性誘導が認められた³¹。このようにコウライシバ

から分離した PGPF では用いた全ての菌株で誘導抵抗がみられたが、PGPR では用いた細菌のわずかに 6.4%しか誘導抵抗を示さないことが報告されている³⁵。コウライシバから分離した PGPF と同様にこれまでに各国から報告された PGPF がいずれも誘導抵抗を示すかは不明だが、興味深い。石破らはキュウリ根圏から分離した菌類のキュウリ炭そ病に対する誘導抵抗能を調べたが、誘導抵抗を示す菌類の割合は 1.9~2.4%と低かったとしている⁵⁰。ごく最近、2 核 *Rhizoctonia* や *Trichoderma* が植物に誘導抵抗をもたらすとの報告がでてきた^{51~53}。これら 2 核 *Rhizoctonia* や *Trichoderma* には植物生育促進能を持った菌株もあり、また生物防除要員と見なされているものも多い^{17,48,49}。今後、植物生育促進能を持ったこれらの菌の植物への抵抗性誘導の有無を調べてみる必要があろう。

コウライシバから分離した PGPF の誘導抵抗の持続期間はキュウリ炭そ病に対し温室で 9 週間、圃場で 6 週間と長期にわたった³³。また、これら PGPF は炭そ病以外にキュウリ斑点細菌病（*Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans*）やキュウリつる割病（*F. oxy.* f. sp. *cucumerinum*）にも抵抗性を誘導した²⁶。このように PGPF による誘導抵抗は地上部病害や地下部病害、また、菌類病から細菌病におよんだが、これは一度抵抗性が誘導された植物は病害の種類（ウイルス病、細菌病、および菌類病）に関係なく抵抗性を示すというこれまでに知られている誘導抵抗の特性と一致している。

IV. 有用根圏微生物による誘導抵抗の機構

1. 有用根圏微生物の根面定着と誘導抵抗

PGPR や PGPF はそれらが植物の根に定着することにより、あるいはそれらの代謝物により抵抗性を誘導する。根への定着性の高い PGPF では BGI の接種形態で処理した場合、PGPF の着生率が高いほど誘導抵抗の割合も高く、両者の間に正の相関が見られる³²。また、これらの BGI をオートクレーブ処理した場合は抵抗性が誘導されない。このことは、これらの PGPF が根に定着する過程で何らかのエリシターが産生されることを示唆している。定着性の PGPF はキュウリの表皮や皮層外部に定着する²³。PGPF による根への定着割合は用いたキュウリ品種で異なり、PGPF は炭そ病に抵抗性の品種よりも感受性の品種に高率に定着した³³。定着能が低い PGPF を用いても抵抗性は誘導されるが、これらの菌では根への定着率と誘導抵抗の間にはなんら関係がみられない。しかし、定着能の低い PGPF も高い PGPF と同様にそれらの CF を処理することで抵抗性が誘導されることから、これらの菌が土壌や根の周辺を生育する間に産生されたエリシター物質が植物に抵抗性を誘導したと考えられる。

2. 抵抗性が誘導された植物体上での病原菌の発芽・感染阻害

PGPF を処理するとキュウリの葉上での *C. orbiculare* 胞子の発芽率が著しく減少するとともに、付着器からの感染菌糸数も著しく少なくなる^{25,26,54}。他の研究例でも知られているように抵抗性が誘導された植物ではある種の抗菌物質が産生され、それによって胞子発芽や感染菌糸の産生が阻害されているものと思われる。さらに、PGPF を処理した植物では病原菌が感染しようとする部位にリグニンの集積が認められている^{54,55}。リグニン化に伴い病原菌は感染した細胞外に成長できず病斑進展は抑制される。

