

TMV 감염에 의한 고추의 역병 저항성 유도

이성희 · 이주연 · 차재순*
충북대학교 농과대학 농생물학과

Induction of Resistance by TMV Infection in *Capsicum annuum* Against *Phytophthora* Blight

Seung-Hee Lee, Ju-Yeon Lee and Jae-Soon Cha*

Department of Agricultural Biology, Chungbuk National University, Cheongju 360-763, Korea

ABSTRACT: Induction of systemic acquired resistance (SAR) against phytophthora blight and pathogenesis-related (PR) protein accumulation by TMV infection in pepper plant (*Capsicum annuum* cv. Nockwang) were examined to understand the mechanism of the systemic acquired resistance in pepper plant. The zoospore suspension of *Phytophthora capsici* was inoculated on stem of pepper plant in which TMV-pepper strain had been inoculated on fully expanded upper leaves, and the phytophthora blight incidence was examined. Both disease severity and lesion length of phytophthora blight were much smaller in TMV pre-inoculated pepper plant than in uninoculated control plant. The phytophthora blight incidence was decreased about 50% in the TMV pre-inoculated pepper, compared to the uninoculated control plant at 10 days after *P. capsici* inoculation. Accumulation of PR1 and PR5 proteins in intercellular fluid of TMV-inoculated and uninoculated upper leaves were monitored by immuno-blot with tobacco PR1b and PR5a antibody during induction of SAR. PR1 and PR5 were detected from 24 hours after TMV inoculation in both TMV-inoculated and uninoculated upper leaves, and increased rapidly in TMV-inoculated leaves until the leaves were defoliated. PR5 could be detected up to 20 days after TMV inoculation in uninoculated upper leaves. These results suggest that TMV infection induces SAR against phytophthora blight in pepper plant, and that PR proteins are accumulated very rapidly during induction of SAR and maintained for quite long time in pepper plant.

Key words: systemic acquired resistance, phytophthora blight, TMV, PR protein, pepper plant (*Capsicum annuum*).

식물에 병원체가 침입하면 저항성이 유도되어 그 후에 침입하는 같거나 유사한 종류의 병원체에 대해 저항성을 나타내는 현상이 오래전부터 알려져 왔으며, 이 현상을 식물의 유도저항성(induced resistance) 또는 획득저항성(acquired resistance)이라 한다(14, 16, 18). 이러한 식물의 유도저항성은 식물병원체 외에 여러 가지 다양한 생물적, 화학적 유도원에 의해 유도되는 것으로 알려져 있으며(7, 10, 16), 유도원이 처리된 앞에서 획득되는 국부획득저항성(local acquired resistance; LAR)과 식물체 전신에서 획득되는 전신획득저항성(systemic acquired resistance; SAR)으로 구분하기도 한다(10, 12, 16). 또한 일부 생장촉진 근권세균(plant growth promoting rhizobacteria; PGPR)에 의해 유도되는 저항성을 전신유도저항성(induced systemic resistance; ISR)이라고 부르며, 식물병원체에 의한 전형적인 전신획득저항성과는 다른 기작에 의해 저항성이 유도되는 것으로

보고되고 있다(7, 8, 9, 11).

유도원의 자극에 의해 식물체 전신에서 유도되는 전신 획득저항성(SAR)은 바이러스, 세균, 곰팡이를 포함한 넓은 범위의 병원체에 효과적이며, 오래 지속되고, 양적인 저항성이며, 다양한 생물적, 화학적 유도원에 의해 유도되고, PR(pathogenesis-related) 단백질 유전자를 포함한 일련의 유전자 발현을 동반하는 것으로 알려져 있다(10, 14, 16). 유도원의 자극에 의해 전신획득저항성을 유도하는 식물체내의 신호물질의 본질을 밝히기 위한 많은 연구결과 salicylic acid(SA)가 매우 중요한 역할을 하는 것으로 보고되었으나(3, 13), 여러 실험적 증거가 SA 보다 먼저 작용하는 아직 밝혀지지 않은 전신획득저항성 유도신호가 존재할 것으로 생각되고 있다(14).

