

特集：植物ウイルス病最近の話題

トマト黄化葉巻病の流行と予防

—国内初発生から10年間の経緯を踏まえて—

九州沖縄農業研究センター ^{うえ} ^だ ^{しげ} ^{のり}
上 田 重 文

はじめに

トマト黄化葉巻病は、タバコナジラミが媒介するトマト黄化葉巻ウイルス (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV) などがトマトに感染することで発生するウイルス病であり、新葉を巻葉・小葉化、また葉脈間や葉縁部が黄化し株全体を萎縮させる結果、果実の収穫量を激減させてしまう病気である。日本では、1996年に初めて本病の発生が確認された (Kato et al., 1998)。初発生から十余年が経過し、2008年春までに32都府県で発生が報告されている (表-1)。

関東地方など新発生地域のみならず、初発生地域の九州・東海地域であっても現在でもなお発生予防・防除対策に莫大な労力を費やしている。トマト黄化葉巻病およびタバコナジラミに関連する国内の研究情勢に関しては、他の総説 (本多, 2005; 古家, 2006; 上田, 2007) などを参照していただきたい。本稿では、新たな侵入と発生の予防に主眼を置き、人為的要因に起因した本病関連の知見やTYLCVの重複感染による病原性変異の危険性を中心に紹介する。

I トマト黄化葉巻ウイルスの定義

トマト黄化葉巻病 (TYLCD) は、世界の多くの亜熱帯・温帯地域で発生している。病原ウイルスであるトマト黄化葉巻ウイルス (TYLCV) は、分類基準の変更を重ねた結果、現在のウイルス分類学上では、少なくとも6種15系統に区分される。しばしば、TYLCVはTYLCV様ウイルスの総称の意味を指し、例えば、イタリアの土着種 *Tomato yellow leaf curl Sardinia virus* (TYLCSV) は、現在の分類基準ではTYLCVの別種となりTYLCV様ウイルスの中の一つという分類学的位置づけになる。したがって、TYLCDはTYLCV様ウイルスなどが感染することによってトマトに発生させる病気の総称である。

最新のジェミニウイルス種・系統に関する分類・表記

The Epidemics of Tomato Yellow Leaf Curl Disease in Japan and Its Preventive Managements. By Shigenori UEDA

(キーワード：トマト黄化葉巻病, TYLCV)

法 (FAUQUET et al., 2008) によれば、種としてのTYLCVは、日本で発生が確認されているイスラエル系統・マイルド系統のほかに、TYLCV-Iran, TYLCV-Gezira, TYLCV-Omanの5系統を含む (表-2, 図-1)。その他、少なくとも50種以上のトマト感染性のベゴモウイルス種が世界各地に存在し、TYLCVに酷似した病害を発生させている。

II TYLCVの遠距離のベクター (運び屋) は人間

日本では、現在TYLCV-イスラエル系統とマイルド系統の2系統が確認されている。初発生から数年間は、長崎株 (イスラエル系統) は九州地方のみで発生し、愛知株と静岡株 (いずれもマイルド系統) は東海地方のみで発生が確認されており (表-1)、これら二つの系統はほぼ同時期に無関係に発生したと考えられたことから、TYLCVの日本への侵入ルートは複数存在したことが示唆された。また、2004年には高知県で土佐株 (イスラエル株、ただしイスラエルとマイルド系統のあいの子の遺伝子型をもつ) の初発生を確認した。筆者らは、遺伝子型解析から土佐株が長崎株が変異したものではなく、海外からの新たな再侵入により発生した分離株であることを推察した。その後、土佐株に近縁の分離株は、四国以外にも関東、関西、沖縄等各地で確認されている (上野ら, 2007; 上田ら, 2008)。

表-1 日本のトマト黄化葉巻病発生の系譜

1996年	静岡県, 愛知県, 長崎県で初発生確認 TYLCV-Mild (マイルド系統) 愛知株, 静岡株 TYLCV-Israel (イスラエル系統) 長崎株
1999年	隣接する三重県, 佐賀県, 福岡県, 熊本県で発生 東海, 九州地域で発生地域拡大
2000年	群馬県で一時的に発生
2003年	九州全域に発生地域拡大
2004年	高知県で発生 TYLCV-Israel (イスラエル系統) 土佐株 近畿, 中国地方で発生
2005年	関東地方各都県で発生
2006~07年	沖縄県で発生
	現在までに32都府県で発生が確認されている

