

## 園芸生産におけるベゴモウイルスによる被害

|       |  |
|-------|--|
| 誌名    | 農業および園芸 = Agriculture and horticulture |
| ISSN  | 03695247                               |
| 著者名   | 小枝, 壮太                                 |
| 発行元   | 養賢堂                                    |
| 巻/号   | 91巻3号                                  |
| 掲載ページ | p. 319-324                             |
| 発行年月  | 2016年3月                                |

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## 園芸生産におけるベゴモウイルスによる被害

小枝 壮太\*

〔キーワード〕: 温帯, 温度, トウガラシ, ナス科,  
熱帯・亜熱帯, ベゴモウイルス

## はじめに

ナス科にはトマト, ジャガイモ, トウガラシ, ナス, タバコなどの重要な作物が含まれる. 筆者はこれらの中でも特にトウガラシ (*Capsicum*) に着目して研究に取り組んでいる. *Capsicum* 属は約 25 種の野生種に加えて 5 種の栽培種から構成されており, 栽培種は *C. annuum*, *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum*, *C. pubescens* である (Bosland・Votava 1999). 原産地である中南米では, 紀元前 5,000 年頃にはトウガラシが香辛料として使われていたと考えられており, その栽培の歴史は非常に長い (Perry ら 2007). トウガラシはコロンブスの新大陸発見以後の 15 世紀末にヨーロッパへ持ち込まれ, 大航海時代に世界へと伝播した.

トウガラシにはカプサイシノイドと総称される辛味成分を果実に蓄積する香辛料用品種群と, ピーマンやパプリカなどの辛味を呈さない野菜用品種群が存在する. トウガラシは本来辛いものであり, 非辛味品種はカプサイシノイド合成能を欠失した自然変異体を人為的に選抜したものである. 辛味品種あるいは非辛味品種いずれの需要が高いかは各地の食文化により決まるため, 各品種群の生産量は国により大きく異なる. なお, 日本においては野菜用の非辛味品種の需要が高い.

作物生産を行う際に大きな問題の一つとなるのがウイルス病である. 我が国で栽培されている作物の中で発生するウイルスの種類が多く, その種が 10 を越える植物は多い順にトウガラシ, トマト, ダイズ・トルコギキョウ, エンドウ, タバコ, ジャガイモ・メロン, ソラマメ・スイセン, キュウリであり, ナス科作物が最も多く, なかでもトウガラシが特にウイルス病に弱い (花田 2012). 近年, タバココナジラミにより媒介されるベゴモウイルスによるナス科作物の被害が日本国内だけでなく, 世界的に大

きな問題になっている. ここでは, 園芸生産の観点からベゴモウイルスに関する基礎的および栽培上の知見およびインドネシアにおける筆者らの取り組みについて紹介し, ナス科作物, 特にトウガラシにおけるベゴモウイルス被害の今後の課題や可能性について論じていく.

## 1. ベゴモウイルスについて

ベゴモウイルスはタバココナジラミ (*Bemisia tabaci*) により媒介され, タバココナジラミがウイルス罹病株で吸汁した後, 健全株を吸汁することにより伝播される. ベゴモウイルスは一本鎖環状 DNA をゲノムとして持ち, 有する構成要素により二分節型と単分節型に分類される. 二分節型はいずれも大きさが約 3 kbp の DNA-A および DNA-B を構成要素として持ち, 前者には 6 つのタンパク質が, 後者には 2 つのタンパク質が極めて効率良くコードされている. 単分節型のベゴモウイルスは DNA-A のみを有する種や, それに加えて約 1.5 kbp のサテライト DNA と呼ばれる DNA- $\alpha$  および DNA- $\beta$  を有する種がある. 約 3 kbp の環状 DNA-A のみで構成される単分節型のベゴモウイルスは植物に感染するウイルスでそのゲノムサイズが最小である.

