

ゴボウに見出される closterovirus,ゴボウ黄化ウイルス(burdock yellows virus)

誌名	日本植物病理學會報 = Annals of the Phytopathological Society of Japan
ISSN	00319473
著者名	中野,道治 井上,忠男
発行元	日本植物病理學會
巻/号	46巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 7-14
発行年月	1980年1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



ゴボウに見出される closterovirus, ゴボウ黄化ウイルス (burdock yellows virus)*

中野道治**・井上忠男**

Michiharu NAKANO** and Tadao INOUE** : Burdock Yellows Virus, A Closterovirus from *Arctium lappa* L*.

Abstract

This paper describes the properties of burdock yellows virus, BdYV (formerly 'Bd-F' by Inouye and Mitsuhashi, 1971), and its serological relationship to three other closteroviruses.

BdYV induced no apparent symptoms or only faint marginal chlorosis in older leaves of infected burdock, *Arctium lappa*. BdYV was transmitted by the aphid, *Dactynotus gubonensis*, in a semi-persistent manner to *Callistephus chinensis*, *Chrysanthemum carinatum* and *Nicotiana glauca*, but by sap inoculation to only *N. glauca*. The thermal inactivation point of BdYV was between 45 and 50 C and longevity *in vitro* was 1-2 days (20 C). Ultraviolet absorption spectrum of purified preparations of BdYV was characteristic of nucleoprotein spectrum with an A 260/280 ratio of 1.73. Particles of BdYV were flexuous rods, 1700-1750×12 nm, with a helical arrangement (3.6 nm pitch) of the protein subunits. In ultrathin sections of infected *N. glauca* leaves, banded aggregates of virus particles as well as the characteristic vesicular structures were found in phloem cells. Necrosis of some phloem cells were also observed.

In SDS-immunodiffusion tests with three other closteroviruses, carnation necrotic fleck (CNFV), citrus tristeza (CTV) and wheat yellow leaf (WYLV) viruses, single precipitin lines were formed in homologous antiserum-antigen combinations. BdYV produced clear precipitin line in agar gel containing 0.5 % SDS, whereas the other three viruses produced in 0.1 % SDS agar gel. In microprecipitin tests, positive serological relationship was observed between CNFV and WYLV.

(Received October 27, 1979)

緒 言

ゴボウに発生するウイルスとしては、すでに同定記載されているゴボウモザイク (BdMV)¹⁰⁾, ゴボウ斑紋 (BdMtV)⁷⁾, キュウリモザイク (CMV)¹⁰⁾, およびトマト黒色輪点 (TBRV)⁶⁾ の各ウイルスのほかに, 600×20nm の棒状のウイルス様粒子 (Bd-R) およびゴボウヒゲナガアブラムシ (*Dactynotus gubonensis*=*Macrosiphum gubonis*) によって伝搬される 1700×10 nm のひも状ウイルス (Bd-F) がある¹⁰⁾. Bd-Fはウイルスの単独分離が困難なことから, その諸性状が明らかで

なくウイルス名も仮称のままであった。筆者らは Bd-F についてさらに詳細な同定実験を行い, これが closterovirus グループ¹¹⁾のものであることを明らかにできたので, Bd-F に対しあらためてゴボウ黄化ウイルス (burdock yellows virus, BdYV) と命名した。本報は BdYV の諸性質について記載するとともに, BdYV を含む 4 種の closterovirus の血清反応についても述べたものである。

本研究にあたり, 実験材料採集に協力していただいた岡山大学農業生物研究所および大阪府農林技術センターの方々, 抗血清を分譲していただいた元植物ウイ

* 昭和52年11月の本学会関西支部会および54年6月の大会において概要を発表した。

** 大阪府立大学農学部 College of Agriculture, University of Osaka Prefecture, Sakai, Osaka 591, Japan

ルス研究所の土崎常男氏, イスラエル Agricultural Research Organization の M. Bar-Joseph 氏, ならびに実験遂行, 成績とりまとめを通じて協力していたいた当研究室尾崎武司氏の各位に謝意をあらわす。

