

Nicotiana rustica

植物体内におけるタバコモザイクウイルスの移行

| | |
|-------|---|
| 誌名 | 財団法人日本きのこセンター菌茸研究所研究報告 = Reports of the Tottori Mycological Institute |
| ISSN | 03888266 |
| 著者名 | 宮本, セツ 宮本, 雄一 |
| 発行元 | 日本きのこセンター菌茸研究所 |
| 巻/号 | 10号 |
| 掲載ページ | p. 761-770 |
| 発行年月 | 1973年8月 |

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



Nicotiana rustica 植物体内におけるタバコ モザイクウイルスの移行

宮本セツ*・宮本雄一*

Setsu MIYAMOTO* and Yuichi MIYAMOTO*: The movement of tobacco mosaic virus within the plant of *Nicotiana rustica* L.

Abstract

The plant of *Nicotiana rustica* L., which responds with local necrotic lesions to infection with tobacco mosaic virus (TMV), usually becomes top necrosis followed soon by lethal systemic necrosis. It has been generally believed that viruses move from inoculated leaves to roots and then move from the root throughout the plant. Some experiments described here have been carried out in order to ascertain this conception and to detect the virus movement in the TMV (ordinary strain)-inoculated *N. rustica* plant.

In an experiment, in which all the plants tested were divided into two groups and roots of the plants of one group were cut off at the basal portion of the stem and then all the plants of both the groups were water-cultured individually, it was found that there was no essential difference in the time of first appearance of top necrosis or in the mode of appearance of top necrosis after initial TMV infection among plant individuals tested which involved both the plants with and without roots.

Recovery tests from the upper young leaves and the basal portions of stems of the inoculated plants without root were made to know the time of first detection of TMV and its concentration in both the parts of the plant. As a result, it was shown that TMV was recovered almost simultaneously from both the parts, and that the concentration of TMV recovered from the basal portions of stems was rather high compared with that from the upper young leaves. It was found, moreover, that the small amount of the virus which was detected in the upper young leaves was enough to produce the subsequent top necrosis followed by systemic necrosis.

From these results, it is suggested that the top necrosis caused by TMV in *N. rustica* is able to occur under the condition without roots, and that the virus which was transported through the petiole of the inoculated leaf seems to move simultaneously to both upward and downward directions in the stem tissues.

既報において *Nicotiana glutinosa* L. の葉にグルチノーザネクロシスウイルス (GNV, 仮称) を摩擦接種すると、接種葉に局部病斑 (LL) を生じたのち、環境温度または植物の age にはほとんど無関係に常に頂端えそ (TN) となり、さらに全身えそ (SN) となって枯死する LL→TN→SN のパターンをもつ実験系における LL と TN 発現との関係について、2, 3 の知見を明らかにした (宮本・宮本 1971)。このような LL→TN→SN の経路をたどるウイルスと寄主植物との組合せにおけるウイルスの感染、移行、増殖に関する知見は、全身感染してモザイク斑紋 (MM) を生ずるようなウイルスと寄主との組合せにおける感染、移行、増殖に関する多数の知見 (HOLMES 1932; SAMUEL 1934; BENNETT 1956; SCHNEIDER 1965; ATKINSON & MATTHEWS 1970;

* 神戸大学農学部, 神戸市灘区. (Faculty of Agriculture, Kobe University, Nada-ku, Kobe, Japan).

その他)に比べて極めて少ない(WHITE 1958; RESCONICH 1963; 宮本ら 1967; 吉井 1969; 三沢・工藤 1971; 宮本・宮本 1971)。ウイルス感染に対して寄主植物が完全な LL の反応を示すのみで終るものと、LL を形成することなく全身感染して MM を生ずるものとの中間的ともいえる LL→TN→SN の経過をとる寄主植物体内におけるウイルスの移行・増殖の様相は、MM 寄主の場合と異なり、一見単純で急速であるように思われる。このような LL→TN→SN の場合の諸現象を解明することは、ウイルスに対して寄生植物が示す LL および MM の両反応の本質および相互関係を知ることにも寄与できると考えられる。

筆者らは、ウイルスに対して LL→TN→SN の反応を示す典型的なものとして、タバコモザイクウイルス(TMV)普通系と *N. rustica* との組合せを選び、TMV の感染、移行、増殖について実験を行なった。本報においては、*N. rustica* における根の有無と TN 発現との関係、茎植物における TN 発現の様相、感染植物体内での TMV の経時的な所在および濃度などについてのべる。

実験材料と方法

供試ウイルスは TMV 普通系で、温室内の *N. tabacum* var. Samsun で継代しているものである。供試植物はすべて *N. rustica* であり、温室にて播種、移植して生育させ、根付のまま抜いて根付植物とし、また茎で切って茎植物として、特記しない限りすべて個別に水栽培して使用した。

これらの植物を実験に供する場合は、TMV 接種予定の葉が最下葉となるようにそれ以下の葉を切除し、接種葉を第 1 葉として順次上へ第 2, 第 3, 第 4, および第 5 葉とした。接種植物体内における TMV の経時的な検定に際しては、検定植物として *N. glutinosa* および *N. tabacum* var. Xanthi nc を用い、TMV 濃度は、すべて直径 2 cm のディスク内の斑点数の平均値で示した。

実験結果と考察

I. 根の有無と頂端えそ発現との関係

N. rustica の 1 葉に TMV を接種した場合、その後の頂端えそ (TN) 発現には根の存在が必要なのかどうか(すなわち接種葉から抜け出した TMV は、一度根に達したのち頂葉部に動き、そこで増殖して TN を発現するのかどうか)を知るために、同じ生育状態で同一体型の根付個体と根を切除した茎植物とをつくり、いずれも水栽培して両者の TN 発現状態を実験 1~3 において比較検討した。さらに根の有無と TN 発現との関係を知る他の方法として、実験 4 においては鉢植のままの *N. rustica* を実験 1~3 と同様の体型とし、1 葉に TMV を接種したのち、未だ接種葉から TMV が抜け出していないと考えられる時期から経時的に茎の下部より切断して根と分離し、茎植物として水栽培して、その後の TN 発現状態を観察した。

