

# リゾバクテリアによって誘導される全身誘導抵抗性 (ISR) のメカニズム

長谷 修\*\*\*, Corné Pieterse\*, Leendert C. Van Loon\*

Shu Hase, Corné Pieterse, and Leendert C. Van Loon  
Mechanisms of Rhizobacteria-Mediated Induced Systemic Resistance

## Abstract

Some of non-pathogenic rhizosphere bacteria reduce disease by activating a resistance mechanism in the plant called rhizobacteria-mediated induced systemic resistance (ISR). Rhizobacteria-mediated ISR resembles classic pathogen-induced systemic acquired resistance (SAR) in that both types of induced resistance render uninfected plant parts more resistant towards a broad spectrum of plant pathogens. In contrast to SAR, ISR induced by *Pseudomonas fluorescens* WCS417r functions independently of salicylic acid accumulation and pathogenesis-related gene activation. Mutant analyses showed that this ISR follows a novel signalling pathway in which components from the plant hormones jasmonic acid (JA) and ethylene response are successively engaged to trigger a defensive state that, like SAR, is controlled by the regulatory factor NPR1. To investigate the role of JA and ethylene in ISR, their production was monitored in ISR-expressing plants. Neither local nor systemic levels of JA and ethylene production changed upon induction of ISR. Therefore, we postulate that ISR is mediated via an increase in the plant's sensitivity to JA and ethylene. Interestingly, ISR-expressing plants show an increase in ACC-oxidase activity, providing a greater potential to produce ethylene after pathogen infection. In addition, ISR is associated with the potentiation of specific JA-inducible genes, resulting in an enhanced level of their expression after pathogen infection. These results suggest that ISR-expressing plants are primed to express ethylene- and JA-dependent defenses more efficiently upon pathogen infection.

Key words: *Pseudomonas fluorescens*, Arabidopsis, defence signalling, ethylene, jasmonic acid, salicylic acid

はじめに

ある種の非病原性リゾバクテリアが根に生息した植物は、病原体の攻撃に対する

---

\* Section Phytopathology, Faculty of Biology, Utrecht University, Utrecht, The Netherlands

\*\* 東北大学大学院農学研究科 Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University, 981-8555, Sendai, Japan.

抵抗性を誘導する。この抵抗性は全身誘導抵抗性 (ISR) と呼ばれ、菌類、バクテリア、そしてウイルスを含む多くの種類の病原体に対して効果が認められている。ISR は、これまでよく知られている全身獲得抵抗性(SAR)と表現型は似ているが、それにいたるシグナル伝達は異なっていることがわかってきた。リゾバクテリアが引き金となる誘導抵抗性のシグナル伝達を知ることは、誘導抵抗性の新たなメカニズムを知る上で興味深い。さらに、SARと組み合わせた複合的な防除効果も期待されつつある。ここでは、リゾバクテリアの*Pseudomonas fluorescens* WCS417rが引き金となるISRの分子メカニズムを中心に、これまでわかってきたことを紹介したい。

## 1. リゾバクテリアが引き金となる全身誘導抵抗性(ISR)

植物は、病原体の攻撃から守るためにいくつかの誘導性の防御機構を備えている。最もよく研究が進められている誘導性の防御反応は、壊死をともなう病原体の接種によって活性化されるもので、その植物体の非感染部位が広範囲の病原体の種類に対して抵抗的になる。このタイプの抵抗性は、全身獲得抵抗性(SAR)と定義されており (Ross,1961)、さまざまな植物と病原体の組み合わせで報告されている (Hammerschmidt and Kuc, 1995, Ryals et al., 1996; Sticher et al., 1997 ; Hammerschmidt, 1999)。