병원체의 침입 후 또는 그와 유사한 자극 후에 식물에 축적되는 것으로 알려진 PR 단백질은 식물의 병에 대한 저항성 발현에 중요한 역할을 하며, "전신획득저항성 단백질(SAR protein)"이라고 불리우기도 한다(11, 17, 18, 19). 이러한 PR 단백질은 주로 식물의 세포간극과 액포

*Corresponding author.

에 축적되며, 지금까지 11개의 단백질 family가 알려져 있고, 그 중에 PR-1, PR-2(β -1,3-glucanase), PR-3(chitinase), PR-4, 그리고 PR-5(osmotin)은 항미생물 활성(antimicrobial activity)을 가진 것으로 알려져 있다(14, 17).

전신획득저항성을 유도하는 식물의 저항성 유도신호의 동정과 저항성 유도기작에 대한 연구와 함께 최근에는 전신획득저항성 유도물질을 병 방제에 이용하고자 하는 연구가 활발하게 이루어지고 있다. 특히 여러 가지 식물에서 다양한 병원체에 대한 전신획득저항성을 유도하는 물질로 알려진 benzothiadiazole(BTH)은 상업화를 위하여 포장시험중인 것으로 알려져 있으며, 이러한 물질은 식물방어활성제(plant defense activator)로 불리며 기존의 살균제의 단점을 보완할 수 있어 새로운 병 발생억제제로서 크게 각광을 받을 것으로 예상된다(5, 14).

고추는 우리나라에서 가장 중요한 채소작물의 하나로 재배기간중 여러 가지 병이 발생하여 피해를 주는데 그 중에서도 *Phytophthora capsici*에 의한 역병은 고추 연작지대를 중심으로 매년 큰 경제적 손실을 가져오고 있다. 이러한 고추 역병에 대해 비병원성 균주를 병원성 균주와 동시에 또는 병원성 균주 접종전에 처리할 때 저항성이 유도되며(16), 비단백질 아미노산인 β -aminobutyric acid (BABA)를 지상부에 살포하거나 뿌리를 그 용액에 침지할 때 강력한 저항성이 유도되는 것으로 보고되었다(15).

본 연구에서는 고추의 상위잎에 전신획득저항성 유도원으로 잘 알려진 담배 모자이크바이러스(TMV)를 접종하고 줄기에 역병균을 접종한 후 발생하는 역병 발생량을 대조구와 비교하여 TMV 감염에 의한 고추의 역병에 대한 전신획득저항성을 확인하며, 고추의 전신획득저항성 유도와 일부 PR 단백질의 축적과의 관계를 immunoblot를 통해 알아보았다.

재료 및 방법

고추재배 및 TMV 접종. 고추 품종 녹광(*Capsicum annuum* cv. Nockwang)은 충북대학교 유리온실에서 직경 14 cm 비닐포트에 상업용 상토를 이용하여 8~9엽기까지 키운후 본 연구에 사용하였다. 연구에 사용된 TMV는 강원대학교 자원생물환경학부 식물바이러스 실험실에서 분양받은 TMV pepper strain(1)을 담배(*Nicotiana tabacum* cv. SR1)에서 증식시키고 감염된 담배잎을 수확하여 -70°C 초저온냉동고(deep freezer)에 보관후 사용하였다. 유도원으로서 TMV에 감염된 담배잎 1g에 10 ml의 20 mM 인산완충액(potassium phosphate buffer, pH 7.0)을 첨가하여 마쇄후 완전히 전개된 고추의 상위잎 3장에 카보랜덤(carborandum)을 사용하여 접종하였다.

고추 역병균 접종. 고추 역병균의 유주포자 조제 및 접종은 Sunwoo 등(15)의 방법을 따랐다. *Phytophthora capsici* pc1 균주를 oatmeal agar(Difco, USA)에서 7~14일 배양후, 적당량의 멸균수를 평판에 붓고 4°C에 30분 그리고 상온에 30분 두어 방출된 유주포자를 회수하여 혈구계수기로 포자농도를 $10^{4.5}$ /ml로 조정하여 사용하였다. TMV 접종 4일 후에 지표면로부터 약 2~3 cm 위의 고추줄기에 화장용 cotton pad의 절반을 parafilm으로 묶고, 여기에 준비된 포자현탁액 2 ml를 적서주어 접종하였다.

