

I 緒 言

ダイズ矮化病の発生は1952年ごろ北海道道南地方の八雲町および今金町で認められたのが最初と考えられている。1957年には大野町道南農試(道立農試渡島支場)のほ場にも本病が確認され、渡島・松山管内に激発して注目をひいた。当時本病は「鶴の子」系品種にのみ発生する生育障害とされていたが、近年さらに発生地域および面積が拡大し、「鶴の子」系以外の多くの栽培品種にも発生することが明らかにされた。本病の発生は年々増加の傾向にあり、1971年には北海道全域に大発生するにいたり、さらに同年青森県下北半島にも発生が認められた。

北海道におけるダイズの作付面積は、ここ数年減少の一途をたどってきたが、この原因として本病の発生が関与していることも考えられる。本病に感染するとダイズの子実形成はいちじるしく減少するため、その被害はきわめて大きい。したがって本病はダイズ生産上の大きな障害の一つとなっており、本病の防除対策を早急に確立することが強く要求されている。

本病については1958年より道南農試をはじめ各試験研究機関でその原因究明について、病害虫、土壌肥料ならびに作物学的立場から検討されたが、この病気の原因は明らかにされなかった。しかし木幡(1968)は道南農試において本病の発生が浸透性有機燐殺虫剤の土壌施用によって抑えられることを見だし、さらに諏訪・千葉(1969)もその効果を再確認すると同時に本病が接木によってうつされる可能性のあることを示唆した。1968年には筆者および後藤は本病がジャガイモヒゲナガアブラムシ(*Aulacorthum solani* (Kaltenbach))で媒介されるウイルス病であることを明らかにし、ダイズ矮化病(soybean dwarf disease)と命名した(玉田ら, 1969)。一方、土居ら(1968)は同年罹病ダイズ茎葉の篩部組織内に直径25~27 nmの球形ウイルス様粒子を認めた。

筆者は1968年より1973年まで本病の発生分布と被害、病原ウイルス、ジャガイモヒゲナガアブラムシによる伝播、本病の発生生態および防除法

について研究を行なったので、その結果をここにとりまとめて報告する。

本研究を遂行するにあたり、北海道立中央農業試験場馬場徹代病虫部長ならびに高桑亮病理科長には、積極的に本病の原因究明を勧められ、終始ご激励とご指導を賜わり、また研究上の便宜を計っていただいた。ここに衷心より感謝の意を表する。また本論文を発表するにあたり、北海道大学農学部教授村山大記博士には、終始有益なご指導とご鞭撻を賜わり、かつ詳細に本文の校閲の労をとられた。ここに深甚なる謝意を表する。

本研究を行なうにあたり、北海道大学農学部小島誠博士には、本ウイルスの純化と血清学的手技について、絶大なご指導とご援助をいただき、また四方英四郎博士には、電子顕微鏡について種々ご指導をいただいた。また植物ウイルス研究所飯田俊武博士、大島信行博士、帯広畜産大学成田武四博士、蚕糸試験場高橋幸吉博士、北海道農業試験場根本正康氏、後藤忠則氏、稲垣春郎氏、埼玉県農業試験場諏訪隆之氏、北海道立十勝農業試験場赤井純氏、北海道立中央農業試験場森義雄氏、富岡暢氏、千葉一美氏、谷村吉光氏、梶野洋一氏には、種々ご指導とご援助をいただいた。また宇都宮大学農学部田中正博士および北海道大学農学部樋口弘道博士には、アブラムシの同定についてご教示をいただいた。これら各位に対し衷心から感謝の意を表する。

II 病 徴

本病の病徴はウイルスの系統、ダイズの品種、環境条件などで異なる。そのため各品種の接種による病徴は別項において述べることにし、ここではほ場における病徴について記す。

病徴は大別して矮化型、縮葉型および黄化型に分けることができる。これらの型は多くの場合複合した状態で観察される。矮化型はとくに鶴の子系品種(「白鶴の子」、「早生鶴の子」、「ユヅル」など)に顕著で、6月下旬から7月上旬の本葉2~3葉期ごろから認められる。最初頂葉がわずかに退緑・黄化し、葉片は小形で裏面に巻く(図版1—

2, 3)。葉柄・節間は短縮し、植物体はいちじるしい矮化症状を示す(図版1—1, 4, 5)。葉は次第に濃緑色となり、かたぐわごわした感じになる。矮化の程度はダイズの品種やウイルスの系統によっても異なる。縮葉型は一般に矮化型よりおそく現われる傾向がある。新葉がやや退緑・黄化する点は矮化型と同様であるが、その後葉は小形となり(図版3—1, 2), 葉脈が縮まるため、ちりめん状になる(図版2—3, 4)。この症状は触れるとかたく、色は濃緑を呈する。このような植物の葉柄や節間は矮化型と比べてむしろ伸長する傾向がある(図版2—3, 4; 図版3—3)。この型は多くのダイズ品種にあらわれるが、とくに「コガネジロ」、「鶴の子」系品種、「オンマシロメ」、「中生光黒」、「トヨスズ」などに顕著である。縮葉型は病勢が進むと下葉の脈間黄化がいちじるしく、古い葉に汚点様のえそを生じる場合がある。矮化型および縮葉型は生育後期になるとすべて黄化症状を示すが、とくに「極早生千島」、「坂本早生」、「元宝金」、「黄宝珠」のような比較的抵抗性の品種では、顕著な矮化・縮葉症状はみられず、株全体が黄化するため黄化型として区別した。この型の発病時期は品種によって異なるが、7月下旬ごろ下葉の脈間がわずかに退緑・黄化し、さらに生育が進むにつれて次第に明瞭になる。葉は固く、粗剛となり、触れるとがさがさする。

以上の病徴は、厳密に区別することはむずかしく、多くの場合複合して現われる。とくに生育後期にみられる黄化症状は本病の大きな特徴でもある。また罹病植物は収穫期になっても落葉せず、おそくまで葉が緑色で残ることが多い。罹病株は分枝数、着花数、着莢数が少なく、ことに縮葉症状株は矮化症状株に比べて減収率が大きい(千葉・諏訪, 1970)。なお、本病の場合にはダイズモザイク病やダイズ萎縮病にみられるようなモザイク症状は認められず、褐斑粒も生じない。

III 発生分布および被害に関する調査

本病は1952年ごろ道南地方に発生したのが最初の記録である。その後10数年間道南地方以外で本病が発生したという事実は知られていない。

しかし、最近本病の発生分布が北海道全域に拡大し、さらに1971年には青森県においても発生が確認された。よって本病の発生分布ならびに被害の実態を知るため、1969年より1972年まで道内各地および青森県下北地方における発生状況について調査を行なった。

A 発生分布調査

1 調査地域および調査方法

1969年度30市町村54地点、1970年度45市町村112地点、1971年度36市町村91地点および1972年度47市町村126地点(青森県内13市町村36地点)のダイズほ場について調査を行なった。1969年と1970年は1地点から100株を任意に抽出し、発病株数、病徴型およびジャガイモヒゲナガアブラムシの寄生程度(食こんから推定)を調査した。1971年と1972年には1地点から50株を抽出し、さらに発病程度(第69表の基準による)を加えて調査した。調査は8月中旬から下旬に行なった。

2 調査結果

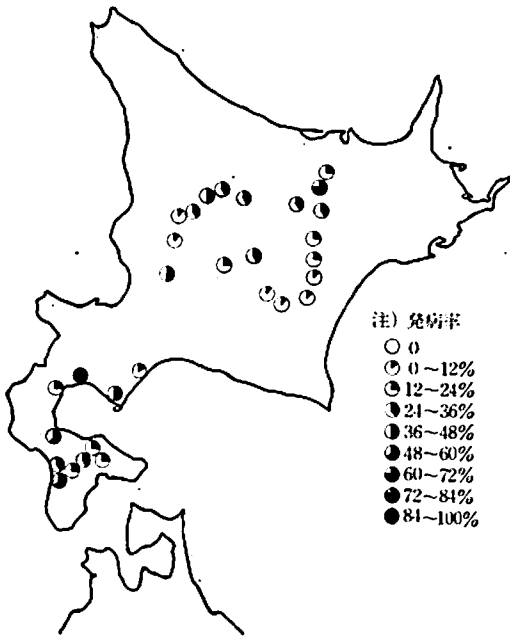
a 1969年の調査

各管内の発生状況は第1表に、市町村別の発生状況は第1図に示すとおりである。

第1表 発病調査結果(1969年)

地域	市町村数 (地点)	調査 総株数	発病株数 (発病率 (%))	病徴型(%)		
				矮化	縮葉	黄化
渡島	5(16)	2,064	696(33.7)	34.9	54.5	10.6
松山	3(7)	728	215(29.5)	32.5	67.4	0
胆振	3(6)	464	214(46.1)	0	72.9	27.1
空知	3(3)	300	56(18.7)	91.1	5.3	3.6
上川	5(9)	749	190(25.4)	43.2	33.7	23.2
十勝	8(15)	1,815	257(14.2)	52.5	42.0	5.4
網走	3(4)	1,100	198(18.0)	14.1	72.2	16.3

道南地方における発生状況を見ると、大野町、七飯町、森町、厚沢部町などでは比較的発生が少なく、病徴は矮化型が多い傾向であった。八雲町、長万部町、汪差町、乙部町などでは発病が多く、病徴は縮葉型が多く認められた。胆振管内の豊浦町、伊達町でも多発しており、その大部分は縮葉黄化症状であった。道央地方をみると、空知管内は調査地点が少なく正確な発生状況は明らかでない。



第1図 発生分布 (1969年, 市町村別)

かったが、一部の地域を除いて発生は少ないようであった。上川管内の北部では平均20~30%の発病率であったが、富良野市およびその周辺では比較的発生が少なかった。以上の地域では矮化・縮葉両型の病徴が認められた。道東地方をみると、十勝管内では新得町、本別町、足寄町、陸別町のような山間地帯では発病率30%以上にも達し、縮葉型が多かったが、清水町、池田町、幕別町、芽室町のような平野地帯は少発生であった。このような少発生の地域における病徴型は大部分矮化型であった。網走管内は調査地点が少なかったが、置戸町や訓子府町ではかなりの発病がみられた。

ジャガイモヒゲナガアブラムシの寄生状況と発病との間には、明らかな関係は認められなかったが、概して上川北部、十勝・網走管内の山間地帯ではアブラムシの寄生が多くそのためか発病も多い傾向であった。

b 1970年の調査

各管内の発生状況は第2表に、市町村別の発病率は第2図に示すとおりである。

胆振管内では洞爺村以外は発生が多く、平均50%以上の発病率であった。後志管内については俱

第2表 発病調査結果 (1970年)

地域	市町村数 (地点)	調査総株数	発病株数 (発病率, %)	病徴型 (%)		
				矮化	縮葉	黄化
胆振	4(10)	950	393(41.4)	28.2	53.2	18.6
後志	9(29)	2,980	978(32.8)	29.4	38.2	32.4
石狩	3(5)	500	260(52.0)	1.9	30.4	67.7
空知	8(11)	1,515	380(25.1)	13.2	42.6	44.2
上川	6(12)	1,270	446(35.1)	23.3	51.4	25.3
十勝	8(30)	3,440	1,298(37.7)	55.2	32.1	12.7
網走	6(17)	2,510	687(27.4)	27.8	49.8	22.4



第2図 発生分布 (1970年, 市町村別)

知安町、京極町などは少発生であったが、その他の地域では発病率30~60%で、かなりの発病がみられた。以上の調査地域でみられた病徴は、矮化・縮葉・黄化型がほぼ同じ割合であった。石狩・空知管内をみると、地域により発生状況が異なっていたが、多くの場合は30~40%の発病率で、縮葉・黄化型の病株が多いようであった。上川管内は平均して各地に発病がみられた。十勝管内は1969年よりも発生が多く、平野部では矮化型が多く、足寄町のような山間地帯になるにつれて縮葉型が目立ち、発病株は増加していた。網走管内は津別町、訓子府町、留辺蘂町では多発していたのに対して、北見市、端野町、女満別町では

発生が少なかった。

c 1971年の調査

各管内の発生状況は第3表、市町村別の発病率は第3図に示すとおりである。

第3表 発病調査結果 (1971年)

地域	市町村数 (地点)	調査 総株数	発病率 %	a) 病徴型 (%)			
				発病 程度 %	矮化	縮葉 黄化	
胆振	2 (4)	200	27.5	15.1	27.3	36.4	36.4
後志	8(21)	1,050	55.2	37.8	30.0	67.6	2.4
石狩	1 (1)	50	30.0	24.0	40.0	60.0	0
空知	6 (9)	450	38.7	23.2	20.6	47.4	32.0
上川	7(10)	900	39.9	26.2	29.5	60.9	9.6
十勝	7(33)	2,900	63.1	47.0	41.5	57.2	1.3
網走	5(13)	1,500	46.7	31.7	16.7	69.6	13.8

a) 発病程度は第69表の基準による。



第3図 発生分布 (1971年, 市町村別)

1971年は全道的に発生が多く、とくに十勝・網走管内に激発した。胆振・後志管内の発生状況を見ると、地域によって発病率が異なり20~90%の範囲であった。とくに共和町や仁木町のような日本海側に多発生し、縮葉型の病徴が過半数を占めていた。空知管内では平均して各地に発病がみられ、平均39%の発病率であった。上川管内においては、富良野市付近が比較的少発生であった

が、南富良野町のような山間地に入るにしたがって発生が多かった。上川町、愛別町、当麻町などは平均40%程度の発病率を示した。また旭川市永山町のように都市近郊で水田地帯のほぼ中央でも100%近い発病ほ場がみられた。十勝管内における発生状況は地域によってかなり異なっていた。最も発生が多かったのは足寄町、池田町で大部分のダイズほ場は80%以上の発病率を示した。ついで本別町、清水町、鹿追町、芽室町で平均50~60%の発病率であった。とくに地域によって発生の異なる例として芽室町についてみると、新生(十勝農試ほ場およびその周辺)のような平野部では、きわめて発生が少なかった(数%の発病率)のに対して、平和、昭栄など山間地ではかなりの発生(70~80%の発病率)がみられた。多発生地で見られる発病株は大部分縮葉・黄化型であったが、少発生地の多くは矮化型であった。

ジャガイモヒゲナガアブラムシの発生は8月の調査なので明らかではないが、本病が多発した十勝・網走管内ではかなり多発したのではないかと推定される。例えば、発病調査を行なった8月下旬に、足寄町、清水町、本別町、池田町などのダイズほ場では多くのジャガイモヒゲナガアブラムシが認められた。

d 1972年の調査

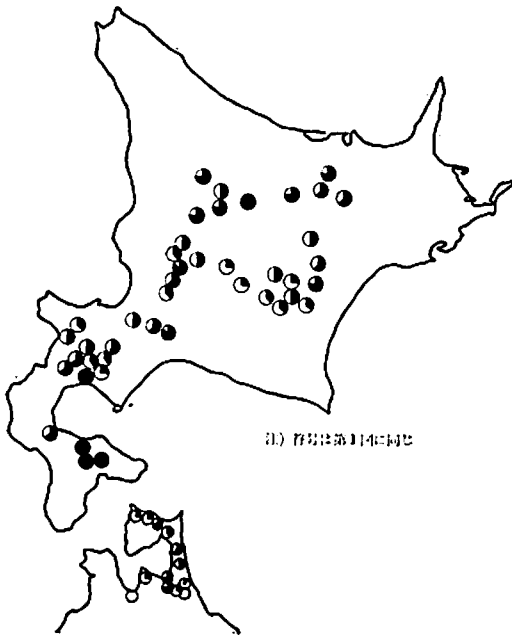
各管内の発生状況は第4表、市町村別の発病率は第4図に示すとおりである。

1972年は道南・道北・道東地方に発生が多かった。渡島管内では大部分のダイズほ場に激発し、

第4表 発病調査結果 (1972年)

