

ソラマメより分離されたインゲンマメ黄斑モザイクウイルス (BYMV) の性状と栽培条件の違いが種子伝染率におよぼす影響

笹谷孝英・岩崎真人・山本孝彦
(四国農業試験場)

Some properties of bean yellow mosaic virus (BYMV) isolated from broad bean (*Vicia faba*) and seed-transmission of BYMV in broad bean. by Takahide SASAYA, Mabito IWASAKI and Takashi YAMAMOTO. (Shikoku National Agricultural Experiment Station, Zentsuji, Kagawa 765)

Two isolates of bean yellow mosaic virus (BYMV), BYMV 90-2 isolated from a naturally infected broad bean plant (*Vicia faba*) showing mild mosaic symptoms, and BYMV 90-3 isolated from seeds collected of broad bean plants naturally infected in the field, were identified as BYMV-B in terms of their host ranges, particle morphology and serological relationships with other isolates of BYMV and clover yellow vein virus (CYVV). Seedlings of twelve broad bean varieties were inoculated with BYMV 90-2 and BYMV 90-3 in greenhouse trials or field trials, and the seed-transmissibility in greenhouse trials was compared with that in field trials. The seed-transmission rates of BYMV 90-2 in field trials was usually higher than that in greenhouse trials. However the same tendency was not observed in the case of BYMV 90-3. The seed-transmissibility varied depending on the varieties of the plant-growing conditions (in the greenhouse or in the field).

緒 言

ソラマメは冬作物として、四国地域の瀬戸内沿岸で古くから栽培されている。特に、愛媛県松山市周辺では明治時代以前から栽培されており、古い歴史を持った特産作物である。一方、香川県においては地域特産物である「しょうゆ豆」の原料であり、香川県全域で栽培されている。ソラマメの用途は製菓、しょうゆ豆、味噌、醤油などの加工用原料に加え、最近では未熟豆を利用する野菜としての需要も伸びてきている。

しかし、このソラマメも昭和40年代頃よりウイルス病の発生が問題となり、主産地の多くで、生産の減少あるいは生産の放棄が余儀なくされてき

た。近年においてもウイルス病の発生は多く、2~3月ごろよりえそ、モザイク、萎縮といった症状の発生が認められ、4~5月にはほとんどのソラマメ株でこのような症状が確認される。これらの症状を示した株より病原ウイルスを分離すると、ソラマメウルトウイルス (BBWV)、ソラマメえそモザイクウイルス (BBNV)、インゲンマメ黄斑モザイクウイルス (BYMV)、クローバ葉脈黄化ウイルス (CYVV)、カボチャモザイクウイルス (WMV 2) などが分離され、特に、BYMVが多く分離される (笹谷ら; 1992)。

BYMVはPotyvirusグループに属し、マメ科植物を中心にアヤメ科、アカザ科、ナス科植物に感染を示す。また、寄生性の違いにより、普通系統、

ソラマメモザイク系統およびエンドウモザイク系統に分けられている(井上, 1964; 井上, 1968)。BYMVはエンドウ, ソラマメ, シロクロバ, 黄色ルーピンおよび白ルーピンで数パーセントではあるが種子伝染することが判明しており(Bos, 1970), ソラマメ圃場では種子伝染がBYMV蔓延の1次伝染源として重要である(KAISER, 1973; 田中, 1966; SASAYA et al., 1993)。そこで, 本実験ではウイルス症状を示したソラマメ株より分離したBYMV, およびソラマメの種子伝染株より分離したBYMVについて性状を明らかにした。また, ソラマメの栽培条件を, 圃場栽培とガラス室内栽培と変えた時のBYMVの種子伝染率の違いも検討した。

材料および方法

ウイルス

本実験ではBYMVの2分離株, BYMV 90-2 およびBYMV 90-3を供試した。BYMV 90-2は1990年5月香川県坂出市の軽いモザイク症状を示したソラマメ株より分離した。BYMV 90-3は1990年度松山産ソラマメ種子(品種: 清水早生)の種子伝染株から分離した。両分離株ともアカザ(*Chenopodium amaranticolor*)で3回局部病斑分離後, ソラマメ(品種: 清水早生)で増殖して実験に供試した。