역병 발생량 조사. 역병의 발생량은 2가지 기준으로 조사하였다. 첫째로 발병도(disease severity)를 Sunwoo 등(15)의 기준에 따라 0=정상, 1=줄기에 병반이 보이기 시작하면서 약간 시듦, 2=전체의 30~50%가 병듦, 3=전체의 50~70%가 병듦, 4=전체의 70~90%가 병듦, 5=완전고사의 6단계로 구분하여 역병 접종후 매 2일 간격으로 조사하였다. 둘째로 병반길이(lesion length)를 조사하였는데 줄기에 부착한 솜으로부터 진전된 병반 끝까지의 길이를 측정하였다. 또한 마지막 역병 발생량 조사 후 지상부의 생체중을 측정하여 비교하였다. 본 실험에는 처리당 9주의 고추를 사용하였으며, 각 고추의 발병도, 병반길이, 그리고 생체중을 반복으로 하여 통계분석에 이용하였으며, 동일한 방법으로 독립된 실험을 2회 실시하였다.

PR 단백질 추출. TMV를 고추잎에 접종후 시간별로 TMV 접종엽 및 상위 비접종엽 3장을 채취하여 20 mM 인산완충액(pH 7.0)을 세포간극에 진공주입(vacuum infiltration)한 후 고추잎의 표면에 묻은 물기를 제거하고 2,000×g로 5분간 원심분리하여 세포간극액(intercellular fluid)을 회수하였으며, 이 용액을 -20°C에 보관하여 PR 단백질 추출액으로 사용하였다. 추출된 세포간극액의 전체 단백질농도는 protein assay ESL kit(Boehringer Mannheim, Germany)를 사용하여 측정하였다.

PR 단백질 검출. 회수된 세포간극액으로부터 PR-1 및 PR-5 단백질을 담배의 PR1b와 PR5a의 항혈청(4)을 이용한 immuno-blot를 통하여 검출하였다. 약 9 ug 세포간극 단백질을 Mini-protein II(Bio-Rad, USA)의 단백질 전기영동장치를 이용하여 SDS-PAGE를 수행하였고, polyacrylamide gel의 단백질을 nitrocellulose membrane(Hybond-C, Ameshaim, USA)으로 옮긴 후 Cooksey 등(2)의 방법에 따라 immuno-blot를 수행하였다. SDS-PAGE에는 15% separating gel를 사용하였다.

결 과

TMV에 의한 역병 발생억제. TMV가 접종된 고추잎은 TMV 접종 약 3일 후부터 국부적인 괴사반점(necrotic

spot)이 나타나기 시작하여 전체 잎이 마르면서 접종 4~5일 후에 고추로부터 탈락하였다. TMV를 전접종한 고추와 TMV를 전접종 하지 않은 고추에서의 역병 발생량을 비교한 결과 TMV를 전접종하지 않는 고추에서는 역병균 접종 후 6일째 부터 역병의 병징이 나타나기 시작하였으며 10일후에는 발병도가 약 4로서 70~90%가 병들었으나, TMV를 전접종한 고추에서는 역병균 접종 8일째 부터 병징이 나타나기 시작하였으며 10일후에도 발병도가 약 1로 고추에 병징이 나타나기 시작하거나 약간 시든 정도로 TMV 전접종에 의해 역병의 발생량이 크게 감소함을 알 수 있었다(Fig. 1, 2). 출기에 나타난 역병의 병반길어도 TMV를 전접종하지 않는 고추에서 보다 TMV를 전접종한 고추에서 훨씬 작았다. 이러한 결과는 두 번의 독립된 실험에서 같은 경향이였다(Table 1). 역병접종 10일 째에 조사한 지상부 생체중은 TMV를 전접종한 고추에서 약 30% 높아서 역시 TMV를 전접종한

