

# TMV感染による接木トマト台木部のえそ発現 —特にTMV免疫性台木(アカナス)—感受性穂木 (東光-K)の組合せでの発生—<sup>1)</sup>

橘 泰宣・重松喜昭

(愛媛県立果樹試験場) (愛媛県農業試験場)

## 緒 言

果菜類の接木栽培は、本来連作地における土壤病害の防除を目的としている場合が多い。従って、台木として使用されるものは主として土壤病害に強抵抗性、あるいは免疫性のもので穂木と親和性の高いものが選ばれる。アカナス (*Solanum integrifolium*) は、まず主要土壤病害であるナス半枯病 (*Fusarium oxysporum f. melongenae*) に強い抵抗性を有する特徴があり、また、不良環境条件に耐える力が強いことなどから、ナスの台木として一般に利用されている (齊藤 1974)。本県では数年前アカナスを台木としたトマト (東光-K) の接木栽培が一部の地帯で行われたが、これらのトマトに台木部がえそを起こし、終りには萎ちよう枯死する症状が多発した。台木の黒変え死部から病菌の検出を試みたところ、一部の標本から、*Rhizoctonia* 菌が分離されたが、他の標本からは病菌の検出は出来なかった。また台木のえ死部から *Rhizoctonia* 菌が分離された標本にあっても、接木癒合部を境に穂木部からは全く菌が検出できなかった。

一方このような症状のトマトでは、いずれも新葉部にモザイク症状が見出されたため、ウィルスの検定を行ったところ、すべての標本からTMVのトマト系が検出された。そこで、TMVの本症状発現に対する影響を検討した結果、アカナス台接木トマトの台木部えそは、穂木であるトマトがTMVに感染したことによることが明らかとなった。

ここでは、TMVに対する免疫性、あるいは抵抗性程度の異なる数種のナス科植物を選び、これらを穂木および台木に分けて組み合わせ、割接法 (cleft grafting) により接木したものにTMVを接種した結果について、接木部の外観的あるいは組織的な異常の有無、TMVの分布及び炭水化物含量の変動等について報告する。

## 実験材料および方法

### 1. 供試植物および育成方法

トマトは東光-K (TMV gene : +/+), TVR-2 (TMV gene : Tm-2<sup>a</sup>/+) および  
玲光 (TMV gene : Tm, Tm-2<sup>a</sup>, Tm-2<sup>nv</sup>) を使用し、その他ナス (TMV抵抗性), ジルベ  
ーバ (Jirveber, TMV抵抗性), アカナス (*Solanum integrifolium*) を用いた。アカナスは別

1) Stock-necrosis appeared by infecting with TMV in grafted tomato.  
-with special reference to occurrence only in a susceptible scion (tomato var. Toko-K) grafted  
to an immune stock (akanasu, *Solanum integrifolium* POIR.)—  
By Yasunobu TACHIBANA and Yoshiteru SHIGEMATSU.  
Proc. Assoc. Plant Protec. Shikoku, No.14:45-51 (1979)

途にTMVを接種し検定した結果、TMVに対して免疫性であった。以上の植物はすべて播種前に第3 燐酸ソーダ10%液に20分間浸漬し、十分に水洗した後、更にベンレートT水和剤20、200倍液に30分間浸漬した種子をパーミュキュライトに播種し育苗した。育苗後は蒸気殺菌土壌を充填した1/5000a ワグナーポットに移植し、適期に割り接ぎし、完全に癒合活着した後（接木12~14日目）、TMV接種に供した。なお栽培管理はビニール温室内で行った。

## 2. 供試ウイルスおよび接種方法

TMVはトマト（東光-K）から分離したトマト系（重松ら1977）で、生葉を磨碎し、中性燐酸緩衝液（PBS, 0.1M, pH 7.0）で100倍に希釈したものを、-25℃で保存した。これらの汁液は接種時に室温で融解した後、少量のカーボランダム粉（600メッシュ）を加えて、綿球で穂木の基部から第3番目の葉に接種した。