宿主範囲

BYMV 90-2あるいはBYMV 90-3感染ソラマメ葉を0.1 Mリン酸緩衝液(pH 7.2)を加え磨砕し, 常法にしたがいカーボランダムを用い数種植物の完全展開葉に接種し, 1週間後に接種葉, 2週間後には上位葉の病徴を観察した。病徴の観察されなかったものはアカザに戻し接種をおこない, ウイルス感染の有無を確認した。本接種試験は20~30°Cの温度制御温室でおこない, 5月中旬から9月中旬までは寒冷紗被覆をおこなった。

ウイルス粒子の電子顕微鏡観察

BYMV 90-2あるいはBYMV 90-3感染ソラマメ葉を2%リンタングステン酸(pH 7.0)によってネガティブ染色し, ウイルス粒子を電子顕微鏡観察した。

粗汁液中の安定性

BYMV 90-2あるいはBYMV 90-3の発病ソラ

マメ葉粗汁液を以下に示した処理後, アカザの完全展開葉に接種して3葉の病斑数を測定した。希釈限界試験は0.1 Mリン酸緩衝液(pH 7.2)で 10^2 ~ 10^6 倍まで5段階希釈した。不活性化温度試験は0.1 Mリン酸緩衝液(pH 7.2)で10倍希釈した粗汁液を, 40~65°Cまで5°C間隔で設定した湯煎中で10分間処理した。保存限界試験は0.1 Mリン酸緩衝液(pH 7.2)で10倍希釈した粗汁液を室温で0, 1, 3, 5, 7, 10, 15日間保存した。

ウイルスの純化および抗血清の作製

BYMV 90-2の純化は, Uyeda et al. (1975)の方法を一部改変しておこなった。すなわち, BYMV 90-2感染ソラマメ葉を3倍容の0.05 M $\text{Na}_2\text{-EDTA}$, 0.5%メルカプトエタノールを含む0.1 Mトリス緩衝液(pH 7.0)を加え磨砕し, 2重のガーゼで搾汁後, 1/2倍容の四塩化炭素で3分間清澄化した。清澄化後, 遠心分離(1,000 xg, 10分間)し, 上清を取り, 2% Triton-X および4%ポリエチレングリコール(#6000)を加え, 4°Cで20分間攪拌, 40分間静置後, 遠心分離(4,000 xg, 10分間)した。その沈澱を0.5 M尿素加用0.01 Mリン酸緩衝液(pH 7.4)に懸濁させ, それを2回分画遠心後(10,000 xg, 10分間と108,500 xg, 90分間), シュークロス密度勾配遠心分離(74,700 xgで120分間)した。

BYMV 90-2抗血清は純化ウイルス(合計13.4 mg/頭)を家兎に2週間間隔で3回, それぞれ等量のFreund's complete Adjuvantを加えて筋肉注射し, 更に2回1週間間隔で静脈注射し, 最後の注射から1週間後に全採血により得た。作製した抗血清の力価は重層法で1/258であった。

血清試験

寒天ゲル内拡散法は0.01 Mリン酸緩衝液(pH 7.8)に, 0.85%塩化ナトリウム, 0.04%アジ化ナトリウムを加えた0.85%アガロースゲル(agar-noble DIFCO)を用いた。抗原としてはBYMV 90-2, BYMV 90-3, および大阪府立大学より分離していただいたBYMV-O(BH-8), BYMV-P(P242), BYMV-B(V124)(井上: 1968)の純化試料($A_{260} = 0.48$)に0.5%になるようにラウリル硫酸ナトリウムを加えたものを用い, 抗体はBYMV 90-2抗血清の2倍希釈液を用いた。また, 1ウエル当りの抗原および抗体は40 μl とし, 反