実験 1. *N. rustica* の生育程度のそろった 8 個体を根から抜きとり、水洗後個々に蒸留水にさして、第 1 葉(葉長 10.0~6.0 cm)を最下葉とし、次の上葉を第 2 葉(4.5~1.7 cm)、第 3 葉(2.5~0.8 cm)、および第 4 葉(4 個体にのみ存在)にトリミングしたのち、第 1 葉に 1971 年 11 月 30 日に TMV を接種した。接種後、各葉の状態および植物の体型など同様な 2 個体を 1 対とし、各 1 対の 1 個体は根を茎下部から切除し、A, B, C, D の 4 組の根付および茎植物とし、茎植物はその後発根防止のために 24 時間毎に茎の下端 0.3~0.5 cm を切除した。なお観察期間中の温度は最低 17°C、最高 36°C であった。その結果、接種葉には 2 日後に局部病斑が出現し、接種 4 日後に根付の 1 個体 (CR) と茎植物の 1 個体 (CS) に、5 日後に根付の 2 個体 (BR, DR)、茎植物の 2 個体 (BS, DS)、7 日後に茎植物の 1 個体 (AS)、11 日後には根付の 1 個体 (AR) が TN となった。すなわち B, C, D の 3 組では、根付と茎植物の両者がいずれも同時に TN となった。TN は最初第 2 葉 (3.0 cm 以下) または第 3 葉 (2.5 cm 以下) に現われ、次いで第 3 葉および第 4 葉へと進展した。

実験 2. *N. rustica* 14 個体を根から抜きとり、第 1 葉 (10.5~6.5 cm)、第 2 葉 (6.2~2.0 cm)、第 3 葉 (2.0~0.8 cm)、および第 4 葉 (全個体に存在) のみとし、同一体型の根付植物と茎植物とを 1 対とした 7 組 (E~K) をつくり、第 1 葉に TMV を 1971 年 12 月 10 日に接種した。茎植物は接種 1 日後、3 日後、4 日後、5 日後、および 7 日後に茎下部 0.5 cm ずつ切除した。この実験の温度条件は最低 19°C、最高 36°C であった。

その結果、接種2日後に接種葉に局部病斑を生じ、6日後には茎植物2個体 (FS, GS) および根付植物1個体 (GR) に、7日後には茎植物2個体 (JS, KS) および根付植物2個体 (FR, HR) に、8日後には茎植物3個体 (ES, HS, IS) および根付植物の1個体 (ER) に、さらに12日後には根付植物2個体 (IR, JR) に、それぞれ TN が発現した。なお例外的に根付の1個体 (KR) のみ TN 発現が26日後まで遅れた。以上のように TN 発現は、4組では茎植物の方が1~3日早く、2組では根付、茎植物の両者が同時であり、1組では根付植物の方が早かった。なお TN は第2葉 (3.2cm 以下)、第3葉 (2.0cm 以下)、および第4葉 (1.0cm 以下) にそれぞれ発現した。

実験3. *N. rustica* 6個体を根から抜きとり、第1葉 (11.0~6.0cm)、第2葉 (5.7~2.5cm)、第3葉 (2.3~0.8cm) および第4葉 (全個体に存在) のみとし、同一体型の根付植物と茎植物とを1対とした3組 (L~N) をつくり、1971年12月13日に第1葉に TMV を接種した。なお茎植物は接種1日後、2日後、4日後、および5日後に茎下部を切除した。この実験期間の温度は、最低19°C、最高34°Cであった。その結果、接種2~3日後に接種葉に局部病斑を生じ、8日後には茎植物の1個体 (LS)、根付植物の2個体 (LR, MR) が、9日後には茎植物の1個体 (NS) が、15日後には根付植物の1個体 (NR) が、さらに例外的に23日後に茎植物の1個体 (MS) が TN となった。なお TN は第2葉 (3.0cm 以下) および第3葉 (2.3cm 以下) にそれぞれ発現した。

実験1~3においては、*N. rustica* の同一 age および体型をもった根付植物および根を切除した茎植物を1対として1葉に TMV を接種し、接種後発根を防止するため茎下端を切除し続けたが、根付植物と根を全く欠いた茎植物との間には TN 発現の時期、発現の様相、さらに TN 発現葉位および発現葉の大きさについても何ら相違がないことが明らかになった。また TN 発現の時期は、多くの場合根付・茎植物の違いとは無関係に、むしろ植物の状態および体型の類似のものが同時に発現する傾向が示された。このことは TMV の移行、TN 発現には根の有無は無関係であることを意味しているように思われる。

実験4. *N. rustica* 22個体を選び、個々にポットに植えたままの状態第1葉を最下葉とし、第2、第3、第4葉のみにトリミングしたのち、第1葉に TMV を1971年7月21日に接種した。接種44時間後 (この時期には接種葉から茎部に TMV は移行していないと考えられる) に、任意に7個体を選んで茎下部から切断し、個別に蒸留水にさして TN 発現の有無を調べた結果、3個体は TMV 接種5日後に、他の4個体は9日後、10日後、14日後、および16日後にそれぞれ TN を発現した。次に接種70時間後 (この時期に接種葉に局部病斑が出現し始め、接種葉から TMV の移行が開始される時期と考えられる) に切断した茎植物6個体では、4個体が接種5日後に、1個体が6日後に、他の1個体が7日後に、それぞれ TN を発現した。さらに接種115時間後 (この時期にはすでに TN 発現個体も認められた) に切断した9個体では、6個体は接種5日後に (切断時すでに TN を発現)、2個体は7日後および8日後に、他の1個体は16日後にそれぞれ TN を発現した。以上3つの時期に茎下部から切断して茎植物として水栽培した結果、何れの切断時期においても、もっとも早期の TN 発現は5日後であり、この5日後の TN 発現個体の全個体に対する割合は、44時間後切断では42.7%、70時間後切断およびすでに TN が発現した個体も含まれる115時間後切断では、ともに66.7%であった。なお TN 発現葉は44時間後切断個体では第2葉 (1個体-5日後)、第3葉 (4個体-5日後、10日後、14日後)、および第4葉 (2個体-9日後、16日後) であり、70時間後切断個体では第3葉 (6個体-5~7日後) であり、115時間後切断個体では第2葉 (3個体-5日後)、第3葉 (5個体-5~8日後)、および第4葉 (1個体-16日後) であって、3つの切断時期における TN 発現様相には全く相違がなかった。

