総 説

植物ウイルスのアブラムシによる伝搬

三 沢 正 生*

APHID TRANSMISSION OF PLANT VIRUSES

Tadao MISAWA

Laboratory of Phytopathology, Faculty of Agriculture,
Tohoku University

[受付: 2月15日, 1975年]

はじめに

アブラムシ類の植物ウイルス伝搬者としての役割は、1914年の Allard の報告^{2,6)}以来研究されてきた。古くからの問題であり、また新しい問題と言えよう。というのは伝搬についてひととりの問題提起がなされ、現象的には明らかにされた面も多いが、その理由について実証されたものが少なく、仮説・推定・賛否両論のものが多からである。理由として、植物ウイルス学と害虫学との境界領域の問題であり、伝ば者であるアブラムシが170余種と多く、また克服されねばならない研究技術の困難さが考えられるからである。

アブラムシにより伝搬される植物ウイルスは、3群に類別されている。植物ウイルスが虫体に保持される状況により、非永続的ウイルス (Non-persistent virus)、半永続的ウイルス (Semi-persistent virus)、永続的ウイルス (Persistent virus) の3群に分けられる。近頃は主旨に変わりはないが、より具体的というか明確に口針伝搬性ウイルス (Stylet-born virus)、虫体内循環性ウイルス (Circulative virus)、虫体内増殖性ウイルス (Propagative virus) と呼ぶことが多い。この類別は、植物ウイルスの特性を示すとともにウイルスとアブラムシとのかわり合いを示すといえる。

この総説では、紙幅の関係からすべての現象に言及することがむずかしいので、その内の幾つかに限られた。また文献も代表的なものか、新しいものを記した。

1. 口針伝搬型

ウイルス粒子が口針 (Stylet, 正確には口針束というべきものである) に付着して伝搬されるので、その限りでは機械的に行なわれると解される。その様相は、ガラス毛细管によるモデル実験とまさに酷似している。本質的には機械的ではあるが、付随する多くの要因のため、伝搬現象は複雑になる。

口針伝搬についての報告ははなはだ多い。1種のアブラムシによつてのみ伝搬されるウイルス、多種類のアブラムシにより伝搬されるウイルスがある。前者はウイルスとアブラムシとの間に特異的關係があり、後者は非特異的關係であるとされている。またアブラムシの種類・系統による伝搬効率の差^{44, 74, 109, 118, 127)}、ウイルスの Strain による伝搬率の差^{80, 128)}も知られている。これらの現象が虫の吸汁習性によるものか、ウイルス自体に問題があるのか、あるいは宿主との関係が加わるのかは判然としない。ウイルス発病植物の種類による虫のウイルス獲得率の差^{110, 112, 136)}、および植物のウイルス感受性の差^{13, 128, 144)}が、宿主との関連の深さを示唆している。

ウイルスの形態から見ると球状のものより柱状・紐状のものに口針伝搬される例が多いが、これらのウイルスが物理的に有利であるとの理解はない。むしろ化学的安定性に注目すべきであろう。

a) 吸汁行動

アブラムシの発生・分布・飛来については論及しない。ここではアブラムシが植物上に着生してからの伝搬

* 東北大学農学部植物病理学究研室

行動に限る。アブラムシが寄生植物に着生すれば加害し繁殖する。加害つまり植物組織から汁液を吸収する行動は、probing (探り) と feeding (吸汁) とに分けられる。

Probing の目的はかならずしも明確ではない。植物の選択・表皮上の口針そう入位置の選定^{13,125,141})であるとされている。Probing は、たんに labium (口唇) の植物体への接触のみの場合、口針のそう入を伴う場合とがある。動作から両者を区別しがたい。実際に両種の行為があるにしても口針そう入のない probing は、ウイルスの伝搬とは関係がない。Feeding は、虫が静止し植物組織内深く口針をそう入し、長時間吸汁するので伝搬についての役割が重要視されてきた。Probing・feeding のいずれでも、口針のそう入部位・そう入経過・そう入時間が伝搬行動を解析するうえの基礎である。

飢餓状態の虫は、probing をしないか、あるいは 1 ~ 2 回の probing 後 feeding に移る^{7,8,16,63})。ふつう状態の虫は、3 ~ 6 回位の probing を反復した後 feeding を行なう^{7,8,16,63})。Probing と feeding の区別は、便宜的に行動持続時間によりなされている。2 分間位を限界として、以下ならば probing とすることが多い^{43,58,59,60,63})。根拠として口唇が表皮に接着した後の時間とその間に露出した口針長との関係および表皮層の厚さからである⁶³)。また電気的測定による結果も報告されている^{43,58,59,60,63})。Probing 時の口針そう入は浅く、操作により虫体が脱落するので、固定切片による probing 部位の観察は成功していない。Probing の位置が細胞面か細胞縫合部であるか議論がある。Probing による残存唾液、または唾液鞘 (Salivary sheath) の位置により観察されている。ところが probing 時には唾液を出さぬとの考えもあるが、他方ガラス面に probing されると常に唾液痕があるとの報告もある³⁹)。表皮に 1 回 probing させた後、走査型電顕で観察すると唾液が見いだされ、そのほとんどのものは細胞面であり、縫合部には少ない。これはモモアカアブラムシとソラマメ葉での観察である^{39,63})。しかし probing も細胞縫合部で行なわれることが多いとのまったく反対の報告もある。この混乱は、実験技術の違いと probing の解釈、したがって判定の相違に起因する。Feeding の最初の 1 分間には吸汁がないとの結果¹⁹)、表皮・柔細胞からは栄養吸収はしない報告⁴¹)、1 時間の吸汁では、虫体内に ³²P の取り込みがない¹³⁹) ことから考えると probing では吸汁しないのではないかと考えられる。

