



ISSN
0919-2956
No.15
March 2024

植物ウイルス病研究会レポート第15号

(第15回植物ウイルス病研究会 講演要旨)

PSJ Plant Virus Disease Workshop Report No.15

日本植物病理学会 植物ウイルス病研究会

PSJ Plant Virus Disease Workshop
The Phytopathological Society of Japan

植物ウイルス病研究会レポート 第15号

～グローバル化に対応したこれからの植物ウイルス研究～

目 次

1. 侵入警戒ウイルス・ウイロイド病

日本国内への侵入を警戒するウイルス・ウイロイドとその検出事例
柳澤広宣 ----- 1

種子伝染するウイロイド～次世代組織に侵入できるnon-coding RNA～
松下陽介 ----- 12

Tomato brown rugose fruit virus の種子伝染性等諸性質および防除技術開発の取り組み
久保田健嗣 ----- 21

Tomato mottle mosaic virus の分子特性と病原性
今 辰哉・藤 晋一----- 35

ナス科、ウリ科野菜におけるジェミニウイルス抵抗性と育種利用
小枝壯太----- 44

2. 植物ウイルス分類の動向

国際ウイルス分類委員会による二名法導入とウイルス種名・系統名のあれこれ
鈴木信弘----- 53

日本植物病名目録に記載されるウイルス病名とウイルス和名の付け方について
～ウイルス病というのかい？ 駢澤な名だね。今からお前の名前はけけだ～
望月知史----- 62

3. パネルディスカッション

植物ウイルス病研究におけるメタゲノミクスのいま
関根健太郎----- 68

4. 特別講演

ウイルス拡散の遙かなる時空を求めて
大島一里----- 71

本会記事

----- 91



氏名 柳澤 広宣（やなぎさわ ひろのぶ）

所属 農林水産省横浜植物防疫所調査研究部病菌担当

次席調査官

経歴

2003年3月 山形大学農学部 卒業

2003年4月～2016年3月 横浜植物防疫所

2016年4月～2020年3月 農研機構中央農業研究センター

2020年4月～現在 横浜植物防疫所

研究分野

- ・ 国内未発生の植物検疫上問題となるウイルス、ウイロイドの検査法の開発
- ・ ポスピウロイドの種子伝染に関する研究

日本国内への侵入を警戒するウイルス・ウイロイドと その検出法

柳澤 広宣*

Hironobu Yanagisawa

Plant Quarantine viruses and viroids should be wary of invading into Japan and the detection methods for them

Abstract

Our “Plant Protection Station” conducts import quarantine as well as carries out export quarantine and inspections of important pests and diseases in accordance with the requirements of other countries at seaports and airports across the country according to Plant Protection Act. In addition, we carry out duties such as domestic quarantine to prevent the spread of important pests within the country. Currently, plant quarantine pests consist of total 1,023 pests (720 species of arthropods, 17 species of nematodes, 15 species of other invertebrates, 61 species of fungi and slime molds, 38 species of bacteria, 125 species of viruses, 6 species of viroids, and 41 species of unknown pathogens). In the pests, we require additional tests as genetic diagnosis before export against 11 species of viruses and 6 species of viroids. These viruses and viroids are particularly important pathogens since they are known to be seed-transmitted. These years we intercepted tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV), tomato mottle mosaic virus (ToMMV), pepino mosaic virus (PepMV) and potato spindle tuber viroid (PSTVd) at import inspection. Additionally, at export inspection, ToBRFV, PepMV, PSTVd, colmnea latent viroid (CLVd) were detected from foreign seeds. In many of these cases, a pathogen was detected in seeds from countries where it has not been known to occur. Given these situations, it is thought that the risk of these pathogens invading into Japan is increasing. Therefore, it is necessary to further optimize the plant quarantine system in the future based on new knowledges.

*農林水産省横浜植物防疫所 Yokohama Plant Protection Station, MAFF, Yokohama 231-0801, Japan

1. はじめに

1933 年にカリフォルニア大学のスミス教授は、「植物検疫の目的は、危険な病害虫が未発生地に侵入して定着することを防ぎ、又は遅延させること、並びに一定の地域に定着した病害虫がまん延して他の地域に拡がることを防ぐこと」と定義している(Smith 1933)。病害虫は、①自ら飛翔する、②風雨により運ばれる、③寄主(もしくは宿主)植物などに付着して人為的に運ばれる、という3つの様式により分散し、侵入した土地の気候風土が、その病害虫の生活に適していて、競合する病害虫や有力な天敵が存在しなかつた場合は、定着し、その病害虫の原産地の何倍もの被害を引き起こすことが多い。このような事例は、世界の農業史上数多くみられ、これを未然に、あるいは定着前に対策を講ずるのが植物検疫である。

海外から輸入される植物は、その用途等に基づき、種苗類、切り花、野菜、果物、穀類、木材等多岐にわたる。これらのうち、種苗類以外は、国内に輸入された後に消費されるのに対し、種苗類に分類される苗、球根類、種子等の栽培に用いられる植物は直接生産圃場に持ち込まれるため、その植物が栽培されることで病害虫が伝搬あるいはまん延の要因となる機会が他の用途に比べて高く、検疫上重要である。本稿では、種苗類に感染し日本への侵入が警戒される病害虫のうち、種子を介して持ち込まれる可能性のある検疫上重要なウイルス及びウイロイドについて、これら病原体の検査における実際の発見事例及びその後の対応について説明する。

2. 検疫有害動植物(検疫対象病害虫)

植物防疫法における検疫有害動植物(検疫対象病害虫)は、病害虫リスクアセスメント(pest risk analysis; PRA)を実施して規定され、国際植物防疫条約(IPPC)に基づいて作成された、植物検疫措置に関する国際基準(ISPM)に準じて科学的・技術的観点に基づき植物検疫措置を定めている。これら病害虫は、まん延した場合に有用な植物に損害を与える恐れがあり、国内に存在することが確認されていないもの、又は既に国内の一部に存在しており、かつ、植物防疫法その他の法律の規定によりこれを駆除し、又はそのまん延を防止するための措置がとられているものとされている。

現在、節足動物 720 種、線虫 17 種、その他無脊椎動物 15 種、真菌及び粘菌 61 種、細菌 38 種、ウイルス 125 種、ウイロイド 6 種、その他植物病の病原体 41 種の計 1,023 種が検疫対象病害虫としてリストに掲載されている(植物防疫法規則別表1)。

3. 輸入検疫措置

2. で示した検疫対象病害虫の国内への侵入リスクを低減させる輸入検疫措置として、輸入禁止、精密検定、栽培地検査、目視検査、消毒措置等があり、各病害虫の PRA による結果から国内侵入時の影響に応じ、実行可能及び有効であり、必要以上に貿易制限的とならない管理措置による検疫措置を相手国に求めている。実行可能で有効な管理措置がないと判断されたものは、輸入禁止措置を取ることになる。苗を含む生植物ではジャガイモがんしづ病菌(*Synchytrium endobioticum*)や火傷病菌(*Erwinia amylovora*)等の真菌や細菌があるが、対象となるウイルス・ウイロイドはない(植物防疫法規則別表2)。次いで、植物防疫法規則別表2-2に記載される病害虫は、我が国の農業生産への影響が大きく、実行可能で有効かつ必要以上に貿易制限的でない管理措置として、相手国に遺伝子検定等による精密検定を輸出前に実施することを求めている。同様に、植物防疫法規則別表1-2に記載される病害虫は、我が国の農業生産への影響が中程度と判断され、管理措置として、相手国において栽培期間中の病害検査による栽培地検査又は精密検定(血清学的診断法や遺伝子検定)を要求している。なお、目視検査が有効な管理措置と判断された場合は、輸入検査時に目視検査が行われる。

4. 精密検定を要求するウイルス・ウイロイド

植物防疫法規則別表1—2及び2—2に記載されるウイルスは11種、ウイロイドは6種ある(表1)。これら2つの表に掲載されるウイルス・ウイロイドの内、ウメ輪紋ウイルス(PPV)及び*tomato leaf curl New Delhi virus*(ToLCNDV)は苗等の生植物で持ち込まれるため、PPVには輸出相手国における栽培地検査を、また ToLCNDV には精密検定を要求しているが、その他のウイルス・ウイロイドは何らかの植物において種子伝染を引き起こすことが知られているため、汚染種子が国内への侵入経路となりうるため、そのリスクを低減する目的で、輸出相手国へ種子に対する精密検定(一部血清学的診断を求めるが、その多くは遺伝子診断)を要求している。

これらのウイルス・ウイロイドのうち、*tomato brown rugose fruit virus*(ToBRFV)は日本を含む多くの国々が侵入を警戒するウイルスの1つであり、2014年以降、イスラエル、ヨルダン及びメキシコのトマトで発見された(Luria et al. 2017; NAPPO 2018; Salem et al. 2016)。その後、中国、アメリカ、欧州等で相次いで発生が認められ、ToBRFV に汚染された種子の国際移動による世界的分散が危惧されている(Chitambar 2018; EPPO 2020; SENASA 2019; Yan et al. 2019; Zhang et al. 2022)。実際に、当ウイルスは、トマト及びトウガラシにおいて種子伝染することが報告されている(Davino et al. 2020; Salem et al. 2022; Matsushita et al. 2023)。我々は当ウイルスに対し輸出相手国に遺伝子診断による検査を求めた上で、必要に応じて「種苗類検査の適切な実施に向けた対応」に基づき、輸入時に暫定検査を行ってきた。当初、コンベンショナル RT-PCR(Alkowni et al. 2019)による検査を行ってきたが、その中でコンベンショナル RT-PCR では検出されず、リアルタイム RT-PCR(IFP 2020)でのみ検出される事例が生じた。この事例を受け、低濃度で ToBRFV に汚染される種子が国内に持ち込まれる可能性が認められたことから、輸入種子に対してリアルタイム RT-PCR による検定を実施することを相手国に要求し、令和4年6月 27 日に sanitary and phytosanitary(SPS)通報を行い、令和5年8月1日以降リアルタイム RT-PCR により検査された荷口が輸入されている。なお、SPS 通報し法令上施行されるまでの間、輸出相手国でリアルタイム RT-PCR により検定されたことが確認できなかった荷口については、暫定検査対応として輸入港においてリアルタイム RT-PCR を実施してきた。

Tomato mottle mosaic virus(ToMMV)も ToBRFV と同様にトバモウイルス属に属し複数の国々が検疫上重要な病原体としているウイルスであり、2009年に初めてメキシコで発見され、その後中国、アメリカ、ブラジル、イスラエル等で発生が認められ、発生地域は拡大傾向にある(CABI 2021; Li et al. 2013; Sui et al. 2017; Turina et al. 2016)。当ウイルスの種子伝染を確認したという報告はないが、トバモウイルス属は種子伝染性ウイルスであり、汚染種子は主要な感染源の1つとされている(Dombrovsky and Smith 2017)。実際に、流通するトウガラシ及びトマト種子から ToMMV が検出されたとの報告があり (DA 2019; Lovelock et al. 2020)、汚染種子を介した感染拡大が懸念されている。

ウイロイドでは、ジャガイモやせいもウイロイド(PSTVd)を代表種とするポスピウイロイド属のウイロイドが日本を含め世界各国で警戒されており、植物防疫法規則別表2—2に記載されるウイロイドは全てこの属に属するウイロイドである。具体的には、PSTVd、コルムネア潜在ウイロイド(CLVd)、トマト退緑萎縮ウイロイド(TCDVd)、*tomato apical stunt viroid*(TASVd)、*tomato planta macho viroid*(TPMVd)、*pepper chat fruit viroid*(PCFVd)の6種である。いずれのウイロイド種もナス科植物を中心に広く感染し、特にトマトやバレイショでは甚大な被害を引き起こす一方、観葉植物等の他の植物では明瞭な症状を示さない(Matsushita and Tsuda 2014; Yanagisawa and Matsushita 2017)。これらのウイロイドは、トマト、トウガラシ、ペチュニア等の植物において種子伝染することが知られており(Matsushita et al. 2018)、我々の検査においても複数の検出事例があるため、国内への侵入リスクが高まっている(表3及び7)。また、これまでに PSTVd 及び TCDVd は日本国内で発生した事例がある(Matsushita et al. 2008, 2010; Shiraishi et al.

2013; Tsushima et al. 2011)。特に日本国内では2009年にダリア苗からPSTVdが発見され(Tsushima et al. 2011)、その苗が複数の地域に流通していたことが判明し、生産者、種苗会社並びに都道府県の協力のもと根絶に向けて約10年にわたり調査に取り組んできた。そして、2021年に感染苗の流通先であった全圃場においてPSTVdの感染個体が存在しなくなったことを確認するに至った。現在日本は海外からPSTVdの発生国とされているが、今後根絶したことを知らしめることにより、海外の国々から日本へのPSTVdに対する検査要求の軽減が期待される。

表1. 相手国に輸入禁止措置を要求するウイルス・ウイロイド

別表	検疫対象病原体	植物の形態		検査法
		種子	苗	
2-2	Potato spindle tuber viroid (ジャガイモやせいもウイロイド)	Pospiviroid	○	遺伝子診断
	Columnea latent viroid	Pospiviroid	○	遺伝子診断
	Tomato apical stunt viroid	Pospiviroid	○	遺伝子診断
	Tomato chlorotic dwarf viroid (トマト退緑萎縮ウイロイド)	Pospiviroid	○	遺伝子診断
	Pepper chat fruit viroid	Pospiviroid	○	遺伝子診断
	Tomato planta macho viroid	Pospiviroid	○	遺伝子診断
	Pepino mosaic virus	Potexvirus	○	血清学的診断または遺伝子診断
	Indian peanut clump virus	Pecluvirus	○	遺伝子診断
	Maize chlorotic mottle virus	Machlomovirus	○	血清学的診断または遺伝子診断
	Pea early-browning virus	Tobravirus	○	血清学的診断または遺伝子診断
	Tomato leaf curl New Delhi virus	Begomovirus	×	血清学的診断または遺伝子診断
	Plum pox virus (ウメ輪紋ウイルス)	Potyvirus	×	栽培地検査
1-2	Tomato brown rugose fruit virus	Tobamovirus	○	遺伝子診断 (リアルタイムPCRのみ※)
	Tomato mottle mosaic virus	Tobamovirus	○	遺伝子診断
	Zucchini green mottle mosaic virus	Tobamovirus	○	血清学的診断または遺伝子診断
	Broad bean stain virus	Comovirus	○	血清学的診断
	Broad bean true mosaic virus	Comovirus	○	血清学的診断

※種子は、リアルタイムPCRによる検定に限る。

5. 種苗類検査の適切な実施に向けた対応(暫定検査対応)

3.に示した輸入検疫措置を実施しているところではあるが、輸出相手国での検疫措置を要求している病害虫が輸出入検査等で発見された場合、またはそれら病害虫の発生国や宿主となる新たな報告等があつた場合、輸入検査において、表2に示す病原体・植物・地域に該当する荷口に対し精密検定を実施している。特に、イタリアの検疫機関においてToBRFVに対する検査が実施された荷口から、当ウイルスが検出される事例があり、輸出時の検査が適切に実施されていない可能性が生じたことから、当該対応を実施している。なお、これらの緊急的な対応は、生じたリスクが低減できる検疫措置が整った場合、又は輸出国における検疫措置の改善が認められた場合解除することとしている。

表2. 種苗類検査の適切な実施に向けた対応（暫定検査対応）において輸入種子に対し実施される精密検査例 (令和5年12月時点)

病原体	植物	地域	検査法
Pepino mosaic virus (PepMV)	トマト	タイ ※1	
		ベトナム ※1	RT-PCR
		中国	
Tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV)	とうがらし、トマト	イタリア ※2	RT-qPCR
		中国	
		中国	
Tomato mottle mosaic virus (ToMMV)	とうがらし、トマト	ベトナム ※1	RT-PCR
		ミャンマー ※1	
Maize chlorotic mottle virus (MCMV)	トウモロコシ	中国	RT-qPCR
Broad bean stain virus (BBSV)	えんどう、そらまめ、ひらまめ	中国	RT-PCR
Zucchini green mottle mosaic virus (ZGMMV)	すいか、ペポかぼちゃ	中国	RT-PCR
Broad bean true mosaic virus (BBTMV)	そらまめ	中国	RT-PCR
Potato spindle tuber viroid (PSTVd)	とうがらし、トマト、はりなすび、 ばれいしょ、ペチュニア属	ベトナム ※1	RT-qPCR
		中国	
Columnnea latent viroid (CLVd)	とうがらし、トマト	ベトナム ※1	RT-qPCR
Pepper chat fruit viroid (PCFVd)	とうがらし、トマト	ベトナム ※1	RT-qPCR

※1 輸出国において精密検査を実施され陰性であることが証明されたものは除く

※2 イタリアでToBRFVの精密検査が実施された荷口は精密検査を実施する

6. 種苗類検査の適切な実施に向けた対応（暫定検査対応）により検出されたウイルス・ウイロイド

輸入時に実施される上記の暫定検査対応によって、これまでに複数のウイルス・ウイロイドが検出されている（表3）。PSTVd は 2019 年にメキシコ産トマト種子から検出されて以降、中国産トマト及びトウガラシ種子から複数回検出されている。また、PCFVd がタイ産トマト種子の複数ロットから検出された。一方、ウイルスでは pepino mosaic virus (PepMV) が 2021 年に中国産トマト種子から、2022 年にはタイ産及び中国産トマト種子から検出された。また、2021 年以降 ToBRFV 及び同属の ToMMV が検出される事例があり、2022 年には ToBRFV は 18 回、ToMMV は 78 回と高頻度で検出される状況にあつた。

表3. 種苗類検査の適切な実施に向けた対応（暫定検査対応）において検出されたウイルス・ウイロイド

年	発見病原体	植物種	産地	発見回数 (ロット数)
2019	PSTVd	トマト	メキシコ	2
	PCFVd	トマト	タイ	4
2020	PSTVd	トマト	中国	1
	MCMV	トウモロコシ	タイ	1
	ToBRFV	とうがらし、トマト	スペイン	2
	ToMMV	とうがらし	ベトナム、中国	6
2021	PepMV	トマト	中国	2
	PSTVd	とうがらし、トマト	中国	2
	ToBRFV	とうがらし、トマト	イタリア、ベトナム、中国	18
	ToMMV	とうがらし、トマト	ベトナム、中国	78
	PepMV	トマト	タイ、中国	2
2022	PSTVd	とうがらし	中国	2

植物防疫所の統計データより抽出

7. 海外の国々の求める輸出検疫措置と輸出検査により検出された病原体の例

上述のとおり、海外から日本へ輸入される植物に感染する多数のウイルス・ウイロイドに対して、精密検

定等の措置を要求しているが、海外の国々も日本同様に輸入される植物に対し侵入リスクを低減させるため輸出相手国に検疫措置を求めている。その一部を表5及び6にまとめたが、そこに並ぶ病原体の多くは日本が海外に要求するものと類似していることがわかる。これら病原体に対し求められる検疫措置は、遺伝子診断等の精密検査を求める割合が多いが、それ以外に生産国において対象とする病原体が存在していないことを示すことにより輸入を認めるケースがある。また、病原体を検出する手法を限定する国がある。特に EU 加盟国に輸出する場合、ToBRFV を対象とする種子に対する検査法は ISF 2020 又は Menzel and Winter (2021)の2法に限られている。

これらの輸出時の検査においてウイルス・ウイロイドが検出された事例がある(表7)。その多くが日本産の種子ではなく、海外で生産された種子を日本へ輸入後、再度第3国に輸出する際の精密検査で検出されたものである。2022 年には、インド産トマト種子から ToBRFV、タイ産ナス種子から PepMV が検出された。ウイロイドでは、タイ産トマト種子から CLVd、ベトナム産トウガラシ種子からは PSTVd が検出された(田中ら, 2023)。そして、ウイロイドの検出事例では、種子に存在したウイロイドはいずれも感染能を有していることが確認され、種子伝染により国内へ侵入する可能性のあることが認められた。また、いずれの事例も論文等において現地における発生報告の無いことから検疫措置を講ずることができていなかったものや検疫措置を開始するよりも前に輸入された荷口であった。それゆえ、これらの新たな発見事例を起点として上記の暫定検査対応を行い侵入リスクの低減を図っているところである。

表4. 日本から輸出される植物種子に対する輸出相手国の検疫条件（ウィルス）の例

国	対象植物（種子）	対象ウイルス	令和5年12月時点 輸出先国に要求する検疫条件
EU	トマト、とうがらし	ToBRFV	精密検査 ISF protocol (2020), Menzel and Winter (<i>Acta Horticulturae</i> , in press)のみ
	とうがらし	ToMMV	未発生国、無発生地域での栽培。発生国ではリアルタイムPCRによる検定
	ペポカボチャ	ToLCNDV	栽培地検査又は精密検査
トルコ	トマト、とうがらし	ToBRFV	栽培地検査又は精密検査
南アフリカ	トウモロコシ 穀類	MCMV, WSMV	未発生国での栽培
中国	トマト、とうがらし	ToBRFV	未発生国での栽培
オーストラリア	トマト	PepMV	精密検査
	ウリ科	CGMMV, KGMMV, ZGMMV, MNSV	精密検査
ニュージーランド	トマト、とうがらし	ToMMV, ToBRFV	精密検査
	メロン、スイカ	CGMMV, KGMMV, MNSV	精密検査
	トマト、とうがらし	ToMMV	未発生国、無発生地域での栽培
ブラジル	キュウリ	CFMMV, CGMMV, KGMMV, ToBRV	未発生国での栽培、又は精密検定
	ペポカボチャ	CFMMV, CGMMV, ToBRV	精密検査又は未発生国での栽培
	トウガラシ	ToBRFV, ToRSV, TRV, TBSV	精密検査又は未発生国での栽培

注) 日本産種子の場合の検疫条件。他国で生産された種子を再輸出する際には、異なる検疫条件となる場合がある。

表5. 日本から輸出される植物種子に対する輸出相手国の検疫条件（PSTVd, CLVd, TASVd, TPMVd, TCDVd, PCFVd）の例

国	対象植物（種子）	対象ウイルトイド	令和5年12月時点 輸出先国に要求する検疫条件
韓国	トマト、とうがらし、ナス	PSTVd	精密検査
	トマト、とうがらし、ナス	PSTVd, TASVd	精密検査
台湾	ペチュニア	PSTVd	精密検査
	トマト	PSTVd	精密検査
	トマト	CLVd, TASVd, TPMVd, TCDVd	未発生国での栽培
タイ	とうがらし、ナス	PSTVd	精密検査
	とうがらし、ナス	CLVd	未発生国での栽培
	トマト	PSTVd	精密検査、栽培地検査等
インド	トマト	PSTVd	精密検査
モロッコ	トマト、とうがらし	PSTVd	精密検査
ニュージーランド	トマト	PSTVd	精密検査
	CLVd, TASVd, TCDVd, TPMVd	栽培地検査又は無発生地域での栽培	
	とうがらし	PSTVd	精密検査
米国	とうがらし	PCFVd	未発生国、無発生地域での栽培
	トマト	PSTVd, CLVd, TCDVd, TASVd, TPMVd	精密検査又は未発生国での栽培
	とうがらし	PSTVd, PCFVd	精密検査又は未発生国での栽培
チリ	トマト	PSTVd	母株検査又は種子精密検査
ブラジル	トマト	PSTVd	精密検査
アルゼンチン	ペチュニア	PSTVd	栽培地検査又は精密検査
トマト	PSTVd	栽培地検査、精密検査	

注) 日本産種子の場合の検疫条件。他国で生産された種子を再輸出する際には、異なる検疫条件となる場合がある。

表6. 輸出時の精密検査により検出されたウイルス・ウイルトイド

年	ウイルス・ウイルトイド	植物種	産地	発見回数
2018	CGMMV	セイヨウカボチャ	日本、タイ	2
2019	CGMMV	ヒヨウタン	日本	6
2020	—	—	—	—
2021	PSTVd	ナス	中国	1
	ToBRFV	トマト	インド	1
2022	PepMV	ナス	タイ	1
	CLVd	トマト	タイ	1
	PSTVd	とうがらし	ベトナム	1

植物防疫所の統計データ等から抽出

— : 検出事例無

8. おわりに

海外から輸入される植物のうち、苗や種子といった圃場へ直接持ち込まれる種苗類が病原体に感染していた場合、その圃場へ定着する可能性は非常に高いと考えられる。そのため、植物検疫では種苗類に

対し、重点的な検疫措置を取っている。これらの検疫措置の根拠となるものは、これまでに研究された各病害虫の性状や発見記録等の科学論文であり、それをもとにPRAが行われ有効な検疫措置に結び付けることができる。また、国内侵入した場合の早期発見や根絶する工程を決定するために極めて重要な情報源である。しかしながら、病害虫によっては検疫措置を決定するために十分な情報が揃っていない場合も多い。特に、種子伝染に係る試験は、膨大な労力と時間を要することから種子伝染に係る研究事例は少ない。一部の病原体では種子伝染の報告があつても、種子伝染することの確証の得られないケースもある。また現在、植物検疫ではウイルス・ウイロイドに対し、検疫上有効とされる消毒措置はないため、輸出国への返送や廃棄となる。そのため、過去に情報の無い病原体に対する種子伝染に係る研究や過去に種子伝染するとされた病原体に対する再検証、並びに輸出入時に使用可能なウイルス・ウイロイドの消毒技術開発が必要と考えられる。植物防疫所内でも調査研究として、自らが必要とする情報を得るために試験を実施しているが、これらに係る研究が外部機関においても今後取り組まれることに期待する。

引用文献

1. Alkowni, R., Alabdallah, O. and Fadda, Z. (2019). Molecular identification of tomato brown rugose fruit virus in tomato in Palestine. *J. Plant Pathol.* 101: 719–723.
2. CABI (2021). *Tomato mottle mosaic virus*. Crop protection Compendium. (online), available from <<https://www.cabi.org/cpc/>>, (Last modified 2021-11-16).
3. Chitambar, J. (2018). California pest rating for *Tomato brown rugose fruit virus*. (online), available from <https://blogs.cdfa.ca.gov/Section3162/?p=5843>
4. Davino, S., Caruso, A.G., Bertacca, S., Barone, S. and Panno, S. (2020). *Tomato brown rugose fruit virus*: Seed transmission rate and efficacy of different seed disinfection treatments. *Plants* 11: 1615.
5. Department of Agriculture, Fisheries and Forestry, Australian Government. (2019). Emergency measures for tomato and capsicum seed: *Tomato mottle mosaic virus* (ToMMV) Questions and Answers, Australian Government Department of Agriculture. (online), available from, (accessed 2019-12-27).
6. Dombrovsky, A. and Smith, E. (2017). Seed transmission of tobamoviruses: Aspects of global disease distribution. In: Jimenez-Lopez, J. C. (Ed.). *Advances in seed biology*. London, UK: IntechOpen, pp. 233–260.
7. EPPO (2020). EPPO Datasheet: *Tomato brown rugose fruit virus*. In: EPPO Global Database. (online), available from <<https://gd.eppo.int/taxon/TOBRFV/datasheet>>, (accessed 2023-08-02).
8. ISF (2020). Detection of infectious *Tomato brown rugose fruit virus* (ToBRFV) in tomato and pepper seed. Version 1.5 (online), available from <https://worldseed.org/wp-content/uploads/2020/11/Tomato-ToBRFV_2020v1.5.pdf>, (accessed 2022-07-05).
9. Li, R., Gao, S., Fei, Z. and Ling, K.S. (2013). Complete genome sequence of a new tobamovirus naturally infecting tomatoes in Mexico. *Genome Announc.* 1: e00794-13.
10. Lovelock, D.A., Kinoti, W.M., Bottcher, C., Wildman, O., Dall, D., Rodoni, B.C. and Constable, F.E. (2020). *Tomato mottle mosaic virus* intercepted by Australian biosecurity in Capsicum annuum seed. *Australasian Plant Dis. Notes* 15: 8.

11. Luria, N., Smith, E., Reingold, V., Bekelman, I., Lapidot, M. and Levin, I. (2017). A new Israeli *Tobamovirus* isolate infects tomato plants harboring *Tm-2²* resistance genes. PLoS ONE 12: e0170429.
12. Matsushita, Y., Kanda, A., Usugi, T., and Tsuda, S. (2008). First report of a *Tomato chlorotic dwarf viroid* disease on tomato plants in Japan. Journal of General Plant Pathology, 74(2): 182–184.
13. Matsushita, Y., Usugi, T., and Tsuda, S. (2010). Development of a multiplex RT-PCR detection and identification system for potato spindle tuber viroid and tomato chlorotic dwarf viroid. Eur. J. Plant Pathol. 128(2): 165–170.
14. Matsushita, Y. and Tsuda, S. (2015). Host ranges of *Potato spindle tuber viroid*, *Tomato chlorotic dwarf viroid*, *Tomato apical stunt viroid*, and *Columnea latent viroid* in horticultural plants. Eur. J. Plant Pathol. 141:193–197.
15. Matsushita, Y., Takeyama, S., Tomitaka Y., Matsuyama, M., Ishibashi, K., Shinosaka, H., Osaki, K., Kubota, K. (2023). Elucidating the seed-borne transmission nature of tomato brown rugose fruit virus in tomato, bell pepper, and eggplant. J. G. Plant Pathol. 90: 23–34.
16. Menzel, W. and Winter, S. (2021). Identification of novel and known tobamoviruses in tomato and other solanaceous crops using a new pair of generic primers and development of a specific RT-qPCR for ToBRFV. VI International Symposium on Tomato Diseases: Managing Tomato Diseases in the Face of Globalization and Climate Change, ISHS Acta Horticulturae 1316 : 143–148.
17. NAPPO (2018). NAPPO Phytosanitary Alert System. Official Pest Reports. Mexico (2018-09-17) *Tomato brown rugose fruit virus*: detected in the municipality of Yurecuaro, Michoacan. (online), available from < <https://www.pestalerts.org/nappo/official-pest-reports/44/>>, (accessed 2023-08-04).
18. Salem, N., Mansour, A., Ciuffo, M., Falk, B.W. and Turina, M. (2016). A new tobamovirus infecting tomato crops in Jordan. Arch.Virologie. 161: 503–506.
19. Salem, N.M., Sulaiman, A., Samarah, N., Turina, M. and Vallino, M. (2022). Localization and mechanical transmission of tomato brown rugose fruit virus in tomato seeds. Plant Dis. 106: 275–281.
20. SENASA (2019). Incorporación de la plaga *Tomato brown rugose fruit virus* (ToBRFV) a los requisitos fitosanitarios de las especies hospedantes originarias de los países con presencia de la plaga., G/SPS/N/ARG/229, 30/8/2019, Argentina.
21. Shiraishi, T., Maejima, K., Komatsu, K., Hashimoto, M., Okano, Y., Kitazawa, Y., Yamaji, Y. and Namba, S. (2013). First report of tomato chlorotic dwarf viroid from symptomless petunia plants (*Petunia* spp.) in Japan. J. G. Plant Pathol. 79(3), 214.
22. Smith, H.S. (1933). The efficacy and economic effects of plant quarantines in California: report of a committee. Berkeley, Calif.: Agricultural Experiment Station B553 1–276.
23. Sui, X., Zheng, Y., Li, R., Padmanabhan, C., Tian, T., Groth-Helms, D., Keinath, A.P., Fei, Z., Wu, Z. and Ling, K.S. (2017). Molecular and Biological Characterization of *Tomato mottle mosaic virus* and Development of RT-PCR Detection. Plant Dis. 101: 704–711.
24. 田中さおり・村瀬良太・柳澤広宣・井上佳美・松浦貴之・榎本雅身 (2023). ベトナム産トウガラシ種子及びタイ産トマト種子から検出されたポスピウロイドについて. 令和5年度日本植物病理学会大会プログラム・講演要旨集: 59.

25. Tsushima, T., Murakami, S., Ito, H., He, Y. H., Raj, A. P. C., and Sano, T. (2011). Molecular characterization of *Potato spindle tuber viroid* in dahlia. J. G. Plant Pathol. 77:253–256.
26. Turina, M., Geraats, B.P.J. and Ciuffo, M. (2016). First report of *Tomato mottle mosaic virus* in tomato crops in Israel. New Dis. Rep. 33(1):1.
27. Yan, Z.Y., Ma, H.Y., Han, S.L., Gen, C., Tian, Y.P. and Li, X.D. (2019). First report of *Tomato brown rugose fruit virus* infecting tomato in China. Plant Dis. 103: 2973.
28. Yanagisawa H and Matsushita Y. (2017). Host ranges and seed transmission of *Tomato planta macho viroid* and *Pepper chat fruit viroid*. Eur. J. Plant Pathol. 149:211–217.
29. Zhang, S., Griffiths, J.S., Marchand, G., Bernards, M.A. and Wang, A. (2022). *Tomato brown rugose fruit virus*: An emerging and rapidly spreading plant RNA virus that threatens tomato production worldwide. Mol. Plant Pathol. 23: 1262–1277.



氏名 松下陽介(まつした ようすけ)

所属 (国研)農研機構 植物防疫研究部門 研究推進室 兼任 基盤防除技術研究領域
チーム長

経歴

2005年3月	京都大学大学院農学研究科修了
2005年4月～2014年3月	農業・食品産業技術総合研究機構花き研究所
2014年4月～2020年9月	国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構, 野菜花き研究部門 主任研究員
2020年10月～2021年3月	同 上級研究員
2018年10月～2021年3月	同 基盤技術研究本部 農業情報研究センター 併任
2021年4月～2022年3月	同 植物防疫研究部門 上級研究員
2022年4月～現在	同 植物防疫研究部門 チーム長

研究分野

- ・ ウイロイドの種子伝染の機構解明
- ・ ウイロイド汚染種子の検出系開発
- ・ トバモウイルスの種子伝染の機構解明

種子伝染するウイロイド

～次世代組織に侵入できる non-coding RNA～

松下 陽介*

Yousuke Matsushita

**Seed transmission of viroids
Non-coding RNA that can invade next-generation tissues**

Abstract

Viroids are highly structured, single-stranded, non-protein-coding circular RNA pathogens. Some viroids are vertically transmitted through both viroid-infected ovule and pollen. For example, potato spindle tuber viroid, a species that belongs to Pospiviroidae family, is delivered to the embryo through the ovule or pollen during the development of reproductive tissues before embryogenesis. In this review, I will overview the recent research progress in seed transmission of viroids, mainly by focusing on histopathological studies, and also discuss the impact of seed transmission on viroid dissemination and seed health.