以上の実験4において、接種葉から TMV が茎部に移行していない時期に茎を根から切り離して水栽培した場合でも、TN は発現すること、頂葉部における TN 発現様相は3つの切断時期の間に相違がないことなどから、TN 発現のために根の存在は必要ではなく、接種葉から TMV は1度根部に移行したのち、頂葉部に達するという経路で TN を発現するのではないことを示している。

II. 茎植物における頂端えそ発現の様相

実験1~4において、*N. rustica* の第1葉に TMV を接種した場合、TN は根の有無とは無関係であると考

えられる結果がえられた。これをさらに確認するために、実験5においては茎植物のみを供試して第1葉にTMVを接種し、茎下端を切除し続けて発根しようとする動きを完全に妨げた個体について、TN発現の有無を調べた。実験6から実験9においては、茎植物におけるTN発現葉位とTN発現葉の大きさ、TN発現の時期、およびこれら3者の相互関係、局部病斑の形状とTN発現時期との関係、温度条件と植物のageとの関係、接種葉の葉柄基部から茎下部へのえその下降とTN発現との関係、接種葉葉柄における離層の発達とTN発現との関係などについて観察した。

実験5. 1971年7月27日に *N. rustica* の若い12個体を茎で切り、個別に蒸留水にさし、10個体(a群)では第1葉(9.2~5.5cm)、第2葉(6.2~3.0cm)、第3葉(3.2~1.2cm)および第4葉(1.0cm以下)に、他の2個体(b群)では、第1葉(6.0~5.2cm)、第2葉(3.2~1.7cm)、および第3葉(1.0cm以下)にそれぞれトリミングしたのち第1葉にTMVを接種した。この接種1日後から17日後まで(5日後、12日後、15日後、16日後を除く)、全個体について連続茎下端0.5~1.0cmを切除し、最低25°C、最高32°Cの温度条件下で、茎下端切除がTN発現に影響を及ぼすか否かを調べた。全供試個体は局部病斑を接種3日後に生じ、TNは接種7日後(1個体)、10日後(5)、11日後(2)、13日後(3)、および18日後(1)にそれぞれ発現した。なおこのTN発現葉は、10個体(a群)では第3葉(3.2cm以下)であり、2個体(b群)では第2葉(3.2cm以下)であった。次に1971年9月2日に *N. rustica* 14個体(観察期間中に花芽をつけるか、またはその傾向にあった)を茎で切り、個別に蒸留水にさし、第1葉(7.5~4.3cm)、第2葉(5.2~2.3cm)、第3葉(2.5~0.6cm)、第4葉(1.0cm以下)、および第5葉(一部の個体にのみ存在)とし、第1葉にTMVを接種した。その後全個体について、接種2日後、4日後、5日後、8日後、9日後、11日後、12日後、15日後、および17日後に茎下端1~2cmを切除し、最低25°C、最高29°Cの温度条件下においた。これらの全供試個体は、TMV接種3日後に局部病斑を生じたのち、接種11日後(2個体)、12日後(4)、15日後(7)、および18日後(1)にそれぞれTNを第3葉(2.5cm以下)または第4葉(1.0cm以下)に発現した。次に1971年9月9日に比較的老化の傾向にある *N. rustica* の小植物18個体を茎で切り、第1葉(4.8~2.6cm)、第2葉(3.2~0.7cm)、第3葉(1.2cm以下)および第4葉(一部の個体にのみ存在)として、個別に水栽培して第1葉にTMVを接種した。これらの供試植物は、最低25°C、最高29°Cの温度条件下におき、接種1日後から最初にTN発現個体が認められた8日後までの1日後、2日後、5日後、および8日後に茎下端を切除した。全供試個体は局部病斑をTMV接種2日後に生じ、TNを接種8日後(2個体)、11日後(1)、12日後(7)、14日後(1)、16日後(5)、18日後(1)、19日後(1)にそれぞれ発現した。なおTN発現葉は、6個体では第2葉(1.4cm以下)(8~16日後発現)であり、8個体では第3葉(0.7cm以下)(12~16日後発現)であり、他の4個体では第4葉(0.4cm以下)(16~19日後発現)であった。

以上のように茎下端を接種1日後から17日後までは連続して、あるいは1日後から8日後まで4回茎下端を切除して、完全に発根を防止した茎植物44個体は、すべてTNを発現することが確認された。

実験6. *N. rustica* の若い植物26個体を1971年11月5日に茎で切り、第1葉(10.3~4.3cm)、第2葉(6.5~1.3cm)、第3葉(2.2~0.5cm)、および第4葉(約半数の個体に存在)として、個別に水栽培し、第1葉にTMVを接種した。その後最低21°C、最高29°Cの温度条件下におき、TN発現の様相、TN発現葉位、TN発現葉の大きさなどについて観察した。TMV接種3日後に局部病斑を生じたのち、接種7日後(2個体)、8日後(1)、11日後(4)、14日後(9)、15日後(2)、16日後(7)、および20日後(1)にTNを発現した。このTN発現葉は5個体が第2葉(3.0cm以下)(7~14日後発現)および21個体が第3葉(2.2cm以下)(11~20日後発現)であり、その後のえその進展は第2葉から第3葉へ、あるいは第3葉から第2葉および第4葉に観察された。