地域	市町村数 (地点)	調査 総株数	発病率 %	a) 病徴型 (%)			
				発病 程度 %	矮化	縮葉 黄化	
渡島	4 (9)	450	75.6	60.4	3.5	70.6	25.9
胆振	2 (3)	150	46.7	33.5	16.7	71.2	12.1
後志	8(25)	1,250	40.9	31.2	17.1	63.6	19.3
石狩	3 (5)	250	54.0	40.3	20.7	68.9	10.4
空知	6(14)	700	44.5	28.6	3.9	45.6	50.3
上川	9(16)	800	43.4	35.0	3.5	59.4	37.1
十勝	9(42)	2,100	39.6	31.9	36.9	54.2	8.9
網走	6(12)	650	49.8	43.1	3.9	73.3	22.8

a) 発病程度は第69表の基準による。



第4図 発生分布 (1972年, 町村別)

80%以上の発病ほ場がかなりみられた。胆振・後志・石狩・空知管内は1971年と同じ程度の発生で平均40~50%の発病率であった。上川管内では富良野市で発生が少なかったが、北部の上別市、和寒町などで発生が激しかった。十勝管内は1971年より発生が少なく、とくに1971年多発した尾

寄町、池田町、清水町のような地域でも平均20~50%の発病率であった。しかし池田町、本別町の一部のほ場では90%以上の発病率を示したところもあった。芽室町の十勝農試周辺は例年並で発生が少なかった。十勝管内のダイズほ場は、全般に浸透性殺虫剤による防除がかなり徹底して行なわれ、これが発生を少なくした原因の一つとも考えられる。網走管内は留辺蘂町、訓子府町、北見市、津別町などでは平均50%以上の発病率であった。

ジャガイモヒゲナガアブラムシの発生は、空知管内と十勝管内の本別町、幕別町、士幌町の数カ所のほ場では多かったが、その他の地域では全般に少ないようであった。

青森県における調査結果は第5表と第4図に示すとおりである。

大間町、風間浦村のような下北半島の北端では発生が少なく、大畑町、むつ市、横浜町、六ヶ所村と南下するにつれて発病率が高くなる傾向が認められた。しかし、三沢市、七戸町、平内町では発生が少なく、例えば三沢市における7カ所の調査地点のうち2カ所は発病が認められなかった。さらに六戸町2地点、青森市4地点のほ場では発病が認められなかった。青森県における発生の特

第5表 青森県における発病調査結果 (1972年)

調査地域	調査地点 a)	発病率	発病程度 b)	病徴型 (%)		
				矮化	縮葉	黄化
下北郡 大間町	1	18.0 ⁵⁾	16.0 ⁶⁾	0	55.6	44.4
下北郡 風間浦村	2	16.0	13.0	0	100.0	0
下北郡 大畑町	1	68.0	48.5	14.7?	55.9	29.4
むつ市	4	28.5	23.5	0	78.9	21.1
上北郡 横浜町	3	57.3	51.0	0	88.4	11.6
上北郡 六ヶ所村	5	36.8	32.2	0	79.3	20.7
三沢市	7	11.1	9.5	0	92.3	7.7
上北郡 六戸町	2	0	0	0	0	0
上北郡 東北町	1	70.0	55.0	0	85.7	14.3
上北郡 野辺地町	2	70.0	30.5	0	91.4	8.6
上北郡 七戸町	1	4.0	1.0	0	0	100.0
東津軽郡 平内町	3	16.7	14.2	0	96.0	4.0
青森市	4	0	0	0	0	0

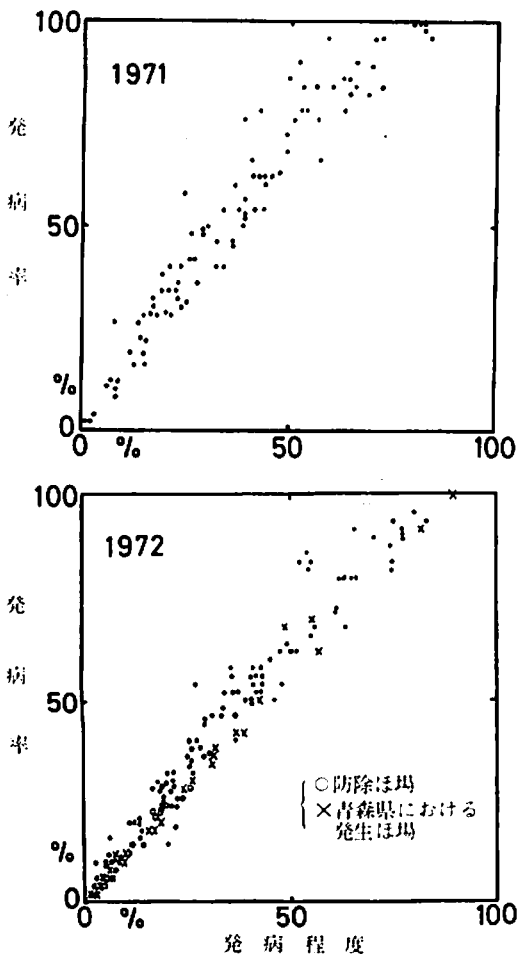
a) 調査株数は1地点50株である。
 b) 発病程度は第69表の基準による。

徴は、近接ほ場でも多発生ほ場と少発生ほ場がみられ、発病率に極端な差があることであった。また、三沢市、平内町、七戸町の少発生ほ場では発病株がスポット状に分布していたことも特徴の一つであった。

青森県で観察された病徴型は、大部分縮葉・黄化型であり、典型的な矮化型は認められなかった。少発生ほ場では後期感染と考えられる黄化症状がよくみられた。

B 被害

1971年と1972年に行なった各調査地点の発病率と発病程度との関係を第5図に示した。発病程度は病徴の激しさと子実形成の程度を加味して計算したもので、後述するごとく本病の被害とはき



第5図 各調査地点の発病率と発病程度
注) 発病程度は第69表の基準による。

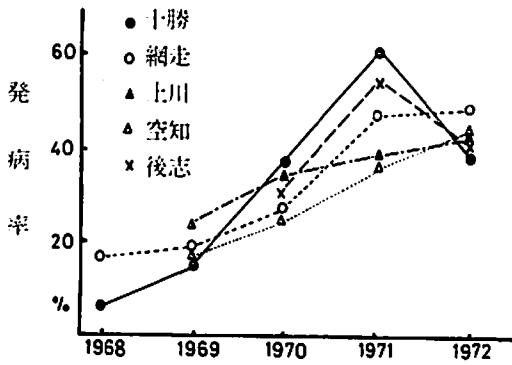
わめて高い相関関係を示した(第36図および第38図参照)。この図から明らかなように、発病率と発病程度とはきわめて高い相関関係を示し、したがって本病多発地帯における本病の被害はきわめて大きいものと推察される。例えば発病率50%であれば、発病程度が35~40%となり、減収率は40%以上になるものと推定される。

C 考察

道南地方における本病発生の概略をみると、本病は1952年ごろ八雲町および今金町において認められたのが最初であり、その後1957年には渡島・松山管内に激発した。道南農試ではそれ以降年次別に発生状況を調査しており、その結果によると、1958~1960年に多発した後はとくに発生は多くなかったが、1965年以後再び発生が多くなり、毎年80%以上の発病率を示すようになったという(木幡, 1968)。道南地方のダイズの作付をみると、1956年6,505 haを最高に1960年3,385 ha (52%), 1965年には実に1,442 ha (22%)と作付面積の減少を示した。この原因は各種の要因によると考えられるが、本病の発生が関与していることも見逃せない大きな原因の一つであろうと推定される(木幡, 1968)。

高橋・津田(1969)は1968年北海道におけるダイズのウイルス病の発生状況について調査を行なった。その結果によると、本病は道南農試にもっとも多く(発病率70%), ついで北海道農試(53%), 中央農試(36%)の順であり、十勝地方(0~24%)および網走地方(16~21%)は少発生であった。彼らはまたダイズの栽培がきわめて少ない網走地方の散在したダイズほ場でも常に発病が認められたと述べている。また本ウイルス以外にダイズにダイズモザイクウイルス、アルファルファモザイクウイルスおよびインゲン黄斑モザイクウイルスの発生を確認しているが、その発生はきわめて少なかったと報告している。

筆者は引き続き1969年~1972年の4年間、全道各地の発生状況を調査したところ、本病は北海道全域に発生していることを確認した。ダイズの作付がきわめて少ない(例えば水田地帯)地域でも常に発生が認められた。各管内の年次別発生



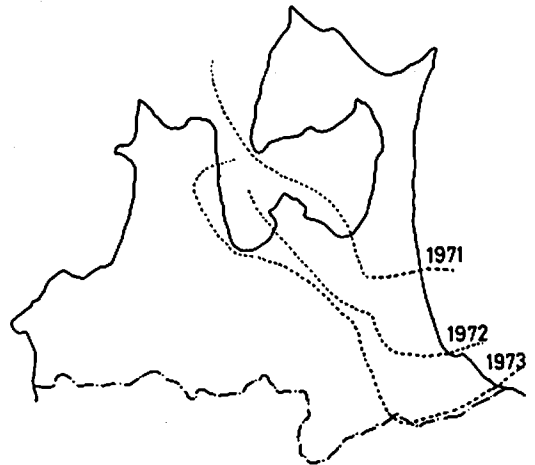
第6図 各管内における発生の年次推移

注) 1968年の調査は高橋・津田(1969)による。

の推移を第6図に示した。この図から、本病の発生は年々増加の傾向にあり、とくに1968年から1971年までに急激に増加していることが明らかである。例えばダイズの作付面積がもっとも広い十勝管内をみると、1968年数%の発病率であったのに対して、1969年10数%、1970年30~40%、1971年には60%以上にも達し、大発生が認められるに至った。

1971年にはさらに青森県において本病の発生が確認された(中央農試千葉一美氏による)。同年青森県農試が調査を行なった結果、本病は下北郡全域と上北郡の七戸町以北から三沢市根井以北で認められたが、それより南の地点ではみられなかった(青森県農試古間木支場成績書、46年度)。1972年、筆者は青森県下北地方を中心に発病調査を行なったところ、むつ市、六ヶ所村などに発病が多く、1971年とほぼ同じ傾向がみられたが、1971年には発病の認められなかった三沢市根井以南、平内町にも発生がみられた。また青森県農試の調査によると、南は八戸町および五戸町まで発生が確認されている。1972年の発生は比較的少なかったようであるが、1973年にはまた多発し、発生地域が拡大した。南は階上村耳ヶ吹、三戸町玉の木など岩手県境まで発生が認められ、また津軽半島蟹田町でも発生が確認された(青森県農試の調査による)。1971年から1973年まで発生拡大の概略を図示すると第7図のとおりである。

発病株の分布状況を見ると、北海道では発病株がほ場全面あるいはほ場周縁に多いのに対して、青森県では発病株がスポット状に分布しているほ



第7図 青森県における本病発生分布の拡大

注) 青森県農試実験場の調査による。

場がみられた。このことは後述するように青森県ではまだ感染源の密度が低いであろうと考えられる(第66表、第31図、第68表)。

本病の発生地域および分布が急激に拡大した原因は、一つは媒介昆虫の増加と他は感染源の増加であろう。媒介昆虫であるジャガイモヒゲナガアブラムシの発生が近年どの程度増加したかは明らかでないが、少なくとも1971年の発病状況を見ると、各地でかなりのジャガイモヒゲナガアブラムシが発生したものと推定される。しかし発生地域拡大の大きな原因は感染源の増加によるものと考えられる。後述するように、本病の発生分布と感染源であるクロウバ類の保毒状況とは非常に一致していたことから(第66表)、各地に広く分布しているクロウバ類が年々本病に汚染され、次第にその数が増加したためと考えられる。このクロウバ類はジャガイモヒゲナガアブラムシの寄主でもある(堀, 1926)。これは本病の発生がジャガイモヒゲナガアブラムシの生活環と密接な関係があることを暗示している。

本病の発生の地域差をみると、筆者が行なった調査地域のうちでとくに発生の多い場所は、道南地方(渡島・松山管内)、道央・道東地方の山間地帯(上川町、留辺蘂町、訓子府町、陸別町、足寄町、池田町など)であった。これに対して、比較的発生の少ない地域は、洞爺村、京極町、真狩村などの羊蹄山丘陵地帯、富良野盆地、十勝管内

の芽室町、幕別町、帯広市の平野地帯であった。このように本病の発生は概して山間（山狭）地帯に多く、平野、丘陵地帯に少ない傾向がみられた。例えば1969年の十勝管内の調査結果によると、管内全般は発生が少なかったが、足寄町や陸別町のような山間部ではかなりの発病がみられた。またこのような山間部はジャガイモヒゲナガアブラムシがおそくまで生息しており、ダイズの生育期間中感染しているようであった。このような山間地はジャガイモヒゲナガアブラムシの生息地あるいは越冬場所として好適なのかも知れない。

本病の発生は媒介昆虫であるジャガイモヒゲナガアブラムシの発生ときわめて深い関係があり、今後このアブラムシの発生生態を明らかにすることによって、本病の発生要因の解析ができるものと考えられる。

IV 病原ウイルスに関する研究

A 伝染試験

木幡（1968）は本病の発生が浸透性有機磷殺虫剤の土壌施用によって抑えられることを示し、諏訪・千葉（1969）はこの薬剤の効果を再確認し、接木感染の可能性を報告した。筆者は既往の研究結果と本病の発生状況や病徴などから、本病がウイルスによる病害であると想定し、各種の伝染試験を行なった。その結果、本病の病原がウイルスであることが判明した。

1 接木伝染

諏訪・千葉（1969）はほ場において接木を行な

第6表 接木接種試験（1968年）

接種月日	接種源植物（接穂）		接木株数	発病株数	台木にあらわれた病徴	
	品 種	病 徴				
6月27日	早生緑	矮化	3	3	矮化・縮葉	
		白鶴の子	矮化	4	3	矮化・縮葉
7月6日	白鶴の子			1	矮化	
			矮化	2	1	矮化・縮葉
			縮葉	6	1	矮化
				1	1	縮葉
8月15日	コガネシロ	縮葉	10	10	縮葉・矮化(軽)・縮葉	
		矮化・縮葉	6	6	矮化・縮葉	

い、健全株を発病させることに成功した。筆者もまたこれを確かめるため、ほ場で種々の症状を示す株を集め、温室内で育成した健全ダイズ「白鶴の子」を台木として接木接種を行なった。その結果は第6表に示すとおりである。

接種2~3週間後、新しく伸長してきた台木の側枝に病徴があらわれ、本病が接木によってうつされることが確認された。しかし台木にあらわれた症状は必ずしも接穂の症状と一致せず、矮化症状を示す株を接種しても縮葉症状があらわれる場合あるいはその逆の場合もあった。

2 汁液伝染

ほ場および温室内で典型的症状をあらわした株の葉を乳鉢に入れ、0.1M 磷酸緩衝液（pH 7.0）を加えて磨砕し、その搾汁をカーボランダム法により、第7表に示す各種の植物に接種した。