表-2 TYLCV 様ウイルス (TYLCV-like viruses) に含まれる種と TYLCV 内系統

<i>Tomato yellow leaf curl virus</i> (TYLCV)	
TYLCV-Israel (TYLCV-IL)	イスラエル系統
TYLCV-Mild (TYLCV-Mld)	マイルド系統
TYLCV-Iran (TYLCV-IR)	
TYLCV-Oman (TYLCV-OM)	
TYLCV-Gezira (TYLCV-Gez)	
<i>Tomato yellow leaf curl Sardinia virus</i> (TYLCSV)	
<i>Tomato yellow leaf curl Malaga virus</i> (TYLCMaIV)	
<i>Tomato yellow leaf curl Axarquía virus</i> (TYLCAxV)	
<i>Tomato yellow leaf curl Mali virus</i> (TYLCMLV)	
<i>Tomato leaf curl Sudan virus</i> (TLCSDV)	

FAUQUET et al. (2008), ABHARY et al. (2007) を参考.

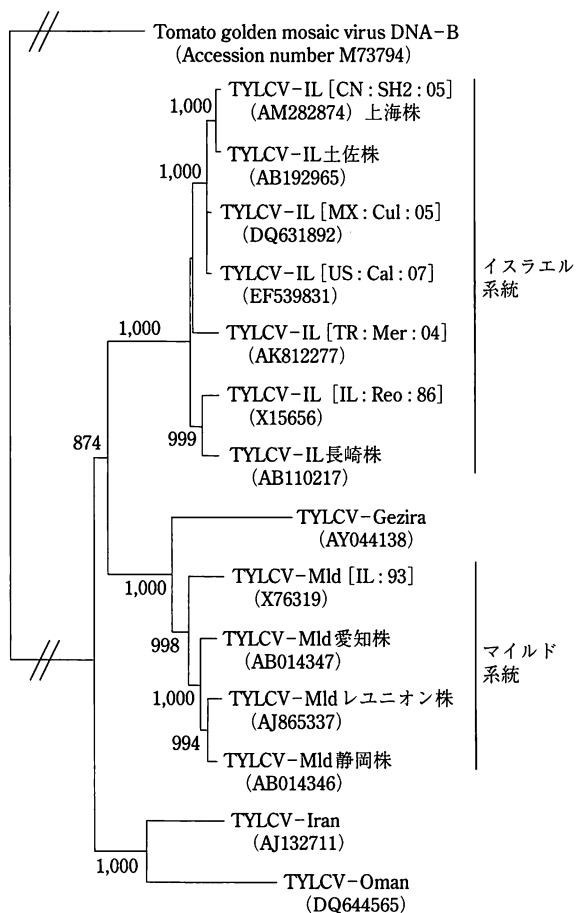


図-1 TYLCV 種内分離株の分子系統関係
全 DNA-A ゲノム塩基配列を用いた系統樹 (NJ 法).
値はブートストラップ値.

2006 年には中国で初めて TYLCV の発生が確認され (Wu et al., 2006), 報告された上海株は土佐株に極めて近い遺伝子型を有していた。また, 2007 年には同様な

特徴をもつ分離株が, カリフォルニア, メキシコ等西北アメリカ地域 (WNA) から報告された (図-1)。DUFFY and HOLMES (2007) は, 遺伝子型の解析から, 北アメリカで新規発生した分離株が, 1994 年以降に発生した北アメリカ大陸東部およびカリブ地域 (ENAC) 分離株に比べて, 土佐株, 上海株により近縁であることを明らかにし, WNA 分離株はアジアから侵入した可能性があると考えた。しかし, 筆者らは, 以下のように推測している。土佐株, 上海株等の遺伝子型分離株は, 別の地域 (地中海沿岸) で誕生し, その地で生物学的な優占化に成功した後, 何らかの植物に感染してアジア, 北アメリカ大陸西部地域への侵入・発生に成功したのではないかと考えている。いずれにせよ, 太平洋を間にした東西で, 同じ遺伝子型の TYLCV 分離株の発生が確認されたわけであり, TYLCV は人間が利用している遠距離輸送手段を通じて運ばれたものと考えられる。