* 農研機構植物防疫研究部門 Institute for Plant Protection, NARO, 2-1-18 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8666, Japan

1. はじめに

ウイロイドは一本鎖環状 RNA (circular RNA; circRNA) のみからなる植物病原体である。1971 年に Diener によってタンパク質を持たない病原体としてジャガイモやせいもウイロイド (potato spindle tuber viroid; PSTVd) が最初のウイロイドとして同定された。ウイロイドはタンパク質をもたないだけでなく、そのゲノム RNA はタンパク質をコードしない、いわゆる non-coding RNA である。ウイロイド発見以来、その複製と移行メカニズムについて関心がもたれ、研究が続けてきた。また、宿主との組み合わせ次第では激しい病徴を示すことから (PSTVd に感染したトマトやジャガイモなど)、ウイロイドの RNA と植物の mRNA との関係性から、RNA サイレンシングの関与が指摘されてきた。一方で、農業生産上においては、ウイロイドの防除のためには早期発見や侵入経路の把握などが重要な視点となるが、特に、ウイロイドは種子や花粉を介した海外からの侵入が近年、問題視されている。しかし、種子伝染や花粉伝染についてはほとんど研究されることはなかった。種子や花粉を介した伝染について突き詰めると、胚珠や花粉などの生殖細胞または胚などの次世代組織へのウイロイドの細胞間移行の有無に注目することになる。また別の問題として、ウイロイドの変異速度は驚異的であり、感染宿主が変わった場合、ウイロイドは即座に新しい変異体が優占種となり、新しい宿主に適合する。つまり、これまで問題とならなかった作物において、新たな被害をもたらすリスクが存在する。

2. ウイロイド

1) ウイロイドとは

ウイロイド (Viroid) は一本鎖環状 RNA (250~400 塩基) のみからなる最小の植物病原体である。1971 年に Diener によってタンパク質を持たない病原体としてジャガイモやせいもウイロイド (PSTVd) が最初のウイロイドとして同定された。ウイロイドはタンパク質をもたないだけでなく、そのゲノム RNA はタンパク質をコードしない、いわゆる non-coding RNA である。ウイロイドは 2 科 (family) に分類されており、ポスピウイロイド科 (Pospiviroidae) とアブサンウイロイド科 (Avsunviroidae) が存在する。ポスピウイロイド科のウイロイドは、5 つの構造ドメイン (左末端領域、病原性領域、中央保存領域、可変領域、右末端領域) で構成される棒状の 2 次構造を形成し、属に特徴的な中央保存領域を有する。アブサンウイロイド科のウイロイドの多くは、枝分かれした棒状の 2 次構造を形成し、中央保存領域は見られないが、ハンマーへッド型リボザイムの保存配列を有する。アブサンウイロイド科のウイロイドはお互いに保存された配列などがなく、ポスピウイロイド科とも塩基配列の相同性や RNA の二次構造上の相同性に乏しい。アブサンウイロイド科ウイロイドはこれまで 4 種しか報告されていない。

2) 日本国内におけるポスピウイロイドの発生

日本国内では 2006 年までトマトやジャガイモ等で甚大な被害を及ぼすウイロイドについては発生が確認されていなかったが、2006 年に広島県内のトマトでトマト退緑萎縮ウイロイド (TCDVd) が国内で初めて確認された (Matsushita et al., 2008)。さらに 2008 年に福島県で PSTVd による我が国未発生の病気がトマトで確認された (Matsushita et al., 2010)。これら新規ウイロイド病害は重要な農作物であるナス科植物を中心として様々な植物に感染し多くの無病徴感染であることから (Matsushita et al., 2009)、海外から輸入された農作物種苗類を介して国内に侵入したと疑われている。その中でポスピウイロイド科ポスピウイロイド属には、トマト退緑萎縮ウイロイド (TCDVd)、ジャ

ガイモやせいもウイロイド、tomato apical stunt viroid(TASVd)、tomato planta macho viroid(TPMVd)、mexican papita viroid(MPVd)、カンキツエクソコーティスウイロイド(CEVd)、キク矮化ウイロイド(CSVd)、columnea latent viroid(CLVd)、pepper chat fruit viroid(PCFVd)、iresine viroid 1(IrVd)があり、これらは IrVd を除き、全てトマトに感染する。これらのうち日本国内既発生のウイロイドは PSTVd および TCDVd、CEVd、CSVd である。しかしながら、国内未発生種である TASVd、TPMVd、CLVd、PCFVd は日本へ種苗を輸出している国において発生しており、汚染種苗に紛れて日本へ侵入するリスクが高く、侵入警戒が必要とされている。

3) ウイロイドの伝搬

ウイロイドの伝染方法は汁液接種および栄養繁殖による伝染、種子伝染、花粉伝染である。一般的に昆虫媒介や土壤伝染はしないとされている。例外としてマルハナバチによる媒介が知られているが、これは花粉運搬のために花の柱頭をかじる行為による一種の汁液接種であると考えられる (Matsuura et al., 2009)。汁液接種は主に人為的な作業によるものであり、自然界では起こりにくい伝染方法であることから、人類の農耕が開始するまでは主に栄養繁殖による伝染や種子伝染、花粉伝染によって後代へウイロイドを伝えてきたものと推測される。これらの種子および花粉伝染の成立の有無はウイロイドと宿主植物品種の組み合わせに依存しており、PSTVd の場合においてはトマトやジャガイモ、ペチュニアなどで種子伝染および花粉伝染が確認されている (Matsushita et al., 2018)。また、このような生殖器官における移行のメカニズムは不明であるが、種子伝染はウイロイドにとって重要な生き残り手段であることを考えると、分裂組織や卵細胞、胚へ侵入できるかどうかはウイロイドの進化の点で重要な過程である。つまり、進化の過程で種子伝染可能な塩基配列をもつウイロイドとそれを可能とする宿主植物種の組み合わせが成立したのかもしれない。さらにそこに病徵発現の程度による宿主植物の種子形成の有無への影響も関与する。当然ながら、発病によって感染植物が枯死または種子形成阻害をおこしてしまえばウイロイド自体も消滅するしかない。発病程度が小さいほどウイロイドは感染植物の子孫へ効率伝播できるであろう。前述したように PSTVd に感染して激しい病徵発現を示す植物種はトマトやジャガイモくらいしかなく、ほとんどのウイロイド宿主植物種が無病徵感染であるのは、ウイロイドの生き残り戦略の1つであろう。

3. ウイロイドの種子伝染

1) 種子伝染とは

種子を介した伝染は菌、バクテリア、ウイルス、ウイロイドにおいて知られているが、ここではウイルス・ウイロイドの種子伝染についてのみ述べる。種子伝染 (seed transmission) は、感染した親からその子孫へのウイルス・ウイロイドの垂直伝染 (vertical transmission) である。ウイルス場合、種子伝染は、1) 受精前の配偶子および/または受精後の胚へのウイルスの侵入、または、2) 感染した母体の種子組織による発芽後の苗のウイルス感染によって発生する (Bradamante et al., 2021)。対して、感染花粉を通じて、他の個体に受粉した際に、その母体に感染して伝播することもあるが、これは花粉を介した水平伝染 (horizontal transmission) となるが、この汚染花粉を通じて垂直伝染と水平伝染が同時に起こることもありうる。ウイロイドの水平伝染については Matsushita et al (2018) 参照のこと。

2) ポスピウイロイドの種子伝染

ポスピウロイドの種子伝染についての情報は少ない。そこで、我々はウイロイド6種(PSTVd、TCDVd、CLVd、TASVd、TPMVd、PCFVd)について、野菜・花きの重要品目である植物種について上記ウイロイドの種子伝染を調査した。その結果、PSTVd はトマト、ピーマン、シットウ、シュンギク、ペチュニア、TCDVd ではペチュニア、CLVd ではトマト、TPMVd および PCFVd ではペチュニアにおいてそれぞれ種子伝染が確認された(Matsushita & Tsuda 2016; Yanagisawa & Matsushita 2017)。PSTVd とトマトの組み合わせを見ると、種子伝染率における品種間差が見られ、0%～80%まで幅広い伝染率となっている。また、非常に低率ではあるがピーマンやシットウ、シュンギクにおいても PSTVd の種子伝染が確認された。上記のような野菜・花き類以外に、雑草における種子伝染についても調査したところ、イヌホオズキ(*Solanum nigrum*)およびヒロハフウリンホオズキ(*Physalis angulata*)においても PSTVd が種子伝染することが判明した(Matsushita et al. 2023)。興味深いことに、PSTVd 分離株 VP72-1 は胚珠や胚へ感染するが、分離株 VP35 はそれらの組織には感染せず、種子伝染率も低率であった。

3) 他のウイロイドの種子伝染

ポスピウロイド属以外のポスピウロイド科のウイロイドにおける種子伝染としては、コリウス感染するコリウスウイロイド(CbVd)がコリウスでの種子伝染が確認されており、その伝染率は 0-100%と、品種との組合せによって幅がある(Chung & Choi 2008)。

アブサンウイロイド科では、Avocado sunblotch viroid やキク退緑斑紋ウイロイドが種子伝染することが知られている(Hadidi et al., 2022)。これらのウイロイドは葉緑体で複製することから、種子伝染の際には、種子形成に至るまでに分裂組織やその中に含まれる色素体においてどのようにして感染しているのか興味深い。

4. ポスピウロイドの種子伝染機構

1) ポスピウロイドの花芽から種子形成時における感染動態

ウイロイドの種子伝染機構についてはこれまで全く知られておらず、種子形成時におけるウイロイドの動態および汚染種子におけるウイロイドの感染部位については不明であった。我々は PSTVd に感染したペチュニアを用いて、花芽形成から受粉後の種子形成に至るまでのウイロイドの分布について *in situ hybridization* により明らかにした(Matsushita and Tsuda, 2014)。その結果、PSTVd は花芽形成時においてすでに分裂組織以外の組織に感染していた(図1B)。発達中の花芽では未分化の胚のう組織を除くすべての組織で PSTVd の感染が認められ、開花期においては胎座および胚珠といった生殖組織での感染が認められた(図1C～E)。さらに胚の元となる卵細胞がすでに感染しており、このことが PSTVd の種子伝染の要因の1つであると思われた。

受粉後の過程においては、まず胚のう組織が発達し始める過程においてはまだその組織内には PSTVd のシグナルが見えないが(図2A・B)、種子形成期に発生した胚や胚乳において徐々に PSTVd の感染が認められ(図2C)、成熟した種子では胚と一部の胚乳組織でその存在が観察された(図2D)。したがって、PSTVd の種子伝染は主に PSTVd が胚に感染生じることが示された。

次にペチュニアにおける花粉伝染時の種子発達過程における PSTVd の組織局在性を明らかにするために健全個体に感染花粉を受粉させ、上記と同様の方法で受粉直後から種子形成までの過程を観察した。その結果、PSTVd 汚染花粉を受けた個体の受粉前の胚珠および受粉直後の胚珠においては PSTVd の感染は見られなかったが(図3A・B)、胚と胚乳の発達に伴い、それら組織に

において PSTVd の感染が見られた(図3C・D)。したがって、ペチュニアにおける PSTVd の花粉伝染は、花粉由来の PSTVd が胚に感染して起こる伝染であることが示された。さらに、花粉内の観察によって、花粉内の精細胞および栄養細胞においてもウイロイドの感染が確認された(図4)(Matsushita and Yanagisawa, 2018)。

一般的にウイルスにおいては、1) 初めからウイルスが卵細胞に感染しており、卵細胞が発達して生じた胚がウイルスに感染したままで結果、種子伝染するパターン(間接侵入)と、2) 卵細胞や胚珠等にはウイルスは感染しておらず、ウイルスが周辺細胞から受精後の胚へ直接侵入することで胚が汚染され、種子伝染するパターン(直接侵入)の2パターンが知られている。今回の PSTVd の種子伝染機構の解明により、PSTVd 種子伝染は間接侵入による種子伝染であることが判明した。

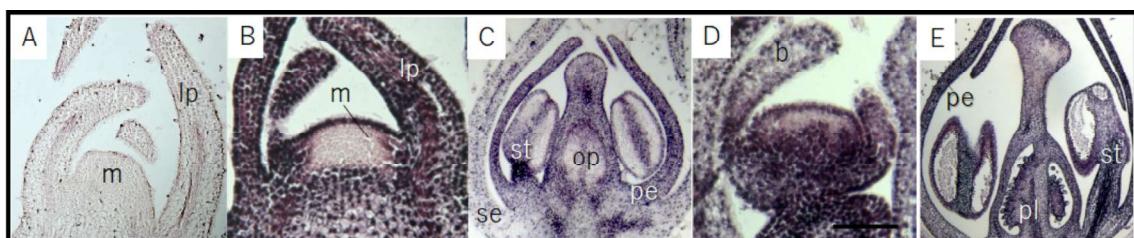


図1 ペチュニアの花芽発達から開花時の花器官における PSTVd の感染分布
lp, 葉原器; m, 茎頂分裂組織; op, 胚珠原器 pe, 花弁; pl, 胎座 se, がく; st, 薬
※紫色のシグナルが PSTVd の感染を示している

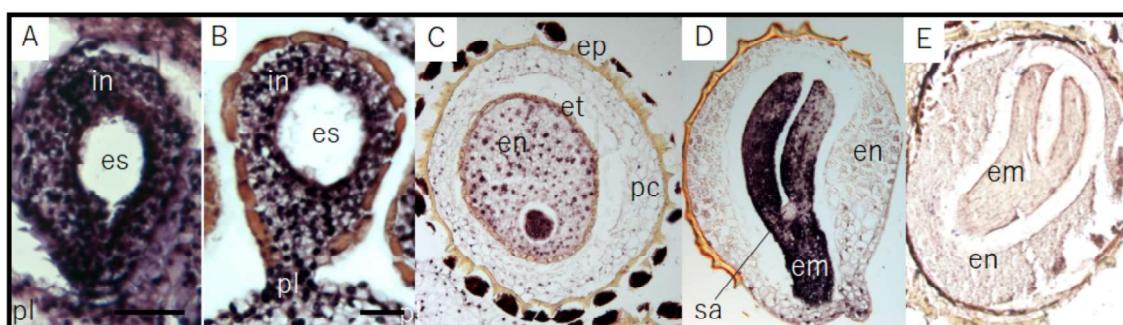


図2 ペチュニアの開花から種子形成期の胚珠における PSTVd の感染分布
em, 胚; en, 胚乳; es, 胚のう; ep, 外種皮; et, 内種皮; in, 珠皮; pc, 柔細胞; pl, 胎座; ov, 胚珠; ow, 子房壁; sa, 茎頂分裂組織
※紫色のシグナルが PSTVd の感染を示している
PSTVd は胚珠内部の卵細胞まで感染することが確認できているが、新たに発生した胚の茎頂分裂組織は PSTVd のシグナルが見られない(図 D)。

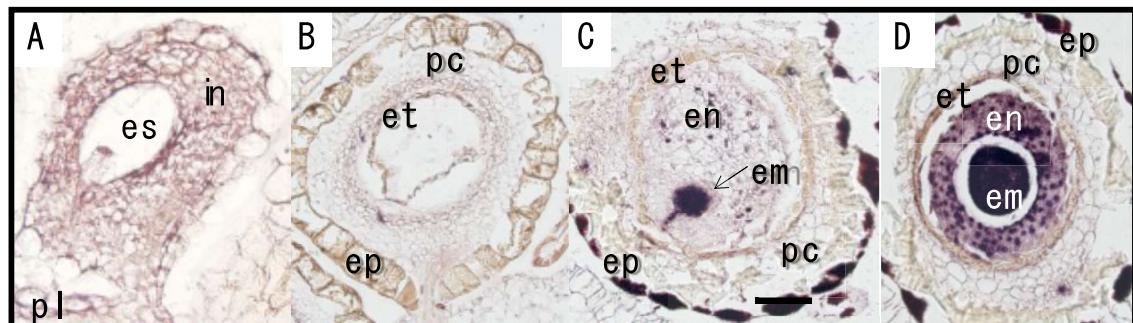


図3 ペチュニアの開花から種子形成期の胚珠における PSTVd の感染分布
em, 胚; en, 胚乳; es, 胚のう; ep, 外種皮; et, 内種皮; in, 珠皮; pc, 柔細胞; pl, 胎座
※紫色のシグナルが PSTVd の感染を示している

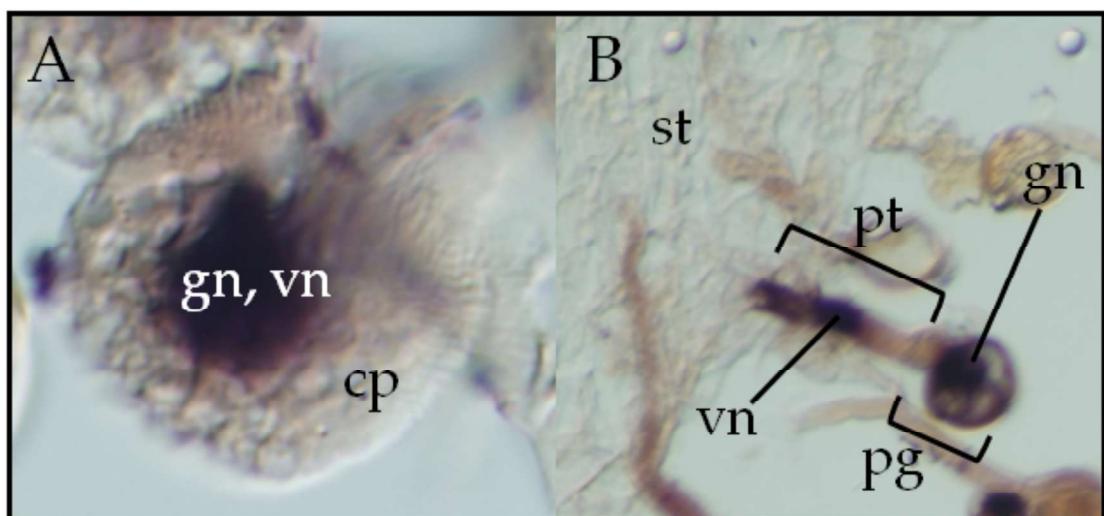


図4 PSTVd に感染したペチュニアの花粉粒(A)および感染花粉が柱頭(健全個体)において発芽した様子(B)
cp, 細胞質; gn, 栄養核; pg, 花粉粒; pt, 花粉管; st, 柱頭; vn, 栄養核
※紫色のシグナルが PSTVd の感染を示している

2)種子伝染に関わるウイロイドゲノム

ウイロイドはタンパク質をコードしない RNA であり、宿主の酵素を利用した複製を行うため、塩基のわずかな変異は、複製、輸送、病原性、および宿主範囲に著しい変化を誘発することが知られている。このことは、特定のゲノム配列や構造が、ウイロイドの種子伝染や花粉伝染の能力を変化させる可能性があることを示唆している。PSTVd と TCDVd は高い(約 85~90%) 塩基配列の相同性を有するが、トマトにおいては、PSTVd のみが胚珠に侵入し、トマトにおいて種子伝染する (Matsushita et al., 2011)。また、コリウスに感染する CbVd-1 では、特定の数塩基がコリウスにおける種子伝染に関与していることが示されている (Tsushima et al. 2018)。これらのことから、ウイロイドゲノムのわずかな変異においても種子伝染・花粉伝染能に影響することがわかる。

5. おわりに

花器官における胚珠内部への感染は、ウイロイド種子伝染の確立にとって重要である。したがって、胚珠へのウイロイドの侵入を防ぐことは、種子の伝播を阻止することにつながる。PSTVd は、感染したトマトやペチュニアの胚珠内部に侵入できるが、ナスの胚珠では検出されない(図5) (Matsushita & Tsuda 2015)。さらに、PSTVd の近縁種である TCDVd (PSTVd と塩基配列が 80~85%一致) はトマトでは種子伝染しない。実際、PSTVd は胚珠内部まで感染が確認できるが、TCDVd は胚珠内に感染することはできない (Matsushita et al., 2011)。これらの観察結果は、胎座から胚珠へのウイロイド輸送を制御するメカニズムがあり、胚珠内部へのウイロイドの侵入が制限されることを示唆している。これらの違いが、1. ウイロイドの侵入を制限する防御機構やウイロイド複製をサポートする転写因子などの宿主因子によって制御されているのか、または2. 宿主植物の複製、蓄積、輸送を制御するウイロイド分子の配列またはモチーフに依存しているのか、今後これらを明らかにする必要がある。

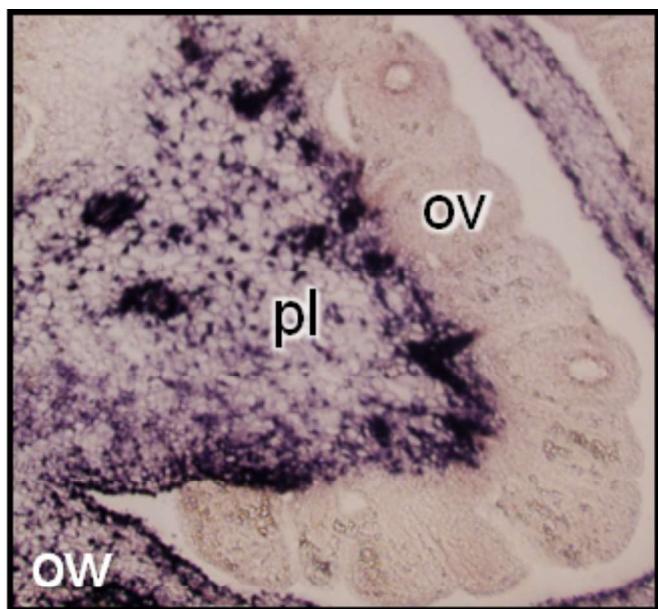


図5 PSTVd に感染したナスの子房断面(開花時)

pl, 胎座; ov, 胚珠; ow, 子房壁

※紫色のシグナルが PSTVd の感染を示している

引用文献

1. Chung B.N., Choi C.S. (2008) Incidence of *Coleus blumei* viroid 1 in seeds of commercial coleus in Korea. *Plant Pathol. J.* 24: 305–308.
2. Haddi A., Sun L., Randles J. (2022) Modes of Viroid Transmission. *Cells* 11: 719.
3. Matsushita Y., Kanda A., Usugi T., Tsuda S. (2008) The first report of a Tomato chlorotic dwarf viroid disease on tomato plants in Japan. *J. Gen. Plant Pathol.* 74: 182-184.

4. Matsushita Y., Usugi T., Tsuda S. (2010) Development of a multiplex RT-PCR detection and identification system for Potato spindle tuber viroid and Tomato chlorotic dwarf viroid. Eur. J. Plant Pathol. 128: 165-170.
5. Matsushita, Y., Usugi, T., Tsuda, S. (2011) Distribution of tomato chlorotic dwarf viroid in floral organs of tomato. Eur. J. Plant Pathol. 130: 441-447.
6. Matsushita, Y., Tsuda, S. (2014) Distribution of Potato spindle tuber viroid in reproductive organs of petunia during its developmental stages. Phytopathology 104: 964-969.
7. Matsushita, Y., Tsuda, S. (2015) Host ranges of Potato spindle tuber viroid, Tomato chlorotic dwarf viroid, Tomato apical stunt viroid, and Columnea latent viroid in horticultural plants. Eur. J. Plant Pathol. 141: 193-197.
8. Matsushita, Y., Tsuda, S. (2016) Seed transmission of potato spindle tuber viroid, tomato chlorotic dwarf viroid, tomato apical stunt viroid, and Columnea latent viroid in horticultural plant. Eur. J. Plant Pathol. 145: 1007-1011.
9. Matsushita, Y., Yanagisawa, H. (2018) Distribution of Tomato planta macho viroid in germinating pollen and transmitting tract. Virus Genes 54: 124-129.
10. Matsushita, Y., Yanagisawa, H., Sano T. (2018) Vertical and Horizontal Transmission of Pospiviroids. Viruses 10 (12) 706.
11. Matsushita, Y., Kubota K. (2023) Seed transmission of potato spindle tuber viroid and its distribution in reproductive organs in Solanaceae weed species
12. Matsuura S., Matsushita Y., Kozuka R., Shimizu S., Tsuda, S. (2009) Transmission of Tomato chlorotic dwarf viroid by bumblebees (*Bombus ignitus*) in tomato plants. Eur. J. Plant Pathol. 126: 111-115.
13. Tsushima T., Sano T. (2018) A point-mutation of Coleus blumei viroid 1 switches the potential to transmit through seed. J. Gen. Virol. 99, 393–401.
14. Yanagisawa H., Matsushita, Y. (2017) Host ranges and seed transmission of Tomato planta macho viroid and Pepper chat fruit viroid. Eur. J. Plant Pathol. 149: 211-217.



氏名 久保田 健嗣 (くぼた けんじ)

所属 (国研) 農研機構植物防疫研究部門基盤防除技術研究領域
上級研究員

経歴

2005年3月 京都大学大学院理学研究科博士課程修了
2005年4月～2010年3月 農研機構九州沖縄農業研究センター
2010年4月～2016年3月 農研機構中央農業研究センター
2011年6月～2012年8月 農研機構長期在外研究員
（カリフォルニア大学リバーサイド校）
2016年4月～2021年3月 農研機構中央農業研究センター
2021年4月～現在 農研機構植物防疫研究部門

研究分野

野菜・花き類のウイルス病害および媒介虫の診断防除技術開発

- トバモウイルスの種子伝染性機構の解明、抵抗性育種等防除技術の開発
- 種子伝染性ウイルスの一括検査法の開発
- フィモ（エマラ）ウイルスの媒介機構等の解明、診断・防除技術の開発

Tomato brown rugose fruit virus の種子伝染性等諸性質および防除技術開発の取り組み

久保田健嗣

Kenji Kubota

Seed-transmission and other biological properties of tomato brown rugose fruit virus, and attempts to develop its control techniques

Abstract

Tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) is a newly emerging, Solanaceae-infecting tobamovirus that cause serious damage on tomatoes and peppers. Since the first occurrences in Israel and Jordan in 2014 and 2015, respectively, it has rapidly spread into nearly 40 countries, presumably due to its seed-transmission and international trading of tomato seeds. Here, the biological properties including the host range and nature of seed transmission that were revealed by our studies are presented. In addition, our attempts to develop control measures against ToBRFV such as disinfestation of contaminated seeds or equipment, and use of potential resistant resources are described. Issues to be solved and direction of studies on the seed-transmissible viruses will also be discussed.

*農研機構植物防疫研究部門 Institute for Plant Protection, NARO, 2-1-18 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8666, Japan

1. はじめに

2014 年にイスラエルで発生したトバモウイルスの *tomato brown rugose fruit virus* (ToBRFV)は、トマト等ナス科作物に大きな被害を与え、その種子伝染性により、世界に急速に分布域を拡大している。幸いにも我が国での発生は認められていないが、輸入種子等を介した国内侵入の可能性は常に生じている。我々は、令和 2~4 年度に実施された農林水産省レギュラトリーサイエンス事業において、ToBRFV の国内侵入の阻止、および万一国内で発生した際の迅速な対処に貢献する知見の収集や技術の開発を目的として、一連の研究を実施した。本稿では、新たに明らかになった ToBRFV の宿主範囲や種子伝染性等の諸性質、および ToBRFV に対する種子消毒や新規抵抗性素材の利用等による防除技術開発等について得られた知見について紹介するとともに、今後の種子伝染性ウイルス病害の研究開発の方向性についても議論したい。

2. トバモウイルスによるトマト等ナス科作物での被害

タバコモザイクウイルス (*tobacco mosaic virus*, TMV) を始めとするトバモウイルス (family *Virgaviridae*, genus *Tobamovirus*) は、約 6.4 kb の 1 本鎖 (+) RNA をゲノムとし、特徴的な棒状粒子を有する。現在、国際ウイルス分類委員会による 37 の認定種があり、農業上はナス科、ウリ科、アブラナ科野菜等に発生する種が大きな問題となる。葉のモザイクや生育阻害、果実の異常等を生じさせ、発生圃場では極めて大きな被害を被る。虫媒伝染性はないが、ウイルス粒子が物理的に極めて安定であり、種子伝染性を有することから、種苗の国際流通が増大する昨今、その重要性が増している。

トマトに発生するトバモウイルスとしては、トマトモザイクウイルス (*tomato mosaic virus*, ToMV) が世界中に分布している。アメリカで 1902 年に TMV と同様の性質をもつ病原体として初めて報告され、日本では 1936 年に報告されて以降、当時から広く全国的に分布していたとされる (Ishibashi et al., 2023)。その後トマトでは、トバモウイルス抵抗性遺伝子である *Tm-1*、*Tm-2*、および *Tm-2²* の導入が進められ、なかでも打破系統が発生しにくい *Tm-2²* を保有した品種が普及した現在では、ToMV による被害の発生は散発的な打破系統の発生を除いて、大きな被害を生じさせるものとはならなくなつた。

3. *tomato brown rugose fruit virus* の発生拡大および日本の対策

ところが、2014~15 年にイスラエルとヨルダンで発生した ToBRFV は、*Tm-2²* に対する打破能を最初から有していたため (Luria et al., 2017; Salem et al., 2016)、これら抵抗性による防除は全く期待できないと考えられた。またイスラエルでは、2014 年 9 月に 1 村の 2 圃場で初めて確認された後、翌年 2 月には周辺の複数圃場に加え、約 150 km 離れた地域にも飛び火し、2016 年 11 月には全国で発生が確認されるにいたつた (Luria et al., 2017)。

ToBRFV はさらに近隣のパレスチナ、シリアでも確認された後、ヨーロッパ、アメリカ、メキシコ、カナダ、中国と、発生の拡大が相次ぎ、2024 年 1 月現在で約 40 の国・地域の、トマトおよび一部はピーマンでの発生が報告されている (Salem et al., 2023)。発生した国では根絶を目指すものの、オランダやイギリスのように、2019 年の初発生から 4 年以上経過しても、依然として発生の継続ないし拡大が報じられている例もあり (van de Vossenberg et al., 2020; HortDaily, 2023; 2024)、いったん国内への侵入を許し、発生が拡大してしまうと、その根絶には相当の困難が予想される。

日本ではこれまでに ToBRFV の発生は確認されていないが、海外での上記の状況を受け、農林水産省では、日本への ToBRFV の侵入を防ぐための措置を講じている。まず、農林水産省横浜植物防疫所(2022)は、ToBRFV の病害虫リスクアセスメントを実施し、ToBRFV の「農業生産等への影響の評価」「栽培用植物、栽培用種子を経路とした場合の国内への入り込みの可能性の評価」はいずれも「高い」と評価し、リスク管理措置として、輸入されるトウガラシおよびトマトの栽植用植物、栽植用種子について、RT-PCR 法等により ToBRFV に感染していないことの確認が有効との見解を取りまとめている。また農林水産省は、トマトおよびピーマン・トウガラシ類の種子の輸入にあたり ToBRFV のリアルタイム RT-PCR による精密検査を輸出国に要求することを定めている(農林水産省, 2023a)。さらに、トマト等の栽培用種子は海外からの輸入に大きく依存していることから、種子検査等をすりぬけて国内に侵入した ToBRFV が、栽培現地において発生してしまう可能性は完全には否定できないことを踏まえ、農林水産省は 2023 年 4 月より、全国で一斉的に重要病害虫の調査を行う「侵入調査事業」を開始し、その対象病害虫(侵入警戒有害動植物)の一つとして、ToBRFV を指定している(農林水産省, 2023b)。

このように現在の日本では、ToBRFV の国内への侵入を阻止すること、および、万一侵入してトマト栽培圃場等で発生した場合にも、それをできるだけ早く認識し、拡散・被害を最小限にとどめるための準備が求められている。我々は令和 2~4 年度に実施された農林水産省レギュラトリーサイエンス研究推進委託事業「*Tomato brown rugose fruit virus* の多検体診断技術および防除技術の開発」において、これらに貢献するための、ToBRFV に関する知見の蓄積、および検出・診断技術の開発等を実施した。以下にその主な成果を記すとともに、今後に残された課題と解明が必要と考える研究の方向性等を述べたい。

4. ToBRFV の宿主範囲および病徵等の調査

まず、ToBRFV の宿主範囲の把握と、国内で栽培されているトマト等品種に発生した際の病徵の進展の様相を把握することを目的として、一連のナス科作物、雑草等およびウイルス検定植物の苗に接種し、全身感染性と病徵を観察、記録した。ここでは概要を記すにとどめ、結果の詳細は久保田ら(2023a)を参照いただきたい。



図 1. ToBRFV 接種植物で観察された病徵。(左)トマト果実の着色異常。(中)ピーマンの葉のモザイク。(右)ナス果皮の退緑斑点(矢印)。

トマトの計 19 系統・品種の接種試験では、*Tm-1* をホモで有する GCR237 を除き、*Tm-1* ヘテロ、*Tm-2* ホモ、および *Tm-2²* のホモ、ヘテロにかかわらず、接種 2 週間後には全身感染が認められ、モザイク等を発症したことから、海外での報告の通り、*Tm-2²* が無効であることが確認された。なお

*Tm-2²*に対する打破能を獲得した ToMV の場合、茎葉に全身えそを生じさせながら全身に感染するのに対し、ToBRFV の場合はえそは全く認められなかつたことから、現在トマト品種の主流である *Tm-2^a* 型品種（主に *Tm-2²* ヘテロ）での ToBRFV の発生を識別する手がかりになると考えられた。また *Tm-1* ホモの GCR237 については、接種 5 週間後までは陰性であったが、より長期に栽培するとモザイクを発症して打破され、そのような株から得られた単病斑分離株は 126K 遺伝子にアミノ酸置換変異を有し、GCR237 に接種すると接種 2 週間後にはモザイクを発症させるようになったことから（久保田ら, 2024）、*Tm-1* ホモであっても ToBRFV には有効ではないと考えられた。

トマトの果実症状については、海外で報告されているような顕著な着色異常やえそ症状は、1 品種に一時的に発生したものと除き（図 1 左）、我々の接種条件では確認されなかつた。ただし 1950~60 年代の研究によれば、ToMV による果実異常は着果期以後に感染しないと生じないとされているのに対して（Ishibashi et al., 2023; Boyle, 1994）、我々の試験では本葉が 10 枚未満の苗に接種した結果である。しかし別の予備的な試験で、着果し始めのトマト株に接種した場合でも果実異常の発生は認められなかつたことから（未発表）、国内の栽培現場において実際に発生した際に、果実異常の発生の有無や様相については、今後の検討課題として残された。

ピーマンでは、トバモウイルス抵抗性遺伝子である *L¹~L⁴* を保有する品種には、接種葉に過敏感反応を生じて、全身感染は認められなかつた。*L* を保有しない品種‘昌介’では、上位葉にモザイクを生じたが（図 1 中）、果実には特に異常は認められず、高い発芽率を持った種子が多数得られた。

ナスは、これまでに ToBRFV の宿主ではないとの報告と（Chanda et al., 2021; Fidan et al., 2021; Luria et al., 2017; Panno et al., 2019）、発症はしないが全身感染するとの報告に分かれていた（Yan et al., 2021）。我々の接種試験では、大部分の国内市販品種または系統に全身感染し、果実に退緑斑点等を示すものも認められたことから（竹山と久保田, 2022）、ナスは明確に ToBRFV の全身感染宿主であると判断された。ただし葉の症状は極めて分かりづらく、接種葉は無症状で、上位葉には一時的に淡い退緑斑点や葉のわずかな波打ちが見られたのち、あとは見かけ上正常に成長するケースが多かった。果皮には小斑点状の着色不良を生じるものもあった（図 1 右）。さらに一部の品種や系統では、接種葉に過敏感反応を生じて全身感染は認められなかつたことから、ナスには ToBRFV に対する抵抗性を有するものがあると考えられた（久保田ら, 2021）（後述）。

ジャガイモには全身感染は認められなかつた一方で、ジャガイモ栽培においてセンチュウ対抗植物として用いられるハリナスビおよび *S. peruvianum* にも全身感染してモザイクを発症した。

ナス科作物としてホオズキ、ペピーノにもモザイクを発症した。ペチュニアの接種葉には過敏感反応とみられる局部壞死斑点が生じ、上位葉の発症は認められなかつたが、接種個体の一部は RT-PCR でわずかに陽性となるものもあつた。

ナス科雑草のイヌホオズキ、アメリカイヌホオズキ、オオイヌホオズキ、オオセンナリにも非接種上位葉にモザイクや退緑斑点を発症し、全身感染が確認された。また雑草類は種子を多数形成すること、イヌホオズキでは ToBRFV の種子伝染も報告されていることから（Salem et al., 2022a）、これらは野外での拡散経路として重要と考えられる。

さらにウイルス検定植物であるタバコ等の反応を調査した。おおむね TMV と同様に、*N* を保有する *N. glutinosa* や *N. tabacum* (cv. Xanthi nc) には接種葉の局部壞死斑点を、*N* のない *N. tabacum* cv. Samsun にはモザイクを発症し、*N. benthamiana* では全身えそを起こして枯死した。*N. sylvestris* は、トバモウイルス抵抗性遺伝子 *N'* を有し、ToMV では接種葉に過敏感反応を生じて全身感染できないのに対し、TMV では過敏感反応は生じずモザイクとなることから、両者の識別に用いられた

(Ishibashi et al., 2023; Sekine et al., 2012). ToBRFV では、えぞを生じながら全身感染したことから(久保田ら, 2023a)、両者の中間的な反応を示すと考えられたが、改めて低温の時期に ToMV, TMV と同時に接種した試験では、ToMV と同様の反応を示し全身感染はしなかったことから、*N'*の ToBRFV に対する反応は温度依存的であると思われた(未発表)。ウイルス検定に用いられるアカザ科の *Chenopodium amaranticolar* および *C. quinoa* では接種葉に局部壞死斑を生じ、基本的に全身感染しなかつたが、外来雑草のミナトアカザ(*C. murale*)には全身感染して明瞭なモザイクを生じた。また、Zhang et al. (2022)が中国のエンドウで発生を報告した tomato mottle mosaic virus についても、2 品種に ToBRFV を接種したが、ともに陰性であった。

以上のように、国内のナス科作物や雑草の多くが ToBRFV の全身感染宿主となり得るため、被害が発生する作物の多さとともに、種子伝染等を介した拡散の経路も多様であると考えられた。

5. ToBRFV の種子伝染性

トマトにおける ToMV 等トバモウイルスの種子伝染性については古くから調べられており、ウイルスは胚には感染しておらず、胚乳から検出される種子が低頻度に存在すること、またウイルスは種皮には存在するがそれのみでは感染せず、苗の植換え時に生じる傷口から侵入して、感染すると考えられている(Broadbent, 1965; Taylor et al., 1961; Dombrovsky and Smith, 2017)。しかし多くは古い時代の研究に限られ、現代の視点からは、そのメカニズムはほぼ未解明であると言わざるを得ない。

ToBRFV の発生以来、その各地への拡散は主に汚染トマト種子によるものと想定され、ToBRFV の種子伝染の研究が進められた。トマトでの種子伝染率は 2.8% (Davino et al., 2020)、0.08% (Salem et al. 2022b) と報告されるとともに、種子断面の蛍光抗体染色で、トマトでは seed hair(毛状突起)に、ピーマンでは種皮(外被、柔組織、内被)から検出されるが、いずれも胚乳や胚からは検出されない(Eldan et al., 2022; Salem et al., 2022b)。しかしながら、種子の発達過程におけるトバモウイルスの感染や汚染の様相はほとんど調べられていない。

そこで我々はまず、ToBRFV 感染トマトの分裂組織から受粉後までの種子形成過程における ToBRFV の局在を *in situ hybridization* により調査した(Matsushita et al., 2024) (図 2)。

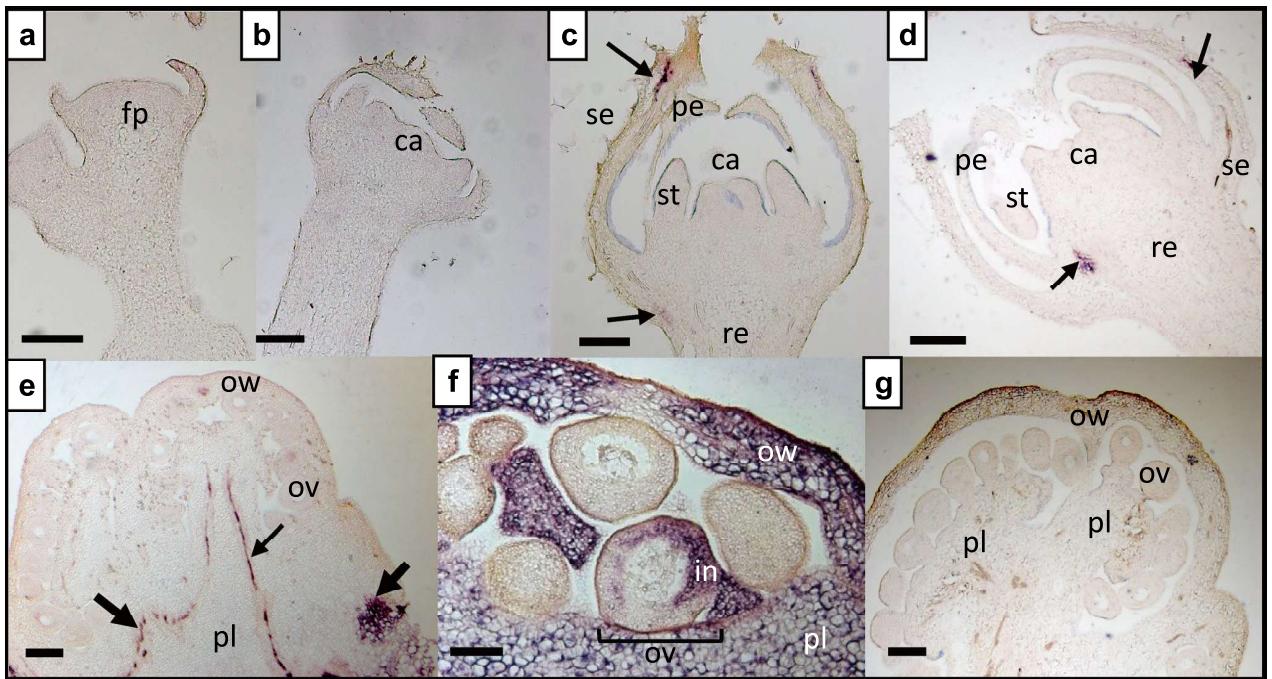


図 2. ToBRFV 感染トマトの種子形成過程におけるウイルスの局在。(a) 茎頂、(b～e) 発達中の花芽組織(eは開花期)、(f)は受粉後の果実発達期。(g)は健全トマト(開花期)。
ca, carpel; fp, floral primordium; in, integument; ov, ovule; ow, ovary wall; pe, petal; pl, placenta; re, receptacle; se, sepal; st, stamen. スケールバーは 100 μm (a-c)、200 μm (d-g)。Matsushita et al. (2024)より転載。