材料および方法

ウイルス 実験に用いた BdYV のウイルス株は, 1976年6月倉敷市で採集したゴボウ葉からゴボウヒゲナガアブラムシによって健全ゴボウ苗に移し, アブラムシ接種によって継代維持した。血清反応実験に用いたウイルス材料は, BdYV のほかに当研究室保存のカーネーションえそ斑ウイルス (CNFV)⁸⁾, コムギ黄葉ウイルス (WYLV)⁹⁾, および大阪府農林技術センターかんきつ母樹園のハッサク果実から得たカンキツトリステザウイルス (CTV) である。

接種試験 汁液接種には 0.1% チオグリコール酸を含む 0.1 M リン酸緩衝液で調製した接種源を用いてカーボランダムによる常法で行い, アブラムシ伝搬試験にはゴボウヒゲナガアブラムシおよびモモアカアブラムシを用いた。接種植物の感染の有無は病徴観察とともに電子顕微鏡でのウイルス粒子検出によって確かめた。

物理性 粗汁液中での BdYV の物理性試験には, *Nicotiana clelandii* をウイルス源および検定植物に用いた。

純化 BdYV 純化材料には凍結保存した *N. clelandii* 感染葉を用い, 純化材料の搾汁条件, 搾汁の清澄化条件を検討し, 部分純化試料は 10~40% の蔗糖密度勾配遠心によってさらに純化した。

血清反応試験 純化 BdYV 液 (OD₂₆₀ = 1.5, 1.15, および 1.45) 各 1.5 ml を Freund's complete adjuvant

とともに家兎に 3 回筋肉注射して抗血清を作成した。実験にはこの BdYV 抗血清のほかに, 当研究室作成の WYLV 抗血清, イスラエルの M. Bar-Joseph 氏より送られた carnation yellow fleck virus (CYFV = CNFV) 抗血清^{2,3,12)}, および土崎常男氏より送られた CTV 抗血清を用いた。血清反応実験はマイクロプレシピンテストおよびドデシル硫酸ナトリウム (SDS) を用いるスライドガラス上での寒天ゲル内二重拡散法によった。

電子顕微鏡観察 ウィルス粒子は PTA による通常の negative stain 法で作成した試料につき電子顕微鏡 (JEM 100U) 観察した。ゴボウおよび *N. clelandii* 感染葉組織の切片は, グルタルアルデヒドと四酸化オスミウム固定, エタノール系列脱水, エポン樹脂包埋後に薄切する常法によって作成し, 酢酸ウラニルとクエン酸鉛で染色して電顕観察した。

実験結果

ウイルスの分離

BdYV は畑で通常 BdMV と混合感染している場合が多いとみられる。モザイク症状を示すゴボウ標本からの検出頻度は 1996 年倉敷市で採集した 11 株中 8 株であり, 1977 年には 23 株中 11 株であった。一方, 1976 年大阪府堺市および八尾市で採集したモザイク症状株 35 個体からは検出できなかった。BdYV を含むゴボウのモザイク病徴株から, ゴボウヒゲナガアブラムシで, BdYV だけをゴボウに分離するのは一般に困難であったが, 少数ながら BdYV の単独分離に成功する場合があった。

宿主範囲と病徴

BdYV の宿主範囲を Table 1 に示した。BdYV は

Table 1. Host range of burdock yellows virus

Plants susceptible	
Compositae	<i>Arctium lappa</i> (burdock), <i>Callistephus chinensis</i> (aster), <i>Chrysanthemum carinatum</i>
Solanaceae	<i>Nicotiana clelandii</i>
Plants insusceptible	
Compositae	<i>Calendula arvensis</i> , <i>Carthamus tinctorius</i> , <i>Centaurea cyanus</i> , <i>Chrysanthemum coronarium</i> , <i>Cirsium japonicum</i> , <i>Lactuca sativa</i> , <i>Zinnia elegans</i>
Solanaceae	<i>Datura stramonium</i> , <i>Nicotiana glutinosa</i> , <i>N. rustica</i> , <i>N. tabacum</i> (Samsun, Bright Yellow, Xanthi, Xanthi nc), <i>Petunia hybrida</i>
Leguminosae	<i>Phaseolus vulgaris</i> , <i>Pisum sativum</i> , <i>Trifolium pratense</i> , <i>T. repens</i> , <i>Vicia faba</i> , <i>Vigna sesquipedalis</i>
Caryophyllaceae	<i>Dianthus barbatus</i>
Chenopodiaceae	<i>Beta vulgaris</i> var. <i>cicla</i> , <i>Chenopodium murale</i> , <i>C. quinoa</i> , <i>Spinacia oleracea</i>