3. 有用根圏微生物処理に伴う各種抵抗反応関連酵素の発現

PGPR や PGPF をキュウリの根に処理するとこれまでに抵抗反応に関連する酵素として知られているパーオキシダーゼ (PO)、ポリフェノールオキシダーゼ (PPO)、キチナーゼ、 β -1,3-グルカナーゼ、フェニルアラニンアンモニアリアーゼ (PAL) などの各種の防衛代謝関連酵素類の発現が認められる場合がある^{25,54}。PGPF 処理により PO は炭そ病菌の挑戦接種後のほぼ3日目から6日目にかけてピークとなりその後は減少した。しかし6日目以降でも無処理に比べると高い値を維持した。PPO は6日目にピークとなりその後は減少した。挑戦接種後の6日目は病斑進展が最大になるときであり、病斑進展が減少するとともに PO や PPO 活性が減少したことを考えると、PO や PPO は抵抗性が誘導された植物での病斑進展の制御に重要な役割を持つことが示唆される。PAL 活性は挑戦接種後の6日まで顕著にみられたが9日目以降は減少し無処理とほぼ同様のレベルとなった。このように PAL においても PO や PPO と同様に活性の増加・減少の時期が病斑進展の増加・減少と良く符合した。また、PAL 活性が防御反応機構の一つと考えられているリグニン化と密接に関連することが示唆された。さらに、加水分解酵素であるキチナーゼや β -1,3-グルカナーゼは、多くの植物で病原菌の感染後に全身的に集積することが知られているが、PGPF 処理によりこれらキチナーゼと β -1,3-グルカナーゼの活性が挑戦接種後3日~6日目以降に顕著にみられている⁵⁴。

4. 有用根圏微生物の産生するエリシター物質

これまでに PGPR の産生するシデロフォアや抗生物質あるいは細胞壁中のリポポリサッカライドなどがエリシターとして作用することが知られている^{30,34,56~58}。前述したように PGPF の CF 中には抵抗性を誘導するエリシター物質が含まれていることが明らかになった。そこで、CF に熱、蛋白除去、脂質除去、透析などの各種処理を行いエリシター物質の特定を試みた。その結果、耐熱性で蛋白を含まない MW12,000 以上の多糖を中心とした画分に高いエリシター活性が認められた^{25,54,55}。

5. PGPF の CF を処理した植物からの活性酸素生成

病原菌の感染や虫害、傷害、高低温、乾燥、光などの様々な環境ストレスを受けた植物組織が、急激な活性酸素を生成するという現象（オキシダティブバースト）が知られており、近年植物の生体防御の面から注目されている^{59~61}。オキシダティブバーストは病原体の生長を直接抑制するとともに植物の細胞壁を強める役割も知られているが、とくに防御代謝関連酵素の遺伝子発現やファイトアレキシン合成を誘導するシグナル中間体として働いている可能性が重要視されている。そこで、PGPF の CF の各画分をタバコのカルスとキュウリ果実に処理しエリシター活性と活性酸素生成およびリグニン化との関係を調べた。はじめに PGPF の *Phoma*, *Trichoderma*, *Fusarium*, *Penicillium*, sterile のそれぞれ2菌株の CF をタバコカルスに処理した結果、*Trichoderma* の1菌株を除きいずれも高い活性酸素生成が認められた⁵⁵。とくに *Penicillium simplicissimum* の菌株 GP172 では他の菌株の100倍以上の活性があった。そこで次に GP172 の CF の各画分を調製したタバコのカルスとキュウリ果実に処理した結果、MW12,000 以上の多糖を中心とした画分を用いたときにタバコのカルスでは処理後30分に、またキュウリ果実からは処理後15分に顕著な活性酸素生成が認められた。一方、キュウリ果実からは脂質各分を用いたときにも処理後40分に顕著な活性酸素生成が現れた。このように活性酸素生成は用いた植物種とエリシター物質の違いにより異なることが認められた。さらに、これらの画分を処理したキュウリの胚軸に炭そ病菌を接種したところ、MW12,000 以上の画分と脂質画分で顕著なりグニン集積がみられた。すなわちエリシター活性と活性酸素生成およびリグニン化との間には相互に密接な関係があることが明らかになった。

