

## 유도저항성의 신호전달체계 및 발현기작

전 용 철

제주대학교 식물자원과학과

### Signal Pathway and Resistance Expression of Systemic Induced Resistance

Yong Chull Jeun

Dept. of Plant Resource Science, Cheju National University

#### 서 론

유기합성농약의 개발로 병해충에 의한 농작물 피해를 감소시키고 농작물의 수량 증대를 가져왔다. 그러나 해마다 계속되는 유기합성농약의 사용은 식물 병원체의 약제 저항성 유발하여 농약의 효과를 감소시키고, 적용범위가 넓은 농약의 사용으로 유용한 길항 생물인 천적까지 살상하여 농생태계의 파괴를 가져올 수 있으며, 독성이 강한 농약이 식물체에 잔류되어 인축에 까지 해를 입히는 부작용을 유발할 가능성이 높다. 최근 환경에 대한 관심이 높아지면서 이러한 유기합성 농약 사용에 따른 부작용을 줄이고 환경 친화적인 병충해 방제 방안이 선진국을 비롯하여 우리 나라에서도 절실히 요구되고 있다.

농약 사용에 따른 부작용을 줄이기 위한 한 방안으로 농약의 사용 횟수를 줄이고도 병해충의 의한 피해를 감소시킬 수 있는 저항성 품종 재배를 들 수 있다. 그러나 기존의 육종 방법에 의해 개량된 대부분의 저항성 품종은 감수성 품종에 비해 수확량이 적거나 품질 면에서 떨어져 실제 농가에서는 저항성 품종 재배를 회피하고 있는 실정이다. 또한 육종에 의한 품종 개발은 많은 시간과 노력이 요구되어 급격하게 변화하는 병원체에 대처하기 위한 새로운 품종 개발은 기대하기 어렵다.

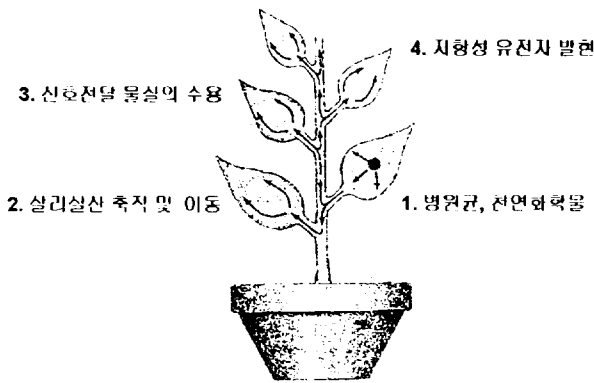
생명공학의 발달은 의학에서 많은 성과를 거두었고 농업에서도 이를 이용하려는 노력이 시도 되어왔다. 그 결과 저항성을 나타내는 외부 유전자를 식물체에 삽입하여 저항성 식물을 얻는 사례가 부분적으로 성공을 거두고 있다. 예를 들면 제초제 Round-up에 저항성이거나 해충 방제를 위한 BT제가 그 실례라 할 수 있다. 그러나 유전자 전이 식물의 이용은 그 유전형질을 극복하는 병원체가 선발될 수 있고 아직 밝혀지지 않은 부작용을 유발할 수 있다.

환경에 대한 부작용을 억제하는 동시에 농작물의 높은 수량과 품질을 유지시킬 수 있는 유일한 방안은 식물의 유도저항성을 이용한 식물병 방제 수단을 들 수 있다. 저항성이 유도된 식물은 오랜 기간 진화를 통해 획득한 식물의 자체 방어 기작이 활성화됨으로써 병원체에는 직접적인 영향을 미치지 않고 식물의 생리적 변화를 통한 저항성이 발현된다. 그러므로 유도저항성 식물의 이용은 새로운 병원체가 선발될 위험이 전혀 없으며 환경에 대한 부작용도 없어 농약의 대체 수단으로 손색이 없다. 또한 감수성 식물에서 저항성을 유도 할 수 있으므로 수량이 많고 질 좋은 생산물을 기대 할 수 있어 미래의 식물병해충 방제 수단이라 할 수 있다.