応は4℃で3日間行った。

免疫電子顕微鏡法におけるデコレーション法は、まずBYMV 90-2, BYMV 90-3, BYMV-0 (BH-8), BYMV-P(P242), BYMV-B(V124), および, CYVVであるBYMV-N(P180) (井上, 1968), CYVV-Cal.35 (Chun et al., 1990) のソラマメ感染葉粗汁液にグリッドを数分間浮かべ、0.1 Mリン酸緩衝液で洗浄後、128, 256, 512, 1,024 倍に希釈したBYMV 90-2 抗血清液に5分間のせ、リン酸緩衝液で洗浄後、2%リンタングステン酸 (pH7.0) 染色し電子顕微鏡観察した。

酵素結合抗体法 (ELISA法) はClark and Adams (1977) の方法にしたがい、r-グロブリン濃度は2.5 $\mu\text{g}/\text{ml}$, Conjugateは1/400希釈とし、r-グロブリンのコーティングは37℃で4時間、試料の添加は4℃で1晩、Conjugateの添加は37℃で4時間とした。発色は基質添加後25℃で1時間静置し、5倍に希釈して波長405nmのオートリーダーで測定し、吸光度が0.1以上をウイルス感染とした。また、本法では 10^4 倍希釈までのBYMV感染ソラマメ葉でウイルスが検出可能であった。

ソラマメの栽培条件の違いがBYMVの種子伝染率におよぼす影響

ソラマメ12品種 (房州早生, 大島在来, さぬき長莢, こんびら長莢, ロンググリーン, 打越一寸, お多福, 松島一寸, 芭蕉成一寸, 仁徳一寸, 清水早生, 陵西一寸) を用い、11月上旬ガラス室内 (実験中は窓を開放) に各品種のソラマメを播種した。12月中旬葉が2~3枚展開した時に、BYMV 90-2あるいはBYMV 90-3または緩衝液をカーボランダムを用いて接種した。12月下旬上位葉に病徴が確認された後に、タフベルで被覆した圃場にBYMV 90-2あるいはBYMV 90-3 接種または緩衝液接種ソラマメ実生1品種当り10株を畦幅75cm, 株間25cmで定植し、アブラムシ防除のため1,000倍希釈したエストック乳剤を2週間おきに散布した。また、タフベル被覆は開花がほぼ完了する4月中旬までおこなった。

一方、同様にBYMV 90-2あるいはBYMV 90-3 または緩衝液を接種したソラマメ実生1品種当り10株を8号鉢に2本植えて植え、収穫期の6月上旬までガラス室内で栽培した。ソラマメ種子は

莢が若干褐色になったときに収穫し、実験に供するまで4℃で保存した。

BYMVの種子伝染率を測定するため、ソラマメ種子を20~30℃の温度制御温室に播種した。葉が3~4枚展開したときに、モザイクなどのウイルス症状を観察し、ウイルス症の観察された株はELISA法によりウイルス感染を確認した。また、無病徴感染の有無を確認するため、打越一寸および清水早生の全株についてもELISA法をおこなった。

結 果

宿主範囲

BYMV 90-2およびBYMV 90-3を10科26種の植物に汁液接種したところ、宿主範囲および病徴において両分離株で大きな違いはなかったが、数種の植物で違いが観察された。センニチコウにおいてはBYMV 90-2は局部感染したが、BYMV 90-3は感染が認められなかった。また、BYMV 90-2はアカザに全身感染したが、BYMV 90-3は局部感染であった。しかし、両ウイルスとも宿主範囲はそれほど広くなく、BYMV 90-2は3科12種、BYMV 90-3は2科9種の植物に感染し、特に、マメ科植物に多く感染が認められた (第1表)。

ウイルス粒子の形態と大きさ

両ウイルスともPotyvirus特有の長さが750nmのひも状の形態をしていた (第1図)。

粗汁液中の安定性

BYMV 90-2およびBYMV 90-3の希釈限界は共に $10^4 \sim 5 \times 10^5$, 不活化温度はBYMV 90-2が55~60℃, BYMV 90-3は60~65℃であった。また、保存限界はBYMV 90-2は5~7日間、BYMV 90-3は7~10日間であった。

