

ダイズわい化病の発生生態と防除に関する 最近の研究動向

独立行政法人農業技術研究機構中央農業総合研究センター **本 多 けんいち 郎**

はじめに

ダイズわい化病は1950年代に北海道南部で発生し始め、当初は生理障害と思われていたが、玉田ら(1969)によってアブラムシが媒介するウイルス病であることが明らかにされた。その後1970年代には北海道全域で多発し、東北地方北部(青森県と岩手県北部)でも発生していることがわかった(玉田, 1975)。1980年代には、東北地方各地でわい化症状株が確認され始め、1990年には東北6県すべてでわい化病の発生が確認された(御子柴ら, 1990)。

本病に感染したダイズは株全体がわい化し、縮葉、脈間黄化などの症状が現れほとんど結実しない。病原のダイズわい化ウイルス(SbDV)はルテオウイルス科(Luteoviridae)に属し、アブラムシによって永続的に媒介されるが虫体内では増殖せず、媒介様式は循環型-非増殖型である。SbDVのウイルス源はシロクローバなどのマメ科牧草で、そこで獲得吸汁したアブラムシ(保毒虫)によってダイズ圃場へと媒介される(図-1)。SbDVなどのルテオウイルスは媒介者特異性が高く、媒介アブラムシの種類は限定される。したがってSbDVによるわい化病の分布や発生量について理解するためには、ウイルスの性状に関する研究の進展と同時に媒介アブラムシの種類と発生生態の解明も重要である。本稿ではSbDVによるダイズわい化病に関する最近の研究成

果について紹介し、ダイズわい化病の防除技術を確立する一助としたい。

なお、関東地方以西ではレンゲ萎縮ウイルス(MDV; *Nanovirus*)によるダイズのわい化病も発生しているが、スペースの関係上本稿では割愛する。MDVについては佐野・小島(1996)の解説を参照されたい。

I 国内で発生するSbDVの系統と媒介虫

玉田らの報告以来、SbDVはジャガイモヒゲナガアブラムシ *Aulacorthum solani* のみが媒介するとされてきたが、御子柴ら(1991)によってエンドウヒゲナガアブラムシ *Acyrtosiphon pisum* が媒介し、ジャガイモヒゲナガアブラムシによって媒介されない新系統のSbDVが発見された。SbDVには病徴と感染植物が異なる2種類の系統(黄化系統SbDV-Yとわい化系統SbDV-D)が知られており、黄化系統はダイズに縮葉・脈間黄化などの病徴を引き起こし、シロクローバに感染するがアカクローバには感染しない。一方わい化系統はダイズに葉柄・節間がつまり、葉は濃緑色で小型のまま裏面に彎曲する病徴を引き起こし、アカクローバに感染するがシロクローバには感染しない(玉田, 1975; DAMSTEGT et al., 1990)。御子柴らが発見したSbDV系統は病徴と感染植物において黄化系統の特徴を有したので、エンドウヒゲナガアブラムシ媒介性黄化系統(SbDV-YP)と呼ばれ、従来の黄化系統はジャガイモヒゲナガアブラムシ媒介性黄化系統(SbDV-YS)と呼ばれることとなった。SbDV-YPは低率ながらダイズアブラムシ *Aphis glycines* によっても媒介された。さらに本多ら(1997)は、SbDV-YPがシロクローバで増殖するツメクサベニマルアブラムシ *Nearctaphis bakeri* によっても媒介されることを明らかにし、日本国内でSbDVを媒介するアブラムシは4種類となった。エンドウヒゲナガアブラムシとツメクサベニマルアブラムシはいずれもシロクローバで増殖するが、ダイズに飛来するのはツメクサベニマルアブラムシ有翅虫が多く、エンドウヒゲナガアブラムシは極めて少ないので、SbDV-YPのダイズへの媒介虫としてはツメクサベニマルアブラムシのほうがより重要である。