Probing 行動が注目されるのは、probing が feeding よりもウイルスの伝搬率が高いとの報告^{7,11,24,37,45,61,111,112,124,126,138,145}) が近来多いためである。実験は主として

葉で行なわれるので葉柄・茎でも同じであるかは明らかでない。

Feeding は虫の栄養吸収行動である。この場合口針は表皮細胞縫合部から行なわれるのが通例である^{29,142})。細胞面を通過して表皮下で細胞縫合部にそう入されることはある^{41,115})。いずれも着色した唾液鞘によりそう入経路を知ることができる。組織内の細胞間を通り、そう入方向は維管束部である。維管束部まで口針先端が達するに要する時間は、虫の種類・植物の種類・虫の生理状態・環境により異なる^{29,41,46,59,97,130,142})。モモアカアブラムシでの測定例では、口針そう入速度は意外に遅い。タバコ葉では、そう入後 5 分間では維管束部に達せず、15 分後にわずかの虫が到達する。24 時間後でもすべての虫が達していない^{29,30,59,97})。Feeding による吸汁量は、色素液⁶⁴)またはアイソトープを用いて測定された⁷⁹)。³²P を用いての実験によれば、モモアカアブラムシの有翅成虫では初めの 1 時間で 10 μ g の液を、次の 4 時間で 40 μ g の液を吸収した。5 分間の吸汁では ³²P の検出はできない^{4,64,139})。Aphis fabae の幼虫では、吸収開始後 12 ~ 16 時間位から吸汁量が増加する。0.2mg/hr の吸汁速度であつた⁴)。Feeding によりウイルス粒子が虫体内に取り込まれ^{79,93})、あるいは口針に付着することは確かである。しかし feeding のどの過程でウイルスが獲得されるかは自明のことであるようで、じつは明らかではない。推定されるのは、

- (1) 挿入口針と endoplasmodemesmata との接触時
- (2) 細胞内貫通あるいは葉汁液吸収時

にウイルス粒子の口針への付着・吸入である。いずれの場合も水様 (溶) 性唾液 (Watery saliva, water soluble saliva) によるウイルスの不活化・分解がないか、少ないことが前提となる。Feeding は probing よりも、場合によりウイルスに唾液が影響しうる十分な時間があるからである。唾液鞘は、粘性性唾液がゲル化したものであり、ゲル化後は化学的に不活性なので、水溶性唾液が問題とされている。水溶性唾液の成分・ウイルス不活化物質 (感染阻害物質)・含有酵素類についての報告がある^{1,56,57,62,70,77,78})。実験方法の適切でないものもあるので結果に疑念の残るものがある¹²⁰)。酵素類の存在が正しいとすればウイルス粒子が作用を受ける可能性がある。唾液鞘の内部には、口針を取り巻く液体があるであろうが、それが何かは明らかでない。もし植物汁液か、これと唾液との混合液ならばウイルスの混在する可能性がある。そこで口針にウイルスが付着しうる。ウイルスの混在がないとすれば、唾液鞘内液は逆に口針に付着したウイルスに対し洗浄効果を及ぼすかもしれない。

(b) Stylet

口針 (Stylet) の構造・機能は口針伝搬と関係が深い。口針の構造は、かなり明らかである^{31,32,33,38,114}。口針は、小腮 (mandibular stylet)・大腮 (maxillary stylet) それぞれ2本から成り、正確には束状である。小腮には感覚神経が末端まで通じている³³。外部形態は光顕・電顕観察により明瞭とされた^{33,38}。小腮の外部は、平滑ではなく鱗状の段丘が斜めに並列している。これは大腮の先端にも認められる。大腮は小腮よりも若干長い。口針の特色ある外部形態がウイルスの付着・保持に有利に働くとの考えもある^{33,38,40}。大腮と小腮の接合部の溝がむしろウイルスの付着・保持に有利とも言われる。ウイルスが口針に付着して運ばれることは、口針の紫外線照射・水そのほか薬品による洗浄・獲得後反復吸汁させると速やかに伝搬率が低下することから結論される^{5,9,10,12,82}。モモアカアブラムシの口針を基部から切除し、その先端を Bean yellow mosaic virus の液に浸した後、ソラマメ茎に人工的にそう入すると感染の起こる結果は、口針外面への物理的付着によりウイルスが伝搬されることを明らかに示した¹²⁰。ウイルスの付着は、口針先端 15μ の部分で行なわれ、口針内部とすれば食物導管 (Food canal)、または唾液管 (Saliva canal) の末端部、外側とすれば大・小腮の表面、または溝であろう。付着は口針外面だけであるとの反論も強い⁵。付着部の詳細についてはまだ結論はないといつてよい。

(c) ウイルスの獲得

吸汁行動は、ウイルスの獲得・接種との関係からウイルス伝搬防止上重要な点である。吸汁行動である probing と feeding のうち、古くはむしろ feeding が重要視された。近來の報告では、probing のほうが獲得率が高いとの報告が多い。実験に用いたウイルス・アブラムシ・植物の種類が限られているので常にそうであるとは言いがたい。この種の比較実験では、1回目の probing を自由に行なわせ、その時間を測定するか、あるいは所定の時間で中断させるかのいずれかの方法で行なわれる。実験の容易さと正確さのため後者の方法が多い。1回5秒位の probing でウイルスを獲得するとの報告もあるが¹¹⁹、1回について10秒以上1～2分以内の probing が多く、また獲得率が高い。Probing 時のウイルス獲得最短時間は、植物の種類・栽培条件による表皮の厚さの変化により異なるであろう。モモアカアブラムシとソラマメ葉との間では、そう入された口針長とそう入時間 (口唇を葉面に接着してから測定時間) との間に、直線的関係があり一次式が描かれる⁶³。30秒前後の probing によりソラマメ葉表皮細胞内に口針先端が十分に到達しうる。また1分以上の probing では、口針が表皮細胞