### 유도저항성이란?

#### 1. 병원균에 의한 전신적 유도저항성

유도저항성은 바이러스에 감염된 담배 식물에서 처음 발견되었는데 바이러스에 감염된 식물은 같은 바이러스의 2차 감염에 의해 병이 적게 발생한다는 것이 발견되었다. 이와 같이 식물이 병원체의 감염을 통해 얻어지는 저항성을 "유도저항성"이라 하고 systemic acquired resistance (SAR)이라 정의하였다. 병원체 뿐 아니라 비 병원체에 감염되거나 또는 자연에서 존재하는 특정 생화학물질에 의해서도 저항성이 유도되는데 이는 식물체가 외부 자극에 대한 반응으로 일시적인 생리적 변화를 일으켜 정상적인 대사경로가 아닌 2차 대사경로를 밟게된다. 살리실산(salicylic acid)과 같은 신호전달 물질은 감염 부위에서 2차 대사 경로에 의해 생성되는데 식물의 다른 부위로 이동하여 저항성을 발현하는 유전자의 생성을 유발한다(그림 1).

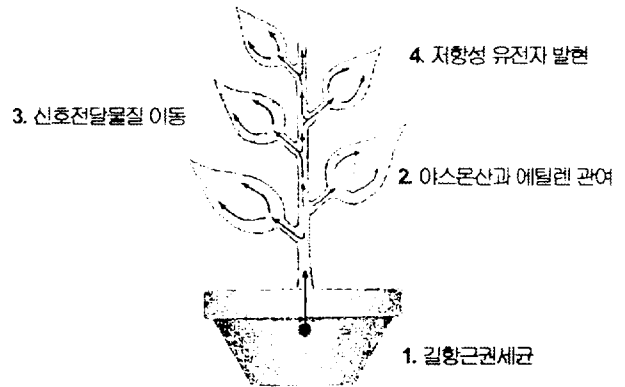


(그림 1) 병원균에 의한 전신적 유도저항성 발현 경로

#### 2. 길항근권세균에 의한 전신적 유도저항성

최근 식물의 성장을 촉진시키는 근권에 존재하는 길항세균 (plant growth promoting rhizobacteria: PGPR)에 의해 새로운 형태의 유도저항성이 발견되었다. 이는 병원체에 의한 systemic acquired resistance (SAR)에 비해 신호전달 체계와 저항성 발현 기작이 틀려 induced systemic resistance (ISR)로 구분하였

다. 길항근권세균은 식물 뿌리에 해를 입히지 않고 근권에 정착함으로써 아직 밝혀지지 않은 신호전달물질을 식물에서 생성하게 하여 지상부에 저항성 발현 유전자의 생성을 유발하게 한다(그림 2). 이 과정에서 식물 호르몬인 에틸렌 (ethylene)과 야스몬산 (jasmonic acid)이 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다.



(그림 2) 길항근권세균에 의한 전신적 유도 저항성 발현 경로

### 유도저항성의 특징

유도저항성 식물은 기존의 저항성 품종과는 여러 가지 면에서 다르다. 품종 저항성 식물은 저항성 유전자가 후대로 전달되어 발현되지만 유도저항성 식물은 후대로 전달되지 않는다. 이는 품종 저항성 식물은 성염색체에 저항성 유전자가 존재하지만 유도저항성을 발현하는 식물은 성염색체에 저항성 유전자를 보유하지 않는다는 것을 알 수 있다.

품종저항성은 주로 특정 유전자의 존재 또는 결손에 의해 발현된다. 예를 들면 양파 부패병을 일으키는 *Colletotrichum circinaus*는 노란색이나 빨간색을 띠는 양파 껍질에는 침입하지 못하는데 이는 이러한 색을 띠는 양파 껍질에서 항균물질인 페놀화합물을 생성하기 때문이다. 그러나 페놀화합물을 생성하는 유전자가 없는 색깔 없는 양파 부분에서는 병이 발생한다. 반대로 모잘록병을 일으키는 *Rhizoctonia solani*는 식물 표면에 분비되는 특정 물질의 도움을 받아 성공적인 감염이 이루어진다. 이러한 물질을 생

성하는 유전자가 결여된 식물은 저항성을 나타내게 된다. 그러나 유도 저항성은 식물에 저항성을 나타내는 유전자의 유무에 의해서가 아니라 이미 존재하는 저항성 관련 유전자의 활성이 높아짐으로 나타나게 된다. 예를 들면 병원균에 직접 또는 간접적으로 항균 효과를 나타내는 병 관련 단백질이 저항성이 유도된 식물에 이미 존재하거나 병원체의 2차 감염 시 처리하지 않은 식물에 비해 빠른 시간 내에 생성이 되어 초기에 병원균 침입을 막는다.