その結果は第7表に示すとおりで、すべて陰性であった。

第7表 汁液接種試験（1968）

接 種 植 物 (品 種 名)	接 種 源 植 物			
	早生緑 a) (矮化)	白鶴の子 (矮化)	白鶴の子 (縮葉)	白鶴の子 (縮葉)
ダイズ(白鶴の子)	0/5b)	0/8	0/8	0/10
ク (農林2号)	0/2	0/8	0/8	—
ク (農林4号)	0/2	0/8	0/8	—
ク (十勝長葉)	0/2	0/8	0/8	—
ク (コガネシロ)	—	—	—	0/10
エンドウ(30日相莢 えんどう)	—	—	—	0/5
インゲン(大手亡)	0/2	0/8	—	0/5
ササゲ(黒種3尺)	—	0/8	—	0/5
ソラマメ(早生 そらまめ)	0/2	—	—	0/5
<i>Chenopodium amaranticolor</i>	0/2	0/8	0/10	0/5
<i>Nicotiana glutinosa</i>	—	0/6	—	—
<i>Datura stramonium</i>	—	0/6	—	—
ツルナ	—	0/6	—	—
センニチコウ	—	0/6	—	—

a) カッコ内は接種源植物の病徴。

b) 分母：接種株数，分子：発病株数。

3 アブラムシ伝染

本病の発生が浸透性殺虫剤の土壌施用によって抑えられることから、おそらく昆虫の媒介によってうつされるウイルス病であろうと推定し、つぎ

に示す予備実験を行なった。

実験 1

1968年6月27日、道立中央農試のダイズほ場に、ジャガイモヒゲナガアブラムシ (*Aulacorthum solani* (Kaltenbach)) が多数認められたので(図版4—5, 6)、このアブラムシを150頭採集し、温室内に育成しておいた健全ダイズ「白鶴の子」15本に10頭ずつつけて、4日間放飼したところ、約2週間後5本の植物が発病した。なお採集当時のダイズほ場は未発病であったが、7月に入って多くの発病株が認められた。

実験 2

健全ダイズ上で飼育、増殖した無毒ジャガイモヒゲナガアブラムシを用いて接種試験を行なった。無毒アブラムシを罹病葉に2日間吸汁させた後、健全ダイズ「白鶴の子」に移し、さらに2日間吸汁させた。1植物あたり5頭のアブラムシで接種を行なった。その結果は第8表に示すとおりである。

接種後1~3週間に矮化および縮葉症状を示す株が観察された。矮化症状株を接種源とした場

合、多くの個体は矮化症状を示したが、縮葉症状を示す個体もみられた。縮葉症状株を接種源とした場合は、接種植物に矮化症状あるいは退緑と軽い縮葉症状を示すことが多かった。以上の結果から本病はジャガイモヒゲナガアブラムシの媒介によってうつされることが明らかとなった。なお接種植物にあらわれた病徴の差異は大部分ウイルスの系統に起因するものと考えられる(後述)。

実験 3

本病が汁液接種不可能であることおよびその病徴が yellows type であることから、永続的伝搬性ウイルスではないかと考え、アブラムシのウイルス保有期間について予備実験を行なった。無毒ジャガイモヒゲナガアブラムシを典型的矮化症状を示す株に2日間吸汁させた後、2日ずつ健全ダイズ「白鶴の子」に1植物あたり5頭の集団で移しかえた。その結果は第9表に示すとおりである。

ジャガイモヒゲナガアブラムシは病株吸汁後2日目からウイルスをうつしはじめ、14日ごろまで非常によくうつした。12日目以後死亡虫が目立っ

第8表 ジャガイモヒゲナガアブラムシによる接種試験 a)

接種月日	接 種 源 植 物			発病株数	病 徴
	品 種	病 徴	供試株数		
1968. 6. 22	早 生 緑	矮 化 (卅)b)	3	3	矮化 (卅)・縮葉b)
7. 5	白 鶴 の 子	矮 化 (卅)	2	1	矮化 (卅)
	白 鶴 の 子	矮 化 (+~卅)	4	4	矮化 (卅)・縮葉 矮化 (+~卅)
7. 26	白 鶴 の 子	縮 葉	2	2	矮化?・退緑
	奥 原 1 号	矮 化 (卅)	1	1	矮化 (卅)
	中 生 光 黒	矮 化 (卅)	2	2	矮化 (卅)
	白 鶴 の 子	縮 葉	6	2	矮化・縮葉 矮化?・退緑
8. 15	コガネジロ	矮化・縮葉	3	1	矮化 (卅)
	コガネジロ	縮 葉	14	2	矮化・縮葉
	コガネジロ	縮 葉	4	4	矮化 (卅) 矮化・縮葉
8. 22	白 鶴 の 子	矮 化 (卅)	6	5	矮化?・退緑
	白 鶴 の 子	矮 化 (卅)	6	2	矮化 (卅)
				4	矮化・縮葉

a) 接種は1植物あたり5頭のアブラムシで行なった。

b) カッコ内の記号は病徴の強さを示す。

第9表 ジャガイモヒゲナガアブラムシのウイルス保有期間 a)

アブラムシ 番 号	獲 得 吸 汁 後 の 日 数 (日)											
	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24
1	5+b)	5+	5+	5+	5+	5+	4+	4+	4+	4+	2-	
2	5+	5+	5+	5+	5+	4+	4+	3-	1+	1-		
3	5+	5+	5+	5+	5+	3+	3+	3-	1-	1-	1-	1-
4	5+	5+	5+	5+	5+	5+	3+	2-	1-	1-	1-	
5	5+	5+	5+	5+	5-	3+	2-	2+	2-	2-	2-	2-
6	5+	5+	5+	5+	5-	4+	4+	3-	3+	3-	3-	2-
7	5+	5+	5+	5+	5+	5+	5+	4-	4-	3-	3-	2-
8	5+	5+	5+	5+	5+	4-	1-	1+	1-	1-	1-	1-
9	5+	5+	5+	5+	5+	3-	3+	2-	2-	2-	2-	
10	5+	5+	5-	5+	5+	4-	4+	2-	2-	2-	2-	1-

a) 獲得吸汁時間は2日間とした。

b) 数字はアブラムシの生存虫数, +: 感染性, -: 感染を起さなかった株。

たが、最長20日間伝搬力を持っていた虫もあった。すなわち本病はジャガイモヒゲナガアブラムシによって永続的に伝搬されることが明らかとなった。なお伝搬様式の詳細は後述する。

実験 4

ジャガイモヒゲナガアブラムシ以外に、ほ場のダイズから採集したダイズアブラムシ (*Aphis glycines* Matsumura), アズキより採集したマメアブラムシ (*Aphis craccivora* Koch) および温室で飼育中のモモアカアブラムシ (*Myzus persicae* (Sulzer)) を用いて接種試験を行なった。典型的矮化症状株上で2~3日間獲得吸汁させた虫を健全ダイズ「白鶴の子」に移し2日間接種吸汁させた。1植物あたり5~10頭のアブラムシで接種を行なった。その結果は第10表に示すとおりである。

第10表 各種アブラムシ類による接種試験

アブラムシの種類	獲得吸汁時間	接種吸汁時間	1植物あたり虫数	感 染
ジャガイモヒゲナガアブラムシ (<i>Aulacorthum solani</i>)	2	2	5	25/25a)
ダイズアブラムシ (<i>Aphis glycines</i>)	2-3	2	5-10	0/31
マメアブラムシ (<i>Aphis craccivora</i>)	2-3	2	5-10	0/31
モモアカアブラムシ (<i>Myzus persicae</i>)	2-3	2	10	0/22

a) 分母: 接種株数, 分子: 感染株数。

ジャガイモヒゲナガアブラムシのみが本病をうつし、他の3種のアブラムシは本ウイルスを媒介することができなかった。なおモモアカアブラムシとマメアブラムシはダイズ上ではあまりよく吸汁しなかった。

4 種子伝染

健全株と罹病株とからそれぞれ別々に採集した種子を同一条件でほ場に播種すると、発病にほとんど差がみられなかったと報告されている(木幡, 1968; 諏訪・千葉, 1969)。

そこで本病の種子伝染を確かめるため、1967年採集した罹病ダイズ品種「白鶴の子」約1,400粒と「コガネシロ」約500粒を播種し、約2カ月間温室で観察したが、発病株はまったく認められなかった。また1968年度産罹病「白鶴の子」種子1,820粒を同様に温室内に播種したが、発病株は認められなかった。以上の結果と従来の試験結果から種子伝染の可能性はないと思われる。なお罹病株から得られた種子は外観健全であり、ダイズモザイク病やダイズ萎縮病にみられるような褐斑粒は認められなかった。

5 考 察

本病は最近まで原因不明の「異常生育」あるいは「萎縮」と呼ばれていたが、伝染試験の結果からジャガイモヒゲナガアブラムシによって媒介されるウイルス病であることが明らかとなった。汁

液伝染および種子伝染の結果はすべて陰性であったが、このことは本病にダイズモザイクウイルスやダイズ萎縮病ウイルスが関与していないことを示している(越水・飯塚, 1963)。

種子伝染に関する結果は、今まで報告された試験結果と同様であった。すなわち道南農試では1958年と1959年に罹病株と健全株から採った種子を翌年同一条件では場に播種したところ、発病率に差異は認められなかった(木幡, 1968)。また諏訪・千葉(1969)は罹病種子を本病未発病地である東北農試刈和野試験地(秋田県西仙北町)および長野県農試桔梗ヶ原分場(長野県塩尻市)に送り、育成したところ、発病は全く認められなかったと報告した。さらに彼らは道南農試における試験を再度確認するとともに本病の発生が不均一であることから、本病の原因は種子によるものではなく、外部環境によるものであることを示唆した。以上の結果および本実験の結果から、本病は種子によって伝染する可能性はないと考えられる。

したがって本病の初期感染源はダイズ以外の植物であり、それから本病原がジャガイモヒゲナガアブラムシによって運ばれ、ダイズに感染を起こすものと推察される。

ジャガイモヒゲナガアブラムシ以外の3種のアブラムシ類は本病を媒介することができなかった。マメアブラムシおよびモモアカアブラムシはダイズほ場ではほとんど認められず、接種でもダイズをよく吸汁しなかった。ダイズアブラムシはダイズの生育中・後期(7月中旬以降)に認められた。

接種試験の結果によると、自然発病株の症状と接種発病株の病徴とは必ずしも一致しなかった。このことは本病の病徴出現がウイルスの系統や環境条件で変ることを示している。本病の病徴とウイルスの系統については後述する。

B 寄主範囲

1 実験材料および方法

接種源植物：中央農試ほ場の罹病ダイズ「早生緑」から分離した典型的矮化症状を示す株を接種源として用いた。

接種植物：寄主範囲に供試した接种植物はつぎのとおりである。

ツルナ科 (Aizoaceae)——ツルナ (*Tetragonia expansa* Murr.)

ヒユ科 (Amaranthaceae) ——センニチコウ (*Gomphrena globosa* L.)

アカザ科 (Chenopodiaceae)——サトウダイコン (*Beta vulgaris* L.), *Chenopodium amaranticolor* Coste et Reyn.

キク科 (Compositae)——チンヤ (*Lactuca sativa* L.)

アブラナ科 (Cruciferae)——カブ (*Brassica rapa* L.)

ウリ科 (Cucurbitaceae)——キュウリ (*Cucumis sativus* L.)

イネ科 (Gramineae)——トウモロコシ (*Zea mays* L.)

マメ科 (Leguminosae)——ナンキンマメ (*Arachis hypogaea* L.), レンゲ (*Astragalus sinicus* L.), ダイズ (*Glycine max* (L.) Merr.), ツルマメ (*G. soya* Sieb. et Zucc.), スイートピー (*Lathyrus odoratus* L.), アルファルファ (*Medicago sativa* L., デュビー), スイートクローバ (*Melilotus alba* Desr.), アズキ (*Phaseolus angularis* (Willd.) W. F. Wight, 光), インゲン (*P. vulgaris* L., 大手亡, 大正金時), エンドウ (*Pisum sativum* L., 30日絹莢えんどう), アルサイククローバ (*Trifolium hybridum* L.), アカクローバ (*T. pratense* L., ハミドリ), シロクローバ (*T. repens* L.), ラジノクローバ (*T. repens* L. f. *giganteum*), サブタレニアクローバ (*T. subterraneum* L.), ソラマメ (*Vicia faba* L., 早生そらまめ), コモンベッチ (*V. sativa* L.), ヘアリーベッチ (*V. villosa* Roth), ジュウロクササゲ (*Vigna sesquipedalis* (L.) Fruwirth, 黒種三尺), ハタササゲ (*V. sinensis* (Torner) Savi)

タデ科 (Polygonaceae)——ギンギシ (*Rumex obtusifolius* L.)

ナス科 (Solanaceae)——トウガラシ (*Capsicum annuum* L., 札幌ナンバン), シロバナヨウシュチンチウセンアサガオ (*Datura stramonium* L.), ヨ

ウシュチョウセンアサガオ (*D. tatula* L.), *Nicotiana glauca* Graham, *N. glutinosa* L., タバコ (*N. tabacum* L., サムスン), トマト (*Lycopersicon esculentum* Mill.), *Physalis floridana* Rydb., イヌホウズキ (*Solanum nigrum* L.), ジャガイモ (*S. tuberosum* L., 男しゃくいも).

これらの植物は直径9 cm または 12 cm の素焼鉢で育苗し、1 鉢あたり 1 本立てとして、できるだけ若い時期に接種に用いた。

供試アブラムシと接種方法：媒介昆虫は健全ダイズで飼育、増殖させた無翅胎生のジャガイモヒゲナガアブラムシを用いた。接種には罹病植物上で2~3日間吸汁させたアブラムシを用い、接種植物1個体あたり5~10頭の集団で2日間吸汁させた。接種期間中アブラムシをつけた植物には一端をテロンゴースで覆ったガラス円筒をかぶせた(図版4—1)。接種後ガラス円筒を取り去り、アブラムシを取り除き殺虫剤を散布した。ウイルス感染の有無を確かめるため、接種1~2カ月後接種した大部分の植物に無毒虫をつけ、その後これらアブラムシは健全ダイズ「白鶴の子」に移し、さらに2日間吸汁させた。戻し接種の場合、接種植物1個体について少なくとも2本以上の検定植物を用いた。接種期間中植物は日陰の場所におき、接種後温室に移して病徴を観察した。

2 実験結果

10科39種に接種した結果、本ウイルスはマメ科12種に感染が認められた。感染植物はナンキンマメ、レンゲ、ダイズ、ツルマメ、エンドウ、アルサイクローバ、アカクローバ、シロクローバ、ラジノクローバ、サブタレニアンクローバ、ソラマメおよびコモンベッチであった。大部分の植物は明らかな病徴を示さなかった。ツルマメはダイズと似た病徴であったが、矮化の程度は軽かった。レンゲとソラマメには生育のわずかの衰えと下葉に脈間黄化症状が現れた。しかし、これらの植物には接種時期によって病徴が認められないこともあった。サブタレニアンクローバでは接種2~3週間後に下葉の葉縁が赤紫色を呈し、わずかに生育が衰えた。その他ナンキンマメ、エンドウ、コモンベッチ、アルサイクローバ、アカクロー

バ、シロクローバおよびラジノクローバには、全く病徴を認めることができなかった。

本ウイルスがクローバ類に感受性であることおよびクローバ類がジャガイモヒゲナガアブラムシの寄主であることに着目し、本病が多発しているダイズほ場周辺のクローバ類からウイルスの回収を試みた。その結果、アカクローバ10株のうち7株、シロ(ラジノ)クローバ6株のうち3株からウイルスが回収された。すなわちアカクローバとシロ(ラジノ)クローバは本ウイルスの重要な感染源と考えられる。