なお供試26個体すべてが最終的にTNを発現したのであるが、この実験でとくに観察された点は、以下のようである。すなわち供試19個体においては、TNを発現する以前に接種葉の葉柄基部からえそが茎を切口または切口近くまで下降した。他方接種葉葉柄からえそが茎を下降しなかった7個体は、接種葉葉柄に離層が形成された。この離層を形成した7個体の中の3個体はTNの発現がもっとも早く、接種7日後および8日後に第2葉にみられ、他の4個体は前者と対照的に遅く16日後および20日後に第3葉に発現した。

実験 7. *N. rustica* の若い植物 6 個体を 1971 年 11 月 25 日に茎で切り、個別に水栽培とし、第 1 葉 (8.0 ~ 5.0 cm)、第 2 葉 (4.2 ~ 1.5 cm)、および第 3 葉 (1.2 ~ 0.5 cm) として、第 1 葉に TMV を接種し、最低 18°C、最高 34°C の温度条件下においた。局部病斑は TMV 接種 2~3 日後に出現し、TN は接種 4 日後 (3 個体)、5 日後 (2)、および 11 日後 (1) に発現した。TN 発現葉は 4 個体では第 2 葉 (3.5 cm 以下) (4, 5 日後発現) であり、他の 2 個体では第 3 葉 (1.2 cm 以下) (5, 11 日後発現) であって、TN はその後第 3 葉または第 4 葉へ進展した。この実験において異常に早く TN を発現した 3 個体では、接種葉の局部病斑は接種 4 日後においても不明瞭で ring 状であって、通常観察される *N. rustica* 接種葉の局部病斑と著しく相違していた。TN 発現が早かった原因は、植物の生育が適当な若さであったことおよび最高温度が高く、最低温度との較差が大きかったためと考えられる。なおこの実験では接種 11 日後までに発根した個体はなかった。

実験 8. *N. rustica* の比較的老化した小植物 16 個体 (A 群)、A 群と対照的に若く大きさもほぼ 2 倍の 11 個体 (B 群)、および B 群と同様の若い植物 5 個体 (C 群) を 1971 年 11 月 24 日に、A 群と B 群では茎で切って水栽培とし、C 群は鉢植のまま実験に供した。A 群では第 1 葉 (6.0 ~ 2.1 cm)、第 2 葉 (3.2 ~ 0.5 cm)、および第 3 葉 (0.8 cm 以下) に、B 群では第 1 葉 (8.0 ~ 5.8 cm)、第 2 葉 (5.0 ~ 1.7 cm)、第 3 葉 (1.5 cm 以下) および第 4 葉 (4 個体に存在) に、さらに C 群では第 1 葉 (7.2 ~ 3.8 cm)、第 2 葉 (2.8 ~ 1.2 cm)、および第 3 葉 (0.8 cm 以下) にそれぞれトリミングしたのち、第 1 葉に同一濃度の TMV を接種した。A 群と B 群は最低 18°C、最高 34°C の温度条件下に、また C 群は最低 18°C、最高 24°C の温度条件下においた。A 群では TMV 接種 2~3 日後に通常観察される形状の局部病斑を生じ、TN は 9 日後 (7 個体)、12 日後 (5)、15 日後 (4) にそれぞれ発現した。また TN 発現葉は 5 個体では第 2 葉 (2.0 cm 以下) であり、11 個体では第 3 葉 (0.8 cm 以下) であって、TN のその後の進展は第 3 葉または第 4 葉 (まれに第 2 葉) に観察された。B 群では TMV 接種 3~4 日後に、不明瞭でしばしば ring 状の局部病斑を生じ、TN 発現は接種 4 日後 (3 個体)、5 日後 (4)、6 日後 (3)、および 7 日後 (1) であった。TN 発現葉は、供試した 11 個体すべてが第 2 葉 (5.0 cm 以下) であって、TN は第 3 葉および第 4 葉へ進展した。C 群では TMV 接種 3~4 日後にやや不明瞭な局部病斑を生じ、TN は接種 6 日後 (3 個体)、8 日後 (1)、および 9 日後 (1) に発現した。なお TN 発現葉は 5 個体が第 2 葉 (2.8 cm 以下) であり、他の 2 個体は第 3 葉 (1.7 cm 以下) であった。

同一条件下で同様に第 1 葉に TMV を接種した比較的老化した小植物の A 群と若い大きな B 群とを供試した実験結果は、A 群における TN 発現が 9~15 日後であったのに対し、B 群では 4~7 日後であって、*N. rustica* の老若と TN 発現の遅速との関係を示している。さらに同じ若い植物 B 群と C 群との実験結果は、多少温度条件の相違を反映しているものの、茎植物と鉢植の根付植物との間に TN 発現様相には全く相違のないことが示された。