植物の根圏、根表面に生息しているリゾバクテリアの中には、土壌中で栄養物の競合、シデロフォアが関与したイオンの競合や抗生物質の分泌によって土壌伝染性病原体と直接拮抗し、結果として植物の成長を促進させることがある(Bakker et al., 1991)。また、興味深いことに、リゾバクテリアは、根表面に生息し植物の葉などの地上部を攻撃する病原体の増殖を抑制するものがある。つまり、バクテリアと病原体との直接の拮抗ではなく、リゾバクテリアと植物の根での相互作用の結果、抵抗性が植物体全体に誘導されたことを意味している。このタイプの抵抗性は全身誘導抵抗性(ISR)と呼ばれ、カーネーション、キュウリ、ダイコン、タバコ、トマト、そして、アラビドプシスなどの多くの植物種において報告されている (Van Loon et al., 1998)。特に、アラビドプシスは、リゾバクテリアの *Pseudomonas fluorescens* WCS417r を根に処理することで、病原性バクテリアの *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 (*Pst* DC3000) と *Xanthomonas campestris* pv. *amoracia*、菌類では、*Fusarium oxysporum* f. sp. *raphani* と *Peronospora parasitica* に対して誘導抵抗性を示すことがわかってきた (Pieterse et al., 1996; Van Wees et al., 1997; J. Ton, unpublished results)。これらの病原に対する抵抗性は、病徴の抑制と病原体の増殖の阻害によって評価することができ、実験モデル植物のアラビドプシスでこの ISR 現象がみられることは、その誘導メカニズムを分子レベルで詳細に解析することを可能にした。

## 2. ISR のシグナル伝達経路

### 2-1. サリチル酸に依存しないシグナル伝達経路

壊死誘導性の病原体による SAR の特徴は、サリチル酸が増加し (Malamy et al.,1990;

Métraux et al., 1990)、それに続いて感染特異的タンパク質遺伝子 (*PR*) が活性化することである(Van Loon, 1997; Ward et al.,1991)。細菌のサリチル酸加水分解酵素遺伝子 (*nahG*) を発現させ、サリチル酸を蓄積できなくした NahG 形質転換植物は、SAR が誘導されず、*PR* の活性化も阻止されたことから、SAR のシグナル伝達はサリチル酸に依存することが明らかにされた(Gaffney et al.,1993)。アラビドプシスにおいても、SAR に至る過程でサリチル酸が蓄積し *PR* が活性化される(Uknes et al., 1993; Cameron et al., 1994; Mauch-Mani and Slusarenko,1994)。NahG 形質転換体を用いた解析から、アラビドプシスでも SAR のシグナル伝達はサリチル酸に依存していることが明らかにされた(Lawton et al., 1995)。また、サリチル酸を与えても *PR* が活性化されない *npr1* 変異体は、抵抗性を誘導できなかった。よって、SAR は NPR1 にも依存した(Cao, et al.,1994)。

SAR とは対照的に、WCS417r を根に処理したアラビドプシスの ISR は、サリチル酸の蓄積や、*PR* の活性化を伴わない。また、WCS417r を根に処理した NahG 形質転換体は、*Pst* DC3000 に対して抵抗性を誘導した。よって ISR のシグナル伝達は、サリチル酸には依存しないことがわかった。(Pieterse et al., 1996 ; Van Wees et al., 1997)。

## 2-2. ジャスモン酸、エチレン応答に依存するシグナル伝達経路

SAR のシグナル伝達は植物ホルモンのジャスモン酸とエチレンには依存しない。一方、WCS417r を処理したアラビドプシスの ISR は、ジャスモン酸とエチレンに依存する成分、ならびに NPR1 に依存した (Pieterse, et al., 1998)。すなわち、ジャスモン酸に依存できない *jar1-1* 変異体とエチレンに依存できない *etr1-1* 変異体、ならびに *npr1-1* 変異体は、それぞれ WCS417r を根に処理しても *Pst* DC3000 に対する抵抗性を誘導できなかった。さらに、シグナル伝達の経路を知るためにメチルジャスモン酸を *jar1-1*、*etr1-1* と *npr1-1* 変異体に処理したところ、どの変異体も抵抗性を誘導できなかったが、エチレンの前駆体である 1-アミノシクロプロパン-1-カルボキシレート(ACC)を処理すると *jar1-1* 変異体は抵抗性を誘導し、残る *etr1-1* と *npr1-1* 変異体は抵抗性を誘導できなかった。