なおアブラムシ接種で感染できなかったインゲン、ジュウロクササゲ、ハタササゲおよびアズキに接木接種を行なったが、いずれも感染させることができなかった。

3 病原ウイルスの同定

伝染方法および寄主範囲についての実験結果から、本病はジャガイモヒゲナガアブラムシによって永続的に伝搬され、マメ科植物に感染性のあるウイルス病であることが明らかとなった。ダイズに自然発生するウイルスは、現在まで13種類報告されており、その他実験的にダイズに接種を行ない全身症状を起すウイルスは30種程度知られている(Kreitlow *et al.*, 1957)。これらのウイルスのうち、汁液伝染、種子伝染を行なわず、アブラムシによって永続的に伝搬されるウイルスについての報告は見当たらない。したがって本ウイルスは未記載のウイルスと考えられたので、ウイルス名をダイズ矮化ウイルス(soybean dwarf virus)、病名をダイズ矮化病とした(玉田ら, 1969)。なお病名についてはダイズにおける症状からダイズ萎縮病とするのが最適と考えられたが、この病名はすでに越水・飯塚(1963)によってダイズの病名にあてられている。

ウイルスの同定を行なうには、ウイルス粒子の形態、諸性質、血清反応、寄主範囲、病徴および伝染方法を明らかにして比較すべきであるが、本ウイルスのように汁液伝染を行なわず、粒子の形態や諸性質を知るのが困難なウイルスは、伝染方法、寄主範囲、病徴などからウイルスの異同について論議せざるをえない。一般にウイルスの形態

第11表 アブラムシ永続型(循環型)伝搬性マメ科植物のウイルスの種類

ウイルス名	分布	病徴型	汁液接種	主な媒介昆虫の種類	主な寄主植物
pea enation mosaic virus (PEMV)	アメリカ ヨーロッパ	モザイク型	+ <i>Chenopodium</i> spp.	エンドウヒゲナガアブラムシ, モモアカアブラムシ	エンドウ, ソラマメ, スイートピー, ルーサン, スイートクローバ
groundnut rosette virus (GRV)	アフリカ ジャワ	モザイク型	+ <i>Chenopodium</i> spp.	マメアブラムシ	ナンキンマメ, クリムスンクローバ
bean leafroll virus (BLRV)	ヨーロッパ	黄化型	-	エンドウヒゲナガアブラムシ	ソラマメ, エンドウ, アカクローバ, ルーサン, シロ(ラジノ)クローバ
subterranean clover stunt virus (SCSV)	オーストラリア	黄化型	-	マメアブラムシ	サブタレニアッククローバ, イングン, ソラマメ, ルーサン
milk-vetch dwarf virus (MVDV)	日本 (本州)	黄化型	-	マメアブラムシ	レンゲ, ソラマメ, エンドウ, ササゲ, イングン
soybean dwarf virus (SDV)	日本 (北海道 青森県)	黄化型	-	ジャガイモヒゲナガアブラムシ	ダイズ, イングン, エンドウ, ソラマメ, アカクローバ, シロ(ラジノ)クローバ

は伝染方法(様式)や病徴型などと一致する場合が多く、アブラムシ永続型伝搬性ウイルスとして一つのグループに含められている(Gibbs, 1969)。アブラムシ永続型伝搬性ウイルスは比較的数が少なく、現在まで42種類知られている。このうちマメ科植物を主として寄主とするウイルスは5種類であり、これらのウイルスと本ウイルスとの異同について論議してみたい。ウイルスの種類とその分布、汁液伝染、媒介昆虫の種類、寄主植物および病徴型は第11表に示した。

pea enation mosaic virus (PEMV) はアメリカ(Osborn, 1935) およびヨーロッパ(Chaudhuri, 1950) で、groundnut rosette virus (GRV) はアフリカおよびジャワ(Storey and Bottomley, 1928) でそれぞれ発生が認められている。PEMV は試験に用いられた20種類以上のアブラムシのうち、5種類によってうつされるが、主としてエンドウヒゲナガアブラムシ(*Acyrtosiphon pisum* (Harris)) とモモアカアブラムシによって媒介される(Simons, 1954; Kennedy *et al.*, 1962; Bath and Chapman, 1966; Cockbain and Costa, 1973)。GRV はマメアブラムシのみによって媒介される(Storey and Bottomley, 1928; Storey and Ryland, 1955; Eastop, 1958; Watson and Okusanya, 1967)。PEMV と GRV は、いずれも寄主範囲は狭く、寄主植物にはモザイク型の病徴を示す。また両ウイルスはある条件

下では汁液接種が可能であり、*Chenopodium* spp. の接種葉に局部病斑を形成する(Hagedorn *et al.*, 1964; Okusanya and Watson, 1966)。以上の諸点から、両ウイルスは本ウイルスとはかなり性質の異なったウイルスと考えられる。

これに対して、bean leaf roll virus (BLRV), subterranean clover stunt virus (SCSV) およびレンゲ萎縮病ウイルス(milk-vetch dwarf virus, MVDV) は、本ウイルスと病徴型や伝染方法などの点でかなり類似している。BLRV はドイツでソラマメおよびエンドウに発生が認められたのが最初の報告である(Quantz and Völk, 1954)。その後オランダ(Hubbeling, 1955; De Fluiter and Hubbeling, 1955), ベルギー(Roland, 1955) で発生が認められ、エンドウに tip yellowing を起すことから pea tip yellowing virus, pea yellows virus あるいは pea leaf roll virus と呼ばれた。またこのウイルスはイギリスでも発生が確認され(Tinsley, 1959), 現在ではヨーロッパ全域に発生が認められている。BLRV と本ウイルスを比較すると、寄主範囲や病徴の概略は類似した点が多いようである(Thottappilly, 1969; Cockbain and Gibbs, 1973)。しかし詳細にみると BLRV はアルファルファやスイートクローバに黄化症状を起すが(Van der Want and Bos, 1959), 本ウイルスはこれらの植物には感染しない。また本ウイルスは BLRV に感受性のエ

ンドウ品種「Gloire de Quimper」および「Roi-des fin Vert」に感染するが(第20表)、無病徴であることなどいくらか異なる点もある。さらに大きな相異点は媒介昆虫の種類であり、BLRVはエンドウヒゲナガアブラムシやモモアカアブラムシなど4種のアブラムシによって媒介されるが(Quantz and Völk, 1954; Cockbain and Costa, 1973)、本ウイルスはこれらのアブラムシでは媒介されない。なおBLRVがダイズに感染するかどうか、あるいはジャガイモヒゲナガアブラムシによって媒介されるかどうかは明らかでない。

SCSVはオーストラリヤから報告されたウイルスであり、サブタレニアクロローバやインゲンに萎縮症状を起し、経済的にも重要なウイルスである(Grylls and Butler, 1959; Smith, 1966)。SCSVのサブタレニアクロローバにおける症状が本ウイルスのそれと若干似ているようであるが、寄主範囲を比べると、SCSVはほとんどのマメ科植物に感染性がある点で本ウイルスとかなり異なる。またSCSVは主としてマメアブラムシで時にモモアカアブラムシおよびバレイショアブラムシ(*Macrosiphum euphorbiae* (Thom.))で媒介される。SCSVもまたダイズに感染するかどうか、あるいはジャガイモヒゲナガアブラムシによって媒介されるかどうかは明らかでない。

MVDVは松浦(1953)によって報告されたのが最初であるが、かなり古くから本州の中部、北陸地方に発生していたようである。井上ら(1968)および日野ら(1968)は、MVDVが本州に広く分布していることを確かめ、野外ではレンゲ以外にエンドウやソラマメに萎黄症状をあらわすと述べている。井上ら(1968)によると、MVDVは多くのマメ科植物と一部のナス科植物に感染性があり、これらの植物に黄化、萎縮など激しい病徴を示すという。しかしマメ科植物のうち本ウイルスに感受性のアカクロローバ、シロ(ラジノ)クロローバ、アルサイククロローバなどには感染しないようである。またMVDVは温室内ではダイズに本ウイルスと似た症状を示すようであるが、自然感染したという事例はない。さらにMVDVはマメアブラムシで媒介され、ジャガイモヒゲナガアブ

ラムシでは媒介されない。これらの結果から、MVDVは本ウイルスとはかなり異なっているものと考えられる。

以上、本ウイルスとBLRV、SCSVおよびMVDVとを比較したが、一般的には多くの類似点はあるとしても、寄主範囲、病徴、媒介昆虫の種類など詳細にみると相異点も少なくない。BLRV、SCSVおよびMVDVについてはウイルス粒子、諸性質、血清反応などウイルスの異同を決定するための基礎的な結果は得られておらず、現在のところこれらのウイルスと本ウイルスとは別種として取扱ってさしつかえないものと考えられる。

C ウイルスの系統

本病の病徴には、大別して矮化型、縮葉型および黄化型があることはすでに述べたとおりである。これら病徴の差異を解明するため、各種罹病植物からウイルスの分離を行なったところ、分離されたウイルスはダイズに矮化症状と黄化症状を示す群に大別された。これらは病徴、伝染方法などの類似性から本ウイルスの系統と考えられたので、それぞれ矮化系統、黄化系統と名付けた(玉田, 1973)。ここでは各種罹病植物からのウイルスの分離、分離系統間の病原性の差異、病徴、伝染方法と感染性の比較および植物体内におけるウイルス系統間の干渉効果について実験を行なった。

1 実験材料および方法

以下の各項における実験の共通的材料および方法はつぎのとおりである。

供試ウイルスの系統：1968年に罹病ダイズ「白鶴の子」から分離したウイルス分離株のうち(第8表)、病徴の異なる株を選び、数回アブラムシによる接種を繰り返して、安定した病徴を現わしたウイルスを矮化強毒系統(SDV-DS)、矮化弱毒系統(SDV-DM)および黄化系統(SDV-Y)と名付け、本実験に供試した。

接種植物：検定植物にはすべてダイズ品種「白鶴の子」を用いた。ダイズは木箱に播種し、発芽後直径9cmの素焼鉢に移植した。接種は初生葉展開時に行なった。寄主範囲の実験に用いた多く

の植物も同様に素焼鉢で育苗し、若い時期に接種した。

供試アブラムシ：本ウイルスの媒介虫であるジャガイモヒゲナガアブラムシを用いた。無毒虫は健全ダイズの切離葉を入れたベトリ皿内で増殖させた。保毒虫も同様にしてベトリ皿内の罹病葉上で飼育して得た。

接種方法：接種には植物1個体あたり5~10頭の保毒幼虫を用い、2日間吸汁させた。接種期間中、アブラムシをつけた植物には、一端をテロンゴースで覆ったガラス円筒をかぶせた（図版4—1）。干渉効果の実験で、2次ウイルスを接種する場合には、所定の葉にリーフケージを用いて接種した（図版4—3, 4）。自然感染植物からのウイルスの分離あるいは戻し接種の場合には、葉の一部をベトリ皿にとり、それに若令無毒虫をつけ2日間吸汁させた後、検定植物に移しさらに2日間吸汁させた。供試植物1個体について少なくとも2本以上の検定植物に接種を行ない、病徴からウイルス感染の有無とウイルスの系統を判定した。接種実験はすべて20℃の陽光定温器内で行ない、接種後の植物は温室に移して病徴を観察した。

2 自然感染植物からのウイルスの分離と系統類別

a 実験方法

1969~1972年に道立中央農試ほ場、道内各地および青森県から、主としてダイズ、他にインゲン、エンドウ、アズキ、アカクロバ、シロ（ラジノ）クロバなどのマメ科植物を採集し、それらから

ジャガイモヒゲナガアブラムシを用いてウイルスの分離を行なった。

b 実験結果

ウイルス系統の分離は検定植物に現われた病徴にもとずいて、矮化系統、黄化系統および両者の混合とに類別した。

実験 1

1969~1971年に中央農試ほ場のマメ科植物から分離した結果は第12表に示すとおりである。

ダイズ品種「白鶴の子」に矮化症状を示す個体からは矮化系統が多く分離されたが、一部は混合感染していた。同じ品種の縮葉症状個体からは両系統が分離されたが、比較的黃化系統が分離される例が多かった。またダイズ品種「コガネジロ」でも矮化症状個体からは矮化系統、縮葉症状個体からは両系統が分離された。

ダイズほ場周辺の雑草地から任意に採集したアカクロバからは、矮化系統のみが分離され、シロクロバ（ラジノクロバを含む）からは両系統が分離された。シロクロバの多くは矮化系統より黄化系統に多く感染していた。軽い黄化症状を示したエンドウからは両系統が分離されたが、外観健全な個体からも両系統が分離されることがあった。また黄化症状を示したインゲンから黄化系統が分離された（図版3—4, 5）。一方、本病激発ダイズほ場の中で育成したアズキには病徴が認められず、本ウイルスは分離されなかった。

実験 2

1968~1969年に道内各地の罹病ダイズからウ

第12表 中央農試ほ場におけるマメ科植物からのウイルス系統の分離（1969~1971年）

供 試 植 物	病 徴	供 試 株 数	ウイルス回収株数 (回 収 率)	ウ イ ル ス の 系 統 (株 数)		
				矮化系統	黄化系統	両系統混合
ダイズ「白鶴の子」	矮 化	7	6 (85.7)	4	0	2
	縮 葉	18	17 (94.4)	4	8	5
ダイズ「コガネジロ」	矮 化	4	4 (100.0)	3	1	0
	縮 葉	19	17 (89.5)	4	4	9
ア カ タ ロ ー バ	—	36	15 (41.7)	15	0	0
シロ (ラジノ) クロバ	—	36	25 (69.4)	3	15	7
エ ン ド ウ	黄 化?	18	12 (66.7)	2	5	5
イ ン ゲ ン	黄 化	22	12 (54.5)	0	12	0
ア ズ キ	—	15	0 (0.0)	0	0	0

第13表 各地の罹病ダイズからのウイルス系統の分離 (1968~1969年)

年月日	採集場所	品 種	病 徴 型	ウイルス系統
1968. 9. 5	渡島, 大野町 (道南農試)	白 鶴 の 子	矮 化	矮 化 系 統
	〃 〃	〃	矮 化	矮 化 系 統
	〃 〃	〃	矮 化	矮 化 系 統
	〃 〃	〃	縮 葉	黄 化 系 統
	〃 〃	〃	縮 葉	両 系 統 混 合
	〃 〃	〃	縮 葉	両 系 統 混 合
1969. 8. 28	渡島, 大野町 (道南農試)	白 鶴 の 子	縮 葉	黄 化 系 統
	〃 〃	〃	矮 化	矮 化 系 統
	〃 〃	晩 生 光 黒	矮 化	矮 化 系 統
	〃 〃	〃	縮 葉	矮 化 系 統
	渡島, 八雲町山越	鶴 の 子	縮 葉	両 系 統 混 合
	渡島, 八雲町南浜	不 明	縮 葉	黄 化 系 統
	松山, 乙部町榮浜	不 明	縮 葉	黄 化 系 統
	胆振, 伊達市稀布	不 明	縮 葉	黄 化 系 統
	胆振, 伊達市有珠	不 明	縮 葉	黄 化 系 統
	石狩, 札幌市羊ヶ丘	不 明	縮 葉	黄 化 系 統
	空知, 美瑛市茶志内	長 葉	縮 葉	黄 化 系 統
1969. 8. 29	上川, 上川町	長 葉	矮 化	—
	十勝, 新得町	不 明	縮 葉	矮 化 系 統
	〃 〃	不 明	黄 化	黄 化 系 統
	十勝, 清水町	北 見 白	黄 化	黄 化 系 統
	十勝, 幕別町相川	北 見 白	黄 化	—
	十勝, 芽室町 (十勝農試)	ホ ウ ラ イ	縮 葉	—
	〃 〃	ワ セ コ ガ ネ	矮 化	矮 化 系 統
	十勝, 足寄町上利別	十 勝 長 葉	矮 化	矮 化 系 統
	〃 〃	不 明	縮 葉	黄 化 系 統
	十勝, 本別町勇足	不 明	縮 葉	矮 化 系 統
	十勝, 陸別町	不 明	縮 葉	両 系 統 混 合
	網走, 置戸町	不 明	縮 葉	矮 化 系 統
	網走, 訓子府町 (北見農試)	樺 太 1 号	黄 化	黄 化 系 統
	〃 〃	ト ロ ス ズ	縮 葉	黄 化 系 統
〃 〃	キ タ ム ス ノ	縮 葉	黄 化 系 統	