を貫通して下の細胞にまで達する^{7,133}。Probing が表皮細胞のどの部分でなされるかについては意見が分かれていることは前述した。Probing は feeding の場所を探す目的もあるとすれば (ほかに宿主の選択もある)、最初任意の場所に口唇を接触させることが多い。つまり細胞縫合部よりも細胞面に接触することが多いことになる。Probing 時の口針そう入の深さとウイルス獲得については両説がある。口針の細胞内へのそう入の必要性⁶³。口針が表皮クチクラ層を通過し、その下の ectoplasmodemesmata と接触すればよい^{51,142,143,144} との意見である。これに関連して、口針が細胞縫合部に浅くそう入されても endoplasmodemesmata と口唇が接触すればウイルスの獲得はありうるとの推測が付加された¹⁴⁴。後の説は理論的推定であり実証はない。Endoplasmodemesmata 内のウイルス粒子の存在は、電顕で確認されているので^{19,30} endoplasmodemesmata からのウイルスの獲得の可能性はある。しかし吸汁中の組織の電顕観察から否定意見も出されている⁵¹。Ectoplasmodemesmata でのウイルスの存在の未確認・口針そう入を ectoplasmodemesmata 接触のみで人工的に停止させえぬことが、ectodesmata 説を推定の域にとどめている。Probing と feeding の位置が問題とされるのは両者の伝搬効率の差を明らかにするためである。

口針へのウイルスの付着が物理的であることに異論はない。口針先端の到達する細胞間のウイルス濃度が付着に影響し、probing と feeding の獲得率の差を生ずるとの考えがある。組織を構成する細胞の種類によりウイルス濃度に差のある場合とない場合とがある^{5,42,71} のも理由の1つであろう。口針がそう入されると、口針表面には唾液と細胞内容物が付着してくるが、その中に存在するウイルス粒子は電顕的には、今のところ明示しえない^{23,107}。口針により獲得されるウイルス量を測定した報告がある¹³⁵。しかし直接ウイルス粒子数を測定したものではない。モモアカアブラムシは、キュウリモザイクウイルスの粒子濃度 $7 \cdot 10^{12}/\text{ml}$ 以上の液を吸汁すれば伝搬することができる。口針外表面に付着する液量は別として、食物導管内に充満する液量は、 $0.6 \sim 4.2 \cdot 10^{-10} \text{ml}$ と算出される。したがって食物導管内で運ばれるウイルス粒子数は、最低約1000個になるという。食物導管内に吸引されたウイルスの役割は不明確なので、このデータは1つの参考である。

口針へのウイルスの付着が物理的であるから、付着自体は単純な現象である。しかし伝搬率に影響を与える要因の1つとして唾液の作用が重視された。唾液鞘は、化学的に不活性と考えられるので、水溶性唾液とゲル化前の粘性性唾液が考慮の対象となる。両者を完全に区別し

て採取するのは困難なので水溶性のものが実験に使用されている。唾液が、直接ウイルスを不活化するとの報告^{75,76,77,79}もある。口針先端から排出される唾液を直接採取しないかぎり、微生物汚染により実験結果の信頼性が失われる¹²⁰。

唾液鞘の存在する付近の細胞に異常のあることが、光顕レベルと¹⁷電顕レベル^{40,88,120}で認められている。唾液の細胞毒としての *phytotoxemia*¹⁵、細胞分裂促進作用^{8,115}、各種含有成分から細胞への唾液のなんらかの作用は推定しうる。唾液の細胞への作用とウイルス伝搬との関係は、次の3点から考えられる。(1) 唾液による細胞内ウイルス不活化・崩壊、(2) 細胞質の変化による付着の困難性、(3) 影響された細胞内で形成される物質の作用。前2者については明らかではないが、最後の点については、アブラムシの加害組織の搾汁液にはウイルスの感染を阻害する物質が形成されるとの報告がある^{89,76,77,78,120}。阻害機作は不明である。唾液の分泌器官である唾液腺の水抽出液は、ウイルス感染細胞に特異的に作用する。その他の臓器の水抽出液には作用がない¹²¹。この唾液腺水抽出液は、唾液以外の物質も含有されているであろうから、唾液自体のみの作用とすることはできないが、唾液と細胞との関係を知る1つの足掛りである。

(d) アブラムシ・ウイルス・宿主細胞との相互関係

前述のようにたんなる口針の機械的伝搬説 (*mechanical-surface adherence hypothesis*¹³⁴) では説明しえない現象に対して、2つの説が出された。Mechanical-inactivator-behavior hypothesis²⁰ と *mechanical-inactivator-compatibility hypothesis*¹²⁹ である。各説をごく簡単に述べる。機械説はウイルスと虫との特異的關係を口針の表面構造の差を中心に説明しようとする。Mechanical-inactivator-behavior 説は、基本は口針機械説であるが、唾液がウイルスを選択的に不活化するとし、これと虫の行動を関連して考えている。最後の *mechanical-inactivator-compatibility* 説は、ウイルス・唾液・宿主細胞間に親和的關係を想定し、これに機械説を付加したものである。いずれの説もウイルスを運ぶ物体として口針を基礎に置くことに変わりはない。虫の行動習性を別とすれば、唾液の作用が中心となる。すなわち 1) 唾液のウイルスに対する作用、2) 唾液が宿主細胞に及ぼす作用を介しての影響の2点に要約されよう。1) の唾液の作用としておもに化学的作用が考えられ、唾液がウイルスを選択的に破壊することを推定している。唾液中にはウイルスを不活化する物質があるとの^{76,118,129,137,138}報告もあるが、まだ検討すべき余地がある。2) につ