## 3. TMV濃度の測定

TMV接種後所定の期間を経て、測定対象の各部位（葉・茎（穂木部及び台木部）及び根）から生重で2gあてを採取し、PBS（0.1M, pH 7.0）を加えて磨碎し、最終希釈倍数を100倍（g/ml）として、3,000 rpm、10分間遠沈した上清をTMV濃度測定材料とした。TMV濃度は下村ら（1964）、Roberts, D. A.（1964）を参考にして *Nicotiana tabacum var. Xanthi-nc* を用い、対葉法で葉別、株別に5~6葉ずつ組み合わせ、上記材料をカーボランダム法により接種し、7日後に葉面に形成されたLL数（100cm<sup>2</sup>当たり）により表わした。

## 4. 澱粉含量及び澱粉粒の分布

稀薄ヨード、ヨード加里液に検定部位の縦断面及び横断面を浸漬し、肉眼的な変色程度により、また組織切片を同様に染色して澱粉粒の分布を観察した（鈴木ら1965）。

## 5. 可溶性糖の分析

常法により乾燥、粉末とした試料0.2gを径3cmの試験管に秤取し、脱イオン水50mlを加えて室温で120回/分の割合で60分間水平振盪を行って抽出し、得たる液を中性酢酸鉛液で除蛋白後、その一定量についてSomogyi法により直接還元糖を定量した。全糖の定量は、同様にその一定量を取り、等量の4% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>を加え煮沸湯煎中で15分間加熱し、冷却後4%のNaOHで中和し直接還元糖同様にSomogyi法により定量した。全糖としてえた値から前述の直接還元糖量を差引いたものを非還元糖量として表わした。

# 実 験 結 果

## 1. トマト穂（東光-K）-アカナス台におけるTMV感染と癒合部組織のえそ

えそは接木癒合部の台木篩部から始まり、次第に韌皮部→内皮→髓→表皮の各組織に広がった。外観的には接合部の台木表皮がまずえそを起し、次第に地際部まで下向した。台木部のえそが進行するに従い、穂木部（トマト）の髓に空洞化及び水浸状病変部が現われ、後には新葉の萎ちよう、下位葉の黄変脱落を生じた。また台木根部の褐変及び細根脱落が顕著であった。

次に、抵抗性の異なるトマト及びナス科の組合せによる穂木、台木のそれぞれへの影響は第2表のように、感受性穂木-免疫性台木という組合せでのみ、台木部に典型的なえそを生じ、他の抵抗性穂木-免疫性台木あるいは感受性穂木-抵抗性台木の組合せではえそは発現しなかった。ただ東光-TV R-2の組合せでは、TV R-2の根に褐変、東光-ナスの組合せではナスの茎（髓）に

第1表 TMVに感染した東光-K  
(穂) - アカナス (台) における組織えそ

部位	病徴
(東光-穂)	
葉	新葉：モザイク→しおれ 中位葉：黄化→褐色 下位葉：枯死，脱落
茎	髓：空洞化，水浸状病斑
(アカナス台)	
茎	節部→韌皮部・内皮→髓・表皮の順で褐変えそ。導管・形成層・皮層は初期健全だが後枯死する。 表皮・表皮下皮層の外観えそは癒合部から地際に向けて漸次下向する。
根	支根：部分褐変→全体褐変 細根：褐変→脱落

部分的な褐変が観察された。

## 2. TMVの濃度

台木部にえそを生じた東光-K (穂木) - アカナス (台木) の組合せでは，穂木部に著しいTMV量が検出され，また免疫性であるアカナス側にもやや多量のTMVが存在した(第1図，第2図)。しかもアカナス側のTMV濃度は接合部茎20.0 (えそ発現部) > 地際茎15.5 > 根部2.0の順で段階的に分布していた。本組合せにおけるTMVの体内濃度の経時変化は，第3図に示したように，トマト(穂木)では接種6日後以降において増加し始め，その後は急速に加速された。アカナス(台木)ではトマトのTMV濃度の増加が著しい10日目頃から濃度が高まり始めたが，その頃から外観的に台木の表皮えそが進行した。