ToBRFV の感染は、分裂組織が花芽に分化する前後の茎頂には認められず(図 2a, b)、花芽が一定の段階に発達すると、基部の維管束にわずかに認められ始めた(図 2c, d)。開花期には子房の基部および胎座の維管束で観察され(図 2e)、この分布は ToMV を接種したトマトでも同様であった(Kubota et al., 2023)。さらに受粉後に果実および種子が発達する段階では、子房壁や胎座の大部分と、将来種子の珠皮となる胚珠の珠皮に感染が認められたが、胚への感染は認められなかった(図 2f)。なお Avni et al. (2022)らも FISH により着果前の子房の胚珠には感染していないことを報告しているが、我々の研究により受粉後には珠皮にまで感染が進むことが初めて示された。

次に、トマト、および、ToBRFV が全身感染することが確認されたピーマンとナスにおける種子伝染性を調査した。

種子伝染率の調査結果を表 1 に示す。なお、種子伝染率は植換えの条件にも大きく左右されるため(Taylor et al., 1961)、一連の試験は播種、移植から検定まで、なるべく同じ条件のもとで実施した。トマトにおける ToBRFV の種子伝染率は、*Tm-2²* の有無によらず 5%前後となったのに対して、ToMV ではその 2 倍以上の値を示した(Kubota et al., 2023)。この結果は、世界における ToBRFV の急速な発生拡大が、ToBRFV の種子伝染率が他のトバモウイルスと比較して著しく高いことによるわけではないことを示している。またピーマンでは、*L³* 保有品種‘みおぎ’は上記のとおり全身感染せず、当然ながら種子伝染率は 0%となった一方で、*L* をもたない‘昌介’では 10.1%と、トマトの約 2 倍の種子伝染率となり、ピーマンにおける種子伝染の危険性が認識された。これまでピーマン種子からの ToBRFV の検出は報告されていたが(Eldan et al., 2022; Dall et al., 2023)、本研究により実

際に種子伝染しうることが初めて示された。さらに、全身感染が確認されたナス 3 品種から得られた種子での種子伝染率は、3 品種とも 0%となつた。

この違いがウイルス量の差に起因するものか確かめるため、個々の種子 1 粒ずつを破碎して、RT-PCR によるウイルスの検出、RT-PCR では調査した全ての種子が陽性となつた。また、*Nicotiana glutinosa* への接種で生じる局部壞死斑点数から、ウイルス量を推定したところ、ピーマン（‘昌介’）> ナス（‘秋田系梵天丸’）> トマト（‘Rutgers’）の順となつた（表 1）。よつて、ナスで種子伝染が生じなかつた理由は、個々の種子のウイルス蓄積量のみでは説明できないと考えられた。

表 1. トマト、ピーマン、ナスにおける種子伝染率と汚染種子からのウイルス検出

ウイルス	宿主	品種 (遺伝子型)	感染/調査株数 (種子伝染率%)	種子 RT-PCR	壞死斑点数 (平均)
ToMV-L	トマト	Rutgers (<i>tm-2/tm-2</i>)	24/192 (12.5)	—	—
ToBRFV-IL	トマト	Rutgers (<i>tm-2/tm-2</i>)	16/266 (5.6)	20/20	53.4
		フルティカ (<i>Tm-2²/tm-2</i>)	9/192 (4.7)	20/20	25.5
ピーマン		昌介 (<i>L⁺/L⁺</i>)	19/189 (10.1)	20/20	317.9
		みおぎ (<i>L³/L⁺</i>)	0/56 (0.0)	0/20	0.0
ナス		秋田系梵天丸	0/58 (0.0)	20/20	92.1
		黒秀ナス紫彩	0/61 (0.0)	20/20	6.7
		みず茄	0/59 (0.0)	20/20	0.9

Matsushita et al. (2024)より一部改編して転載。

そこで次に、種子におけるウイルスの局在性に着目し、種子に対して ToBRFV 抗体を用いた免疫染色により、ウイルスの蓄積を観察した（図 3）。トマトおよびピーマンの種子では、種皮内部に、ウイルスの蓄積を示す濃い紫色が観察されたのに対して、ナス種子では、種子表面に残存した果肉に由来すると考えられる染色は見られるものの、種皮の内部組織には、トマトやピーマンのような染色は認められなかつた。よつて、種皮内部における局在の有無が、種子伝染の有無に関与している可能性が示唆された。

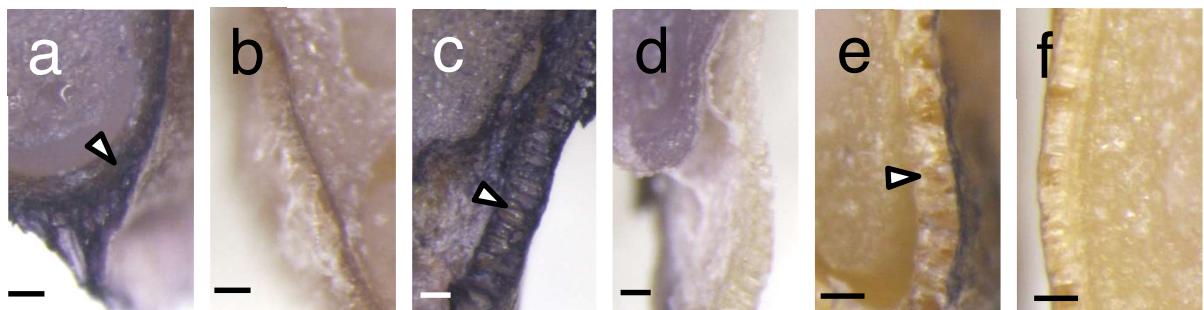


図 3. ToBRFV 感染植物から採取した種子におけるウイルスの局在。(a, b)トマト(フルティカ)、(c, d)ピーマン(昌介)、(e, f)ナス(秋田系梵天丸)。(a, c, e)は感染植物由来種子、(b, d, f)は同品種の健全種子。切断した種子の ToBRFV CP 抗体を用いた免疫染色像。ウイルスの存在を示す紫色がトマトおよびピーマンの種皮(矢尻)では観察されるが(a, c)、ナスでは認められない(e)。スケールバーは 100 μm . Matsushita et al. (2024)より転載。

なお、ナスでは種子伝染は認められなかったものの、種子には感染性のあるウイルスを多量に含んでおり、かつナスは全身感染しても栽培期間の大部分はほぼ無病徴で推移することから、感染に気づかないまま果実や種子が収穫され、流通する危険性が高い。したがって、トマトやピーマンだけでなくナス種子の国際流通に伴う ToBRFV の移動にも留意する必要があると考える。

6. 種子消毒による ToBRFV の防除に関する調査

トマトにおける ToMV の種子伝染を防止するために、種子をリン酸三ナトリウム溶液や 70°C の乾熱で消毒処理することにより、ウイルスを不活化し、感染リスクを下げられることは古くから知られ (Taylor et al., 1961; Broadbent, 1965)、トマト等種子の生産流通において他の病原体の消毒とともに利用されている。しかしながら近年の論文でのしっかりした報告は乏しい。また、種子検査で一般的に用いられるコンベンショナルまたはリアルタイム RT-PCR による検出において、種子消毒の前後での検出性がどのように変化するのか、などあまり知見の蓄積はない。

そこでまず、上記で種子伝染が確認されたのと同じ ToBRFV 汚染トマト種子ロットをサンプルとして、既報のトバモウイルス種子消毒法の有効性を種子伝染率および種子摩碎汁液の *N. glutinosa* への接種で生じる壊死斑点数を指標として検証するとともに、RT-PCR での検出性の変化を調査した(表 2)。薬剤処理では次亜塩素酸ナトリウム溶液(アンチホルミン)または 5%リン酸三ナトリウム溶液で 15 分間処理すると、種子伝染は全く観察されなくなったとともに、種子 1 粒の破碎液の接種検定でも、壊死斑点は全く生じなくなったことから、ウイルスの感染性は完全に消失した。しかしながら、種子破碎液から抽出した RNA から ToBRFV 特異的プライマーによりコンベンショナル RT-PCR を行うと、増幅産物の量は減少するものの、依然として陽性と判定された。70°C または 80°C で 24 時間の乾熱処理でも同様に、ウイルスはほぼ完全に不活化されたが、RT-PCR では高率で陽性となった(久保田ら, 2023b)。

表 2. トマト汚染種子の消毒処理によるウイルスの検出と種子伝染率

薬剤処理	種子 RT-PCR	種子の接種検定 (平均壊死斑点数)	種子伝染率
なし	20/20	18/20 (43.9)	1/58 (1.7)
アンチホルミン, 15 分	8/20	0/20 (0.0)	0/50 (0.0)
5%リン酸三ナトリウム, 15 分	20/20	0/20 (0.0)	0/63 (0.0)
なし	12/12	17/20 (22.1)	5/62 (8.1)
乾熱(70°C, 24 時間)	20/20	2/20 (0.1)	0/62 (0.0)
乾熱(80°C, 24 時間)	16/20	0/20 (0.0)	0/58 (0.0)

久保田ら(2023b)より抜粋、一部改編して転載。

7. 汚染器具のウイルス不活化に有効な薬剤処理法

ToBRFV は他のトバモウイルスと同様に強い汁液伝染性を有することから、発生圃場内では、摘心等のはさみなどの器具を通じて、感染が拡大しうる。そこで、トバモウイルスで報告のある汚染器具等の消毒法が ToBRFV に対しても有効かどうか検証した。使い捨てカミソリ刃を ToBRFV 感染トマト葉汚染汁液に浸漬後乾燥して、模擬的な汚染器具を作製し、各種薬液に浸してウイルス不活化処理を行ったのち、トマト幼苗の主茎に切りつけて接種し、その後の感染株率を指標として、ウイルスの不活化効果を評価した。その結果、70%エタノールやオキシドールには効果は全くないこと、家庭用漂白剤、リン酸三ナトリウム溶液、消石灰溶液には、高い不活化効果が認められた。ただし家庭用漂白剤は開封後の時間とともに効果が低下する傾向が認められた(久保田ら, 2023b)。

8. ナス等のトバモウイルス抵抗性

上記4.で述べた ToBRFV の宿主範囲調査において、接種葉に過敏反応を生じて全身感染しないナス品種を見いだした。さらに我々は市販品種やナス遺伝資源への ToBRFV および ToMV の接種により、大部分は全身感染するが、抵抗性を示す品種・系統が存在することも見いだした(図 4) (竹山ら, 2023; Takeyama et al., 2023)。ナスでは過去に TMV 等トバモウイルスの CP を認識する抵抗性の存在が報告されており(Dardick and Culver, 1997)、我々の試験でも、CP を発現しないよう改変した ToMV では過敏反応は生じなくなることから(竹山・久保田, 2022)，我々が観察している ToBRFV をはじめとするトバモウイルス抵抗性は、既報のものと同じと推察される。しかしその抵抗性遺伝子は未同定であるため、その探索を進めている。本抵抗性は、*Nicotiana*, *Capsicum* および *Solanum* 属の既存のトバモウイルス抵抗性遺伝子(*N*, *N'*, *L*, *Tm-1*, *Tm-2*, *Tm-2²*)と比較して、有効なウイルス種が広く、またこれら遺伝子が機能しなくなる 32°C の高温環境でも有効に機能し全身感染を阻止するため(竹山・久保田, 2023)、抵抗性育種素材としての価値が高い可能性があると考えている。

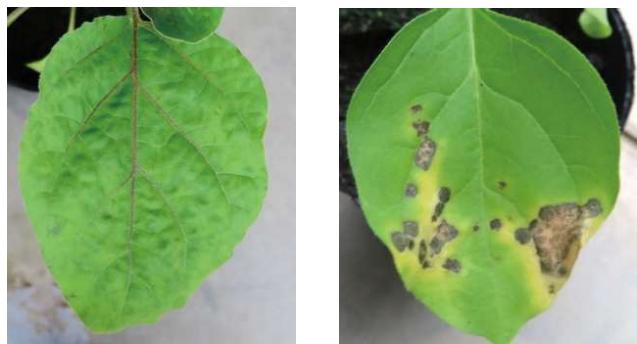


図 4. ToBRFV を接種したナスの症状。
 (左) 抵抗性を示さず全身感染したナス品種の上位葉に生じた葉の波打ち。接種葉には特段の症状は見られなかった。
 (右) 抵抗性を示すナス品種の接種葉に生じた過敏反応様の局部壞死斑。上位葉での感染と発症は認められなかった。

また、上記の一連の雑草への接種試験において、ホオズキ属の *Physalis angulata* のヒロハフウリンホオズキは全身感染してモザイクを発症した一方で、同種の別個体群であるホソバフウリンホオズキは、接種葉に局部壞死斑点やえそを生じたのち落葉し、上位葉の感染は認められなかったことから(図 5)、*Physalis* 属にも未知のトバモウイルス抵抗性遺伝子が存在する可能性が示唆された。新規抵抗性遺伝子が存在するとすれば、すくなくとも技術的には、遺伝子組み換え等を用いてトマトに ToBRFV 抵抗性を付与することが可能と考えられるとともに、トマトに相同遺伝子が存在すれば、ゲノム編集技術による遺伝子改変による抵抗性付与が可能かもしれない。さらに将来は、雑草を病害虫抵抗性等の遺伝資源として活用できるのではないだろうか。



図 5. ToBRFV を接種した *Physalis angulata* の病徵。(左) 全身感染してモザイクを発症したヒロハフウリンホオズキ。(中,右) ホソバフウリンホオズキの、接種葉の局部壞死斑(中)および無病徵の上位葉(右)。矢印は落葉した接種葉。久保田ら(2023a)より転載。

9. おわりに

本研究を通じて ToBRFV の種子伝染等諸性質の一端が明かにできたが、さらに新たな疑問や課題も明確になってきた。

特に RT-PCR 法による種子検査において、適切な種子消毒によりウイルスの感染性が消失したロットであっても陽性と判定され、現在の基準では廃棄等の処分をせざるをえない状況は、改善されるべきと考える。種子の生産には多大の労力やコストを要するため、このような廃棄は経済的にも環境負荷の面からも損失が大きい。種子伝染リスクが十分に低い種子は合格とできる、より合理的な検査法の開発や判定基準の策定が求められる。さらにそのためには、種子伝染のメカニズムのより深い理解が必要である。

本稿では、本事業で実施した種子等からのウイルス検出技術の開発については紹介できなかつたが、社会的ニーズの高い成果と認識しており、今後論文等で成果を報告していく予定である。

謝辞

本稿成果の多くは、農林水産省の「安全な農畜水産物安定供給のための包括的レギュラトリーサイエンス研究推進委託事業(*Tomato brown rugose fruit virus* の多検体診断技術および防除技術の開発)」(JP J008617. 20320466)によるものです。本事業の外部有識者の(一社)日本種苗協会 ISHI-Veg 日本チーム代表・タキイ種苗(株)の草野新太郎氏および熊本県農業研究センター生産環境研究所の戸田世嗣氏、課題を担当した農研機構の石橋和大氏、大崎康平氏、篠坂響氏、竹山さわな氏、富高保弘氏、松下陽介氏、松山桃子氏の皆様に、この場を借りて厚く御礼申し上げます。

引用文献

1. Avni B, Gelbart D, Sufrin-Ringwald T, Zemach H, Belausov E, Kamenetsky-Goldstein R, Lapidot M (2022) ToBRFV infects the reproductive tissues of tomato plants but is not transmitted to the progenies by pollination. *Cells* 11:2864.
2. Boyle JS (1994) Abnormal ripening of tomato fruit. *Plant Dis* 78:936–944
3. Broadbent L (1965) The epidemiology of tomato mosaic. XI. Seed-transmission of TMV. *Ann Appl Biol* 56:177–205.
4. Chanda B, Gilliard A, Jaiswal N, Ling K-S (2021) Comparative analysis of host range, ability to infect tomato cultivars with *Tm-2²* gene, and real-time reverse transcription PCR detection of tomato brown rugose fruit virus. *Plant Dis* 105:3643–3652..
5. Dall DJ, Lovelock DA, Penrose LDJ, Constable FE (2023) Prevalences of tobamovirus contamination in seed lots of tomato and capsicum. *Viruses* 15:883
6. Dardick CD, Culver JN (1997) Tobamovirus coat proteins: elicitors of the hypersensitive response in *Solanum melongena* (eggplant). *Mol Plant Microbe Interact* 10:776–778.
7. Davino S, Caruso AG, Bertacca S, Barone S, Panno S (2020) Tomato brown rugose fruit virus: Seed transmission rate and efficacy of different seed disinfection treatments. *Plants* (Basel) 9:1615.
8. Dombrovsky A, Smith E (2017) Seed transmission of tobamoviruses: Aspects of global disease distribution. In: Jimenez-Lopez JC (ed) *Advances in seed biology*. IntechOpen, London, UK, pp. 233–260.
9. Eldan O, Ofir A, Luria N, Klap C, Lachman O, Bakelman E, Beausov E, Smith E, Dombrovsky A (2022) Pepper plants harboring *L* resistance alleles showed tolerance toward manifestations of tomato brown rugose fruit virus disease. *Plants* (Basel) 11:2378.
10. Fidan H, Sarikaya P, Yildiz K, Topkaya B, Erkis G, Calis O (2021) Robust molecular detection of the new tomato brown rugose fruit virus in infected tomato and pepper plants from Turkey. *J Integr Agric* 20:2170–2179.
11. HortDaily (2023) UK: ToBRFV update from September 2023, outbreak declared at one site.

- <https://www.hortidaily.com/article/9566393/uk-tobrvf-update-from-september-2023-outbreak-declared-at-one-site/>
12. HortDaily (2024) Virus found in new municipalities: 11 new ToBRFV infections in the Netherlands.
<https://www.hortidaily.com/article/9566108/11-new-tobrvf-infections-in-the-netherlands/>
13. Ishibashi K, Kubota K, Kano A, Ishikawa M (2023) Tobamoviruses: old and new threats to tomato cultivation. *J Gen Plant Pathol* 88:305–321.
14. 久保田健嗣, 松下陽介, 大崎康平, 篠坂 韶, 石橋和大, 富高保弘 (2021) Tomato brown rugose fruit virus の宿主範囲および病原性. 令和3年度日本植物病理学会大会講演要旨.
15. Kubota K, Matsushita Y, Takeyama S (2023) Seed transmission of tomato brown rugose fruit virus in solanaceous crops and comparison with tomato mosaic virus. 19th Japan Solanaceae Consortium 2023 Abstract. p. 12.
16. 久保田健嗣, 竹山さわな, 石橋和大, 松下陽介, 富高保弘, 松山桃子, 篠坂 韶, 大崎康平 (2023a) Tomato brown rugose fruit virus の宿主範囲および病原性. 日植病報 89:225–234.
17. 久保田健嗣, 竹山さわな, 松下陽介, 富高保弘, 松山桃子, 石橋和大, 篠坂 韶, 大崎康平 (2023b) Tomato brown rugose fruit virus に対する器具および種子の消毒 ならびに弱毒ウイルスを用いた防除効果の検証. 日植病報 89:235–244.
18. 久保田健嗣, 竹山さわな, 松下陽介 (2024) Tomato brown rugose fruit virus の *Tm-1* ホモ品種の抵抗性に対する打破能の獲得. 令和6年度日本植物病理学会大会講演要旨.
19. Luria N, Smith E, Reingold V, Bekelman I, Lapidot M, Levin I, Elad N, Tam Y, Sela N, Abu-Ras A, Erza N, Haberman A, Yitzhak L, Lachman O, Dombrovsky A (2017) A new Israeli *Tobamovirus* isolate infects tomato plants harboring *Tm-2²* resistance genes. *PLoS ONE* 12: e0170429. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170429>.
20. Matsushita Y, Takeyama S, Tomitaka Y, Matsuyama M, Ishibashi K, Shinosaka H, Osaki K, Kubota K (2024) Elucidating the nature of seed-borne transmission of tomato brown rugose fruit virus in tomato, bell pepper, and eggplant. *J Gen Plant Pathol* 90:23–34.
21. 農林水産 (2023a) 輸出国における検疫措置を必要とする植物に係る輸入検疫実施要領. https://www.maff.go.jp/pps/j/law/houki/yoko/yoko_285_html_285.html#bekki-2
22. 農林水産省 (2023b) 侵入調査事業について.
https://www.maff.go.jp/j/syouan/syokubo/keneki/k_kokunai/shinnyuuchousa/shinnyuuchousa.html
23. 農林水産省横浜植物防疫所 (2022) Tomato brown rugose fruit virus に関する病害虫リスクアナリシス報告書 (令和4年12月1日改訂)
https://www.maff.go.jp/j/syouan/keneki/kikaku/attach/pdf/prakaisei_9ji-2.pdf

24. Salem NM, Abumuslem M, Turina M, Samarah N, Sulaiman A, Abu-Irmaileh B, Ata Y (2022b) New weed hosts for tomato brown rugose fruit virus in wild Mediterranean vegetation. *Plants* 11:2287. <https://doi.org/10.3390/plants11172287>.
25. Salem NM, Jewehan A, Aranda MA, Fox A (2023) Tomato brown rugose fruit virus pandemic. *Annu Rev Phytopathol* 61:14.1–14.18.
<https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-021622-120703..>
26. Salem N, Mansour A, Ciuffo M, Falk BW, Turina M (2016) A new tobamovirus infecting tomato crops in Jourdan. *Arch Virol* 161:503–506.
27. Salem NM, Sulaiman A Samarah N, Turina M, Vallino M (2022a) Localization and mechanical transmission of tomato brown rugose fruit virus in tomato seeds. *Plant Dis* 106:275–281. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-20-2413-RE>.
28. Sekine K-T, Tomita R, Takeuchi S, Atsumi G, Saitoh H, Mizumoto H, Kiba A, Yamaoka N, Nishiguchi M, Hikichi Y, Kobayashi K (2012) Functional differentiation in the leucine-rich repeat domains of closely related plant virus-resistance proteins that recognize common Avr proteins. *Mol Plant Microbe Interact* 25:1219–1229.
29. 竹山さわな, 久保田健嗣 (2022) ナスにおける tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV)の全身感染性および種子からの検出. 令和4年度日本植物病理学会関東部会講演要旨.
30. 竹山さわな, 久保田健嗣 (2023) ナスにおけるトバモウイルスの抵抗性が有効なウイルスおよび温度範囲. 園芸学会令和5年度春季大会講演要旨.
31. 竹山さわな, 宮武宏治, 久保田健嗣 (2023) ナス遺伝資源から選抜されたトバモウイルス抵抗性系統の抵抗性の差異の評価. 第70回日本ウイルス学会学術集会抄録集. p.71.
32. Takeyama S, Miyatake K, Kubota K (2023) Systemic infectivity and resistance reaction on eggplant (*Solanum melongena*) against Solanaceae-infecting tobamoviruses including tomato brown rugose fruit virus. 19th JSOL (Japan Solanaceae Consortium) 2023 Abstract. p. 11.
33. Taylor RH, Grogan RG, Kimble KA (1961) Transmission of tobacco mosaic virus in tomato seed. *Phytopathology* 51:837–842..
34. van de Vossenberg BTLH, Visser M, Bruinsma M, Koenraadt HMS, Westenberg M, Botermans M. (2020) Real-time tracking of tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) outbreaks in the Netherlands using Nextstrain. *PLoS ONE* 15:e0234671..
35. Yan Z, Zhao M, Ma H, Liu L, Yang G, Geng C, Tian Y, Li X (2021) Biological and molecular characterization of tomato brown rugose fruit virus and development of quadruplex RT-PCR detection. *J Integr Agric* 20:1871–1879.
36. Zhang S, Tan GL, Li F (2022) First report of pea as a natural host of *Tomato mottle mosaic virus* in China. *Plant Dis* 106:775.



氏名 今 辰哉 (こん たつや)

所属 秋田県立大学 生物資源科学部 生物生産科学科

助教

経歴

2001年3月	東京農業大学農学部 卒業
2003年3月	東京農業大学大学院 農学研究科 博士前期課程 修了
2006年3月	東北大学大学院 農学研究科 博士後期課程 修了
2006年5月～2012年4月	カリフォルニア大学デービス校 植物病理学科 博士研究員
2012年5月～2014年7月	岩手大学 農学部 学術研究員
2014年8月～2021年3月	株式会社インプランタイノベーションズ
2021年4月～現在	秋田県立大学 生物資源科学部 生物生産科学科 助教

研究分野

- ・ 植物ウイルスの RNA サイレンシング抑制機構の解明
- ・ 植物ウイルス・ウイロイドの検出方法の開発

Tomato mottle mosaic virus の分子特性と病原性

今 辰哉*・藤 晋一*

Tatsuya Kon and Shin-ichi Fuji

Molecular characterization and pathogenicity to tomato mottle mosaic virus

Abstract

Tomato mottle mosaic virus (ToMMV) have identified as a serious threat to tomato production in many countries. Here, we constructed infectious clones of ToMMV detected from Japanese sweet pepper seeds and investigated the characteristic of this isolate. DNA sequence analysis showed that the Japanese isolate consisted of 6399 bases and had the highest identity with previously characterized ToMMV isolates. Phylogenetic analyses based on the complete nucleotide sequence revealed that Japanese isolates clustered in the same clade as those from other countries. When an infectious cDNA clone of ToMMV was inoculated on homozygous tomato cultivars containing tobamovirus resistance genes, the virus systemically infected with typical symptoms to *Tm-1*-carrying tomato cultivars. In contrast, tomato cultivars carrying *Tm-2* or *Tm-2²* only showed symptoms on the inoculated leaves. Furthermore, when commercial tomato varieties with *Tm-2²* heterozygous were inoculated with ToMMV, systemic infections were observed for all ones, with infection frequencies ranging from 25-100%. In heterozygous sweet pepper cultivars having the tobamoviral resistance genes *L* (*L1*, *L3* and *L4*), ToMMV inoculation resulted in an infection frequency of about 70%, but most infected *L1*, *L3* and *L4* cultivars were symptomless and 10-20% showed symptoms of necrosis and yellowing. These results suggest that if ToMMV invaded in Japan, the virus will cause extensive damage to tomato and sweet pepper cultivation.

*秋田県立大学生物資源科学部 Department of Biological Production, Faculty of Bioresource Sciences, Akita Prefectural University, 241-438 Kaidobata-Nishi, Nakano, Shimoshinjo, Akita 010-0195 Japan

1. はじめに

トバモウイルスに属する tomato mottle mosaic virus (ToMMV)は、2009 年にメキシコの温室で栽培されているトマトで初めて発見され、現在、世界中に発生が拡大している(Ambros *et al.*, 2017; Fillmer *et al.*, 2015; Fowkes *et al.*, 2022; Li *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2017; Lovelock *et al.*, 2020; Padmanabhan *et al.*, 2015; Sui *et al.*, 2017; Tu *et al.*, 2021; Turina *et al.*, 2016)。ToMMV はトマトに感染すると葉や果実に壊死、モザイク症状を引き起こし、収量を著しく減少させる(Turina *et al.*, 2016; Sui *et al.*, 2017)。本ウイルスは、接触の他、汚染された種子や土壌によって容易に伝染する。ウイルス粒子は非常に安定であることから何年もの間、感染力を維持する。

トバモウイルスは、トマトの生育に影響を及ぼす経済的に重要なウイルスの一つである(Ishibashi *et al.*, 2023)。そのため、3 つのトバモウイルス抵抗性遺伝子 *Tm-1*、*Tm-2*、*Tm-2²* が多くの商業用トマト品種に導入されている(Hall *et al.*, 1980; Lanfermeijer *et al.*, 2003)。抵抗性遺伝子 *Tm-1* は、ウイルスの 130K/180K タンパク質複合体に結合することによってウイルスの複製を阻害する。*Tm-2* と *Tm-2²* は移行タンパク質 (MP) を認識することで細胞死を誘導すると考えられている(Ishibashi *et al.*, 2007; Kobayashi *et al.*, 2011)。トマトモザイクウイルス(ToMV)の *Tm-1* 抵抗性打破株は、130K/180K のヘリカーゼ様ドメインの領域の 1 つか 2 つの特定のアミノ酸残基が抵抗性打破の要因であり(Meshi *et al.*, 1988)、ToMV の MP の中央、C 末端領域は、*Tm-2* 抵抗性の打破に関与している (Calder and Palukaitis, 1992; Meshi *et al.*, 1989; Strasser and Pfitzner, 2007; Webster *et al.*, 2014)。一方で、ToMV の抵抗性 *Tm-2²* を打破する系統は出現しにくく、特に *Tm-2²* ホモを打破できるウイルス系統はわずかしか知られておらず(Kuroiwa *et al.*, 2022)、現在 *Tm-2²* はトマト商業品種に広く利用されている。

トバモウイルス抵抗性 *L* 遺伝子はピーマンをはじめとしたカプシカム属植物に広く利用されているが、抵抗性を打破するウイルスの出現が問題になっている。*L1* 遺伝子はタバコモザイクウイルス(TMV)や ToMV など一部のトバモウイルスにのみ抵抗性を示す。*L1* 遺伝子によって抵抗性反応を誘導するウイルスは *P0* 病原型と呼ばれている。*L2* 遺伝子は *P0* 病原型に加え、*P1* 病原型のパブリカ微斑ウイルス(PaMMV)に対しても抵抗性を示す。*L3* および *L4* 遺伝子は、*P1* 病原型の PaMMV に加えて、*P1*、*P2* 病原型のトウガラシ微斑ウイルス(PMMoV)に対しても抵抗性を示す。しかしながら、*L3* 遺伝子の抵抗性を打破する PMMoV の病原型 *P1*、*P2*、*P3* が出現しており、また、*L4* 遺伝子の抵抗性を打破する PMMoV の *P1*、*P2*、*P3*、*P4* 病原型が報告されている(Genda *et al.*, 2007; Tsuda *et al.*, 1998)。

本研究では、輸入ピーマン種子から ToMMV を検出し、全塩基配列を決定した。続いて、ToMMV 日本分離株のゲノム構造を解析し、相同性比較および分子系統解析を行った。また、ToMMV の感染性クローニングを構築し、宿主植物に接種したところ、トバモウイルス抵抗性遺伝子 *Tm-2²* および *L1*、*L3*、*L4* を打破することを確認したのでここに紹介する。

2. ToMMV の日本分離株の検出とゲノム構造

2021 年 2 月、ピーマン種子から全 RNA を抽出し、トバモウイルスのユニバーサルプライマーを用いて RT-PCR 検定を行ったところ、トバモウイルスに対して陽性反応を示した。增幅産物の塩基配列を決定し BLAST 解析を行ったところ ToMMV と最も高い同一性を示した。これらの結果から、ピーマン種子サンプルは ToMMV に感染していることが示唆された。そこで本ウイルスの全塩基配列を決定したところ、ゲノム RNA は 6399 塩基からなり、世界に分布する ToMMV と非常に高い相同性(98%以上)を示した。ORF1 は 126kDa のタンパク質をコードし、ORF2 はリードスループロセシング機構に起因する 183kDa のタンパク質、ORF3 には MP、ORF4 には CP をコードするトバモウイルスに典型的な構造となっていた。全塩基配列を用いた BLAST 検索解析では、モーリシャスから分離された ToMMV と最も高い同一性(99.7%)を示した。また、

本ウイルス株はメキシコ、アメリカ、フランス、オランダ、ベトナム、スペイン、ブラジル、中国から分離された他の株とも非常に高い相同意性(98.08~98.94%)を示した。本ウイルス株の全塩基配列を近縁の他のトバモウイルスと比較すると、ToMV と 85%、tomato brown rugose fruit virus と 82%、TMV とは 78%以下の相同意性を示した。本ウイルス株を ToMMV-SP と呼称することとし、その塩基配列を DDBJ データベースに登録した(アクセス番号:LC779003)。

3. ToMMV 感染クローンの構築とウイルス接種

構築した全長 cDNA クローンからウイルス RNA を転写し、カーボランダム法により *N. benthamiana* (ベンサミアナタバコ) の葉に接種したところ、接種 10 日目でウイルスの全身感染が確認された。接種後 14 日目に RT-PCR 解析を行った結果、ToMMV に特異的な PCR 産物が得られた。この ToMMV-SP 感染性クローンを CaMV 35S プロモーターと NOS-T を持つ pCAMBIA1300 バイナリーベクターに再構築した。組換え感染性プラスミドをカーボランダム法でベンサミアナタバコの葉に直接接種したところ、ベンサミアナタバコの接種葉に壞死斑を生じ、ウイルスは全身感染し、接種後 10 日目に病徵を引き起した。ToMMV に感染したベンサミアナタバコを電子顕微鏡で観察すると、多数の棒状の粒子が検出された。

4. ToMMV 感染クローンのトマトへの接種

はじめに、抵抗性遺伝子を持たないトマト GCR26 ホモ系統に ToMMV-SP を接種したところ、接種後 2 週間で全身感染した(表 1、図 1a)。発病したトマト株は、葉の壞死、モザイク、糸葉症状を示した。次に、*Tm-1* 遺伝子ホモ(*Tm-1/Tm-1*)である GCR237 に ToMMV-SP を接種したところ、接種後 2 週間でウイルスの全身感染が確認された(表 1、図 1b)。しかし、*Tm-2* ホモ系統(GCR236 [*Tm-2nv/Tm-2nv*]、GCR254 [*Tm-1/Tm-1*、*Tm-2nv/Tm-2nv*]、GCR526 [*Tm-2/Tm-2*]) および *Tm-2²* ホモ系統(GCR267 [*Tm-2²/Tm-2²*]) に ToMMV-SP を接種した場合、ウイルスは接種子葉でのみ検出され、上位葉へのウイルスの移行は認められなかった(表 1)。これらの結果から、*Tm-2* および *Tm-2²* ホモ系統は ToMMV-SP に対して抵抗性であることが明らかとなった。

一方、ToMMV-SP を接種したヘテロ(*Tm-2²/+*)の市販トマトのうち、品種‘C’、‘G’、‘H’および‘I’での接種 2 週間後の上位葉の感染率は 100%であった(表 1)。その他の品種では、品種‘J’および‘K’で 90%、品種‘B’で 75%、品種‘A’、‘D’および‘E’で 50%、品種‘F’で 40%の感染率であった(表 1、図 1c)。ホモ品種(*Tm-2²/Tm-2²*)であるトマト‘L’に ToMMV-SP を接種した場合、感染率は 25%であった(表 1)。

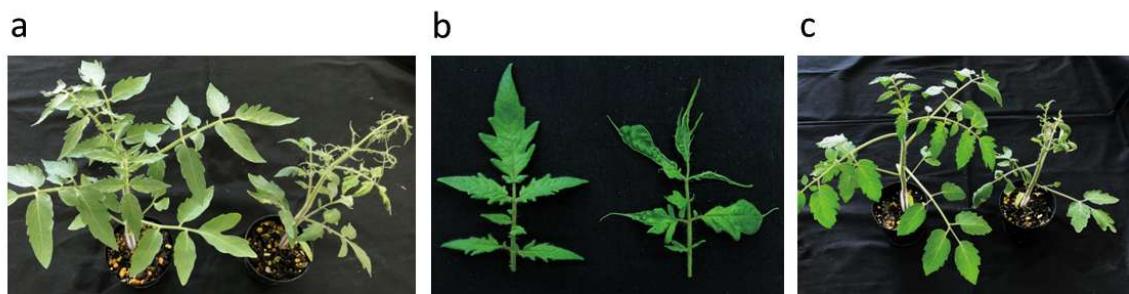


図 2. トマトにおける ToMMV の病徵。 (a) 抵抗性遺伝子を持たないトマト GCR26 における症状。 ToMMV-SP 接種 3 週間後のトマトを撮影した(左:健全区、右:ToMMV-SP 接種区)。(b) *Tm-1/Tm-1* ホモ系統 GCR237 における ToMMV-SP の接種反応。接種 3 週間後のトマトの上位葉の写真(左:健全区、右:ToMMV-SP 接種区)。(c) *Tm-2²/+*ヘテロの品種‘A’に ToMMV-SP を接種した場合の反応。接種 3 週間後のトマトの写真(左:健全区、右:ToMMV-SP 接種区)。

表 1. トマトおよびベンサミアナタバコにおける ToMMV 接種に対する反応

植物	接種葉		上位葉	
	感染率 (%)	病徵 ^{a)}	感染率 (%)	病徵 ^{a)}
ベンサミアナタバコ	100	C	100	N, D
GCR26 (+/+)	100	NS	100	M, SG, MT, LN
GCR237 (<i>Tm-1/Tm-1</i>)	100	NS	100	M, SG, MT, LN
GCR236 (<i>Tm-2nv/Tm-2nv</i>)	100	NS	0	ns
GCR254 (<i>Tm-1/Tm-1, Tm-2nv/Tm-2nv</i>)	100	NS	0	ns
GCR526 (<i>Tm-2/Tm-2</i>)	100	NS	0	ns
GCR267 (<i>Tm-2²/Tm-2²</i>)	100	NS	0	ns
A 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	50	M
B 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	75	M, LN
C 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	100	M
D 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	50	M
E 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	50	M, SG, MT, LN
F 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	40	M, SG, NS
G 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	100	SG
H 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	100	M, SG
I 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	100	M, SG
J 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	90	M, LN, NS, C
K 品種 (<i>Tm-2²/+</i>)	100	NS	100	SG, MT
L 品種 (<i>Tm-2²/Tm-2²</i>)	100	NS	25	M, SG, NS

C=クロロシス; N=ネクロシス; D=萎縮; M=モザイク; NS=えそ斑紋; SG=わい化; MT=斑点; LN=糸葉, ns=病徵なし

5. カプシカム属植物における ToMMV 接種試験

カプシカム属植物については、*L*(+)、*L1*(*L1*/+)、*L3*(*L3*/+) および *L4*(*L4*/+) 品種で接種試験を行った。*L* 遺伝子を持たない品種に ToMMV-SP を子葉に接種したところ、接種 2 週間後にはすべての上位葉で黄化およびモザイク症状が認められた(図 2a)。接種葉と上位葉から抽出した RNA を用いて RT-PCR 解析を行ったところ、すべての葉で ToMMV-SP の感染が確認された(表 2)。次に、*L1*/+、*L3*/+、*L4*/+の遺伝子を持つ品種の子葉に ToMMV-SP を接種したところ、感染率はそれぞれ品種 A(*L1*/+)、B(*L3*/+) および C(*L4*/+) で 44%、61% および 61% であった(表 2、図 2b-d)。接種 2 週間後には過敏反応によるウイルスの封じ込めが第一本葉に観察された(図 2b-d)。しかし、上位葉では潜伏感染しながらもウイルスが検出され、ウイルス感染は継続した。その結果、接種 1 ヶ月後の感染率は 10~20% であったものの、感染植物では上位葉に黄化およびモザイク症状が発生した(表 2、図 2e)。