また1997年に岩手県盛岡市で採集したツメクサベニ

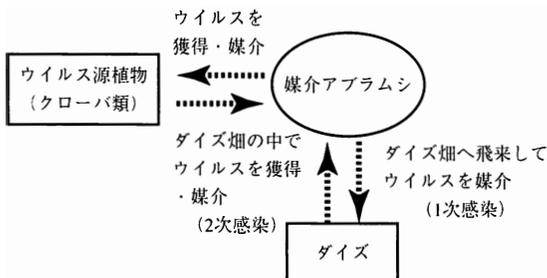


図-1 ダイズわい化病の媒介機構

Recent Progress on Soybean Dwarf Research. By Ken-ichiro HONDA

(キーワード: ダイズわい化病, SbDV, ウィルス媒介, アブラムシ)

表-1 ダイズわい化ウイルス4系統の病徴と媒介アブラムシ、クロローバ類への感染性

病徴型	系統名	病徴	媒介アブラムシ	シロクロローバ・アカクロローバへの感染
わい化系統	DS 系統	節間がつまる 葉は濃緑色 裏面に彎曲	ジャガイモヒゲナガ アブラムシ	アカクロローバに感染 シロクロローバにほとんど感染せず
	DP 系統	節間がつまる 葉は濃緑色 裏面に彎曲	エンドウヒゲナガ アブラムシ ツメクサベニマル アブラムシ	アカクロローバに感染 シロクロローバに感染せず
	YS 系統	脈間黄化 縮葉	ジャガイモヒゲナガ アブラムシ	シロクロローバに感染 アカクロローバに感染せず
	YP 系統	脈間黄化 縮葉	エンドウヒゲナガ アブラムシ ツメクサベニマル アブラムシ (ダイズアブラムシ) ^{a)}	シロクロローバに感染 アカクロローバに感染せず

a)：媒介性は低い。

マルアブラムシ有翅虫から、わい化系統の病徴と感染性を持つ SbDV 分離株が得られた。この分離株はエンドウヒゲナガアブラムシによっても媒介されたがジャガイモヒゲナガアブラムシでは媒介されず、SbDV-YP と媒介虫特異性については共通で病徴と感染植物が異なるエンドウヒゲナガアブラムシ媒介性わい化系統 (SbDV-DP) と考えられた (本多ら, 1999)。

以上の成果をまとめて、これまで日本国内で確認された媒介虫と病徴・感染植物が異なる4系統のSbDVについて整理したものが表-1である。

媒介虫が異なるSbDV系統は従来のポリクローナル抗体を使用した酵素結合抗体法 (ELISA) では判別できないため、御子柴ら (1994) はSbDV-YSとSbDV-YPにそれぞれ特異的に反応するモノクローナル抗体 (MAb) を新たに開発した。これらのMAbを使用して岩手県盛岡市東北農業試験場のダイズ圃場で発生したわい化病発病株のウイルス系統を検定したところ、発病株の60%以上はYP系統で、YS系統は30%以下であった。MAbでは判別できないSbDV感染株もわずかながら認められた (本多ら, 1996)。また全国各地から得られたわい化症状ダイズ株についてMAbで検定した結果、YSに陽性の反応は岩手県北部と青森県、北海道の株からのみ得られ、逆にそれ以南の地帯ではYPに陽性の反応のみが得られた (御子柴ら, 1995) (図-2)。媒介虫のジャガイモヒゲナガアブラムシとエンドウヒゲナガアブラムシは北海道から九州まで広く分布しているにもかかわらず、媒介虫が異なるウイルス系統がこのように南北に棲み分けて分布する原因はまだ明らかではない。



図-2 媒介虫が異なるダイズわい化ウイルス (SbDV) 2系統の発生分布 (御子柴ら, 1995より作図)