よって、WCS417r によって誘導される ISR のシグナル伝達は、順にジャスモン酸とエチレンによって応答する成分に依存し、さらにその下流で、SAR と同様に NPR1 に依存する経路をたどっていると考えられた (図 1 ; Pieterse, et al., 1998)。NPR1 は、SAR のシグナル伝達経路ではその下流で *PR* の活性化を導くが、ISR のシグナル伝達経路では *PR* を活性化しない(Cao et al.,1994; Pieterse et al., 1998)。つまり、SAR 関連遺伝子あるいは、まだ未知の ISR 関連遺伝子の発現が、それぞれ上流の経路に依存して、NPR1 から異なる調節を受けていると考えられる。

## 2-3. ISR と SAR のシグナル伝達は競合しない

サリチル酸は、ジャスモン酸依存の反応を抑制することがある(Reymond and Farmer, 1998; Pieterse and Van Loon, 1999)。ISR と SAR はともに NPR1 によって調節されることと合わせて考えると、ジャスモン酸応答に依存の ISR とサリチル酸依存の SAR が互いにどの程度干渉するのかという疑問がわく。そこで、Van Wees et al., (2000)は両

シグナル伝達のクロストークについて解析した。すなわち、ISR を誘導する WCS417r を根に処理し、SAR を誘導する非病原性遺伝子(*avrRpt2*)が導入された *Pst* DC3000 を葉に処理したところ、そのアラビドプシスはそれぞれ単独に処理した植物に比べむしろ抵抗性が強まった。一方、SAR を誘導できない NahG 形質転換体、あるいは ISR を誘導できない *etr1*、*jar1* 変異体は、WCS417r と *Pst* DC3000 (*avrRpt2*)を同時に処理しても抵抗性が強くならなかった。さらに、SAR のマーカー遺伝子である *PR-1* の発現量は、ISR と SAR の両方を発現している植物と SAR のみを発現している植物との間に差がなかった。すなわち、NPR1 に依存する SAR と ISR のシグナル伝達は、競合することなく同時並行でシグナルが伝わると考えられる。

リゾバクテリアの *P. aeruginosa* 7NSK2 や、遺伝的にサリチル酸を過剰発現させた *P. aeruginosa* P3 系統は、根の表面でサリチル酸を生産することで、植物にサリチル酸に依存したシグナル伝達を働かせることがわかっている(De Meyer et al.,1999a,b; Maurhofer et al., 1998)。WCS417r とこれらのリゾバクテリアを混合して土壤に適用すれば、より強い抵抗性を発揮する可能性を秘めているといえる。

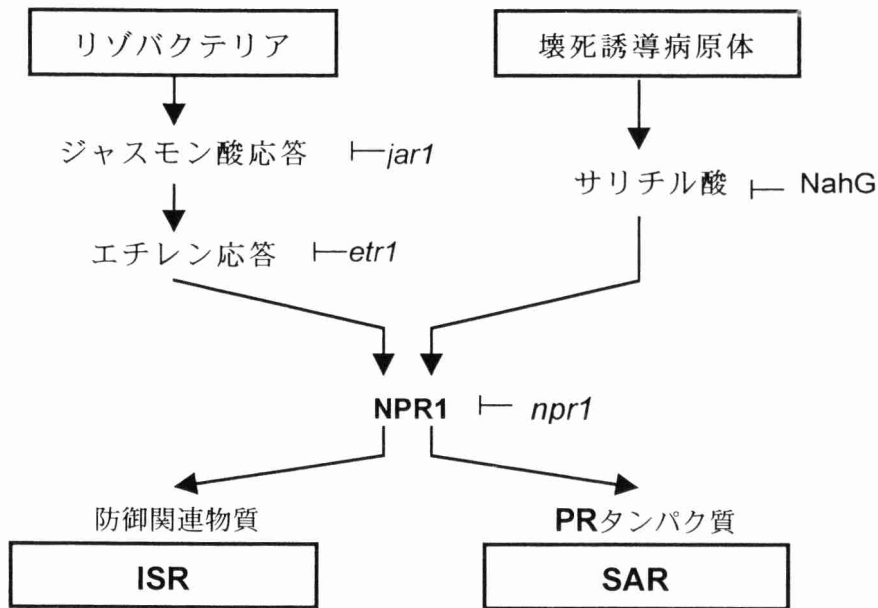


図1 ISR の推定シグナル伝達経路 (Pieterse et al.,1998 より)