いても報告があり、口針に接する細胞に変化が生ずる^{41,88,120}。ウイルス感染細胞のほうに変化が大きい傾向がある。また吸汁された葉組織では、*peroxidase*・*polyphenolase*・*acid-phosphatase*・*RNase* の活性が増加する^{40,88,120}。さらに加害葉組織からのアブラムシによるウイルス獲得率が減少する^{40,120}。以上の結果が虫・ウイルス・宿主細胞の相互関係をどの程度律するかは、今後なお多くの研究を待たねばならない。

最近さらに口針伝搬現象を解明するうえで、複雑さを加えるのは、Helper と称されるものの発見である。Potato virus Y (PVY) は、口針伝搬性ウイルスであるが、この純化ウイルス液を吸汁させてもモモアカアブラムシは、伝搬しえない。ところが感染葉抽出液(ウイルスを除去したもの)を純化ウイルス液に加えると伝搬される¹⁴⁷。Helper の実体は不明であるが PVY の subunit ではない。PVY の Helper は Potato virus C・Potato aucuba mosaic virus の伝搬をも help する¹⁴⁸。Cauliflower mosaic virus の「アブラムシ伝搬系統」に感染した葉を probing した虫の口針によつてのみ、純化した本ウイルス液を吸汁して伝搬する。本ウイルスの「アブラムシ非伝搬系統」に感染した葉・健全葉を probing した虫および純化ウイルス液を吸汁した後感染葉を probing した虫は、いずれも純化ウイルスを伝搬しえない。「アブラムシ伝搬系統ウイルス」に感染した葉にはなんらかの因子 (*acquisition factor*) が生ずるものと推定されている¹⁴⁹。しかもこの因子は、ほかのウイルス (potato virus Y) の伝搬を help しない。その点特異性が示される。Helper と称される物の実体と作用機作の解明が待たれる。Helper が上述の仮説に対してどのような関係を持つのか興味深い。

2. 循環型

媒介虫の体内を循環し、ふたたび唾液に混入して感染するウイルスを循環型ウイルスと呼んでいる。この型のウイルスの特色として次のことが挙げられる。1) 虫がウイルスを吸収後感染力を示すまでにある期間を必要とする。2) 虫の感染力は、徐々に減少する。3) 虫は脱皮後も感染力を有する。4) 飢餓効果がない。5) 反復してウイルスを吸収すれば、虫の感染力保持期間が延長する。したがって口針伝搬型とは区別しやすいが、増殖型伝搬とは相似た点が多い。

循環型伝搬とされるウイルスは少なく、研究内容も比較的少ない。この型のウイルスは、アブラムシとウイルスとの間に密接な関係があるので、この面に研究の焦点があるかのごとき印象である。

(a) ウイルスの獲得

ウイルスは、口針経由で吸収・獲得されるが、吸汁時間は5～15分間を最短必要とする⁹¹⁾。この時間は、probingではなくfeedingを示すものであり、口針が宿主組織内深くそう入される必要を示している。宿主組織内での循環型ウイルスの分布が維管束部にあるため⁴⁵⁾、口針がそこまで到達しなければウイルスを獲得することができない。Feedingであるから吸汁によりウイルスは体内に取り込まれる。しかし口針外部に付着するウイルスの役割については未知である。Pea enation mosaic virusは口針伝搬もされるが、本ウイルスが維管束部以外の細胞にも存在するためである。他のウイルスで、このような現象の起こる理由は明らかではない。

虫体にウイルスを注射すれば血リンパ中に見いだされる^{84,72)}。口針を通じて吸入されたウイルスは、腸壁を通り血体腔(Haemocoel)に運ばれ唾液腺に達する。虫がふたたび吸汁すれば、唾液とともにウイルスが宿主内に注入される。部分純化したPea enation mosaic virus液を人工膜を介して吸汁させれば、30秒間の吸汁でマメノアブラムシはウイルスを伝搬しえた。6時間吸汁させたときの虫体内平均潜在期間(latent period)は、8.8時間である^{98,185)}。循環型ウイルスは、虫体内で増殖しないとされるが、これは虫体内ウイルス量の漸減を理由としている。感染力保持期間は、気温¹⁰²⁾・虫の種類^{85,72,79)}により異なる。また吸汁されたウイルス量が多ければ⁷²⁾、発病植物を反復吸汁すれば、保持期間が延長される^{88,103)}、これらのことは潜在期間の長短にも関係する。

(b) 虫体内のウイルスの存在

吸入されたウイルスの虫体内の存在箇所が、電顕的に観察されている。Pea enation mosaic virusについては、Acyrtosiphon pisum・Megoura viciaeで^{81,108,182)} Barley yellow dwarf virusについては、Macrosiphum avenae⁸⁴⁾を用いて報告された。Pea enation mosaic virusは、血リンパ・腸内・脂肪体に見いだされた^{86,106)}。またBarley yellow dwarf virusは、腸の上皮・血リンパ・唾液腺に存在した^{84,85)}。存在はかならずしも増殖を意味するものではない。

(c) アブラムシとウイルスの特異的關係

Barley yellow dwarf virus (BYDV)について、媒介虫とウイルス間に特異的關係のあることが示されている^{99,100,103)}。BYDVの系統とアブラムシの種類との関係は複雑である。虫の種類により伝搬されるウイルス系統とされぬウイルス系統とがある。ウイルス系統の分別手段として使用されるほど明らかである。虫とウイルスとの関係は、純化ウイルス液を吸収させた場合^{68,94,95)}にも認められる。したがって虫体内諸器官・体液とウイルスの特異的關係に帰せられる。その原因は明らかでない。