人為的要因が病害虫の他地域への侵入に関して, 深い関与が考えられる過去の事例として, ほかにも複数の記録がある。TYLCV-Mild 静岡株は, インド洋に浮かぶフランス領レユニオン島より報告された TYLCV 分離株と全塩基配列の比較で 99% の相同性を有していたことから, 両株の起源地は同一ではないかと考えられている (図-1)。また, タバココナジラミバイオタイプ B が日本に侵入した 1990 年前後にも, ほぼ同時期に世界中にバイオタイプ B が分布拡大した。さらにバイオタイプ Q が, 2004 年ごろより日本, アメリカ, 韓国, 中国等世界各国でほぼ同時期に発生が確認されている。

このように, 人間の往来や貿易ルート上の物流に乗じて病原体 (TYLCV) とその媒介昆虫 (タバココナジラミ) は確実に世界を移動していると考えられる。国内流通においても同様で, 最近の事例では 2006 ~ 07 年作で初発生が確認された沖縄県への TYLCV の侵入は, 罹病苗による本州方面からの侵入であることが遺伝子型解析などから推測されている (上田ら, 2008)。

III 重複感染・雑草への感染が新たなウイルスの生産工場に成り得る

TYLCV ゲノム内の 1 年間当たり 1 塩基部位当たりの平均置換率は, 2.88×10^{-4} と試算されている。この TYLCV の高い置換率は, 哺乳類感染性の ssDNA ウイルスや RNA ウイルスの置換率に匹敵する (DUFFY and HOLMES, 2008)。

地中海イベリア半島に位置するスペインは, TYLCD が 1990 年代前半より発生したため, その防除対策および関連する研究知見に関しても, 世界の中でも先進地域

の一つといえる。また最近では、バイオタイプQの発生起源地としても有名である。当地では、TYLCSV シシリ-系統分離株が1992年、TYLCV マイルド系統分離株が97年にそれぞれ侵入し確認された。また、当時TYLCDの防除対策の一つとして、抵抗性品種の普及がはじまっていた。しかし、その一方でTYLCVとTYLCSVの両ウイルス種の重複感染がしばしば確認されていた。さらに、薬剤防除により、バイオタイプQの優占化が始まっていた (NAUEN et al., 2002)。こうした環境条件の下、両ウイルス種の中間の性質をもつ遺伝的組換え (リコンビナント) 株の自然発生が確認された。その特徴の一つとして、TYLCVはインゲンマメに、TYLCSVはナス科雑草 (*Solanum nigrum*, *S. luteum*) にのみ感染できるのに対し、リコンビナント株は両植物種に感染できる能力を有していた。本リコンビナント株のトマト感染時の病徴は、親株に当たるTYLCVおよびTYLCSVによる病徴より明らかに激しい病徴を呈した (MONCI et al., 2002; GARCIA-ANDES et al., 2007; MORIONES et al., 2007)。現在、このリコンビナント株は、新種の *Tomato yellow leaf curl Malaga virus* として記載されている (FAUQUET et al., 2008)。

また、*Tomato yellow leaf curl Axarquia virus* (TYLCAxV) は、TYLCV イスラエル系統とTYLCSV-ES (スペイン) 系統両分離株が雑草 *S. nigrum* に重複感染して発生した、新規のリコンビナント株と考えられている (GARCIA-ANDES et al., 2006; MORIONES et al., 2007)。このTYLCAxVは、*S. nigrum*、インゲンマメおよびトマトに感染し、トマトでの病徴は激しくなり、両親ウイルス以上の強い病原性を獲得している (GARCIA-ANDES et al., 2006)。

筆者らは、土佐株遺伝子型分離株がイスラエル系統とマイルド系統のリコンビナントであることを報告している (UEDA et al., 2005)。本遺伝子型分離株の太平洋東地域でのほぼ同時期の新侵入発生、国内における分布地域拡大の一要因として、この土佐株が、長崎株 (イスラエル系) やマイルド系統に比べ何らかの生物学的優位性を有しているのではないかと推測している。

また、キャッサバやトマトなどで複数の異種ベゴモウイルスの混合感染に起因して、病徴の激化や、リコンビナントウイルスが誕生することが報告されている (FONDONG et al., 2000; CHAKRABORTY et al., 2008)。加えて、日本を含め旧大陸起源の単一ゲノム型ベゴモウイルスの多くは、DNA- β 分子を随伴していることが一般的である。DNA- β 分子の機能として、例えば中国の土着ベゴモウイルス種 *Tomato yellow leaf curl China virus* のサテ