### 3. ISR 反応の特徴

#### 3-1. ISR 関連遺伝子の探索

SAR 反応を示す植物では、サリチル酸や PR が全身に蓄積しており、その PR は、SAR の分子マーカーになっている。一方、WCS417r を根に処理したアラビドプシスでは、サリチル酸は蓄積されず PR も活性化されない。これまでに知られている防御関連遺伝子の量的変化をノーザン解析した結果においても、発現活性のみられた遺伝子は一つもなかった (Van Wees et al., 1999a)。さらに、WCS417r を根に処理したアラビドプシスから作製した cDNA ライブラリーのディファレンシャルスクリーニ

ング解析と、全タンパク質の2次元ゲル電気泳動解析によっても発現量に差のある遺伝子ならびにタンパク質は見つけられなかった (Van Wees et al., 1999b)。SAR 反応を示す植物とは対照的に、ISR 反応を示す植物は WCS417r によって活性化される遺伝子の数が非常に少ないのかもしれない。

### 3-2. ジャスモン酸とエチレンに対する植物の感受性

防御反応の病徴を示す感染植物体では、ジャスモン酸とエチレンの増加が確認されている (De Laat and van Loon, 1982; Gundlach et al., 1992)。両シグナル分子は、外生的に植物に与えることでも防御反応の活性化を導くことが報告されており、ジャスモン酸あるいはエチレンを処理したアラビドプシスは、*Pst* DC3000 に対して抵抗性を誘導する (Boller, 1991; Pieterse, et al., 1998; Van Wees et al., 1999a)。一方、WCS417r を処理したアラビドプシスは、ジャスモン酸あるいはエチレン誘導性の防御関連遺伝子 (*Lox1*, *Lox2*, *Atvsp*, *Pdfl.2*, *Hel*, *ChiB*, and *Pal*) のどれも活性化されていなかった (Van Wees et al., 1999a)。このことから、WCS417r がアラビドプシスの根に生息してもジャスモン酸やエチレンは増加しないだろうと推察された。そこで、実際にジャスモン酸とエチレン量を測定したが、確かに蓄積量に有意な増加は認められなかった (Pieterse, et al., 2000)。ISR は、ジャスモン酸やエチレン生成量の増加よりも、むしろこれらのホルモンに対する植物の感受性が高くなっていることに依存していると考えられた。

### 3-3. ジャスモン酸によって誘導される遺伝子発現のポテンシャル

病原体をチャレンジ接種する前では、WCS417r をアラビドプシスの根に処理しても、ジャスモン酸とエチレンの量的な変化はない。しかし、その植物がジャスモン酸とエチレンに対して感受性を高めているとすれば、ジャスモン酸あるいはエチレンの誘導を伴う病原体が攻撃したときに、その植物は、より多く反応することが期待される。そこで、WCS417r を含むマグネシウム塩溶液あるいはコントロールとして WCS417r を含まない溶液を根に処理したアラビドプシスに *Pst* DC3000 をチャレンジ接種し、ジャスモン酸誘導性の遺伝子 (*Atvsp*, *Pdfl.2*, *Lox2* と *Pal*) と、エチレン誘導性の遺伝子 (*Hel* と *ChiB*) の発現量を比較した (Van Wees et al., 1999a)。その結果、チャレンジ接種をした後では、WCS417r を根に処理した植物の方がコントロール植物に比べて高い *Atvsp* の発現活性を誘導した。ISR では、ジャスモン酸誘導性遺伝子発現のポテンシャルが病原体の攻撃に備えて高まっていると推察された。

### 3-4. エチレン生成のポテンシャル

高等植物では、エチレンは、S-アデノシルメチオニンから ACC 合成酵素の触媒により ACC に合成され、それが続いて ACC 酸化酵素の触媒を受けることで生成される (Kende, 1993; Kende and Zeevaart, 1997; Theologis, 1992)。クロロシスあるいはネクロシスの病徴を誘導する病原体が感染した植物は、ACC 合成酵素ならびに ACC 酸化酵素が活性化されエチレン量が増加する (De Laat and Van Loon, 1982)。以前の研究で、SAR 反応を示したタバコ葉は、ACC を外生的に処理すると、SAR を誘導して