BYDVの系統とアブラムシの種類との関係は、吸汁時の温度が強い影響を与える。ウイルス獲得吸汁時および接種吸汁時の温度が高いほど、特異的關係が明瞭となる場合とそうでない場合がある。同一種類のアブラムシでもclone間に伝搬率の差がある^{101,104,119)}。これらの特異的關係の理由の解明はまったく不十分であり、推測の域を出ない。Rochow¹⁰³⁾は、1) BYDV粒子のcapsid proteinの組成・構造の違い。2) 唾液腺への移行の難易を理由として推定した。前者は、ウイルス系統間に血清学的差異のあることを理由としている。後者に対しては、唾液腺の膜とウイルスcapsid protein間の相互関係を足場として考えている。

循環型ウイルスには、口針伝搬型とは異なる現象も多く、また実験上の困難さも大きいなぜ虫体内に取り込まれ、ふたたび口針から排出されねば感染が起こらぬのか基本的問題の理解が不足である。循環型ウイルスに対しての宿主細胞の感染の差、つまり特定の細胞でのみウイルスが増殖することだけでは、口針伝搬型ウイルスとの相違を説明することはむずかしい。

3. 増殖型

この型で伝搬されるウイルスとして、potato leaf roll virus (PLRV)・Lettuce necrotic yellows virus・Sowthistle yellow vein virusらが知られている。なかでも多くの研究がなされてきたのはPLRVである。PLRVについての研究結果も意見に混乱の見られる場面がある。PLRVを循環型ウイルスと見る研究者もあるが、増殖型ウイルスに類別する意見が徐々に高まりつつある。

(a) 虫の感染力

PLRVに感染した植物からモモアカアブラムシがウイルスを獲得するに要する最短吸汁時間の報告は、5分から6時間の範囲に分布している。ウイルス源植物(Source plant)の種類・供試虫の系統・実験条件に違いがあるにしても差がありすぎる。おそらく最短10～15分と考えるのが妥当であろう⁹²⁾。飢餓処理した場合、5分間吸収で獲得した報告⁹²⁾もあるが、飢餓処理は獲得になんら影響しないとされている²⁹⁾。モモアカアブラムシは、口針を維管束部にそう入してPLRVを吸入獲得する²⁵⁾。前述の獲得吸汁最短時間10～15分間は、虫の口針そう入行動から考え、口針が維管束部に到達しうる時間である⁹⁷⁾。したがって獲得・接種いずれの場合でも最短10～15分間の吸汁が必要であろう。

虫がウイルスを獲得後、植物を感染させうるまでには、相当の期間が必要とされる。虫体内潜在期間(latent period)と呼ばれるが、実測としてはウイルス源植物の

吸汁開始から、ふたたび健全植物を発病させるのに必要な吸汁終了までの時間を称している。虫体内潜在期間は、報告によれば15分から50時間の幅がある。潜在期間は、少なくとも1～5日以上というくらいに考えてよい^{83,92)}。測定時間の不一致は、ウイルス源植物の種類・虫の状態などに起因すると考えられる。またウイルス源植物でのウイルス濃度の増減^{50,54,86,87)}もあるので実験条件がはなはだしく異なつたのもやむをえない。

虫の種類にも伝搬効率に差があり²⁷⁾、個体間にも差が認められるが、clone 間にも明らかな差異がある²¹⁾。他方感染植物にもウイルス感受性に差がある⁴⁹⁾ので実験結果の比較には注意が必要となる。虫の age が伝搬率に関係があり、成虫は幼虫より伝搬率が高いとする説⁸³⁾とその逆の説^{54,65,96,122)}とがある。また虫が生育する寄生植物により伝搬率に差が生ずるとの結果⁵⁵⁾もあるので、本問題はなお検討整理される必要があろう。

20°C 下でウイルス源植物を吸汁した虫をハクサイ(非感染植物)上に移し30°C 下に置くと感染力を失う¹¹⁷⁾。発病パレイショ(薯)を36°C¹⁴⁾、または38°C⁴⁷⁾下に3～4週間保存すれば薯内のウイルスが不活化する結果がある。しかし上述の虫体内の現象の説明になりうるかは明らかでない。

(b) PLRV の虫体内での増殖

本ウイルスがモモアカアブラムシ体内ではたして増殖するか否かは、いまだに論争が続いている。現在も循環型ウイルスとしている成書もある。1931年 Elze²⁸⁾が虫体内増殖を示唆して以来、Day が初めて増殖すると認めるべき結果を発表した^{21,22)}。続いて Stegwee と Ponsen¹¹⁶⁾は、保毒虫の生理食塩水抽出液を無毒虫に注射すると約20時間の潜在期間を経て感染力を生ずる。また希釈した抽出液を注射した際には潜在期間が延長する結果を示した。他方発病パレイショを24～48時間吸汁させた直後の虫体抽出液を健全虫に注射した場合には感染力を発現する。しかし吸汁後1～4日間カブ菜(免疫植物)で飼育した後の虫体抽出液にはウイルスが存在しない結果を Harrison が示した⁸⁵⁾。したがって虫体のウイルス増殖はないと反論した。この説は彼自身その後否定しているらしい⁹¹⁾。Murayama ら⁶⁹⁾・菅原ら^{114,122,123)}は、吸汁時間の長いほど、注射されたウイルス濃度の高いほど虫体内ウイルス濃度が大であること。虫体内ウイルス濃度は経日的に減少すること。最初に注射した虫の抽出液を次の虫に注射した時感染力の見られるのは、最初の注射液のウイルス濃度が高い場合のみであることを示した。これらの結果から虫体内増殖を否定した。Stegwee と Ponsen は、虫にウイルスを注射した後7日間飼飼し、これから血リンパを採り、別の健全虫に注射することを