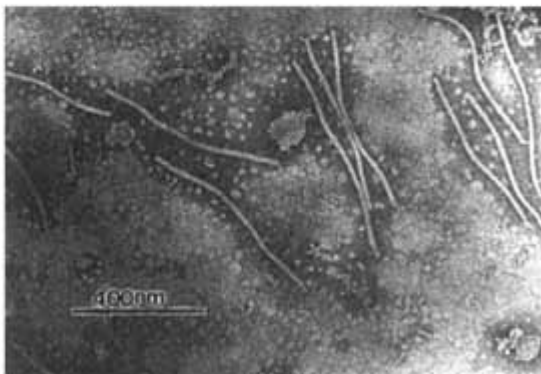
血清試験

寒天ゲル内拡散法によりBYMV 90-2の抗血清は、BYMV-0(BH-8), BYMV-P(P242), BYMV-B(V124), および、BYMV 90-3と強く反応した。しかし、BYMV 90-2はBYMV-0およびBYMV-Pと沈降線にスパーを生じたが、BYMV-BおよびBYMV 90-3は沈降線は融合した (第2図)。次に、免疫電子顕微鏡法により、BYMVおよびCYVVの各分離株と4段階に希釈したBYMV

第1表 BYMV 90-2およびBYMV 90-3の宿主範囲の比較

植物名(品種名)	病 徴	
	BYMV 90-2	BYMV 90-3
アブラナ科		
ウリ科		
ナス科		
ヒユ科		
アカザ科		
ザクロソウ科		
キク科		
ヒルガオ科		
イネ科		
マメ科		
ハクサイ(耐病六十日)	-/-	-/-
キュウリ(相模半白節成)	-/-	-/-
カボチャ(ラーシボンキン)	-/-	-/-
タバコ(Xanthi-nc)	-/-	-/-
グルチノーザ	-/-	-/-
トマト(福寿2号)	-/-	-/-
シロザ	CS/-	(CS)/-
アカザ	CS/CS, M, Vc	(CS)/-
センニチコウ	0/-	-/-
ツルナ	-/-	-/-
ヒヤクニチソウ	-/-	-/-
アサガオ	-/-	-/-
トウモロコシ	-/-	-/-
インゲンマメ(トップクローブ)	CS/-	(CS)/-
インゲンマメ(本令時)	CS/CS, M	CS/CS, M
エンドウ(30日絹莢, 赤花絹莢)	0/CS, M, Vb	0/CS, M, Vb
エンドウ(Perfection, Wisconsin-perfection)	-/-	-/-
ソラマメ(清水早生, 打越一寸)	0/M, Vc	0/M, Vc
ササゲ(黒種三尺大長)	-/-	-/-
アズキ(大納言)	0/-	-/-
ダイズ	-/-	-/-
アカクローバ	-/-	-/-
シロクローバ	0/-	-/-
クリムソクローバ	0/M, Vc	0/M, Vc
コモンベッチ	0/0	0/0
レンゲ	0/M, R	0/M
スイートピー	0/(Vb)	0/(Vb)
アルファアルファ	-/-	-/-

注) 接種葉/上位葉, CS; 退緑斑点, M; モザイク, Vb; 葉脈緑帯, Vc; 葉脈透化, R; ロゼット, (); 弱い反応, 0; 無病徴感染, -; 非感染



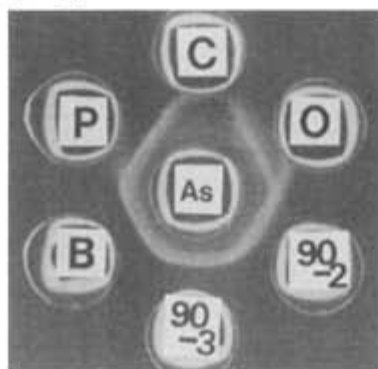
第1図 BYMV 90-2 感染ソラマメ葉のネガティブ染色によるウイルス粒子の電子顕微鏡観察 Bar=400nm