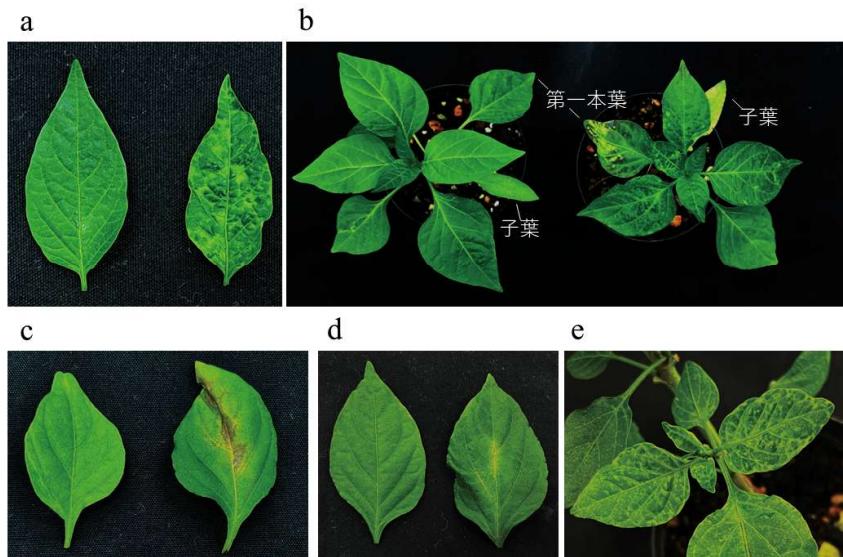


図3. ToMMV-SP を接種したピーマンの病徴。(a) 抵抗性遺伝子 *L* を持たない品種 ‘A’に ToMMV-SP を接種したところ、2週間後に ToMMV-SP は全身感染を起こし、モザイク症状を示した。写真は全身感染した葉の上位葉を撮影した(左:健全区、右:ToMMV-SP 接種区)。(b) 抵抗性遺伝子 *L1* を持つ品種 ‘B’に ToMMV-SP を接種した。接種 2 週間後に株全体の写真を撮影した(左:健全区、右:ToMMV-SP 接種区)。(c) 抵抗性遺伝子 *L3* を持つピーマン品種 ‘C’に ToMMV-SP を接種した。接種 2 週間後の本葉第 1 葉を撮影した(左:健全区、右:ToMMV-SP 接種区)。(d) 抵抗性遺伝子 *L4* を持つ品種 ‘D’に ToMMV-SP を接種した。接種 2 週間後の本葉第 1 葉を撮影した(左:健全区、右:ToMMV-SP 接種区)。(E) ToMMV-SP による全身感染によりモザイク、黄化症状を示す *L4* ピーマン品種‘D’の部分拡大図(接種 1 カ月後)。

表 2. ToMMV-SP 接種ピーマンにおける反応

植物	接種葉		上位葉			
	感染率 (%)	病徴 ^{a)}	接種 2 週間後		接種 1 ケ月後	
			感染率 (%)	病徴 ^{a)}	感染率 (%)	病徴 ^{a)}
A 品種 (+)	100	NS	100	Y, M	100	Y, M
B 品種 (<i>L1</i> +)	100	NS	44	HR → L	20	Y, M
C 品種 (<i>L3</i> +)	100	NS	61	HR → L	10	Y, M
D 品種 (<i>L4</i> +)	100	NS	66	HR → L	15	Y, M

NS=えそ斑点; Y=黄化; M=モザイク; HR=過敏反応; L=潜在感染

6. おわりに

はじめに述べたように ToMMV は 2009 年にトマトで初めて発生が確認され、現在、世界的に流行し大きな問題となっている。日本のトマト品種には *Tm-2²/+* のヘテロを持つ品種が多く導入されており、ToMV の防除に大きく貢献している。これらの市販 F1 品種に ToMMV-SP を接種したところ、40~100%の感受性が認められた。ヘテロ品種は収量が高く、広く栽培されているが、接種試験の結果、*Tm-2²/+* 遺伝子を

持っているにもかかわらず、感染を抑えることができなかった。一方、*Tm-2²/Tm-2²* ホモ品種は、株の萎縮と葉の壞死が観察されたものの、一般に本病に対してより抵抗性であった。この結果から、今後 ToMMV 対策として品種を育成する場合、*Tm-2²/Tm-2²* のホモ品種を育成することが有効であると考えられる (Nagai *et al.*, 2019; Tettey *et al.*, 2022)。しかし、栽培特性、果実の品質、市場性などの理由から、日本の主要なトマト品種は *Tm-2²/+* ヘテロであることから、ToMMV の侵入には引き続き十分な監視が必要であると言える。

種子生産は現在アジアを中心とした国々で盛んに行われており、生産現場での検査態勢の構築と輸入種子の高精度の検査は極めて重要である。ToMMV は日本だけでなくオランダとオーストラリアにおいても輸入されたトマトとトウガラシの種子からも検出されたことが報告されている (Fowkes *et al.*, 2022; Lovelock *et al.*, 2020)。今回の試験結果より ToMMV は *L* 遺伝子をもつ品種に潜伏感染するリスクがあることから、ToMMV の分布は公表されている記録よりも広い可能性がある。現在、日本において ToMMV は、検疫有害動植物に指定され、厳重警戒がなされているが、今後、ますます海外から日本への種子や苗の輸入が増加することが予想されるため、ToMMV を含む外国産トバモウイルスの侵入に備え、種苗の検出技術をより強固なものにしていくとともに種子生産現場でも利用可能な技術の確立が必要となるだろう。

謝辞

本研究を実施するにあたり秋田県立大学生物資源科学部 佐藤ちなみ氏に感謝申し上げます。GCR26、GCR237、GCR236、GCR254、GCR526、GCR267 トマトを提供して頂いた NARO 農業生物資源ジーンバンクに感謝いたします。

引用文献

1. Ambros S, Martinez F, Ivars P, Hernandez C, de la Iglesia F, Elena SF (2017) Molecular and biological characterization of an isolate of *Tomato mottle mosaic virus* (ToMMV) infecting tomato and other experimental hosts in Eastern Spain. *Eur J Plant Pathol* 149:261–268.
2. Calder VL, Palukaitis P (1992) Nucleotide sequence analysis of the movement genes of resistance breaking strains of tomato mosaic virus. *J Gen Virol* 73:165–168.
3. Fillmer K, Adkins S, Pongam P, D'Elia T (2015) Complete genome sequence of a tomato mottle mosaic virus isolate from the United States. *Genome Announc* 3:e00167–15.
4. Fowkes AR, Botermans M, Frew L, deKoning PPM, Buxton-Kirk A, Westenberg M, Ward R, Schenk MF, Webster G, Alraiss K, Harju V, Skelton A, Conyers C, Barrett B, Adams IP, McGreig S, Fox A, Vazquez-Iglesias I (2022) First report of *Tomato mottle mosaic virus* in *Solanum lycopersicum* seeds in The Netherlands and intercepted in seed imported from Asia. *New Dis Rep* 45:e12067.
5. Genda Y, Kanda A, Hamada H, Sato K, Ohnishi J, Tsuda S (2007) Two amino acid substitutions in the coat protein of *Pepper mild mottle virus* are responsible for overcoming the *L4* gene-mediated resistance in *Capsicum* spp. *Phytopathology* 97:787–793.
6. Hall TJ (1980) Resistance at the *Tm-2* locus in the tomato to tomato mosaic virus. *Euphytica* 29:189–197.

7. Ishibashi K, Kubota K, Kano A, Ishikawa M (2023) Tobamoviruses: old and new threats to tomato cultivation. *J Gen Plant Pathol* 89:305–321.
8. Ishibashi K, Masuda K, Naito S, Meshi T, Ishikawa M (2007) An inhibitor of viral RNA replication is encoded by a plant resistance gene. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:13833–13838.
9. Kobayashi M, Yamamoto-Katou A, Katou S, Hirai K, Meshi T, Ohashi Y, Mitsuhara I (2011) Identification of an amino acid residue required for differential recognition of a viral movement protein by the *Tomato mosaic virus* resistance gene *Tm-2²*. *J Plant Physiol* 168:1142–1145.
10. Kuroiwa M, Handa S, Gyoutoku Y, Moriyama M, Neriya Y, Nishigawa H, Natsuaki T (2022) Characterization of a ToMV isolate overcoming *Tm-2²* resistance gene in tomato. *Virus Genes* 58:478–482.
11. Lanfermeijer FC, Dijkhuis J, Sturre MJ, de Haan P, Hille J (2003) Cloning and characterization of the durable tomato mosaic virus resistance gene *Tm-2²* from *Lycopersicon esculentum*. *Plant Mol Biol* 52:1037–1049.
12. Li R, Gao S, Fei Z, Ling KS (2013) Complete genome sequence of a new tobamovirus naturally infecting tomatoes in Mexico. *Genome Announc* 1:e00794–13.
13. Li Y, Wang Y, Hu J, Xiao L, Tan G, Lan P, Liu Y, Li F (2017) The complete genome sequence, occurrence and host range of *Tomato mottle mosaic virus* Chinese isolate. *Virol J* 14:15.
14. Lovelock DA, Kinoti WM, Bottcher C, Wildman O, Dall D, Rodoni BC, Constable FE (2020) *Tomato mottle mosaic virus* intercepted by Australian biosecurity in *Capsicum annuum* seed. *Australasian Plant Dis Notes* 15:8.
15. Meshi T, Motoyoshi F, Adachi A, Watanabe Y, Takamatsu N, Okada Y (1988) Two concomitant base substitutions in the putative replicase genes of tobacco mosaic virus confer the ability to overcome the effects of a tomato resistance gene, *Tm-1*. *EMBO J* 7:1575–1581.
16. Meshi T, Motoyoshi F, Maeda T, Yoshiwoka S, Watanabe H, Okada Y (1989) Mutations in the tobacco mosaic virus 30-kD protein gene overcome *Tm-2* resistance in tomato. *Plant Cell* 1:515–522.
17. Nagai A, Duarte LML, Chaves ALR, Peres LEP, Santos DYAC dos (2019) *Tomato mottle mosaic virus* in Brazil and its relationship with *Tm-2²* gene. *Eur J Plant Pathol* 155:353–359.
18. Padmanabhan C, Zheng Y, Martin GB, Fei Z, Ling KS (2015) Complete genome sequence of a tomato-infecting tomato mottle mosaic virus in New York. *Genome Announc* 3:e01523–15.
19. Sui X, Zheng Y, Li R, Padmanabhan C, Tian T, Groth-Helms D, Keinath AP, Fei Z, Wu Z, Lin KS (2017) Molecular and biological characterization of *Tomato mottle mosaic virus* and development of RT-PCR detection. *Plant Dis* 101:704–711.
20. Tsuda S, Kirita M, Watanabe Y (1998) Characterization of a pepper mild mottle tobamovirus strain capable of overcoming the *L3* gene-mediated resistance, distinct from the resistance-breaking Italian isolate. *Mol Plant Microbe Interact* 11:327–331.
21. Tu L, Wu S, Gao D, Liu Y, Zhu Y, Ji Y (2021) Synthesis and characterization of a full-length infectious cDNA clone of *Tomato mottle mosaic virus*. *Viruses* 13:1050.

22. Turina M, Geraats BPJ, Ciuffo M (2016) First report of *Tomato mottle mosaic virus* in tomato crops in Israel. New Dis Rep 33:1.
23. Webster CG, Rosskopf EN, Lucas L, Mellinger HC, Adkins S (2014) First report of *Tomato mottle mosaic virus* infecting tomato in the United States. Plant Health Prog 15:151–152.



氏名 小枝 壮太 (こえだ そうた)

所属 近畿大学 農学部

准教授

経歴

2006年3月

京都大学 農学部 卒業

2008年3月

京都大学大学院 農学研究科 博士前期課程修了

2009年4月～2011年3月

日本学術振興会 特別研究員(DC2)

2011年9月

京都大学大学院 農学研究科 博士後期課程修了

2011年12月～2015年3月

京都大学大学院 農学研究科 助教

2015年4月～2018年3月

近畿大学 農学部 講師

2018年4月～現在

近畿大学 農学部 准教授

2022年2月～2022年8月

客員研究員(スペイン・Spanish National Research Council: CSIC)

研究分野

- 野菜におけるジェミニウイルス抵抗性素材の選抜、遺伝子単離、DNA マーカーの開発
- ジェミニウイルスやポレロウイルスの同定と特性解析
- トウガラシ・ピーマン果実の辛味や香りに関する遺伝解析

ナス科, ウリ科野菜における ジエミニウイルス抵抗性と育種利用

小枝 壮太*

Sota Koeda

Breeding for geminivirus resistance in *Solanaceae* and *Cucurbitaceae* crops

Abstract

Yellow leaf curl disease caused by begomoviruses (family *Geminiviridae*) is a serious threat to the production of various vegetables. The insect vector, whitefly *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae), has driven the remarkable emergence of begomoviruses. Generally, insecticides that target *B. tabaci* populations are used to control begomoviruses-caused diseases; however, insecticide resistance in *B. tabaci* has emerged by intensive and unregulated use of insecticides. An integrated pest management approach which uses begomovirus-resistant cultivars can be an effective alternative to control the disease. In tomatoes, several begomovirus resistance genes are cloned and resistance is introgressed to commercial tomato cultivars by DNA marker-assisted breeding. In contrast, our understanding of begomovirus resistance in other vegetables is much less advanced, and resistance sources for breeding are missing. In this lecture, I will introduce our recent studies related to virology and breeding science for begomovirus resistance in *Solanaceae* (capsicum, tomato, and eggplants) and *Cucurbitaceae* (cucumber and melon) vegetable crops.

*近畿大学 農学部 Faculty of Agriculture, Kindai University, 3327-204 Nakamachi, Nara 631-8505, Japan

1. はじめに

ジェミニウイルス科はゲノム構造、宿主範囲、媒介昆虫が様々な 14 属に分類され、ベゴモウイルス属には植物ウイルス属の中では最多の 445 種が含まれる(Fiallo-Olivé et al., 2021)。また、ベゴモウイルスは環状一本鎖 DNA である DNA-A と DNA-B を持つ二分節型と、DNA-A に相当する配列のみをゲノムとして有する単分節型に分けられ、DNA-A の全長配列のペアワイズ相同性が既知のベゴモウイルス種と比較して 91%未満である場合に新種として扱われる(Brown et al., 2015)。ウイルス DNA の変異や組換えが進化の原動力になっており(Lefevre and Moriones, 2015)、これがベゴモウイルスの種数が年々増加している要因と考えられる。

ベゴモウイルスは虫媒性ウイルスであり、タバココナジラミ(*Bemisia tabaci*)がウイルス感染した植物体から健全個体へとウイルスを広めていく。ベゴモウイルスに感染した植物では葉の黄化や葉巻などの特徴的な病徵が観察され、生育が遅延するだけでなく、着果も阻害されるため黄化葉巻病は農業生産において甚大な問題になっている。また、タバココナジラミの防除のために多量の農薬が使用されてきたことで農薬耐性を示すタバココナジラミが出現しており、コナジラミの分布域拡大にも比例して生産現場における被害も拡大している(De Barro et al., 2007)。

ベゴモウイルスの宿主範囲は非常に広く、多くの双子葉植物が宿主となる。野菜ではトマト、トウガラシ・ピーマン、ナスなどのナス科、キュウリ、メロン、カボチャ・ズッキーニなどのウリ科、オクラなどにおける被害が大きく、野菜以外ではマメ類、キャッサバ、ワタなどにおける被害が解決を要する世界的な課題と言える。施設栽培における黄化葉巻病の防除では、タバココナジラミに対する薬剤散布やハウス・温室の開口部への防虫網の設置などの基本的な防除に加えて、ウイルス抵抗性品種を用いることが理想である(Rojas et al., 2018)。一方で、露地ではタバココナジラミに対する基本防除の効果が期待できないため、ウイルス抵抗性品種の利用が強く求められる。

ジェミニウイルス抵抗性に関する研究はシロイヌナズナにおいても進められているが、抵抗性品種の育種に繋がるような実用的な研究は少なく、抵抗性遺伝子の単離も含めてトマトにおいて最も研究が進展している。トマトに感染するベゴモウイルスでは、イスラエル周辺が起源地とされている単分節型の tomato yellow leaf curl virus(TYLCV)が欧米や日本などに侵入しており、黄化葉巻病の病原体として広く知られている(Mabvakure et al., 2016)。トマト栽培種(*Solanum lycopersicum*)の遺伝資源からは TYLCV 抵抗性は発見されておらず、幾つかのトマト野生種(*S. chilense*, *S. habrochaites*, *S. peruvianum*)から抵抗性系統が選抜され、種間交雑によりトマト栽培種に抵抗性が導入されている。TYLCV 抵抗性遺伝子座として *Ty-1*～*Ty-6* までが報告されており(Yan et al., 2018), 対立遺伝子である *Ty-1*, *Ty-3*, *Ty-3a* は RNA-dependent RNA polymerase (RDR) を(Verlaan et al., 2013)、*Ty-2* は coiled-coil domain を N 末端に有する NB-LRR タンパク質である TYNBS1 を(Yamaguchi et al., 2018)、唯一の劣性抵抗性遺伝子である *ty-5* は messenger RNA surveillance factor Pelota をコードすることが明らかになっている(Lapidot et al., 2015)。これまでに同定された抵抗性は、過敏反応を伴うようなウイルス感染を阻害するタイプの抵抗性ではなく、感染してもウイルス DNA の複製を抑制しつつ発病を抑えるような耐病性的な形質である。トマトにおいては上記のように幾つかの抵抗性遺伝子が同定されているものの、生産に用いられるトマトの F₁ 品種には世界的に *Ty-1*(一部で *Ty-3*) がヘテロ接合で導入されており、他の抵抗性遺伝子の利用は抵抗性の程度や、リンクエージドラッグなどを含む様々な理由で普及していない。生産に用いられる品種においては、抵抗性は一つの形質に過ぎず、他の形質への悪影響を抑えつつ抵抗性を導入する必要がある。トマトの他にはウリ科野菜の一部で抵抗性品種が発表されているだけであり、抵抗性遺伝子の単離や DNA マーカーを利用した品種改良は十分に行えていない現状にある。

我々の研究グループでは、学術研究による成果を品種改良に応用することを意識した立場から、野菜

におけるベゴモウイルス抵抗性に着目して研究を進めてきた。品種改良への利用を想定すると抵抗性素材および遺伝子単離に基づき設計した DNA マーカーが課題解決の鍵となるため、これらの材料および情報を整備することで民間企業が中心となり進める野菜の品種改良を加速させていく狙いがある。そのためには、各野菜の黄化葉巻病の病原体となるウイルス種の同定や接種法の開発も非常に重要である。本稿では我々のこれまでの取り組みについて紹介する。

2. ベゴモウイルスの同定と抵抗性選抜のための接種法の確立

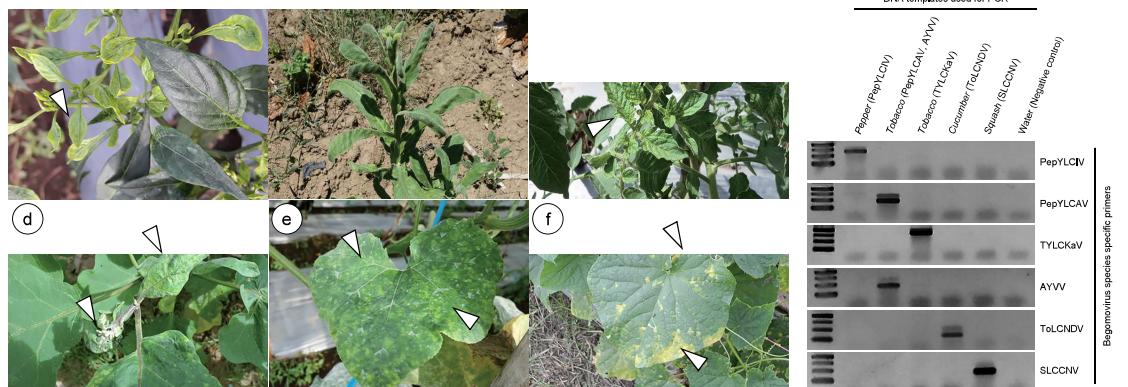
TYLCV による被害は地中海周辺国、北米、東アジア（日本、韓国など）が中心である。一方で、南アジア、東南アジア、中南米など黄化葉巻病が猛威を振るっている地域では TYLCV は主たるウイルス種ではなく、これらの地域では TYLCV よりも病原性が強いベゴモウイルス種が多数存在している。TYLCV に続き広域で被害が報告されているウイルス種として二分節型の *tomato yellow leaf New Delhi virus* (ToLCNDV) が挙げられる (Yamamoto et al., 2020)。ToLCNDV はインドで初めて報告され、現在では地中海周辺国や東南アジア、東アジア（中国や台湾など）でウリ科野菜を中心に被害が拡大している。日本での感染報告はないが、侵入が最も警戒されているベゴモウイルスである。我々は大学、種苗会社などの協力のもと、TYLCV については国内のトマト産地で、ToLCNDV はスペインおよびインドネシアで、他のベゴモウイルスについてはインドネシアで調査を行っている。

トウガラシにおけるベゴモウイルスによる被害は南アジア、東南アジア、中南米、西アフリカなどで報告されており、インドネシアも含まれる (Nalla et al., 2023)。インドネシアはトウガラシ青果の生産量が世界 4 位であるが、黄化葉巻病による被害が大きい地域である。我々が 2012 年に行った調査では二分節型の *pepper yellow leaf Indonesia virus* (PepYLCIV), *tomato yellow leaf Kanchanaburi virus* (TYLCKaV), および単分節型の *ageratum yellow vein virus* (AYVV) がトウガラシに感染しており (Koeda et al., 2016)、その後の調査により、PepYLCIV が黄化葉巻病を引き起こす主要なベゴモウイルスであることを明らかにした。また、2017 年にはトウガラシを含むナス科作物から新種のウイルスを単離して *pepper yellow leaf Aceh virus* (PepYLCAV) と命名した (Kesumawati et al., 2019)。また、2012 年から 2017 年の期間にウイルス病様の症状を示す園芸作物を収集して調査したところ (図 1)、ナスでは TYLCKaV が、ウリ科野菜では ToLCNDV や *squash leaf curl China virus* (SLCCNV) が主たるウイルスであることも報告している (Kesumawati et al., 2020)。ウイルスの単離同定では、ベゴモウイルスのユニバーサルプライマー、ウイルス種得意的なプライマーを用いた PCR を行い (図 1)、必要に応じて Rolling circle amplification により未知の種も対象に配列を増幅して同定を進めている。

抵抗性素材の選抜のためには省力的、効率的に接種を行えるアッセイ系が重要になる。国外のウイルス種を国内の実験環境で扱うこともあり、タバココナジラミの使用は避けている。また、タバココナジラミによる接種では虫の飼育や繁殖も必要であり多大な労力を要する。これらのこと踏まえ、我々はアグロバクテリウム（感染性クローニング）を用いた一過的な遺伝子組換えによるウイルス接種系を、抵抗性の選抜に利用できるレベルで確立している。コンストラクトの設計、アグロバクテリウムの系統、アグロインフィルトレーションやアグロノキュレーションの使い分け、接種する植物体の組織やステージなどが接種の最適化における主な検討事項である。これにより、トマト、トウガラシ、ナス、キュウリ、メロン、カボチャに加えて、モデル植物であるベンサミアナタバコやシロイヌナズナでも 100% 近い感染率を達成しており、ベゴモウイルス抵抗性を効率的に検出することが可能である (Koeda et al., 2017, 2018; Yamamoto et al., 2020)。

of these symptoms may be detected from
these fields. Therefore, further evaluation
and host-range investigation are required.

beg
and
chil
ong



Symptom of yellow leaf curl disease. (a) Chili pepper (*C. annuum*), (b) tobacco (*N. tabacum*), (c) tomato (*S. lycopersicum*), (d) eggplant (*Solanum melongena*), (e) cassava (*Manihot esculenta*), (f) cucumber (*Cucumis sativus*). These symptoms were observed in Indonesia. a トウガラシ, b タバコ, c トマト, d ナス, e カボチャ, f キュウリ. g ウィルス種特異的なプライマーを用いたPCRによるウィルスの検出. Kesumawati et al., (2020)より引用.

3. トウガラシにおけるベゴモウイルス抵抗性

トウガラシにおける抵抗性素材の選抜は、5つの栽培種(*C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum*, *C. pubescens*)全てを対象として、約900系統にPepYLCAVあるいはPepYLCAVを接種することで進めた。幾つかの抵抗性候補系統の中でも、特に安定した抵抗性を示したBaPep-5とPG1-1を用いて純遺伝学による遺伝子単離を行っている。

インドネシアの在来品種であるBaPep-5(*C. annuum*)はベゴモウイルスに対する劣性抵抗性を有している(図2)(Koeda et al., 2021)。感受性トウガラシとの交雑F₂集団を用いたマッピングにより、第5染色体に抵抗性遺伝子`pepy-1`を特定し、ファインマッピングにより`pepy-1`はPelotaをコードするトマト`ty-5`のオルソログであることを明らかにした。さらに、ウイルス誘導性ジーンサイレンシング(VIGS)による逆遺伝学的手法により抵抗性への関与も実証した。また、Pelota遺伝子上に設計したSNPマーカーを公開しており(Koeda et al., 2021; Pohan et al., 2023)、インドネシア国内を含めてトウガラシの育種関係者に広く利用されている抵抗性遺伝子である。

PG1-1(*C. annuum*)はタキイ種苗と共同で解析した抵抗性系統である(図2)(Koeda et al., 2022)。抵抗性素材の選抜の過程で、我々とタキイ種苗は並行して*C. pubescens*の中に強い抵抗性を示す系統があることを確認した。*C. pubescens*はトウガラシ栽培種の中でも*C. annuum*と遺伝的に最も遠く、種間交雑が一般的には難しいとされている。民間企業の経験に基づいて奇跡的に作成された種間交雫による抵抗性導入系統がPG1-1である。PG1-1と感受性トウガラシとの交雫F₂集団を用いたマッピングにより、第7染色体に抵抗性遺伝子`PePy-2`を特定した。追加で大規模な交雫F₂個体から候補領域内の染色体の乗換え個体を選抜し、その自殖により得た交雫F₃集団を用いて17遺伝子を含む候補領域までファインマッピングした。これらの中で、RDRをコードしてトマト`Ty-1`のオルソログである遺伝子を候補遺伝子と考えて詳細に調査したところ、感受性品種ではRDRとしての機能を喪失するような変異があることも明らかにした。さらに、VIGSによりPG1-1でRDR遺伝子をサイレンシングすると、PG1-1はベゴモウイルス抵抗性を失うことを示した。また、PG1-1に特異的なRDR上の変異をDNAマーカー化しており、これを用いることで効率的に抵抗性育種も可能である。トウガラシでの興味深い点は素材を選抜し、候補を想定せずにマッピングで遺伝子に迫ったところ、いずれもトマトと同じ遺伝子がベゴモウイルス抵抗性に関与していた点である。今後、`pepy-1`, `PePy-2`, *C. chinense*で見つかった量的形質遺伝子座(QTL)(Mori et al., 2022)などの組合せ効果を検討することで、安定して、幅広いベゴモウイルスに対して抵抗性を示す品種の育成に繋がると期待している。

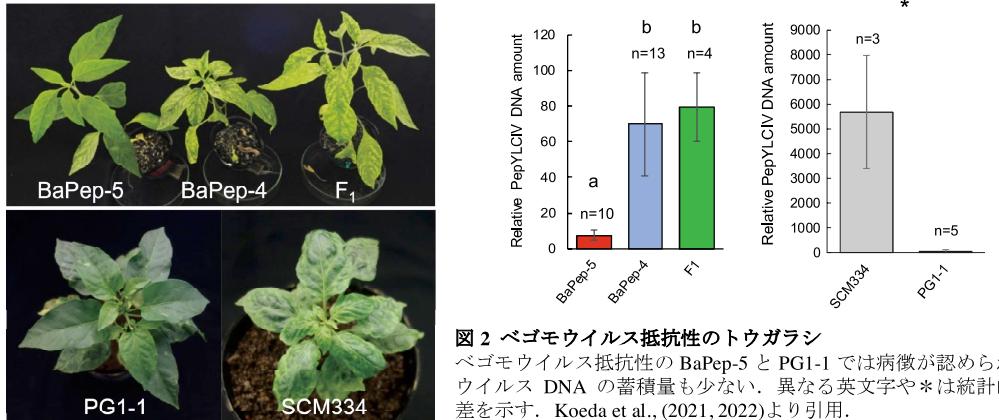


図 2 ベゴモウイルス抵抗性のトウガラシ
ベゴモウイルス抵抗性の BaPep-5 と PG1-1 では病徵が認められず、
ウイルス DNA の蓄積量も少ない。異なる英文字や*は統計的有意
差を示す。Koeda et al., (2021, 2022)より引用。

4. ナス科、ウリ科野菜におけるベゴモウイルス抵抗性

トウガラシでの抵抗性素材の選抜および抵抗性遺伝子の同定が上手く進んだため、同アプローチを他の野菜にも適用した。ナスでは 736 系統から TYLCKaV 抵抗性の 22 系統を選抜(Kikkawa et al., 2023)、メロンでは 739 系統から ToLCNDV 抵抗性の No.198 を選抜、キュウリでは 586 系統から ToLCNDV 抵抗性の 6 系統を選抜して遺伝子同定を進めている。さらに、抵抗性キュウリの No.44 では第 1 染色体および第 2 染色体に抵抗性に関わる QTL が存在し、第 1 染色体の抵抗性遺伝子である *Cy-I* は RDR をコードすることを報告している(図 3) (Koeda et al., 2023)。これにより、RDR はナス科のトマトとトウガラシだけでなく、ウリ科のキュウリにおいてもベゴモウイルス抵抗性に関与することが明らかになった。現在調査中であるが、ナス、メロン、キュウリではトマトやトウガラシとは異なる遺伝子が抵抗性に関与することも示唆されており、抵抗性に重要な役割を果たす新たな遺伝子の発見も期待できる。さらに、劣性遺伝子も存在することから、ゲノム編集やメタンスルホン酸エチル(EMS)変異体の利用により、他の野菜での抵抗性品種の作出にも理論的には応用可能である。

トマトは上述の通り、ベゴモウイルス抵抗性に対する知見の蓄積が多い品目である。そのため、既知の *Ty-1*～*Ty-6* 以外の因子を発見することは難しいと考えられる。そこで、我々は現在トマトにおいて TYLCV 抵抗性のために最も広く利用されている *Ty-1* による抵抗性を様々な角度から調査している。東南アジアには TYLCV よりも病原性の強いベゴモウイルス種が多数存在しているが、*Ty-1* のヘテロ接合体では TYLCKaV に対して十分な抵抗性を発揮することができない(Koeda et al., 2020)。また、国内に分布している TYLCV に対しても、夏場のような高温環境であれば *Ty-1* による抵抗性が崩壊してしまうことを明らかにしている(図 4) (Koeda and Kitawaki, 2024)。さらに、沖縄県では単分節型のベゴモウイルスである *lisanthus enation leaf curl virus* (LELCV) を国内で初めて同定した(Taniguchi et al., 2023)。LELCV は台湾より侵入したと推測され、国内にすでに分布している TYLCV と比較して病原性が強く、既存の TYLCV 抵抗性トマト品種では LELCV に対して十分な抵抗性が発揮されないことを確認している。これらのことから、トマトでは複数の *Ty* 遺伝子を導入することを含めて、抵抗性を強化する方法を検討していく必要がある。このようにトマトにおける現場のニーズ、研究の動向にも触れておくことは、他の野菜での将来的な対応を想定しておくために有益であると考えている。

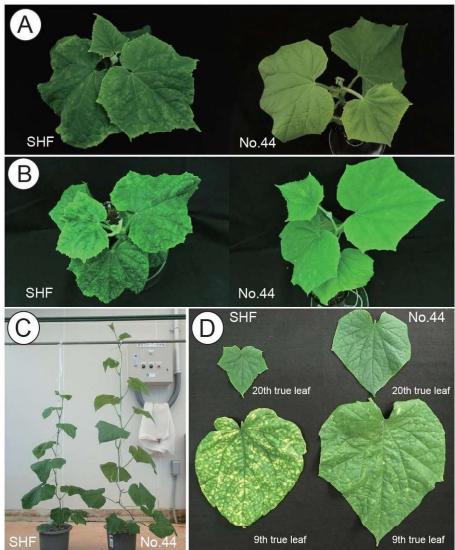


図3 ベゴモウイルス抵抗性のキュウリ
No.44はToLCNDVに抵抗性、SHFは感受性。
Koeda et al., (2023)より引用。

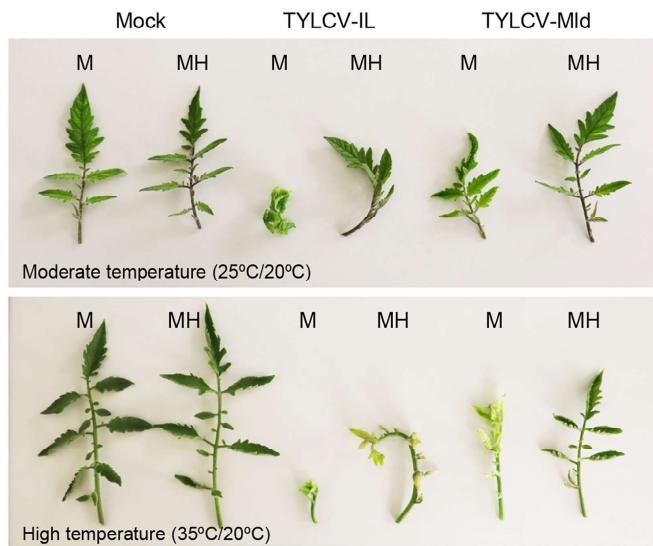


図4 *Ty-I*によるトマトのTYLCV抵抗性は高温で崩壊する
‘桃太郎’(M)は感受性トマト、‘桃太郎ホープ’(MH)は*Ty-I*をヘテロ接合で有するトマト。高温ではMHでもTYLCV-ILの感染により黄化葉巻病を示す。Koeda and Kitawaki, (2024)より引用。

5. おわりに

ジェミニウイルス科・ベゴモウイルス属による作物生産における被害を軽減するためには、抵抗性育種が一つの有力なアプローチである。欧米や日本において被害が拡大したTYLCV、欧州で分布を拡大しているToLCNDVに対しては着実に抵抗性育種が行える基盤が整えられつつある。これらの地域で育種による防除が成功している大きな要因として、TYLCVやToLCNDV以外のベゴモウイルスの多様性が低い点が考えられる。一方、南アジアのインドを事例に紹介すると、トウガラシに感染するベゴモウイルスだけでも少なくとも10種以上が報告されており、ウイルスの多様性が非常に高い(Khan and Khan, 2017)。このような地域において、単一の抵抗性遺伝子を導入する欧米や日本での育種では到底対応ができないことは容易に想像できる。アジア、アフリカなどでの野菜の安定生産を目指すWorld Vegetable Center(台湾にある国際研究機関)の研究者も、これらの地域では状況に応じた一手を打つ必要があることを認識している。現在、我々は当研究機関やインドの研究所および大学、インドネシアの大学、種苗業界とも連携関係を強化しながら、学術的発見の実用化に向けた取り組みを模索している。

謝辞

本研究は日本学術振興会(JSPS)の科学研究費補助金である19H02950(基盤研究B)、21KK0109(国際共同研究強化B)、23H0220(基盤研究B)、二国間交流事業、京都大学【いしづえ】研究支援制度の支援を受けて遂行した。また、本研究の実施にあたり国内外大学の共同研究者、タキイ種苗および園芸植物育種研究所の皆さん、近畿大学、京都大学の学生の皆さんには多大な御助言・御支援をいただいた。この場をお借りして深く感謝申し上げる。

引用文献

- Brown JK, Zerbini FM, Navas-Castillo J, Moriones E, Ramos-Sobrinho R, Silva JC, Fiallo-Olivé E, Briddon RW, Hernández-Zepeda C, Idris A, Malathi VG, Martin DP, Rivera-Bustamante R, Ueda S,

- Varsani A (2015) Revision of Begomovirus taxonomy based on pairwise sequence comparisons. *Arch Virol* 160:1593–619.
2. De Barro PJ, Hidayat SH, Frohlich D, Subandiyah S, Ueda S (2007) A virus and its vector, pepper yellow leaf curl virus and *Bemisia tabaci*, two new invaders of Indonesia. *Biol Invasions* 10:411–433.
 3. Fiallo-Olivé E, Lett JM, Martin DP, Roumagnac P, Varsani A, Zerbini FM, Navas-Castillo J (2021) ICTV Virus Taxonomy Profile: Geminiviridae. *J Gen Virol* 102:001696.
 4. Kesumawati E, Okabe S, Homma K, Fujiwara I, Zakaria S, Kanzaki S, Koeda S (2019) Pepper yellow leaf curl Aceh virus: a novel bipartite begomovirus isolated from chili pepper, tomato, and tobacco plants in Indonesia. *Arch Virol* 164:2379–2383.
 5. Kesumawati E, Okabe S, Khalil M, Alfan G, Bahagia P, Pohan N, Zakaria S, Koeda S (2020) Molecular characterization of begomoviruses associated with yellow leaf curl disease in *Solanaceae* and *Cucurbitaceae* crops from Northern Sumatra, Indonesia. *Hort J* 89:410–416..
 6. Khan ZA, Khan JA (2017) Characterization of a new begomovirus and betasatellite associated with chilli leaf curl disease in India. *Arch Virol* 162:561–565.
 7. Kikkawa K, Tanaka M, Kesumawati E, Koeda S (2023) Identification of natural sources of resistance to bipartite begomovirus TYLCKaV in *Solanum melongena*. *Euphytica* 219:51.
 8. Koeda S, Fujiwara I, Oka Y, Kesumawati E, Zakaria S, Kanzaki S (2020) *Ty-2* and *Ty-3a* conferred resistance are insufficient against tomato yellow leaf curl Kanchanaburi virus from Southeast Asia in single or mixed infections of tomato. *Plant Dis* 104:3221–3229.
 9. Koeda S, Homma K, Tanaka Y, Kesumawati E, Zakaria S, Kanzaki S (2017) Highly efficient agroinoculation method for tomato plants with *Tomato yellow leaf curl Kanchanaburi virus*. *Hort J* 86:479–486.
 10. Koeda S, Homma K, Tanaka Y, Onizaki D, Kesumawati E, Zakaria S, Kanzaki S (2018) Inoculation of capsicums with *Pepper yellow leaf curl Indonesia virus* by combining agroinoculation and grafting. *Hort J* 87:364–371.
 11. Koeda S, Kesumawati E, Tanaka Y, Hosokawa M, Doi M, Kitajima A (2016) Mixed infection of begomoviruses on pepper plants at Northern Sumatra, Indonesia. *Trop Agric Dev* 60:59–64
 12. Koeda S, Kitawaki A (2024) Breakdown of *Ty-1*-based resistance to tomato yellow leaf curl virus in tomato plants at high temperatures. *Phytopathology* In press.
 13. Koeda S, Mori N, Horiuchi R, Watanabe C, Nagano AJ, Shiragane H (2022) PepYLCIV and PepYLCAV resistance gene *Pepy-2* encodes DFDG-Class RNA-dependent RNA polymerase in *Capsicum*. *Theor Appl Genet* 135:2437–2452.
 14. Koeda S, Onouchi M, Mori N, Pohan NS, Nagano AJ, Kesumawati E (2021) A recessive gene *pepy-1* encoding Pelota confers resistance to begomovirus isolates of PepYLCIV and PepYLCAV in *Capsicum annuum*. *Theor Appl Genet* 134:2947–2964.
 15. Koeda S, Yamamoto C, Yamamoto H, Fujishiro K, Mori R, Okamoto M, Nagano AJ, Mashiko T (2023) *Cy-1*, a major QTL for tomato leaf curl New Delhi virus resistance, harbors a gene encoding a

- DFDGD-Class RNA-dependent RNA polymerase in cucumber (*Cucumis sativus*). Preprint (Version 1) available at Research Square (<https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-3784112/v1>).
16. Lapidot M, Karniel U, Gelbart D, Fogel D, Evenor D, Kutsher Y, Makhabash Z, Nahon S, Shlomo H, Chen L, Reuveni M, Levin I (2015) A novel route controlling begomovirus resistance by the messenger RNA surveillance factor Pelota. PLoS Genet 11:e1005538.
 17. Lefevre P, Moriones E (2015) Recombination as a motor of host switches and virus emergence: geminiviruses as case studies. Curr Opin Virol 10:14–19.
 18. Mabvakure B, Martin DP, Kraberger S, Cloete L, van Brunschot S, Geering AD, Thomas JE, Bananej K, Lett JM, Lefevre P, Varsani A, Harkins GW (2016) Ongoing geographical spread of *Tomato yellow leaf curl virus*. Virology 498:257–264.
 19. Mori N, Hasegawa S, Takimoto R, Horiuchi R, Watanabe C, Onizaki D, Shiragane H, Nagano AJ, Kesumawati E, Koeda S (2022) Identification of QTLs conferring resistance to begomovirus isolate of PepYLCIV in *Capsicum chinense*. Euphytica 218:20.
 20. Nalla MK, Schafleitner R, Pappu HR, Barchenger DW (2023) Current status, breeding strategies and future prospects for managing chilli leaf curl virus disease and associated begomoviruses in Chilli (*Capsicum spp.*). Front Plant Sci 14:1223982.
 21. Pohan NS, Alfan G, Khalil M, Bahagia P, Hayati R, Haidar Y, Hadisah N, Onouchi M, Shirono R, Kohno Y, Hamada A, Maruishi T, Hachisu S, Homma K, Zakaria S, Kesumawati E, Koeda S (2023) Pepper (*Capsicum annuum*) plants harboring the begomovirus resistance gene *pepy-1* show delayed symptom progress and high productivity under the natural field condition. Hort J 92:36–46.
 22. Rojas MR, Macedo MA, Maliano MR et al (2018) World management of geminiviruses. Annu Rev Phytopathol 56:637–677.
 23. Taniguchi M, Sekine K-T, Koeda S (2023) Lisianthus enation leaf curl virus, a begomovirus new to Japan, is more virulent than the prevalent tomato yellow leaf curl virus in *Ty*-gene-mediated resistant tomato cultivars. J Gen Plant Pathol 89:35–46.
 24. Verlaan MG, Hutton SF, Ibrahem RM, Kormelink R, Visser RGF, Scott JW, Edwards JD, Bai Y (2013) The Tomato yellow leaf curl virus resistance genes *Ty-1* and *Ty-3* are allelic and code for DFDGD-class RNA-dependent RNA polymerases. PLoS Genet 9:e1003399.
 25. Yamaguchi H, Ohnishi J, Saito A, Ohyama A, Nunome T, Miyatake K, Fukuoka H (2018) An NB-LRR gene, *TYNBS1*, is responsible for resistance mediated by the *Ty-2 Begomovirus* resistance locus of tomato. Theor Appl Genet 131:1345–1362.
 26. Yamamoto H, Wakita Y, Kitaoka T, Fujishiro K, Kesumawati E, Koeda S (2021) Southeast Asian isolate of tomato leaf curl New Delhi virus shows higher pathogenicity against tomato and cucurbit crops compared to Mediterranean isolate. Hort J 90:314–325.
 27. Yan Z, Pérez-de-Castro A, Díez MJ, Hutton SF, Visser RGF, Wolters AA, Bai Y, Li J (2018) Resistance to Tomato yellow leaf curl virus in tomato germplasm. Front Plant Sci 9:1198.



