

살충제 이미다클로프로이드에 의한 식물 가뭄 내성 유도

한송희¹ · 김철홍¹ · 이장훈¹ · 김인선² · 김영철^{1*}

¹전남대학교 식물생명공학부, ²응용생물공학부
(2010년 6월 11일 접수, 2010년 6월 21일 수리)

Induced Drought Tolerance by the Insecticide Imidacloprid in Plant

Song Hee Han¹, Chul Hong Kim¹, Jang Hoon Lee¹, In Seon Kim² and Young Cheol Kim^{1*} (¹Division of Plant Biotechnology, Chonnam National University, Gwangju 500-757, Korea and ²Division of Applied Bioscience & Biotechnology, Chonnam National University, Gwangju 500-757, Korea)

Imidacloprid is a systemic insecticide which has been used widely in various crops to control insects. In the present study, we demonstrated that pre-treatment of imidacloprid significantly induced tolerance to drought in plant. Relative water content, chlorophyll levels, and recovery rate upon rehydration after drought stress in tobacco plants pre-treated with imidacloprid were higher levels than the control plants. Induced drought tolerance by imidacloprid treatments in red pepper was also demonstrated by measurement of recovery rate and fresh weight upon drought stress. Taken together, our results suggest that imidacloprid, in addition to exerting direct insecticidal activity, may also protect plants by induced tolerance to drought in plant.

Key Words: Imidacloprid, Induced drought tolerance, Insecticide

서론

식물은 병원균의 침입과 가뭄을 비롯한 다양한 환경스트레스에 대해 저항성을 유도하는 능력을 가지고 있다. 이러한 식물의 저항성 유도는 토양에 서식하는 유용미생물에 의해 유도되는 유도전신저항성(induced systemic resistance, ISR)과 benzothiazole과 같은 식물방어 활성제에 의해 유도되는 전신획득저항성(systemic acquired resistance, SAR)로 나뉜다(Van der Ent et al., 2009). 식물에 유도전신저항성 유발하는 미생물로는 ACC deaminase를 생성하는 세균이나 뿌리 정착 생물적 방제균인 *Pseudomonas chlororaphis* O6가 알려져 있고, 이들 미생물의 뿌리 정착에 의해 다양한 식물병 뿐만 아니라 가뭄과 고염 등 환경스트레스에 대해서도 저항성을 유도한다(Cho et al., 2008; Mayak et al., 2004). 또한 전신획득저항성을 유도 식물방어 활성제인 asibenzolar-S-methyl(ASM)이나 non-protein 아미노산 β -aminobutyric acid(BABA)등을 식물체의 지상부에 처리하

면 전신유도저항성 균주와 마찬가지로 식물병 뿐만 아니라 환경 스트레스에 대해서도 저항성 및 내성을 유도한다(Lamondia, 2009; Ton et al., 2005).

식물병이나 해충의 화학 방제제로 사용되고 있는 작물보호제를 식물체에 처리하였을 때에도 다양한 식물병과 환경스트레스에 대해 식물에서 저항성을 유도한다는 보고가 있다. 트리아졸 계열의 살균제인 테트라코나졸은 식물체에 처리시 abscissic acid(ABA)를 더욱 많이 생산하게 하여 뿌리 생장을 유도 하고 식물에 가뭄 저항성을 유도한다(Ronchi et al., 1997). 스트로빌루린계통의 살균제인 크레속심메칠은 에틸렌의 생합성을 억제하여 사이토키닌의 합성을 증가시켜 식물의 노화를 방지하며(Grossman and Retzlaff, 1997), 병원균 침입 시 식물체에서 병 저항성 관련 단백질의 발현을 유도한다고 알려져 있다(Glaab and Kaiser, 1999). 이미다클로프로이드(imidacloprid)는 침투이행성 살충제로 1990년대부터 진딧물등의 흡즙성 해충을 방제하기 위하여 다양한 작물에 사용되고 있다. 이미다클로프로이드의 작용기작은 곤충의 nicotin acetylcholine receptor에 작용하여 토양, 종자, 식물체의 경엽처리로 매우 우수한 살충효과를 나타낸다(Bai et al., 1991). 이미다클로프로이드는 식물의 물관부를 통해서 쉽게 이동하여 토양 및 종자 처리에 의해 식물체내에 흡수된 약제는

*연락처:

Tel: +82-62-530-2071 Fax: +82-62-530-2069
E-mail: yckimyc@chonnam.ac.kr

식물체내에서 imidazoline 유도체로 변환되어 더욱 좋은 살충효과를 나타낸다(Alsayeda et al., 2008; Nauen et al., 1998). 살충효과 이외에 이미다클로프리드를 살포하였을 때, 식물병 방어 활성제로 작용하여 감귤에서 발생하는 궤양병을 억제하고(Francis et al., 2009), 식물저항성 유도체인 ASM과 함께 사용시 식물 바이러스병을 예방 할 수 있다고 알려져 있다(Csinos et al., 2001). 식물병해충 방제 이외에 이미다클로프리드는 목화에서 고온스트레스에 대해 내성을 나타냈고, 엽면적과 건물중이 증가하였다(Gonias et al., 208).

본 연구는 흡습성 해충 방제 살충제로 널리 사용되고 있는 이미다클로로프리드가 식물에 살충 효능 이외에 식물방어 활성제로 작용하여 식물 병이나 가뭄과 같은 환경 스트레스에 대해 식물에 내성을 유도하는 지를 밝히기 위해 수행하였다.

재료 및 방법

시험농약과 처리조건

시험농약은 이미다클로프리드는 입상수화제(water dispersible granule, WG, 68%)와 세립제(fine granule, FG, 1%)를 바이엘 크롭사이언스(Bayer Cropscience Korea)에서 제공받아 사용하였다. 이미다클로프리드 입상수화제는 추천 표준농도(10,000×), 배량(5,000×), 반량(20,000×)이 되게 물로 희석하여 사용하였으며, 이미다클로프리드 세립제는 식물 한 주당 표준농도(1 g/주), 반량(0.5 g/주), 혹은 배량(2 g/주)이 되게 정식 전 육묘상에 처리하였다. 대조약제로는 이미다클로프리드와 같은 계통의 약제인 네오니코틴노이드(neonicotinoid)계로 작물체내에서나 환경중에 대사물질이 다른 약제인 티아메톡삼 입상수화제(Thiamethoxam WG, 10%)를 표준농도 2,000배 및 입제(Thiamethoxam Granule, GR, 1.5%)의 표준사용량인 1 g/주로 처리하였다.

식물과 생육조건

담배(cv. Xanthi) 종자는 70% ethanol에 2분간 침지 후, 1% sodium hypochlorite 에 20분간 침지하여 표면 살균하였다. 표면 살균한 종자는 멸균수로 깨끗이 씻은 후에, 종자 발아를 촉진하기 위해 4°C 암상태에서 3일간 물에 침지하였다. 식물을 microtiter plates(12-well plate: SPL Lifescience Co., Pochon, Korea)에서 생육시키기 위해, 발아한 종자를 1/2 Murashige와 Skoog salt(MS) 배지(0.3% Phytagel과 3% sucrose를 첨가, pH 5.7)에 파종하였다. 포트 실험을 위해 미리 조제한 토양 500 cm³(바이오상토 : vermiculite : perlite, 5 : 1 : 1, v/v/v)가 담긴 10.5×10.5×9 cm pot에 담배종자 15-30립/pot을 파종하였다. 각 포트당 20 mL의 물을 2일 간격으로 관주하였다.

고추 종자는 담배종자를 파종한 동일한 포트조건에 1립/pot을 파종하고, 각 포트당 20 mL의 물을 2일 간격으로 관주하였다. 유리 온실 내 포트 실험을 위해서 70일된 고추

유묘를 포트(18×18×13 cm)에 옮긴 후 사용하였다. 담배와 고추 식물 유묘는 40 W 형광등 하(2,000 lux, 80 μmol photons m⁻² s⁻¹)에서 16시간의 광과 8시간의 암조건하에서 생육시켰으며, 식물의 생육온도는 25 ± 1°C, 상대습도는 50-60%를 유지하였다.