15回反復した。常に虫は感染力を示したという¹¹⁶⁾。もし体内増殖がないとすれば、単純計算すれば、15回めに用いた血リンパ中のウイルス濃度は 10^{-21} 倍に希釈されたことになる。本ウイルスの希釈限界は 10^{-469} とされているから、体内増殖がなければ、この結果はありえないと彼らは考えた。また宮本らは、冬季間だけであるが2代まで経卵伝染のあることを示し、体内増殖の可能性を示した^{65,66)}。その後 Sowthistle yellow vein virus が経卵伝染するとの報告が出されている¹²⁹⁾。Ponsen は電顕観察で ovary と embryo にウイルスを見いだしていないが、虫体内のウイルス増殖箇所を指摘した⁹¹⁾。

(c) 虫体内のウイルスの存在および増殖部位

従来の研究から総合すれば、虫体内でのウイルスの移動・存在・増殖は、大まかには次のようになる。PLRV は、口針を経由して体内に取り込まれ、腸壁を通過して血リンパに入る。血リンパにより内臓器官(唾液腺を含む)に運ばれる。その後唾液腺から唾液とともに排出される。なお細部については、超薄切片による電顕観察により明らかになつた⁹¹⁾。ウイルス粒子(径23nm)は、腸内容物中には存在するが、腸細胞内には見いだされない。血リンパ・脂肪細胞・好塩基性中胚葉細胞内に見いだされる。ウイルスは腸内から血リンパに取り込まれる過程は、腸上皮細胞の pinocytosis による。これは中腸部で行なわれる。ウイルス吸汁後8時間でウイルスは血リンパ中に現われる。血リンパから逆に腸内に運ばれることはない。ウイルスは唾液とともに排出されるから唾液腺内に存在すると思われるが見いだされていない。したがって唾液腺内ではウイルスの増殖はないとされている。血リンパから主唾液腺細胞と接続している筋上皮性細胞(myoepithelioid cell)を介して唾液腺に運ばれる。血リンパから主唾液腺に運ばれるのを筋上皮性細胞が制御している。しかし副唾液腺を経由することも否定できない¹³¹⁾。解剖した各器官を比較すると脂肪細胞と好塩基性中胚葉細胞にのみ多量のウイルスが見いだされる。したがってウイルスの増殖は、これらの細胞で行なわれると推測される。虫の生涯を通じて脂肪細胞は徐々に崩壊する。脂肪細胞の細胞膜が分解し、細胞内容は油滴・結晶物・核内容物らの形で血リンパ中に放出される。したがって増殖したウイルスも同時に血リンパ中に出ることになる。好塩基性中胚葉細胞は、虫の成熟後初めて分解し始める。この細胞内で増殖したウイルスも脂肪細胞と同じ経過で血リンパ中に出るのであろう。

(d) PLRV の虫体生理への作用

PLRV を吸収することにより、虫に生理変化が起こるとの報告がある^{26,53,90)}。繁殖能力の多少・寿命の長短・呼吸の変化について測定されているが、まだ定説には至