いないタバコ葉に ACC を外生的に処理した場合に比べて、エチレン生成量が高かった (De Laat and Van Loon,1983)。つまり、SAR 反応を示したタバコ葉では、ACC をエチレンに変換する ACC 酸化酵素活性が高くなっていた。一方、WCS417r を根に処理したアラビドプシスは、地上部葉組織に ACC を外生的に与えると、そこから生成されるエチレン量が、コントロールのアラビドプシスに ACC を与えた場合に比べて 20~50%ほど多かった (Pieterse, et al., 2000)。ISR 反応を誘導したアラビドプシスでも、ACC をエチレンに変換する ACC 酸化酵素活性が高くなっていた。アラビドプシスは、WCS417r を根に処理しただけでは地上部葉組織でのエチレン生成量に量的な変化はない(Pieterse, et al., 2000)。したがって、WCS417r を根に処理したアラビドプシスで ACC 酸化酵素活性が高くなっていることは、チャレンジ接種を受ける前では、エチレンを生成するポテンシャルが高くなっていることを意味していると考えられた。

最近の研究で、エチレンを誘導するタイプの *Pst* DC3000(*avrRpt2*)を WCS417r で処理したアラビドプシスにチャレンジ接種したところ、コントロールの植物に *Pst* DC3000(*avrRpt2*)を接種した場合に比べて、エチレン量が有意に高いことがわかってきた(S. Hase, unpublished result)。 *Alternaria brassicicola* のあるレースは、アラビドプシスに内生のエチレンとジャスモン酸の蓄積を促し、エチレン、ジャスモン酸に依存の抵抗性を誘導する(Penninckx et al.,1996; 1998)。ISR 反応を誘導した植物でエチレン生成のポテンシャルが高いことは、病原体の攻撃を受けたときに、エチレンの、より速い生成を促し、エチレン、ジャスモン酸依存の誘導抵抗性をより効率的に発動させることと関わっているのではないかと考えられた。

おわりに

防御反応のシグナル伝達経路に関する研究の最近の進展によってわかってきたことは、植物は攻撃する侵入者のタイプに依存してさまざまな防御反応のシグナル伝達を活性化することができるということである (Bostock,1999; Dong,1998; Glazebrook, 1999; Maleck and Dietrich,1999; Mauch-Mani and Métraux, 1998; Pieterse and Van Loon,1999; Reymond and Farmer,1998)。本稿で紹介したリゾバクテリアの *Pseudomonas fluorescens* WCS417r を処理したアラビドプシスは、サリチル酸に依存の SAR とは異なり、ジャスモン酸とエチレンの応答に依存した抵抗性を誘導した。また、植物にサリチル酸依存の抵抗性を誘導するリゾバクテリアも見つかった。サリチル酸依存のシグナル伝達とジャスモン酸とエチレン応答に依存したシグナル伝達が結果として強い抵抗性を誘導したことから、異なるシグナル伝達を誘導するリゾバクテリアの系統を混合して根に処理すれば、その植物はさらに多くの種類の病原体に抵抗性を発揮する可能性があると考えられた。

ジャスモン酸とエチレンの応答に依存した ISR について、最近の研究でわかってきたことは、ジャスモン酸とエチレンが特に病原体の攻撃を受けた時に重要な役割を担いそうだということである。すなわち、ISR では、ジャスモン酸によって誘導される遺伝子の発現とエチレン生成のポテンシャルが、高くなっていた。この2つ

の発見は、ジャスモン酸とエチレンに依存した防御反応が病原体の攻撃を受けたときにより速く効率的に発動することと関係しそうである（図2）。もし、防御反応の初動が ISR の重要な役割をはたすならば、これは、防御関連遺伝子の発現がチャレンジ接種の前に変化はないことを説明できるであろう。防御反応の初動におけるジャスモン酸とエチレンの関わりを知ることが ISR の分子メカニズムをさらに理解する興味深い研究課題のひとつである。