ウイルスを分離した結果は第13表に示すとおりである。

地域によって発病率、病徴型が異なっていたが(第1表, 第1図), ウイルス分離株は矮化系統と黄化系統とに類別された。矮化症状を示す8個体のうち7個体から矮化系統が分離された。縮葉症状20個体のうち, 黄化系統が11個体でもっとも多く分離され, ついで矮化系統が4個体, 両系統混合が4個体であった。黄化症状株4個体中3個

体から黄化系統が分離された。

実 験 3

1972年に道内および青森県から採集した罹病植物からの分離結果は第14表に示すとおりである。

結果は実験2と同様で矮化症状株からは矮化系統, 縮葉症状株からは黄化系統が多く分離される傾向がみられた。青森県における発病株からはすべて黄化系統のみが分離された。青森県むつ市の

第14表 各地の罹病植物からのウイルス系統の分離 (1972年)

月 日	採 集 場 所	供 試 植 物	病 徴	供試株数	ウイルス 回収株数	ウイルスの系統 (株数)		
						矮化系統	黄化系統	両系統混合
7. 24	胆振, 洞爺村	ダイズ	縮 葉	3	3	0	3	0
	〃 〃	ダイズ	矮 化	2	2	2	0	0
8. 28	後志, 留寿都村	エンドウ	黄 化	5	3	0	3	0
	十勝, 芽室町	ダイズ	縮 葉	3	3	0	1	2
9. 8	〃 〃	ダイズ	矮 化	3	3	2	0	1
	渡島, 大野町	ダイズ	縮 葉	5	5	0	1	4
9. 19	青森県, 大間町	ダイズ	縮 葉	1	1	0	1	0
	青森県, むつ市	ダイズ	縮 葉	2	2	0	2	0
	〃 〃	ダイズ	矮化, 黄化	3	0	0	0	0
	青森県, 横浜町	ダイズ	縮 葉	4	4	0	4	0
	青森県, 六ヶ所村	ダイズ	縮 葉	10	10	0	10	0
9. 19	〃 〃	ダイズ	縮 葉	3	3	0	3	0
	〃 〃	ダイズ	黄 化	2	0	0	0	0

第15表 インゲンの黄化症状株からのウイルスの分離

年 月 日	採 集 場 所	インゲン品種	病 徴	供試株数	黄化系統ウイ ルス回収株数
1969. 8. 1	長沼町 (中央農試)	大 福	卷 葉	5	0 (0/10)a)
	〃	大 正 金 時	黄 化, 卷 葉	2	0 (0/4)
1971. 9. 3	〃	大 福	黄 化?	3	0 (0/15)
	〃	大 正 金 時	黄 化	1	0 (0/5)
1971. 8. 28	足寄町・鹿追町	大 正 金 時	黄 化 (強)	7	7 (29/35)
	〃	中長うずら	黄 化 (強)	5	5 (19/25)
1972. 7. 24	虻 田 町	大 福	黄化?, モザイク	5	0 (0/10)
1972. 7. 26	長沼町 (中央農試)	大 正 金 時	黄 化 (弱~強)	10	6 (9/30)
	〃	トップクropp	黄 化 (強)	3	3 (4/9)
	〃	改良大手亡	黄 化 (軽)	3	2 (5/9)
	〃	虎 豆	黄 化 (弱)	5	5 (11/15)
1972. 8. 15	洞 爺 村	虎 豆	黄 化 (強)	4	4 (8/12)
	共 和 町	金 時	黄 化 (強)	5	5 (9/15)
1972. 8. 21	長沼町 (中央農試)	大 正 金 時	黄 化 (強)	5	3 (5/10)
	〃	中長うずら	黄 化 (強)	5	2 (3/10)
	〃	虎 豆	黄 化 (強)	8	5 (10/16)
	〃	大 福	黄 化?	8	0 (0/16)
	〃	白 花 豆	や や 退 緑	5	0 (0/10)
	伊 達 市	虎 豆	黄 化 (強)	4	4 (8/8)

a) カッコ内の分母はダイズの接種株数、分子は感染株数。

ダイズほ場に矮化・黄化症状 (矮化病とは若干異なる病徴であったが) を示す株が散見され、3株についてウイルスの回収を試みたが、ダイズ矮化ウイルスは分離されなかった。

実 験 4

本ウイルスがインゲンの黄化症状株 (図版3—4, 5) から分離されたので、北海道各地から黄化症状を示す株を集めウイルスの回収を試みた。そ

の結果は第15表に示すとおりである。

表から明らかなように供試86個体のうち51個体から本ウイルスが分離され、分離ウイルスの系統はすべて黄化系統であった。インゲン品種別にみると、「大正金時」、「虎豆」などにははげしい黄化症状がみられたが、「大手亡」などにはそのような明瞭な黄化症状はみられなかった。「白花豆」および「大福」からは本ウイルスが分離されず、また黄化症状もみられなかった。

実験5

各地のクローバ類からの分離結果は後述する(第66表)。

3 分離系統間の病原性の差異

a 実験方法

前実験で分離したウイルス分離株から、矮化系統群9株、黄化系統群37株を選び、ダイズに継代接種した。なお対照としてSDV-DS、SDV-DMおよびSDV-Yを用いた。無毒ジャガイモヒゲナガアブラムシを各系統罹病植物上で3日間吸汁さ

せた後、健全ダイズ「白鶴の子」に移し、2~3日間吸汁させた。1分離系統あたり6本のダイズを用い、1植物あたり5頭を用いて接種を行なった。接種後2~3ヵ月間病徴を観察し、さらにそれぞれの分離株を接種源としてアブラムシ接種を繰り返した。

b 実験結果

分離結果は第16表に示すとおりである。

矮化系統群に属する分離株は、矮化の程度に強弱がみられた。IR-1やSR-3のように中~弱の病徴を示す分離株もあり、分離株によっては病徴の強さが一定でないこともあった。黄化系統群に属する分離株については、用いた検定植物では病徴の程度を明確に区別することができなかったが、比較的早く病徴があらわれ、縮葉症状を示す分離株をS、病徴出現がおそく、軽い黄化症状を示す分離株をMとした。区別の困難な分離株は記載しなかったが、ほぼ中程度の病原性と考えられた。

第16表 分離系統間の病原性の差異

分離株	採集年月	採集場所	罹病植物	ダイズ「白鶴の子」に対する継代接種	ウイルス系統(病原性)
SDV-DS	1968. 7	空知, 長沼町	ダイズ	6/6-6/6-6/6 a)	D (S) b)
SDV-DM	1968. 7	空知, 長沼町	ダイズ	6/6-6/6-6/6	D (M)
TR-1	1972. 6	十勝, 芽室町	アカクロバ	6/6-6/6-6/6	D (I)
IR-1	1972. 7	胆振, 釧田町	アカクロバ	6/6-6/6-6/6	D (I~M)
SR-2	1972. 7	後志, 留寿都村	アカクロバ	6/6-6/6-6/6	D (I)
SR-3	1972. 7	後志, 留寿都村	アカクロバ	5/6-5/6-6/6	D (I~M)
OR-5	1972. 8	渡島, 大野町	アカクロバ	3/6-6/6-6/6	D (I)
OR-1	1972. 8	渡島, 大野町	アカクロバ	4/6-6/6-6/6	D (I~S)
OW-7	1972. 8	渡島, 大野町	シロ(ラジノ)クロバ	4/6-6/6-6/6	D (M)
KR-6	1972. 8	網走, 調子府町	アカクロバ	6/6-6/6-6/6	D (I)
KR-4	1972. 8	網走, 調子府町	アカクロバ	4/6-6/6-6/6	D (M)
SDV-Y	1968. 7	空知, 長沼町	ダイズ	6/6-6/6-4/6	Y (S)
TS-1	1971. 8	十勝, 芽室町	ダイズ	6/6-6/6-5/6	Y (S)
TB-12	1971. 8	十勝, 尾寄町	インゲン	6/6-6/6-2/6	Y (S)
TB-2	1971. 8	十勝, 尾寄町	インゲン	6/6-6/6-3/6	Y (M)
TW-1	1972. 6	十勝, 帯広市	シロ(ラジノ)クロバ	6/6-6/6-4/6	Y (S)
TW-2	1972. 6	十勝, 芽室町	シロ(ラジノ)クロバ	6/6-6/6-6/6	Y (S)
SW-7	1972. 7	後志, 留寿都村	シロ(ラジノ)クロバ	6/6-6/6-4/6	Y
SP-5	1972. 7	後志, 留寿都村	エンドウ	6/6-6/6-4/6	Y (S)
SS-1	1972. 7	後志, 留寿都村	ダイズ	6/6-6/6-4/6	Y

分離株	採集年月	採集場所	罹病植物	ダイズ「白鶴の子」に対する継代接種	ウイルス系統 (病原性)
IW-6	1972. 7	胆振, 虻田町	シロ(ラジノ)クローバ	6/6-6/6-4/6	Y (S)
NB-7	1972. 7	空知, 長沼町	インゲン	3/6-6/6-5/6	Y
NB-5	1972. 7	空知, 長沼町	インゲン	6/6-6/6-2/6	Y
NB-3	1972. 7	空知, 長沼町	インゲン	6/6-6/6-5/6	Y
NB-13	1972. 7	空知, 長沼町	インゲン	3/6-6/6-4/6	Y
NB-2	1972. 7	空知, 長沼町	インゲン	6/6-6/6-4/6	Y
IB-2	1972. 8	胆振, 洞爺村	インゲン	6/6-4/6-4/6	Y (S)
IB-3	1972. 8	胆振, 洞爺村	インゲン	6/6-6/6	Y
IB-12	1972. 8	胆振, 伊達市	インゲン	6/6-6/6	Y
SB-1	1972. 8	後志, 共和町	インゲン	6/6-6/6-4/6	Y (S)
NB-18	1972. 8	空知, 長沼町	インゲン	2/6-0/6	Y
NB-28	1972. 8	空知, 長沼町	インゲン	1/6-3/6-4/6	Y (M)
OS-5	1972. 8	渡島, 大野町	ダイズ	5/6-6/6-3/4	Y
OS-1	1972. 8	渡島, 大野町	ダイズ	5/6-6/6-4/4	Y
OS-3	1972. 8	渡島, 大野町	ダイズ	4/6-4/6	Y
OW-1	1972. 8	渡島, 大野町	シロ(ラジノ)クローバ	6/6-6/6-4/6	Y
OW-10	1972. 8	渡島, 大野町	シロ(ラジノ)クローバ	5/6-6/6-4/4	Y
KW-5	1972. 8	網走, 調子府町	シロ(ラジノ)クローバ	5/6-6/6-4/4	Y (S)
KW-8	1972. 8	網走, 調子府町	シロ(ラジノ)クローバ	1/6-6/6-4/4	Y
AS-9	1972. 8	青森県むつ市	ダイズ	2/6-6/6-3/6	Y
AS-5	1972. 8	青森県横浜町	ダイズ	1/6-3/6-2/6	Y
AS-4	1972. 8	青森県横浜町	ダイズ	4/6-6/6-2/4	Y
AS-15	1972. 8	青森県むつ市	ダイズ	2/6-4/6-4/6	Y
AS-1	1972. 8	青森県大間町	ダイズ	3/6-5/6-4/6	Y
AW-2	1972. 8	青森県六ヶ所村	シロ(ラジノ)クローバ	5/6-5/6-4/6	Y
AW-10	1972. 8	青森県六ヶ所村	シロ(ラジノ)クローバ	6/6-6/6-3/6	Y (M)
AS-11	1972. 8	青森県横浜町	ダイズ	4/6-6/6-3/6	Y (M)
AS-2	1972. 8	青森県六ヶ所村	ダイズ	4/6-6/6-2/6	Y
AW-12	1972. 8	青森県横浜町	シロ(ラジノ)クローバ	3/6-4/6-3/6	Y (S)

a) 分母：接種株数，分子：感染株数。

b) D：矮化系統，Y：黄化系統，カッコ内は病徴の強さを示す，S：強，M：弱，I：中。

4 ジャガイモヒゲナガアブラムシによる系統

の分離と病徴

a 実験方法

矮化系統と黄化系統の混合感染とみられる縮葉症状株に無毒ジャガイモヒゲナガアブラムシの幼虫を2日間つけて獲得吸汁させた。その後1接種源について1頭ずつ5本の検定植物にアブラムシをつけ、5日間毎日健全植物に移しかえた。さらに対照としてSDV-DS感染株，SDV-DM感染株およびSDV-Y感染株，およびそれらの混合感染株を接種源に用いて，同様に移しかえ接種を行

なった。

b 実験結果

縮葉症状株から分離した結果は第17表に示すとおりである。

接種源 No. 1 では25株中9株は矮化症状，3株は縮葉症状を示し，接種源 No. 2 では23株中9株は矮化症状，6株は縮葉症状を示した。接種源 No. 3 では感染植物はすべて矮化症状を示した。接種源 No. 1 から得られた No. 4 および接種源 No. 2 から得られた No. 5 をそれぞれ接種源として行なった接種結果も同様に病徴が分かれた。接

第17表 縮葉症状株からジャガイモヒゲナガ
アブラムシによる病徴の分離 a)

接 種 源	アブラムシ番号	獲得吸汁後の日数				
		1	2	3	4	5
No. 1	1	-b)	D	D	-	D
	2	-	-	-	D	-
	3	D	-	D	-	D
	4	-	Ⓡ No. 4	R	D	-
	5	-	R	-	D	-
No. 2	1	D	D	D	-	D
	2	D	D	-	-	-
	3	-	R	-	D	D
	4	-	Ⓡ No. 5	-	R	R
	5	-	R	-	D	R
No. 3	1	-	D	-	-	-
	2	-	D	D	D	-
	3	-	D	-	D	-
	4	-	-	-	-	-
	5	D	-	D	D	-
No. 4	1	D	R	D	D	D
	2	-	-	-	Y	R
	3	Y	Ⓡ No. 6	-	-	R
	4	D	D	D	D	D
	5	-	R	D	R	-
No. 5	1	D	-	-	D	D
	2	D	D	-	D	-
	3	D	-	R	R	R
	4	-	-	D	-	D
	5	-	D	D	D	D
No. 6	1	-	-	R	R	R
	2	D	D	R	D	R
	3	D	-	D	D	R
	4	D	D	R	D	D
	5	-	R	D	R	D

a) 獲得吸汁時間は2日間とした。
b) D: 矮化症状, Y: 黄化症状, R: 縮葉症状。

種源 No. 4 の場合には、接種植物 25 株中矮化症状は 10 株、縮葉症状は 6 株、黄化症状は 2 株に分かれた。すなわち番号 1 のアブラムシは 4 株に矮化症状、1 株に縮葉症状をうつしたが、番号 2 と番号 3 のアブラムシでは縮葉症状と黄化症状を

うつした。また番号 4 のアブラムシはすべて矮化症状をうつした。以上の結果、この実験で用いた縮葉症状株は矮化系統と黄化系統の混合感染によるものと考えられる。

つぎに SDV-Y と SDV-DS あるいは SDV-DM との混合感染株から分離した結果は第 18 表に示すとおりである。

第18表 系統の混合接種株からジャガイモヒゲナガアブラムシによる系統の分離 a)