氏名 鈴木 信弘(すずき のぶひろ)

所属 岡山大学 資源植物科学研究所
教授

経歴

1988年5月	東北大学農学研究科博士課程単位取得後退学
1989年11月	東北大学より学位授与(農学博士)
1988年5月~1990年3月	秋田県立農業短期大学生物工学研究所 助手
1990年4月~1998年4月	秋田県立農業短期大学生物工学研究所 講師
1997年4月~2001年3月	メリーランド州立大学生物工学研究所客員助教授
2001年4月~2007年3月	岡山大学資源生物科学研究所 植物・微生物相互作用グループ 助教授
2007年4月～現在	岡山大学資源植物科学研究所 教授 植物・微生物相互作用グループ 教授
2019年6月~2019年11月	スイス連邦森林・雪氷・景観研究所 WSL フェロー

研究分野

- ・ 菌類ウイルスと宿主のせめぎ合い
- ・ RNAウイルスの多様性
- ・ ウィルスネオライフスタイル
- ・ 果樹のヴァイロコントロール

国際ウイルス分類委員会による二名法導入とウイルス種名・ 系統名のあれこれ

鈴木 信弘*

Nobuhiro SUZUKI

Adoption of the binomial to virus species names by the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) and its backgrounds: virus species names, virus names, and others

Abstract

The International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) is a committee of the Virology Division of the International Union of Microbiological Societies (IUMS), and officially authorizes classification and nomenclature of viruses. There are three marked changes in recent virus taxonomy of the ICTV: 1) creation of higher ranks of taxa such as realm and kingdom, 2) adoption of a binomial system into the virus species names, and approval of virus species based only upon coding-complete genomic sequences without any biological data. Some virologists criticize these apparently rash changes in the ICTV taxonomy. In this seminar, the backgrounds of each of the above-mentioned changes will be introduced along with the author's personal impressions, after first explaining the organization of the ICTV. Also introduced are small stories of virus taxa associated with Japanese words and/or researchers.

*岡山大学資源植物科学研究所 植物微生物相互作用グループ 岡山県倉敷市中央2-20-1
Group of Plant-Microbe Interactions, Institute of Plant Science and Resources, Okayama University

1. はじめに

国際ウイルス分類委員会 (International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) が進めてきた最近のウイルス分類の動向を紹介するにあたり、三つの大きな変更を抜きには語れない。一つ目は、ウイルス分類に他の細胞性生物 (微生物類など) の分類と同様に上位の分類群ランクを多数設けたこと、二つ目は二名法のウイルス種への導入であり、最後三つ目はゲノム配列データのみ (しかしコーディング領域をカバーしていること) を基にウイルス種の提案を可能としたことである。これらの一見性急と見える動きに対しては、ウイルス研究に携わる各方面からの批判・反響があるのも事実である。本講演では、筆者の感想も交えながら、上記3つの変化それぞれの背景や重要性・意義を含め紹介したい。特に、これらの変化は、網羅的な核酸配列解析技術の進歩、急速に進むウイルス多様性のより深い認識、ウイルス配列の相同性解析や系統解析技術の進歩と無縁ではない (Siddell et al., 2023)。また、併せて日本(語)にゆかりの深いウイルス分類 (群名) も紹介したい。なお、前半は、話題と密接に関連する主に Siddell 博士、Simmonds 博士、Zerbini 博士、Gibbs 博士、Van Regenmortel 博士らの総説・論文を参考にして資料を準備した (Siddell et al., 2023; Simmonds et al., 2023; Zerbini et al., 2022; Siddell et al., 2020; Gibbs, 2020; Van Regenmortel, 2019)。ここに記して謝意を表す。興味ある方は、ぜひそれらも参照されたい。

2. 国際ウイルス分類委員会 (ICTV) の組織

まず、国際ウイルス分類委員会 (ICTV) を紹介する。ICTV は、日本のウイルス学会、植物病理学会などが会員となっている日本微生物連盟を会員として擁する上部組織 (International Union of Microbiological Societies IUMS, 国際微生物連合 <<https://iums.org/>>) の3つある重要部門の一つとなっており、その3部門の中でも、積極的に活動し、コミュニティに貢献している。従って、ICTV はウイルス分類を司る唯一の半ば公的な組織と言える。ICTV の歴史、ICTV による植物ウイルス・ウイロイドの分類は、植物ウイルス大辞典 (日比・大木 (監修)、2016)、津田による解説 (2021) に詳しく記されている。当然であるが、ウイルス研究者 (分類学者に関わらず) が、ウイルス分類に対してそれぞれの学術的な主張を雑誌で公表するのは自由である。図 1 に示す様に、現在、多数のウイルス研究者が ICTV を構成して、ボランティアとして活動している。ウイルス分類の申請書 (一定書式で年一度申請可能) は、180 名の資格を有する会員による投票で諾否が下される。その会員内訳は、主にウイルス科毎に組織される約 120 の作業部会 (study group, SG) 部会長、それら SG が宿主界およびゲノムタイプによって分類される7つの分科会 (subcommittee, SC; 動物 DNA およびレトロウイルス、動物 dsRNA および (-)ssRNA ウィルス、動物 (+)ssRNA ウィルス、細菌ウイルス、古細菌ウイルス、菌類および藻類ウイルス、植物ウイルス) の座長、約 40 名の各国代表メンバー (National member) <<https://ictv.global/members/national>> などである (Siddell et al., 2023)。ICTV 構成委員の中で、ICTV 会長 (President)、他 4 名の委員 (Vice-president, Business Secretary, Proposal secretary, Data Secretary) が執行

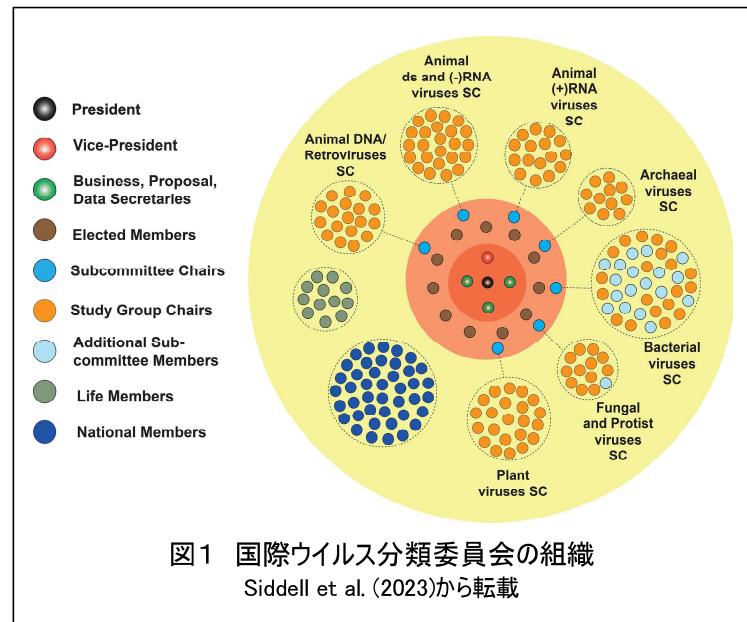


図 1 国際ウイルス分類委員会の組織
Siddell et al. (2023)から転載

部を形成し、彼らとさらに7名の SC 座長、選挙で選ばれた委員 (Elected Member) が役員会 (Executive Committee, EC) を構成する。最も重要なのは、主にウイルス科毎に組織される約 120 の SG で、各座長のもと計約 600 名の委員で構成される。新たなウイルス分類の提案書の殆どは、この SG を通じて申請される点から、ICTV の中核的な役割を担っていると言える。各種申請書の承認は、二段階による投票 (二十数名の役員会と約 180 名の ICTV 構成員) で決定される。筆者は、ICTV 役員としては短い経験であるものの、比較的民主的に組織運営されていると感じる。なお、さらなる詳細は、ICTV のウェブサイト (<<https://ictv.global>>) に委ねる。

3. 国際ウイルス分類委員会 (ICTV) の役割

ICTV の役割は、文字通りウイルスの分類と分類群各階層の命名とウイルス全てに適合する普遍的な分類体系の確立、である。各種ウイルス系統 (分離株) の域 (realm)、界 (kingdom)、門 (phylum)、綱 (class)、目 (order)、科 (family)、属 (genus)、種 (species) などへの分類とそれらの名前の決定に携わる (Siddell et al. 2023)。従って、種以下の系統、分離株、変異株等の呼び名は各研究コミュニティに任せられている。ウイルス分類は、ウイルス学の文法の様なものであり、ウイルスを議論する上で極めて重要な情報の一つと言える。現在では、ICTV に承認されている域が 6、界が 10、種の数に至っては 1 万を超える (最新の 2022 年リリースで、72 目、264 科、2818 属、11273 種) 表1 (Zerbini et al., 2023)。

Rank	MSL #37 Total ^a	New	Abolished	Moved	Renamed	MSL #38 Total ^b
Realm	6	0	0	0	0	6
Subrealm	0	0	0	0	0	0
Kingdom	10	0	0	0	0	10
Subkingdom	0	0	0	0	0	0
Phylum	17	0	0	0	0	17
Subphylum	2	0	0	0	0	2
Class	39	1	0	0	0	40
Subclass	0	0	0	0	0	0
Order	65	7	0	0	0	72
Suborder	8	0	0	0	0	8
Family	233	31	0	1	1	264
Subfamily	168	14	0	1	0	182
Genus	2,606	214	2	15	12	2,818
Subgenus	84	0	0	0	0	84
Species	10,434	858	19	6	1,643	11,273

^aTotal number of taxa in the ICTV Master Species List prior to 2023 ratification

^bTotal number of taxa now recognized, as reported in the ICTV Master Species List #38

表1 2023 年国際ウイルス分類委員会により承認されたウイルス分類群の変更点 (許可取得後 Zerbini et al. (2023)より転載)

ウイルス分類を議論する上では、留意すべき重要な点があるので紹介したい。上述のように1万以上存在するウイルス種には、ウイルス叢や環境サンプルのメタゲノム解析由来のものも多く含まれ、ウイルスの分離やその生物学的性状の解析が済んでいないものが多数存在する。この点については、後述する。もう一つの点として、ICTV による分類はその時点で最良と思われる分類であって、その分類が未来永劫続くものではない。ウイルスの分類は、その時々のウイルス種の定義、解析技術の進歩、得られた新データによって都度変動する可能性を秘めている。植物ウイルス研究者には、ルテオウイルス (luteovirids) の再分類が身近な出来事であろう。ICTV9次報告 (King et al., 2011) では、*Luteoviridae* (科) は三つの属に分かれていた。*Pea enation mosaic virus 1* を含む *Enamovirus* (属)、*Barley yellow dwarf virus-PAV* を含む *Luteovirus* (属)、そして *Potato leafroll virus* を含む *Polerovirus* (属) である。これらは、2024 年 1 月現在、*Luteoviridae* は廃止され、*Luteovirus* は *Tombusviridae* (科) に、*Enamovirus* と *Polerovirus* は *Solemoviridae* (科) にそれぞれ編入された。それぞれの属に含まれるウイルス種の帰属換えは行なわれていないが、後述の二名法による新しい種名に変更された。さらに realm (域) が設けられる前の話であるが、菌類ウイルス (マイコウイルス) のハイポウイルス (hypovirids) と菌類/植物ウイルスのエンドルナウイルス

(endornavirids)は、最近まで dsRNA ウィルスとして分類されていたが、現在はいずれも(+)ssRNA ウィルスへ変更されている。以下に、近年 ICTV で進められたウィルス分類上の3つの大きな変更を概説する。

1) 分類上位のランクの創設

ICTV9次報告(King et al., 2011)までは、ウィルスはゲノムタイプ(Baltimore の分類)(Baltimore, 1971)に従って大別されていた。すなわち、(-)ssRNA ウィルス、(+)ssRNA ウィルス、dsRNA ウィルス、dsDNA ウィルス、逆転写(+)RNA ウィルス等である。それまで、*Picornavirales*(目)、*Mononegavirales*(目)、*Tymovirales*(目)など複数の目が既に存在した。それが 2018 年に phylum(門)と class(綱)、2019 年に realm(域)が、2020 年に kingdom(界)が創設された。現在は、上層の分類群数は図2に示すようになり、一名法で表記され、他の生物界の分類の様に階層的になっている。例えば、tomato spotted wilt virus (TSWV) は「*Orthotospovirus tomatomaculæ* (種)、*Orthotospovirus* (属)、*Tospoviridae* (科)、*Bunyavirales* (目)、*Ellioviricetes* (綱)、*Negarnaviricota* (門)、*Orthornavirae* (界)、*Riboviria* (域)」に属する。しかし、全てのウィルス種が最上位の域から入れ子状態になっているわけではなく、属あるいは科までは確定しているが、それより上位の分類が決まっていない種も多数存在する (<<https://ictv.global/msl>>)。また、上位の分類群の境界を設けるのが難しい場合もあり、現段階で合理的にわかり易く設定されているとは言い難い。

2) 二名法の導入

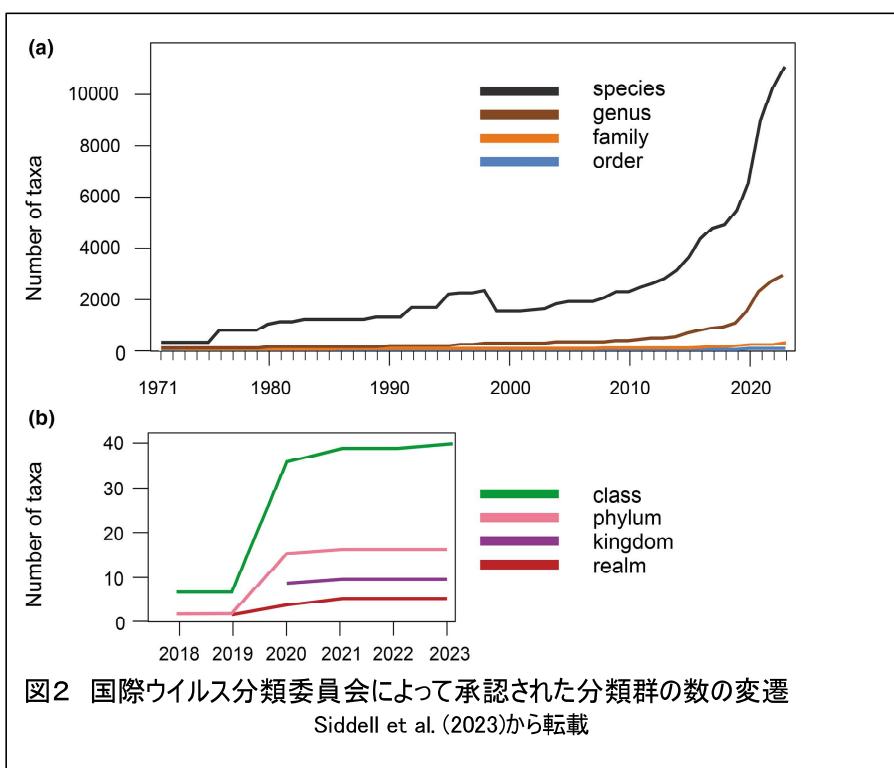
従前から、ICTV では、ウィルス種名とウィルス(系統)名を厳然と区別し、全ての分類群名はイタリック体で表記し、種名の最初の文字を大文字とすることは決定されていた。すなわち、ウィルス(系統)名は感染性を有する物理的実態としてのウィルスを指し、ウィルス種名は研究者が人為的に設けた抽象的概念となる。しかし、ウィルス種名とウィルス(系統)名がかつては同じであることが多く、しばしば混乱をきたした。例えば、tobacco mosaic virus (TMV) は species *Tobacco mosaic virus* に属するが、論文上で「*Tobacco mosaic virus* (TMV) infects many members of the family Solanaceae」などの誤記載が散見されていた(Zerbini et al., 2022)。

二名法については、ウイルス学コミュニティでその導入が議論されてきて久しい。その是非を賛成派、反対派による喧々諤々の白熱した議論も行われてきたが、現在以下のよう取り決めがなされている。すなわち、2023 年の ICTV EC の開催までに全てのウィルス種名の二名法での提案がなされ、2024 年に ICTV による正式な承認手続きに入ることになっている。二名法は属名 + 種小名(epithet)から構成される。現在、3つの型が種小名として推奨されている(Siddell et al., 2020)。一つ目は、ラテン語あるいはラテン語化された単語(*Begomovirus novodelhiense*)、二つ目は英数字(Alphanumeric characters)を用いたもの(*Begomovirus 127* or *Begomovirus DF*)、三つ目は自由形式(Freeform)である(*Begomovirus tylcND1*)。前記カッコ内には、Siddell et al. (2020)で紹介されているわかりやすい例を示した。それらは、ICTV に承認された正式の種名ではないので注意されたい。植物ウィルスの種名もいろんな形式が認められつつある。代表的な植物ウィルスである cucumber mosaic virus (CMV) が属する種名は「*Cucumovirus CMV*」で、ウィルス一般名の略称を用いる場合である。これはコミュニティにとって、種名がどのウィルスを指すのか直ぐ判明するというメリットがある。一方、tobacco mosaic virus (TMV)、potato virus Y (PVY), rice dwarf virus (RDV) が属する種の名前は、「*Tobacco mosaic virus*」、「*Potato virus Y*」、「*Rice dwarf virus*」から「*Tobamovirus tabaci*」、「*Potyvirus yituberosi*」、「*Phytoreovirus alphaoryzae*」に変わる予定である。この例示のように、植物ウィルスでは最初に見つかった宿主植物の学名に由来するケースが多い。種小名3つの型それぞれのメリット、デメリットは Siddell et al. (2020)を参照されたい。二名法が浸透すれば、上記のようなウイルス種名とウィルス名(分離株)における混乱は回避が可能となるであろう。なお、日本

人がラテン語あるいはラテン語化された種小名を選択するとなると、英語の上にさらにラテン語まで勉強しなければならないのは大きな負担である(趣味として習うのは別として)。しかし、上記の三つの型が許容されており、提案への敷居は低い。日本語の序数あるいは数字をラテン語化した種小名として提案されている菌類ウイルスもある(Sato et al., 2023)。例えば、*Rosellinia necatrix megabirnavirus 1* は「*Megabirnavirus ichi*」の代表系統とした。多くのウイルス種名の二名法による表記は、今年の ICTV 構成員の投票によって決定される運びである。関心のあるウイルス分類群については、ICTV のウェブサイトで二名法の運用状況を確認いただいては如何であろうか。また、新種の植物ウイルスを発見した方は、ぜひ ICTV への積極的な分類の提案をお願いしたい。

3) メタゲノムあるいはメタransスクリプトーム配列から得られるウイルス様配列のウイルス登録

三つ目は、コーディング領域をカバーする配列データだけでウイルス種が提案できるようになったことである。そのため ICTV で最近承認した種の数も指数関数的に増加している(図2)。この流れには、当然いくつかの背景がある。核酸配列決定技術、関連する情報生物学的技術の大きな進歩によって、ウイルス学に革命的变化がもたらされている(Koonin and Dolja, 2018)。既存分類群に包含される膨大な新規ウイルス種由来の配列は勿論、未知分類群に属するウイルス配列が急速に蓄積してきており、ウイルス多様性・進化の理解に大きく貢献している。例えば、レトロウイルスを含む全ての RNA ウィルスの進化を RNA 依存 RNA 合成酵素の分子系統解析から議論することが可能となっている。このような状況のもと、ウイルス配列が感染性を有するウイルス由来であるのか、どの宿主生物由来なのか不確かであっても、それらの種レベルでの分類が進められてきている。しかし、古典的ウイルス学を実践している筆者を含め多くのウイルス研究者の中には、配列データだけで種が認められることに抵抗を覚える研究者も多いと考えられる。補足すると、種が認められると書いたが、条件がある。上位階ランクの分類が確定していない場合は(例えば、新規の科を代表する新種に属する可能性がある場合など)、生物学的性状の解析も必要となる。また、実質的に配列データのみで新種を認めるかどうかは、各宿主界の作業部会に裁量が任されているところがある。植物ウイルス分科会全体としては良い意味で比較的保守的な対応が多いと思われる。



4. 日本(語)にゆかりの深いウイルス分類(群名)

分類・命名には研究者が行う人間臭い点も含まれる。ここでは、過去の日本(語)と関連の深い分類群名の決定に至った経緯を紹介する。

最も上位の分類群名で、日本ゆかりの深い名前は称徳天皇に由来する *Shotokuvirae*(界)である。この界は一本鎖環状 DNA ウィルスを構成員にもつ *Monodnaviria* (域)に含まれる。この”*Shotokuvirae*”は孝謙天皇(後に称徳天皇として重祚)に由来する。752 年孝謙天皇がヒヨドリバナのモザイク症状を詠まれた歌は、万葉集に収められており、世界で最も古い文書記録として、多くの植物病理学やウィルス学の教科書にも取り上げられている (Fuji and Mochizuki et al., 2022)。他に、属名としての *Waikavirus*(属)があり、その構成員であるイネ矮化ウィルス(rice tungro spherical virus, (+)ssRNA ウィルス)がイネに引き起こす病徵(矮化)に由来する。新しいところでは、チューリップ条斑ウィルス(tulip streak virus, (-)ssRNA ウィルス)の帰属を確定するため、新しい科、属、種がそれぞれ *Konkoviridae*(科)、*Olpivirus*(属)、*Olpivirus tulipae*(種)、が提案されている(Neria et al., 2023)。科名は日本語でチューリップを意味する鬱金香(Ukonko) に由来する。

筆者が研究する菌類ウィルスの話で恐縮であるが、*Yadokarivirinae* (目)を紹介する(Sato et al., 2023)。この名前は、日本語のヤドカリに由来する。当該目に属するウィルスがユニークなヤドカリ様の生活様式(全く異なる dsRNA ウィルスの外殻(キャプシド)をハイジャックし、あたかも dsRNA ウィルスの様な複製を行う)を示す。因みに、外殻を提供するウィルスとして初めて同定された dsRNA ウィルス(ヤドヌシウィルス)が属するウィルス科が *Yadokariviridae*(科)として近年承認される予定である。

もう一つ菌類ウィルスの分類にまつわる話を紹介する。皆さんは「TOTO」という商標をご存知であろう。これが 1980 年代ごろに ICTV の分類名の提案に登場したことを、人伝えに聞いたことがある。菌類で普遍的に見つかる *totivirus* という dsRNA ウィルスがある。代表的なウィルスとして、キラー因子をコードするサテライト dsRNA のヘルパーウィルスとして有名な *Saccharomyces cerevisiae virus L-A* が含まれる。4~6 kbp の非分節型ゲノムを持つウィルスで、球形の粒子を感染細胞内に作る。それらが属する *Totiviridae*(科)(新たに系統解析に基づいて再分類されようとしている)は、設立時当初 *TOToviridae* という科名が提案されたとのことである。ラテン語で「totus」に由来し、「全体」を意味し、英語にも「in toto」などとして使用されているので、馴染みやすいと考えられたのである。ところが、当時 ICTV の委員を務めていた日本人の研究者が、「TOTO」は日本で有名なトイレメーカーであることを告げ、*Totiviridae* (Toto から Toti)へと変更されたということである。いずれにせよ、「totus」由来の「toti」も非分節型ゲノムを示唆する。*Totiviridae* は、ラテン語で「分割された」を意味する「partitus」に由来する *Partitiviridae* と対比される。

5. おわりに

以上の様に、ウィルスの分類の人間臭い裏話を含めて「ICTV による二名法導入の背景とウィルス種名・系統名のあれこれ」を紹介した。ウィルス分類の奥深さと難しさの一端を理解いただけたら幸甚である。現在、ウィルス分類を主要テーマとして研究費を取得するのはなかなか難しいと想像される。しかし、地球規模の温暖化や環境変動が進む中、作物感染性新興・再興ウィルスの出現や顕在化は重要課題である。分類システムの改善はそれらウィルスの迅速な理解、監視にも貢献が可能である。特に、ウィルスを研究対象とするあるいは仕事で関わらざるを得ない方は、ウィルス分類に興味を持ち、その現状把握に努めていただければと考える。なお、ウィルスの分類を調べるのに参考になるのが、ICTV によって定期的に更新される Virus Metadata Resource (VMR) エクセルファイル(VMR_MSL)<<https://ictv.global/vmr>>である。2024 年 1 月現在では VMR_MSL38_v2 が最新版である。当ファイルでは、ウィルス名もウィルス種名も掲載されている。随時更新される「日本に発生するウィルス・ウイルロイド」<<https://www.ppsj.org/mokuroku.html#virus>>も参考にしていただきたい。日本では、歴史的に植物ウィルス分類学の高度な研究が行われてきている(Fuji and Mochizuki et al., 2022)。しかし、国際的にそれらが

十分には認知されていないような気がして、残念である。今後も、研究成果の積極的な国際的セールスが引き続き必要と思われる。

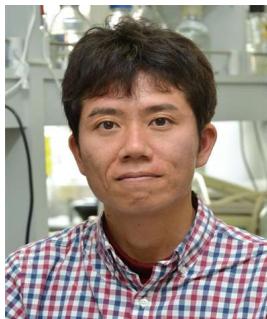
謝辞

近藤秀樹博士(岡山大学)、Bradley I. Hillman 博士(ニュージャージー州立ラトガーズ大学)、Donald L. Nuss 博士(元メリーランド州立大所属)、Reed B. Wickner 博士(米国・国立衛生研究所)から貴重な助言を頂戴した。ここに感謝の意を表する。

引用文献

1. Baltimore, D. (1971) Expression of animal virus genomes Bacteriological Review 35: 235–241.
2. Fuji S, Mochizuki T, Okuda M, Tsuda S, Kagiwada S, Sekine KT, Ugaki M, Natsuaki KT, Isogai M, Maoka T, Takeshita M, Yoshikawa N, Mise K, Sasaya T, Kondo H, Kubota K, Yamaji Y, Iwanami T, Ohshima K, Kobayashi K, Hataya T, Sano T, Suzuki N (2022) Plant viruses and viroids in Japan. J Gen Plant Pathol 88:105-127.
3. Gibbs A (2020) Binomial nomenclature for virus species: a long view. Arch Virol 165:3079-3083.
4. 日比忠明, 大木理 (監修) (2016) 植物ウイルス大事典. In: 荒井啓, 龜谷満朗, 難波成任, 夏秋啓子, 夏秋知英, 奥田誠一, 大木理, 白子幸男, 山次康幸 (eds). 朝倉書店, 東京. pp944.
5. King, A. M. Q., Adams, M. J., Carstens, E. B., Lefkowits, E. J. (2011) Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee for the Taxonomy of Viruses. New York. Elsevier, Academic Press.
6. Koonin EV, Dolja VV (2018) Metaviromics: a tectonic shift in understanding virus evolution. Virus Res 244:36-52.
7. Neriya Y, Morikawa T, Natsuaki T, Tomitaka Y, Di Serio F, Jonson GB, Rubino L, Sasaya T. Create a new family *Konkoviridae* including one new genus *Olpivirus* (*Bunyavirales*).
[\(2023.006M.A.v1.Bunyavirales_1nfam_1ngen_1nsp.docx](#)
<<https://ictv.global/files/proposals/pending?fid=13580#block-teamplus-page-title>> .
8. Sato Y., Castón JR, Hillman BI, Kim D-H, Kondo H, Nibert ML, Lanza D, Sabanadzovic S, Stenger D, Wu M, Suzuki N. (2023) Reorganize the order *Ghabrivirales* to create three new suborders, 15 new families, 12 new genera, and 176 new species. [\(2023.015F.A.v2.Ghabrivirales_reorg.docx](#)
<<https://ictv.global/files/proposals/> pending?fid=14034#block-teamplus-page-title> .
9. Sato Y, Das S, Velasco L, Turina M, Osaki H, Kotta-Loizou I, Coutts RHA, Kondo H, Sabanadzovic S, Suzuki N, Ictv Report C (2023) ICTV Virus Taxonomy Profile: *Yadokariviridae* 2023. J Gen Virol 104:001826.
10. Siddell SG, Smith DB, Adriaenssens E, Alfenas-Zerbini P, Dutilh BE, Garcia ML, Junglen S, Krupovic M, Kuhn JH, Lambert AJ, Lefkowitz EJ, Lobocka M, Mushegian AR, Oksanen HM, Robertson DL, Rubino L, Sabanadzovic S, Simmonds P, Suzuki N, Van Doorslaer K, Vandamme AM, Varsani A, Zerbini FM (2023) Virus taxonomy and the role of the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV). J Gen Virol 104:001840.

11. Siddell SG, Walker PJ, Lefkowitz EJ, Mushegian AR, Dutilh BE, Harrach B, Harrison RL, Junglen S, Knowles NJ, Kropinski AM, Krupovic M, Kuhn JH, Nibert ML, Rubino L, Sabanadzovic S, Simmonds P, Varsani A, Zerbini FM, Davison AJ (2020) Binomial nomenclature for virus species: a consultation. *Arch Virol* 165:519-525.
12. Simmonds P, Adriaenssens EM, Zerbini FM, Abrescia NGA, Aiewsakun P, Alfenas-Zerbini P, Bao Y, Barylski J, Drosten C, Duffy S, Duprex WP, Dutilh BE, Elena SF, Garcia ML, Junglen S, Katzourakis A, Koonin EV, Krupovic M, Kuhn JH, Lambert AJ, Lefkowitz EJ, Lobocka M, Lood C, Mahony J, Meier-Kolthoff JP, Mushegian AR, Oksanen HM, Poranen MM, Reyes-Munoz A, Robertson DL, Roux S, Rubino L, Sabanadzovic S, Siddell S, Skern T, Smith DB, Sullivan MB, Suzuki N, Turner D, Van Doorslaer K, Vandamme AM, Varsani A, Vasilakis N (2023) Four principles to establish a universal virus taxonomy. *PLoS Biol* 21:e3001922.
13. 津田新哉 (2021) 作物に発生するウイルス・ウイロイトとその管理技術 植物防疫 第75卷 第2号, 35-46.
14. Van Regenmortel MHV (2019) Solving the species problem in viral taxonomy: recommendations on non-Latinized binomial species names and on abandoning attempts to assign metagenomic viral sequences to species taxa. *Arch Virol* 164:2223-2229.
15. Zerbini FM, Siddell SG, Lefkowitz EJ, Mushegian AR, Adriaenssens EM, Alfenas-Zerbini P, Dempsey DM, Dutilh BE, Garcia ML, Hendrickson RC., Junglen S, Krupovic M, Kuhn JH, Lambert AJ, Lobocka M, Oksanen HM, Robertson DL, Rubino L, Sabanadzovic S, Simmonds P, Smith DB, Suzuki N, Van Doorslaer K, Vandamme AM, Varsani A (2023) Changes to virus taxonomy and the ICTV Statutes ratified by the International Committee on Taxonomy of Viruses (2023) *Arch Virol* 168:175 .
16. Zerbini FM, Siddell SG, Mushegian AR, Walker PJ, Lefkowitz EJ, Adriaenssens EM, Alfenas-Zerbini P, Dutilh BE, Garcia ML, Junglen S, Krupovic M, Kuhn JH, Lambert AJ, Lobocka M, Oksanen HM, Robertson DL, Rubino L, Sabanadzovic S, Simmonds P, Suzuki N, Van Doorslaer K, Vandamme AM, Varsani A (2022) Differentiating between viruses and virus species by writing their names correctly. *Arch Virol* 167:1231-1234



氏名 望月 知史(もちづき ともふみ)

所属 大阪公立大学大学院 農学研究科 応用生物科学専攻
准教授

経歴

1999年3月	琉球大学 農学部 生物生産学科 卒業
2001年3月	大阪府立大学大学院 農学生命科学研究科 博士前期課程 修了
2005年3月	大阪府立大学大学院 農学生命科学研究科 博士後期課程 修了
2005年4月～2008年3月	農研機構 中央農業総合研究センター 昆虫等媒介病害研究チーム 博士研究員
2014年4月～2015年3月	ペンシルベニア州立大学農学部 客員研究員
2016年4月～2020年3月	大阪府立大学大学院 生命環境科学研究科 講師
2020年4月～2022年3月	大阪府立大学大学院 生命環境科学研究科 准教授
2022年4月～現在	大阪公立大学大学院 農学研究科 准教授

研究分野

- ・ 植物ウイルス感染による発病機構の解明
- ・ 農作物で利用できる植物ウイルスベクターの開発
- ・ 卵菌ウイルスの探索と宿主菌への影響の解明

日本植物病名目録に記載されるウイルス病名とウイルス和名 の付け方について

～ウイルス病というのかい？ 豪華な名だね。今からお前の名前はナナナナだ～

望月 知史*

MOCHIZUKI Tomofumi

Rules for describing virus disease name and virus Japanese name in Common Names of Plant Diseases in Japan

Abstract

When a new plant disease is reported in Japan, it is added as a new entry in the Common Names of Plant Diseases in Japan published by the Phytopathological Society of Japan (PSJ). Recent advancements in high-throughput sequencing technology have facilitated the discovery of new virus and viroid diseases in various plants. Consequently, the Plant Disease Name Committee and the Committee on Taxonomy of Plant Viruses within the PSJ have updated the rules for describing diseases and assigning Japanese names with the times. This report outlines the rules governing the naming of diseases and Japanese names for plant viruses and viroids.