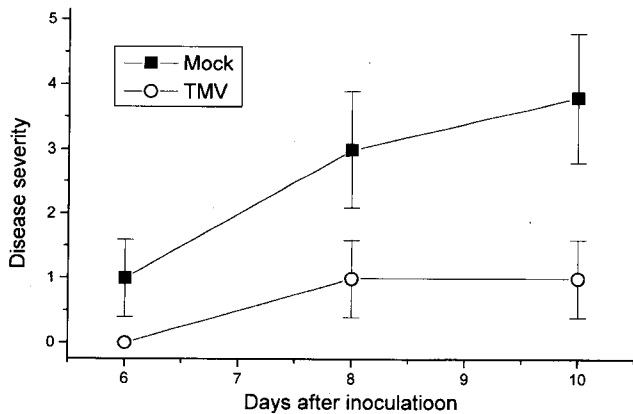


Fig. 1. Time course of phytophthora blight disease severity on TMV-inoculated (TMV) and uninoculated (Mock) control pepper plant.

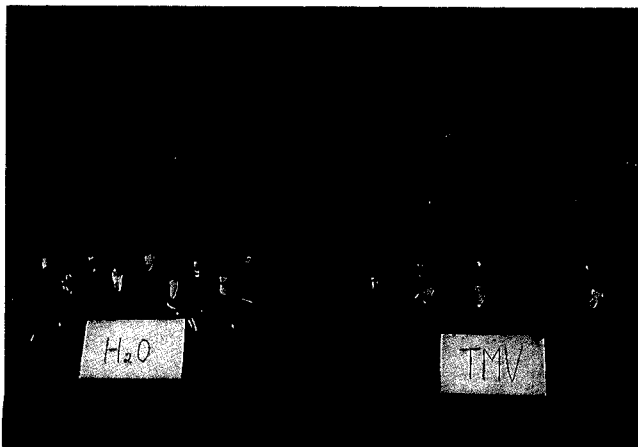


Fig. 2. Phytophthora blight symptoms on TMV-inoculated (TMV) or uninoculated (H₂O) control pepper plant. H₂O means in fact mock inoculation in this picture.

고추에서 역병의 발생량이 적었음을 나타내 주고있다 (Table 1).

PR 단백질 축적. TMV 접종 후 TMV 접종엽과 TMV 접종 상위엽으로부터 경과시간별로 세포간극액을 추출하여 약 9 ug의 세포간극 단백질을 SDS-PAGE로 분리하여(Fig. 3) nitrocellulose membrane으로 옮긴 후 PR 단백질의 생성을 담배 PR 단백질의 항혈청으로 immuno-blot을 통하여 검출해 본 결과, 약 25 kDa 및 17 kDa 크기의 단백질이 각각 담배의 PR5a와 PR1b 항혈청과 특이적으로 반응하였다(Fig. 4, 5, 6, 7). 이들 두 단백질은 접종엽과 접종상위엽에서 동일하게 TMV 접종

Table 1. Reduction of phytophthora blight by pre-inoculation of TMV

Treatment	Disease severity*		Lesion length (cm)*		Fresh Wt. (g)*
	1st exp.	2nd exp.	1st exp.	2nd exp.	2nd exp.
Mock	3.8±1.0 [#]	4.2±0.8	8.4±1.7	6.7±1.1	7.2±1.8
TMV	1.0±0.6	1.9±1.4	4.0±2.2	1.7±2.1	10.9±1.6
Significance	**	**	**	**	**

*: Disease severity, lesion length of phytophthora blight and fresh wt. of above ground part of pepper plant were examined at 10 days after *P. capsici* inoculation.

** : significantly different between mock and TMV at 0.01 level by analysis of variation (ANOVA).

[#] : mean±standard deviation of nine plants.

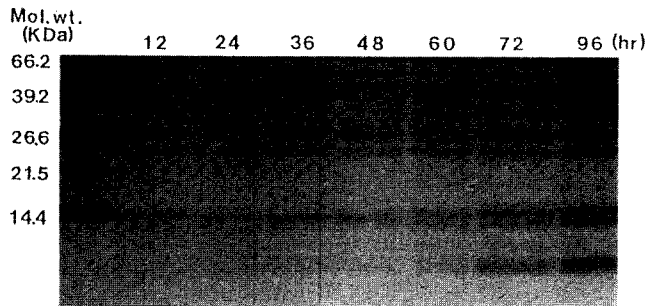


Fig. 3. SDS-PAGE of intercellular fluidal protein obtained from TMV-inoculated leaves of pepper plant. About 9 ug of the protein was separated in 15% polyacrylamide gel and the gel was stained with 0.05% Coomassie brilliant blue.