アブラムシ接種によりゴボウのほかエゾギク、サンシキカミツレ、*N. clelandii* に全身感染した。汁液接種では *N. clelandii* だけに感染が認められたが、上記植物以外の15科23種の植物には感染が認められなかった。各感染植物からのゴボウへの接種試験には成功しなかった。各感染植物での病徴は次のとおりである。

ゴボウ（品種：滝野川、中の宮、塊大長）：感染植物の多くはほとんど病徴を示さなかったが、個体によっては下葉の葉縁部にわずかに黄化症状のみられるものもあった。

エゾギク：接種後3週間ほどで下葉に葉脈えそを生じ、その葉は脈間部の黄化が進行したのち枯れるものもあった。上位葉への黄化の進展は顕著ではなかった（Plate I, 1）。

サンシキカミツレ：接種後約3週間中で下位葉の葉縁先端部分が赤変し、その後葉の黄化が進行して枯れた。上位葉への病徴の進展は顕著ではなかった。

N. clelandii：アブラムシ接種で感染した個体は、接種後2～3週間ではほぼ全身的に葉脈透化があらわれて次第に葉脈えそとなり、さらに脈間は黄化して下葉

から枯れた。汁液接種では接種後2～3週間で接種葉に褐色の小局部病斑を生じ、さらに約2週間後にはしばしば上葉に全身病徴をあらわした。全身病徴の進行はアブラムシ接種の場合より急性であり、葉脈透化症状をあらわさずにえそ病徴となり、発病葉は間もなく枯れる場合が多かった（Plate I, 2）。

物理性

N. clelandii を検定植物として汁液接種で調べた BdYV の不活化温度は45～50℃（10分）であり、20℃での保存限度は1～2日であった。

アブラムシ伝搬

BdYV はゴボウヒゲナガアブラムシで伝搬されたが、モモアカアブラムシでは伝搬されなかった。ゴボウヒゲナガアブラムシによる伝搬様式の実験結果を、Table 2 に示した。媒介虫は病植物上で4時間以上吸汁させることにより伝搬能力を獲得し、健全植物を1時間以上加害することによってウイルスを伝搬した。また、ウイルス保毒アブラムシは2日間伝搬能力を保持した。

ウイルスの純化

病植物搾汁の清澄化に用いる有機溶媒、純化操作中に用いる緩衝液の種類などの条件を検討し、Fig. 1 の手順によって BdYV を純化することができた。クロロホルム、エチルエーテルでの清澄化処理は四塩化炭素処理に比べてその後の操作での粒子凝集がおこりやすく、ホウ酸およびトリス緩衝液の使用はウイルスの回収に不適當であり、クエン酸緩衝液は搾汁の清澄化で問題があった。また、緩衝液のpHは6.5～8.3の間には結果に大差なく、PEG沈澱後のウイルス再懸濁液に0.8Mの尿素を添加することにより、低速遠心でのウイルスの損失を少なくできた。得られた純化ウイルス試料のUV吸収曲線は核たんぱく質の特長を示し、245および260nmにそれぞれ極小および極大吸収があり、 $A_{245}/A_{260} = 1.20$ 、 $A_{260}/280 = 1.73$ であった。この標品を電顕観察したところ、多数のひも状粒子が認められた。

血清反応試験

純化ウイルスを注射した家兎から採血して得られた抗血清は、ミクロプレシピンテストで *N. clelandii* 感染葉粗汁液と128倍まで反応し、健全植物汁液とは反応しなかった。しかし、本抗血清は寒天ゲル内二重拡散法では健全植物汁液で吸収しないと健全植物汁液との間に弱い反応のみられる場合もあった。

BdYV を含む4種の closterovirus とそれぞれの抗血清を用いて寒天ゲル内二重拡散法を行うために、ウ

Table 2. Transmission of burdock yellows virus by *Dactynotus gobicus*^{a)}

Control	Acquisition access time ^{c)}				
	10 min	30 min	1 h	4 h	24 h
0/4 ^{b)}	0/4	0/4	0/4	1/4	2/4
Control	Inoculation access time ^{d)}				
	10 min	30 min	1 h	4 h	24 h
0/5 ^{b)}	0/5	0/5	1/5	1/5	3/4
Daily transfer of vector aphids ^{e)}					
1st	2nd	3rd	4th		
2/4 ^{b)}	1/4	0/4	0/4		