* 大阪公立大学大学院 農学研究科 Graduate School of Agriculture, Osaka Metropolitan University,
Sakai, Osaka 599-8531, Japan

1. はじめに

国内において新規な植物ウイルス病が報告された場合、新病害として日本植物病名目録へ記載される。現在は、新病害に関する論文や学会発表での報告が、日本植物病理学会病名委員会により半年に1回のペースで取りまとめられ、「日本植物病名目録追録」として日本植物病理学会ウェブページに随時公開されている。

コッホの原則に従うと、ウイルス病の診断には、病気の植物からのウイルスの分離、戻し接種による原病徵の再現、そして、ウイルスの再分離が必要であるが、単一病斑分離や戻し接種、原病徵の再現が難しい場合が少なからずある。一方で、近年のハイスクープットシーケンシング(HTS)技術の発達とランニングコストの低下により、様々な植物から新規ウイルスが発見されて多数の報告がなされるようになった。実際に、遺伝子解析(HTS や RT-PCR)のみの学会報告についても、病名目録への記載審査に上がってきていている。そこで、日本植物病理学会病名委員会およびウイルス分類委員会では、時代に即した病名記載および和名記載のルールを提案している。本稿では、2022年4月1日付で公表された、「植物ウイルス・ウイロイドの病名の提案・記載について(案)」および「植物ウイルス・ウイロイドの和名の提案・記載について(案)」と、2023年2月28日付で公表された「ウイルス(病)和名の付け方について」について紹介する。

2. 「ウイルス病」から「++++」への変更について

日本植物病名目録には、病徵名を含まない「ウイルス病(Virus)」という病名が古くから記載してきた。これには、1. 潜在感染ウイルス、2. 無病徵感染ウイルス、3. 戻し接種により病徵が再現されていないウイルスによる感染などが該当していた。潜在感染や無病徵感染は病気とは言えず、誤解を招く恐れがあるが、「ウイルス病」としての記載は本邦におけるウイルスの発生生態を理解する上で役立ってきた。また、はじめに述べたように、戻し接種による症状の再現がなされておらず、遺伝子解析のみという報告が増えており、これらの報告を病名目録へ拾い上げる必要ができた。そこで、2018年から「ウイルス病」は脚注「++++」に置き換え、備考欄にその概要(潜在ウイルス感染、無病徵ウイルス感染、戻し接種なし、遺伝子解析のみ、など)を追記することとなった。なお、これまで「ウイルス病」とされていたものについては、備考欄に「ウイルス病(Virus)とされていた」と記載されている。

3. 植物ウイルス・ウイロイドの病名の提案・記載について

国内で新規に発生したウイルス病(国内未報告の植物-ウイルスの組合せ)は、病名目録への記載が検討される。ウイルス病について、病名目録へ新たに記載される新病害の提案・記載については以下のルールに準拠して審査される。

1. 戻し接種により原病徵が再現された場合に病名を提案することとする。
2. 自然界で混合感染している植物を接種源として戻し接種した場合、単独感染株あるいは少ないウイルス系統による混合感染株が得られることがある。このような戻し接種植物が病徵を示す場合も病名を提案できる(備考に自然発病ではない旨を明記)。
3. 異なるウイルス・ウイロイド種が同様の病徵を引き起こし識別できない場合は、同一の病名を提案できる(1病名複数病原)。
4. 2種以上のウイルス・ウイロイドが混合感染したときに限り病徵を引き起こす場合に病名を提案する際は、病徵発現に関わる病原をすべて記載する(備考に混合感染のみの発病である旨を明記。2でも同様、3では病原の組み合わせを複数明記)。

以上の4項目を満たしていない場合、脚注「++++」として病名目録へ記載される。その場合でも、後に

上記1～4のいずれかが満たされると、新病害として新たな病名を付与することができる。

病名は、宿主ごとに原則として1種の病原体に対して付けられている。しかしながら、ウイルス病の場合、モザイク病徴を代表に、異なるウイルス種であっても同宿主に似たような病徴を示して見分けが付かない場合が多い。見分けの付かない同じような病徴を示すウイルス病に異なる病名が付けられると混乱をまねく上に、次々と新規なウイルスが報告されている中で1病名1病原で命名していると、病名として使用できる語句がなくなり病徴を的確に反映しない病名となる恐れがある。したがって、国内で新たなウイルス病が発生した場合、病徴が病名目録に記載されている既存の病徴と大きく変わらない場合は、病原ウイルスが異なる場合であっても同じ病名を付すことを原則とする。ただし、病名を異にすることが農業現場等への情報提供として有益であるなどと判断される場合は、異なる病名を付すことができる。なお、学会報告で「～病と提案する」とし、日本植物病理学会報などに学会要旨として公開されている場合についても、学会報告で提案された病名がそのまま承認されているとは限らないので注意していただきたい。

4. 植物ウイルス・ウイロイドの和名の提案・記載について

病名目録に新病害を記載する際、国内で新規に発生したウイルス(既報の外国産ウイルスを含む)の場合はウイルス和名を併せて記載しなければならない。植物ウイルス・ウイロイドの和名による記載は、これら病原体によって引き起こされる病徴を専門家でなくとも推測でき、和名があることにより日本に発生しているウイルスであることがわかることから、学術的にも教育的にも重要である。

しかしながら、上述したように、近年はHTSなどにより得られたゲノム配列のみに基づいて新種のウイルスが報告されるようになり、これら報告の中には、適切な論文審査を経ていないものも散見される。そこで、植物ウイルス分類委員会ならびに病名委員会では、植物ウイルス・ウイロイド和名について、以下のルールに基づいて提案・記載することとした(2023年2月28日付)。

1. 新種のウイルス・ウイロイドを発見した場合、植物病理学あるいはウイルス学の国際学術誌に論文として報告(受理済み)し、新種としての提案が国際的に認められたもののみに和名を提案できるものとする。
2. 海外で発生しているウイルス・ウイロイドを国内で発見した場合は、その病原体の学名が国際ウイルス分類委員会(ICTV)で承認されている、あるいは植物病理学あるいはウイルス学の国際誌に論文として報告された(受理済み)ものについてのみ和名を提案できるものとする。
3. 2.については、次世代シーケンサーおよび(RT)-PCR等によるゲノム情報のみでも和名を提案できるが、決定した配列による分子同定結果が、ICTV等が提案する分類基準を満たしているものとする。
4. 1～3を満たしたウイルス・ウイロイドの和名については、日本植物病理学会ホームページ「ウイルス和名等の命名についてのお願い」(<https://www.ppsj.org/pdf/mokurokuvirus.pdf>)の規則に基づいて報告者が植物ウイルス分類委員会に提案する。提案された和名を植物ウイルス分類委員会で審議し、承認された和名を病名委員会が報告を受け、日本植物病名目録のウイルス名(略号)、学名の後に記載する。

なお、脚注「++++」として病名目録へ記載された新規ウイルスについても、上記1～4が満たされていれば、ウイルス和名を記載する必要がある。

和名を付す際は、日本語にすることが難しい英単語を除き、できるだけ英名を日本語に直訳する。和訳の前例がある英単語はそれを使用すること(表)。ただし、前例よりも原宿主に示す病徴に基づいた、より

適切な和名が適用できる場合は、その和名を提案することができる。

表. ウィルス和名を付す際の和訳例

英語	翻訳例	英語	翻訳例
Associated	随伴	Mosaic	モザイク
Chlorosis	退緑	Mottle	斑紋
chlorotic leaf spot	退緑斑点	Necrosis	えそ
Distortion	奇形	necrotic spot	えそ斑点
Dwarfing	矮化	stem necrosis	茎えそ
Enation	ひだ葉	Streak	条斑
green mottle mosaic	緑斑	Stripe	縞葉枯
Latent	潜在	Stunt	萎縮
leaf curl	巻葉	symptomless	潜在
leaf roll	葉巻	vein clearing	葉脈透化

5. おわりに

植物ウィルス分類委員会では日本に発生する植物ウィルスをリスト化して公開している。2012年12月の公開時には植物ウィルス341種とウイロイド22種であったが、2021年9月の更新時には植物ウィルス403種、ウイロイド25種、サテライトウィルス1種、ベーターサテライト5種に増えている。ここ数年では、年に10件程度の新規ウィルス・ウイロイドの和名が提案、承認されている。この傾向は続くものと思われ、植物病害および植物ウィルス研究に携わる全ての人が新病名や新和名を提案する可能性がある。

謝辞

本稿は、日本植物病理学会植物ウィルス分類委員会および病名委員会のとりまとめによるものである。

引用 web サイト

1. ウィルス(病)和名の付け方について (2023年2月28日付):

<https://www.ppsj.org/pdf/mokuroku-virus.pdf?0301>

2. 植物ウイルス・ウイロイドの病名の提案・記載について(案) (2020年4月1日付):
https://www.ppsj.org/pdf/mokuroku-viroid_2020-1.pdf
3. 植物ウイルス・ウイロイドの和名の提案・記載について(案) (2020年4月1日付):
https://www.ppsj.org/pdf/mokuroku-viroid_2020-2.pdf
4. 日本に発生する植物ウイルス・ウイロイド (2021) (2021年9月22日付):
https://www.ppsj.org/pdf/mokuroku-viroid_2021.pdf?1005



氏名 関根健太郎（せきねけんたろう）

所属 琉球大学農学部

准教授

経歴

2007年3月	東北大学大学院農学研究科博士課程後期課程修了
2006年4月～2007年3月	日本学術振興会特別研究員（DC2）
2007年4月～2008年3月	日本学術振興会特別研究員（PD）
2008年6月～2008年10月	米国ケンタッキー大学植物病理学専攻ポスドク研究員
2009年11月～2012年10月	公益財団法人岩手生物工学研究センター 生命科学研究部 研究員
2012年11月～2014年3月	同 主任研究員
2014年4月～2015年12月	園芸資源研究部（組織再編）主任研究員
2013年10月～2015年12月	岩手連合大学院客員准教授（兼任）
2016年1月～現在	琉球大学農学部 准教授

研究分野

- ・ 農業病害の病原体同定
- ・ 植物ウイルス抵抗性機構研究

パネルディスカッション

「植物ウイルス病研究におけるメタゲノミクスのいま」

関根健太郎¹,一木(植原)珠樹²,藤崎恒喜³,望月知史⁴,
柳澤広宣⁵,湊菜未⁶

Ken-Taro Sekine, Tamaki Uehara-Ichiki, Koki Fujisaki, Tomofumi Mochizuki,
Hironobu Yanagisawa, Nami Minato

Current status of metagenomics in plant virus disease research

Abstract

High-throughput sequencing (HTS) (also known as Next generation sequencing) technologies make it easy to identify viruses via metagenomic analyses. While research has focused primarily on viruses that cause harm to humans, research has also begun on viruses that exist not only in living organisms but also in various environments. One of the major biological achievements brought about by HTS is the discovery of megaviruses. In the field of plant viruses and mycoviruses, many new species have been identified, and we would like to share how to use HTS for virus hunting. Furthermore, in recent years, various HTS technologies such as single molecule sequencers have become widely used. What kind of tools are used commonly for what purpose in the search for plant viruses? After detection of virus, its pathogenicity must be confirmed. From experience, that seems like a big hurdle. In addition, HTS has also greatly contributed to the search for factors involved in host plant defense responses. What other purposes in plant virus disease research is HTS used for? In this Panel Discussion Session, we would like to discuss about specific methods and challenges of metagenomics in plant disease research for each purpose of the panelists and participants. Through the discussion, the participants can gain a deeper understanding of the usefulness of HTS, it is highly anticipated that progress in plant virus disease research will be made by promoting the study of metagenomics.

¹琉球大学農学部, Faculty of Agriculture, University of the Ryukyus

²農研機構遺伝資源センター, Research Center of Genetic Resources, NARO

³岩手生物工学研究センター, Iwate Biotechnology Research Center

⁴大阪公立大学農学部, Graduate School of Agriculture, Osaka Metropolitan University

⁵農林水産省横浜植物防疫所, Yokohama Plant Protection Station, MAFF

⁶新潟大学農学部, Faculty of Agriculture, Niigata University

パネルディスカッションの目的

ハイスクロープトシーケンシング (HTS) (次世代シーケンシングとも呼ばれる) によるメタゲノミクスを用いて、ウイルスの同定が比較的に容易になった。それまで人間に感染するウイルスや、農畜産業などで問題となる病害の病原体など、人間に不利益を及ぼすウイルスを中心に研究が行われてきたが、生物だけでなく、海水などの環境中に存在するウイルスの研究も進められるようになっている。HTS によってもたらされた主要な生物学上の成果として巨大ウイルスの発見が挙げられる。バクテリアに感染する巨大ファージや、糸状菌に感染するマイコウイルスでも、ゲノム情報を明らかにして新しい分類群が次々に現れている。もちろん植物ウイルスについても同様に多くの新種が報告されている。HTS は、技術の進歩が著しく、一度に得られるシークエンスデータ量の増加、解析速度の高速化により、比較的安価に解析結果を得られるようになっており、さらに近年では、一分子シークエンサーなどの様々な HTS プラットフォームが広く利用されるようになってきている。メタゲノミクスを用いた新規植物ウイルスの探索および同定の現場では、どのようなツールがどのような対象および目的に対して、使用されているのだろうか？

さらに、ウイルスを検出した場合は、その病原性を確認する必要がある。その工程（コッホの原則を満たすこと）は高い障壁に思える。HTS は、植物病理学において、宿主植物の防御応答に関する因子の探索にも大きく貢献している。植物ウイルス病研究において、メタゲノミクスは他にどのような目的で使用されているのだろうか？

本パネルディスカッションでは、パネリストの研究紹介により植物ウイルス病研究におけるメタゲノミクスの具体的な研究目的と解析手法について情報共有を行うとともに、現状の課題について整理しながら議論したい。本セッションを通して、参加者が HTS の有用性について理解を深め、メタゲノミクスの活用を促し、植物ウイルス病研究のさらなる発展につなげたい。

第15回 植物ウイルス病研究会

パネルディスカッション

「植物ウイルス病研究におけるメタゲノミクスのいま」

オーガナイザー 琉球大学農学部 関根健太郎

ファシリテーター 新潟大学農学部 湊 菜未

パネリスト 農研機構遺伝資源センター 一木（植原）珠樹

岩手生物工学研究センター 藤崎恒喜

大阪公立大学農学部 望月知史

農林水産省横浜植物防疫所 柳澤広宣





氏名 大島一里 (おおしまかずさと)

所属 佐賀大学

理事・副学長

経歴

1982年 3月	東京農工大学農学部植物防疫学科卒業
1984年 3月	北海道大学農学研究科農業生物学専攻修士課程修了
1984年11月	北海道大学農学研究科農業生物学専攻博士課程退学
1984年12月～1992年 4月	北海道大学農学部助手
1992年 5月～1996年 3月	佐賀大学農学部助手
1996年 4月～2004年 3月	佐賀大学農学部助教授
1997年 4月～2004年 3月	鹿児島大学大学院連合農学研究科（兼務）助教授
2004年 4月～2023年 3月	佐賀大学農学部教授
2004年 4月～2023年 3月	鹿児島大学大学院連合農学研究科（兼務）教授
2007年 4月～2008年 3月	佐賀大学農学部応用生物科学科長
2007年 10月～2015年 9月	佐賀大学学長補佐
2011年 4月～2019年 9月	佐賀大学教育研究評議員
2012年 1月～2013年 12月	日本植物病理学会編集委員長
2013年 4月～2019年 9月	佐賀大学農学部副学部長
2020年 4月～2021年 3月	佐賀大学付属図書館館長
2021年 4月～2023年 3月	佐賀大学農学部長・農学系長・農学研究科長
2023年 4月～現在	佐賀大学名誉教授
2023年 4月～現在	佐賀大学客員研究員（招へい教授）
2023年 10月～現在	佐賀大学理事（企画・将来計画担当）・副学長

受賞

日本植物病理学会学術奨励賞	1992年5月
佐賀県学術奨励賞	2004年1月
日本植物病理学会学会賞	2013年3月

研究分野

- ・ 植物病理学、植物ウイルス病学
- ・ ウィルス学、ウィルス進化学、病原分子進化学

ウイルス拡散の遙かなる時空を求めて

大島一里*

Kazusato Ohshima

Time and Space of Virus Dispersion

Abstract

The evolutionary and phylogeographic history of plant pathogens including viruses in global scale remains largely unknown because of the difficulties in collecting across such a huge area. The most widespread and important virus of brassica vegetables, turnip mosaic virus (TuMV), causes serious plant diseases in the world. TuMV is a member of the genus *Potyvirus* in the family *Potyviridae*. We collected more than 900 isolates of TuMV from Brassicaceae plants from over the world and many were from Eurasia, Oceania and Japan. We determined the genomic sequences of the isolates from the past half-century and the genomic sequences have been analyzed for molecular evolution using the advanced bioinformatics. Our studies of phylogeographic and molecular clock analyses provides an example of surveying the epidemiology of a virus that is highly recombinogenic and presents a complex and the most detailed picture of molecular evolution and epidemiology of a plant virus.

*佐賀大学 840-8502 佐賀市本庄町1番地

Saga University, 1-banchi, Honjo-machi, Saga, Saga 840-8502, Japan

1. はじめに

1990 年代の植物ウイルス研究のテーマの一つは、ウイルスゲノムの全塩基配列を明らかにすることであったが、当時のシーケンス技術は現在と比べてとても遅れており、全塩基配列を決定するのに長い年月を要した。決定したゲノム配列や外被タンパク質遺伝子 (CP) などのゲノム一部領域配列は後に分子分類などに利用されていたが、解析に使うウイルスの配列数が乏しく、分子系統樹などから得られる情報は限られていた。そこで筆者は、先行していた動物ウイルスの分子進化研究の動向を参考にしながら世界に先駆けて海外から多くの植物ウイルス分離株を収集し分子進化研究に取り組んだ。具体的には、当時としては植物ウイルスとして大量と考えられ既報に比べてはるかに多い 76 分離株を世界各国から収集し、病原性並びに一部領域であるゲノム両末端に位置する 2 つの遺伝子領域について塩基配列を決定後、分子系統樹や当時発展途上であった組換え検出プログラムなどのバイオインフォマティクスを植物ウイルス学の研究分野にいち早く取り入れて解析し、その成果を公表した (Ohshima et al., 2002)。その頃丁度様々な角度から植物ウイルスについて進化的に研究が始められてきていた時代でもあった (Roossinck, 1997; García-Arenal et al., 2001)。

2000 年代になると、コンピューターの発展と共にバイオインフォマティクスが急激に発展し始め、ウイルスゲノムの組換え現象の分子メカニズムを探るなどの実験室内の研究 (Figlerowicz et al., 1997; Nagy, 2008) も進展していたために、自然界に存在するウイルスについて組換え現象を探索することもホットな研究領域となった (Smith, 1992; Salminen et al., 1995; Worobey and Holmes, 1999)。組換え検出プログラムである PHYLP (Weiller, 1998) や SISCAN (Gibbs et al., 2000) がオーストラリアで、RDP (Martin and Rybicki, 2000) が南アフリカで開発され、幾つかの組換え検出プログラムのパフォーマンスも比較された (Posada and Crandall, 2001)。その後分子系統樹や組換え検出プログラムだけではなく新しい分子進化に関わるバイオインフォマティクスが次々と開発され、多くのゲノム配列を比較し隠されている情報を詳細に探索されるようになった。

筆者らがウイルスの分子進化を発表し始めた 2000 年前後は、植物病理学会で未開の研究分野であったために、発表内容が学会にはそぐわないなどとのご指摘も頂いたが、一方でウイルス種の連続性を見ているような研究との高い評価もあり、20 年以上経過した今当時を振り返ってみると、その頃が植物ウイルスの分子進化研究の幕開けの時代と思われた。筆者の最初の分子進化論文 (Ohshima et al., 2002) を投稿した際には、「あなたの研究の意味が分からない」と審査員だけでなくエディターからも意見を書かれたことを記憶しているが、3 人のうち 1 人の審査員が筆者らの研究内容を賛辞してくれたために幸運にも受理された。その後分子系統から組換え解析、変異解析、集団遺伝学的解析、そして現在主流の年代推定解析へと分子進化研究が移行し急激に発展したが、同時に解析方法も複雑になり習得がすることが難しくなっていった。それでもこの様な研究は、現在重要な位置付けにあり多くの研究成果が毎日のように公表されており、4 年ほど前から突然出現し人類に脅威を与えた新型コロナウイルス (SARS-CoV-19) もこのような分子進化研究に拍車をかけたことも事実である。植物ウイルスゲノム情報も蓄積されるようになり、幾つかの先導的な分子進化研究がなされ (Fargette et al., 2004; 2008; Gibbs et al., 2008b; Lefevre et al., 2010; Gao et al., 2020; Kawakubo et al., 2021; 2022)、またそれらの成果は幾つかの総説に纏められている (大島, 2003; 2009; 2012; 2015ab; Gibbs et al., 2008a; Gibbs and Ohshima, 2010; Roossinck, 2012; Ohshima, 2013; Elena et al., 2014; Gibbs et al., 2015a; García-Arenal and Zerbini, 2019; Gibbs et al., 2020)。最近では、いつ、どこでウイルスが発生し、どのように大陸内を横断し、また他の大陸に拡散したのかを解明することが分子進化の先端研究となっているで。そこで一連の分子進化研究トレンドに 20 年間ほど筆者らが乗りながら最も精力的に進めてきた *Patavirales* 目 *Potyviridae* 科 *Potyvirus* 属 (Fuji et al., 2022; Inoue-Nagata et al., 2022) のカブモザイクウイルス (*Turnip mosaic virus*; TuMV) の研究を中心に紹介する。TuMV の分子進化研究

(Ohshima et al., 2002; Yasaka et al., 2017; Kawakubo et al., 2021; 2022) は、2024 年 1 月現在においてもおそらく植物ウイルスとして最も進んでいる研究と思われるが、筆者は TuMV 以外でも分子進化研究を発展させ、*Potyvirus* 属 TuMV 分子系統グループ (Ohshima et al., 2016ab; 2018; 2021a; Probawati et al., 2022)、*Potyvirus* 属 (Gibbs et al., 2008b; Ogawa et al., 2008; 2012; 小川ら, 2008; 2013; Seo et al., 2009; Matsumoto et al., 2016; Gibbs et al., 2017; Fuentes et al., 2019; Laina et al., 2019; Gao et al., 2020)、*Potyviridae* 科 *Poaceavirus* 属 (He et al., 2014; 2016)、そして *Potyviridae* 科以外のアブラナ科植物に感染する RNA ウィルス (Gibbs et al., 2015b; Ohshima et al., 2016) や DNA ウィルス (Yasaka et al., 2014; Ohshima et al., 2021b) についても分子進化に関する研究成果を公表してきた。

最近ウィルスゲノム情報が膨大に蓄積されたためか分子進化研究のプロジェクトが大型化し、ウェットとドライな研究を別々に行なうことが主流の時代となっている。筆者は共同研究者の協力を得て TuMV 分離株を日本だけでなく世界各国から収集後に分離し単離後、それらの分離株の病原性などの生物学的性質を調査し、ゲノム構造を網羅的に解析後に、さらに最新の組換え解析、集団遺伝学的解析そして空間や年代推定を解析できる進化的バイオインフォマティクスを用いて成果を挙げてきた。研究室内でウェットとドライを融合させながら、植物病理学として重要と思われるステップの最初から最後までを一貫して遂行してきたことが筆者の研究の大きな特徴と考えている。

2. カブモザイクウイルスの歴史、宿主植物と性状

a) 歴史

TuMV は 1921 年にアメリカのカブ (*Brassica rapa*) (Gardner and Kendrick, 1921; Schultz, 1921) で初めて報告され、その後イギリスのキャベツ (*Brassica oleracea*) で報告された (Smith, 1935)。1862 年以前では、TuMV に特徴的な斑入り症状がフランスのアラセイトウ (ストック、*Matthiola incana*) で報告されている (Tompkins, 1939)。

日本においては、ダイコン属とアブラナ属植物に感染した TuMV の記載が最初の報告であり (吉井, 1951)、その後様々な宿主植物の反応を調査して生物学的に分類された (Yoshii, 1963; Sako, 1981)。1950 年以前にもアブラナ属やダイコン属植物におけるモザイク症状の記載はあるが (Takimoto, 1930; Ishiyama and Misawa, 1942)、その時代における病原は不明である。

b) 宿主植物

多くのアブラナ科野菜の起源地は、地中海沿岸地方、小アジアから中東と考えられている (Nellist et al., 2022)。日本における TuMV の主要な宿主植物は、アブラナ科アブラナ属とダイコン属植物である (青葉, 2013; 大島, 2015a; Kawakubo et al., 2022)。ダイコンは古事記 (712 年) や日本書紀 (720 年) に記載され、昔はオホネ (於保祢) と呼ばれていた。ダイコンそしてアブラナ (ナタネ) は弥生時代 (紀元前 10 世紀から 3 世紀) に、カラシナは平安時代に移入してきたと言われている。カブは日本書紀に記述されており、中国から移入したと思われる。一方結球キャベツは 1850 年代から江戸時代 (1603–1868 年) 末期までに導入され、1900 年頃には広く栽培された。非結球ハクサイは明治初期に中国から導入され、1895 年に結球ハクサイと改良された (Nishi, 1981)。大正時代 (1912–1926 年) に広く栽培され、1950 年頃から我が国の主要野菜となった (Shimizu, 2008; 2017)。ブロッコリー カリフラワーは地中海沿岸地方が原産であり、花を食用とするキャベツの一種がイタリアで品種改良され現在のブロッコリーの姿になり戦後に導入された。このようにアブラナ科野菜 2000~3000 年かけて様々な時代に日本に移入 (導入) され、日本の 2021 年のアブラナ科野菜の作付面積は、1 位からキャベツ、ダイコン、ブロッコリー、ハクサイの順である (<https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/sakumotu/index.html>)。このような植物が、TuMV の病原

性に影響を与えたことは間違いない。

c) 生物学的性質

TuMV は、世界中の温帶、亜熱帶地域などに広く分布しており、現代農業においてカブの他にダイコン、キャベツ、ハクサイ、ブロッコリー、カリフラワー、ナタネなどのほとんどのアブラナ科植物に感染し、甚大な被害をおよぼしている（大島 2009; 2015ab; Gibbs et al., 2020; Nellist et al., 2022）。罹病葉にはモザイク症状（図 1）、えぞ症状、時には黄色斑点症状などを呈する。アブラナ科植物以外の園芸植物であるユリ科、キンポウゲ科やラン科植物などにも感染する。従って TuMV は *Potyviridae* 科の中でも特に広い宿主域を持つウイルスとして知られており、汁液でも感染するが、自然界では主にアブラムシにより非永続的に伝搬される（Adachi et al. 2018）。種子伝染するとの報告もあるが確認はされていない（Gibbs et al., 2020; Nellist et al., 2022）。



図 1. カブモザイクウイルスが感染した植物のモザイク症状（左：ダイコン、右：カブ）

d) ゲノム構造

TuMV の粒子は屈曲性のひも状であり、粒子長は約 720nm、そのゲノムは一本鎖プラス RNA で約 9,830 塩基から構成されている（Ohshima et al., 1996; Kawakubo et al., 2021; Nellist et al., 2022）。ゲノムの 5' 端にはゲノム結合（VPg）タンパク質が共有結合しており、ゲノムから大きなポリタンパク質が翻訳され、第 1 (P1)、ヘルペー成分プロテアーゼ (HC-Pro) さらに核内封入体 a プロテアーゼ (NIa-Pro) タンパク質によりポリタンパク質がプロセッシングされ、最低 10 種類の成熟したタンパク質、P1、HC-Pro、第 3 (P3)、6 キロダルトン 1 (6K1)、筒状封入体 (CI)、6 キロダルトン 2 (6K2)、VPg、NIa-Pro、核内封入体 b (NIb) さらに CP が產生される。P3 タンパク質上にオーバーラッピングした Pretty Interesting Potyviridae ORF (P3-PIPO、+2 の読み枠に存在) (Chung et al., 2008) が存在する。

e) 採集

日本においては 1998 年から四半世紀にわたり自ら全国の圃場を調査し TuMV 分離株を採集し、海外においてもその頃には共同研究者を通じて収集を始めていたが、2006 年からは諸外国を訪問して採集始めた。海外での採集では、2006 年と 2012 年にトルコ (Korkmaz et al., 2008; 2020)、2007 年と 2008 年にイラン (Farzadfar et al., 2005ab; 2009)、2008 年にギリシャ、2011 年と 2012 年に中国、2013 年にインド、2013 年に台湾、2014 年にミャンマー、2014 年にタイ、2014 年と 2015 年にウクライナ (Shevchenko et al., 2018) を訪問し採集した。筆者が訪問できなかった、例えばヨーロッパのチェコやクロアチア (Musić et al., 2014)

などでは共同研究者の協力を得て収集し、最終的に半世紀にわたる年代の分離株を得ることに成功した（図2）。日本からは1960年から2017年の分離株、海外からは1974年から2014年の年代の分離株を得ることができ、これまで分子進化解析してきた914分離株のほとんどのゲノム配列を筆者の研究室で20年かけて決定した。一研究室で最も多くの植物RNAウイルスゲノムを決定し、またGenBankなどの国際塩基配列データベースに現時点で最も多くのウイルスゲノム配列を登録したと考えている。

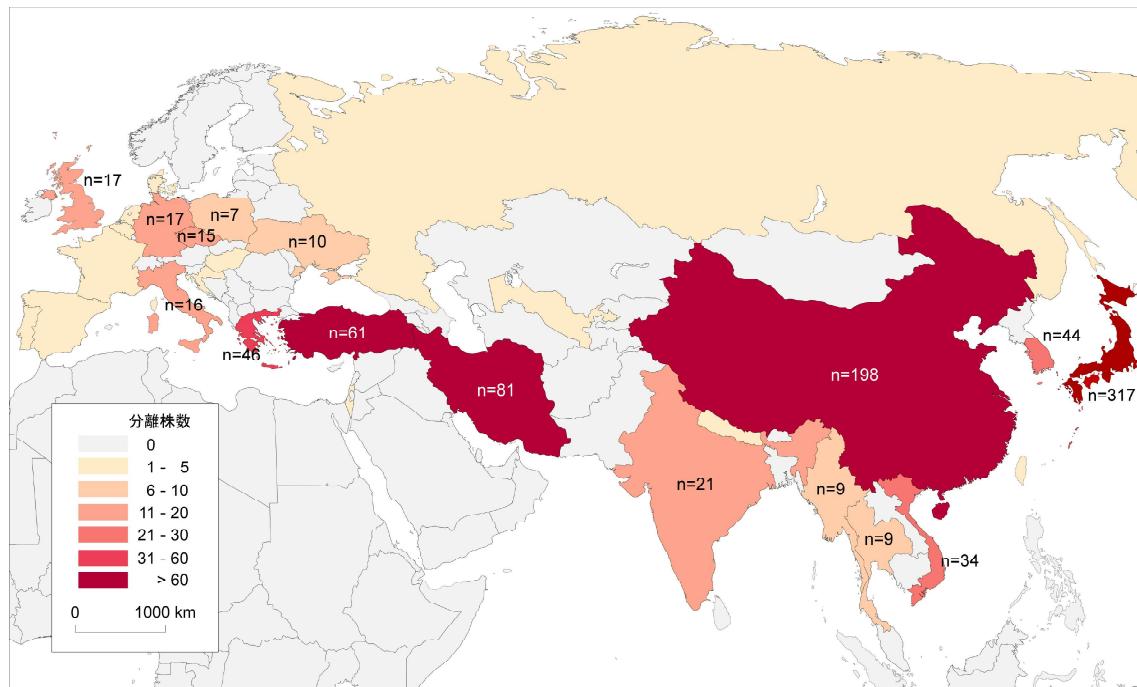


図2. ユーラシア大陸におけるカブモザイクウイルス分離株の採集地と分子進化解析に用いた分離株ゲノム数

3. カブモザイクウイルスの分子進化

a) 起源と起源地

葉にモザイク症状を示し植物体が矮化した野生のラン科植物 (*Orchis militaris*) がドイツでみつかり、通常の TuMV と生物学的そして血清学的に明らかに異なる TuMV 様のウイルス (OM 分離株) が発見された (Lesemann and Vetten, 1985)。そのようなウイルスはラン科植物の *Aceras*, *Anacamptis*, *Barlia*, *Ophrys* そして *Orchis* 属でも検出された。そこで筆者は共同研究者と共に、ドイツのツェレ (Celle) 市の個人庭園で保存されていたラン科植物 (*O. militaris*, *O. morio* さらに *O. simia*) から3株の TuMV 様ウイルスを分離して生物学的、遺伝学的そして分子系統学的に詳細に調査した (Nguyen et al., 2013a)。なお、この庭園ではドイツ国内で採集した野生ラン科植物だけでなく地中海沿岸地方などヨーロッパ諸国からも輸入していたため、罹病植物がヨーロッパ由来であることは間違いないが、厳密な意味での由来は定かでない。3分離株の病原性について調査すると、一般的な TuMV 分離株がアブラナ科アブラナ属時にはダイコン属植物に容易に全身感染しモザイク症状などを呈するのに対して、これらの3分離株はアブラナ科アブラナ属並びにダイコン属植物には容易に感染せず（カブとカラシナでは接種葉から2枚上葉までウイルスが検出されるが、それ以上の上位葉からは検出されない）、また古代から存在したと言われている非栽培（野生）アブラナ科植物のキバナスズシロ属のルッコラ (*Eruca sativa*) とアマナズナ属の *Cameria sativa* にのみ全身感染し、現在農業において広く分布している TuMV と病原性はかなり異なっていた。

そこでそれら 3 分離株のゲノム構造を決定し、これまで知られている TuMV と合わせて最尤法 (Guindon et al., 2010) により分子系統樹(図3)を描くと、外群であるヤマノイモモザイクウイルス (JYMV, Japanese yam mosaic virus) (Fuji and Nakamae, 1999)、スイセン黄色条斑ウイルス (NYSV, Narcissus yellow stripe virus) (Ohshima et al., 2016d; 2018)、スイセン晚期黄化ウイルス (NLSYV, Narcissus late season yellows virus) (Ohshima et al., 2016d; 2018)、scallion mosaic virus (ScaMV) (Ohshima et al., 2016c; 2021a) そして wild onion symptomless virus (WoSV) (Ohshima et al., 2016a) とアブラナ科植物に感染する TuMV 群との間に位置したことから、3 種の野生のラン科植物に感染していた TuMV 様ウイルスは外群のウイルスとアブラナ科植物に感染する TuMV 群の間に位置し、それらのウイルス間を橋渡ししているウイルスように考えられた。これらの分離株が通常のアブラナ科植物に感染する TuMV と余りにも生物学的に異なっていたために TuMV であるのかを当初疑ったが、古代から存在し現在でも栽培化されていない植物であるルッコラやアマナズナのアブラナ科植物に感染したこと、さらにゲノム構造、各遺伝子長、塩基配列の相同性、タンパク質の切断部位などの遺伝学的性質からアブラナ科植物に感染する TuMV とほとんど相違なく、現時点では起源型の TuMV と結論している。また年代推定の結果、野生のランから分離した TuMV の分岐年代はおよそ 1000 年前、非栽培や栽培アブラナ科植物への感染はおよそ 700 年前と考えられ、農業の発展や拡がりと一致している様に思われた (Nguyen et al., 2013a)。

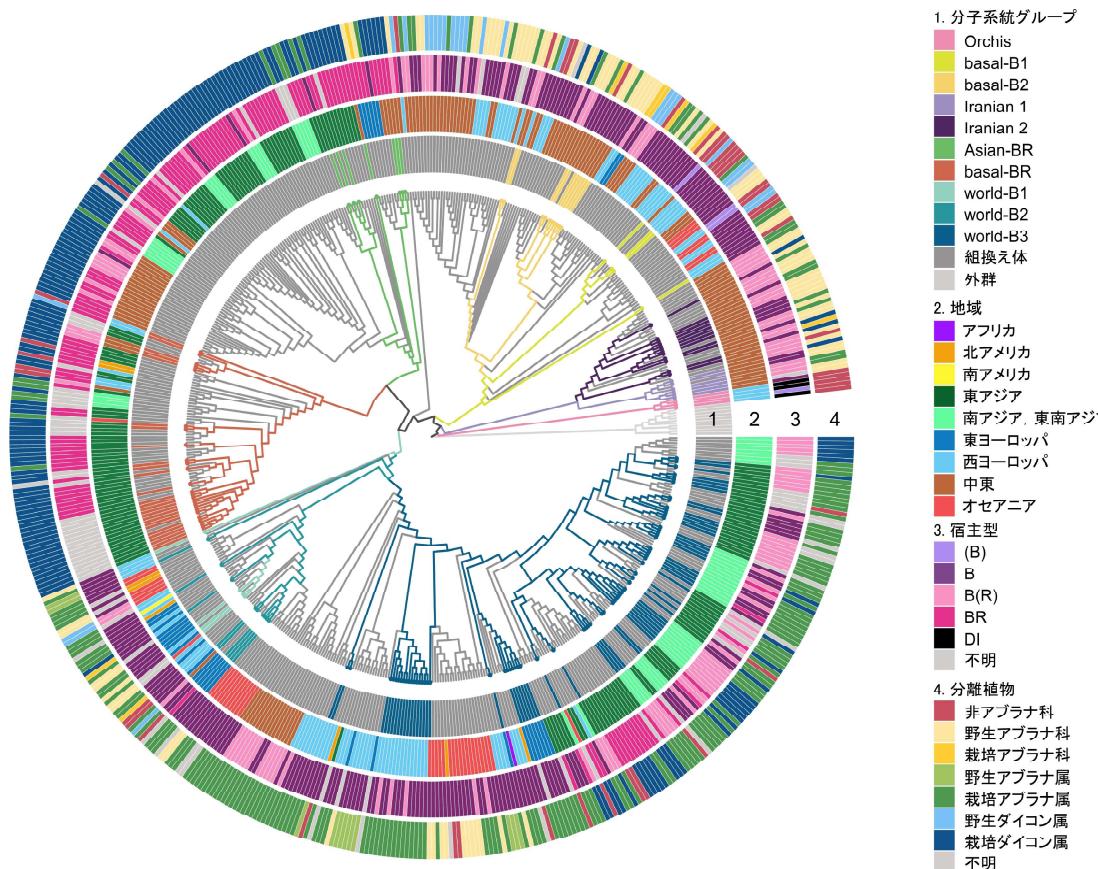


図3. カブモザイクウイルスの系統樹(最尤法)。ポリプロテイン(主要なORF)の塩基配列を用いた。
宿主型 DI: アブラナ属にもダイコン属植物にも感染が困難、宿主型(B): アブラナ属植物に稀に感染し、ダイコン属植物にほとんど感染しない、宿主型 B(R): アブラナ属植物に感染しモザイク症状を呈し、ダイコン属植物に稀に感染する、宿主型 BR: アブラナ属とダイコン属植物に感染し、モザイク症状を示す。
主に日本の品種であるアブラナ属とダイコン属植物を用いて検定

b) 分子系統グループ

組換え体を除いて分子系統解析 (Yasaka et al., 2017; 川久保・大島, 2019; Kawakubo et al., 2021) すると、

TuMV には最低 7 分子系統グループと 7 分子系統サブグループが存在する（図 4）。①起源型の Orchis 分子系統グループ、②祖先型の basal-B (basal-Brassica) 分子系統グループ：アブラナ科植物以外の非栽培植物や栽培植物から主に採集される分離株から構成されている basal-B1 サブグループと、アブラナ (Brassica) 属植物（ハクサイ、カブ、キャベツ、ナタネなど）に稀に病原性を持ち地中海沿岸地方そして小アジアから中東諸国を含めた南西ユーラシア大陸地方で採集された分離株から構成される basal-B2 サブグループに分けられるグループ、③ Iranian 分子系統グループ：アフガニスタン、イラクやパキスタンなどイランの周辺諸国からのゲノム情報が得られていないので、本グループが地理的に隔離されたようなイランだけの分離株で構成されるのかは明らかではないが、Iranian-1 と Iranian-2 サブグループに分けられる。また、分子系統樹に使うゲノム領域により、basal-B 分子系統グループと姉妹群に位置し両グループ間の分子系統関係が不明瞭なこともあります、祖先型のグループであることも否定はできないグループ、④ basal-BR (basal-Brassica/Raphanus) グループ：日本で 2000 年頃から出現した分離株が含まれ、アブラナ属のみならずダイコン属植物に病原性を持ちヨーロッパや東アジアのダイコン属或いはキク科植物に適応した分離株から構成されるグループであり、中国のダイコンでは甚大な被害を出しているグループ、⑤ Asian-BR (Asian-Brassica/Raphanus) グループ：アジアの分離株から構成されアブラナ属植物だけでなくダイコン (Raphanus) 属植物に病原性を持つグループ、⑥ world-B (world-Brassica) 分子系統グループ：ヨーロッパやアジアなどの世界中の分離株から構成され、world-B1、world-B2 および world-B3 サブグループに分けられるグループであり、主に栽培アブラナ科植物から分離され、アブラナ属植物に病原性を持ち後にダイコン属植物に後に適応したと考えられるグループである。以上の様に、TuMV の分子系統グループは分離した宿主植物そして採集した地域と関連して分けられる様である。