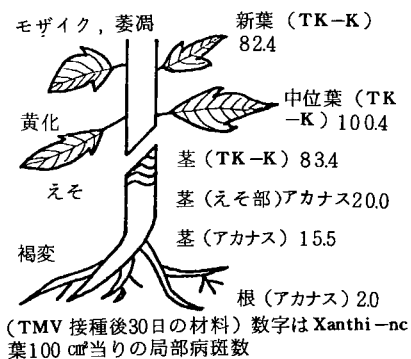
第2表 ナス科植物の接木におけるTMVの影響

穂木	東光-K					TVR-2	玲光	シルベバ	ナス	アカナス
	アカナス	シルベバ	ナス	TVR-2	玲光	アカナス				
台木	アカナス	シルベバ	ナス	TVR-2	玲光	アカナス	アカナス	アカナス	アカナス	アカナス
えそ	萎凋枯死 え死	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ヨード染色										
Swelling接合部	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-

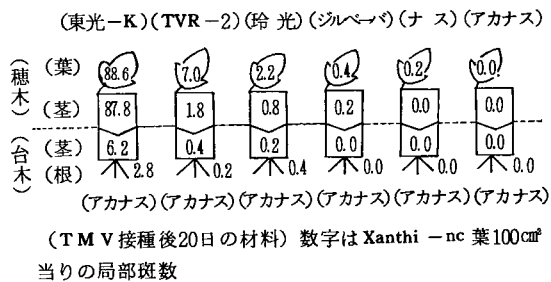
\* 茎部分の異常は認められないが，根部の褐色化が見られる。

\*\* 茎部分の髓でspot状に部分褐変が見られる。

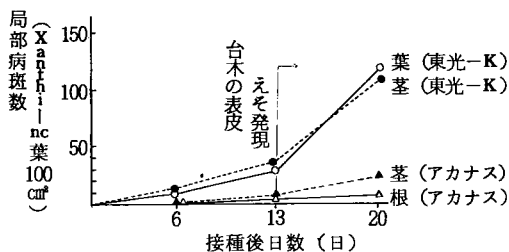
斜線部の分子は穂木を，分母は台木を表わす。



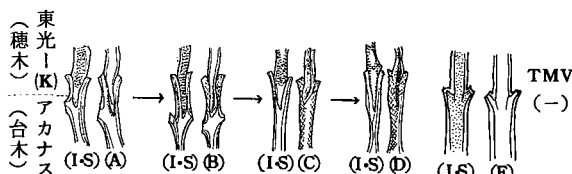
第1図 部位別病徴とTMV濃度



第2図 接木組合せにおけるTMVの体内濃度



第3図 東光-K(穂), アカナス(台)接木におけるTMVの濃度増加



注) I・S = ヨード染色, = でんぷん粒, = えそ死, = 水浸状病斑, A~D = ネクロシス進行程度, E = 健全

第4図 TMVに感染した東光-K(穂) - アカナス(台)におけるえその進行とでんぷん粒分布

第3表 東光-K(穂木) - アカナス(台木)におけるTMV感染の有無と糖含量

接木		東光(穂木) - アカナス(台木)							
		TMV (+)				TMV (-)			
部位	糖	T・S	R・S	N-R・S	$\frac{S}{C}$ $\frac{S}{T}$	T・S	R・S	N-R・S	$\frac{S}{C}$ $\frac{S}{T}$
	穂木	新葉	193.1	153.9	39.2		139.7	111.7	28.0
中位		225.5	190.9	35.5					
下位		258.2	99.8	158.4		18.87	147.5	41.2	
茎		127.2	93.8	33.4	(1.39)	109.0	59.9	49.1	(2.1)
台木	茎	9.1	6.1	3.0		54.8	18.5	36.3	
	根	8.4	8.1	0.4		40.5	13.5	27.0	

注) 数値の単位は乾物試料1g当りのmg。  
T・S = 全糖, R・S = 還元糖, N-R・S = 非還元糖  
 $\frac{S}{C}$   
 $\frac{S}{T}$  = 台木に対する穂木の全糖量比

第4表 TMV感染東光-K(穂木) - アカナス(台木)における全糖含量の変化

TMV接種後日数	葉 型a)		型b)		根 (a/b) 比
	東光-K(穂)		アカナス(台)		
日	mg/g	mg/g	mg/g	mg/g	
0	56.0	118.3	53.5	60.0	2.21
8	63.1	124.2	15.1	7.0	8.23
15	130.5	176.5	9.0	3.0	19.61