実験 9. *N. rustica* 12 個体を 1971 年 12 月 21 日に根付のまま抜きとり、個別に蒸留水にさし、3 種のトリミングをして a, b, c の 3 群にわけた。a 群の 1 個体は他の多くの実験に供したものと同じく第 1 葉 (7.8 cm)、第 2 葉 (1.8 cm)、第 3 葉 (1.2 cm) および第 4 葉 (存在) とし、b 群の 4 個体は第 1 葉 (14.0 ~ 10.0 cm)、第 2 葉 (切除)、第 3 葉 (3.5 ~ 2.5 cm)、第 4 葉 (1.5 ~ 0.8 cm)、および第 5 葉 (存在) とし、C 群の 7 個体は第 1 葉 (12.0 ~ 10.0 cm)、第 2~5 葉 (切除)、第 6 葉 (3.2 ~ 2.0 cm)、第 7 葉 (2.0 ~ 0.9 cm)、および第 8 葉 (存在) とした。すなわち a 群の 1 個体は第 1 葉から第 4 葉まで連続して存在し、b 群の 4 個体は第 1 葉から第 5 葉までのうち第 2 葉のみを切除し、C 群の 7 個体では第 1 葉から第 8 葉のうち第 2 葉から第 5 葉までを切除したのち、いずれも第 1 葉に TMV を接種し、1 時間後に根を切除して茎植物とし、最低 16°C、最高 26°C の温度条件下で TN 発現様相を観察した。供試植物はすべて TMV 接種 3~5 日後に局部病斑を生じ、a 群の 1 個体では接種 18 日後に第 3 葉 (1.2 cm) に TN を発現し、第 2 葉を切除した b 群の 4 個体では、14 日後 (2 個体)、15 日後 (1)、18 日後 (1) に第 3 葉 (3.5 cm 以下) および第 4 葉 (1.5 cm 以下) に TN を発現した。さらに第 2 葉から第 5 葉までを切除した C 群の 7 個体では、14 日後 (1 個体)、15 日後 (1)、18 日後 (4) に第 6 葉 (3.5 cm 以下) および第 7 葉 (2.0 cm 以下) に、例外的に遅れて 35 日後 (1) に第 8 葉 (存在) にそれぞれ TN を発現した。

このように a 群と b 群とは、大体同じ葉位の葉に TMV が接種されており、接種葉の質もほぼ同様であるが、

C群では前2者とは接種葉位および葉質において著しく異なっている。しかし得られた結果は、このような体型にした場合、TN発現の遅速は、TMV接種葉位とはあまり関係がなく、TN発現は葉長が3.5cm以下の頂葉であり、大体予想された葉位一すなわち第3葉または第6葉にTNを発現した。

TN発現葉位、TN発現葉の大きさ、TN発現の時期、およびそれら3者の相互関係については、以上にのべた実験6~9の観察結果のみでなく、前述の実験1~5の結果をも含めて次のように概観することができる。実験9以外の実験において供試した第1葉~第4(5)葉をもつ個体の第1葉にTMVを接種した場合、TNは第2葉、第3葉、あるいは第4葉のいずれかに発現する。実験1~8(実験4を除く)から得られた結果を総合すると、第3葉にTNを発現した個体ももっとも多く(72)、次いで第2葉(47)であり、第4葉(16)がもっとも少ない。TNがどの葉に発現するかについては、種々の要因があると考えられるが、その1つとして本実験では、TN発現頻度が低い第4葉への発現が観察されたのは、実験5にのべた比較的老化した個体を用いた場合のみであった。第3葉にTNが発現した個体のTMV接種時における同葉の葉長は例外的なものを除くと大体2.5cm以下であり、第2葉にTNが発現した個体の接種時の同葉の葉長は3.5cm以下であった。しかしこの数字は絶対的なものではなく、種々の要因により変る可能性があり、その1例として、比較的老化した小植物の場合にはそれぞれそのレベルが低くなる。

TN発現葉位とその発現時期との関係については、TN発現がより早い場合は、第2葉に発現することが多く、順次第3葉、第4葉となる傾向がある。例えば実験6において第2葉にTNを発現した5個体は、接種7~14日後であり、第3葉に発現した21個体では11~20日後であった。また実験5の1971年7月27日にTMVを接種したケースでは、第2葉にTNを発現した2個体は接種7, 11日後であり、第3葉に発現した10個体は10~18日後であった。なお1971年9月9日にTMVを接種した別のケースでは、第2葉にTNを発現した6個体は、TMV接種8~16日後、第3葉に発現した8個体は12~16日後、第4葉に発現した4個体は16~19日後と順次遅れる傾向を示した。なお根付水栽培の1971年5月21日にTMVを接種したケースにおいても、第3葉にTNを発現した9個体はTMV接種5~8日後であり、第4葉に発現した9個体では6~17日後であった。以上の諸現象からTN発現時期と発現葉との相互関係は、TNを発現しうる適当な葉が存在すればより早く発現し、第2葉または第3葉が不適当な場合には、第4葉がある程度成長するまで、あるいは第3葉が適当な状態になるまでTN発現が遅延するケースが考えられる。

なおTN発現に対する温度条件と植物の生育状態との関係は、いくつかのケースで観察されたが、とくに実験7と実験8のB群では、TMV接種後のある温度条件とより好適な植物の生育状態が一致した場合に、局部病斑は通常のそれと著しく異なるものとなり、さらにTNは異常に早く発現することが観察された。すなわち実験7の場合は、接種2~3日後に出現した局部病斑は、4日後になっても不明瞭であり、ring状を呈したが、この4日後および5日後に、すでに6個体中5個体までがTNを発現した。同様に実験8のB群の場合も接種3~4日後に不明瞭でring状の局部病斑を生じ(これと対照的に比較的老化した個体のA群では接種2~3日後に通常の局部病斑を生じた)、これにわずかに遅れて接種4~7日後にTNを発現した。以上の2つのケースは、通常認められない局部病斑の形状と異常に早いTN発現は、相互に関連をもつことを示し、このような現象は、供試植物の生理状態がより好適であったこと、および最高・最低温度の較差が大きかったことによるものと思われる。

III. 茎植物の茎下部および頂葉部からのTMV

検出の時期

*N. rustica*の茎植物の1葉にTMVを接種し、接種後連日茎下端を切除し続けた場合にもTNを発現することが前述の実験によって明らかになった。このような接種後の茎植物体内におけるTMVの所在を知るために、経時的に茎下部および頂葉部からTMVの回収を行ない、両部位におけるTMV検出の時期およびその濃度、さらにそれらとTN発現との関係を知るために実験10および実験11を行なった。

実験10. *N. rustica*の若い13個体を1972年6月16日に茎で切り、個別に蒸留水にさし、第1葉~第4(5)葉になるようトリミングしたのち、第1葉(13.8~10.0cm)にTMV(Xanthi ncを用いた検定で直径2cm