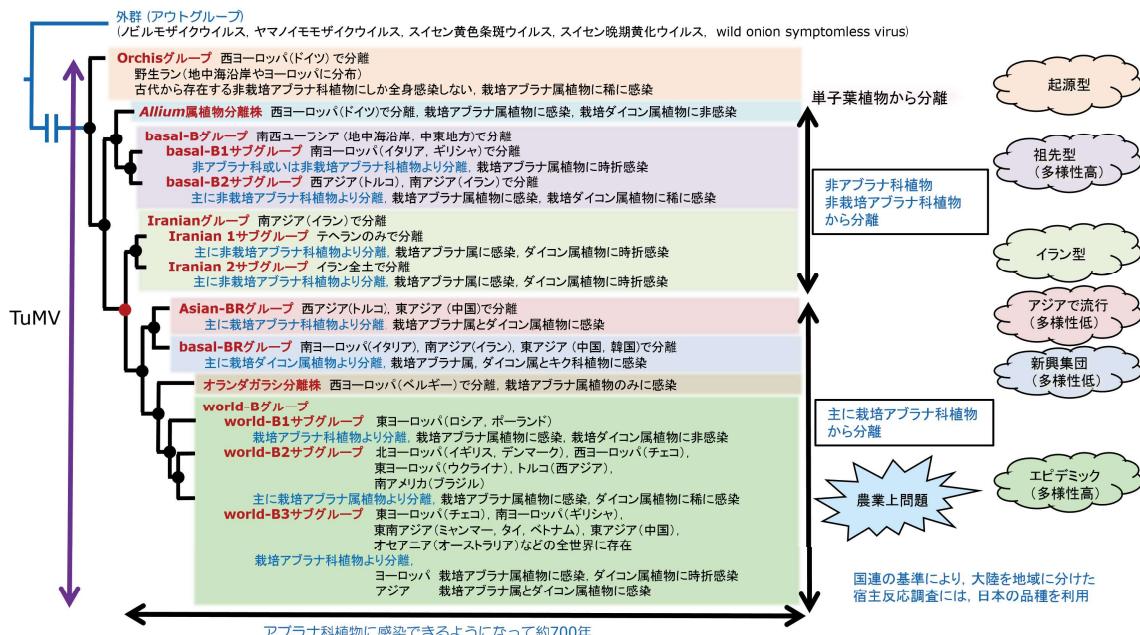


図 4. カブモザイクウイルスの分子系統グループとその特徴

c) 組換え体型パターン

TuMV の分子進化の推進力には変異だけでなく遺伝的組換えが深く関与していた (Ohshima et al., 2002; Tan et al., 2004; Ohshima et al., 2007)。組換え体型パターンは、現時点ではおよそ 270 パターンが知られており、そのパターンは極めて複雑である。最近新たにゲノム配列を決定した分離株を加えて 962 ゲノ

ム配列について解析すると、732 ゲノム (76%) が組換え体と思われ (現在精査中、未発表)、2 種の分子系統グループ型を親型に持つ組換え体、3 種以上の分子系統グループを親型に持つ多重組換え体など様々な組換え型パターンが認められた (Ohshima et al., 2007)。また、同じ分子系統グループを親型に持つゲノム内 (intralineage) 組換え体、異なる分子系統グループを親型に持つゲノム間 (interlineage) 組換え体など様々である。その組換え型パターンの多くは、それぞれの国々で独特であることが多く、国を越えて共通の組換え型パターンがみられることは少なかつた (Yasaka et al., 2015)。後述するが、日本において採集した 300 以上の十分な量の分離株数と思われる組換え解析の結果 (Kawakubo et al., 2022) から、日本産 TuMV の組換え型パターンのはほとんどは日本独特であった。日本は島国であり、陸続きの国々とは別に考察しないといけないかも知れないが、国と国との間のウイルス拡散が迅速であれば同じ組換え体型パターンが存在することは容易に想像できる。しかしながら TuMV のように拡散が比較的遅いと思われる植物ウイルスでは、国毎に TuMV の媒介性に特徴のあるアブラムシが存在することなどを含めて組換え体が国境を越えて拡散できない理由があるかも知れないが、一つの考察としては、各国で栽培されている農作物の種類や品種が異なるために、それぞれの国で独特な組換えが起り異なる組換え型パターンが分布しているのではとも考えられる。

これまで組換え部位の検出を、PHYLPRO (Weiller, 1998) や SISCAN (Gibbs et al., 2000) などのオリジナルなプログラムそして幾つかの組換え検出プログラムを統合した RDP4 組換え検出プログラム (Martin et al., 2015) を用いて解析してきた。最近新しい RDP5 組換え検出プログラム (Martin et al., 2020) が開発され、日本産 TuMV 集団については既にそのプログラムで解析済み (Kawakubo et al., 2022) であるが、今後 RDP5 プログラムを用いて世界各国に分布している TuMV ゲノムの組換え部位を検出し、組換え体型パターンを再精査する予定である。補足ではあるが、このようにバイオインフォマティクスの進歩は目覚ましいので、それらを日々習得して自身の解析スキルをアップデートしておくことが重要である。

d) 発生中心

農業上重要なアブラナ科植物に TuMV が最初に感染した地域はどこなのであろうか。また農作物に感染して世界中に拡がった中心地（発生中心）はどこなのであろうか。ギリシャを含むヨーロッパやトルコやイランなどの中東諸国を中心に分離株を大量に採集しゲノム配列を決定後、世界中の分離株と共に分子進化解析 (Yasaka et al., 2017) した。その結果、もともとアブラナ科植物に感染しにくかった TuMV が、700 年前に発生中心と考えられる地中海沿岸地方や小・中央アジアの南西ユーラシア大陸で非栽培アブラナ属植物に感染し、そしてアブラナ属栽培植物（農作物）に感染できるようになった。その後発生中心と考えられるそれらの地域から宿主適応やボトルネックなどにより変異と組換えを繰り返しながら、農作物の拡がり（農業の発展）や人類の移動と関連して、世界中のアブラナ属植物栽培地域に拡散し、また world-B3 分子系統サブグループはアブラナ属植物だけでなくアジアで広く栽培されているダイコン属栽培植物にも感染できるようになり、アジアへ拡散したと考えられた。なお、TuMV には 7 分子系統グループと 7 分子系統サブグループがあり、それぞれが世界中に異なる経路で拡散をして、TuMV は現在のように分布していると思われた (Kawakubo et al., 2021)。

e) オセアニア地域への拡散

新大陸であるオセアニア諸国のオーストラリアやニュージーランドにはどのような TuMV が分布しており、どこから、いつ、どのような経路で侵入したのであろうか？両国から TuMV を採集後分離し、ゲノム配列決定後に分子進化的に検討した (Yasaka et al., 2015)。両国のウイルス集団は異なる様相を示し、分布しているゲノム型即ち組換え体型パターンも異なっていた。具体的には、オーストラリアでは 1 種

の非組換え体 (world-B3 分子系統グループ) のみ認められ、残りは basal-B2 と world-B2 もしくは world-B3 グループを親型に持つ 8 種の組換え型パターン認められた。一方、ニュージーランドでは非組換え型はみられず、6 種の組換え型パターンが認められ、オーストラリアと同様に basal-B2、world-B2 もしくは world-B3 グループを親型に持つもののそのパターンは異なっており、world-B2 と world-B3 グループを親型に持つ 1 種の組換え型パターンのみ両国において共通に認められた。両国で認められた 13 種の組換え型パターンは以前の研究では認められていない新規なパターンであり、両国の TuMV は近い距離にあるベトナム (Nguyen et al., 2013b) などのアジアとは異なる集団を構成しており、後述するユーラシア大陸の組換え型パターン (Kawakubo et al., 2021) とも大きく異なっていた。

組換え部位のないゲノム部分領域の Bayesian coalescent 解析 (Lemey et al., 2009) から、ヨーロッパのイギリスやドイツから両国への侵入したことが明らかとなり、年代推定解析から 80 年の 1930 年以前には侵入が始まったと考えられた。オーストラリアとニュージーランドへの侵入はおそらくドイツの園芸植物を介した basal-B2 分子系統グループが最初であり、その後に栽培アブラナ科植物を介した world-B2 や world-B3 分子系統サブグループの侵入が行われたと思われた。従って、18 世紀のヨーロッパから的人類の大量移住の前には TuMV はオセアニアには存在しなかったと推測され、本研究の結果は、ウイルスの進化と出現を示した重要なスナップ写真でもあり、植物ウイルスと人間の移住や農業の歴史との関連性を最初に示した報告となった (Yasaka et al., 2015)。

f) ユーラシア大陸内における拡散

ユーラシア大陸は、文化的にも経済的にも重要な大陸であり、アブラナ科野菜を含めた農作物の起源地、そして多くの植物病原体の起源地とも考えられている。しかしながら地球上で最も大きな大陸のため広範な地域から病原体を採集することが非常に困難であり、これまで植物病原体の分布や移動経路については知られていなかった。そこで筆者は、10 年以上をかけてユーラシア大陸の地中海沿岸地方、中東、南アジア、東南アジア、そして東アジアの国々の圃場でアブラナ科植物の代表的な病原体である TuMV について調査し、40 年間にわたる年代の分離株を共同研究者らと収集し、最終的に 579 分離株について病原性と全ゲノム構造を解析後、ベイズ推定による分子進化解析により、TuMV の拡散について検討した (Tomimura et al., 2004; Tomitaka and Ohshima 2006; Kawakubo et al., 2021)。筆者らの系統地理学として年代推定解析から、ユーラシア大陸では TuMV は 17 世紀頃に西から東へと拡散したことが明らかとなり、植物病原体として世界で初めてユーラシア大陸内での移動経路を示すことに成功した。即ち 10 の TuMV 分子系統 (サブ) グループの中で Asian-BR と basal-BR グループそして world-B3 サブグループは、発生中心から各国で栽培されている農作物と関連しながらその他のユーラシア大陸へと拡散し、特に basal-BR グループは歴史的に重要な交易路と考えられているシルクロードの痕跡を辿って拡散したと思われた (図 5)。また TuMV は地域的に特徴的な組換え体型が分布していた。筆者らの研究成果は、重要な植物病原体として初めて複雑で詳細な移動経路と拡散年代を大陸内で描いたことであった。

g) 日本国での拡散

これまで大量の分離株を長い期間をかけて一つの国で採集し、それらのゲノムを網羅的に決定し分子進化研究に解析した報告はほとんどみられなかった。筆者らの大国内における諸外国の疫学的特徴の調査 (Tomimura et al., 2003; 2004; Tomitaka et al., 2007; Yasaka et al., 2015; 2017) から、TuMV は国によって異なる進化の軌跡を示すように思われた。以前筆者らは既に、TuMV を日本的一部の地域から採集しゲノム一部領域を用いて分子進化解析をしていたので (Tomitaka et al., 2007)、その研究をさらに発展させた。即ち日本全国のアブラナ科ダイコン属とアブラナ属植物から約 50 年にわたって収集した 370 分離株の全

ゲノム配列を決定後、他国の全ゲノム配列 (Kawakubo et al., 2021) と組み合わせて 914 分離株について分子進化解析を行った (Kawakubo et al., 2022)。その結果、日本の TuMV ゲノムには合計 88 箇所の独立した組換え部位があること、さらに日本において 82 通りの組換え型パターンがあることが明らかになった。非組換えゲノム配列および組換え部位のない部分ゲノム配列を用いて時空間的に進化を評価した。TuMV は江戸時代の鎖国（1639-1854）後に日本に侵入し、その後の 20 世紀に日本各地に拡散したと思われた。以上から、日本の TuMV はこれまで解析した他のどの国とも異なる独特的な集団を構成しており、本研究は植物ウイルスの分子進化と分子疫学について一つの国において最も詳細に調査した報告となった。

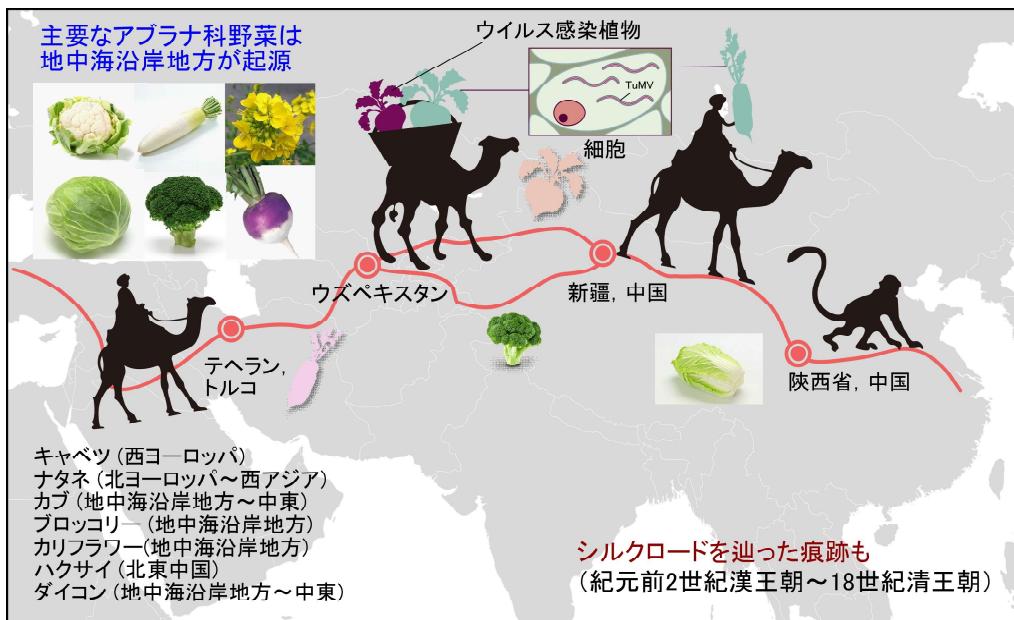


図 5. ユーラシア大陸におけるカブモザイクウイルスの拡散と宿主のアブラナ科野菜の起源地

4. カブモザイクウイルスゲノムにみられる適応進化

世界中の様々な宿主植物から TuMV を採集し、分離植物、それら分離株の病原性を調査し、そして分子系統関係との関連性を詳細に検討すると、太古に野生のランに潜んでいた起源型の *Orchis* 分子系統グループが、単子葉植物である *Allium* 属植物への感染性を獲得し、その後双子葉植物である非栽培アブラナ科植物に、そして現代農業において重要な栽培アブラナ科アブラナ属やダイコン属植物に感染できるようになったと考えられた (Nguyen et al., 2013a) (図 4)。Asian-BR 分子系統グループは、ダイコンの起源地の一つとしても知られている小アジアなどの地中海沿岸地方で既にダイコン属植物への感染性を獲得しており、それらが世界中に拡散したと考えられるが、一方 world-B3 分子系統学サブグループは、本来はアブラナ属植物にのみ感染性を有していた分離株が、農業の発展や人類の移動によりユーラシア大陸を東へ横断するにつれて新宿主となるダイコン属植物と出会いその地方で病原性を獲得したと推測できた (Yasaka et al., 2017; Kawakubo et al., 2021)。以上のようなアブラナ属からダイコン属植物への宿主適応がみられたこと、その成果をヒントとして、新宿主への詳細な適応軌跡について調査した (Tan et al., 2005, Ohshima et al., 2010; Gibbs et al., 2015a)。

イギリスから採集した日本産ダイコン属植物には感染しない TuMV 分離株（感染性クローン）を容易に感染しモザイク症状を呈する *Nicotiana benthamiana* に接種し 60 日間放置した。*N. benthamiana* 感染直後

は均一なTuMVゲノム集団が60日間後には多様なゲノム集団になっていることが推測されることからおそらくこのステップが重要と思われた。その後、この*N. benthamiana*適応集団を宿主植物とし容易に感染するカブだけでなく従来は感染しない日本産ダイコン（品種秋まさり）の大量個体に接種し、遺伝子診断などでTuMVが感染していると思われた無症状ダイコン植物の汁液を用いて6年間かけて14回継代接種（およそ90日毎に）を繰り返し適応させ、継代株を数か月毎に連続的に採集し、それらに感染していたTuMVゲノム配列を決定後、ゲノム内にみられる同義置換と非同義置換について追跡調査した。その結果、ゲノムの一タンパク質遺伝子（P3タンパク質遺伝子）内に非同義置換を伴う一アミノ酸変異がみられ、平行進化解析より宿主植物への初期適応に大きく関与していることが明らかになった。さらに継代を繰り返すと他の複数の遺伝子においても変異が認められるようになり、これらの変異もダイコン植物への宿主適応に関与していることが明らかになった。なお5回以上継代したダイコンでは、従来の自然界でみられるようなモザイク症状ではないが、弱いモザイク症状や不明瞭な退緑斑点が接種2~3週間後に一次的に呈する場合もあった。以上の研究成果は、新宿主に感染するためのウイルスゲノム側の変異について進化遺伝学的に追跡し明らかにしたことから適応機構解明の見本となる研究成果となり、イギリスのThe Society of General Microbiologyにより「The genetic secrets to jumping the species barrier」と題してプレスリリースされ、世界中の多くのメディアに取り上げられた。なお上記の変異とは別に、抵抗性遺伝子との相互作用でみられる変異についても進化的に調査している（Jenner et al., 2000; 2002; Ho et al., 2010）。

5. カブモザイクウイルス分子系統グループの分子進化

BEAST（Bayesian Evolutionary Analysis by Sampling Trees）はベイズ法に基づいて解析を行うプログラム（Suchard et al., 2018）であり、系統解析や有効集団サイズの推定などの解析もできるが、主に分岐年代推定をおこなう解析ソフトウェアとして知られている。経験的には、時間信号（temporal signal）が満たされにくい種間をまたぐ分岐年代よりも、一つのウイルス種内の分岐年代の方がより正確に推定されると考えている。基本的には95%信頼区間（95%CI）内で分岐年代を推定し、年代が古くなればなるほど信頼区間の幅が広がる。上記の理由から、*Potyvirus*属の全ウイルス種を用いた分岐年代推定より、遺伝的に近縁なウイルスの分岐年代を解析する方が推定できる可能性があると思われたために、*Potyvirus*属分子系統樹にみられる分子系統グループに着目して解析した。

*Potyvirus*属分子系統樹を作成する（未掲載）と、幾つかの分子系統グループが高いブートストラップ確率により支持される。例えば、OYDV分子系統グループが*Potyvirus*属全体の姉妹群に位置するが、それらにはスイセン退緑ウイルス（NDV, Narcissus degeneration virus）、タマネギ萎縮ウイルス（OYDV, onion yellow dwarf virus）、シャロット黄色条斑ウイルス（SYSV, shallot yellow stripe virus）、キルタンサスエラツウイルスA（CEVA, Cyrtanthus elatus virus A）が含まれる。ジャガイモYウイルス（PVY）が含まれるPVY分子系統グループには、Bidens mosaic virus、トウガラシ斑紋ウイルス（pepper mottle virus）、アルストロメリアモザイクウイルス（Alstroemeria mosaic virus）が含まれ、一方TuMV分子系統グループには、TuMVの他に単子葉植物から分離されたJYMV（Fuji and Nakamae, 1999）、NLSYV（Ohshima et al., 2016d; 2018）、NYSV（Ohshima et al., 2016d; 2018）、ScaMV（Ohshima et al., 2016c; 2021a）そしてWoSV（Ohshima et al., 2016a）が含まれたことから、特にNLSYV、NYSVそしてScaMVについては種毎の分子進化を検討した。これらについては将来総説を纏める予定なのでそれを参照されたい。その後、TuMV分子系統グループの分岐年代推定を試みたが、時間信号を欠いていたために残念ながら推定はできなかった。残された課題としては、更なる一ウイルス種のゲノム配列データの蓄積、現在知られているウイルス種の間を埋めるような未知ウイルスのゲノム配列ゲノムデータの蓄積も必要である。現状では、過去に遡って配列データを蓄積することは難しいので、今後の配

列データの蓄積を待たないといけない。もう一方で年代推定解析ソフトウェアの更なる発展は不可欠であるが、最近ウイルス種間など遠い過去の分岐年代を推定する解析ソフトウェアが開発されたので、今後それを用いて解析してみる価値がある(Ghafari et al., 2021; 2024)。

6. *Potyviridae*科 *Potyvirus*属ウイルスの分子進化

*Potyviridae*科(ポティウイルス科)は生物学的性質、ゲノム構造や塩基配列同一性の遺伝的性質、そして分子系統樹により現在12のウイルス属に分けられており(*Arepavirus*, *Bevemovirus*, *Brambyvirus*, *Bymovirus*, *Celavirus*, *Ipomovirus*, *Macluravirus*, *Poacevirus*, *Potyvirus*, *Roymovirus*, *Rymovirus*そして*Tritimovirus*) (Fuji et al., 2022; Inoue-Nagata et al., 2022)、その中の*Potyvirus*属(ポティウイルス属)には160種と最も多くのウイルス種が存在している。

*Potyvirus*属ウイルスのCP遺伝子の比較的保存されている一部領域の配列を用いて分子系統樹を作成すると星状の樹形を示し、これらのウイルスは突然的に同時期に出現してきたように思われた(Gibbs et al., 2008b)。それらの配列を用いて年代推定をすると、*Potyvirus*属ウイルスはおよそ7000年前頃に突然的に出現したと思われた。またその時期は農業開始直前の時期と一致していたように思われたことから、植物ウイルスの拡散と農業の発展との関連性について最初に示唆した報告となった。しかしながらゲノムの一部配列であるわずかな塩基長を用いて解析したこと、解析に用いた分岐年代推定解析ソフトウェアが15年前と発展途上であったこと、おそらく知られているウイルス種間に位置する未発見のウイルス配列情報がまだ不足していたこと、そして当時用いた年代解析ソフトウェアが遠い昔の年代推定を予測することが難しかったことから、年代の再解析が今後必要かもしれない。現在では15年前に比べて*Potyvirus*属のウイルスゲノムデータが増加しておりそして比較的古い分岐年代推定ができるようになった新しい年代推定解析ソフトウェア(Ghafari et al., 2021; 2024)が開発されたので、それを利用して再検討する価値がある。

これまで筆者らのTuMVに関連したウイルスの分子進化解析(Ohshima et al., 2002, Kawakubo et al., 2021)について紹介してきた。TuMVと同様アブラナ科植物を宿主とするキュウリモザイクウイルス(CMV)(Ohshima et al., 2016b)やカリフラワーモザイクウイルス(Farzadfar et al., 2007; Yasaka et al., 2014; Ohshima et al., 2021b)などについても分子進化研究を進めてきたが、これらの成果については将来予定している総説を参照にして頂きたい。

7. おわりに

感染症の流行形態には、エンデミック、エピデミックそしてパンデミックが知られている。人類が最も恐れるパンデミックには、太古からあると言われている結核(結核菌)、紀元前14世紀から流行していると言われている天然痘(天然痘ウイルス)、14世紀にアフリカやユーラシア大陸で大流行した黒死病(ペスト菌)、20世紀初頭に流行したスペイン・インフルエンザ(インフルエンザウイルス)、20世紀中頃に流行したエイズ(ヒト免疫不全ウイルス)がある。そして21世紀では新型コロナウイルス感染症が流行し人類を震撼させた。その感染症の原因ウイルスであるSARS-CoV-19は、国際塩基配列データベースに毎日多くのゲノム情報が蓄積され、ウイルスがどのように変異、進化をするのかを含めて、ウイルス流行のリアルな姿を人類に教えてくれている。パンデミックな植物ウイルス病としては、トマト黄化葉巻病(トマト黄化葉巻ウイルス)、キュウリモザイク病(CMV)、ジャガイモ塊茎えぞ病(PVY)そして今回紹介したアブラナモザイク病(TuMV)などが知られているが、毎日多くのゲノム情報が蓄積されることはない。

人類や動物に特にパンデミックな感染症を引き起こすウイルスについては、世界各国の国公私立大学

病院、自治体病院、保健所、動物関連病院などの多くの機関などで収集後それらのゲノムを即座に解析し情報が蓄積されるのに対して、農作物に被害を与えるウイルスを収集しゲノム情報を解析する機関は存在するもののその数は少なく、アメリカの American Type Culture Collection、ドイツの The Leibniz Institute DSMZ、日本の農研機構・農業生物資源ジーンバンクなどが知られているが、大学教員や農業関連機関の研究者がウイルスを個人的に収集してゲノム解析している場合も多い。これまで筆者が採集し研究室に蓄積してきた日本産 TuMV 分離株の一部については、幸運にも農業生物資源ジーンバンクに引き取って頂くことができた。一方で、時間をかけて世界中から収集してきた貴重なウイルス分離株は植物防疫上の問題や筆者の後継者が大学にいないことで、廃棄することしかできなかつたのがとても残念であった。しかしながら、1000 近くのゲノム配列を国際塩基配列データベースに登録できたことは幸運であったのかもしれない。病原体を自然界から採集した場合、病原体だけでなく病原体との相互作用し貴重な情報が含まれる宿主植物も大切と思われる。従って、生物学的な分離をする以前の感染植物の保存についても今後どこか検討して頂きたい。

四半世紀にわたり、筆者らを中心に世界中の多くの研究者の協力を得て、自身も国内だけでなく世界中の圃場を歩いてウイルスを採集し、半世紀にわたるウイルス分離株を得て、病原性解析や遺伝解析そしてバイオインフォマティクスにより解析してきた。植物ウイルスのゲノム情報の蓄積が動物ウイルスに比べてとても遅く、SARS-CoV-19 ゲノム情報の日々の蓄積は分子進化の研究を考えるととても羨ましい。また最近地政学的な問題や安全保障輸出管理の問題が植物ウイルス収集や分子進化研究の進展を妨げているように思えることも残念である。

本要旨は2年前までに公表した原著論文までを纏めたものである (Kawakubo et al., 2021; 2022)。今後 TuMV の組換え型パターンの地球規模での分布、そしてある小さな圃場において十数年に渡り TuMV 流行を追跡したゲノム集団の変動を追いかけた結果などについて、さらに最先端と考えられる分子進化解析ソフトウェアを用いて解析し公表したいと考えている。

最後に、私が生涯の研究で目標にしてきた課題の一つは「ウイルスの進化を予測する」であった。ウイルスの未来が予測できれば、ウイルス病防除に繋がり農業に貢献するし、動物ウイルスにおいてはワクチンなどの製造に大きく貢献する。筆者は未だゲノム情報が少ないために本課題には到達できなかつたが、2023 年度神戸で開らかれた第 46 回分子生物学会年会フォーラムにおいて「ウイルスの進化予測は可能か、データ駆動によるアプローチ」と題して幾つかの発表がなされ論議されたことは、自身にとって嬉しい出来事であった。今後の時代を担う研究者がこのような未来の研究に果敢に挑戦してくれることを切に願うし、志がある若手研究者も育つてきていることも事実のようであるので、心の底から応援したい。

謝辞

研究と一緒に遂行した佐賀大学農学部植物ウイルス病制御学分野の卒業生、採集を共にしていただいた国内外の大学や研究機関の共同研究者、バイオインフォマティクスのご指導をしていただいたオーストラリア国立大学名誉教授 Adrian Gibbs 先生、シドニー大学教授 Simon Ho 先生、TuMV との出会いを提供していただいた佐賀大学名誉教授の佐古宣道先生、研究内容について勇気をいただいた北海道大学名誉教授四方英四郎先生、応援していただいた大阪府立大学名誉教授大木理先生、そして科学研究費で共同研究をしていただいた弘前大学名誉教授佐野輝男先生と宮崎大学教授竹下稔先生、その他多くの先輩方や先生方には大変お世話になりました。本研究は、日本学術振興会科学研究費 (11660051, 15580036, 17580040, 18405022, 16K14862, 18K05653, 24405026 および 21K05601) で遂行しました。またゲノム解析や分子進化解析の一部は、佐賀大学総合分析実験センター並びに情報・システム研究機構国立遺伝

学研究所が有する遺伝研スーパーコンピュータシステムを利用して行いました。ここに心よりお礼を申し上げます。

引用文献

1. Adachi S, Honma T, Yasaka R, Ohshima K, Tokuda M. (2018) Effects of infection by *Turnip mosaic virus* on the population growth of generalist and specialist aphid vectors on turnip plants. PLoS One, 13(7): e0200784.
2. 青葉 高(2013)日本の野菜文化史事典. 八坂書房(東京)p148, pp504, ISBN978-4-89694-160-9.
3. Chung BY, Miller WA, Atkins JF, Firth AE. (2008) An overlapping essential gene in the Potyviridae, Proc Natl Acad Sci U S A, 105(15): 5897-902.
4. Elena SF, Fraile A, García-Arenal F. (2014) Evolution and emergence of plant viruses. Adv Virus Res, 88: 161-91.
5. Fargette D, Pinel A, Abubakar Z, Traoré O, Brugidou C, Fatogoma S, Hébrard E, Choisy M, Sére Y, Fauquet C, Konaté G. (2004) Inferring the evolutionary history of rice yellow mottle virus from genomic, phylogenetic, and phylogeographic studies. J Virol, 78(7): 3252-61.
6. Fargette D, Pinel-Galzi A, Sérémé D, Lacombe S, Hébrard E, Traoré O, Konaté G. (2008) Diversification of rice yellow mottle virus and related viruses spans the history of agriculture from the neolithic to the present. PLoS Pathog, 4(8): e1000125.
7. Farzadfar Sh, Ohshima K, Pourrahim R, Golnaraghi AR, Jalali S, Ahoonmanesh A. (2005a) Occurrence of *Turnip mosaic virus* on ornamental crops in Iran. Pl Pathol, 54: 261.
8. Farzadfar Sh., Ohshima K, Pourrahim R, Golnaraghi AR, Sajedi S, Ahoonmanesh A. (2005b) Reservoir weed hosts for *Turnip mosaic virus* in Iran. Pl Dis, 89: 339.
9. Farzadfar Sh, Mosahebi Gh, Ahoonmanesh, A, Koohi M, Ohshima K, Pourrahim R, Golnaraghi AR. (2007) Distribution and some biological properties of *Cauliflower mosaic virus* isolates from Iranian cauliflower fields. Appl Entomol Phytopathol, 75: 1-25.
10. Farzadfar SY, Tomitaka M, Ikematsu AR, Golnaraghi R, Pourrahim, Ohshima K. (2009) Molecular characterization of *Turnip mosaic virus* isolates from *Brassicaceae* weeds. Eur J Pl Pathol, 124: 45-55.
11. Figlerowicz M, Nagy PD, Bujarski JJ. (1997) A mutation in the putative RNA polymerase gene inhibits nonhomologous, but not homologous, genetic recombination in an RNA virus. Proc Natl Acad Sci U S A, 94(5): 2073-8.
12. Fuentes S, Jones RAC, Matsuoka H, Ohshima K, Kreuze J, Gibbs AJ. (2019) Potato virus Y; the Andean connection. Virus Evol, 5(2): vez037.
13. Fuji S, Nakamae H. (1999) Complete nucleotide sequence of the genomic RNA of a Japanese yam mosaic virus, a new potyvirus in Japan. Arch Virol, 144(2): 231-40.
14. Fuji S, Mochizuki T, Okuda M, Tsuda S, Kagiwada S, Sekine K, Ugak M, i, Natsuaki KT, Isogai M, Maoka T, Takeshita M, Yoshikawa N, Mise K, Sasaya T, Kondo H, Kubota K, Yamaji Y, Iwanami T, Ohshima K, Kobayashi K, Hataya T, Sano T, Suzuki N. (2022) Plant viruses and viroids in Japan. J Gen Plant Pathol, 88: 105-127.
15. Gao F, Kawakubo S, Ho SYW, Ohshima K. (2020) The evolutionary history and global spatio-temporal dynamics of potato virus Y. Virus Evol, 6(2): veaa056.

16. García-Arenal F, Fraile A, Malpica JM. (2001) Variability and genetic structure of plant virus populations. *Annu Rev Phytopathol*, 39: 157-86.
17. García-Arenal F, Zerbini FM. (2019) Life on the edge: Geminiviruses at the interface between crops and wild plant hosts. *Annu Rev Virol*, 6(1): 411-33.
18. Gardner MW, Kendrick JB. (1921) Turnip mosaic, *J Agric Res*, 22: 123-4.
19. Ghafari M, Simmonds P, Pybus OG, Katzourakis A. (2021) A mechanistic evolutionary model explains the time-dependent pattern of substitution rates in viruses. *Curr Biol*, 31(21): 4689-96. e5.
20. Ghafari M, Sõmera M, Sarmiento C, Niehl A, Hébrard E, Tsolieridis T, Ball J, Moury B, Lemey P, Katzourakis A, Fargette D. (2024) Revisiting the origins of the Sobemovirus genus: A case for ancient origins of plant viruses. *PLoS Pathog*, 20(1): e1011911.
21. Gibbs AJ, Gibbs M, Ohshima K, Garcia-Arenal F. (2008a) More about plant virus evolution; past, present and future. *Origin and Evolution of Viruses* 2nd Edition. Domingo, E., Parrish, C. R. and Holland, J. J. eds. Elsevier, 229-249. pp 560.
22. Gibbs AJ, Ohshima K, Phillips MJ, Gibbs MJ. (2008b) The prehistory of potyviruses: their initial radiation was during the dawn of agriculture. *PLoS One*, 3(6): e2523.
23. Gibbs A, Ohshima K. (2010) Potyviruses and the digital revolution. *Annu Rev Phytopathol*, 48: 205-23.
24. Gibbs AJ, Nguyen HD, Ohshima K. (2015a) The 'emergence' of turnip mosaic virus was probably a 'gene-for-quasi-gene' event. *Curr Opin Virol*, 10: 20-6.
25. Gibbs AJ, Wood J, Garcia-Arenal F, Ohshima K, Armstrong JS. (2015b) Tobamoviruses have probably co-diverged with their eudicotyledonous hosts for at least 110 million years. *Virus Evol*, 1(1): vev019.
26. Gibbs AJ, Ohshima K, Yasaka R, Mohammadi M, Gibbs MJ, Jones RAC. (2017) The phylogenetics of the global population of potato virus Y and its necrogenic recombinants. *Virus Evol*, 3(1): vex002.
27. Gibbs AJ, Hajizadeh M, Ohshima K, Jones RAC. (2020) The Potyviruses: An evolutionary synthesis is emerging. *Viruses*, 12(2): 132.
28. Gibbs MJ, Armstrong JS, Gibbs AJ. (2000) Sister-Scanning: A Monte Carlo procedure for assessing signals in recombinant sequences. *Bioinformatics*, 16: 573-82.
29. Guindon S, Dufayard JF, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O. (2010) New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0. *Syst Biol*, 59(3): 307-21.
30. He Z, Li W, Yasaka R, Huang Y, Zhang Z, Ohshima K, Li S. (2014) Molecular variability of sugarcane streak mosaic virus in China based on an analysis of the P1 and CP protein coding regions. *Arch Virol*, 159(5): 1149-54.
31. He Z, Yasaka R, Li W, Li S, Ohshima K. (2016) Genetic structure of populations of sugarcane streak mosaic virus in China: Comparison with the populations in India. *Virus Res*, 211: 103-16.
32. Ho T, Wang L, Huang L, Li Z, Pallett DW, Dalmay T, Ohshima K, Walsh JA, Wang H. (2010) Nucleotide bias of DCL and AGO in plant anti-virus gene silencing. *Protein & Cell*, 1: 847-58.
33. Inoue-Nagata AK, Jordan R, Kreuze J, Li F, López-Moya JJ, Mäkinen K, Ohshima K, Wylie SJ. (2022) ICTV Virus taxonomy profile: Potyviridae 2022. *J Gen Virol*, 103: 001738.