90-2の抗血清の反応を調べたところ, BYMV 90-2の抗血清は各希釈段階で各BYMVおよびCYVV分離株と反応したが, BYMV分離株の方がCYVV分離株よりも強く反応した(第2表, 第3図)。

第2表 抗BYMV 90-2血清による免疫電子顕微鏡法を用いた各BYMVおよびCYVV分離株との血清関係

分離株	BYMV 90-2抗血清の希釈倍率 ^{a)}			
	128	256	512	1024
BYMV 90-2	+++	+++	+++	++
BYMV 90-3	+++	+++	++	+
BYMV-O(BH-8)	++	++	++	+
BYMV-P(P242)	+++	+++	++	+
BYMV-B(V124)	+++	+++	+++	+
BYMV-N(P180) ^{b)}	++	++	+	-
CYVV-Cal. 35	++	++	+	-

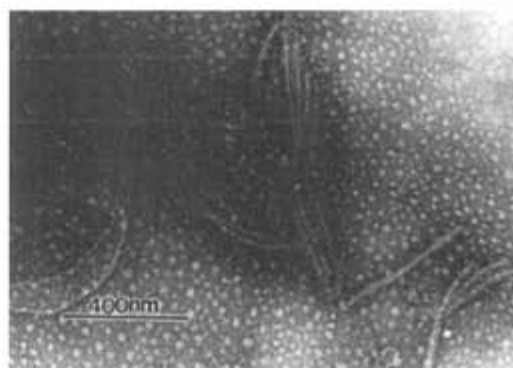
- a) +++, ++, +, -は反応の強さにより4段階にわけ、+++は強い反応、+は弱い反応、-は反応なしを示した。
 b) BYMV-N(P180)は井上(1968)によりBYMVのえそ系統と分類されたが、現在はCYVVとされている。



第2図 BYMV 90-2抗血清を用いた寒天ゲル内拡散法による血清反応試験
 As; BYMV 90-2抗血清, C; リン酸緩衝液 (pH7.2), O; BYMV-O(BH-8), 90-2; BYMV 90-2, 90-3; BYMV 90-3, B; BYMV-B(V124), P; BYMV-P(P242)

ソラマメの栽培条件の違いがBYMVの種子伝染率におよぼす影響

ソラマメを圃場栽培とガラス室内栽培と栽培条件を変えたときのBYMVの種子伝染率を検討した。第3表に各品種の開花時期を示したが、お多福以外で、開花開始時期が圃場栽培条件よりガラス室内栽培条件の方で数日から1ヶ月早まる傾向があり、開花終了時期もガラス室内栽培条件の方が早い傾向がうかがわれた。また、'92年2月14日から2月18日、2月24日から2月28日および5月5日から5月10日までの午後1時のガラス室



第3図 BYMV 90-2抗血清を用いたBYMV 90-2感染ソラマメ葉の免疫電子顕微鏡観察
 Bar = 400nm

第3表 ガラス室内および圃場栽培条件下におけるソラマメ12品種の開花時期

品種名	ガラス室内栽培	圃場栽培
房州早生	3/12~4/24	3/15~5/7
大鳥在来	2/14~4/24	3/15~5/7
さぬき長莢	3/4~4/22	3/25~5/7
こんびら長莢	3/4~4/24	3/18~5/9
ロンググリーン	1/30~4/24	2/20~4/29
打越一寸	3/12~4/26	3/18~5/7
お多福	3/18~4/26	3/18~5/9
松島一寸	3/12~4/26	3/25~5/1
芭蕉成一寸	3/13~4/26	3/25~5/7
仁徳一寸	3/12~4/26	3/18~5/1
清水早生	3/12~4/24	3/18~5/7
陵西一寸	3/12~4/22	3/25~5/1