のディスクで平均 133.5LL の濃度) を接種し、最低 25°C、最高 27°C の温度条件下においた。接種 5 日後に 4 個体、6 日後に 3 個体、7 日後に 3 個体、8 日後に 3 個体のそれぞれから茎下端 1cm を切断し、各切断茎と同重量の蒸留水を加えて磨砕し、個別に Xanthi nc に接種して、TMV の存否および濃度を検定した。供試個体はすべて接種 3 日後に局部病斑を生じた。接種 5 日後に検定した 4 個体の茎下部 1cm からは全く TMV は回収されなかった。これらの 4 個体は接種 17 日後 (1 個体、第 3 葉)、18 日後 (2、第 3・4 葉)、および 24 日後 (1、第 6 葉) にそれぞれ TN を発現した。6 日後に検定した 3 個体の茎下部 1cm からは、1 個体でのみ TMV が回収された。その濃度は直径 2cm の 10 ディスクの平均で 17.3LL であった。この 6 日後に茎下部から TMV が回収された個体は、接種 24 日後にいたり第 5、第 6 葉に TN を発現した。なお TMV が検出されなかった 2 個体は、接種 14 日後 (第 3 葉) および 24 日後 (第 5、第 6 葉) にそれぞれ TN を発現した。7 日後に検定した 3 個体のうち、2 個体の茎下部から TMV が回収された。TMV 濃度は 1 個体では 2cm 直径ディスク 9 枚の平均 4.9LL であり、他の個体は同様のディスク 12 枚の平均 11.7LL であって、いずれも TMV 接種 18 日後に第 3、第 4 葉に TN を発現した。なお茎下部より TMV を検出しなかった 1 個体は、接種 28 日後に TN を発現した。8 日後に検定した 3 個体の茎下部からは、低濃度ではあるがいずれも TMV が回収された。すなわち 2cm 直径ディスク 11 枚の平均 4.4LL、同じく 0.5LL、および 0.3LL であり、TMV 接種 24 日後、18 日後、および 24 日後にそれぞれ TN を発現した。以上のように TMV 接種 5 日後の茎下部 1cm からは 4 個体すべてから TMV は検出されず、6 日後には供試 3 個体中 1 個体のみから、7 日後には供試 3 個体中 2 個体から、さらに 8 日後には供試 3 個体のすべてから TMV が検出された。

結局この実験の条件下では、接種 5 日後までは茎下部に TMV は存在せず、6~8 日後には TMV を検出できない個体が認められるようになり、漸次その個体は多くなったが、いずれも TMV 濃度は低かった。なお上述の実験結果において、茎下部における TMV の存否および濃度と TN 発現時期との間には必ずしも相関関係はなく、また TMV 検出の時期には個体差があるように思われる。これらのことと関連して 1972 年 1 月 12 日に TMV を接種した *N. rustica* 茎植物の実験結果を補足的のべると次のようである。すなわち比較的大きな植物 11 個体を茎で切って蒸留水にさし、TMV 接種 2 日後、5 日後、および 8 日後に茎下部 1cm を切除し、最低 16°C、最高 30°C の温度条件下においた。局部病斑は、TMV 接種 3~4 日後に出現したが、花芽がついたことも一因となったためか、明瞭な TN を発現したのは 20 日後までには 1 個体のみであった。このような条件下で TMV 接種 22 日後に、TN を発現せず、花芽をつけはじめた 3 個体の茎下部 2cm を切断し、1cc の蒸留水を加えて磨砕し、*N. glutinosa* に接種して TMV の存否を検定した結果、1 個体からは全く TMV を検出せず、他の 2 個体からはかなり高濃度 (2cm 直径のディスクで平均 69.9LL および同じく平均 44.9LL) の TMV を検出した。なおこのような TN を発現しない個体の茎下部から検出された TMV 濃度と比較するために、すでに 20 日後に TN となった個体の茎下部から上記と同じ 22 日後に TMV の回収を試みた結果、2cm 直径のディスクで平均 79.1LL の濃度の TMV が検出された。すなわち TMV 接種 20 日後に TN を発現した個体の茎下部における TMV 濃度と、22 日後まで TN を発現しなかった個体のうち茎下部に TMV を検出できた個体の TMV 濃度との間には、とくに差がないことが示された。さらに茎下部に高濃度の TMV が存在しても、これが TN 発現には必ずしも結びつかないということを示している。

実験 11. *N. rustica* 35 個体を 1972 年 2 月 10 日に茎で切り、個別に蒸留水にさし、第 1 葉~第 5 (6) 葉として、第 1 葉に TMV を接種し、最低 16°C、最高 27°C の温度条件下においた。これらの茎植物は TMV 接種 3~4 日後に局部病斑を生じたが、この接種 4 日後および 5 日後、8 日後および 11 日後、13 日後、20 日後、50 日後に茎下部および頂葉部から TMV の検出を試みた。TMV 接種 4 日後に任意に 6 個体をえらんで茎下端 1.5cm を切断し、同重量の蒸留水を加えて磨砕し、個別に *N. glutinosa* に接種して TMV の存否を調べた結果、6 個体のいずれからも TMV は検出されなかった。この 6 個体のうち 4 個体を任意にえらび、TMV 接種 5 日後に、それぞれの頂葉部における TMV の存否を調べた結果、4 個体のいずれからも TMV は検出されなかった。次に TMV 接種 8 日後に、任意に 8 個体を選び、茎下端 1.5cm から *N. glutinosa* および Xanthi nc に TMV の検出を試みた結果、3 個体 (a, b, c) からのみ TMV が回収された。この茎下部における TMV 濃度は、a では 2cm 直径のディスクの平均 (以下すべて同じ) が 40.7LL (*N. glutinosa*) および平均 4LL (Xanthi