おわりに

現代は環境保全の立場から、病害防除に関しても従来の殺菌効果一辺倒に頼った農薬の使用に批判が多い。一方、病原菌に直接的に殺菌効果を示すのではなく、植物側の抵抗性を増強させて間接的に病害を防除する薬剤が開発されている。プロベナゾール、フェムリゾン、メタラキシル、ホセチルが知られているが、前2者はいもち病に、また、後2者はべと病、疫病などの病害に対し植物に抵抗性を付与する。プロベナゾールとフェムリゾンはこれらがイネ体内に吸収されるといもち病菌の感染により抵抗性が誘導され、その結果抗菌性物質が生成されいもち病が抑制される。最近では“植物免疫”⁶²の考えを基盤に、植物に全身的な抵抗性を獲得させる“plant activator”と呼ばれる化学物質の開発が盛んである⁶³。“plant activator”とは、それを植物に処理することでサリチル酸やジャスモン酸が合成され、その結果、全身誘導抵抗性遺伝子 (SAR 遺伝子) の発現が促

され、リポキシゲナーゼ、パーオキシダーゼ、キチナーゼなどの各種の防衛関連酵素が活性化し、植物の抵抗性を増強させる化学物質である。これまでにある化学物質が“plant activator”とみなされるためには以下の三つの基準が必要とされる。それらは、(1) 病原菌に対し直接的な抗菌作用がないこと、(2) “病原菌による誘導抵抗”で得られるのと同じスペクトラムの病気に抵抗性を誘導すること、(3) “病原菌による誘導抵抗”で植物体に認められるのと同じ生化学的変化がこれら化学物質を処理したときにも生じること、である。病原菌を用いたときに生じる全身的誘導抵抗発現においては、サリチル酸がシグナル伝達物質として中心的な役割を担うとする報告が多い^{64,65)}。一方、サリチル酸以外にも SAR 遺伝子の発現をもたらす化学物質が知られてきた。これまでにサリチル酸と機能的アナログを示すイソニコチン酸の誘導体 2,6-dichloroisonicotinic acid とベンゾチアゾール系化合物 7-acyl-benzo-1,2,3-thiadiazole derivatives が“plant activator”としてみだされておられ、これらがサリチル酸と同様に植物体に生化学的変化をもたらす各種の感染特異的蛋白質 (PR 蛋白質; pathogenesis-related protein) を集積するとされる。“plant activator”は従来の農薬の概念とは根本的に異なっており、これにより農薬開発は全く新しい時代を迎えるのかも知れない。新たな“plant activator”の探索が今後精力的に行われるであろう。

一方、前述したように微生物、とくに病原菌を植物に処理することで植物に免疫を与える試みは既に 60 年以上も前から行われてきた。現在では病原菌以外に非病原菌、弱病原菌、根圏・根面微生物、内生菌、菌根菌など各種の微生物が用いられている。微生物により植物体に抵抗性が付与されていることは、自然界では当たり前に行っている現象なのかも知れない。通常、病原菌を用いたときの抵抗性誘導の効果は他の微生物を用いたときよりも高く安定しているが、植物の抵抗性誘導のために病原菌をほ場に導入することは病原菌の拡散をもたらす恐れがあり現実的ではない。最近、病原菌以外の有用微生物 (PGPR, PGPF, 非病原菌、菌根菌、その他) を用いた誘導抵抗の研究が次第に盛んになってきたが、有用微生物による誘導抵抗と“病原菌による誘導抵抗”とを区別するために従来の“病原菌による誘導抵抗”は“クラシック・システム (classic system)”またはクラシカル・システム (classical system)”と呼ばれることがある。クラシック・システムは有用微生物を用いたときの誘導抵抗の現象やその機構の比較に用いられている。例えば、クラシック・システムで得られる誘導抵抗と有用微生物を用いたときの誘導抵抗の違いとして処理部位における壊死反応 (褐変現象) の有無がある。すなわち、クラシック・システムでは壊死反応を伴うのに有用微生物を用いたときには壊死反応を伴わないことが多い。また、クラシック・システムでは前述したようにサリチル酸の集