- Five aphids per a test plant (burdock) were used.
- Plants infected (plants from which virus particles were detected)/ Plants inoculated.
- After the acquisition access time, aphids were transferred and allowed to feed on healthy seedlings for 1 day.
- Prior to inoculation feeding, aphids were fed on diseased burdock plant for 3 days.
- After feeding on diseased burdock plants for 2 days, they were daily transferred and fed on new healthy seedlings.

Frozen leaf tissue of infected *N. clevelandii*

Homogenize in 0.1 M phosphate buffer (pH 7.7) containing 0.1 % thioglycolic acid

Extract

Add CCl₄, stir 5-10 min, centrifuge for 10 min at 10,000 rpm

Aqueous phase

Add 6% PEG-6000, stir 60 min, centrifuge for 15 min at 10,000 rpm

Pellet

Suspend in 0.01 M Phosphate buffer (pH 7.6) containing 0.8 M urea, centrifuge for 10 min at 10,000 rpm

Supernatant

Add 4% PFG and 4% (vol) of 20% NaCl, stir 60 min, centrifuge for 15 min at 10,000 rpm

Pellet

Suspend in 0.01 M phosphate buffer (pH 7.6) containing 0.8 M urea, centrifuge for 10 min at 10,000 rpm

Supernatant

Centrifuge for 180 min at 19,000 rpm on 20 % sucrose cushion

Pellet

Suspend in 0.01 M phosphate buffer (pH 7.6) containing 0.8 M urea, centrifuge for 10 min at 8,000 rpm

Supernatant

10-40 % sucrose density gradient centrifugation for 150 min at 19,000 rpm

Virus fraction

Centrifuge for 120 min at 24,000 rpm

Pellet

Suspend in 0.01 M phosphate buffer (pH 7.6), centrifuge for 10 min at 8,000 rpm

Purified virus

Fig. 1. Purification procedure of burdock yellows virus

ウイルス粒子の崩壊処理剤として寒天および抗原試料に加える SDS の濃度につき検討した。寒天中の SDS 濃度を 0, 0.2, および 0.5% とし, 抗原ウイルス試料の SDS 処理濃度を 0, 0.5, 1, および 2% とし て血清反応を調べた。その結果, BdYV と同抗血清の間で SDS と血清の条件によって生じる非特異沈澱と 区別できて, 血清反応がもっとも明瞭にあらわれたのは, 寒天中 SDS 濃度が 0.5% の場合であり, 抗原の SDS 処理濃度はあまり影響しなかった (Plate II, 11)。Plate II, 10 に CNFV と CYFV 抗血清間での反応を示したが, BdYV の場合とは異なり, 寒天中の SDS 濃

Table 3. Reciprocal serologicpl reactions among 4 closteroviruses in micro-precipitin test

Antigen	Antiserum			
	BdYV	CTV	WYLV	CYFV
BdYV	128 ^{a)}	0	0	0
CTV	0 ^{b)}	>256	0	0
WYLV	0	0	256	4
CNFV	0	0	4	64

BdYV; burdock yellows virus; CTV; citrus tristeza virus; WYLV; wheat yellows virus; CYFV; carnation yellow fleck virus; CNFV; carnation necrotic fleck virus.

a) Titer of antiserum.

b) No detectable reaction.

度 0.1% の場合にもっとも明瞭な反応があらわれた。CTV および WYLV でも CNFV の場合と同様の傾向が認められ, とともに抗原試料の SDS 処理濃度の影響は少なかった。

4 種の closterovirus 間の血清関連を調べるために行ったマイクロプレシピテンテストの結果を Table 3 にまとめて示した。異種のウイルス-抗血清の組合せの多くで血清反応を認めることができなかったが, WYLV と CNFV (CYFV) との間には血清反応が認められ, 両ウイルスは血清学的に類縁のあることが確かめられた。