国際ウイルス分類委員会 (ICTV) によると 2014 の時点で DNA ウイルスであるジェミニウイルス科にはエラグロウイルス属, クルトウイルス属, ツルンクルトウイルス属, トボクウイルス属, ベクルトウイルス属, ベゴモウイルス属およびマストレイウイルス属の 7 属が含まれる. 中でもベゴモウイルス属には 288 種が含まれており, RNA ウイルスであるポティウイルス科, ポティウイルス属の 158 種を抜いて植物に感染するウイルス属で最大の種数を有する. そのため, 宿主となる植物も多様であり, キャッサバ, ワタ, トマト, トウガラシ, ジャガイモ, タバコ, キュウリ, メロン, カボチャ, スイカ, ヘチマ, ニガウリ, ハヤトウリ, ダイズ, ササゲ, キャベツ, オクラ, サツマイモ, パパイア, パッション

\* 近畿大学農学部 (Sota Koeda)

ンフルーツなど多岐にわたる。野生植物や雑草を含めると宿主の種類はさらに増加する。

上述のようにベゴモウイルスには多くの種が含まれているが、種の分類を行うにあたりルールが設けられており、DNA-Aの全長配列の相同性が既知の種と比較して相同性が89%以下の場合には新種として分類される(Fauquetら 2008)。288種のDNA-Aの全長配列についてGenBankに登録された年および国を筆者が調査したところ、273種についての情報が得られた。2000年以前には65の新種が報告されており(図1a)、2000年以降には208種が報告されている(図1b)。赤道に近い熱帯・亜熱帯地域において新種の報告が多い傾向にあるが、欧州、北・南米および日本などの温帯地域においても分布が確認できる。また、2000年以降に新種の報告が急増していることも確認でき、特にアジア、アフリカ、中・南米などの国々での報告が増加している。これにはシーケンス解読技術の向上および費用の低下が関与していることは否定できないが、その点を差

し引いても農業生産においてベゴモウイルスの被害が拡大していることを反映していると言える。

## 2. 日本におけるベゴモウイルスの被害

現在日本の園芸生産において問題となっているベゴモウイルスによる病害は、*Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV)によるトマト黄化葉巻病である。TYLCVが感染したトマトは葉が巻き、黄色くなり最終的には頂芽および側芽が箸を逆さにしたような病徴を示し、果実の収量が大幅に減少してしまう。

イスラエルのヨルダン渓谷において1959年にトマト黄化葉巻病が報告された後、1969年にはエジプトへ、1970~1980年代にはキプロス、ヨルダンなどの中近東の国々へ、そして1990年代にスペイン、ポルトガルへと感染が拡大した後は爆発的に世界中に感染が拡大した(行徳 2009)。日本には1996年に長崎、静岡および愛知県において同時多発的に発生しており、現在ではTYLCV-IL(イスラエル系統)あるいはTYLCV-Mld(マイルド系統)のいず