ライト分子DNA- β がコードしているC1遺伝子は、病原性に関与することが報告されている。しかし、これまで、TYLCVとして報告されてきた分離株では、そのすべてにおいてDNA- β の随伴が確認されなかった。ところが、2004~05年に中東オマーンでTYLCD発病トマトから分離されたTYLCV-Oman株は、DNA- β を随伴しており、遺伝的再集合 (リアソータント) 株である可能性が示唆された。このDNA- β は、パキスタンのトマト巻葉病発病株から同定されたサテライト分子に近縁であったことから、中東とアジア地域間でもトマトに感染するベゴモウイルスの遺伝的な混交が起きていることが示唆されている (KHAN et al., 2008)。

IV 新規侵入と新規発生リスクの低減

前章までに述べたように、TYLCDの国内外での新規発生の背景は、明らかにタバココナジラミの媒介と分布拡大の影響のほかに、人為的要因が関与していると考えられる。また、新発生には、“流行”が存在し、そうしたウイルス新系統 (あるいは新分離株) の発生を誘発させているのも人間の関与があると思われる。例えば、これらのウイルスが増殖能や宿主に対する適応能力など何らかの生物的優位性の獲得にひとたび成功すると、新系統は瞬く間に全世界に分布を拡大する傾向にある。新規侵入・発生を予防するためには、海外から国内、国内地域間の苗、園芸品、生花、生鮮野菜等の植物類の流通に携わる関係者 (機関) が、その危険性を改めて認識し、細心の注意を払う必要があると考える。

国内では、スイカズラやヒヨドリバナを自然感染宿主にしている土着ベゴモウイルス種は、関東以西の地域でトマト黄化萎縮病を散発的に発生させている。一方、八重山諸島では、カッコウアザミ葉脈黄化ウイルスによるトマト巻葉病が発生している (大貫正俊氏の章 (本誌6ページ) を参照のこと)。また、日本でもトマトのTYLCD耐病性品種の導入が一部の地域で始まっている。しかし、これらの品種に内在する抵抗性遺伝子は、特定のTYLCV系統にのみ効果が期待できるため、その使用には、各地域で発生しているウイルス種や系統などの知見に基づいた利用が前提になっている。スペインでの発生事例からも類推できるが、TYLCV系統・遺伝子型間あるいはウイルス間の重複感染リスクを高めてしまうことが、新たな病原性をもつウイルス系統の誕生を促進することにもなり得る。したがって、慣行防除の徹底、施設からの保毒虫の飛散防止、施設内および周囲に生息する雑草の定期的な除草作業は、地域内での病原ウイルス密度の低減、重複感染、新規ウイルス出現のリスクを

抑制するためにも極めて重要な手段であり、その徹底が求められる。

おわりに

TYLCD 以外にも、ウリ科、ナス科、アブラナ科、アオイ科等の栽培作物に甚大な農業被害を発生させているベゴモウイルスやタバコナジラ媒介性のウイルス病が世界各地で報告されている。

農産物を海外からの輸入に依存している日本の現状では、TYLCV 様ウイルスなどの植物感染性ウイルスも、高病原性鳥インフルエンザウイルスなどの人獣感染症と同様に、海外での“流行種”の侵入リスクを予察し、警戒する必要がある。同時に、国内でも自然条件下で新規のエマージングウイルスを誕生・発生させないための基礎応用両面での技術開発および関連する知見の集積や体制化の整備などが急がれている。