注) 調査は1991年に行った。

および圃場の気温の違いを測定したが、ガラス室内の方が圃場よりも約3℃高い傾向が認められた。次に、ガラス室内栽培条件と圃場栽培条件と栽培条件を変えたときのBYMVの種子伝染率の違いを検討した(第4表、第5表)。その結果、種子伝染によりウイルス感染したソラマメ実生はすべての展開葉に明瞭なモザイクが観察され、全品種において健全株とは明確に区別できた。また、このようなモザイク症の観察された実生では電子顕微鏡観察によりひも状ウイルスが観察され、BYMV 90-2抗血清を用いたELISA法では反応が認められた。一方、無病感染の有無を確認するために打越一寸および清水早生の全株についてELISA法を

第4表 栽培条件の違いがBYMV 90-2の種子伝染率におよぼす影響

品 種 名	ガラス室内栽培		圃 場 栽 培 ^{a)}	
	調査個体数	BYMV検出個体数 ^{b)}	調査個体数	BYMV検出個体数
房州早生	152	0(0.0) ^{c)}	284	2(0.7)
大島在来	200	0(0.0)	231	18(7.8)
さぬき長莢	160	1(0.6)	187	10(5.4)
こんびら長莢	138	1(0.7)	120	4(3.3)
ロンググリーン	94	0(0.0)	248	0(0.0)
打越一寸	127	1(0.8)	131	1(0.8)
お多福	103	0(0.0)	229	0(0.0)
松島一寸	85	1(1.2)	70	1(1.4)
芭蕉成一寸	117	2(1.7)	101	6(5.9)
仁徳一寸	134	4(3.0)	99	2(2.0)
清水早生	89	1(1.1)	76	7(9.2)
陵西一寸	150	6(4.0)	110	3(2.7)

a) Sasaya et al. (1993) より再掲。

b) ウイルスはELISA法によって検出した。

c) カッコ内に種子伝染率を示した。

第5表 栽培条件の違いがBYMV 90-3の種子伝染率におよぼす影響

品 種 名	ガラス室内栽培		圃 場 栽 培 ^{a)}	
	調査個体数	BYMV検出個体数 ^{b)}	調査個体数	BYMV検出個体数
房州早生	209	0(0.0) ^{c)}	214	0(0.0)
大島在来	212	0(0.0)	212	0(0.0)
さぬき長莢	164	2(1.2)	148	0(0.0)
こんびら長莢	147	0(0.0)	223	3(1.4)
ロンググリーン	156	3(1.9)	127	3(2.4)
打越一寸	134	0(0.0)	105	0(0.0)
お多福	135	0(0.0)	194	0(0.0)
松島一寸	91	2(2.2)	114	0(0.0)
芭蕉成一寸	122	1(0.8)	74	0(0.0)
仁徳一寸	75	2(2.7)	103	2(1.9)
清水早生	75	2(2.7)	112	3(2.7)
陵西一寸	76	2(2.6)	82	3(3.7)

a) Sasaya et al. (1993) より再掲。

b) ウイルスはELISA法によって検出した。

c) カッコ内に種子伝染率を示した。

おこなったところ無病徴感染は認められなかった。BYMV 90-2においては圃場栽培条件の方がガラス室内栽培条件よりも種子伝染率が高い傾向があった。一方、BYMV 90-3ではあまり顕著な差が観察されず、さぬき長莢、松島一寸などではガラス室内栽培条件の方が種子伝染率が高かったが、こんびら長莢、陵西一寸などは圃場栽培条件の方が種子伝染率が高かった。また、品種によっては