식물 생육 증진 및 식물병 저항성 유도 능력 검정

이미다클로프리드의 식물 생육 증진과 식물병 저항성 유도 능력을 검정하기 위해, 멸균된 담배 종자를 1.5% (wt/vol) sucrose가 첨가된 1/2 Murashige와 Skoog salts 배지에 파종하였다. 담배를 2주 동안 생육시킨 후, 다양한 농도의 이미다클로프리드 입상수화제와 멸균수를 10 μl씩 처리하고, Microtiter plates를 parafilm으로 밀봉하여 생육시켰다. 이미다클로프리드를 처리한 1주일 후에, 식물의 신선중을 측정하기 위해 plates에서 뽑아 전자 천칭(ME5-F, Symax-Korea)을 이용하여 측정하였다. 이미다클로프리드를 처리한 3일 후에, 담배잎에 무름병균인 *Pectobacterium carotovorum* SCC1을 접종하였다. 담배 무름병균인, *P. carotovorum* SCC1은 Dr. E. Tapio Palva(University of Helsinki, Finland)로부터 분양받았다. 각 담배 잎에 무름병균 현탁액 2 μl씩 접종하였는데, 무름병균 접종원을 조제하기 위하여 *P. carotovorum* SCC1을 LB broth배지에서 48시간 배양하고 세균 세포를 원심분리하여 회수한 다음 분광광도계에서 absorbance 600 nm = 1.0(1×10⁸ cfu/mL)가 되게 멸균수로 재 현탁하였다. 무름병의 발병율은 병원균을 접종한 2일 후, 처리한 100개의 잎 당 무름증상을 보인 잎의 수를 측정하여 나타냈다.

가뭄 스트레스와 상대수분함량(Relative water content) 측정

포트에서 2주 생육시킨 담배에 이미다클로프리드를 기준량, 배량, 반량을 처리하고 무처리는 멸균수를 처리하였다. 기존에 식물의 가뭄내성을 유도한다고 알려진 *P. chlororaphis* O6는 LB broth배지에서 48시간 배양하고 분광광도계에서 absorbance 600 nm = 1.0(1×10⁸ cfu/ml)가 되게 멸균수로 재 현탁 후 처리하였다. 이미다클로프리드 및 대조군주를 처리한 3일 후 가뭄 스트레스를 처리하기 위해, 16일 동안 물 공급을 중단한 다음, 식물의 회복율을 측정하기 위해 2일 동안 재 관주 하였다. 가뭄 처리 후 3일과 13일에 식물체 잎을 잘라내어 식물의 가뭄 내성 유도 여부를 확인하기 위해 식물 상대수분함량(RWC: relative water content)을 측정하였다. 전체 지상부를 회수한 다음 식물체 잎만 절단하여 신선중(fresh weight, FW)을 측정하였다. 회수한 잎은 4°C 암상태에서 24시간 동안 방치한 다음 팽압 무게(turgid weight, FTW)를 측정한 후, 다시 봉투에 담아 65°C에서 24시간 동안 말린 다음 건물중(dry weight)을 측정하였다. 식물의 상대수분함량은 다음의 공식으로, $RWC = (FW - DW) / (FTW - DW)$,

계산하였다. 각 처리구당 15개의 식물체를 이용하여 3반복 하였다. 가뭄을 처리한 식물의 형광엽록소 측정은 기존에 보고된 Woo et al.(2008)의 방법에 의해FluorCam 800MF chlorophyll fluorometer와 FluorCam 6.0 software application (Photon Systems Instruments, Czech Republic)을 이용하여 측정하였다(Woo et al., 2008). 암상태를 준 식물을 초기 포화 > 1,800 $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ pulse를 준 후 조사하였다. 광합성 양을 측정한 모든 식물체는 측정하기 전 12-16시간의 암상태에 보관하여 사용하였는데, 정확한 Fv/Fm 값 측정을 위해서는 15분 이상의 암상태를 유지하였다.

이미다클로프로디드 처리에 의한 고추 가뭄 내성 유도

이미다클로프로디드의 성체 청양품종에 가뭄 내성 유도 능력을 검증하기 위해 10-12일이 전개된 유묘를 생육 포트에 옮긴 1일 후에, 이미다클로프로디드 입상수화제의 경우 처리 농도별로 희석하여 150 mL씩 관주 처리하고 45일 이후 다시 동일한 약량으로 2차 처리하였다. 이미다클로프로디드 세립제의 경우 생육 포트 정식 전 육묘상자에 각 처리구별 살포 약량을 적정하여 직접 살포한 후 포트에 정식하였고 이미다클로프로디드 입상수화제와 동일하게 처리 45일 이후 다시 동일한 약량으로 2차 처리하였다. 공시 약제를 처리한 1주일 후에 물의 공급을 중단하여 가뭄스트레스를 처리하였고, 가뭄스트레스 회복율을 측정하기 위해 가뭄 처리 후 2일 동안 물을 재 관주 하였다. 고추의 가뭄 내성 유도 능력을 측정하기 위해 생체중(fresh weight)을 측정하였으며, 각 처리구 당 15개의 고추를 이용하여 3반복하였다.