接 種 源	アブラムシ番号	獲得吸汁後の日数				
		1	2	3	4	5
No. 1 SDV-DS + SDV-Y	1	DYb)	-	DY	D	DY
	2	DY	-	DY	DY	-
	3	D	-	Y	-	DY
	4	DY	-	Y	DY	DY
	5	D	DY	-	DY	-
No. 2 SDV-DS + SDV-Y	1	D	D	D	D	DY
	2	-	D	DY	D	DY
	3	-	Y	DY	DY	-
	4	-	DY	Y	D	-
	5	D	-	DY	-	DY
No. 3 SDV-DM + SDV-Y	1	D	DY	Y	DY	D
	2	DY	D	D	-	-
	3	DY	DY	DY	-	DY
	4	-	D	D	D	DY
	5	Y	-	DY	DY	-
No. 4 SDV-DM + SDV-Y	1	-	DY	-	Y	-
	2	-	D	Y	DY	DY
	3	-	D	-	-	DY
	4	-	-	-	-	-
	5	-	DY	D	-	DY

a) 獲得吸汁時間は2日間とした。
b) D: SDV-DS あるいは SDV-DM, Y: SDV-Y, DY: 両系統の混合感染。

両系統を同時に接種し、感染後 18 日目の罹病葉を接種源とした。SDV-DS と SDV-Y の混合感染株からは接種した 50 株中 SDV-DS は 11 株、SDV-Y は 4 株、両系統の混合は 20 株得られた。SDV-DM と SDV-Y の混合感染株からは接種した 50 株中 SDV-DM は 10 株、SDV-Y は 4 株、両系統の混合は 16 株得られた。アブラムシ個別にみると、接種源 No. 1 のアブラムシ番号 3、

第19表 ジャガイモヒゲナガアブラムシによる系統の分離

接 種 源	接種株数	感 染 株 数 (感 染 率)	分 離 結 果 (%)			
			D a)	Y	DY	
縮 葉 症 状 株	6 例	148	91 (61.5)	41.9	1.3	18.2
SDV-DS と SDV-Y の混合	2 例	50	35 (70.0)	22.0	8.0	40.0
SDV-DM と SDV-Y の混合	2 例	50	30 (60.0)	20.0	8.0	32.0
SDV-DS 単独	2 例	50	36 (68.0)	68.0	—	—
SDV-DM 単独	2 例	50	21 (42.0)	42.0	—	—
SDV-Y 単独	2 例	49	22 (44.9)	—	44.9	—

a) D:矮化系統, Y:黄化系統, DY:両系統の混合。

接種源 No. 2 のアブラムシ番号 4 のように、1 頭のアブラムシが両ウイルス系統を同時にあるいはそれぞれ別々にうつすことがあった。

第 19 表ではこれらの分離結果を総括した。

この表から明らかのように、矮化系統と黄化系統の混合感染株はアブラムシ接種により、それぞれの系統に分けられた。アブラムシは両系統の混合感染株から矮化系統をよくうつし、黄化系統を単独でうつすことは少なかった。なお黄化系統は矮化系統と一緒にうつされることが多いようであった。

5 矮化系統と黄化系統の伝染方法

矮化強毒系統 (SDV-DS) と黄化系統 (SDV-Y) を接種源として、汁液接種とジャガイモヒゲナガアブラムシ以外のアブラムシ類による接種を行なった。

a 実験方法

両系統の感染葉を切りとり、乳鉢内で各種緩衝液を加えて磨砕し、その搾汁をカーボランダム法でダイズ「白鶴の子」の初生葉と *Chenopodium amaranticolor* の葉に接種した。用いた緩衝液はつぎのとおりである: 0.1 M 磷酸緩衝液 (pH 6.0, pH 7.0, pH 8.0), 0.1 M ホウ酸緩衝液 (pH 8.0), 0.1 M トリス緩衝液 (pH 8.0), 0.01 M 硫酸亜鉛溶液および 0.1 M 硫酸ナトリウム溶液。接種は 1 処理についてダイズ 12 株, *C. amaranticolor* 4 株に行なった。

供試アブラムシの種類はつぎの 4 種である: ジャガイモヒゲナガアブラムシ, モモアカアブラムシ, ダイズアブラムシおよびマメアブラムシ。これらのアブラムシ類は両系統罹病葉上で 2 日間吸

汁させた後、検定植物に移しさらに 2 日間吸汁させた。1 植物あたり 5 頭以上用いて接種した。

b 実験結果

汁液接種試験の結果は第 7 表に示した結果と同様であって、両系統を用いた結果はいずれも陰性であった。

両ウイルス系統はジャガイモヒゲナガアブラムシ (SDV-DS: 30/30; SDV-Y: 28/30) によってうつされ、他のダイズアブラムシ (SDV-DS: 0/30; SDV-Y: 0/30), マメアブラムシ (SDV-DS: 0/24; SDV-Y: 0/20), モモアカアブラムシ (SDV-DS: 0/25; SDV-Y: 0/20) では媒介されなかった。この結果もまた第 10 表で示した結果と同様であった。(注: カッコ内の分母は接種株数, 分子は感染株数を示す)

6 矮化系統と黄化系統の寄主範囲

前実験で 10 科 39 種の植物に接種を行ない本ウイルスの寄主範囲を調べたところ、本ウイルスはマメ科 12 種に感染性があることを確かめた。前実験では主として矮化系統を用いたので、ここではさらに矮化強毒系統 (SDV-DS) と黄化系統 (SDV-Y) を用いてマメ科 28 種に対する接種を行ない、感染性と病徴を比較した。

a 実験方法

両ウイルス系統保毒ジャガイモヒゲナガアブラムシの幼虫を用いて、各種マメ科植物に接種を行なった。接種植物はつぎのとおりである。ナンキンマメ, レンゲ, ナタマメ (*Canavalia ensiformis* (L.) DC.), フジマメ (*Dolichos lablab* L.), ダイズ, ツルマメ, スイートピー, パーズフットトレフォイル (*Lotus corniculatus* L.), ルーピン

第20表 矮化系統と黄化系統の感染性の比較

接 種 植 物 (品 種)	SDV-DS			SDV-Y		
	接種株数	病 徴 (発病株数)	ウイルスの 回 収	接種株数	病 徴 (発病株数)	ウイルスの 回 収
ナ ン キ ン マ メ	17	-a)	-(0/17)b)	14	±a)	+(11/14)b)
レ ン ゲ	12	±	+(3/3)	9	卅(8)	
ナ タ マ メ	5	-	-(0/3)	5	-	-(0/3)
フ ジ マ メ	7	-	-(0/7)	7	-	-(0/7)
ダ イ ズ (12 品 種)	60	+~卅(57)	+	60	+~卅(50)	+
ツ ル マ メ	5	+(5)		5	+(4)	
ス イ ー ト ビ ー	10	-		10	-	
パーズフットトレフオイル	5	-	-(0/5)	5	-	-(0/5)
ル ー ビ ン (青花ルービン)	7	-	-(0/6)	8	-	-(0/3)
ク (白花ルービン)	7	-	-(0/7)	7	-	+(1/6)
アルファルファ (デュビー)	11	-	-(0/11)	14	-	-(0/14)
ク (チンブラー)	4	-	-(0/4)	4	-	-(0/4)
ス イ ー ト ク ロ ー バ	11	-	-(0/11)	11	-	-(0/9)
ア ズ キ (光)	13	-	-(0/13)	13	-	-(0/13)
リョクトウ (大阪緑豆)	11	-	-(0/7)	11	-	-(0/7)
インゲン(大 手 亡)	6	-	-(0/6)	6	±(4)	+(2/6)
ク (大 正 金 時)	7	-	-(0/7)	10	±(7)	+(3/6)
ク (中 長 う ザ ら)	10	-	-(0/10)	13	卅(13)	+(1/8)
ク (マスターピース)	5	-	-(0/5)	5	-	-(0/5)
ク (ケンタッキ-ワンダー)	5	-	-(0/5)	5	-	-(0/5)
ク (トッブクropp)	5	-	-(0/5)	8	+(8)	+(5/5)
エンドウ(30日絹莢えんどう)	12	-	+(6/9)	12	±	+(3/9)
ク (グレーシュガー)	8	-	+(8/8)	8	±	+(6/8)
ク (Roides fin Vert)	7	-	+(5/5)	5	±	+(2/3)
ク (Gloire de Quimper)	8	-	+(4/6)	8	-	+(4/7)
パ ー シ ム ク ロ ー バ	5	+(5)	+(5/5)	5	卅(5)	+(2/5)
サックリングクローバ	7	+(6)	+(3/3)	6	卅(3)	-(0/2)
アルサイククローバ	7	-	+(2/7)	7	卅(3)	+(1/3)
クリムスンクローバ	11	+(10)	+(4/4)	11	卅(10)	+(1/4)
アカクローバ(ハ ミ ド リ)	18	-	+(12/14)	27	-	-(0/24)
ク (メ ディ ウ ム)	3	-	+(3/3)	4	-	-(0/4)
ク (アルタスウエード)	5	-	+(5/5)	5	-	-(0/5)
ク (ベネスコット)	5	-	+(5/5)	5	-	-(0/5)
ク (ケンランド)	5	-	+(5/5)	5	-	-(0/5)
シロクローバ(ニュージーランド種)	13	-	-(0/10)	13	-	+(5/10)
ラジノクローバ	13	-	+(3/13)	10	-	+(8/10)
サブタレニアクローバ	14	+(12)	+(4/5)	22	卅(1)	+(1/16)
ソ ラ マ メ (早生そらまめ)	8	+(8)		8	卅(8)	
コ モ ン ベ ッ チ	7	-	+(3/6)	7	卅(7)	+(6/7)
ヘ ア リ ー ベ ッ チ	7	-	-(0/7)	7	-	-(0/7)
ジュウロクササゲ (黒種3尺)	11	-	-(0/9)	11	-	-(0/9)
ハタササゲ (カウビー)	11	-	-(0/9)	11	-	-(0/9)

a) 記号は病徴の強さを示す。卅：強い病徴，±：無病徴かあるいはときに軽い症状をあらわしたものの。

b) +：ウイルスが回収されたもの，-：回収されなかったもの。カッコ内の分母は戻し接種に供試した株数，分子はウイルス回収株数。

(*Lupinus luteus* L.), アルファルファ, スイートクローバ, アズキ, リョクトウ (*Phaseolus radiatus* L.), インゲン, エンドウ, バーシムクローバ (*Trifolium alexandrinum* L.), サックリングクローバ (*T. dubium* Sibth.), アルサイククローバ, クリムスクローバ (*T. incarnatum* L.), アカクローバ, シロクローバ, ラジノクローバ, サブタレニアクローバ, ソラマメ, コモンベッチ, ヘアリーベッチ, ジュウロクササゲおよびハタササゲ。接種は1植物あたり5~10頭の保毒虫を用いて行ない, 少なくとも2日間以上吸汁させた。接種1~2ヵ月後, 大部分の接種植物からは戻し接種を行なった。実験は1969年~1971年の3カ年にわたって実施し, その回数回反復した。

b 実験結果

マメ科植物28種に対する接種結果は第20表に示すとおりである。

表に示すようにSDV-DSは13種, SDV-Yは16種にそれぞれ感染が認められた。一般にSDV-Yに感染した植物の方がはげしい病徴を示し, 多くの感染植物に矮化, 黄化, 赤化症状が認められた。また夏に接種した植物より春あるいは秋に接種した植物の方がはげしい病徴を示す傾向がみられた。つぎに主な植物について病徴を記述する。

ダイズ (*Glycine max*): SDV-DSによる病徴は, 品種によって矮化の程度が異なり, 「白鶴の子」などにはきわめてはげしい矮化症状が認められた。接種7日ごろ新葉がわずかに黄化し, 小形のまま裏面に彎曲する。ついで次第に葉柄, 節間がつまり, 植物全体はいちじるしい矮化症状を示した(図版6—1, 2)。病勢が進むと葉は濃緑化し, 厚く粗剛となった。SDV-Y感染植物は最初新葉が黄化することはSDV-DSと同じであったが, その後葉は裏面に彎曲することなく, 正常葉と同様に伸長し, 退緑と縮葉状を呈した(図版5—1, 2)。多くの品種では葉柄, 節間が逆に健全な個体より伸長する傾向が認められたが, 「コガネジロ」などでは顕著な矮化, 縮葉症状がみられた(図版10—2)。この系統に感染した植物の特徴は, 病勢が進むにつれて古い葉の脈間に黄化があらわれ, 次第に植物全体に広がることである(図版5—3,

4, 5)。

ナンキンマメ (*Arachis hypogaea*): SDV-DSによる感染は認められなかったが, SDV-Yには高率に感染した。病徴は認められないか, ときに古い葉に軽い黄化症状がみられた。

レンゲ (*Astragalus sinicus*): SDV-DSによる病徴はきわめて軽く, 古い葉がわずかに退緑する程度であった。SDV-Y感染個体では接種後2週間ごろ中葉から退緑, 黄化し, 次第にはげしくなり, 葉片は内側に巻く傾向が認められた(図版8—1, 2)。病勢が進むと植物体は萎縮し, ついに枯死した。

インゲン (*Phaseolus vulgaris*): SDV-DSは供試6品種いずれにも感染が認められなかった。SDV-Yは「大手亡」, 「大正金時」, 「中長うずら」および「トックロップ」に感染したが, 「マスターピース」および「ケンタッキーワンダー」には感染が認められなかった。病徴は品種, 接種時期によって少しく異なったが, 一般には退緑, 黄化症状があらわれた(図版8—5)。

ルーピン (*Lupinus luteus*): 供試2品種のうち, 戻し接種から「白花ルーピン」1株のみがSDV-Yに感染した。病徴は明らかではなかった。

エンドウ (*Pisum sativum*): SDV-DSは供試4品種に高率に感染したが, すべて無病徴であった。SDV-Yの場合には品種, 個体によって下葉に黄化症状が認められることがあったが, きわめて軽微であった。

バーシムクローバ (*Trifolium alexandrinum*): SDV-DS感染植物では接種3週間ごろ古い葉の周縁部が赤色化し, 生育はわずかに劣った。SDV-Yでは接種2週間後頂葉から退緑, 黄化がみられ, その後中, 下葉の脈間が黄化し, 葉縁から赤化した。植物体は萎縮し, ついに枯死した。

サックリングクローバ (*Trifolium dubium*): 病徴は上記バーシムクローバと似ていた。SDV-DSに感染すると古い葉がわずかに赤化し, 生育がやや劣った(図版9—4)。SDV-Yでは葉片が小形となり黄化し, 下葉から赤化症状を示した(図版9—4)。植物体は萎縮, 枯死した。

アルサイククローバ (*Trifolium hybridum*):

SDV-DSは無病徴感染し、SDV-Y感染植物は新葉の退緑と下葉周縁の赤化症状を示した。

クリムスクローバ (*Trifolium incarnatum*) : この植物は本ウイルスに対する感受性植物の1種である。SDV-DS感染植物は接種約3週間後下葉に脈間黄化症状を示し(図版8—6)、古い葉の周縁が赤色に変わった。生育は1時おくれるが、その後健全植物なみに回復することがあった。SDV-Yに感染すると病徴はさらにはげしくなり、接種後2週間ごろから新葉が小形となり、退緑し、生育はかなり劣った。その後次第に下葉は退緑と葉縁の赤化症状を呈した(図版8—4)。

アカクローバ (*Trifolium pratense*) : 供試5品種はいずれもSDV-Yには感染が認められず、SDV-DSにのみ高率に感染した。しかし病徴はまったく認められず保毒植物である。