注) TMV接種は接木完全癒合後12日目に穂木(東光-K)の第3葉に接種した。

なお、穂木に抵抗性品種であるTVR-2及び玲光を組み合わせた場合にも、アカナス側にTMVの存在が認められたが、いずれの場合にもごく微量であった。

### 3. 澱粉及び糖の分布

ヨード染色による澱粉粒の分布は第2表及び第4図に示したように、TMV無接種の場合には穂木、台木ともにほぼ均等であったが、TMVを接種し組織にえそを生じた接種後5~6日頃からはアカナス台木部では全く澱粉粒が検出されず、逆に穂木部に異常な澱粉粒の蓄積が観察された。その他のトマトあるいはナス科の組合せでは、穂木、台木ともに澱粉粒はバランスよく分布していた。

次に可溶性の糖含量は第3表に示したように、TMV無接種では全糖で穂木部109.0mg/g、台木部59.9mg/gであったが、TMVに感染後台木部にえそを生じた時点においては穂木部107.2mg/g、台木部9.1mg/gとなり、特に台木部の糖含量の著しい低下が見られた。また台木部に対する穂木部の全糖比率をみると、TMV無接種2.1、TMV感染13.9となり、台木部への糖の移行がTMV感染により阻害されたものと思われた。TMV接種後の経時変化は第4表のとおりである。すなわち、接合部の台木側篩部にえそが発生し始めるのはTMV接種5~6日後であったが、接種8日後にはすでに台木部での糖含量は顕著に減少しており、穂木部から台木部への糖の移行が極度に阻害されていることがうかがえた。すなわち全糖の穂木/台木における比率は8.2と高く、更に15日後には19.6と著しく高くなり糖の台木への移行は殆んど停止されている様と思われた。

また、抵抗性の異なるトマト及びナス科の接

木でのTMV感染の影響をみると、第5表のように感受性(穂) - 抵抗性(台)、抵抗性(穂) - 免疫性(台)の組合せにおいては、全糖の穂木/台木における比率は1.4~3.7と低く、TMVの影響が極めて少ないようであった。

第5表 接木組合せにおける糖含量に及ぼすTMVの影響

	穂木	東光-K	TVR-2	玲光	ジルベール	ナス	アカナス
穂	葉	47.3 <sup>*1</sup>	79.7	73.6	55.0	53.3	34.8
		{ 28.7 <sup>*2</sup> 18.6 <sup>*3</sup>	{ 7.16 8.1	{ 56.6 17.0	{ 172 378	{ 186 347	{ 48 30.0
木	茎	1738	1333	1383	712	90.5	62.1
		{ 179 1559	{ 140 1193	{ 140 1243	{ 8.1 63.1	{ 132 773	{ 11.3 508
台	茎	68	45.9	37.5	37.1	46.9	45.6
		{ 0.7 6.1	{ 2.0 4.39	{ 3.0 34.5	{ 2.4 34.7	{ 2.0 44.9	{ 1.4 44.2
木	根	16.5	79.0	55.0	71.9	83.7	97.5
		{ 10.6 59	{ 15.5 63.5	{ 11.8 43.2	{ 16.9 55.0	{ 14.5 69.2	{ 5.1 92.4
	台木	アカナス	アカナス	アカナス	アカナス	アカナス	アカナス
穂木 台木比		25.6	2.9	3.68	1.91	1.92	1.36