고추에서 이미다클로프로디드 입상수화제와 세립제의 가뭄 내성 유도 능력은 40일간 플라스틱 포트(15x6x10 cm)에서 생육한 녹광품종에 다양한 농도의 이미다클로프로디드를 7일간격으로 4회 처리하였다. 대조약제는 희석배수로 관주하였고 무처리는 멸균수를 관주하였다. 파종 후 70일 후에 고추 식물체는 8일간 물공급을 중단하여 가뭄 스트레스를 준 후, 회복율을 측정하기 위해 2일 동안 재 관주 하였다. 모든 실험은 각 처리구당 15개의 식물체를 이용하였으며, 임의배치법으로 3반복하여 실시하였다.

통계 분석

데이터는 SPSS 12.0K Windows버전(SPSS Institute, Seoul, Korea)을 이용하여 유의성을 분석하였다. 통계분석은 Duncan's multiple range test로 유의수준 95%로 분석하였다.

결과 및 고찰

식물 생육 증진 및 병저항성 유도 능력

담배 유묘를 이용한 이미다클로프로디드를 뿌리에 관주하였을 때 공시한 모든 약량에서 대조구에 비해 담배의 생육 증

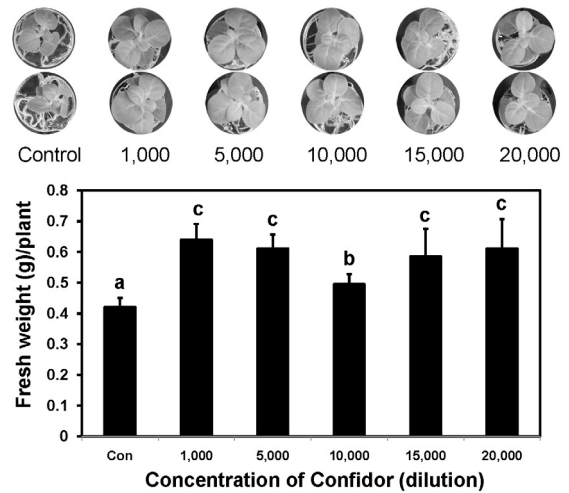


Fig. 1. Effect of Confidor® treatment on tobacco growth in microtiter plate. Different concentrations of Confidor® WG or sterile water were applied to the tobacco seedling. One week after treatments, fresh weight was measured using an electric balance (ME5-F, Symax-Korea). Differences in letters indicate the differences between treatments on the basis of Duncan's multiple range test at P<0.05.

진 효과를 보였다(Fig. 1). 그러나, 담배 무름병을 처리하여 저항성 유도 능력을 살펴본 결과 무처리와 비교하였을 때 공시시료 처리구의 무름병 저항성 유도 능력 결과의 유의성이 무처리와 차이가 없어 무름병에 대한 저항성 능력을 보여주지 못하였다(결과 미제시). Gonias et al.(2008)은 이미다클로프로디드를 관주처리 시 식물의 광합성을 증가시키고 엽록소 활성을 높여 목화의 옆면적과 건물중이 증가 한다고 하였는데, 이는 이미다클로프로디드가 식물체 내부에서 생물학적 스트레스에 관여하는 항산화 효소의 활성에 관여하여 식물 생육 촉진 효과를 나타낸다고 하였다. 본 연구에서도 담배의 유묘기에 생육 증진 효과를 보였는데, 이는 아마도 이미다클로프로디드를 처리한 식물체의 대사과정을 촉진시킨 결과라 할 수 있으며 어떤 기전에 의해 식물의 생장이 촉진되는지는 아주 흥미로운 연구가 될 것이라 사료된다.