らない。

文 献

- 1) Adams, J. B. & Drew, M. E. (1965) : Can. J. Zool. **43**, 489.
- 2) Allard, H. A. (1914) : U.S. Dept. Agr. Bull. No. **40**.
- 3) Balch, R. E., Clark, J. & Bonga, J. M. (1964) : Nature **202**, 721.
- 4) Banks, C. J. & Nixon, H. L. (1959) : Entomol. exp. appl. **2**, 77.
- 5) Barnett, C. B. & Pirone, T. P. (1966) : Science **154**, 291.
- 6) Bawden, F. C. (1954) : Advance Virus Res. **2**, 31.
- 7) Bradley, R. H. E. (1952) : Ann. appl. Biolog. **39**, 78.
- 8) Bradley, R. H. E. & Rideput, D. W. (1953) : Can. J. Zool. **31**, 333.
- 9) Bradley, R. H. E. (1955) : Can. J. Microbiol. **1**, 775.
- 10) Bradley, R. H. E. (1955) : Can. J. Microbiol. **1**, 783.
- 11) Bradley, R. H. E. (1956) : Can. J. Microbiol. **2**, 539.
- 12) Bradley, R. H. E. & Ganong, R. Y. (1957) : Can. J. Microbiol. **3**, 669.
- 13) Bradley, R. H. E. (1964) : Plant Virology, **157**.
- 14) Cadman, C. H. & Harrison, B. D. (1956) : Ann. Rept. Scott. hort. Res. Inst. **3**, 23.
- 15) Carter, W. (1962) : Insects in Relation to Plant Dis., **113**.
- 16) Chalfant, R. B. & Chapman, R. K. (1962) : J. Ecol. Entomol. **55**, 534.
- 17) Davidson, J. (1923) : Ann. appl. Biolog. **10**, 35.
- 18) Davison, E. M. (1953) : Aust. J. Biol. Sci. **6**, 98.
- 19) Davison, E. M. (1969) : Virolog. **37**, 694.
- 20) Day, M. F. & Irzykiewicz, H. (1953) : Australian J. Biolog. Sci. **6**, 98.
- 21) Day, M. F. (1955) : Aust. J. Biolog. Sci. **8**, 498.
- 22) Day, M. F. & Irzykiewicz, H. (1954) : Aust. J. Biolog. Sci. **7**, 251.
- 23) DeZoeten, G. A. (1968) : J. Virology **2**, 745.
- 24) Donald, L. & McLean, D. L. (1959) : J. Econ. Entomol. **52**, 1052.
- 25) Dykstra, T. P. & Whitaker, W. C. (1938) : J. Agr. Res. **57**, 319.
- 26) Ehrhardt, P. (1960) : Entomologia exp. appl. **3**, 114.
- 27) Elze, D. L. (1927) : Meded. Landbougesch. Wageningen **31**, 1-90.
- 28) Elze, D. L. (1931) : Phytopathology **21**, 675.
- 29) Esau, K., Namba, R. & Rasa, E. A. (1961) : Hilgardia **30**, 517.
- 30) Esau, K., Cronshaw, J. & Hoefert, L. L. (1967) : J. Cell Biol. **32**, 71.
- 31) Forbes, A. R. (1964) : Res. Rept. Dept. Agr. Can. No. **14**.
- 32) Forbes, A. R. (1964) : Mem. Ent. Soc. Can. **36**, 1-74.
- 33) Forbes, A. R. (1969) : Can. Entomologist **101**, 31.
- 34) French, J. V., Bath, J. E., Jsai, J. H. & Thottappilly, G. (1973) : Virology **51**, 78.
- 35) Harrison, B. D. (1958) : Virology **6**, 265.
- 36) Harris, K. F. & Bath, J. E. (1972) : Virology **50**, 778.
- 37) Hashiba, T. & Misawa, T. (1969) : Tohoku J. Agr. Res. **20**, 97.
- 38) Hashiba, T. & Misawa, T. (1969) : Tohoku J. Agr. Res. **20**, 159.
- 39) Hashiba, T. (1969) : Tohoku J. Agr. Res. **20**, 172.
- 40) Hashiba, T. & Misawa, T. (1970) : Tohoku J. Agr. Res. **21**, 73.
- 41) Hennig, E. (1966) : J. Insect Physiolog. **12**, 65.
- 42) Histchborn, J. H. (1958) : Ann. appl. Biolog. **46**, 563.
- 43) Hodges, L. R. & McLean, D. L. (1969) : Ann. Entomol. Soc. Am. **62**, 398.
- 44) 葛西武雄 (1950) : 日植病報, **14**, 114.
- 45) 葛西武雄 (1950) : 日植病報, **15**, 3.
- 46) 葛西武雄 (1952) : 日植病報, **17**, 36.
- 47) Kassanis, B. (1949) : Nature **164**, 881.
- 48) Kassanis, B. (1952) : Ann. appl. Biolog. **39**, 157.
- 49) Kirkpatrick, H. C. (1948) : Am. Potato J. **25**, 283.
- 50) Kirkpatrick, H. C. & Ross, A. F. (1952) : Phytopathology **42**, 540.
- 51) Lopez-Abella, D. & Bradley, R. H. E. (1969) : Virology **39**, 338.
- 52) Loughnane, J. B. (1943) : J. Dept. Agr. Repub. Ire. **40**, 291.
- 53) MacKinnon, J. P. (1961) : Can. J. Zool. **39**, 445.
- 54) MacKinnon, J. P. (1962) : Can. J. Bot. **40**, 525.
- 55) MacKinnon, J. P. (1963) : Virology **20**, 281.
- 56) Martini, C. (1958) : Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz **65**, 90.
- 57) McAllan, J. W. & Adams, J. B. (1961) : Can. J. Zool. **39**, 305.
- 58) McLean, D. L. & Kinsey, M. G. (1964) : Nature **205**, 1130.
- 59) McLean, D. L. (1967) : Ann. Entomol. Soc. Am. **60**, 400.
- 60) McLean, D. L. & Kinsey, M. G. (1969) : Nature **202**, 1358.
- 61) Messieha, M. (1967) : Phytopathology **57**,