積に伴って各種の PR 蛋白質が集積し抵抗性が生ずることが誘導抵抗の主な機構と考えられているのに対し、有用微生物による誘導抵抗の機構は必ずしもこれと同じではない。PGPR を処理し抵抗性が誘導された植物の中にはサリチル酸は集積されず、また、PR 蛋白質も発現しない例もある^{66,67)}。サリチル酸の代わりにジャスモン酸が全身抵抗誘導発現のシグナル伝達物質であるとの報告もある⁶⁸⁾。植物の病害防御手段は多岐にわたっているのかも知れない。PGPF による誘導抵抗機構を明かにするには今後 PGPF 処理に伴う植物体内での生化学的変化をより詳細に調べる必要がある。ところで、サリチル酸は全身抵抗誘導発現のシグナル伝達物質として中心的な役割を担うとされているが、これを植物に直接処理しても局所的には抵抗性が誘導されるものの全身的な誘導はもたらさない⁶⁹⁾。一方、活性酸素が全身的抵抗誘導シグナルとして機能していることが近年多く報告されている。本稿で示したように多くの PGPF の CF が顕著な活性酸素生成をもたらした。また CF 中の活性酸素生成画分とエリシター活性画分とは一致しており、さらにこれらの画分がリグニンを集積した。各種微生物の CF の活性酸素生成能を調べることで植物に抵抗性を誘導する有望な生物防除要員を探索することが可能になるかも知れない。今後、PGPR や PGPF による誘導抵抗に活性酸素がどのように関わっているのか明らかにする必要がある。

引用文献

- 1) J. W. Kloepper, J. Leong, M. Teintze, & M. N. Schroth: *Nature* **286**, 885 (1980)
- 2) J. W. Kloepper, M. N. Schroth, & T. D. Miller: *Phytopathology* **70**, 1078 (1980)
- 3) J. Leong: *Annu. Rev. Phytopathol.* **24**, 187 (1986)
- 4) M. N. Schroth & J. Hancock: *Annu. Rev. Microbiol.* **35**, 453 (1981)
- 5) Y.-C. Chang, Y.-C. Chang, R. Baker, O. Kleifeld & I. Chet: *Plant Disease* **70**, 145 (1986)
- 6) M. Dewan & K. Sivasithamparam: *Trans. Br. Mycol. Soc.* **91**, 687 (1988)
- 7) M. Dewan & K. Sivasithamparam: *Mycol. Res.* **93**, 156 (1989)
- 8) A. Gamiel & J. Katan: *Phytopathology* **81**, 494 (1991)
- 9) 百町満朗: 植物生育促進菌類について, 植物防疫 **48**, 252, (1994)
- 10) M. Hyakumachi: *Soil Microorg.* **44**, 53 (1994)
- 11) D. L. Lindsey & R. Baker: *Phytopathology* **57**, 1262 (1967)
- 12) B. Sneh, M. Zeidan, M. Ichilevich-Auster & I. Barash: *Can. J. Bot.* **64**, 2372 (1986)
- 13) J. B. Speakman & W. Kruger: *J. Plant Dis. Protection* **91**, 391 (1984)
- 14) M. B. Shivanna, M. S. Meera & M. Hyakumachi: *Can. J. Microbiol.* **40**, 637 (1994)
- 15) M. B. Shivanna, M. S. Meera, K. Kageyama & M. Hyakumachi: *Mycoscience* **36**, 25 (1995)
- 16) M. B. Shivanna, M. S. Meera, K. Kageyama & M. Hyakumachi: *Mycoscience* **36**, 25 (1995)