이미다클로프로디드에 의한 담배 가뭄 스트레스 내성 유도 능력

가뭄처리 14일째 이미다클로프로디드 입상수화제와 세립제를 처리한 식물체에서 Fv/Fm값이 무처리는 0.52인 반면 처리구에서는 0.67-0.72로 무처리의 값보다 높아 이미다클로프로디드를 처리한 식물체에서 가뭄 내성이 유도됨을 알 수 있었다 (Fig. 2A). 가뭄에 내성을 유도한다고 알려진 *P. chlororaphis* O6를 토양에 관주한 처리구의 상대수분함량이 65%와 이미다클로프로디드를 처리한 식물체에서 48-57%로 무처리구의 상대수분함량이 40%보다 높았다(Fig. 2B). 이러한 결과는 이

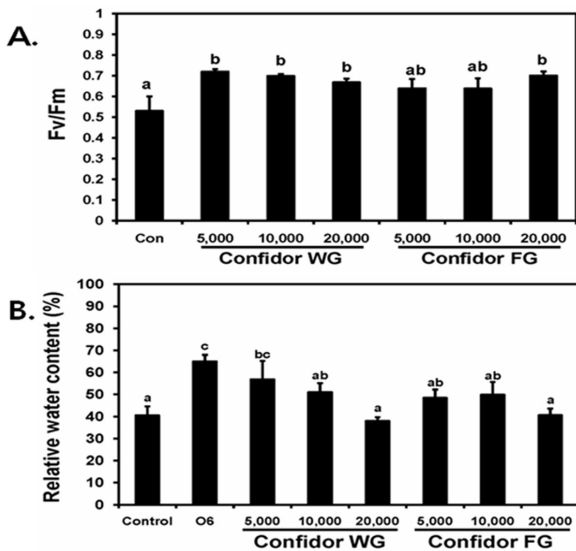


Fig. 2. Effect of Confidor® treatments on induction of drought tolerance in tobacco plant. A, The Fv/ Fm measurements of tobacco seedlings pre-treated with various concentrations of Confidor® WG and FG. After 14 days of water withholding, Fv/ Fm of each plant was measured. Three independent experiments were performed with 5 plants/ treatment. B, Relative water content of tobacco seedlings treated with different concentrations of Confidor® WG or FG. Plants with roots colonized by *Pseudomonas chlororaphis* O6 were used as a positive control. Plants grown with only water treatments were used as a negative control. Three independent experiments were performed from at least five leaflets randomly cut from 15 plants/ treatment. Each data point represents the mean ± standard deviation from three replicate experiments. Data represented by different letters are statistically different at $P < 0.05$.

미다클로프리를 전 처리하고 가뭄을 처리하였을 때 식물체에서 가뭄에 대한 내성이 유도됨을 증명하였다.

이미다클로프린 처리에 의한 고추 가뭄 내성 유도

이미다클로프린 입상수화제와 세립제를 처리하고 가뭄을 처리한 식물체에서의 생체중은 90 g/plant와 62-87 g/plant 인 반면, 대조구의 생체중(42 g/주)보다 높아 이는 이미다클로프린에 의해 고추에 가뭄 내성이 유도된 결과로 추정된다(Fig. 3A and 3B). 또한 가뭄 스트레스 처리 후 무처리구의 고추가 고사되는 시점에 물을 재 공급하여 가뭄 스트레스로부터 회복하는 고추의 회복율을 조사한 결과, 이미다클로프린 입상수화제의 경우 대조약제는 가뭄에 40% 정도의 회복율을 보인 반면, 배양에서는 100%, 반량과 추천농도를 처리한 구에서는 70~80%의 높은 회복율을 나타냈다. 이미다클로프린 세립제 또한 입상수화제와 비슷한 가뭄 내성 회복 능력을 보였다(Fig. 4).