유도저항성의 가장 큰 장점은 적용범위가 넓다는 것이다. 저항성이 유도된 식물체 내에서는 일반적으로 잘 알려져 있는 저항성 기작인 세포벽의 경화나 항균물질인 페놀화합물의 축적과 같은 비 특이적인 반응이 활성화되므로 식물 벽을 직접 침해하는 진균 뿐 아니라 세균과 바이러스에 의한 피해를 동시에 줄일 수 있다. 예를 들면 저항성이 유도된 오이식물은 진균, 세균, 바이러스에 의한 13가지의 식물 병에 대해 저항성을 나타내는 것으로 보고가 되어 있다. 특히, 바이러스에 대한 농약이 개발되어 있지 않은 현실에서 유도 저항성을 이용한 바이러스 병 방제는 큰 효과를 기대 할 수 있다.

초기 자극 후에 저항성이 발현되기까지 일정한 시간(induction interval)이 필요한 것도 유도저항성의 특징 중에 하나이다. 저항성 유전자가 발현되기 위해서는 자극 부위에서 신호전달 물질이 생성되고 다른 부위로 이동하여 저항성에 관련된 유전자가 생성되기까지 시간이 필요한데 걸리는 시간은 처리한 유도인자 그리고 식물의 종류에 따라 다양하다. 토마토 식물에서는 Tobacco necrosis virus (TNV)를 처리한 후 7일 후에 저항성이 유도되는데 비해 DL-3-aminobutyric acid (BABA)를 처리하였을 때는 3일 후면 저항성이 발현된다.

그 외에 유도저항성의 특징으로 저항성 발현 기간(resistance duration)을 들 수 있다. 저항성이 유도되어 발현이 된 후 일정 시간이 지나면 저항성이 소멸하게 되는데 소멸되는 시간도 induction interval 과 마찬가지로 처리한 유도인자와 식물의 종류에 따라 차이가 있다. 일반적으로 저항성이 유도된 식물은 2-3주 동안 저항성이 유지되는데 짧게는 1주에서 길

게는 여러 달 동안 지속되는 경우도 있다. 특히 길항근권세균은 식물 뿌리에 정착하기 때문에 식물과의 지속적인 상호작용이 가능하여 장기간의 저항성 발현을 기대할 수 있다.

## 유도저항성에 대한 연구사례

유도 저항성은 1960년경 Ross에 의해 처음 발견되었는데 최근 유기 합성 농약의 부작용이 농 생태계에 문제가 되고 환경에 대한 관심이 높아지면서 유도 저항성에 대한 연구가 세계 각국에서 활발히 진행되고 있다. 그 결과 1997년 현재까지 많은 유도저항성 사례가 보고되었다(Table 1).

유도저항성에 관한 연구는 농업분야에서 뿐만 아니라 순수학문 분야에서도 이루어지고 있는데 크게 세 분야로 나눌 수 있다. 첫째는 식물이 외부자극을 받아 저항성이 발현되기까지의 경로를 밝히려는 신호전달체계(signal pathway)를 밝히는 분야, 둘째는 넓은 작용범위를 갖는 저항성 발현기작(resistance mechanism)을 밝히려는 연구, 그리고 셋째로 효과가 뛰어난 저항성 유도인자를 선별, 개발하여 제품화하여 농가에 보급하는 실용화에 대한 분야로 나눌 수 있다.

## 전신적 유도저항성 신호전달체계

### 1. SAR의 신호전달체계

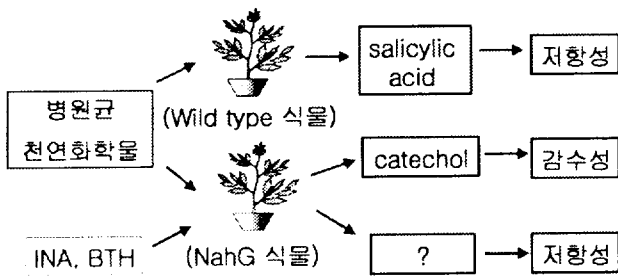
신호전달체계에 관해서는 '90년대 초반에 salicylic acid (SA)가 저항성 유도에 관여한다고 알려지고(Malamy et al. 1990), SA의 역할이 형질전환식물(NahG식물)을 이용한 연구에서 입증되었다(Gaffney et al. 1993). 그러나 salicylic acid가 저항성 유도에 관여하기는 하나 이동성 있는 신호전달물질은 아니라는 것이 집목실험(Vernooij et al. 1994)을 통하여 밝혀지고, 디클로로이소니코틴산(2,6-dichloro-isonicotinic acid: INA)이나 벤조티아디아졸 유도체(benzo-(1,2,3)-

Table 1. Plants exhibiting SAR and ISR.