nc) であり、b では平均 13.7LL (*N. glutinosa*) および平均 3LL (Xanthi nc) であり、c では平均 82.5LL (*N. glutinosa*) および 54.8LL (Xanthi nc) であった。上記 8 日後に茎下部を検定した同じ 8 個体について、11 日後にそれらの頂葉部における TMV の在否を *N. glutinosa* および Xanthi nc で検定した。その結果、8 日後に茎下部から TMV が回収された同じ 3 個体 a, b, c の頂葉部からのみ TMV が検出された。これらの頂葉部における TMV 濃度は、a では平均 21LL (*N. glutinosa*) および平均 11.5LL (Xanthi nc) であり、なおこの個体は 11 日後にすでに TN を発現していた。さらに b では平均 5LL (*N. glutinosa*) および平均 0.8LL (Xanthi nc) であり、c では平均 14.9LL (*N. glutinosa*) および平均 2.6LL (Xanthi nc) であった。次に TMV 接種 13 日後に 7 個体を任意に選び、茎下部および頂葉部における TMV の在否および濃度を各個体毎に半葉法で比較検定した。その結果、2 個体 (d, e) からのみ、茎下部および頂葉部の両部分から TMV が検出された。回収された TMV 濃度は、個体 d では *N. glutinosa* においては茎下部が 108LL、頂葉部が 29LL であり、Xanthi nc においては茎下部が 300LL、頂葉部が 118LL であった。他方個体 e では、*N. glutinosa* においては茎下部が 120LL、頂葉部が 102LL であり、Xanthi nc においては茎下部 280LL、頂葉部 72LL であった。TMV 接種 20 日後に TN を発現していない 5 個体を選び、茎下部および頂葉部における TMV の在否を検定した結果、5 個体すべての両部分から全く TMV を検出することはできなかった。なお対照として TMV 接種 4 日後に茎下部を検定した個体で、接種 16 日後に TN となった 1 個体について、この 20 日後に茎下部と頂葉部における TMV 濃度を検定した結果、両部分から高濃度の TMV が回収された。さらに TMV 接種 50 日後に TN を発現していない 4 個体の茎下部および頂葉部における TMV の在否を検定した結果、いずれの個体からも TMV は全く検出されなかった。同時に TMV 接種 16 日後に TN を発現した個体の茎下部および頂葉部から TMV の回収を行なった結果、両部分より高濃度で TMV が検出された。

以上のように、この実験条件下においては、*N. rustica* の茎植物の 1 葉に TMV を接種した場合、4~5 日後には TMV は茎下部にも頂葉部にも存在しておらず、8~11 日後に TMV を検出できた個体においては、茎下部と頂葉部の双方に TMV は存在し、13 日後にはその濃度はかなり高くなっていった。なお茎下部および頂葉部から検出される TMV 濃度は、茎下部においてより高い傾向が認められた。しかし接種 11 日後に検定した個体 a の場合および既述の実験 10 において得られた結果から、TN 発現にはとくに高濃度の TMV の存在を必要としないということが示された。

なお補足的な実験として、1972 年 1 月 26 日に *N. rustica* の若い 5 個体を茎で切り、1 葉に TMV を接種して、最低 16°C、最高 28°C の温度条件下においた。TMV 接種 3~4 日後に局部病斑を生じたが、接種 7 日後に任意に 2 個体を選び、TN を発現していない頂葉部から *N. glutinosa* に TMV の回収を試みた。その結果、2 個体のいずれの頂葉部からも TMV が回収され、その濃度は 2cm 直径のディスクの平均 17.8LL および 1.2LL であった。次にこの頂葉部から TMV が検出された 2 個体について、接種 8 日後にそれぞれの茎下部から TMV の回収を試みた結果、同上ディスクの平均 91.7LL および 84.0LL の高い濃度で TMV が回収された。なお他の 3 個体は TMV 接種 26 日後に TN を発現した。さらに同じく茎で切った *N. rustica* の 1 葉に 1972 年 4 月 7 日に TMV を接種した個体群において (最低 21°C、最高 25°C の温度条件下)、接種 48 日後に TN を発現しない 7 個体の頂葉部から TMV の回収を試みたところ、結果はすべて陰性であった。さらに 57 日後にも TN を発現しない 3 個体の頂葉部と茎下部における TMV の在否を検定した結果、えそが茎下部まで下降していた 1 個体の茎下部からかなり高濃度 (平均 70.9LL) の TMV が回収された以外は、すべて陰性であった。

以上の補足的な 2 つの実験結果から、TN を発現するかなり以前から頂葉部に TMV が存在すること、実験 10 で得られた茎下部から TMV の回収が可能な時期をも考慮すると、頂葉部および茎下部から TMV がはじめて検出される時期は、大体同時期であること、しかし茎下部における TMV 濃度の方が頂葉部におけるよりも高い傾向にあることなどが明らかになった。従って、接種葉から茎への移行の初期には TMV は茎の上下に移行するものと思われ、茎下部と頂葉部の濃度差は茎下部への移行の頻度がより高いことによるのか、頂葉部における TMV の増殖が茎下部におけるより劣ることによるのかのいずれかであろう。

摘 要

ウイルスに対する寄主植物の局部感染および全身感染の本質および両者の相互関係を知ることを究極の目的として、その中間的過程—局部病斑(LL)→頂端えそ(TN)→全身えそ(SN)を示す *Nicotiana rustica* L. と TMV 普通系との組合せを用いて、根の有無と TN 発現との関係、根を除去した茎植物における TN 発現に関する諸現象、茎下部および頂葉部における経時的な TMV の所在と TN 発現との関係などについて実験を行った。供試植物は根付または茎植物としてすべて水栽培し、下葉を切除して特記しない限りすべての実験において未展開葉も含めて4葉または5葉のみとし、その最下葉を第1葉として TMV を接種し、順次上へ第2, 第3, 第4, および第5葉と称した。