일반적으로 식물에 가뭄이나 고염 스트레스가 주어지면

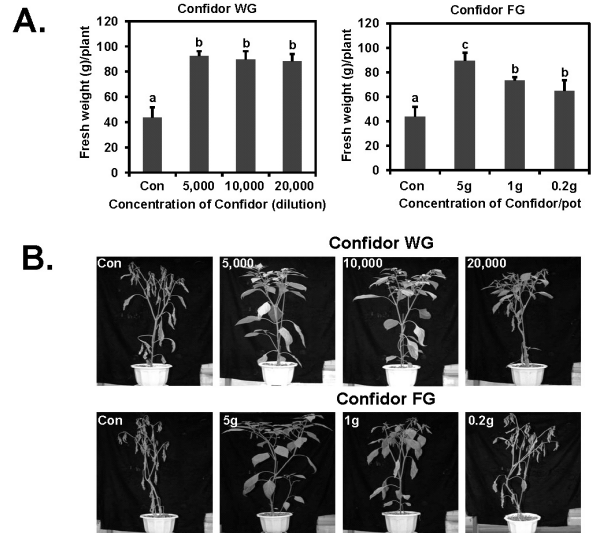


Fig. 3. Induced drought tolerance in red pepper by treatment with Confidor®. A, Red pepper plants were grown in pot, and treated with various concentrations of Confidor® WG and FG or water as a negative control. After treatments, the plants were drought stressed by withholding water. Water was withheld for eight days after Confidor® treatments. Two days after rehydration, fresh weights of the plants were measured to evaluate induced drought tolerance. Each data point represents the mean ± standard deviation from three replicate experiments. Data represented by different letters are statistically different at $P < 0.05$. B, Representative photographic images of plants following 8 days of drought stress and 2 days of rehydration are shown.

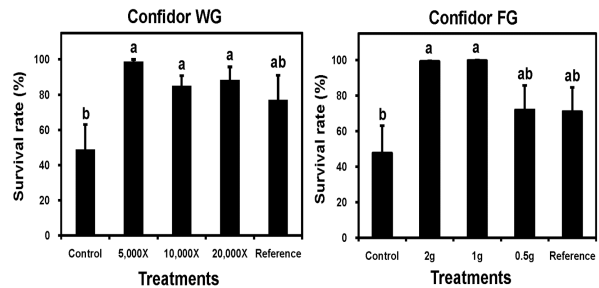


Fig. 4. Induced drought tolerance in red pepper grown in pots by treatment with Confidor®. Red pepper plants were grown in pots in soil, and were treated with various concentrations of different formulations of Confidor®, thiamethoxam, or, as a negative control, water. After applications of crop protectants, the plants were drought stressed by withholding water for one week after which it was supplied. Two days after rehydration, surviving seedlings were counted to evaluate induced drought tolerance. Each data point represents the mean ± standard deviation from three replicate experiments with 15 plants/ treatment. Data represented by different letters are statistically different at $P < 0.05$.

식물은 ABA의 작용으로 기공 폐쇄를 유발하여 증산에 의한 물 손실을 최소화하지만(Cosmstock, 2002), 식물체에서 에틸렌의 생성이 증가하게 되면 ABA에 의한 기공 폐쇄는 감소하여 가뭄스트레스 내성이 감소한다고 보고하였다(Tanaka et al., 2005). Mayak et al.(2004) 보고에 의하면 ACC deaminase를 생성하는 미생물이 식물의 뿌리에 정착하면 식물의 에틸렌의 농도를 감소시켜 가뭄 내성을 유도한다고 보고하였다. 또 다른 가뭄 내성 유도 균주인 *P. chlororaphis* O6균주는 뿌리에 정착하여 식물 기공의 폐쇄를 유도하여 가뭄 내성을 유도한다고 보고하였다(Cho et al., 2008). 이미다클로프리드를 처리한 후 가뭄 스트레스 하에서 Fv/Fm 와 RWC값이 무처리에 비해서 높게 나타나는 것은 담배의 기공 폐쇄로 물의 손실을 억제한 결과로 추정되나, 아직까지 구체적인 기작은 알려지지 않고 있다.

식물에 대한 유도 저항성은 유용 미생물 이외에도 식물 저항성 유도체가 salicylic acid 및 병원성 관련 단백질(PR protein)에 발현을 유도하여 작물 스트레스를 경감시키고 (Van der Ent., 2009), 일부 화학 농약도 작물에 대한 저항성 유전자의 발현 및 환경 스트레스에 대한 내성의 유도가 보고 되었다(Herms et al., 2002; Ronchi et al., 1997; Wu and Tiedmann, 2001). 본 연구결과를 종합해 보면, 이미다클로프리드는 식물 생육 증진과 가뭄 내성을 유도하는 작물 보호제임을 증명하여, 작물보호제의 부가적인 환경스트레스 내성 유도제로 사용이 가능함을 제시하였다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 바이오그린 21 사업(과제번호 : 20-070401034032)의 지원으로 수행되었습니다.