シロクローバ (*Trifolium repens*) : アカクローバとは逆で、SDV-Yのみに感染がみられたが、病徴は認められなかった。

ラジノクローバ (*Trifolium repens* f. *giganteum*) : 両系統が感染したが、SDV-DSよりSDV-Yに対する感受性が高かった。本種も病徴を認めることができなかった。

サブタレニアクローバ (*Trifolium subterraneum*) : SDV-DSは高率に感染が認められた。下葉から赤色化し、生育はやや劣った(図版9—3)。SDV-Yでは接種22個体中1個体のみが発病が認められた。その病徴はきわめてはげしく、葉の赤化、萎縮がいちじるしく、生育は劣り、枯死するに至った。

ソラマメ (*Vicia faba*) : SDV-DS感染個体は下葉に軽い脈間黄化症状を示した。SDV-Yに感染すると、接種後20日ごろ中葉が硬化しやや内側に巻き、その後葉の周縁部から脈間黄化症状があらわれた(図版8—3)。

コモンベッチ (*Vicia sativa*) : SDV-DSは無病徴感染した。SDV-Yが感染すると、葉は黄化し、矮小となり、下葉の周縁は赤紫色に変わり、植物はいちじるしく萎縮した(図版9—1, 2)。

7 植物体内におけるウイルス系統間の干渉効果

ウイルス系統間の類縁関係を知るため、植物体内におけるウイルス系統の干渉効果について実験を行なった。

a 実験方法

SDV-DS, SDV-DM および SDV-Y を用いた。1次ウイルスは初生葉期のダイズの初生葉に、2次ウイルスは所定の葉にそれぞれリーフケージを用いて接種を行なった(図版4—3, 4)。接種には1リーフケージあたり5頭の保毒虫を用い2日間吸汁させた。2次ウイルス接種後1~2カ月の間に上葉から戻し接種を行なった。2次ウイルスの感染は病徴と戻し接種によって判定した。混合感染株は、各々の系統を保毒したアブラムシを同時に健全植物に接種することによって作成した。

b 実験結果

供試系統およびそれらの混合感染による病徴はつぎのとおりである。

SDV-DS : 接種7~10日後展開葉が退緑し裏面に彎曲する。葉柄、節間はいちじるしく短縮し、植物体は極端に矮化する(図版6—1, 2)。

SDV-DM : 接種9~12日後展開葉がやや退緑しわずかに裏面に彎曲する。矮化の程度はSDV-DSより軽く、後になって病徴が回復することがある(図版6—1)。

SDV-Y : 接種10~15日後展開葉が黄化、退緑し、軽い縮葉症状を呈する(図版5—1, 2)。葉柄や節間は伸長し、下葉から脈間黄化症状を示す(図版5—3, 4, 5)。

SDV-DSとSDV-Yとの混合感染 : 初生葉期に接種すると、第1本葉はSDV-DSによる病徴を示す(ときに葉柄がわずかに伸長することがある)が、第2本葉は顕著な縮葉症状を示す。その後の葉は生育が止って展開しないことが多い。いずれの葉にも脈間黄化症状がみられる(図版6—3)。

SDV-DMとSDV-Yとの混合感染 : 初生葉期に接種すると、第2本葉以後の葉にはげしい縮葉症状があらわれ、植物全体はかなり矮化する。脈間黄化症状も顕著である。

SDV-DSとSDV-DMとの混合感染 : SDV-DSとSDV-DMとのほぼ中間の病徴を示す(図版6—1)。

第 21 表 植物体内におけるウイルス系統間の干渉効果

1 次 ウイルス	2 次 ウイルス	1 次 接種後 ウイルス の 日数	2 次 接種 葉位	接種 株数	2 次 ウイルス 感染株数	病 徴
SDV-Y	SDV-DS	12	第 1 本 葉	8	4	接種後 20~30 日, 頂葉変形, 短縮, 縮葉
		12	第 2 本 葉	2	2	接種後約 20 日, 縮葉顕著
		23	初 生 葉	7	2	接種後 25~30 日, 頂葉変形, 縮葉, 浪針
		23	第 1 本 葉	4	3	〃
		23	第 2 本 葉	15	12	〃
SDV-DS	SDV-Y	10	第 1 本 葉	10	7	接種後 20~30 日, 頂葉縮葉, 伸長, 脈間黄化
		20	第 1 本 葉	15	15	接種後 30 日, 頂葉奇形, 縮葉, 脈間黄化
SDV-Y	SDV-DM	10	第 1 本 葉	10	10	接種後 20 日, 縮葉顕著
SDV-DM	SDV-Y	12	第 1 本 葉	6	6	接種後 30 日, 葉柄伸長, やや縮葉
		18	第 1 本 葉	5	5	接種後 30 日, 頂葉変形, やや縮葉, 黄化
SDV-DM	SDV-DS	12	第 1 本 葉	4	0	1 次ウイルスの病徴変わらず
		12	第 2 本 葉	2	0	〃
		23	第 1 本 葉	2	0	〃
		23	第 2 本 葉	4	0	〃
SDV-DS	—	—	第 2 本 葉	5	—	接種後 10 日, 頂葉小形, 短縮
SDV-DM	—	—	第 2 本 葉	5	—	接種後 10~15 日, 頂葉やや小形, やや短縮
SDV-Y	—	—	第 2 本 葉	6	—	接種後 10~15 日, 頂葉退針

実 験 1

1 次ウイルス接種後 10~23 日の間に各葉位に 2 次ウイルスを接種した結果は第 21 表に示すとおりである。

SDV-Y を 1 次ウイルス, SDV-DS を 2 次ウイルスとした場合, 2 次ウイルスを若い葉に接種するほど 2 次ウイルスの感染率が高まるようであった。病徴については SDV-DS 単独接種のときには接種後 7~10 日で病徴があらわれたのに対して, SDV-Y 感染植物に SDV-DS を接種すると SDV-DS の病徴出現がかなりおそく 20~30 日後にあらわれた。しかもその病徴は混合感染の特徴である縮葉症状を示した(図版 7—3)。逆に SDV-DS を 1 次ウイルス, SDV-Y を 2 次ウイルスとした場合も, 2 次ウイルスが感染した。病徴は 2 次ウイルス接種後 20~30 日の間に頂葉の奇形, 縮葉として認められた(図版 7—5)。また SDV-DM と SDV-Y との組合せの場合も同様に 2 次ウイルスが感染, 増殖し, 典型的な縮葉症状となった(図

版 7—2, 4)。

これに対して SDV-DM を 1 次ウイルス, SDV-DS を 2 次ウイルスとした場合には, 1 次ウイルスの病徴が変らなかった。

実 験 2

1 次ウイルスを接種した後 10~12 日目に病徴のあらわれた第 1 本葉に 2 次ウイルスを接種した。その後 1~2 カ月の間に頂葉からウイルスの回収を行なった。その結果は第 22 表に示すとおりである。

SDV-DS と SDV-DM との間には, すべて 1 次ウイルスのみが回収され, 2 次ウイルスは回収されなかった。すなわち SDV-DS と SDV-DM との間では完全な干渉効果が認められた。

SDV-Y と SDV-DM あるいは SDV-DS との組合せでは多くの場合混合感染として両ウイルス系統が回収された。しかし SDV-Y を 1 次ウイルス, SDV-DS を 2 次ウイルスとした場合には, ほぼ半数近くが 1 次ウイルス (SDV-Y) のみが回収

第22表 植物体内におけるウイルス系統間の干渉効果

1次ウイルス	2次ウイルス a)	接種株数	2次ウイルス感染株数 b)	戻し接種によるウイルスの回収 (株数) c)				
				DM	DS	Y	DM+Y	DS+Y
SDV-DM	SDV-DS	25	0	25	—	—	—	—
SDV-DS	SDV-DM	15	0	—	15	—	—	—
SDV-Y	SDV-DS	30	24	—	—	12	—	16
SDV-Y	SDV-DM	10	8	—	—	—	10	—
SDV-DS	SDV-Y	20	19	—	1	1	—	8
SDV-DM	SDV-Y	15	15	—	—	—	7	—
—	SDV-DS	20	20	—	—	—	—	—
—	SDV-DM	15	15	—	—	—	—	—
—	SDV-Y	20	20	—	—	—	—	—

a) 1次ウイルス接種後10~12日目に2次ウイルスの接種を行なった。

b) 2次ウイルスの感染は病徴によって判定した。

c) 戻し接種は2次ウイルス接種後1~2ヵ月の間に行なった。

された。この結果および実験1の結果から、前もってSDV-Yに感染した植物はSDV-DSに感染しにくいものと考えられる。

以上の結果、矮化系統と黄化系統との間では2次ウイルスの病徴出現の遅延と感染率の低下がみられ、1次ウイルスの感染はある程度2次ウイルスの感染と増殖を妨げているものと推測される。しかしこの系では定量的実験が困難なため、その程度を明らかにすることはできなかった。

8 考 察

ダイズ矮化ウイルスは大別して矮化系統と黄化系統とに分けられる。両系統はそれぞれダイズにあらわれる病徴に差異が認められた。矮化、黄化両系統は寄主範囲や病徴がかなり異なり、また植物体内で完全な干渉効果が認められないが、伝染方法、媒介昆虫の種類、ウイルス粒子の形態、血清学的関係などの類似性から別種のウイルスとはせずウイルスの系統とした。なおウイルス粒子、諸性質、血清学的関係については後述する。

本病のダイズにおける病徴には矮化型、黄化型および縮葉型があるが、これらの病徴の差異は大部分ウイルスの系統に起因すると考えられる。罹病個体からの分離結果によると、矮化症状株からは矮化系統、黄化症状株からは黄化系統、縮葉症状株からは両系統あるいは黄化系統が分離されることが多かった。温室内で接種すると、一般に矮化症状は矮化系統、縮葉症状は矮化系統と黄化系統

の重複感染によって起る。しかしその病徴はダイズの品種によって異なり、「コガネジロ」や「オンマシロメ」は黄化系統単独接種で矮化および縮葉症状を示すことが多い(ただし病原性の強い系統を用いた場合)。またほ場でのウイルス系統別接種試験(後述)によると、多くの品種は黄化系統単独接種で矮化、縮葉症状を示す。このようにダイズの縮葉症状には黄化系統が関与しているといえるが、その病徴出現は品種、生育条件、環境条件などでかなり異なるものと考えられる。

矮化、黄化両ウイルス系統は容易に重複感染(混合感染)することができ、それぞれの単独感染よりも病徴が激化する。

同じ寄主植物の中に2種あるいはそれ以上のウイルスが同時に存在するとき、その間に相互作用が生じることがある。その一つの現象は拮抗現象(antagonism)であって、あるウイルスによる他のウイルスの部分的または完全な増殖抑制がみられる。もう一つの現象はウイルス間の協力現象(synergism)であり、寄主植物の病徴に変化を起さず。協力現象とは2種のウイルスが植物体内で相互に作用しあうとき協力または増強が認められることをいうのであるが、それは病徴の激化、各ウイルス固有の病徴と異なる病徴の発現、ウイルス濃度の増大などを意味する。この例としてもっともよく知られているのは、タバコモザイクウイルスとジャガイモXウイルスによって起るトマトの

条斑病, ジャガイモ X ウイルスとジャガイモ Y ウイルスによって起るジャガイモの縮葉 (れん葉) モザイク病である。このような協力現象は異種ウイルス間でよくみられるが, 本ウイルスのようにウイルス系統間でみられるのはごく少ない。

ウイルス系統間でよくみられるのは協力現象とは逆の拮抗現象であり, いわゆる干渉と呼ばれる現象である。したがってこれはウイルス系統の異同を確かめるための有力な手段として用いられている。また干渉効果の認められるウイルス系統間には血清学的関係があるのが普通である。

しかしながら, 汁液接種不可能で yellows type の病気を起すウイルス系統間には干渉効果が認められない例が多い。Duffus (1964) は beet western yellows virus について病徴, 感染性の異なる 5 つの系統を分けており, 弱毒系統は強毒系統に対して干渉効果が認められないと報告した。また barley yellow dwarf virus についても病原性, 病徴の異なるいくつかの系統が存在するが, 多くの場合系統間に干渉効果は認められないが, 用いた系統によっては認められることもあるという (Allen, 1957; Toko and Bruehl, 1959; Rochow, 1959; Watson and Mulligan, 1960; Jedlinski and Brown, 1965; Aapola and Rochow, 1971)。このウイルス系統には vector specific strains が認められ, ウイルス系統とそれを媒介するアブラムシの種類との間に特異的な親和関係がある。またヨコバイの 1 種 *Eutettix tenellus* によって媒介される beet curly top virus には多くの系統があり, 系統, 接種植物の種類によって干渉効果の程度が異なると報告されている (Giddings, 1950)。Giddings (1950) によると beet curly top virus の弱毒系統に感染したサトウダイコンは強毒系統に対して免疫にならない。その逆もまた同様である。しかしウイルス系統間の干渉効果がまったくないかというところでもなく, サトウダイコンのある品種 SL 842 が strain 3 に感染すると strain 1 に対して強度の抵抗性を示すが免疫にはならないという。

一方ジャガイモ葉巻病ウイルスの系統間では完全な干渉効果が認められている。Webb *et al.*

(1952) は葉巻病に感染したジャガイモから 148 のウイルス株を分離し, 検定植物である *Physalis floridana* 上の病徴の強弱にもとづいて 4 つの系統に分けた。また Harrison (1958), MacCarthy (1963), 田中・塩田 (1969) にも病原性の強弱によって同ウイルスを系統に分け, これらの関係について報告している。彼らの結果を総合すると, 葉巻病ウイルスの弱毒系統に感染した植物は強毒系統に感染せず, また両系統を同時に接種すると中間の病徴を示し, さらにその罹病個体を接種源としてアブラムシで接種すると病徴が分かれるという。これらの結果は本ウイルスの矮化弱毒系統 (SDV-DM) と矮化強毒系統 (SDV-DS) の場合とよく一致している。

以上のように, 汁液接種できず yellows type の病徴を示すウイルスの系統間では, 汁液接種可能な mosaic type のウイルスの場合と異なり, 植物体内における干渉効果の不完全な例が多い。それでは干渉効果とウイルスの類縁関係はどのように説明されるのであろうか。ジャガイモ葉巻病ウイルスの強毒系統と弱毒系統, 本ウイルスの矮化強毒系統と矮化弱毒系統は, きわめて近縁な関係にあることは疑問の余地はない。一方, 干渉効果の低い beet western yellows virus, barley yellow dwarf virus, beet curly top virus の系統, 本ウイルスの矮化, 黄化系統は遠縁な関係にあるかというところ必ずしもそうではない。すなわち少なくとも現在までに得られた結果によると, beet western yellows virus の系統の間には血清学的に関係があり (Gold and Duffus, 1967), 本ウイルスの系統の場合も血清学的に同じ反応を示す (後述)。最近, Aapola and Rochow (1971) は barley yellow dwarf virus の系統間の干渉効果と血清学的関係について興味ある報告をした。彼らによると同ウイルスの 3 種の vector specific strains (MAV, PAV および RPV) のうち, MAV と PAV は血清学的に同一であり, 植物体内で干渉効果が認められるが, RPV は他の 2 つの系統とは血清学的にも異なり, 干渉効果も認められない。また RPV と他の 2 つの系統を混合接種すると, 各々単独接種よりも病徴が激化し, い

わゆる協力現象が認められる。これらの結果から、彼らは血清学的関係と干渉効果とはよく一致すると結論している。しかしながら、本ウイルスの矮化および黄化系統の場合は植物体内での行動は barley yellow dwarf virus の RPV と MAV (あるいは PAV) と似て干渉効果は完全ではなかったが、血清学的には同一反応を示した。いずれにしても干渉効果の現象が解明されないかぎり、干渉効果の結果からウイルス系統間の類縁関係を結論することはできないようである。