- 956.
- 62) Miles, P. W. (1960) : J. Insect Physiolog. 4, 271.
- 63) Misawa, T. & Hashiba, T. (1967) : Tohoku J. Agr. Res. 18, 87.
- 64) Mittler, T. E. & Dadd, P. H. (1963) : J. Insect Physiolog. 9, 623.
- 65) 宮本セツ, 宮本雄一(1966) : 兵庫農大研報, 7, 51.
- 66) 宮本セツ, 宮本雄一(1971) : 神戸大農学部報, 9, 59.
- 67) Moericke, V. (1963) : Z. Pflkrankh. Pflpath. Pflschutz. 70, 464.
- 68) Muller, I. (1965) : Cornell Plantation 20, 68.
- 69) Murayama, D. & Kojima, M. (1965) : Ann. Phytopath. Soc. Japan 30, 209.
- 70) 中沢邦男(1965) : 日植病報, 31, 388.
- 71) Namba, R. (1962) : Virology 16, 267.
- 72) Nault, L. R., Gyrisco, G. G. & Rochow, W. F. (1964) : Phytopath. 54, 1269.
- 73) Nault, L. R., Gyrisco, G. G. (1966) : Ann. Entomol. Soc. Am. 59, 1185.
- 74) 西 泰道(1961) : 九州農研報, 23, 192.
- 75) 西 泰道(1962) : 九州病虫研報, 8, 56.
- 76) 西 泰道(1963) : 九州農試彙報, 8, 351.
- 77) 西 泰道(1964) : 植物防疫, 18, 169.
- 78) Nishi, Y. (1969) : Viruses, Vectors & Vegetation, 579.
- 79) 西沢正洋, 西 泰道, 木村俊彦(1959) : ウイルス, 29, 130.
- 80) Normand, R. A. & Pirone, T. D. (1968) : Virology 36, 538.
- 81) O' Loughlin, G. T. & Chambers, T. C. (1967) : Virology 33, 262.
- 82) Orlob, G. B. & Bradley, R. H. E. (1961) : Phytopath. 51, 397.
- 83) 大島信行, 玉田哲男(1966) : 日植病報, 32, 194.
- 84) Paliwal, Y. C. & Sinha, R. C. (1970) : Virology 42, 668.
- 85) Paliwal, Y. C. & Sinha, R. C. (1970) : Virology 42, 1023.
- 86) Peters, D. (1967) : Virology 31, 46.
- 87) Peters, D. (1967) : Meded. Fonds Landb. Exp. Bur. 45, 1-100.
- 88) Pirone, T. D. (1970) : Phytorath. 60, 1657.
- 89) Pollard, D. G. (1958) : Empire Cotton Grow. Rev. 35, 244.
- 90) Ponsen, M. B. (1969) : Neth. J. Pl. Path. 75, 360.
- 91) Ponsen, M. B. (1972) : Meded. Landb. Wageningen 72-16, 3.
- 92) Ponsen, M. B. (1972) : Meded. Landb. Wageningen 72-16, 10.
- 93) Proeseler, G. & Karl, E. (1973) : Biol. Zentralbl. 92, 357.
- 94) Richardson, J. & Sylvester, E. S. (1965) : Virology 25, 473.
- 95) Richardson, J. & Sylvester, E. S. (1968) : Virology 35, 347.
- 96) Robert, Y., Maury, Y. & Quemener, J. (1969) : Can. J. Bot. 40, 525.
- 97) Roberts, F. M. (1940) : Ann. appl. Biol. 27, 348.
- 98) Rochow, W. F. (1960) : Virology 12, 223.
- 99) Rochow, W. F. (1961) : Phytopath. 51, 809.
- 100) Rochow, W. F. (1963) : Ann. N. Y. Acad. Sci. 105, 713.
- 101) Rochow, W. F. & Eastop, V. F. (1966) : Virology 30, 286.
- 102) Rochow, W. F. (1967) : Phytopath. 57, 344.
- 103) Rochow, W. F. (1969) : Viruses, Vectors and Vegetation, 175.
- 104) Saksena, K. N., Singh, S. R. & Sill, W. H., Jr. (1964) : J. Econ. Entomol. 57, 569.
- 105) Schmidt, H. B. (1959) : Biol. Zentralbl. 78, 889.
- 106) Schmutterer, H. & Ehrhardt, P. (1964) : Phytopath. Z. 50, 80.
- 107) Sylvester, E. S. (1962) : Biological Transmission of Plant Dis. Agents, 11.
- 108) Shikata, E., Maramorosch, K. & Granados, R. R. (1966) : Virology 29, 426.
- 109) Simons, J. N. & Sylvester, E. S. (1953) : Phytopath. 43, 29.
- 110) Simons, J. N. (1955) : Phytopath. 45, 217.
- 111) Simons, J. N. (1956) : Phytopath. 46, 53.
- 112) Simons, J. N. (1957) : Phytopath. 47, 145.
- 113) Sohi, S. S. & Swenson, K. G. (1964) : Entomol. Exp. appl. 7, 9.
- 114) 宗林正人(1960) : 応動昆, 4, 38.
- 115) 宗林正人(1961) : 応動昆, 5, 217.
- 116) Stegwee, D. & Ponsen, M. B. (1958) : Entomol. Exp. appl. 1, 291.
- 117) Stegwee, D. (1960) : Proc. Conf. Potato Virus Dis. Braunschweig. 106, 110.
- 118) Sterling, C. (1952) : Am. J. Bot. 39, 6.
- 119) Stubbs, L. L. (1955) : Aust. J. Biol. Sci. 5, 399.
- 120) 須田忠興(1974) : 博士論文(東北大学).
- 121) 須田忠興, 三沢正生(1974) : ウイルス, 24, 57.
- 122) 菅原政芳, 小島 誠, 村山大記(1970) : 北大農紀要, 7, 462.
- 123) 菅原政芳, 小島 誠, 村山大記(1970) : 北大農紀要, 7, 468.
- 124) Swenson, K. G. (1960) : Ann. Entomol. Soc. Am. 53, 21.
- 125) Swenson, K. G. (1962) : Aust. J. Biol. Sci. 15, 468.
- 126) Sylvester, E. C. (1950) : Phytopath. 40, 743.
- 127) Sylvester, E. C. (1952) : Phytopath. 42, 252.
- 128) Sylvester, E. C. (1954) : Hilgardia 23, 53.
- 129) Sylvester, E. C. (1958) : Intern. Congr. Entomol. 3, 195.
- 130) Sylvester, E. C. (1964) : J. Econ. Entomol.

- 57, 538.
- 131) Sylvester, E. C. & Richardson, J. (1970) :
Virology **42**, 1023.
- 132) Thottappilly, G., Bath, J. E. & French, J.
V. (1972) : Virology **50**, 681.
- 133) Van Hoof, H. A. (1958) : Thesis, Wagwnin-
gen **60** (C), 314.
- 134) Van der Want, U. V. (1954) : Onderzoekingen
over Virusziekten, 6.
- 135) Walker, H. L. & Pirone, T. P. (1972) :
Phytopath. **62**, 1283.
- 136) Warren, C. A. (1959) : J. Econom. Entomol.
52, 250.
- 137) Watson, M. A. (1938) : Proc. Roy. Soc. **125**,
144.
- 138) Watson, M. A. & Roberts, F. M. (1940) :
Ann. Appl. Biol. **27**, 227.
- 139) Watson, M. A. & Nixon, H. L. (1953) :
Ann. Appl. Biol. **40**, 537.
- 140) Webb, R. E., Larson, R. H. & Ealker, J. C.
(1952) : Res. Bull. Agr. Exp. Stn. Univ.
Wis. **178**, 1-40.
- 141) Wensler, R. J. D. (1962) : Nature **195**, 830.
- 142) 吉井 甫 (1966) : 日植病報, **32**, 46.
- 143) 吉井 甫 (1966) : 日植病報, **32**, 58.
- 144) 吉井 甫, 佐古宣道 (1967) : 日植病報, **33**, 244.
- 145) Zettler, F. W. (1963) : Phytopath. **53**, 894.
- 146) Lung, M. C. & Pirone, T. P. (1974) : Viro-
logy **60**, 260.
- 147) Govier, D. A. & Kassanis, B. (1974) : Viro-
logy **57**, 285.
- 148) Kassanis, B. & Govier, D. A. (1971) : J.
Gen. Virology **13**, 221.