\*1は全糖(mg/乾物), \*2は還元糖, \*3は非還元糖

## 考 察

穂木部にトマト(東光-K)を、台木部にアカナスを組み合わせ、割接(cleft-grafting)により接木し、穂木部にTMVを接種すると、TMV接種12~13日頃にアカナス台木の接木接合部表皮に黒色えそを生じ、これは漸次下方茎に伸展し、接種30日以後では台木は完全に枯死するに至った。この部分の組織解剖の結果、えそはまず接木癒合部の台木篩部から始まり、次いで内皮→韌皮部→髓と水平方向に拡大するのが観察された。なお台木部ばかりでなく穂木部トマトの髓も水浸状病斑を形成し、先端葉は萎ちようした。そこで、TMV抵抗性を異にするナス科植物を選んで穂木-台木の組合せを作って接木し、TMVの影響を検討した結果、TMV感受性穂木(東光-K)-免疫性台木(アカナス)の組合せでのみ本症状が発現し、他の組合せつまり、抵抗性穂木-免疫性台木、感受性穂木-抵抗性台木の関係では台木部えそは生じなかった。吉井(1969)はタバコのMosaic型寄主(MH)とえそ型寄主(NH)を接木しTMVを接種した場合に(NH)の茎にえそを生じ、(MH)の先端葉が萎ちようすることを報告したが、本結果はこれと類似した。なお、Pilowsky, M. (1971)はTMV感染株(TMV gene.+/+)を穂木とし、健全株(同Tm-2<sup>a</sup>/+)を台木とした場合、台木部にえそを生じるという結果を報じたが、著者らの同様な組合せでの実験では、実験期間内に台木茎部のえそ発現は認めなかった。しかし根部の褐変が観察された。この点については更に検討を要すると思われる。

穂木-台木におけるTMVの体内濃度を検討した結果、台木部えそを生じた東光-K-アカナスの接木では穂木部の茎葉に著しい量のTMVが検出され、また免疫性であるアカナス側にも多量の

T M Vが移行し、接合部茎（えそ発現部）>地際茎>根部の順で段階的にT M Vが分布することが判った。更に同様な組合せで経時的にT M Vの体内濃度を追跡したところ、穂木側の葉及び茎のT M V濃度が増加するに従ってアカナス台木部のT M V濃度も増加した。しかもT M V増加のごく初期からすでに接合部に接した台木の篩部がえそを起こすことが観察された。なお台木部えそを生じない他の組合せではアカナス側のT M V含量は微量もしくは皆無であった。すなわちこれらの事実はアカナス台木のウイルス量とえそが平行的関係にあることを示唆しており、ウイルスの増殖過程で細胞のえそが起生するとした吉井（1968）、また、トマトのTop-necrosis発現がその部位におけるT M Vの濃度増加と密接な関係を持つとした平井ら（1976）の報告と符合するものと考えられる。また、一般にウイルスの移行経路とされている篩部（Resconich：1963、日野・吉井：1968、近藤：1971）が真先にえそを起こした事は上記の想定を一段と強調出来る様に思われる。

次にヨード染色により、台木部えその発現した東光-K-アカナスの組合せにおける澱粉粒の分布を観察した結果、T M V接種により接合部にえそを生じた場合には、アカナス（台木）はどの部位においても全く澱粉粒が観察されず、逆に東光-K（穂木）の髓及び皮層部分に澱粉粒の集積がみられた。更にこの組合せではT M V無接種に比べT M Vを接種した場合、穂木/台木における可溶性の糖の比率が異常に高くなり、穂木部から台木部への著しい転流阻害が推定された。これらの結果はPotato virus X（P V X）保有のジャガイモ（P V Xに感受性）を穂木とし、P V Xに免疫性のジャガイモを台木として接木（approach-grafting）した場合の澱粉粒分布及び還元糖の変動について報告したBenson and Hooker（1968）の結果と全く共通していた。なお組織観察の結果はアカナス台木の接合部の特に篩部のえそが発現した後に台木部の澱粉粒分布が観察されなくなったが、また同時に可溶性の糖含量もこの時期から激減したことを併せて考えると、糖の蓄積及び転流阻害は台木篩部のえそ発現に伴い出現したことを示すものと考えられる。

以上の事から、T M V感受性穂木-T M V免疫性台木と云う特有な関係においては、T M Vに感染した穂木部におけるT M Vの増殖及び台木部への移行を通じて、台木篩部のえそが起生し、またえそに伴う糖の転流阻害が更に組織の衰弱を助長して、台木根部の褐変、細根の脱落及び台木の枯死を起因するものと解される。

## 摘 要

アカナスを台木として利用したトマト栽培にあってT M Vに感染罹病した場合、台木部に顕著な黒色えそを生じ枯死する現象が観察された。この点について台木・穂木それぞれのT M V抵抗性程度の組合せと症状の発生、T M V濃度、糖及び澱粉の含量とえそ発現の関係を検討した。