ウイルスと媒介虫の相互関係の面から見ても興味深い現象であり、今後の解明が待たれる。なお、現在のところYSとYPに特異的に反応するMAbはそれぞれDSとDPに対しても反応するため (本多ら, 未発表)、媒介虫が共通するウイルス系統についてはMAbを使用したELISAで判別することはできない。

II 海外で発生する SbDV の系統と媒介虫

オーストラリアとニュージーランドで1960年代から発生した Subterranean clover red leaf virus (SCRLV) は血清学的に SbDV と同一であり、寄主範囲や媒介者特異性も良く似ていることから SbDV の系統と見なされることになった (ASHBY and JOHNSTONE, 1985)。

両国において SbDV の最も重要な媒介虫はジャガイモヒゲナガアブラムシであるが、シクラメンコブアブラムシ *Neomyzus circumflexus* も媒介可能である。またニュージーランドではエンドウヒゲナガアブラムシとチューリップヒゲナガアブラムシ *Macrosiphum euphorbiae* の二種もウイルスを媒介する。日本のわい化系統や黄化系統と同様、ウイルス分離株によってオランダフウロ、アルファルファ、ギシギシ、アカクロバ等の植物に対する感染性が異なる (JOHNSTONE and McLEAN, 1987)。

アメリカでも1980年代に SbDV と極めて近縁なルテオウイルスがマメ科牧草から発見され、現在ではカリフォルニアと東部および東南部の諸州に広く分布しており、同じく SbDV の系統と考えられている (DAMSTEEGT et al., 1995)。アメリカの SbDV はエンドウヒゲナガアブラムシとモモアカアブラムシ *Myzus persicae* によって媒介され、ジャガイモヒゲナガアブラムシでは媒介されない。SbDV を吸汁させたアブラムシの微細組織学的な検討から、SbDV を媒介しない種類のアブラムシであってもウイルスは後腸から血体液へと取り込まれ、唾液附属腺の基底層と細胞膜の部分で選別されていることが示唆されている (GILDOW et al., 2000)。

上記以外の地域での SbDV の発生事例としては、シリアでレンズマメへの感染が報告されている (MAKKOUK et al., 1997)。

SbDV の存在が最も早く報告された日本とオーストラリアでも、発病が記録され始めたのは第2次世界大戦後であり、SbDV の発生起源は今のところ明らかではない。これまでのところ中国大陸や南米では SbDV の分

布は報告されていないが、今後の分布拡大について注視する必要がある。

III ウイルスゲノムの解析と系統間比較

SbDV のウイルスゲノムはオーストラリア分離株で最初に解析され、全ゲノム RNA は5861塩基からなり、五つの翻訳読み取り枠 (ORF) によって構成されることが報告された (RATHIJEN et al., 1994)。最近寺内らによって日本国内で発生が確認された SbDV 4系統のゲノムが解析され、YS は5853塩基、YP は5841塩基、DS と DP は5708塩基のゲノム RNA を持つことが明らかにされた (寺内ら, 1999 ab)。4系統のゲノムはオーストラリア分離株と同様に五つの ORF から成り、DS と DP (わい化系統) のゲノムは YS と YP (黄化系統) に比べて130塩基以上短く、塩基数の違いは両末端非翻訳領域と ORF 5 で顕著であった (図-3)。各 ORF および非翻訳領域について塩基配列および推定されるアミノ酸配列を比較すると、すべての ORF について同じ病徴型系統間 (DS と DP あるいは YS と YP) の相同性が、異なる病徴型系統間 (DS・DP と YS・YP) の値より高くなった。ところが、アブラムシ媒介性に関与すると考えられているリードスルードメイン (ORF 5) の N 末端側 (261 アミノ酸残基) の領域では、同じアブラムシ媒介性系統間 (YS と DS あるいは YP と DP) の相同性が、異なるアブラムシ媒介性系統間 (YS と YP あるいは DS と DP) のものより高い値を示し (寺内ら, 1999 b; 寺内・兼松, 2000)、アブラムシ媒介性・病徴型とゲノム情報の系統間差が見事に一致する結果が得られた。