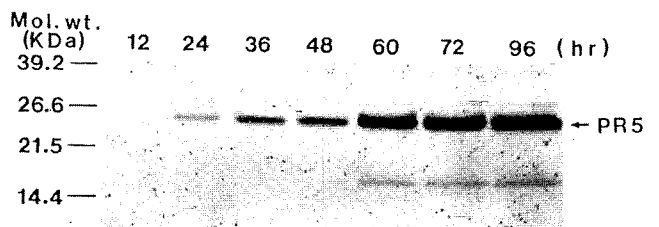


Fig. 4. Time course of PR5 accumulation in intercellular space of TMV-inoculated leaves of pepper plant. PR5 was detected by immuno-blot with tobacco PR5a antibody after SDS-PAGE of intercellular protein with 15% separating gel.

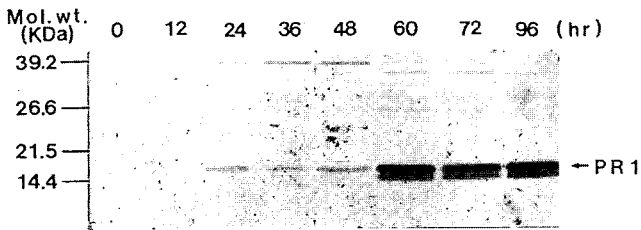


Fig. 5. Time course of PR1 accumulation in intercellular space of TMV-inoculated leaves of pepper plant. PR1 was detected by immuno-blot with tobacco PR1b antibody after SDS-PAGE of intercellular protein with 15% separating gel.

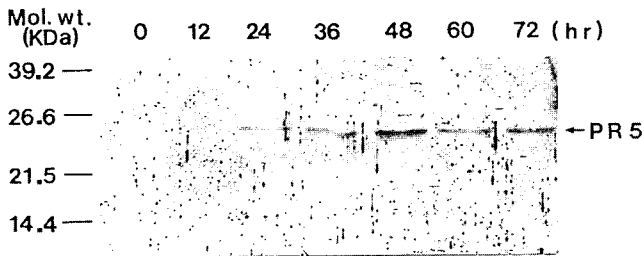


Fig. 6. Time course of PR5 accumulation in intercellular space of upper leaves of TMV-inoculated pepper plant. PR5 was detected by immuno-blot with tobacco PR5a antibody after SDS-PAGE of intercellular protein with 15% separating gel.

24시간 후부터 검출되기 시작하였으며, TMV 접종엽에서는 시간이 경과함에 따라 그 양이 증가하였는데 특히, 접종 60시간 후에는 급격히 증가함을 알 수 있었고, 잎이 탈락하는 시기인 96시간까지 계속 증가하였다(Fig. 4, 5). TMV 접종 상위엽에서는 TMV 접종엽보다 검출되는 양은 현저히 적었으나, 접종 24시간 후부터 검출되기 시작하여 시간경과에 따라 그 양이 크게 증가하지는 않으나 일정하게 계속 유지되었으며(Fig. 6, 7), PR5의 경우 실험을 종료한 접종 20일 후까지 계속 검출되었다(Fig. 8).

고 찰

고추잎에 TMV를 전접종하고 4일 후 줄기에 역병균을 접종한 고추에서 TMV를 전접종하지 않은 고추에서 보다 역병 발생량이 크게 감소하였는데, 이는 접종된 TMV가 고추잎에 침입하여 괴사병반을 형성하는 동안 생긴 저항성 유도신호가 고추 전신에 퍼져 유도된 전신 획득저항성(SAR) 때문이라고 생각된다. TMV는 담배에서 강력한 전신획득저항성 유도원으로 잘 알려져 있으며, 담배-TMV는 식물의 PR 단백질 및 전신획득저항성 기작을 밝히는데 가장 흔히 사용되어 온 재료이다(14).