1. T M V抵抗性を異にする東光-K、T V R-2、玲光、ジルベールバ、アカナスをそれぞれ穂木、台木として組み合わせ接木し、T M Vを接種したところ、感受性穂木（東光-K）-免疫性台木（アカナス）でのみ台木部えそが生じた。えそは接合部台木の篩部→内皮→韌皮部→髓部と進展し、漸次茎下方に進行した。

2. 台木えその発現を伴う東光-K（穂木）-アカナス（台木）の組合せでは穂木部に著しいT M V量が検出され、免疫性であるアカナス台側にも多量のT M Vが移行した。また台木えその発現は穂木及び台木におけるT M V濃度の増加と関係が深かった。

3. 糖及び澱粉の分布は、T M V無接種あるいは台木えそを生じなかった組合せでは穂木、台木ともにほぼ均等に分布したが、えそを起こしたT M V接種におけるアカナス台の茎及び根部からは全く澱粉粒が観察されず、逆に穂木（東光-K）での蓄積が認められた。また水溶性糖類の（穂木/台木）比が異常に高くなり、台木部への転流阻害が推察された。

4. 以上から、T M V感受性穂木-T M V免疫性台木の関係にあっては、穂木部におけるT M V

の増殖及び台木部への流入が台木篩部のえそを発現し、これに伴う糖の台木への転流阻害が更に台木の衰弱を助長するものと考察した。

## 引用文献

- Bennett, C. W. (1956) : *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 7 : 143 ~ 170.  
Benson, A. P. and W. J. Hooker (1968) : *Phytopathology*, 58 : 571 ~ 574.  
平井篤造・植田隆・杉原光雄 (1976) : 近畿大学農学部紀要, 9 : 1 ~ 9.  
日野稔彦・吉井甫 (1968) : 日植病報, 34 : 61 ~ 68.  
近藤章 (1971) : 滋賀県立短大学術雑誌, 12 : 34 ~ 37.  
Pilowsky, M. (1971) : *TGC Rep.*, 21 : 36.  
Resconich, E. C. (1963) : *Phytopathology*, 53 : 913 ~ 916.  
Roberts, D. A. (1964) : *Plant Virology*, University of Florida Press, : 194 ~ 210.  
斉藤隆 (1974) : 農業技術体系, 野菜編5 (ナス), 農山漁村文化協会, : 41 ~ 42.  
重松喜昭・橘泰宣・篠原潔・宮本豊博 (1977) : 愛媛農試研究報告, 18 : 1 ~ 8.  
下村徹・平井篤造 (1965) : 植物病理実験法, 日本植物防疫協会, : 611 ~ 619.  
鈴木直治 (1965) : 植物病理実験法, 日本植物防疫協会, : 397 ~ 405.  
吉井甫 (1968) : 日植病報, 34 : 69 ~ 72.  
吉井甫 (1969) : 日植病報, 35 : 119.

(1979年5月受領)

## Summary

Solanaceae plants having different grade of resistance to tobacco mosaic virus (TMV) were mutually grafted and their grafted scions were inoculated with TMV-T (tomato-strain) to observe the appearance of stock-necrosis, and to determine TMV concentration and carbohydrate content in the plants. The result obtained were as follows:

1) Appearance of stock-necrosis: The stock-necrosis appeared only when akanasu (*Solanum integrifolium* POIR.) stock immune to TMV was grafted with susceptible scion (tomato var. Toko-K). The necrosis appeared first in the stock-phloem of graft-union and gradually advanced to the endodermis, bast and pith in the order.

2) TMV concentration: In spite of immune response to TMV the stem of akanasu contained a significant amount of TMV. The necrotic portions (graft-union and its adjacent tissues) of the immune stock contained TMV in larger quantity than the non-necrotic and the root tissues. Progressing of necrosis in the stem of immune stock reflected the increase of TMV concentration in the tissue.

3) Carbohydrate content: In the immune stock accompanied by a necrosis no starch grain accumulated while the susceptible grafted scions inoculated with TMV accumulated starch to a significant extent. Scion/stock ratio of reducing sugar was very high in these cases.