ウイルス粒子

BdYV 粒子は屈曲の多い長いひも状であり (Plate I, 4), negative stain 試料につき粒子長を測定したところ 1700~1750nm のものが多かった。粒子の幅は約 12 nm, ラせん構造のピッチは約 3.6nm であった。

感染植物の超薄切片像

BdYV 感染 *N. clevelandii* 葉組織でウイルス粒子は篩部細胞だけに局在して観察され, 表皮や葉肉細胞には認められなかった。篩部細胞内でウイルス粒子はしばしば大きな集塊として存在し, その横断面から結晶状配列が推察される場合もあった (Plate I, 3 および Plate II, 7~9)。また, 他の多くの closterovirus でもよくみられている内部に核酸様繊維を含む小胞構造体もしばしば観察された (Plate I, 5)。さらに, 篩部細胞のえ死もよく認められた (Plate II, 6)。BdYV 感染ゴボウ葉でも篩部細胞内に粒子集塊を認めたが, 小胞構造体は本実験の範囲では確かめられなかった。

考 察

BdYV は本報の実験結果、すなわち(1)粒子は屈曲が多く長いひも状であり、構造らせんの間隔は大きくピッチが約3.6nmであること、(2)アブラムシ半永続伝搬性であること、(3)感染植物の病徴は黄化～えそが基調であること、(4)節部局在性であり、節部細胞内に粒子の束状大集塊、特長的小胞構造体が認められることなどから、closterovirus グループ¹¹⁾に所属するものと認めることができる。一般に closterovirus の UV 吸収スペクトルではウイルス粒子の実際の核酸含量(5～6%と考えられている)から期待されるよりも A 260/280 の値が高い場合の多いことが知られている¹²⁾。本報で得られた BdYV の A260/280 は1.73であるが、この値は beet yellows virus¹³⁾で報告された1.72と類似しており、Amax/minの値もほぼ同一値であった。

Closterovirus グループのウイルスで従来キク科植物に発生するものとしては beet yellow stunt virus (BYSV)¹⁴⁾がある。BYSV, BdYV はともに *N. clevelandii* に感染性をもつが、BYSVがビート、レタス、ヒャクニチソウに感染性をもつものに対して、BdYV はこれらの植物に感染せず、BYSV の媒介虫であるモモアカアブラムシは BdYV を伝搬しないなどの点から両者は別種のものと考えられた。

Closterovirus の血清反応試験を寒天ゲル内二重拡散法に適用するために、SDS を粒子崩壊剤に用いた例として、最近 Gonsalves ら¹⁵⁾が CTV について行った報告がある。本報では BdYV のほかに CTV, CNFV (CYFV), WYLV のどのウイルスについても SDS による粒子崩壊処理が血清反応試験に有効であることを明らかにした。なお実験結果にはあげなかったが、ウイルス抗原試料のアルカリまたは食塩処理にもある程度の効果が認められた。Gonsalves らは CTV の血清反応には本報の BdYV で好結果の得られた0.5% SDS 寒天を用いているが、CTV についての本報の成績では、寒天中の SDS 濃度0.1%で反応がもっとも明瞭となっている。これらの相違は、同じ closterovirus グループのウイルスでも好適 SDS 処理条件が必ずしも一様でないことを示唆するものと考えられるので、さらにウイルスごとに検討する必要があるかもしれない。

Closterovirus グループのウイルス相互の血清関係

については従来あまり調べられてはいない¹¹⁾。わずかに BYV と CYFV との間の血清学的類縁が知られているだけである¹²⁾。本報のミクロプレシピンテストの結果により CNFV (CYFV) と WYLV との間にも血清学的類縁のあることが明らかになったが、他のウイルス相互間での血清学的類縁の有無については、さらに高濃度の抗原と高力価抗血清を用いるなどして検討する必要があるだろう。

摘 要

本報はゴボウに見出される1種の closterovirus, ゴボウ黄化ウイルス (burdock yellows virus, BdYV, 以前 'Bd-F' と仮称していたもの) の性状の記載ならびに BdYV を含む4種の closterovirus の血清反応試験について述べたものである。