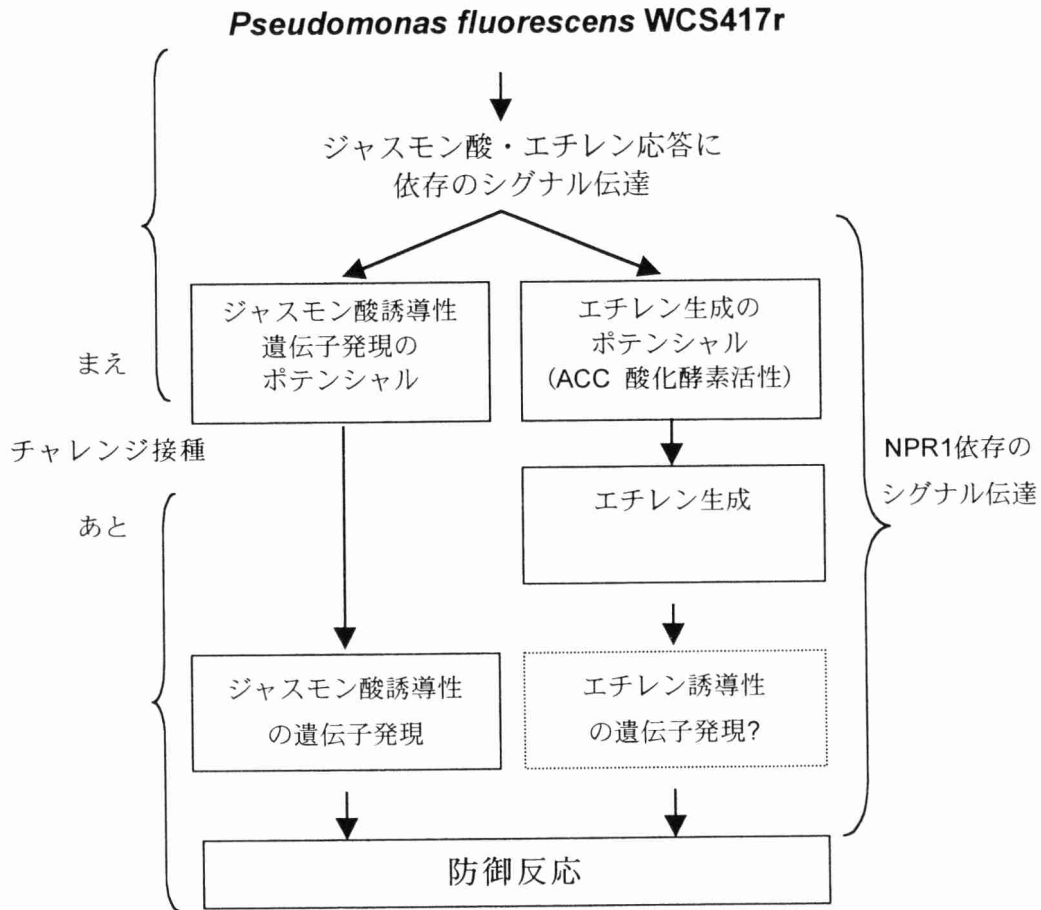


図2 ISR 反応でのエチレンとジャスモン酸の役割に関する作業仮説  
(Pieterse, et al, 2000 を一部改変)

本校をまとめるに当たり東北大学高橋英樹博士より貴重なご助言をいただきました。記して感謝申し上げます。

#### 引用文献

Bakker, P.A.H.M., Van Peer, R. and Schippers, B. (1991). Suppression of soil-borne plant pathogens by fluorescent Pseudomonads: mechanisms and prospects. In Biotic Interactions and Soil-Borne Disease (Beemster A.B.R. et al., eds). pp. 217-230. Elsevier Scientific Publishers, Amsterdam.