SbDV ウイルスゲノムの解析が進んだことから、今後は異なる病徴型系統間の塩基配列の違いを利用したプライマーの設計と RT-PCR 法の利用などにより、ELISA では困難であったわい化系統と黄化系統の診断が可能になると期待されている。また、これまでウイルスゲノムに関する情報が乏しかった SbDV について詳細な解析

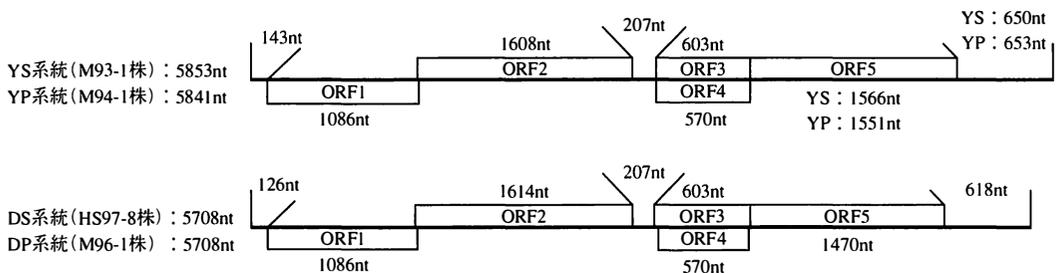


図-3 SbDV 4系統のゲノム構造 (寺内・兼松, 2000)

が行われたことにより、SbDV の分類学的な位置づけが可能になった。近いうちに SbDV を含む新しい属の提案がなされる予定と聞いている。

IV 媒介アブラムシからのウイルス検出とその応用

ダイズわい化病の防除に当たっては、浸透性殺虫剤の播種時土壌混和によってジャガイモヒゲナガアブラムシの増殖を抑え、圃場内での二次感染を防ぐことにより一定の効果が得られる（玉田，1975；柳田ら，1978）。しかし北海道十勝地方などでは、わい化病の感染率は土壌施用した浸透性殺虫剤の効果が出ない発芽初期に飛来した保毒虫による一次感染によって決められており、これを防除するためには殺虫剤の茎葉散布が必要となる（大久保・花田，1992）。ダイズ圃場に飛来する保毒虫数は場所や年次によって変化すると予想され、発芽初期の茎葉散布が常に必要なわけではない。したがって圃場に飛び込む保毒虫数を把握し、わい化病の発病程度を事前に予測することができれば、無駄な殺虫剤散布を減らし、農家の負担と環境に対する負荷を軽減することが可能になる。このようなわい化病の発病予測技術を確立する一環として、野外で捕獲したアブラムシから ELISA で SbDV を検出する技術を開発した（御子柴・本多，2000）。今回開発した検出法のアブラムシ試料調製手順を図-4 に示した。虫体磨砕液を有機溶媒で処理することにより MAb を使用した TAS-ELISA での検出感度（試料の吸光度値）が高まり、アブラムシ 1 個体から SbDV の有無を検出することが容易となった（表-2）。なおこの方法は虫体内のウイルスの有無を検出するだけであり、媒介能力を評価するものではない。

この検出法で調査した 1999 年北海道芽室町におけるジャガイモヒゲナガアブラムシの SbDV 保毒虫数を表-3 に示した。6 月にダイズの苗トラップで捕獲されたジャガイモヒゲナガアブラムシ有翅虫は 57 個体で、そのうち 20 個体（35.1%）から SbDV が検出された。アブラムシの捕獲と同時に SbDV の感染時期を調べるため、ダイズ苗（55～60 株）を 5 日おきに野外へ放置したが、6 月に放置した計 348 株のダイズ苗のうち 5 株が SbDV に感染した。一方、7 月には同じ苗トラップで 426 個体のアブラムシ有翅虫が捕獲されたが、ウイルス保毒虫はわずか 2 個体（0.4%）で、5 日おきに放置した計 346 株のダイズ苗でもウイルス感染は全く認められなかった。これらの結果から、芽室町における SbDV の感染は 6 月以前に起きること、捕獲されたアブラムシ個体数と保毒虫数は必ずしも比例せず、黄色水盤などでアブラ