Plant	Inducer organism	SAR	ISR	Systemic protection against	SAR genes
Alfalfa	<i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	+		<i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	NR
Arabidopsis	Turnip crinkle virus	+		<i>Pseudomonas syringae</i>	PR-1, PR-2
	<i>Pseudomonas syringae</i> <i>Fusarium oxysporum</i>			Turnip crinkle virus <i>Pseudomonas syringae</i> <i>Peronospora parasitica</i>	
Asparagus bean	<i>Pseudomonas fluorescens</i> WCS417		+	<i>Fusarium oxysporum f.sp. raphani</i> <i>Pseudomonas syringae</i> pv tomato	Absent
	Tobacco necrosis virus	+		<i>Tobacco necrosis virus</i>	NR
	Tobacco rattle virus				
Barley	<i>Erysiphe graminis f.sp. hordei</i>	+		<i>Erysiphe graminis f.sp. hordei</i>	NR
Bean	<i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	+		<i>Colletotrichum lindemuthianum</i>	NR
	<i>Colletotrichum lagenarium</i> <i>Uromyces phaseoli</i> <i>Pseudomonas fluorescens</i>		+	<i>Pseudomonas syringae</i> pv <i>phaseolicola</i>	Absent
Carnation	<i>Pseudomonas sp.</i>	+		<i>Fusarium</i>	NR
Cucumber	<i>Colletotrichum lagenarium</i>	+		<i>Colletotrichum lagenarium</i>	Acidic chitinase
	<i>Pseudoperonospora cubensis</i> <i>Pseudomonas lachrymans</i>			<i>Cladosporium cucumerinum</i> <i>Fusarium oxysporum</i>	(PR-8), PR-1-like
	Tobacco necrosis virus			<i>Pseudomonas lachrymans</i> <i>Sphaerotheca fuliginea</i> Tobacco necrosis virus	peroxidase
	<i>Pseudomonas putida</i> <i>Serratia marcescens</i>		+	<i>Colletotrichum orbiculare</i>	Absent
Muskmelon	<i>Colletotrichum lagenarium</i>	+		<i>Colletotrichum lagenarium</i>	NR
Oilseed rape	<i>Leptosphaeria maculans</i>	+		<i>Leptosphaeria maculans</i>	NR
Pearl millet	<i>Sclerospora graminicola</i>	+		<i>Sclerospora graminicola</i>	MR
Potato	<i>Phytophthora infestans</i>	+		<i>Phytophthora infestans</i>	$\beta$ -1, 3-glucanase
	<i>Phytophthora cryptogea</i>				
Radish	<i>Pseudomonas fluorescens</i>		+	<i>Fusarium oxysporum f.sp. raphani</i> <i>Pseudomonas syringae</i> pv tomato <i>Alternaria brassicola</i>	Absent
Red clover	<i>Bean yellow mosaic virus</i>	+		<i>Erysiphe polygoni</i>	NR
Rice	<i>Pseudomonas syringae</i>	+		<i>Magnaporthe grisea</i>	Lipoxygenase
Sicklepod	<i>Alternaria crassiae</i>	+		<i>Alternaria crassiae</i>	NR
Soybean	<i>Colletotrichum lagenarium</i>	+		<i>Colletotrichum truncatum</i>	NR
	<i>Colletotrichum truncatum</i>				
<i>Stylosanthes guianensis</i>	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	+		<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	Acidic chitinase
Tobacco	<i>Tobacco mosaic virus</i>	+		<i>Thielaviopsis basicola</i>	PR-1, PR-2.
	<i>Tobacco necrosis virus</i>			<i>Phytophthora parasitica</i>	PR-3, PR-4.
	<i>Thielaviopsis basicola</i>			<i>Peronospora tabacina</i>	PR-5, PR-1g.
	<i>Peronospora tabacina</i>			<i>Pseudomonas syringae</i>	PR-8, SAR 8.2
	<i>Pseudomonas syringae</i>			<i>Phytophthora parasitica</i>	
	<i>Pseudomonas fluorescens</i>			<i>Pseudomonas tabaci</i>	
	CHAO			Tobacco mosaic virus Tobacco necrosis virus	
Tomato	<i>Phytophthora infestans</i>	+		<i>Phytophthora infestans</i>	Chitinase, P14 (PR-1), P7G
Watermelon	<i>Fusarium oxysporum f.sp. cucumerinum</i>	+		<i>Colletotrichum lagenarium</i>	Chitinase

NR : not recorded; \* : SAR experiments with field tests were performed with these plants. (Sticher et al. 1997)

thiadiazole-7-carbothioic S-methyl ester: BTH)은 salicylic acid의 축적 없이도 저항성 유도됨이 보고되면서 아직 밝혀지지 않은 신호전달물질에 의해 저항성이 유도된다는 설이 지배적이다(그림 3). 지금까지 신호전달물질로는 salicylic acid 외에도 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>나 O<sub>3</sub>와 같은 활성산소가 알려져 있고 이들은 초기반응으로 식물세포가 자극에 대한 과민성 반응 (hypersensitive reaction: HR)을 나타내는데 연관되어 있다고 알려져 있다(Miura et al. 1995).