BdYV はゴボウでほとんど無病徴か、下葉の葉縁部にわずかに黄化病徴をあらわすほか、エゾギク、サンシキカミツレおよび *Nicotiana clevelandii* に全身感染した。BdYV はゴボウヒゲナガアブラムシ (*Dactynotus gubonis*) で半永続的に伝搬され、*N. clevelandii* だけに汁液接種で移すことができた。粗汁液中での不活化温度は45～50℃(10分)、保存限度は1～2日(20℃)であった。*N. clevelandii* 病葉から得た BdYV 純化標品の UV 吸収曲線は245nmに極小、260nmに極大値があり、A 260/280=1.73であった。ウイルス粒子は屈曲した長いひも状で1700～1750×12nm、構造らせんのピッチは約3.6nmであった。感染植物超薄切片でウイルス粒子は節部細胞に局在してみられ、しばしば束状の大きな粒子集塊として認められた。また、これらの細胞内には特徴的な小胞構造体がみられ、節部細胞のえ死も認められた。

BdYV, カーネーションえそ斑 (CNFV), カンキツトリステザ (CTV) およびコムギ黄葉 (WYLV) の4種の closterovirus につき SDS—寒天二重拡散法を行ったところ、それぞれ同種のウイルス—抗血清の組合せで血清反応があらわれたが、寒天中の SDS 濃度は BdYV で0.5%、他の3種のウイルスでは0.1%の場合にもっとも明瞭であった。ミクロプレシピンテストにより4種 closterovirus 相互の血清関係を調べたところ、CNFV と WYLV との間に血清学的類縁のあることが確かめられた。

引用文献

1. Bar-Joseph, M. and Hull, R. (1974). *Virology* 62: 552-562.
2. Bar-Joseph, M., Inouye, T. and Sutton, J. (1976). *Plant Dis. Repr.* 60: 851-853.
3. Bar-Joseph, M. and Smookler, M. (1976). *Phytopathology* 66: 835-838.
4. Duffus, J. E. (1972). *Ibid.* 62: 161-165.
5. Gonsalves, D., Purcifull, D. E. and Garnsey, S. M. (1978). *Ibid.* 68: 553-559.
6. Harrison, B. D. (1964). *Virology* 22: 544-550.
7. Inouye, T. (1973). *Ber. Ohara Inst. landw. Biol., Okayama Univ.* 15: 195-204.
8. Inouye, T. (1974). CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses No. 136.
9. Inouye, T. (1976). CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses No. 157.
10. 井上忠男・光畑興二 (1971). *農学研究* 54: 1-14.
11. Shepherd, R. J., Francki, R. I. B., Hirth, L., Hollings, M., Inouye, T., McLeod, R., Purcifull, D. E., Sinha, R. C., Tremain, J. H., Valenta, V. and Wetter, C. (1975/76). *Intervirology* 6: 181-184.
12. Short, M. N., Hull, R., Bar-Joseph, M. and Rees, M. W. (1977). *Virology* 77: 408-412.

Explanation of Plates

Plate I

1. *Callistephus chinensis* (aster) infected with burdock yellows virus (BdYV) by aphid inoculation, showing pronounced chlorosis of the lower leaves.
2. *Nicotiana clelandii* systemically infected with BdYV by inoculation of sap, showing leaf yellowing and necrosis.
4. Partially purified particles of BdYV. Bar represents 500 nm.
- 3, 5. Ultrastructure of BdYV infected phloem cells of *N. clelandii*. Bar represents 500 nm.
3. Virus particles (V) in the cytoplasm of a phloem cell.
5. Characteristic vesicular structures in the cytoplasm.

Plate II

- 6-9. Ultrastructure of BdYV infected phloem cells of *N. clelandii*. Bar represents 500 nm.
6. Virus particles (V) in a necrotic cell.
7. Banded aggregate of virus particles (V) in a phloem tube.
8. Masses of banded aggregate of virus particles (V) in the cytoplasm.
9. Enlargement of (8), showing cross section of banded virus particles.
10. SDS-immunodiffusion test of carnation necrotic fleck virus (CNFV). The central well contains antiserum to carnation yellow fleck virus. Peripheral wells contain CNFV (1 and 5), CNFV treated with 1 % SDS (2) and 2 % SDS (4), healthy plant sap (6), and healthy plant sap treated with 2 % SDS (3). Agar contains 0.1 % SDS.
11. SDS-immunodiffusion test of burdock yellows virus (BdYV). The central well contains antiserum to BdYV. Peripheral wells contain BdYV (6), BdYV treated with 0.5 % SDS (1), 1 % SDS (2), and 2 % SDS (3), healthy plant sap (5), and healthy plant sap treated with 2 % SDS (4). Agar contains 0.5 % SDS.