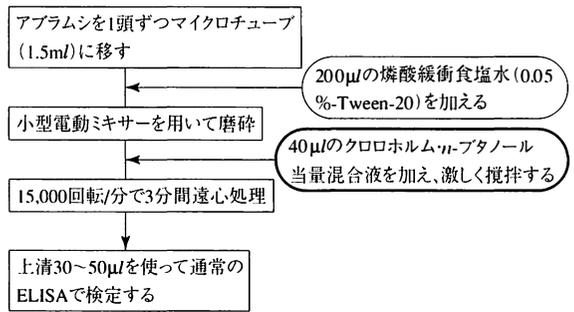


図-4 アブラムシ虫体からウイルスを検出するための試料調製手順（御子柴・本多，2000 より作図）

表-2 ジャガイモヒゲナガアブラムシ磨砕液に対する有機溶媒処理の影響（御子柴・本多，2000）

有機溶媒処理	吸光度値 (A 405 nm) ^{a)}	
	ウイルス保毒虫 ^{b)}	無毒虫
クロロホルム +η-ブタノール	0.587(0.301-0.913) ^{c)}	0.012(0.010-0.014)
クロロホルム	0.470(0.100-0.955)	0.020(0.011-0.045)
無処理	0.242(0.107-0.426)	0.021(0.012-0.038)

^{a)}：基質投入 2.5 時間後に測定した。^{b)}：SbDV-YS 系統感染ダイズ葉で 3 日間吸汁させた 2 齢虫を 1 試料あたり 1 頭、10 試料を提供した。^{c)}：かっこ内は最低値および最高値。

表-3 1999 年に北海道芽室町で調査したジャガイモヒゲナガアブラムシの保毒虫数（道立十勝農業試験場と農業研究センターの共同研究による調査結果）

調査時期	捕獲 アブラムシ数	ウイルス 保毒虫数 (%)	放置ダイズ苗の
			感染状況 ^{a)} (SbDA 感染株数/ 放置苗の総数)
6 月 (5/31～6/28)	57	20 (35.1)	5/348
7 月 (6/28～7/27)	426	2 (0.4)	0/346

^{a)}：5 日おきに初生葉展開期のダイズ苗 55～60 株を放置し、回収後温室で栽培して SbDV 感染の有無を調べた。

ムシ個体数を調査してもわい化病的確な発病予測は困難であることがわかった。今後はわい化病の発生程度が異なる複数の地点で引き続きアブラムシの保毒状況を調査し、発病予測技術を確認するための基礎データを収集する予定である。

おわりに

媒介虫が異なる SbDV 系統の発見によって、東北地方以南での SbDV によるダイズわい化病の媒介機構が

明らかになりつつある。また海外におけるSbDVの分布拡大と新たな媒介虫の発見は、今後日本国内で新しいウイルス系統や媒介虫が発見される可能性を示唆している。SbDVのゲノム解析は、ウイルスの媒介虫特異性と病徴発現機構を解明する手がかりを提供するとともに、RT-PCRなどによる新たなウイルス検出手法を開発する基礎となるであろう。こうした基礎的な知見の蓄積により、よりの確なわい化病の発病予測技術と効果的な防除体系の確立が可能になると考えている。実際の防除体系確立に当たっては、抵抗性品種の導入や播種期の移動、アブラムシ忌避資材の活用、必要に応じた殺虫剤の散布など、数多くの防除技術を合理的に組み合わせることが求められており解決すべき課題は多い。今後ともわい化病を含めたダイズ病害虫の総合防除を目標に研究を進めていきたい。