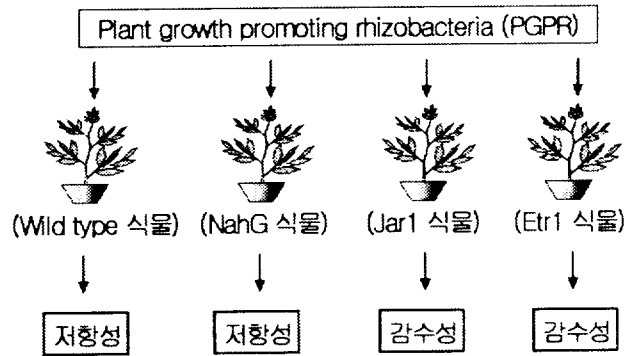
INA: 2,6-dichloroisocoumaric acid  
BTH: benzo-(1,2,3)-thiadiazole-7-carbothioic acid S-methyl ester

(그림 3) systemic acquired resistance (SAR)의 신호전달 체계

2. ISR의 신호전달체계

최근 길항근권세균 (PGPR)을 처리한 식물에서는 salicylic acid 축적에는 무관하고 jasmonic acid (JA)이나 에틸렌 (ethylene)에 대한 반응이 저항성 유도에 관여한다는 것이 증명되었다. 즉 salicylic acid가 catechol로 전환되는 NahG 식물에서 길항근권세균을 처리하면 저항성이 유도된다. 이는 salicylic acid가 저항성을 유도하는데 관여하지 않는다는 것을 말해준다. 그러나 jasmonic acid나 ethylene에 반응을 하지 않는 형질전환 식물인 Jar1이나 Etr1 식물에서는 저항성이 유도되지 않는다. 이는 길항근권세균에 의한 저항성은 jasmonic acid 또는 ethylene이 관여한다는 것을 입증하는 것이다(그림 4). 또한 Jar1식물에 ethylene 전구물질인 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC)를 처리하면 저항성이 유도되는 반면 Etr1 식물에 methyl jasmonic acid를 처리하면 저항성이 유도되지 않는다. 이 결과를 통하여 ethylene이 jasmonic acid 보

다 저항성 발현에 늦게 관여한다는 것을 알 수 있다.



(그림 4) induced systemic resistance (ISR)의 신호전달 체계

전신적 유도저항성의 발현 기작

1. SAR에 의한 발현기작

유도 저항성은 주로 식물병원 진균에 의한 침입 시 많은 연구가 되어졌는데 다음과 같은 저항성 발현이 알려져 있다: ① 식물 세포벽에 리그닌 성분의 축적을 통해 세포벽을 경화시켜 병원균의 침입을 억제한다. 리그닌은 화학적 구조를 정의할 수는 없지만 p-coumaryl, coniferyl 또는 sinapyl alcohols의 중합체로 이루어져 있다. 식물 세포벽에 존재하는 리그닌은 식물병원균의 침입을 억제하는데 관여한다고 보고되어 있다. 저항성이 유도된 식물에서도 리그닌 함량이 증가한다고 알려졌는데 유도저항성을 발현하는 오이식물은 오이 검은별 무늬병균 (*Cladosporium cucumerinum*)을 접종하였을 때 리그닌 함량이 보통 무처리한 오이식물에 비해 훨씬 높았다(Hammerschmidt and Kuc 1982). 또한 천연 화학물에 의해 저항성이 유도된 어린 오이식물에서도 탄저병균 (*Colletotrichum lagenarium*) 침입 부위에서 리그닌과 유사한 화학물 함량이 빠르게 증가되었다(Siegrist et al. 1994). ② 병원체 침입부위에 papillae 형성하여 병원균 침입을 기계적으로 억제한다. Papillae는 주로 β-1,3-glucans의 중합체인 callose로 구성되어 있다. Papillae의 저항성 기작은