- Boller T. (1991). Ethylene in pathogenesis and disease resistance. In *The Plant Hormone Ethylene*. (Mattoo, A.K. and Suttle, J.D., eds). pp. 293-314. CRC Press. Boca Raton.
- Bostock, R.M. (1999). Signal conflicts and synergies in induced resistance to multiple attackers. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 55: 99-109.
- Cameron, R.K., Dixon R.A. and Lamb, C.J. (1994). Biologically induced systemic acquired resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 5: 715-725.
- Cao, H., Bowling, S.A., Gordon, A.S. and Dong, X. (1994). Characterization of *Arabidopsis* mutant that is non-responsive to inducers of systemic acquired resistance. *Plant Cell* 6: 1583-1592.
- De Laat, A.M.M. and Van Loon, L.C. (1982). Regulation of ethylene biosynthesis in virus-infected tobacco leaves. II. Time course of levels of intermediates and in vivo conversion rates. *Plant Physiol.* 69: 240-245.
- De Laat A.M.M. and Van Loon L.C. (1983). The relationship between stimulated ethylene production and symptom expression in virus-infected tobacco leaves. *Physiological Plant Pathology* 22: 261-273.
- De Meyer, G., Audenaert, K. and Höfte, M. (1999a). *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2-induced systemic resistance in tobacco depends on in planta salicylic acid accumulation but is not associated with PR1a expression. *Eur. J. Plant Pathol.* 105:513-517.
- De Meyer, G., Capieau, K., Audenaert, K., Buchala, A., Métraux, J.-P. and Höfte, M. (1999b). Nanogram amounts of salicylic acid produced by the rhizobacterium *Pseudomonas aeruginosa* 7NSK2 activate the systemic acquired resistance pathway in bean. *Mol. Plant-Microbe Interact* 12:450-458.
- Dong, X. (1998). SA, JA, ethylene, and disease resistance in plants. *Curr. Opinion Plant Biol* 1: 316-323.
- Gaffney, T., Friedrich, L., Vernooij, B., Negrotto, D., Nye, G., Uknes, S., Ward, E., Kessmann, H. and Ryals, J. (1993). Requirement of salicylic acid for the induction of systemic acquired resistance. *Science* 261:754-756.
- Glazebrook, J. (1999). Genes contributing expression of defense responses in *Arabidopsis*. *Curr. Opinion Plant Biol.* 2:280-286.
- Gundlach, H., Mueller, M.J., Kutchan, T.M. and Zenk, M.H. (1992). Jasmonic acid is a signal transducer in elicitor-induced plant cell cultures. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89:2389-2393.
- Hammerschmidt, R. (1999). Induced disease resistance: how do induced plants stop pathogens? *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 55: 77-84.
- Hammerschmidt, R. and Kuc, J. (1995). *Induced Resistance to Disease in Plants*. pp. 182. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Kende, H. and Zeevaart, J.A.D. (1997). The five 'classical' plant hormones. *Plant Cell* 9: 1197-1210.
- Kende, H. (1993). Ethylene biosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 283-307.
- Lawton, K.A., Weymann, K., Friedrich, L., Vernooij, B., Uknes, S. and Ryals, J. (1995).



- Systemic acquired resistance in *Arabidopsis* requires salicylic acid but not ethylene. *Mol. Plant-Microbe Interact* 8: 863-870.
- Malamy, J., Carr, J.P., Klessig, D.F. and Raskin, I. (1990). Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science* 250, 1002–1004.
- Maleck, K. and Dietrich, R.A. (1999). Defense on multiple fronts; how do plants cope with diverse enemies? *Trends Plant Sci.* 4: 215-219.
- Mauch-Mani, B. and Métraux, J.-P. (1998). Salicylic acid and systemic acquired resistance to pathogen attack. *Ann Botany* 82: 535–540.
- Mauch-Mani, B. and Slusarenko, A.J. (1994). Systemic acquired resistance in *Arabidopsis thaliana* induced by a predisposing infection with a pathogenic isolate of *Fusarium oxysporum*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 7: 378–383.
- Maurhofer, M., Reimmann, C., Schmidli-Sacherer, P., Heeb, S., Haas, D. and Défago, G. (1998) Salicylic acid biosynthetic genes expressed in *Pseudomonas fluorescens* strain P3 improve the induction of systemic resistance in tobacco against tobacco necrosis virus. *Phytopathology* 88: 678–684.
- Métraux, J.-P., Signer, H., Ryals, J., Ward, E., Wyss-Benz, M., Gaudin, J., Raschdorf, K., Schmid, E., Blum, W. and Inverardi, B. (1990). Increase in salicylic acid at the onset of systemic acquired resistance in cucumber. *Science* 250, 1004–1006.
- Penninckx, I.A.M.A., Eggermont, K., Terras, F.R.G., Thomma, B.P.H.J., De Samblanx, G.W., Buchala, A., Métraux, J.-P., Manners, J.M. and Broekaert, W.F. (1996). Pathogen-induced systemic activation of a plant defensin gene in *Arabidopsis* follows a salicylic acid-independent pathway. *Plant Cell* 8: 2309-2323.
- Penninckx, I.A.M.A., Thomma, B.P.H.J., Buchala, A., Métraux, J.-P., Manners, J.M., and Broekaert, W.F. (1998). Concomitant activation of jasmonate and ethylene response pathways is required for induction of a plant defensin gene in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 10: 2103-2113.
- Pieterse, C.M.J. and Van Loon, L.C. (1999). Salicylic acid-independent plant defence pathways. *Trends Plant Sci.*4:52-58.
- Pieterse, C.M.J., Van Pelt, J.A., Ton, J., Parchmann, S., Mueller, M.J., Buchala, A.J., Métraux, J.-P. and Van Loon, L.C. (2000). Rhizobacteria-mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis* requires sensitivity to jasmonate and ethylene but is not accompanied by increase in their production. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 57: 123-134.
- 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 and pathogenesis-related gene expression. *Plant Cell* 8: 1225-1237.
- Pieterse, C.M.J., Van Wees, S.C.M., Van Pelt, J.A., Knoester, M., Laan, R., Gerrits, H., Weisbeek, P.J. and Van Loon, L.C. (1998). A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 10:1571-1580.
- Reymond, P. and Farmer, E.E. (1998). Jasmonate and salicylate as global signals for defense gene expression. *Curr. Opin Plant Biol.* 1: 404–411.