引用文献

- 1) ASHBY, J. W. and G. R. JOHNSTONE (1985): Australasian Plant Pathology 14: 2~7.
- 2) DAMSTERT, V. D. et al. (1990): Plant disease 74: 992~995.
- 3) ——— (1995): ibid. 79: 48~50.
- 4) GILDOW, F. E. et al. (2000): J. Phytopathology 148: 333~342.
- 5) 本多健一郎ら (1996): 北日本病虫研報 47: 48~51.
- 6) ——— (1997): 同上 48: 215.
- 7) ——— (1999): 日植病報 65: 387~388.
- 8) JOHNSTONE, G. R. and G. D. McLEAN (1987): Ann. appl. biol. 110: 421~440.
- 9) MAKKOUK, K. M. et al. (1997): Phytopathol. Mediterr. 36: 135~144.
- 10) 御子柴義郎ら (1990): 北日本病虫研報 41: 58~59.
- 11) ——— (1991): 日植病報 57: 448.
- 12) ——— (1994): 同上 60: 395.
- 13) ——— (1995): 同上 61: 276.
- 14) 御子柴義郎・本多健一郎 (2000): 北日本病虫研報 51: 44~46.
- 15) 大久保利道・花田 勉 (1992): 同上 43: 54~55.
- 16) RATIJEN, J. P. et al. (1994): Virology 198: 671~679.
- 17) 佐野義孝・小島 誠 (1996): 植物防疫 50: 312~315.
- 18) 玉田哲男ら (1969): 日植病報 35: 282~285.
- 19) ——— (1975): 北海道立農試報告 25: 1~144.
- 20) 寺内英貴ら (1999 a): 日植病報 65: 389.
- 21) ——— (1999 b): 同上 65: 669~670.
- 22) 寺内英貴・兼松誠司 (2000): 東北地方における植物病理学のフロントライン, 日本植物病理学会東北部会創立35周年記念誌刊行会, 仙台, pp. 287~290.
- 23) 柳田雅芳ら (1978): 青森畑園試研報 3: 1~18.

発行図書

農薬散布技術

同書編集委員会 編 A5判 本文310頁

定価 3,150 円税込み (本体 3,000 円) 送料 310 円

農薬の散布技術に関する基礎的、共通的、作物別、施設内、航空機を利用した場合等での実際的な処理方法を解説したガイドブックです。最新技術については項目別に解説を付記し、巻末には名簿・索引も収録されており、農業大学校・農業高校の参考書としても利用できます。

お申し込みは直接当協会へ、前金 (現金書留・郵便振替) で申し込むか、お近くの書店でお取り寄せ下さい。
社団法人 日本植物防疫協会 出版情報グループ 〒170-8484 東京都豊島区駒込 1-43-11

郵便振替口座 00110-7-177867 TEL(03)3944-1561(代) FAX(03)3944-2103 メール: order@jppa.or.jp

発行図書

農薬科学用語事典

穴戸 孝 他編 A5判 本文374頁

定価 7,646 円税込み (本体 7,282 円) 送料 340 円

農薬の主要な分類名と作用機構・特性、剤型、散布法、分析法、安全性、病害虫・雑草防除、農薬バイオテクノロジー、関係法令などの2,500語以上の用語について、意味の解説・英訳・同義語を掲載。付録には、農薬の分類や規格、農薬の規制や基準、各種の単位と換算表、国内外の関係機関の名称、英語索引などを収録した農薬に関する辞典です。

お申し込みは直接当協会へ、前金 (現金書留・郵便振替) で申し込むか、お近くの書店でお取り寄せ下さい。
社団法人 日本植物防疫協会 出版情報グループ 〒170-8484 東京都豊島区駒込 1-43-11

郵便振替口座 00110-7-177867 TEL(03)3944-1561(代) FAX(03)3944-2103 メール: order@jppa.or.jp