根の有無と TN 発現との関係については、根付植物および茎植物(茎で切り、さらに発根を防ぐため茎下端を常時切除)を体型その他の点で同様なるものをそれぞれ1対として1葉に TMV を接種した結果、根付および茎植物の間には、TN 発現の時期および様相に相違はなかった。なおこの事実を確認するため、多数の茎植物を供試して1葉に TMV を接種したのち、それらの茎下端を連日切除した場合にも、すべての個体が正常に TN を発現した。さらにポットに生育中の個体の1葉に TMV を接種し、44時間後、70時間後、および115時間後に茎下部から切断して茎植物とし水栽培した結果、いずれの時期の切断個体も TN を正常に発現し、TN 発現の時期にもほとんど相違がなかった。

茎植物を供試して、TN 発現葉位および TN 発現時期、TN 発現と温度条件および植物の age、その他 TN 発現に伴う諸現象について得られた知見は次のとおりである。葉数を4~5枚とし、最下葉を第1葉としてこの葉に TMV を接種し、順次上へ第2, 第3, 第4葉とした場合、TN は第3葉に発現する頻度が高くなる傾向があり、次いで第2葉、さらに第4葉であった。この TN を発現した第3葉の接種時における葉長はほぼ2.5cm以下であり、第2葉では3.5cm以下であった。なお TN 発現葉位とその発現時期との相互関係は、第2葉に発現する場合がより早期であり、順次第3葉、第4葉という傾向があり、TN 発現に適切な葉が存在しない場合には、その時期は遅延するように思われた。なお供試植物を上述と異なった体型にした場合も TN 発現葉の接種時の葉長は3.5cm以下であり、接種葉から頂葉までの中間葉を切除した場合には、TN 発現の遅速は接種葉位とは無関係のようであった。次に比較的老化した茎植物と若い茎植物とを供試し、同一条件下で第1葉に TMV を接種した場合、前者では TN 発現が9~15日後であり、後者では4~7日後であって、植物の age と TN 発現の遅速との関係が示された。また若い茎植物を供試し、最低・最高温度較差の大きい条件下で第1葉に TMV を接種した場合、接種葉に通常のそれと著しく異なる不明瞭な ring 状の病斑を形成したのち、異常に早く(接種4~5日後) TN を発現するという結果が得られた。なお若い茎植物の第1葉に TMV を接種して全個体が TN を発現した実験条件下において、接種葉の葉柄基部からえそが茎下部へ下降した個体と、接種葉の葉柄に離層を形成した個体の2つのタイプが観察され、後者には TN 発現がもっとも早期であったものと遅延したものとが属していた。

第1葉に TMV を接種した茎植物の頂葉部および茎下部から TMV が検出される時期およびその濃度については、経時的に上記両部位から検定植物への回収によって調べた。同様な体型に整えた茎植物の第1葉に TMV を接種し、5日後から8日後まで茎下部から TMV の検出を試みた結果、5日後には TMV は検出されず、6~8日後には次第に検出される個体が認められるようになったが、TMV 濃度は低かった。なおこの時期における茎下部での TMV の有無および濃度と TN 発現の時期との間には必ずしも相関はないように思われた。なお TMV 接種22日後まで TN を発現しない個体の茎下部から高濃度の TMV が検出され、同時期に TN を発現した個体の茎下部における TMV 濃度と比較してとくに差はなく、茎下部における高濃度の TMV の存在と TN 発現とは直接関係がない1例が示された。次に5~6葉をもった茎植物の第1葉に TMV を接種し、4日後から50日後まで経時的に茎下部および頂葉部から TMV の検出を試みた結果、TMV 接種4~5日後には茎下部および頂葉部のいずれからも TMV は検出されず、8~11日後には TMV の検出される個体が認められたが、それらの個体では茎下部および頂葉部の双方に TMV は存在し、13日後にはその濃度はかなり高いものとなった。茎下部および頂葉部から検出される TMV の濃度は、茎下部においてより高い傾向があった。しかし TN

を発現するためには、頂葉部における TMV 濃度がとくに高い必要がないことも示された。なお別の実験における茎下部および頂葉部における TMV の検出時期をも考慮して考察すると、TMV は接種葉からの移行の初期には茎の上下双方に移行するために、TMV 接種後の早い時期にその有無を検定した場合、茎下部と頂葉部の両部位から TMV が検出されるのではないかと考えられる。

引用文献

1. ATKINSON, P.H. & MATTHEWS, R.E.F. (1970) On the origin of dark green tissue in tobacco leaves infected with tobacco mosaic virus. *Virology* **40**: 344~356.
 2. BENNETT, C.W. (1956) Biological relation of plant viruses. *Ann. Rev. Pl. Physiol.* **7**: 143~170.
 3. HOLMES, F.O. (1932) Movement of mosaic virus from primary lesions in *Nicotiana tabacum* L. *Contrib. Boyce Thompson Inst.* **4**: 297~322.
 4. 三沢正生・工藤 晟 (1971) Alfalfa mosaic virus の全身感染に見られる 2, 3 の現象 I. 壊疽病徴発現に関する要因. *ウイルス* **21**: 50~54.
 5. 宮本セツ・宮本雄一 (1971) ウイルス感染植物の局部病斑と頂端えそ発現との関係. *神大農研報.* **10**: 79~84.
 6. 宮本雄一・谷口敏彦・西山幸司 (1937) ウイルス病における局部病斑と全身えそとの関係. *日植病報.* **33**: 340~341.
 7. RESCONICH, E.C. (1963) Movement of tobacco necrosis virus in systemically infected soybeans. *Phytopathology* **53**: 913~916.
 8. SAMUEL, G. (1934) The movement of tobacco mosaic virus within the plant. *Ann. Appl. Biol.* **21**: 90~111.
 9. SCHNEIDER, I.R. (1965) Introduction, translocation, and distribution of viruses in plants. *Advan. Virus Res.* **11**: 163~221.
 10. WHITE, N.H. (1958) The relationships of plants to viruses. *J. Aust. Inst. Agr. Sci.* **24**: 319~323.
 11. 吉井 甫 (1969) ウイルス病に感染した局部壊死斑寄主における壊死斑の転移. *日植病報.* **35**: 194~201.
-