주로 병원균이 식물에 침입을 시도한 후에 형성되는데 식물의 세포벽에 papillae가 형성되면 침입균사는 비후해진 식물 세포벽을 뚫지 못하고 감염에 실패하게 된다. 유도 저항성을 발현하는 식물에서도 papillae 형성에 의한 저항성 발현이 관찰되었다. 밀에 화학적 유도 인자 BTH (Bion<sup>R</sup>)를 처리한 후에 흰가루병균 (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*)를 접종하였더니 많은 침입 부위에 papillae가 형성되었고 병원균의 흡기 형성이 억제되었다(Goerlach et al. 1996). 또한 papillae의 주요 구성 성분인 callose는 Ca<sup>+</sup>에 의해 조절되는  $\beta$ -1,3-glucans synthase에 의해 생성되는데 유도 저항성 발현 오이세포에서 분리한 소포체와 세포막에서 높은  $\beta$ -1,3-glucans synthase의 활성이 발견되었다 (Schmele and Kauss 1990). ③ 식물의 표피층을 침입한 병원균 균사 주위에 식물세포가 급격히 반응하여 병원균 균사와 함께 사멸하는 과민성 반응 (hypersensitive reaction: HR)을 유발한다. HR은 식물의 저항성 기작 중 하나로 잘 알려져 있다. 이러한 과민성 반응은 강남콩 탄저병에 대한 유도 저항성을 발현하는 어린 강남콩에서도 관찰되었다 (Siegrist et al. 1997). 그 외에도 보리에 저항성 유도 인자인 2,6-dichloroisonicotinic acid (INA)를 처리하면 흰가루 병균인 *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*가 침입시 HR이 관찰되었음이 보고되었다(Kogel et al. 1994). ④ 병 관련 단백질 (pathogenesis related protein: PR-protein)이 생성되어 직접 항균작용을 하거나 다른 항균물질을 생성하는데 촉매 역할을 한다. PR-proteins이란 식물이 병에 감염되었을 때 특이적으로 식물체에서 생성되는 단백질을 말한다. PR-proteins의 생성은 유도 저항성 발현과 매우 밀접한 관계를 갖고 있어서 어떤 PR-proteins은 식물에 저항성 유도 여부를 간접적으로 알아내는 척도로써 이용하기도 한다. 현재까지 PR-proteins은 11가지 종류로 나눌 수 있는데 PR-1에 속하는 단백질은 아직 까지 그 생화학적 특성이 알려져 있지 않은 단백질이다. PR-2 단백질은  $\beta$ -1,3-glucanase의 활성을 갖는 단백질이고 PR-3, -4, -8, -11에 속하는 단백질은 chitinase의 활성을 갖는다. PR-5는 thaumatin과 유사한 생화학적 특성을 지니고 PR-6는 proteinase

inhibitors와 유사하다. PR-7은 endoproteinases와 PR-9는 peroxidase와 비슷하고 PR-10은 구조적으로 ribonucleases와 유사한 것으로 알려져 있다. 유도 저항성을 발현하는 식물의 대부분이 PR-proteins을 생성함에도 불구하고 그 생화학적 기능에 대해서는 아직 확실하게 밝혀져 있지 않다. PR-proteins 생성은 병원균 침입 시 감수성 식물에서도 나타나는데 저항성이 유도된 식물에서는 시간적으로 빠르게 생성될 뿐 아니라 많은 양이 생성되어 저항성을 나타내게 된다. 그 외에도 저항성이 유도된 식물에서는 병원균에 직접적인 항균효과가 있는 Phytoalexin의 생성량이 많을 뿐 아니라 생성 속도가 빠르다고 알려져 있다. 또한 SAR은 병원균이나 화학물질처리로 인해 식물자체 방어능력이 활성화되어 저항성이 발현되며 저항성 유도인자의 병원체에 대한 직접적인 영향(항균효과 등)을 미치지 않는 것으로 알려져 있다.

## 2. ISR에 의한 발현기작

길항근권세균에 의한 저항성 발현은 기존에 알려진 SAR에 의한 저항성과 근본적으로는 유사하나 다음의 몇 가지 면에서 차이점을 나타낸다.

첫째, 길항근권세균 (PGPR)에 의한 유도저항성 발현 기작은 자체 방어능력의 활성화 뿐 아니라 기존의 유도저항성 발현에서는 찾아볼 수 없는 병원균에 대한 직접적인 항균효과를 나타낸다. 오이 (*Colletotrichum orbiculare*) 및 감귤 탄저병균 (*C. gloeosporioides*)을 길항근권세균인 *Bacillus amyloqueluifaciens*와 인공배지에서 각각 대치배양 시킨 결과 두 탄저병균의 균사 생장이 길항근권세균과 인접 부위에서는 더 이상 자라지 않는 것으로 관찰되었다(Jeun et al. 2001). 또한 *B. amyloqueluifaciens*의 배양액에서 추출한 Lipopolysaccharide가 오이 탄저병균의 부착기 형성을 억제하는 것이 관찰되었다 (Min et al. 2000). 이로써 길항근권세균에서 분비하는 Lipopolysaccharide와 같은 물질에 의해 병원균의 생장이 억제되는 것으로 여겨진다