- Ross, A.F. (1961). Localized acquired resistance to plant virus infection in hypersensitive hosts. *Virology* 14:329-339.
- Ryals, J.A., Neuenschwander, U.H., Willits, M.G., Molina, A. and Steiner, H.Y. (1996). Systemic acquired resistance. *Plant Cell* 8:1809-1819.
- Sticher, L., Mauch-Mani, B. and Métraux, J.P. (1997). Systemic acquired resistance. *Annu. Rev. Phytopathology* 35: 235-270.
- Theologis, A. (1992). One rotten apple spoils the whole bushel: the role of ethylene in fruit ripening. *Cell* 70: 181-184.
- 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*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 6: 692-698.
- Van Loon, L.C. (1997). Induced resistance in plants and the role of pathogenesis-related proteins. *Eur. J. Plant Pathol.* 103: 753-765.
- Van Loon, L.C., Bakker, P.A.H.M. and Pieterse, C.M.J. (1998). Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annu. Rev. Phytopathol.* 36: 453-483.
- Van Wees, S.C.M., De Swart, E.A.M., Van Pelt, J.A., Van Loon, L.C. and Pieterse C.M.J. (2000). Enhancement of induced disease resistance by simultaneous activation of salicylate- and JA- dependent defense pathways in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 8711-8716.
- Van Wees, S.C.M., Luijendijk, M., Smoorenburg, I., Van Loon, L.C. and Pieterse, C.M.J. (1999a). Rhizobacteria-mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis* is not associated with a direct effect on known defense-genes but stimulates the expression of the jasmonate-inducible gene *Atvsp* upon challenge. *Plant Mol. Biol.* 41: 537-549.
- Van Wees, S.C.M., Pieterse, C.M.J., DeRose, R., Rabilloud, T. and Van Loon, L.C. (1999b). Attempted identification of genes and proteins associated with rhizobacteria-mediated induced systemic resistance (ISR) in *Arabidopsis*. In: Van Wees, S.C.M. (author) *Rhizobacteria-Mediated Induced Systemic Resistance in Arabidopsis: Signal Transduction and Expression*. pp. 95-103. PhD thesis, Utrecht University. Utrecht, The Netherlands.
- 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. *Mol Plant-Microbe Interact.* 10: 716-724.
- Ward, E.R., Uknes, S.J., Williams S.C., Dincher, S.S., Wiederhold D.L., Alexander D.C., Ahl-Goy, P, Métraux, J-P. and Ryals, J.A. (1991). Co-ordinate gene activity in response to agents that induce systemic acquired resistance. *Plant Cell* 3: 1085-1094.