고추의 역병에 대한 유도저항성은 고추 역병균인 *P. capsici*의 비병원성균주와 β -aminobutyric acid에 의해 유도되는 것으로 보고 되었는데(6, 15), 비병원성 균주를

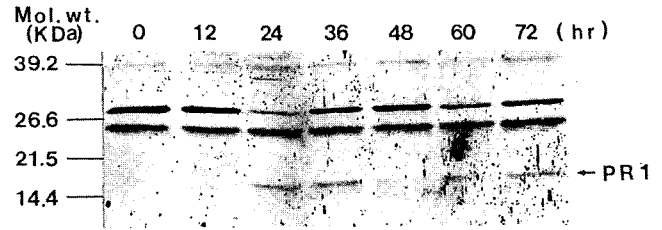


Fig. 7. Time course of PR1 accumulation in intercellular space of upper leaves of TMV-inoculated pepper plant. PR1 was detected by immuno-blot with tobacco PR1b antibody after SDS-PAGE of intercellular protein with 15% separating gel.

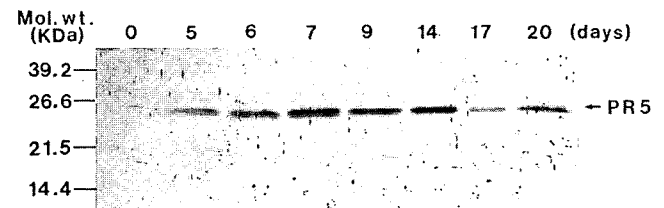


Fig. 8. Time course of PR5 accumulation in intercellular space of upper leaves of TMV-inoculated pepper plant. PR5 was detected by immuno-blot with tobacco PR5a antibody after SDS-PAGE of intercellular protein with 15% separating gel.

의한 유도저항성은 유도원인 비병원성 균주를 병원균을 접종한 동일한 장소인 뿌리 또는 줄기에 처리하였으며, β -aminobutyric acid 경우 고추의 지상부에 살포하거나 고추뿌리를 그 용액에 침지하여 저항성을 유도하였는데, β -aminobutyric acid는 고추에 흡수되어 고추체내에서 이동하는 물질로 생각되고 있기 때문에(15), 이들 두 경우는 유도원이 저항성이 유도되는 부위에서 작용한 결과라고 생각된다.

TMV를 접종한 접종엽과 접종하지 않은 상위엽에서 TMV 접종 24시간 후부터 각각 담배의 PR1b와 PR5a와 특이적으로 반응하는 25 kDa과 17 kDa의 두 개 단백질이 검출되기 시작하였는데, 크기와 검출양상으로 보아 이들은 각각 고추의 PR5와 PR1 단백질 혹은 고추의 PR5와 PR1 단백질 family의 하나로 생각된다. 이들 단백질은 TMV 접종엽에서 TMV 접종 60시간 후부터 그 양이 크게 증가하였는데, 이 시기는 TMV 접종엽에서 병징이 나타나기 시작하는 시기이다. 또한 이들 단백질은 TMV 접종 24시간 후부터 접종엽과 접종 상위엽에서 동시에 검출되기 시작하였는데, 이는 TMV 감염에 따라 매우 빠른 시간내에 식물체 전신으로 저항성 유도신호가 전달됨을 의미한다. 이미 보고된 역병에 대한 유도저항성 연구에서 저항성을 유도하기 위해 유도원을 최소한 병원균 접종 1일전에 처리해야 한다는 결과(6, 15)와 비교 해보면, 그 24시간이 저항성 유도신호가 전신으로 이동하여 저항성 관련 유전자산물을 만드는데 필요한 시간이라는 점을 반영하고 있다고 생각된다. 또한 본 연구의

결과로서 PR5 단백질은 접종 20일후까지 접종 상위엽의 세포간극에서 검출될 수 있었는데, 이 점은 식물의 전신 획득저항성의 특성중의 하나인 저항성이 오래 지속된다는 성질을 나타내고 있다고 생각된다.