둘째, 몇 가지 길항근권세균에 의한 유도 저항성 발현은 철 (Fe)의 공급에 영향을 받는다. 오이에 길

항근권세균인 *Serratia marcescens*에 의해 유도되는 저항성은 식물에 철 공급을 더할수록 오이 탄저병에 대한 저항성 발현이 저하된다(Press et al. 1997). 또한 *Pseudomonas fluorescens* 균주 WCS374를 처리한 무우에서도 식물에 공급된 유용한 철 량에 따라 시들음병에 대한 저항성 발현이 음의 상관관계를 갖는다고 보고되어 있다(Leeman et al. 1996).

셋째, 길항근권세균과 식물과의 상호작용에 의해 식물의 성장을 촉진시켜 식물이 건강하게 자라게 하는 성장촉진 역할을 한다. 오이 식물에 길항근권세균인 *B. amyloolquefaciens*와 *B. pumilus*의 현탁액을 각각 2 주일 동안 관주 하였더니 현탁액 대신 물을 준 대조구에 비해 성장이 촉진되었다(Jeun et al. 2001).

넷째, ISR에 의한 저항성 발현 기작은 SAR과는 다르게 저항성을 발현하는 모든 식물체에서 병 관련 단백질 (PR-protein)을 생성하지는 않는다. 일반적으로 SAR 발현 식물에서 PR-proteins의 생성은 salicylic acid 축적에 관련이 있다고 알려져 있다(van Loon et al. 1998). 무우식물 근권에 ISR을 발현시키는 길항근권세균을 처리하면 철 (Fe)의 공급에 관계없이 시들음병에 대해 저항성을 나타내나 PR-Proteins은 생성되지 않았다(Hoffland et al. 1995). 또한 길항근권세균 *Pseudomonas fluorescens*를 처리한 arabidopsis 식물에서는 세균성 점무늬병 (*Pseudomonas syringe* pv *tomato*)에 대해 ISR이 발현되지만 PR-1 발현 유전자가 생성되지 않았다(Pieterse et al. 1998).

## 결론

전신적 유도저항성은 병원균이나 천연화학물에 의해 발현이 되는 systemic acquired resistance (SAR)와 길항근권세균에 의해 발현되는 induced systemic resistance (ISR) 두 가지로 분류된다. 이 두가지 타입의 전신적 유도 저항성은 식물에 저항성이 유도되는 신호전달체계와 저항성이 발현되는 저항성 기작에 있어서 차이점을 나타낸다. 신호전달체계에 있어서 SAR의 발현을 위해서는 salicylic acid (SA)의 축

적이 필요하다. 이는 SA가 catechol로 전환되는 형질 전환 식물인 NahG 식물에서는 저항성이 유도되지 않는 것으로 잘 입증되어 있다. 그러나 2,6-dichloroisonicotinic acid (INA)나 benzo-(1,2,3)-thiadiazole-7-carbothioic S-methyl ester (BTH)와 같은 저항성 유도인자를 처리하였을 때는 SA의 축적 없이도 저항성이 유도되는 것으로 보아 SAR의 발현을 위해서는 SA의 축적이 필요하나 SA가 직접 식물체 내에서 이동하는 신호전달물질은 아니고 아직까지 알려져 있지 않은 다른 신호전달 물질이 있는 것으로 추정된다. 이러한 가정은 점목실험을 통해 더욱 지지를 받고 있다.

ISR의 신호전달체계는 SAR과 다르게 SA의 축적과는 상관이 없이 진행되는데 이는 길항근권세균을 처리한 NahG식물에서 ISR이 발현되는 것으로 보아 잘 알 수 있다. ISR의 신호체계는 식물 호르몬인 jasmonic acid (JA) 및 ethylene (ET)에 의해 영향을 받는데 이는 JA 및 ET insensitive 형질전환 식물에서는 ISR이 발현되지 않는 것으로 보아 알 수 있다. 게다가 JA insensitive 식물에 ethylene 전구물질인 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC)를 처리하면 저항성이 유도되는 반면 ET insensitive 식물에 methyl jasmonic acid를 처리하면 저항성이 유도되지 않는 것으로 보아 ethylene이 jasmonic acid보다 신호전달체계에 있어서 downstream에 있는 것으로 짐작된다.

SAR의 저항성 기작은 품종 저항성에 기인한 저항성 기작과 유사하여 세포벽의 리그닌화 (lignification), 병원체 침입부위에 papillae 형성, 식물 세포의 과민성 반응 (hypersensitive reaction; HR), 병 관련 단백질 (pathogenesis related protein; PR-protein)이 생성 등이 있다.