34. Ishiyama S, Misawa T. (1942) Stunt disease of Japanese radish, Jap J Phytopathol, 12: 116-30.
35. Jenner CE, Wang X, Tomimura K, Ohshima K, Ponz F, Walsh JA. (2000) The cylindrical inclusion gene of turnip mosaic virus encodes a pathogenic determinant to the brassica resistance gene TuRB01, Mol Pl-Micro Interact, 13: 1102-8.
36. Jenner CE, Tomimura K, Ohshima K, Hughes SL, Walsh JA. (2002) Mutations in *Turnip mosaic virus* P3 and cylindrical inclusion proteins are separately required to overcome two *Brassica napus* resistance genes. Virology, 300(1): 50-9.
37. 川久保修佑・大島一里 (2019) 分子系統と分岐年代解析法. 植物感染生理談話会論文集, 第 54 号: 109-18.
38. Kawakubo S, Gao F, Li S, Tan Z, Huang YK, Adkar-Purushothama CR, Gurikar C, Maneechoat P, Chiemombat P, Aye SS, Furuya N, Shevchenko O, Špak J, Škorić D, Ho SYW, Ohshima K. (2021) Genomic analysis of the brassica pathogen turnip mosaic potyvirus reveals its spread along the former trade routes of the Silk Road. Proc Natl Acad Sci U S A, 118(12): e2021221118.
39. Kawakubo S, Tomitaka Y, Tomimura K, Koga R, Matsuoka H, Uematsu S, Yamashita K, Ho SYW, Ohshima K. (2022) The recombinogenic history of turnip mosaic potyvirus reveals its introduction to Japan in the 19th century. Virus Evol, 8(2): veac060.
40. Korkmaz S, Tomitaka Y, Onder S, Ohshima K. (2008) Occurrence and molecular characterization of Turkish Isolates of *Turnip mosaic virus*. Pl Pathol, 57: 1155-62.
41. Laina JA, Matsumoto K, Setoyama T, Kawano S, Ohshima K. (2019) *Pepper veinal mottle virus* in Japan is closely related to isolates from other Asian countries, but more distantly to most of those from Africa. Virus Genes, 55(3): 347-55.
42. Lefevre P, Martin DP, Harkins G, Lemey P, Gray AJ, Meredith S, Lakay F, Monjane A, Lett JM, Varsani A, Heydarnejad J. (2010) The spread of tomato yellow leaf curl virus from the Middle East to the world, PLoS Pathog, 28: e1001164.
43. Lemey P, Rambaut A, Drummond AJ, Suchard MA. (2009) Bayesian phylogeography finds its roots. PLOS Comput Biol, 5, e1000520.
44. Lesemann DE, Vetten HJ. (1985) The occurrence of tobacco rattle and turnip mosaic viruses in *Orchis* spp., and of an unidentified potyvirus in *Cypripedium calceolus*. Acta Hort, 164: 45-54.
45. Martin D, Rybicki E. (2000) RDP: Detection of recombination amongst aligned sequences', Bioinformatics, 16: 562-3
46. Martin DP, Murrell B, Golden M, Khoosal A, Muhire B. (2015) RDP4: Detection and analysis of recombination patterns in virus genomes. Virus Evol, 1: 1-5.
47. Martin DP, Varsani A, Roumagnac P, Botha G, Maslamoney S, Schwab T, Kelz Z, Kumar V, Murrell B. (2020) RDP5: a computer program for analyzing recombination in, and removing signals of recombination from, nucleotide sequence datasets. Virus Evol, 7(1): veaa087.
48. Matsumoto K, Yasaka R, Setoyama T, Kawano S, Ohshima K. (2016) Chilli pepper rugose mosaic disease caused by *Pepper veinal mottle virus* occurs on Ishigaki Island, Japan. J. Gen Pl Pathol, 82(1): 57-60.

49. Musić MŠ, Nguyen HD, Černi S, Mamula Š, Ohshima K, Škorić D. (2014) Multilocus sequence analysis of '*Candidatus Phytoplasma asteris*' strain and the genome analysis of *Turnip mosaic virus* coinfecting oilseed rape. *J Appl Microbiol*, 117: 774-85.
50. Nagy PD. (2008) Recombination in plant RNA viruses. In: Roossinck, M.J. (eds) *Plant Virus Evolution*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 133-156.
51. Nellist CF, Ohshima K, Ponz F, Walsh JA. (2022) Turnip mosaic virus, a virus for all seasons, *Ann Appl Biol*, 180: 312-27.
52. Nguyen HD, Tomitaka Y, Ho SY, Duchêne S, Vetten HJ, Lesemann D, Walsh JA, Gibbs AJ, Ohshima K. (2013a) Turnip mosaic potyvirus probably first spread to Eurasian brassica crops from wild orchids about 1000 years ago. *PLoS One*, 8(2): e55336.
53. Nguyen HD, Tran HT, Ohshima K. (2013b) Genetic variation of the *Turnip mosaic virus* population of Vietnam: a case study of founder, regional and local influences. *Virus Res*, 171(1): 138-49.
54. Nishi S. (1981) Hakuran, an interspecific hybrid between Chinese cabbage and common cabbage. In Chinese cabbage. Proc First Internatio Symp, pp. 385-91. AVRDC, Shanhua, Taiwan.
55. Ogawa T, Tomitaka Y, Nakagawa A, Ohshima K. (2008) Genetic structure of a population of *Potato virus Y* inducing potato tuber necrotic ringspot disease in Japan; comparison with North American and European populations. *Virus Res*, 131(2): 199-212.
56. 小川哲治・仲川晃生・佐山 充・大島一里 (2008) ジャガイモ塊茎えぞ病の発生生態と防除. 植物防疫, 62(9):481-4.
57. Ogawa T, Nakagawa A, Hataya T, Ohshima K. (2012) The genetic structure of populations of *Potato virus Y* in Japan; based on the analysis of 20 full genomic sequences. *J. Phytopathol*, 160: 661–73.
58. 小川哲治・眞岡哲夫・大島一里 (2013) 本邦のジャガイモ Y ウィルス系統について. 植物防疫, 67(11): 623-30.
59. Ohshima K, Tanaka M, Sako N. (1996) The complete nucleotide sequence of turnip mosaic virus RNA Japanese strain. *Arch Virol*, 141(10): 1991-7.
60. Ohshima K, Yamaguchi Y, Hirota R, Hamamoto T, Tomimura K, Tan Z, Sano T, Azuhata F, Walsh JA, Fletcher J, Chen J, Gera A, Gibbs A. (2002) Molecular evolution of *Turnip mosaic virus*: evidence of host adaptation, genetic recombination and geographical spread. *J Gen Virol*, 83(6): 1511-21.
61. 大島一里 (2003) 植物ウィルスの進化が見えてきた. 化学と生物, 41(2): 125-28.
62. Ohshima K, Tomitaka Y, Wood JT, Minematsu Y, Kajiyama H, Tomimura K, Gibbs AJ. (2007) Patterns of recombination in turnip mosaic virus genomic sequences indicate hotspots of recombination. *J Gen Virol*, 88(1): 298-315.
63. 大島一里 (2009) ポテイウイルスの進化生態と宿主特異性. 植物—病原体相互作用の理解に基づく病害制御の新視点. 植物感染生理談話会論文集, 45: 64-74.
64. Ohshima K, Akaishi S, Kajiyama H, Koga R, Gibbs AJ. (2010) Evolutionary trajectory of turnip mosaic virus populations adapting to a new host. *J Gen Virol*, 91(3): 788-801.
65. 大島一里 (2012) 植物感染性ポテイウイルスの進化;集団遺伝構造の調査. ウィルス, 62: 151-60.
66. Ohshima K. (2013) Studies on the molecular evolution of potyviruses. *J. Gen Pl Pathol*, 79: 448-52.

67. 大島一里(2015a)植物ウイルスの拡散:農業史及び人類移動との時間的関連. ウィルス, 65(2):229-38.
68. 大島一里(2015b)カブモザイクウイルスの起源と拡散年代:種の壁を乗り越えて. 植物防疫, 69(12): 810-13.
69. Ohshima K, Korkmaz S, Mitoma S, Nomiya R, Honda Y. (2016a) First genome sequence of wild onion symptomless virus, a novel member of potyvirus in the turnip mosaic virus phylogenetic group. Genome Announc, 4(4): e00851-16.
70. Ohshima K, Matsumoto K, Yasaka R, Nishiyama M, Soejima K, Korkmaz S, Ho SY, Gibbs AJ, Takeshita M. (2016b) Temporal analysis of reassortment and molecular evolution of *Cucumber mosaic virus*: Extra clues from its segmented genome. Virology, 487: 188-97.
71. Ohshima K, Muraoka S, Yasaka R, Adachi S, Tokuda M. (2016c) First report of *Scallion mosaic virus* on wild Japanese garlic (*Allium macrostemon*) in Japan. J Gen Pl Pathol, 82(1): 61-4.
72. Ohshima K, Nomiya R, Mitoma S, Honda Y, Yasaka R, Tomimura K. (2016d) Evolutionary rates and genetic diversities of mixed potyviruses in Narcissus. Infect Genet Evol, 45: 213-23.
73. Ohshima K, Mitoma S, Gibbs AJ. (2018) The genetic diversity of narcissus viruses related to turnip mosaic virus blur arbitrary boundaries used to discriminate potyvirus species. PLoS One, 13(1): e0190511.
74. Ohshima K, Kawakubo S, Muraoka S, Gao F, Ishimaru K, Kayashima T, Fukuda S. (2021a) Genomic epidemiology and evolution of scallion mosaic potyvirus from asymptomatic wild Japanese garlic. Front Microbiol, 12: 789596.
75. Ohshima K, Ishibashi R, Kawakubo S. (2021b) Complete genome sequence of isolate Bari 1, a mild strain of cauliflower mosaic virus. Microbiol Resour Announc, 10(27): e0053421.
76. Posada D, Crandall KA. (2001) Evaluation of methods for detecting recombination from DNA sequences: Computer simulations, Proc Natl Acad Sci U S A, 98: 13757-62.
77. Probawati W, Kawakubo S, Ohshima K. (2022) *Narcissus* Plants: A melting pot of potyviruses. Viruses, 14(3): 582.
78. Roossinck MJ. (1997) Mechanisms of plant virus evolution. Annu Rev Phytopathol, 35, 191-209.
79. Roossinck MJ. (2012) Plant virus metagenomics: biodiversity and ecology. Annu Rev Genet, 46: 359-69.
80. Sako N. (1981) Virus disease of Chinese cabbage in Japan'. In: Talekar, NS, and Griggs TD. (eds) Chinese cabbage. Proc. First Internatio Symp, pp. 129-41. Shanhua, Taiwan: AVRDC.
81. Salminen MO, Carr JK, Burke DS, McCutchan FE. (1995) Identification of breakpoints in intergenotypic recombinants of HIV type 1 by Bootscanning. AIDS Res Hum Retroviruses, 11(11): 1423-5.
82. Schultz ES. (1921) A transmissible mosaic disease of Chinese cabbage, mustard, and turnip. J Agric Res, 22: 173-8.
83. Seo JK, Ohshima K, Lee HG, Son M, Choi HS, Lee SH, Sohn SH, Kim KH. (2009) Molecular variability and genetic structure of the population of *Soybean mosaic virus* based on the analysis of complete genome sequences. Virology, 393(1): 91-103.
84. Shevchenko O, Yasaka R, Tymchyshyn O, Shevchenko T, Ohshima K. (2018) First evidence of the occurrence of *Turnip mosaic virus* in Ukraine and molecular characterization of its isolate. J Phytopathol, 166(6): 429-437.

85. Shimizu K. (2008) Formation of cabbage production areas and fixation of the cabbage dietary habit in Japan from the late Meiji era to the early Showa era', *Geographic Rev Japan*, 81: 1-24
86. Shimizu K. (2017) Spread of Chinese cabbage in Japan during Taisho era: Focusing on growing demand and seed supply system, *Tsukuba Univ. PhD thesis.* pp 220.
87. Smith JM. (1992) Analyzing the mosaic structure of genes, *J Mol Evol*, 34: 126-9.
88. Smith KM. (1935) A new virus disease of the tomato, *Ann Appl Biol*, 22: 239-42.
89. Suchard MA, Lemey P, Baele G, Ayres DL, Drummond AJ, Rambaut A. (2018) Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evol*, 4(1): vey016.
90. Takimoto S. (1930) On the mosaic disease of Chinese cabbage and other crucifers', *Jap Hort Mag*, 42: 5-7.
91. Tan Z, Wada Y, Chen J, Ohshima K. (2004) Inter- and intralineage recombinants are common in natural populations of *Turnip mosaic virus*. *J Gen Virol*, 85(9): 2683-96.
92. Tan Z, Gibbs AJ, Tomitaka Y, Sánchez F, Ponz F, Ohshima K. (2005) Mutations in *Turnip mosaic virus* genomes that have adapted to *Raphanus sativus*. *J Gen Virol*, 86(2): 501-10.
93. Tomimura K, Gibbs AJ, Jenner CE, Walsh JA, Ohshima K. (2003) The phylogeny of *Turnip mosaic virus*; comparisons of 38 genomic sequences reveal a Eurasian origin and a recent 'emergence' in east Asia. *Mol Ecol*, 12(8): 2099-111.
94. Tomimura K, Spak J, Katis N, Jenner CE, Walsh JA, Gibbs AJ, Ohshima K. (2004) Comparisons of the genetic structure of populations of *Turnip mosaic virus* in West and East Eurasia. *Virology*, 330(2): 408-23.
95. Tomitaka Y, Ohshima K. (2006) A phylogeographical study of the *Turnip mosaic virus* population in East Asia reveals an 'emergent' lineage in Japan. *Mol Ecol*, 15(14): 4437-57.
96. Tomitaka Y, Yamashita T, Ohshima K. (2007) The genetic structure of populations of *Turnip mosaic virus* in Kyushu and central Honshu, Japan, *J Gen Pl Pathol*, 73: 197-208.
97. Tompkins CM. (1939) Two mosaic diseases of annual stock. *J Agric Res*, 58: 63-77.
98. Weiller GF. (1998) Phylogenetic profiles: a graphical method for detecting genetic recombinations in homologous sequences. *Mol Biol Evol*, 15: 326-35.
99. Worobey M, Holmes EC. (1999) Evolutionary aspects of recombination in RNA viruses, *J Gen Virol*, 80: 2535-43.
100. Yasaka R, Nguyen HD, Ho SY, Duchêne S, Korkmaz S, Katis N, Takahashi H, Gibbs AJ, Ohshima K. (2014) The temporal evolution and global spread of *Cauliflower mosaic virus*, a plant pararetrovirus. *PLoS One*, 9(1): e85641.
101. Yasaka R, Ohba K, Schwinghamer MW, Fletcher J, Ochoa-Corona FM, Thomas JE, Ho SYW, Gibbs AJ, Ohshima K. (2015) Phylodynamic evidence of the migration of turnip mosaic potyvirus from Europe to Australia and New Zealand. *J Gen Virol*, 96(3): 701-13.
102. Yasaka R, Fukagawa H, Ikematsu M, Soda H, Korkmaz S, Golnaraghi A, Katis N, Ho SYW, Gibbs AJ, Ohshima K. (2017) The timescale of emergence and spread of turnip mosaic potyvirus. *Sci Rep*, 7(1): 4240.
103. 吉井 甫 (1951) 西日本における十字科蔬菜のモザイク病 植物病害研究 京都 4: 17-22.
104. Yoshii H. (1963) On the strain distribution of Turnip mosaic virus', *Ann Phytopath Soc Japan*, 28: 221-7.

本会記事

1. 第14回植物ウイルス病研究会の報告

第14回植物ウイルス病研究会は、令和4年度日本植物病理学会大会終了翌日の令和4年3月30日に札幌市の北海道大学農学部にて対面開催を予定していた。しかし、新型コロナウイルスの流行状況を勘案して植物病理学会大会がオンライン開催になったため、本研究会もオンラインで開催することになった。今回は、テーマを「ウイルス病耐性植物の作出に向けた新たな知見」とし、特別講演を含め合計9名の講師の方々に最新の研究動向を紹介して頂いた。参加者は79名であった。

午前中、まず大木健広博士（農研機構北農研）から「寒地畑作物におけるウイルス抵抗性」という演題で、北海道の主要な畑作物であるジャガイモにおけるジャガイモYウイルスおよびコムギにおけるコムギ縞萎縮ウイルスによる病気とそれらのウイルスに対する抵抗性に関する研究が紹介された。次に直井崇博士（北海道大）から「トマト野生種におけるジャガイモやせいもウイロイドに対する耐性」という演題で、トマト近縁野生種2種で見つかったジャガイモやせいもウイロイドの中間および致死の2系統に対する強い耐病性について紹介された。そのあと吉川信幸博士（岩手大）による特別講演が行われた。「リンゴ小球形潜在ウイルス：構造、生物学的性状、およびウイルスベクターとしての利用」という演題で、ウイルスベクターとして有用性が高いリンゴ小球形潜在ウイルスに関する約20年間の研究を総括する講演であった。続いて佐野輝男博士（弘前大）による特別講演が行われた。「ウイロイド研究—最近の話題」という演題で、ウイロイドの分子構造と生物的機能、特に病原学的な側面を中心に、最近のウイロイド研究の進展が紹介された。

午後には、安藤杉尋博士（東北大）から「RNAサイレンシングのプライミング機構とそのウイルス抵抗性への関与」という演題で、RNAサイレンシング関連因子AGO2遺伝子発現のプライミングがウイルス抵抗性に関与する植物免疫のプライミングの一翼を担っていることが紹介された。次に橋本将典博士（東京大）から「植物ウイルスに対する新たな劣性抵抗性遺伝子の発見とその作用メカニズム」という演題で、劣性抵抗性品種が発見されていないポテックスウイルスに対して、シロイスナズナを用いて発見された新規の劣性抵抗性遺伝子EXA1およびnCBPとそれらの作用メカニズムが紹介された。続いて、新子泰規氏（キッコーマン株式会社）から「トマトの新たなウイルス抵抗性アレル」という演題で、トマトの遺伝子編集による新たな抵抗性アレルの開発、なかでも予想外に認められたeIF4E変異とキュウリモザイクウイルス抵抗性を中心とした研究が紹介された。次に、石橋和大博士（農研機構生物研）から「二本鎖RNA分解酵素による植物のウイルス抵抗性機構」という演題で、ダイズモザイクウイルスに対するダイズの抵抗性遺伝子Rsv4の機能解析で明らかとなった植物の新たなウイルス防御機構が紹介された。また、その機構から着想した二本鎖RNA分解酵素を利用した人工ウイルス増殖抑制タンパク質の設計について紹介された。最後に、早野由里子博士（農研機構生物研）から「イネの縞葉枯病抵抗性と生育安定性」という演題で、イネ縞葉枯ウイルスによる縞葉枯病に対する抵抗性を担うイネのStvb座遺伝子の一つ、Stvb-iについて紹介された。Stvb-iはATP結合ドメインを有する機能未知のタンパク質をコードしているが、そのタンパク質はウイルスの増殖を直接抑制するのではなく、イネ植物体の成長を支えることであると考えられることが紹介された。

(畠谷達児)

2. 植物ウイルス分類委員会からのお知らせ

植物ウイルス分類委員会の委員の変更についてお知らせします。令和5年度からの委員は次の通りです。

植物ウイルス分類委員会委員 (◎委員長)

◎ 鈴木信弘 岩波 徹 鍵和田 聰 キム オッキヨン 久保田健嗣 薦田優香 近藤秀樹 笹谷孝英
津田新哉 畑谷達児 藤 晋一 望月知史 山次康幸

3. 植物ウイルス病研究会からのお知らせ

植物ウイルス病研究会の委員の変更についてお知らせします。令和5年度からの委員は次の通りです。

植物ウイルス病研究会委員

代 表：鈴木信弘

会計幹事：近藤秀樹

地区委員 北日本： 磯貝雅道 畑谷達児 藤 晋一

関 東： 奥田 充 山次康幸 眞岡哲夫 富高保弘

西日本： 小林括平 近藤秀樹 鈴木信弘 関根健太郎
田原 緑 三瀬和之 竹下 稔

4. 植物ウイルス病研究会の開催記録

第1回 (平成3年4月5日. 東京農業大学)

1. ウィルス分類の現状と問題点

- 1) 植物ウイルス：都丸敬一
 - 2) 細菌・菌類ウイルス：山下修一
 - 3) 動物ウイルス：大谷 明
2. 植物ウイルス病研究における遺伝子構造解析とその意義
 - 1) 植物ウイルス遺伝子の構造と機能：上田一郎
 - 2) 弱毒ウイルスの特性と遺伝子構造：西口正通
 - 3) 植物ウイルス遺伝子形質転換植物の基礎と応用研究：奥野哲郎
 - 4) 遺伝子組み替え植物のウイルス病抵抗性：難波成任

第2回 (平成5年4月6日. 大阪府立大)

1. 東南アジアと日本の植物ウイルス病

- 1) 東南アジアに発生するマメ類ウイルス病：亀谷満朗
- 2) 東南アジアに発生するイネウイルス病とその防除：日比野啓行
- 3) 東南アジアに発生する野菜類ウイルス病：藤沢一郎

2. 特別講演

- 1) 動物ウイルスについて考える：畠中正一
3. 植物ウイルスの遺伝子解析の現状と問題点
 - 1) Cucumovirus の遺伝子解析と分類：高浪洋一
 - 2) ブロムモザイクウイルスの遺伝子解析：古沢 巍
 - 3) Cryptovirus の遺伝子解析：夏秋知英

第3回 (平成8年4月5日. 九州大学国際ホール)

1. 西南団地で問題にされている植物ウイルス病研究の現状と問題点

- 1) サトウキビのウイルス病：花田 薫
 - 2) サツマイモのウイルス病：酒井淳一
 - 3) カンキツのウイルス病：岩波 徹
2. 特別講演 潜伏感染：森 良一
 3. 植物ウイルス由来のタンパク質に関する研究の現状と今後の展望
 - 1) 外被タンパク質の機能：桑田 茂、高浪洋一
 - 2) 移行に関与するタンパク質の機能：渡辺雄一郎

3) ポリメラーゼタンパク質：鳥山重光

第4回（平成10年5月23日、北海道農業試験場）

1. 北海道の植物ウイルス病

- 1) テンサイそう根病：齋藤美奈子
- 2) ジャガイモウイルス病の検定：佐藤仁敏
- 3) 北海道における主要作物のウイルス病とその防除：萩田孝志

2. 特別講演

- 1) 新興感染症としてのウイルス性ダニ脳炎の疫学：高島郁夫

3. ワークショップ

- 1) 植物ウイルス病の病原をどう呼ぶか—和名、英名、略号などの使い方：大木 理
4. 植物ウイルス抵抗性の分子生物学
- 1) アラビドブシスにおけるCMV抵抗性：高橋英樹
- 2) ササゲーCMVシステムにおける遺伝子対遺伝子説：柄澤 明
- 3) トマトのToMV抵抗性遺伝子の解析：本吉總男・大森 拓

第5回（平成12年4月5日、倉敷市立美術館）

1. ウィルスの変異と進化

- 1) 植物レオウイルスの昆虫媒介に関するタンパク質とその機能：大村敏博
- 2) カピロウイルスゲノムの構造と分子変異：吉川信幸

2. 特別講演

- 1) An evolutionary view of plant virus identification: Adrian Gibbs

3. 最近話題のウィルス・ウイロイド病

- 1) 果樹のウイロイド病：伊藤 伝
- 2) 日本に発生する begomovirus (*Geminiviridae*) の種とその分子的特徴：大貫正俊
- 3) メロン黄化えそウイルスを中心としたトスボウイルスの日本での発生：加藤公彦

4. ウィルス・宿主相互作用

- 1) ブロモウイルスの宿主適応：三瀬和之
- 2) 植物ウイルスの増殖をサポートする宿主因子の検索：石川雅之・山中拓哉・吉井基泰・内藤 哲

5. 特別記事

- 1) 植物ウイルス分類の最近の動き：大木 理

第6回（平成14年4月6日、大阪府立大学）

1. 最近話題の植物ウイルス病

- 1) 近年問題になっているトスボウイルス病害：奥田 充
- 2) レタスピックベイン病に関わるウイルス：笹谷孝英
- 3) チューリップ微斑モザイク病と条斑病（仮称）：守川俊幸

2. バイオテクノロジー

- 1) 基礎・応用研究への利用を目指したハイポウイルスの遺伝子改良

3. 特別講演

- 1) 微生物の宿主・臓器特異性：サルモネラの一血清型 (*Salmonella Enteritidis*) とニワトリの関係：馬場栄一郎・笹井一美・谷 浩行・深田恒夫

- 2) Cis- and trans-acting regulatory elements required for Potato virus X replication : Kim, K.-H.

4. 植物ウイルス抵抗性の分子機構

- 1) *Cucumis sativus* のウイルス抵抗性：小堀 崇
- 2) キュウリモザイクウイルス-シロイヌナズナ系におけるウイルス抵抗性反応：高橋英樹
- 3) TMV感染タバコにおける過敏感反応：大橋祐子

第7回（九州大学国際ホール、平成16年3月31日）

1. ウィルス・ウイロイドの遺伝的多様性と宿主適応

- 1) ウイロイドの病原性と宿主適応：佐野輝男

- 2) 国内のカンキツが保毒するウイロイドと温州萎縮ウイルスグループの多様性：伊藤隆男
 - 3) ヤマノイモに発生する potyvirus の多様性と起源：藤 晋一
2. 特別講演
- 1) Analysis of Cucurbit-Infecting Tobamoviruses and Plant Virus Sequencing in Korea : Ryu, K. H.
 - 2) タンパク質構造の柔軟性、動きと機能発現機構：渡邊啓一
3. 植物ウイルス分類の動向
- 1) 植物ウイルス分類についての最近の動き：大木 理
4. 植物とウイルスの相互作用
- 1) ウィルス由来配列を利用した多重遺伝子発現系に関する研究：松尾直子・橋本千種・市橋 茜・平塚和之
 - 2) RNA サイレンシングがウイルス間相互作用に及ぼす影響：園田昌司
5. 九州・沖縄のウイルス病
- 1) 南九州におけるパッショングルーツのウイルス病について：岩井 久・尾松直志
 - 2) 弱毒ウイルスを利用したサツマイモ帶状粗皮病の防除：山崎修一・酒井淳一・花田 薫
 - 3) トマト黄化葉巻ウイルス病 トマト黄化葉巻ウイルス病の現在及び新系統発生の可能性：上田重文
 - 4) 媒介虫の生態特性に基づいたトマト黄化葉巻病の防除技術：小川恭弘・内川敬介・嶽本弘之・石井 貴明・行徳 裕・古家 忠・江口武志

第8回（北海道大学学術交流会館 平成18年6月6日）

1. 北海道のウイルス病
- 1) マクロアレイによる全ジャガイモウイルスの同時検出法：眞岡哲夫
 - 2) ユリのウイルス病：佐々木 純
2. 植物耐病性強化に向けた研究
- A. 抵抗性遺伝子の利用
- 1) カブシクム属植物のウイルス抵抗性機構の解析：鈴木一実・村井 淳・富田麗子・浜田博幸・三浦 由雄
- B. 弱毒ウイルス
- 1) 異なる蛍光色素でタグしたウイルス利用による混合感染と干渉作用の解析：高橋 翼・吉川信幸・夏秋知英
 - 2) ZYMV 弱毒株製剤を利用したキュウリモザイク病の防除：小坂能尚・梁 宝成・安原壽雄
 - 3) 果樹類紋羽病菌の病原力を低下させるマイコウイルス：兼松聰子・吉田幸二・松本直幸
3. 特別講演
- 1) Development of multivirus resistant plants by using catalytic antibody: Lee Sukchan
4. 転写後型ジーンサイレンシング機構からウイルス病防除へのアプローチ
- 1) Cucumovirus のサプレッサー遺伝子と病徵発現：後藤一法・小堀 崇・増田 稔
 - 2) ベゴモウイルスのサプレッサーと病徵発現：今 辰哉・池上正人
 - 3) RNA サイレンシングによるテンサイそう根病の抵抗性：I. B. Andika・玉掛秀人・近藤秀樹・玉田哲男
 - 4) Tobamovirus に起因するトマトとピーマンモザイク病の防除：津田新哉

第9回（倉敷市 平成20年4月29日）

- 植物ウイルスとマイコウイルスの接点
- 1) 植物における RNA サイレンシングの移行と拡大：西口 正通・A. K. M. Nazmul Haque
 - 2) Fungal RNA silencing pathways and mycovirus-mediated alterations of fungal-plant pathogenic interactions : Donald L. Nuss
 - 3) Mycovirus vs. fungal individualism : Naoyuki Matsumoto
 - 4) 分節型ラブド様ウイルス、ランえぞ斑紋ウイルスの分子生物学的および分子系統学的解析：近藤秀樹・前田孚憲・玉田哲男
 - 5) イネと昆虫を宿主とするイネ萎縮ウイルス：清水 巧・大村敏博
 - 6) Viruses, symbiosis and mutualism : Malrilyn J. Roossinck, Ping Xu, Luis Marquez, and James Susaimuthu.
 - 7) プロモウイルス感染シロイヌナズナにおける全身えぞ病徵発現機構：三瀬和之・岩橋福松・猿渡洋

介・林 瑞恵・樽林大樹・乾 裕江・藤崎恒喜・海道真典・奥野哲郎

- 8) Identification and characterization of fungal host factors interacting with RNA dependent RNA polymerase of *Fusarium graminearum* virus (FgV)-DK21 : Sun-Jung Kwon, Kyung-Mi Lee, Jisuk Yu and Kook-Hyung Kim.

第10回（京都テルサ 平成22年4月21日）

1. ウィルス感染により誘起される病徴の発現機構

- 1) トバモウイルスの感染によるタバコのモザイクパターン形成機構：平井克之・久保田健嗣・望月知史・津田新哉・飯 哲夫
- 2) トマトモザイクウイルス L₁₁Y 系統感染タバコ植物におけるクロロシス誘導：大西 純・平井克之・神田絢美・宇杉富雄・飯 哲夫・津田新哉

特別講演

β C1, the pathogenicity factor of TYLCCNV, interacts with AS1 to alter leaf development and suppress selective jasmonic acid responses. Yang, J.-Y., Iwasaki, M., Machida, C., Machida, Y., Zhou, X. and Chua, N.-H.

- 3) メロンえぞ斑点ウイルスの複製酵素 p29 が誘起する「えぞ」の発病機構：望月知史・平井克之・神田絢美・大西 純・大木健広・津田新哉
- 4) CC-NBS-LRR 型抵抗性タンパク質によるトバモウイルス外被タンパク質認識と局部病斑形成：小林 括平・富田麗子・関根健太郎・坂本 勝

2. 海外侵入・新興・再興ウィルス・ウイロイド病

- 1) 本邦における plum pox virus の発生：前島健作・難波成任
- 2) トマト退緑萎縮ウイロイドの発生とその特性：松下陽介・松浦昌平・宇杉富雄・小塚玲子・津田新哉
- 3) ウリ類退緑黄化ウイルスの同定と遺伝的特徴について：奥田 充
- 4) ジャガイモモップトップウイルス—25年ぶりの再発生と防除戦略の基本的な考え方ー：眞岡哲夫

第11回（岐阜大学 平成25年3月30日）

1. 植物ウイルスの病徴の誘導

- 1) 2種ウイルスのシナジズムと局部干渉：竹下 稔・小泉恵美子・野口眞季子・古屋成人・土屋健一
- 2) ポテックスウイルスによる全身壞死病徴の発現機構：小松 健・橋本将典・山次康幸・難波成任
- 3) CMV によるモザイク病徴の発現メカニズム：望月知史
- 4) CMV-Y サテライト RNA による黄化誘導メカニズム：志村華子・増田 悅

特別講演1

Alternanthera mosaic virus TGB3 protein interactions with *Nicotiana benthamiana* PsbO enable chloroplast localization and veinal necrosis associated with TGB3-over-expression. Lim Hyoun-Sub and John Hammond.

特別講演2

ICTV 第9次報告書での植物ウイルスの分類：大木 理

2. 植物ウイルス病に対する新技術

- 1) 数理モデルを利用した植物ウイルス生態の理解：宮下脩平
- 2) 人工DNA結合タンパク質を用いたウイルス耐病性植物の創出：世良貴史
- 3) レクチン抵抗性：新規な植物ウイルス耐性システム：山次康幸・前島健作・尾関丈二・小松 健・難波成任
- 4) 潜在性ウイルスを利用した難防除ウイルス病制御のためのワクチンウイルス開発：吉川信幸・滝 文希・加藤貴央・田村顕裕・山岸紀子・Li Chunjiang・夏秋知英
- 5) ウイルスタンパク質の機能解析に基づくイネへの強度抵抗性付与：大村敏博・清水 巧・一木珠樹・笹谷孝英・Wei Taiyun

第12回（岡山大学 平成28年3月24日）

Interface between plant and fubgal viruses II ～植物ウイルスとマイコウイルスの接点 II～

- 1) Virus intracellular movement: Utilizing the host intracellular trafficking network. Richard S. Nelson, Amr Ibrahim, James E. Schoelz.
- 2) Molecular mechanisms of intra- and intercellular movement of a dianthovirus. Masanori Kaido

- 3) The P1 protease modulates potyviral replication and host defense responses. Fabio Pasin, Hongying Shan, Carlos D. Ordoñez, Mingmin Zhao, Sandra Martínez-Turiño, Bernardo Rodamilans, Carmen Simón-Mateo and Juan Antonio García.
- 4) Spatial and temporal evolution of potyviruses . Kazusato Ohshima
- 5) Yeast as a genetic platform to explore plant virus–host interactions: from ‘omics’ to functional studies. Peter D. Nagy.
- 6) Molecular mechanisms of RNA silencing suppression by flexiviruses. Yukari Okano.
- 7) Mycoviruses in fungal crop pathogen *Sclerotinia sclerotiorum*. Daohong Jiang.
- 8) Mycoviruses of the rice blast fungus, *Magnaporthe oryza*. Hiromitsu Moriyama.
- 9) How to engineer useful mild strains for cross protection, using potyvirus as an example. Shyi-Dong Yeh and Tzu-Tung Lin.
- 10) Highly activated RNA silencing via strong induction of dicer by one virus can interfere with the replication of an unrelated virus. Sotaro Chiba and Nobuhiro Suzuki.

第 13 回 (神戸大学 平成 30 年 3 月 28 日)

- 1) ラズベリー黄化ウイルスの花粉伝染：磯貝雅道
- 2) ブドウとカキから新たに検出されたウイルス・ウイロイド：伊藤隆男
- 3) ウメ輪紋ウイルスの宿主範囲と伝染リスク：鍵和田聰・延原 愛・川合 昭・西尾 健
- 4) イネ縞葉枯ウイルスの多発要因の解明と新たな防除対策への取り組み：奥田 充・柴 卓也・平江雅宏
- 5) 青しその生産地におけるシソモザイクウイルスと媒介虫シソサビダニの発生生態：久保田健嗣・多々良明夫
- 6) ダイズ栽培化で選抜されたかもしれないクローバ葉脈黄化ウイルス抵抗性について：中原健二・山田哲也
- 7) トランスジェニックモデル植物を用いた植物ウイルス病発症機構の解析：寺田 忍・Bhor Sachin Ashok・望月知史・館田知佳・関根健太郎・田谷萌香・Islam Shaikhu・中村瑞生・三好沙季・八丈野孝・小林括平
- 8) 植物 RNA ウィルスの複製機構：兵頭 究
- 9) テンサイ黄化病とニンジン黄化病に関するウイルスの生物学的・遺伝的特性：吉田直人・玉田哲男
- 10) ポストゲノム時代の病原ウイルス探索の現状と課題：関根健太郎

第 14 回 (北海道大学：オンライン開催 令和 4 年 3 月 30 日)

「ウイルス病耐性植物の作出に向けた新たな知見」

- 1) 寒地畑作物におけるウイルス抵抗性：大木健広
- 2) トマト野生種におけるジャガイモやせいもウイロイドに対する耐性：直井 崇・畠谷達児
- 3) 特別講演 リンゴ小球形潜在ウイルス：構造、生物学的性状、およびウイルスベクターとしての利用：吉川信幸
- 4) 特別講演 ウイロイド研究—最近の話題：佐野輝男：
- 5) RNA サイレンシングのプライミング機構とそのウイルス抵抗性への関与：安藤杉尋
- 6) 植物ウイルスに対する新たな劣性抵抗性遺伝子の発見とその作用メカニズム：橋本将典
- 7) ゲノム編集トマトの変異とウイルス抵抗性：新子泰規
- 8) 二本鎖 RNA 分解酵素による植物のウイルス抵抗性機構：石橋和大
- 9) イネの縞葉枯病抵抗性と生育安定性：早野由里子

植物ウイルス病研究会レポート（第15号）

発行 2024年3月16日

発行者 一般社団法人 日本植物病理学会

会長 平塚 和之

〒114-0015 東京都北区中里2丁目28番10号

日本植物防疫協会内 電話 03(5980)0281

編集者 日本植物病理学会植物ウイルス病研究会

代表 鈴木 信弘

編集幹事 藤晋一

無断複製・転載を禁ず

ISSN 0919-2956 No.15

Printed in Japan

PSJ Plant Virus Disease Workshop Report No. 15

Future plant virus research in responded to globalization

CONTENTS

Papers in the 15th PSJ Plant Virus Disease Workshop

Plant Quarantine viruses and viroids should be wary of invading into Japan and the detection methods for them

Yanagisawa, H.----- 1

Plant Quarantine viruses and viroids should be wary of invading into Japan and the detection methods for them

Matsushita, Y.----- 12

Seed-transmission and other biological properties of tomato brown rugose fruit virus, and attempts to develop its control techniques

Kubota, K.----- 21

Molecular characterization and pathogenicity to tomato mottle mosaic virus

Kon, T., Fuji, S.----- 35

Breeding for geminivirus resistance in *Solanaceae* and *Cucurbitaceae* crops

Koeda, S.----- 44

Adoption of the binomial to virus species names by the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) and its backgrounds: virus species names, virus names, and others

Suzuki, N.----- 53

Rules for describing virus disease name and virus Japanese name in Common Names of Plant Diseases in Japan

Mochizuki, T.----- 62

Current status of metagenomics in plant virus disease research

Sekine, K., Uehara-Ichiki, T., Fujisaki, K., Mochizuki, T.,
Yanagisawa, H., Minato, N. ----- 68

Time and Space of Virus Dispersion

Ohshima, K. ----- 71

Appendix ----- 91

PSJ Plant Virus Disease Workshop Report is biannually published by the Phytopathological Society of Japan

BUSSINESS CORRESPONDENCE should be made to:

The Phytopathological Society of Japan

C/o Japan Plant Protection Association., 2-28-10 Nakazato, Kita-ku, Tokyo 114-0015, Japan

Managing Editors (2024)

N. Suzuki (Okayama University)

S. Fuji (Akita Prefectural University)