Plate I

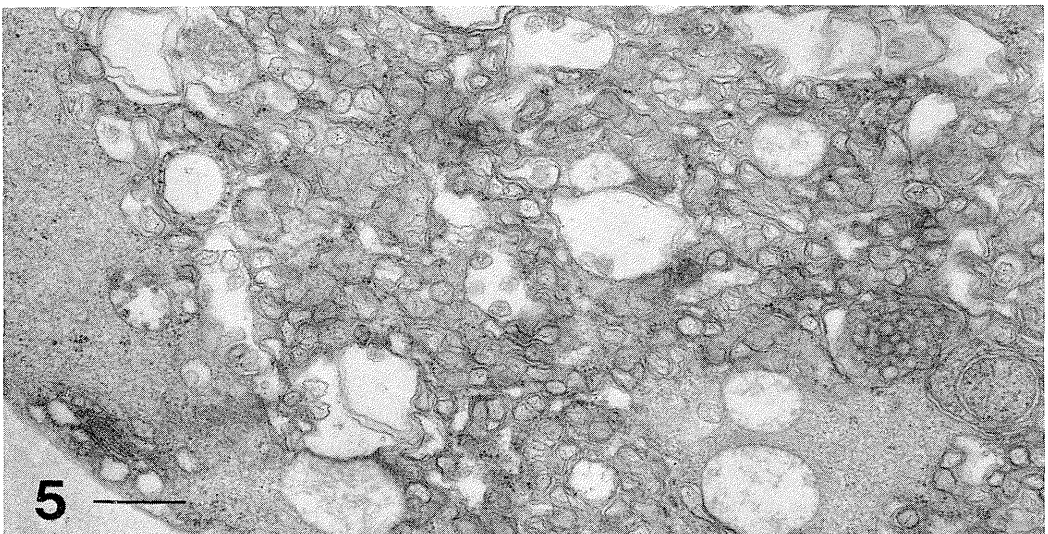
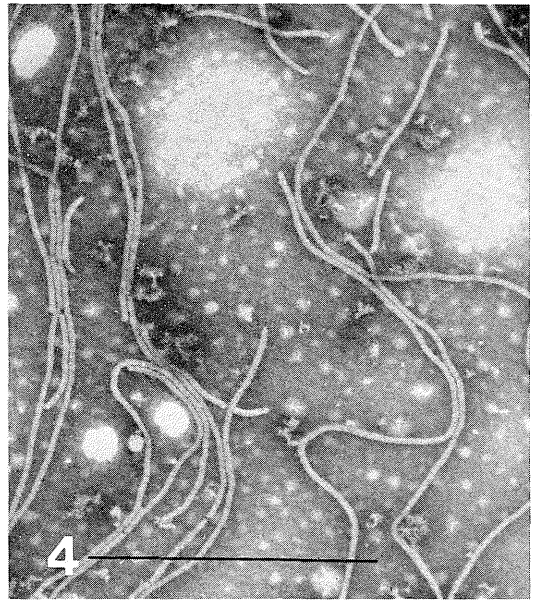
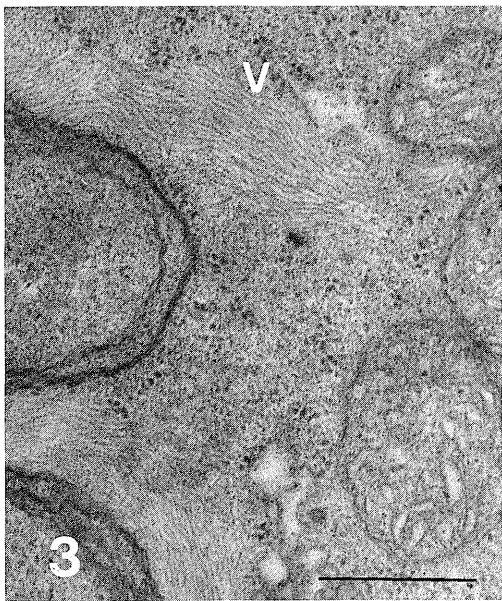


Plate II