分離株が変わっても栽培条件が変わっても種子伝染率が変化しないものがあったが、ほとんどの場合分離株あるいは栽培条件が変わるとBYMVの種子伝染率も変化した。

考 察

BYMVはPotyvirusグループのウイルスで、世界中で多くの系統が知られている(BARNETT et

al., 1985; BARNETT et al., 1987; JONES & DIACHUN, 1977)。日本ではエビネ、グラジオラス、イリス、クロッカス、スイートピー、ヒオウギ、フリージア、ハウレンソウ、インゲンマメ、エンドウ、ソラマメ、ダイズ、アズキ、シカクマメ、ベッチ類およびクローバ類で発生が確認されており(大木, 1992), 井上(1964, 1968)により寄主植物の病徴の違いで、えそ系統、普通系統、ソラマメモザイク系統およびエンドウモザイク系統の4系統に分けられた。しかし、現在ではえそ系統は宿主植物の反応および他系統との血清関係(奥田ら, 1992)および外被タンパクの配列の相同性(UYEDA et al., 1991)よりクローバ葉脈黄化ウイルス(CYVV)と成っている。今回実験に供試した両分離株とも、ソラマメ、エンドウおよびインゲンマメにえそを生じなく、しかも、インゲンマメの数品種にしか全身感染を示さなかった点や、寒天ゲル内拡散法でソラマメモザイク系統であるBYMV-B(V-124)と沈降線が融合した点で、両分離株とも井上の分類体系上BYMVのソラマメモザイク系統であることが判明した。

約100種以上のウイルスが種子伝染することが判っている(AGRIOS, 1988)が、この種子伝染率は宿主植物、ウイルス系統、感染時期および宿主植物の栽培条件によって0%から100%と変化する。COUCH(1955)は宿主の遺伝子型の違いがレタスマザイクウイルスのレタスにおける種子伝染率を決定する主要な因子となっていることを示した。高橋ら(1980)はダイズモザイクウイルス(SMV)のダイズにおける種子伝染率はSMVの系統およびダイズ品種の違いによって変化することを示し、飯塚(1973)はSMVの感染時期の違いも種子伝染に大きな影響を与えることを示した。また、この種子伝染率は宿主の栽培条件によっても変化する。CROWLEY(1957)は受精前の温度変化により、インゲンマメにおけるインゲンマメモザイクウイルスの種子伝染率が0%から25.4%と変化することを示した。同様なことがSINGHら(1960)およびCROWLEY(1959)により、ムギ斑葉モザイクウイルスおよびインゲンマメ南部モザイクウイルスで確かめられている。BYMVもソラマメで数パーセントではあるが種子伝染することが判って

おり、この種子伝染率はソラマメの品種およびBYMVの分離株の違いで変化する(SASAYA et al.: 1993)。また、本実験では、栽培条件を厳密に制御したわけではないが、圃場およびガラス室とソラマメの栽培条件を変えBYMVの種子伝染率比較したところ、種子伝染率は品種およびウイルス分離株の違い(Sasaya et al.: 1993)だけではなく、宿主の栽培条件によっても大きく変化する。ウイルス株、品種および栽培条件によって決定していることが示唆された。

摘 要

四国地域のウイルス症状を示したソラマメ株(BYMV 90-2)および種子伝染によりウイルス感染したソラマメ実生(BYMV 90-3)よりウイルスを分離し、宿主範囲、電子顕微鏡観察および血清試験により、両ウイルスはBYMVのソラマメモザイク系統に属すウイルスであることが判明した。また、これらのウイルスをソラマメ12品種に接種し、圃場条件およびガラス室内条件と栽培条件を変え種子伝染率を検討したところ、BYMV 90-2では圃場条件の方がガラス室内条件よりも種子伝染率が高くなる傾向がみられたが、BYMV 90-3では品種により変化した。よって、BYMVのソラマメにおける種子伝染率はウイルス分離株および品種の違いのみならず、栽培条件の違いでも変化する事が認められた。

引用文献

- AGRIOS, G. N. (1988) : Plant Pathology. Third Edition. Transmission of Plant Viruses. Academic Press, New York, pp. 640 - 647.
- BARNETT, O. W., BURROWS, P. M., McLAUGHLIN, M. R., SCOTT, S. W. and BAUM, R. H. (1985) : Differentiation of potyviruses of the bean yellow mosaic subgroup. Acta Hort., 164 : 209 - 216.
- BARNETT, O. W., RANDLES, J. W. and BURROWS, P. M. (1987) : Relationships among Australian and North American isolates of bean yellow mosaic potyvirus subgroup. Phytopathology, 77 : 791 - 799.