ISR에 의한 저항성 발현 기작은 SAR과 근본적으로는 유사하나 몇 가지 차이점이 있는데 저항성 유도 인자인 길항근권세균은 병원체에 대한 직접적인 항균 효과가 있고 저항성 발현 정도가 철 (Fe)의 영향을 받으며 식물의 성장을 촉진한다. 또한 일반적으로 ISR 발현 식물에서는 병 관련 단백질의 축적 없이도 저항성을 나타내기도 한다.

## 인용문헌

1. 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.
2. Görlach, J., S. Volrath, G. Knaufbeiter, G. Hengy, U. Beckhove. 1996. Benzothiadiazole, a novel class of inducers of systemic acquired resistance, activates gene expression and disease resistance in wheat. *Plant Cell* 8, 629-643.
3. Hammerschmidt, R., Nuckles, E., and Kuc, J. 1982. Association of enhanced peroxidase activity with induced systemic resistance of cucumber to *Colletotrichum lagenarium*. *Physiol. Plant Pathol.* 20: 73-82.
4. Hoffland E., Pieterse, C.M.J., Bik, L., Van Pelt, J.A. 1995. Induced systemic resistance in radish is not associated with accumulation of pathogenesis-related proteins. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 46: 309-320.
5. Jeun Y.C., Park K.S. and Kim C.H. 2001. Different mechanisms of induced systemic resistance (ISR) and systemic acquired resistance (SAR) against *Colletotrichum orbiculare* on the leaves of cucumber plants. *Mycobiology*, 29(1): 19-26.
6. Kogel, K.H., Beckhove, U., Dreschers, J., Münch, S. and Romme, Y. 1994. Acquired resistance in barley: The resistance mechanism induced by 2,6-dichloroisonicotinic acid is a phenocopy of a genetically based mechanism governing race - specific powdery mildew resistance. *Plant Physiol.* 106: 1269-1277.
7. Leeman, M., den Ouden, F.M., van Pelt, J.A., Dirkx, F.P.M., Steijl, H., Bakker, P.A.H.M., and Schippers, B. 1996. Iron availability affects induction of systemic resistance to fusarium wilt of radish by *Pseudomonas fluorescens*. *Phytopathology* 86: 149-155.
8. Malamy, J., Carr, J., Klessig, D., and Raskin, I. 1990. Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science* 250: 1002-1004.
9. Min, J. Y., Park, K. S. and Kim, C. H. 2000. Antifungal activity of crude extracellular polysaccharides(EPS) extracted from *Burkholderia cepacia* strain 923-87 on anthracnose of pepper fruit and cucumber plants. *The Plant Pathology Journal*. Vol. 16, 348.
10. Miura Y., Yoshioka H., and Doke N. 1995. An autophotographic determination of the active oxygen generation in potato tuber discs during hypersensitive response to fungal infection or elicitor. *Plant Sci.* 105: 45-52.
11. Pieterse CMJ, Van Wees SCM, Van Pelt JA, Knoester M, Laan R, Gerrits H, Weisbeek PJ, Van Loon LC. 1998. A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 10: 1571-1580.
12. Press, C., Wilson, M., Tuzun, S., and Kloepper, J.W. 1997. Salicylic acid produced by *Serratia marcescens* 90-166 is not the primary determinant of induced systemic resistance in cucumber or tobacco. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 10: 761-768.
13. Schmele, I. and Kauss, H. 1990. Enhanced activity of the plasma membrane localized callose synthase in cucumber leaves with induced resistance. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 37: 221-228.
14. Siegrist J., Jeblick W., and Kauss H. 1994. Defense responses in infected and elicited cucumber (*Cucumis sativus* L.) hypocotyl segments exhibiting acquired resistance. *Pl. Pysiol.* 105, 1365-1974.
15. Siegrist, J., D. Glenewinkel, C. Kollé, M.



- Schmidtke. 1997. Chemically induced resistance in green bean against bacterial and fungal pathogens. *Journal of Plant Diseases and Protection* 104 (6). 599-610.
16. Sticher L. Mauch-Mani B. Métraux JP, 1997. Systemic acquired resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 35: 235-270.
17. 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.
18. Vernooij. B., Friedrich. L., Morse. A., Reist. R., Kolditz-Jawhar. R., Ward. E., Uknes. S., Kessmann. H. and Ryals J. 1994. salicylic acid is not the translocated signal responsible for inducing systemic acquired resistance but is required in signal transduction. *The Plant Cell.* Vol. 6. 959-965.