- kumachi: *Mycoscience* **37**, 163 (1996)
- 17) R. Baker: "The Rhizosphere and Plant Growth," ed. by D. L. Keister & P. B. Cregan, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 221-228, 1991
 - 18) P. Ahl, C. Voisard & G. Defago: *J. Phytopathol.* **116**, 121 (1986)
 - 19) E. W. Stutz, G. Defago & H. Kern: *Phytopathology* **76**, 181 (1986)
 - 20) J. M. Gardner, J. L. Chandler, & A. W. Feldman: *Plant Soil* **77**, 103 (1984)
 - 21) D. M. Weller: *Annu. Rev. Phytopathol.* **26**, 379 (1988)
 - 22) M. Ichielevich-Auster, B. Sneh, Y. Koltin & I. Barash: *Phytopathology* **75**, 1080 (1985)
 - 23) M. B. Shivanna, M. B., M. S. Meera & M. Hyakumachi: *Crop Protection* **15**, 497 (1996)
 - 24) S. Alstrom: *J. Gen. Appl. Microbiol.* **37**, 495 (1991)
 - 25) M. Hyakumachi: Proceedings of "The Fourth International Workshop on Plant Growth-Promoting Rhizobacteria," ed. by A. Ogoshi, K. Kobayashi, Y. Homma, F. Kodama, N. Kondo & S. Akino, pp. 164-169, 1997
 - 26) N. Koike, K. Kageyama & M. Hyakumachi: Proceedings of "The Fourth International Workshop on Plant Growth-Promoting Rhizobacteria," ed. by A. Ogoshi, K. Kobayashi, Y. Homma, F. Kodama, N. Kondo & S. Akino, pp. 277-280, 1997
 - 27) M. Leeman, J. A. van Pelt, F. M. den Ouden, M. Heinsbroek, P. A. H. M. Bakker & B. Schippers: *Phytopathology* **85**, 1021 (1995)
 - 28) L. Liu, J. W. Kloepper & S. Tuzun: *Phytopathology* **85**, 695 (1995)
 - 29) L. Liu, J. W. Kloepper & S. Tuzun: *Phytopathology* **85**, 843 (1995)
 - 30) M. Maurhofer, C. Hase, P. Meuwly, J.-P. Metraux & G. Defago: *Phytopathology* **84**, 139 (1994)
 - 31) M. S. Meera, M. B. Shivanna, K. Kageyama & M. Hyakumachi: *Phytopathology* **84**, 1399 (1994)
 - 32) M. S. Meera, M. B. Shivanna, K. Kageyama & M. Hyakumachi: *Crop Protection* **14**, 123 (1995)
 - 33) M. S. Meera, M. B. Shivanna, K. Kageyama & M. Hyakumachi: *Eur. J. Plant Pathol.* **101**, 421 (1995)
 - 34) R. van Peer, G. J. Niemann & B. Schippers: *Phytopathology* **81**, 728 (1991)
 - 35) G. Wei, J. W. Kloepper & S. Tuzun: *Phytopathology* **81**, 1508 (1991)
 - 36) G. Wei, J. W. Kloepper & S. Tuzun: *Phytopathology* **86**, 221 (1996)
 - 37) T. Zhou & T. C. Paulitz: *J. Phytopathol.* **142**, 51 (1994)
 - 38) D. Zhang, W. A. Dick & H. A. J. Hoitink: *Phytopathology* **86**, 1066 (1996)
 - 39) D. Zhang, Y. Han, W. A. Dick, K. R. Davis & H. A. J. Hoitink: *Phytopathology* **88**, 450 (1998)
 - 40) Z. Abbas & Y. Okon: *Soil Biol. Biochem.* **25**, 1075 (1993)
 - 41) C. H. Canaday: *Plant Disease* **75**, 969 (1991)
 - 42) P. J. Singh & R. S. Mehrotra: *Plant Soil* **56**, 475 (1980)
 - 43) C. P. Chanway & L. M. Nelson: "The Rhizosphere and Plant Growth," ed. by D. L. Keister & P. B. Cregan, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, p. 365, 1991