引用文献

- 1) ABHARY, M. et al. (2007) : Tomato yellow leaf curl disease,

- CZOSNEK, H. (ed.), Springer, Dordrecht, p. 85 ~ 118.
 2) CHAKRABORTY, S. et al. (2008) : J. Gen. Virol. **89** : 818 ~ 828.
 3) DUFFY, S. and E. C. HOLMES (2007) : Appl. Environ. Microbiol. **73** : 7114 ~ 7117.
 4) ——— (2008) : J. Virol. **82** : 957 ~ 965.
 5) FAUQUET, C. M. et al. (2008) : Arch. Virol. **153** : 783 ~ 821.
 6) FONDONG, V. N. et al. (2000) : J. Gen. Virol. **81** : 287 ~ 297.
 7) 古家 忠 (2006) : 植物防疫 **60** : 544 ~ 546.
 8) GARSIA-ANDRES, S. et al. (2006) : Virology **350** : 433 ~ 442.
 9) ——— et al. (2007) : ibid. **359** : 302 ~ 312.
 10) 本多健一郎 (2005) : 植物防疫 **59** : 299 ~ 304.
 11) KATO, K. et al. (1998) : Ann. Phytopath. Soc. Jpn. **64** : 552 ~ 559.
 12) KHAN, A. J. et al. (2008) : Virus Genes **36** : 169 ~ 176.
 13) MONCI, F. et al. (2002) : Virology **303** : 317 ~ 326.
 14) MORIONES, E. et al. (2007) : Tomato yellow leaf curl disease, CZOSNEK, H. (ed.), Springer, Dordrecht, p. 119 ~ 138.
 15) NAUEN, R. N. et al. (2002) : Pest Manag. Sci. **58** : 868 ~ 875.
 16) 上田重文 (2007) : 植物防疫 **61** : 309 ~ 314.
 17) ———ら (2008) : 日植病報 **74** : 32 (講要).
 18) UEDA, S. et al. (2005) : J. Gen. Plant. Pathol. **71** : 319 ~ 325.
 19) 上野敬紀ら (2007) : 日植病報 **73** : 221 (講要).
 20) Wu, J. B. et al. (2006) : Plant Dis. **90** : 1359.

(新しく登録された農薬 9 ページからの続き)

「殺菌剤」

- ヒドロキシソキサゾール複合肥料
22170 : サンプレイク液剤 (宇都宮化成工業) 08/06/10
ヒドロキシソキサゾール : 22.84%
芝 (ベントグラス) : 赤焼病 : 発病初期
- アゾキシストロピン・フェノキサニル粉剤
22177 : アミスターアチーブ粉剤 DL (日本農薬) 08/06/25
アゾキシストロピン : 0.50%, フェノキサニル : 0.60%
稲 : いもち病, 紋枯病, 変色米 (アルタナリア菌), 穂枯れ (ごま葉枯病菌) : 収穫 14 日前まで

「殺虫殺菌剤」

- クロチアニジン・フラメトピル粒剤
22173 : ダントツリンバー粒剤 (住友化学) 08/06/11
クロチアニジン : 0.50%, フラメトピル : 1.5%
稲 : 紋枯病, カメムシ類 : 収穫 30 日前まで
- エトフェンプロックス・イミベンコナゾール水和剤
22175 : マネージトレポンフロアブル (北興化学工業) 08/06/25
エトフェンプロックス : 10.0%, イミベンコナゾール : 10.0%
だいず : 紫斑病, アブラムシ類, 紫斑病, カメムシ類 : 収穫 30 日前まで
- ジノテフラン・トリシクラゾール・ペンシクロン粉剤
22180 : サジェスト微粒剤 F (クミアイ化学工業) 08/06/25
ジノテフラン : 0.35%, トリシクラゾール : 0.50%, ペンシクロン : 1.5%
稲 : いもち病, 紋枯病, ウンカ類, ツマグロヨコバイ, カメムシ類 : 収穫 21 日前まで

「除草剤」

- ペンディメタリン乳剤
22176 : ゴーゴーサン乳剤 (BASF アグロ) 08/06/25
ペンディメタリン : 30.0%
はくさい : 一年生雑草
キャベツ : 一年生雑草
レタス : 一年生雑草
非結球レタス : 一年生雑草
にんじん : 一年生雑草
たまねぎ (直播栽培) : 一年生雑草
たまねぎ (移植栽培) : 一年生雑草
葉たまねぎ : 一年生雑草
ねぎ : 一年生雑草
にら : 一年生雑草
さといも : 一年生雑草
ばれいしょ : 一年生雑草
らっかせい : 一年生雑草
とうもろこし : 一年生雑草
飼料用とうもろこし : 一年生雑草
陸稲 : 一年生雑草
麦類 (小麦を除く) : 一年生雑草
小麦 : 一年生雑草
食用ぎく : 一年生雑草
ソルガム : 一年生雑草
みしまさいこ : 一年生雑草
きく : 一年生雑草
- DBN 複合肥料
22181 : フィールドワーク (保土谷化学工業) 08/06/25
DBN : 0.50%
日本芝 : 一年生雑草 (マメ科雑草を除く)