참 고 문 헌

- Alsayed, H., Pascal-Lorber, S., Nallanthigal, C., Debrauwer, L., and Laurent, F. (2008) Transfer of the insecticide [¹⁴C] imidacloprid from soil to tomato plants. *Environ. Chem. Lett.* 6, 229-234.
- Bai, D., Lumimis, S.C., Leicht, W., Breer, H., and Sattelle, D. B. (1991) Actions of imidacloprid and a related nitro-methylene on cholinergic receptors of an identified insect motor neurone. *Pestic. Sci.* 33, 197-204.
- Cho, S.M., Kang, B.R., Han, S.H., Anderson, A.J., Park, J.Y., Lee, Y.H., Cho, B.H., Yang, K.Y., Ryu, C.M., and Kim, Y.C. (2008) 2R,3R-butanediol, a bacterial volatile produced by *Pseudomonas chlororaphis* O6, is involved in induction of systemic tolerance to drought in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Plant Microbe Interact.* 21, 1067-1075.
- Comstock, J.P. (2002) Hydraulic and chemical signaling in the control of stomatal conductance and transpiration. *J. Exp. Bot.* 53, 195-200.
- Csinos, A.S., Pappu, H.R., McPherson, R., M., and Stephenson, M. G. (2001) Management of *Tomato spotted wilt virus* in flue-cured tobacco with acibenzolar-S-methyl and imidacloprid. *Plant Dis.* 85, 292-296.
- Francis, M. I., Redondo, A., Burns, J. K., and Graham, J. H. (2009) Soil application of imidacloprid and related SAR-inducing compounds produces effective and persistent control of citrus canker. *Eur. J. Plant Pathol.* 124, 283-292.
- Grossmann, K., and Retzlaff, G. (1997) Bioregulatory effects of the fungicidal strobilurin kresoxim-methyl in wheat (*Triticum aestivum*). *Pestic. Sci.* 50, 11-20.
- Glaab, J., and Kaiser, W.M. (1999) Increased nitrate reductase activity in leaf tissue after application of the fungicide kresoxim-methyl. *Planta* 207, 442-448.
- Gonias, E.D., Oosterhuis, D.M., and Bibi, A.C. (2008) Physiologic response of cotton to the insecticide imidacloprid under high-temperature stress. *J. Plant Growth Regul.* 27, 77-82.
- Herms, S., Seehaus, K., Koehle, H., and Conrath, U. (2002) A strobilurin fungicide enhances the resistance of tobacco against Tobacco Mosaic Virus and *Pseudomonas syringae* pv *tabaci*. *Plant Physiol.* 130, 120-127.
- LaMondia, J. A. (2009) Efficacy of fungicides and a systemic acquired resistance activator (acibenzolar-S-methyl) against tobacco blue mould. *Crop Prot.* 28, 72-76.
- Mayak, S., Tirosh, T., and Glick, B.R. (2004) Plant growth-promoting bacteria confer resistance in tomato plants to salt stress. *Plant Physiol. Biochem.* 42, 565-572.
- Nauen, R., Tietjen, K., Wagner, K., and Elbert, A. (1998) Efficacy of plant metabolites of imidacloprid against *Myzus persicae* and *Aphis gossypii* (Homoptera: Aphididae). *Pestic. Sci.* 52, 53-57.
- Ronchi, A., Farina, G., Gozzo, F., and Tonelli, C. (1997) Effects of a triazole fungicide on maize plant metabolism: modifications of transcript abundance in resistance-related pathways. *Plant Sci.*

- 130, 51-62.
- Tanaka, Y., Sano, T., Tamaoki, M., Nakajima, N., Kondo, N., and Hasezawa, S. (2005) Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 138, 2337-2343.
- Ton, J., Jakab, G., Toquin, V., Flors, V., Iavicoli, A., Maeder, M.N., Metraux, J.-P., and Mauch-Mani, B. (2005) Dissecting the β -aminobutyric acid-induced priming phenomenon in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 17, 987-999.
- Van der Ent, S., Van Wees, S.C.M., and Pieterse, C.M.J. (2009) Jasmonate signaling in plant interactions with resistance-inducing beneficial microbes. *Phytochem.* 70, 1581-1588.
- Woo, N.S., Badger, M.R., and Pogson, B.J. (2008) A rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence. *Plant Methods* 4, 27.
- Wu, Y., and Tiedemann, A. (2001) Physiological effects of azoxystrobin and epoxiconazole on senescence and the oxidative status of wheat. *Pestic. Biochem. Physiol.* 71, 1-10.
-