 - 44) W. J. Howie & E. Echandi: *Soil Biol. Biochem.* **15**, 127 (1983)
 - 45) G. Y. Yuen & M. N. Schroth: *Phytopathology* **76**, 176 (1986)
 - 46) J. O. Becker & R. J. Cook: *Phytopathology* **78**, 778 (1988)
 - 47) Y. Narita & T. Suzui: *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* **57**, 301 (1991)
 - 48) A. R. Harris, D. A. Schisler & M. H. Ryder: *Soil Biol. Biochem.* **25**, 909 (1993)
 - 49) K. Siwek, A. R. Harris & E. S. Scott: *J. Phytopathol.* **145**, 417 (1997)
 - 50) 石破知加子・谷利一・宇田川俊一・戸正勝・村田雅彦: *日菌報* **20**, 220 (1979)
 - 51) B. Sneh: 私信
 - 52) L. Xue, P. M. Charest & S. H. Jabaji-Hare: *Phytopathology* **88**, 359 (1998)
 - 53) Y. Elad: 私信
 - 54) M. B. Shivanna, M. S. Meera & M. Hyakumachi: "Advance in Biological Control of Plant Diseases," ed. by T. Wenhua, J. Cook & A. Rovira, China Agricultural University Press, Beijing, China, pp. 175-184, 1996
 - 55) N. Koike, K. Kageyama, M. Hyakumachi, S. Tsuyumu, H.-J. Park & N. Doke: Proceedings of "The Fourth International Workshop on Plant Growth-Promoting Rhizobacteria," ed. by A. Ogoshi, K. Kobayashi, Y. Homma, F. Kodama, N. Kondo & S. Akino, pp. 269-272, 1997
 - 56) G. Defago & D. Haas: *Soil Biochemistry Vol. 6*. Marcel Dekker, Inc., New York, pp. 249-291, 1990
 - 57) J. Laville, C. Voisard, C. Keel, M. Maurhofer, G. Defago & D. Haas: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **89**, 1562 (1992)
 - 58) M. Leeman, J. A. van Pelt, F. M. Den Ouden, M. Heinsbroek, P. A. H. M. Bakker & B. Schippers: *Phytopathology* **85**, 1021 (1995)
 - 59) N. Doke: *Physiol. Plant Pathol.* **23**, 345 (1983)
 - 60) Y. Kondo, F. Hanawa, T. Miyazawa & J. Mizutani: "Mechanisms of Plant Defence Responses," ed. by B. Fritig & M. Legland, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, pp. 148-151, 1993
 - 61) P. Wojtaszek: *Chem. J.* **322**, 681 (1997)
 - 62) J. Kuc: *Bioscience* **32**, 854 (1982)
 - 63) H. Kessmann, T. Staub, C. Hoffmann, T. Maetzke, J. Herzog, E. Ward, S. Uknes & J. Ryals: *Annu. Rev. Phytopathol.* **32**, 439 (1994)
 - 64) T. P. Delanay, S. Uknes, B. Vernooij, L. Friedrich, K. Weymann, D. Negrotto, T. Gaffney, M. Gut-Rella, H. Kessmann, E. Ward & J. Ryals: *Science* **266**, 1247 (1994)
 - 65) G. De Meyer & M. Hofte: *Phytopathology* **87**, 588 (1997)
 - 66) E. Hoffland, C. M. J. Pieterse, L. Bik & J. A. van Pelt: *Physiol. Mol. Plant Pathol.* **46**, 309 (1995)
 - 67) C. M. Pieterse, S. C. M. van Wees, E. Hoffland, J. A. van Pelt & L. C. van Loon: *Plant Cell* **8**, 1225 (1996)
 - 68) L. C. van Loon, P. A. H. M. Bakker & C. M. J. Pieterse: Proceedings of "The Fourth International Workshop on Plant Growth-Promoting Rhizobacteria," ed. by A. Ogoshi, K. Kobayashi, Y. Homma, F. Kodama, N. Kondo & S. Akino, pp. 50-57, 1997