- BOS, L. (1970) : Bean yellow mosaic virus. C.M.I./A.A.B. Descriptions of Plant Viruses, No.40.
- CHUN, X.B., OHKI, S.T., OSAKI, T. and INOUE, T. (1990) : Clover yellow vein virus and a carlavirus isolated from *Impatiens sultani* in Japan. Ann. Phytopath. Soc. Japan, 56 : 557 - 560.
- CLARK, M.F. and ADAMS, A.N. (1977) : Characteristics of the microplate method of enzyme-linked immunosorbent assay for the detection of plant viruses. J. gen. Virol., 34 : 475 - 483.
- COUCH, H.B. (1955) : Studies on seed transmission of lettuce mosaic virus. Phytopathology, 45 : 63 - 70.
- CROWLEY, N.C. (1957) : Studies on the seed transmission of plant virus diseases. Aust. J. Biol. Sci., 10 : 449 - 464.
- CROWLEY, N.C. (1959) : Studies on the time of embryo infection by seed-transmitted viruses. Virology, 8 : 116 - 123.
- 井上忠男 (1964) : 本邦のマメ科植物に発生するウイルスの種類およびこれらの判別方法, 農学研究, 51 : 103 - 116.
- 井上忠男 (1968) : 本邦のマメ科植物に発生するPVY群ウイルスの寄生性の比較ならびに判別植物によるウイルス検索法, 農学研究, 52 : 11 - 29.
- JONES, R.T. and DIACHUN, S. (1977) : Serologically and biologically distinct bean yellow mosaic virus strains. Phytopathology, 67 : 831 - 838.
- KAISER, W.J. (1973) : Biology of bean yellow mosaic and pea leaf roll viruses affecting *Vicia faba* in Iran. Phytopath. Z., 78 : 253 - 263.
- 奥田誠一・長谷川睦己・夏秋知英・梶 和彦・夏秋啓子・寺中理明 (1992) : 福島県で発生したインゲンマメつる枯病の病原ウイルス (クロール葉脈黄化ウイルス) について, 日植病報, 58 : 298 - 304.
- 大木 理 (1992) : 日本に発生する植物ウイルス
- 一覧, 植物防疫, 特別増刊号, : 17 - 30.
- 笹谷孝英・山本孝彜・岩崎真人 (1992) : 四国地域のソラマメに発生するウイルス病について, 日植病報, 58 : 134 - 135.
- SASAYA, T., IWASAKI, M. and YAMAMOTO, T. : Seed-transmission of bean yellow mosaic virus in broad bean (*Vicia faba*). Ann. Phytopath. Soc. Japan, 59 : 559 - 562.
- SINGH, G.P., ARNY, D.C. and POUND, G.S. (1960) : Studies on the stripe mosaic of barley, including effects of temperature and age of host on disease development and seed infection. Phytopathology, 50 : 290 - 296.
- 高橋幸吉・田中敏夫・飯田 格・津田保昭 (1980) : 日本におけるダイズのウイルス病と病原ウイルスに関する研究, 東北農試研報, 62 : 1 - 130.
- 飯塚典男 (1973) : ダイズにおけるウイルスの種子伝染, 東北農試研報, 46 : 131 - 141.
- 田中 寛 (1966) : 一寸ソラマメ・ウイルス病防除に関する研究 第1報 病原ウイルスの種子保毒及び感染時期について, 大阪農技セ報告, 3 : 53 - 58.
- UYEDA, I., KOJIMA, M. and MURAYAMA, D. (1975) : Purification and serology of bean yellow mosaic virus. Ann. Phytopath. Soc. Japan, 41 : 192 - 203.
- UYEDA, I., TAKAHASHI, T. and SHIKATA, E. (1991) : Relatedness of the nucleotide sequence of the 3'-terminal region of clover yellow vein potyvirus RNA to bean yellow mosaic potyvirus RNA. Intervirology, 32 : 234 - 245.