D ウイルスの感染、移行および増殖

ダイズの生育時期および葉位が本ウイルスの感染および病徴出現におよぼす影響について検討した。またジャガイモヒゲナガアブラムシによるウイルスの接種と回収試験から、植物体内におけるウイルスの移行速度、増殖および分布について実験を行なった。

1 実験材料および方法

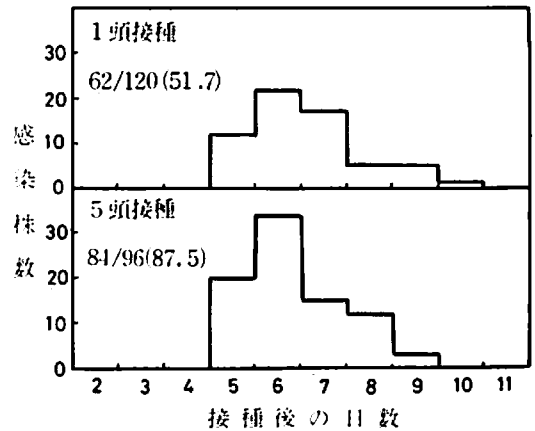
接種源には矮化強毒系統 (SDV-DS) および黄化系統 (SDV-Y)。接種植物にはダイズ品種「白鶴の子」を用いた。ダイズの各葉位に接種する場合には直径 1.5 cm あるいは 2.0 cm のリーフペー지를用いた (図版 4-3, 4)。ウイルスを回収する場合には、葉を切りとりペトリ皿に入れ、その葉に無毒ジャガイモヒゲナガアブラムシをつけ吸汁させた後、検定植物に移した。接種吸汁時間、獲得吸汁時間および供試虫数は実験に応じて変えた。ウイルスの接種および回収試験はすべて 20°C の日光定温器内で行ない、接種後の植物は温室に移して感染の有無を調べた。

2 ウイルスの感染

a 接種量 (虫数) がウイルスの感染および病徴出現におよぼす影響

SDV-DS 保毒ジャガイモヒゲナガアブラムシ (幼虫) を用いて、初生葉期 (本葉展開始め) のダイズに 1 植物あたり 1 頭と 5 頭の集団で接種を行なった。接種吸汁時間は 1 日間とした。実験は 3 回反復し、その結果は第 8 図に示した。

1 頭接種区は 51.7%、5 頭接種区は 87.5% の感染率を示した。病徴は接種後 5~10 日の間にあらわれたが、大部分の感染植物は 5~7 日の間で



第 8 図 接種量 (虫数) が病徴出現におよぼす影響

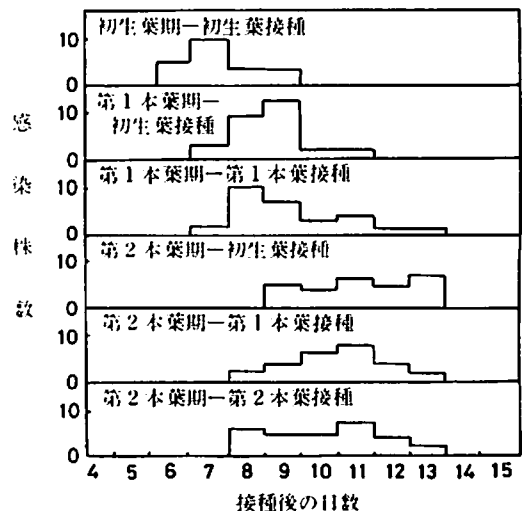
注) 分母: 接種株数, 分子: 感染株数。
カッコ内は感染率 (%)。

あった。接種量 (接種虫数) が多いほどわずかに病徴が早くあらわれる傾向を示したが、顕著な差異はみられなかった。

b 植物の生育時期と接種葉位がウイルスの感染および病徴出現におよぼす影響

初生葉期、第 1 本葉期および第 2 本葉期のダイズの各葉位にウイルス (SDV-DS) を接種した。1 葉あたり 1 頭の保毒虫で各々 24 時間および 48 時間吸汁させた。結果は第 23 表と第 9 図に示すとおりである。

生育時期別では若い植物ほど高い感染率を示し、葉位別では下位葉より上位葉の方が感受性で



第 9 図 生育時期と接種葉位が病徴出現におよぼす影響

第23表 生育時期と接種葉位が感染におよぼす影響

接種時の生育時期	接種葉位	24時間接種吸汁 a)		48時間接種吸汁 a)		合計	
		感染	感染率 ^{b)}	感染	感染率 ^{b)}	感染	感染率 ^{b)}
初生葉期	初生葉	14/24 b)	58.3 ^{b)}	24/24	100.0 ^{b)}	38/48	79.2 ^{b)}
第1本葉期	初生葉	13/24	54.2	23/24	95.8	36/48	75.0
	第1本葉	17/24	70.8	23/24	95.8	40/48	83.3
第2本葉期	初生葉	14/24	58.3	18/24	75.0	32/48	66.7
	第1本葉	15/24	62.5	21/24	87.5	36/48	75.0
	第2本葉	13/24	54.2	23/24	95.8	36/48	75.0

a) 実験は3回反復した。

b) 分母：接種株数，分子：感染株数。

あった。しかしいずれも顕著な差異はみられなかった。病徴出現については、生育時期の若い植物ほど病徴が早くあらわれる傾向がみられ、また葉位別では上位葉に接種する方が早く病徴があらわれる傾向がみられた。

3 ウイルスの移行と増殖

a ウイルスの移行に要する時間

完全に展開したダイズの初生葉の中央に直径1.5 cm のリーフケージを用いて接種を行なった。接種は1葉あたり3頭の保毒虫で6時間吸汁させた。接種吸汁時間の最初から6~72時間後に接種葉の葉柄の部分から葉を切り取った。なお接種部位から切離した葉柄までの距離は約3 cm であっ

た。接種葉を切り取るまで植物を20℃の定温器内におき、その後の植物は温室に移して発病の有無を観察し、ウイルスの移行時間を判定した。結果は第24表に示すとおりである。

SDV-DS では対照の無切離区は82.4%の感染率を示したのに対して、12時間後の切離区は0%で24時間後は12.9%、48時間後は70.0%の感染率であった。SDV-Y の場合もほぼ同じ傾向を示したが、ややSDV-DS より移行速度が遅いようであった。以上の結果、本ウイルスの接種葉から茎への移行時間(20℃)は、早くて12~24時間で多くは24~48時間であった。

b 接種葉と展開葉からのウイルスの回収

第24表 ウイルスが接種葉から茎まで移行するのに要する時間

ウイルス系統	処 理 a)	実 験					合計 (感染率)
		1	2	3	4	5	
SDV-DS	6 ^{時間}	—	0/15 b)	0/20	0/15	—	0/50 (0.0)
	12	—	0/15	0/15	0/15	—	0/45 (0.0)
	24	3/10	3/15	2/15	0/15	1/15	9/70 (12.9)
	48	9/10	8/15	11/15	—	—	28/40 (70.0)
	72	8/10	—	—	—	—	8/10 (80.0)
	無切離	9/10	20/20	19/20	13/15	9/20	70/85 (82.4)
SDV-Y	6 ^{時間}	—	0/10	—	0/10	—	0/20 (0.0)
	12	—	0/10	0/20	—	0/10	0/40 (0.0)
	24	1/10	0/10	4/10	0/10	0/10	5/50 (10.0)
	48	3/19	5/10	—	9/10	2/10	19/40 (47.5)
	72	5/10	—	—	8/10	4/10	17/30 (56.7)
	無切離	8/15	8/10	7/10	9/10	7/10	39/55 (70.9)

a) 3頭の保毒虫を用いて6時間接種吸汁を行ない、接種吸汁直後から経過時間ごとに接種葉を切離した。

b) 分母：接種株数，分子：感染株数。

第25表 接種葉と展開葉からのウイルスの回収 (SDV-DS)

実 験	葉 位	接 種 後 の 日 数				
		1 日	2 日	3 日	4 日	5 日
1	初 生 葉 a)	0/15b)	3/15	4/15	13/15	10/15
	第 1 本 葉	—	0/15	0/10	12/15	8/15
2	初 生 葉	0/15	0/15	1/15	1/15	8/15
	第 1 本 葉	0/10	0/15	1/15	3/15	12/15
3	初 生 葉	0/15	0/15	3/15	7/15	7/15
	第 1 本 葉	0/15	0/15	1/15	9/15	5/15
4	初 生 葉	0/12	1/12	0/12	5/12	3/12
	第 1 本 葉	—	—	0/12	2/12	5/12
合 計	初 生 葉	0/57 (0.0)b)	4/57 (7.0)	8/57 (14.0)	26/57 (45.6)	28/57 (49.1)
	第 1 本 葉	0/30 (0.0)	0/40 (0.0)	2/52 (3.8)	26/57 (45.6)	30/57 (52.6)

a) 初生葉期のダイズの初生葉に24時間接種吸汁させた。

b) 分母：接種株数，分子：感染株数，カッコ内は感染率(%)。

初生葉期(本葉展開始)のダイズの初生葉にリーフケージ(直径2cm)を用いてウイルス(SDV-DS)の接種を行なった。1葉あたり5頭の保毒虫を用いて24時間接種吸汁させた。接種後毎日接種葉と展開葉とを切りとり、それぞれに無毒虫を24時間吸汁させた後、検定植物へ1頭ずつ移し、3日間吸汁させてウイルスの回収を行なった。結果は第25表に示すとおりである。

接種葉からは接種後2日目(接種吸汁時間を含

めると3日目)にわずかにウイルスが回収され、ついで3日目、4日目と日数が経過するにつれて回収率は高くなった。これに対して展開葉(第1本葉)からは接種後3日目にわずかにウイルスが回収され、4日目には高い回収率を示した。以上の結果から、本ウイルスは接種葉では2~3日間で増殖し、展開葉ではそれよりおそく3~4日にすでに移行し、増殖していることが明らかとなった。この期間は病徴出現前であった。

第26表 葉位別葉からのウイルスの回収 a)

葉 位	SDV-DS				SDV-Y		
	実 験			合 計 (感染率)	実 験		合 計 (感染率)
	1	2	3		1	2	
初 生 葉 (接種)	8/12b)	0/12	4/12	12/36 (33.3)	3/12	3/12	6/24 (25.0)
第 1 本 葉	0/12	0/12	0/12	0/36 (0.0)	0/12	0/12	0/24 (0.0)
第 2 本 葉	11/12	5/12	8/12	24/36 (66.7)	2/12	5/12	7/24 (29.2)
第 3 本 葉	11/12	4/12	10/12	25/36 (69.4)	7/12	5/12	12/24 (50.0)
第 4 本 葉	—	—	—	—	3/12	—	3/12 (25.0)
初 生 葉	0/12	0/12	0/12	0/36 (0.0)	0/12	0/12	0/24 (0.0)
第1本葉(接種)	6/12	6/12	6/12	18/36 (50.0)	3/12	4/12	7/24 (29.2)
第 2 本 葉	10/12	5/12	7/12	22/36 (61.1)	1/12	0/8	1/20 (5.0)
第 3 本 葉	11/12	10/12	12/12	33/36 (91.7)	9/12	0/11	9/23 (39.1)
第 4 本 葉	—	—	—	—	2/12	9/12	11/22 (50.0)

a) 第1本葉期のダイズに接種を行ない、ウイルスの回収は接種後20~25日に行なった。

b) 分母：接種株数，分子：感染株数。

c 接種葉位と葉位別ウイルスの回収

本葉第1葉期のダイズの第1葉と初生葉にリーフケージ(直径2cm)を用いて接種を行なった。1葉あたり5頭の保毒虫をつけ2日間接種吸汁させた。接種後20~25日に各葉位の葉を切り取り、それぞれに無毒虫を2日間つけ、さらに検定植物に移し(1植物あたり1頭ずつ)2日間吸汁させた。結果は第26表に示すとおりである。

SDV-DSを接種すると病徴は接種時にすでに展開していた葉にはあらわれず、接種後に展開した葉にあらわれた。すなわち本葉第1葉期にウイルスを接種すると第2本葉から病徴が認められた(図版7-1)、しかしSDV-Yの場合の病徴は明らかでなかった。SDV-DS、SDV-Yのいずれの系統も初生葉に接種した場合の第1本葉からおよび第1本葉に接種した場合の初生葉からはウイルスが回収されなかった。ウイルスは接種葉と第1本葉より上の葉から回収され、その回収率は上葉の若い葉ほど高い傾向を示した。以上の結果、本ウイルスの場合、接種時すでに展開していた葉にはウイルスが移行しにくいものと考えられる。

d 接種後の日数とウイルスの回収

初生葉期のダイズにSDV-DSを接種し、その後15~120日の間に第1本葉からウイルスの回収を行なった。獲得吸汁時間と接種吸汁時間はそれぞれ2日間とし、1検定植物あたり1頭ずつを用いて接種した。結果は第27表に示すとおりである。

接種後15日目の若い植物ほどウイルスの回収率は高く、接種後日数が経過し植物が古くなるにつれて低下した。このことは感染後若い植物ほど接種源としてウイルス濃度が高いことを示している。

第27表 接種後の日数とウイルスの回収a)

接種後の日数	実 験			合 計(感染率)
	1	2	3	
15 日 接	11/12b)	8/12	12/12	31/36 (86.1)
30 日 後	7/12	6/12	9/12	22/36 (61.0)
約 60 日 後	8/12	3/12	4/12	15/36 (41.7)
約 120 日 後	—	1/12	4/12	5/24 (20.8)

a) 供試系統はSDV-DSである。
b) 分母:接種株数, 分子:感染株数。

4 考 察

生育時期および葉位がウイルスの感受性に影響をおよぼすことは、多くのウイルスと植物との間で認められている。一般に植物の生育が進むにつれてウイルスに対する感受性は低下するようであり、アブラムシ接種の例では、*Commelina nudiflora* mosaic virus (Carter, 1937), beet yellows virus (Watson and Healy, 1953), ジャガイモYウイルス (Bagnall and Bradley, 1958), キュウリモザイクウイルス (Stimmann and Swenson, 1967), ジャガイモ葉巻病ウイルス (Davidson and Sanford, 1954; Knutson and Bishop, 1963) などで認められている。本実験の結果もまた若い植物(ダイズ)あるいは若い葉ほど本ウイルスに対する感受性は高いようであったが、それらの間には顕著な差異は認められなかった。

ウイルスの植物体内における移行と増殖に関しては多くの報告があるが、ここでは数種のウイルスについて比較検討する。Samuel (1934) はタバコモザイクウイルスをトマトの中葉に接種すると、接種後3日目まではウイルスは接種葉にとどまり、4日目には茎を通して根に入り、5日目に頂葉に達し、次第に上葉から下葉に移行し、25日目には植物全体にウイルスがゆきわたることを報告した。村山 (1959) はジャガイモXウイルスをトマトに接種し、血清学的手法によりウイルスの移行をみた。その結果、上葉に接種すると接種葉にウイルスが認められるまでに3~4日を要し、それ以後漸次下葉に移行することを確かめた。また下葉に接種すると接種葉にウイルスが検出(3~4日)された後最上葉で検出され、漸次下葉へウイルスが移行することを認めた。このようにタバコモザイクウイルスやジャガイモXウイルスなどのウイルスは最初2~3日間は接種葉において増殖し移行が緩慢であるが、その後かなり早い速度で茎、根、若い葉にウイルスが移行するようである。すなわちウイルスが維管束に達した時、初めて移行が迅速に起るものと考えられる。

一方、Severin (1924) は beet curly top virus について、その媒介昆虫 (*Eutettix tenellus*) を用いて葉の先端にウイルスを接種すると、ウイル