Immuno-blot에 나타난 밴드의 강도로 보면 PR1은 PR5에 비해 상대적으로 적은양이 검출되었으며, 특히 접종 상위엽의 세포간극액으로부터 PR1 단백질을 검출하기 위하여 blot membrane를 기질 용액에서 매우 오랜시간(약 18~24시간) 반응시켰다. 이러한 오랜시간 동안의 반응은 membrane에 상대적으로 많이 존재하는 다른 단백질에 비특이적으로 결합한 항체에 의해 다른 단백질 밴드를 나타내게 한 것으로 생각되며(Fig. 7), 추출된 세포간극액에는 담배 PR1b 항체와 반응하는 PR1 단백질이 매우 적은양 존재한다는 점을 암시하고 있다고 생각된다. 이 결과는 다른 PR 단백질에 비해 PR1의 아미노산 구성이 식물종간에 많은 차이가 있다고 알려져 있기 때문에 고추의 PR1이 사용한 담배의 PR1b 항체와 반응력이 약해서인지, 또는 본 연구에서는 세포간극액의 단백질만을 사용하였기 때문에 세포질 또는 액포에 더 많은 PR1 단백질이 존재하기 때문인지, 또는 PR1이 적은 양 생성되기 때문인지 확실하지 않다.

본 연구에 사용된 고추 녹광과 TMV-pepper strain은 담배-TMV에서 처럼 TMV가 고추에서 식물의 전형적인 전신 획득저항성을 유도하는 강력한 저항성 유도원으로 작용하기 때문에, 고추에서 전신 획득저항성 유도 신호물질의 동정, 저항성 관련 유전자 발현유도, 전신 획득저항성 유도 신호전달체계의 동정등, 고추의 전신 획득저항성 기작을 연구하는데 좋은 재료가 될 것으로 생각된다.

요 약

고추에 있어서 전신 획득저항성 및 전신 획득저항성과 PR 단백질 축적과의 관계를 알아보기 위하여 TMV-pepper strain을 고추 잎에 접종하고, 4일 후 고추 역병균 *P. capsici*를 고추 줄기에 접종 후 역병 발생량을 비교하였다. TMV를 전접종한 고추에서는 TMV를 전접종하지 않은 고추에서보다 역병 발생량이 크게 감소하였는데, TMV를 전접종한 고추에서 역병 발병도와 병반길이는 역병접종 10일째에 TMV를 전접종하지 않은 고추의 약 50% 수준이었다. 담배의 PR1b와 PR5a 항혈청을 이용하여 immuno-blot으로 추적한 고추의 PR1과 PR5 단백질은 TMV 접종엽과 접종 상위엽에서 TMV 접종 24시간후부터 세포간극에서 동시에 검출되기 시작하였다. PR1과 PR5 단백질은 TMV 접종엽에서는 TMV 접종 4~5일 후 잎이 탈락할 때까지 그 양이 크게 증가하였다. PR5는 TMV 접종 상위엽에서 그 양이 계속 증가하지는 않았지만 실험종료일인 TMV 접종 20일 후까지 검

출되었다. 이러한 결과는 고추에서 TMV 감염에 의해 역병에 대한 전신 획득저항성이 유도되며, 전신 획득저항성이 유도되는 동안 매우 빠르게 고추 전신에서 PR 단백질의 생성이 유도되고, 생성된 PR 단백질들이 오래동안 유지됨을 암시하고 있다.

감사의 말씀

본 연구는 한국과학재단지정 지역협력연구센터인 충북대학교 첨단원예기술개발연구센터의 연구비 지원(과제번호:96-15-13-99-A-3)에 의해 수행된 결과의 일부입니다. TMV pepper strain을 분양해 주신 강원대학교 최장경 교수님과 담배 PR1b와 PR5a 항혈청을 분양해 주신 Serge Kauffmann 박사님께 심심한 감사를 드립니다.

참고문헌

1. 최장경, 박영섭, 김정옥, 박은경 1989. 고추에서 분리한 담배 모자이크 바이러스의 생물학적 특성. 한국식물병리학회지 5: 331-336.
2. Cooksey, D. A., Azad, H. R., Cha, J.-S., and Lim, C.-K. 1990. Copper resistance gene homologs in pathogenic and saprophytic bacterial species from tomato. *Applied and Environmental Microbiology* 56: 431-435.
3. Delaney, T. P., Uknes, S., Vernooij, B., Friedrich, L., Weymann, K., Negrotto, D., Gaffney, T., Gut-Rella, M., Kessmann, H., Ward, E., and Ryals, J. 1994. A central role of salicylic acid in plant disease resistance. *Science* 266: 1247-1250.
4. Dorey, S., Baillieux, F., Pierrel, M.-A., Saindrenan, D., Fritig, B., and Kauffman, S. 1997. Spatial and temporal induction of cell death, defense genes, and accumulation of salicylic acid in tobacco leaves reacting hypersensitively to a fungal glycoprotein elicitor. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 10: 646-655.
5. Glrath, J., Volrath, S., Knauf-Beiter, G., Hengy, G., Beckhove, U., Kogel, K., Staub, T., Ward, E., and Kessmann, H. 1996. Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. *Plant Cell*. 8: 629-643.
6. Hwang, B. K., and Kim, E. S. 1992. Protection of pepper plants against *Phytophthora* blight by an avirulent isolate of *Phytophthora capsici*. *Korean J. Plant Pathol.* 8: 1-7.
7. Hoffland, E., Pieterse, C. M. J., Bik, L., and van Pelt, J. A. 1995. Induced systemic resistance in radish is not associated with accumulation of pathogenesis-related proteins. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 46: 309-320.
8. Kloepper, J. W., Tuzun, S., and Kuc, J. A. 1992. Proposed definitions related to induced disease resistance. *Biocontrol Sci. Technol.* 2: 349-351.
9. Liu, L., Kloepper, J. W., and Tuzun, S. 1995. Induction of systemic resistance in cucumber against *Fusarium* wilt by

- plant growth-promoting Rhizobacteria. *Phytopathology* 85: 695-698.
10. Malamy, J., Sanchez-Casas, P., Hennig, J., Guo, A., and Klessig, D. F. 1996. Dissection of the salicylic acid signaling pathway in tobacco. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 9: 474-482.
 11. Pieterse, C. M. J., van Wees, S. C. M., Hoffland, E., van Pelt, J. A., and van Loon, L. C. 1996. Systemic resistance in *Arabidopsis* induced by biocontrol bacteria is independent of salicylic acid accumulation and pathogenesis-related gene expression. *Plant Cell* 8: 1225-1237.
 12. Ross, A. F. 1961. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants. *Virology* 14: 340-358.
 13. Shulaev, V., Silverman, P., and Raskin, I. 1997. Airborne signalling by methyl salicylate in plant pathogen resistance. *Nature* 385: 718-721.
 14. Sticher, L., Mauch-Mani, B., and Metraux, J. P. 1997. Systemic acquired resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 35: 235-270.
 15. Sunwoo, J. Y., Lee, Y. K., and Hwang, B. K. 1996. Induced resistance against *Phytophthora capsici* in pepper plants in response to DL- β -amino-n-butyric acid. *European J. Plant Pathology* 102: 663-670.
 16. Uknes, S., Winter, A. M., Delaney, T., Vernooij, B., Morse, A., Friedrich, L., Nye, G., Potter, S., Ward, E., and Ryals, J. 1993. Biological induction of systemic acquired resistance in *Arabidopsis*. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 6: 692-698.
 17. van Loon, L. C., Gerritsen, Y. A. M., and Ritter, C. E. 1987. Identification, purification, and characterization of pathogenesis-related proteins from virus-infected Samsun NN tobacco leaves. *Plant Mol. Biol.* 9: 593-609.
 18. van Wees, S. C. M., Pieterse, C. M. J., Trijssenaar, A., Van't Westende, Y. A. M., Hartog, F., and Van Loon, L. C. 1997. Differential induction of systemic resistance in *Arabidopsis* by biocontrol bacteria. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 10: 716-724.
 19. Ward, E. R., Ukenes, S. J., Williams, S. C., Dincher, S. S., Wiederhold, D. L., Alexander, D. C., Ahl-Goy, P., Metraux, J.-P., and Ryals, J. A. 1991. Coordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired resistance. *Plant Cell* 3: 1085-1094.

(Received May 28, 1998)