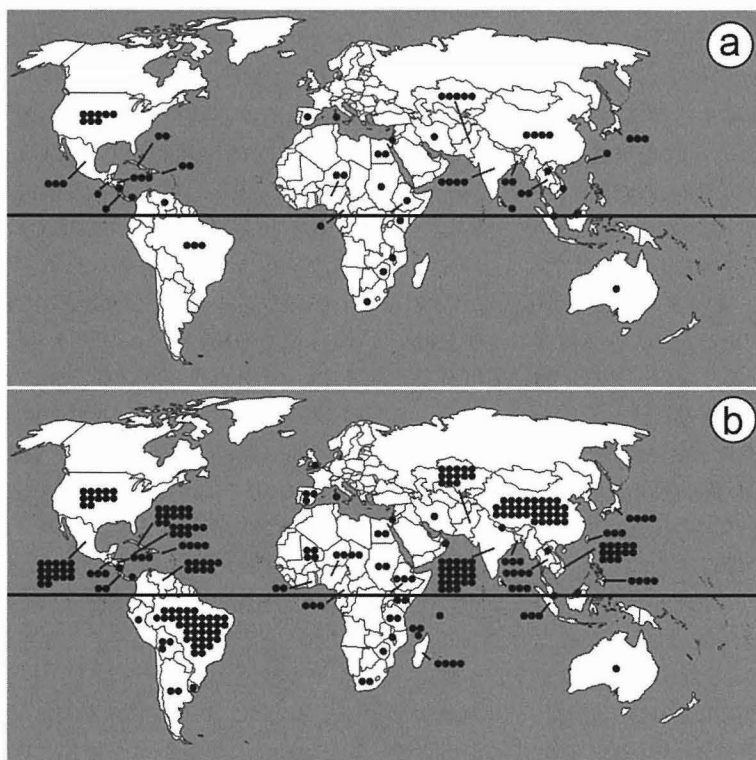


図1 世界におけるベゴモウイルス新種の単離  
a. 2000年以前に単離されたベゴモウイルス, b. 2015年時点で単離されているベゴモウイルスの新種。●は種を示す。

れかによる被害が 37 都道府県において報告されている (花田 2012)。

現在行える対策としては防虫網などを温室に設置することでタバココナジラミの侵入を防止する、あるいは耐病性品種を利用するかのいずれかである。現在のところ、5つの耐病性遺伝子(*Ty-1*~*Ty-5*)が報告されている (de la Peña ら 2010)。各国で耐病性品種が育種され販売されており、日本の耐病性品種の多くは *Ty-3a* 遺伝子を有している。ただし、これらの耐病性遺伝子も複数のペゴモウイルスに対しては耐病性が発揮されない事例や (Tsai ら 2011)、RNA ウイルスである *Cucumber mosaic virus* (CMV) が複合感染すると耐病性が低下することが報告されている (Butterbach ら 2014) ことから、新しい抵抗性素材の探索を継続することや、耐病性・抵抗性品種の多用による抵抗性遺伝子を打破するウイルス系統の誕生に注意する必要がある。トウガラシについては現在日本において被害の発生は報告されていないものの、今後ウイルスの侵入により被害が生じる可能性が十分にある。

### 3. インドネシアのトウガラシ生産におけるペゴモウイルスの被害

東アジアおよび東南アジアはペゴモウイルスによるナス科作物の被害が大きい地域である (図 1)。筆者の研究を含め、多くの研究により在来のペゴモウイルスが多数存在し、被害を複雑かつ甚大にして

いると考えられている。筆者はこれまでインドネシアをフィールドとしてナス科作物、特にトウガラシ生産に与えるペゴモウイルスの影響について研究を進めてきた。

インドネシアは赤道にまたがる 13,466 もの大小の島々により構成され、国土面積約 190 万 km<sup>2</sup>、約 2 億 4 千万人の人口を有する。民族や言語も多様であり、世界最大のイスラム人口国としても知られている。また、近年の経済成長は目覚ましく、ASEAN 諸国においても今後の成長が最も期待される国の一つである。その成長率の高さはナス科作物の生産量の増加にも見て取れる。国際連合食糧農業機関 (FAO) のデータによると 1980 年代より日本におけるトマトおよびトウガラシの生産量は横ばいあるいは減少傾向にあることに比較して、インドネシアにおける生産量は 1990 年代より急増しており、2013 年時点でトマトは日本の 1.3 倍、トウガラシは 11.9 倍を生産している (図 2)。つまり、インドネシアはトウガラシの一大生産国である。

インドネシアは多様な自然風土が展開する広大な国土に数百の民族が住む多民族国家である。そのため、料理の味付けもトウガラシの利用状況も地域により大きくことなる (阿良田 2010)。例えば、東部のニューギニア高地などでは食事にトウガラシをほとんど使用しない。一方、インドの影響が強い西部から中部地域のスマトラ、ジャワ、バリ、スラウェシなどでは、トウガラシは日常に欠くことので

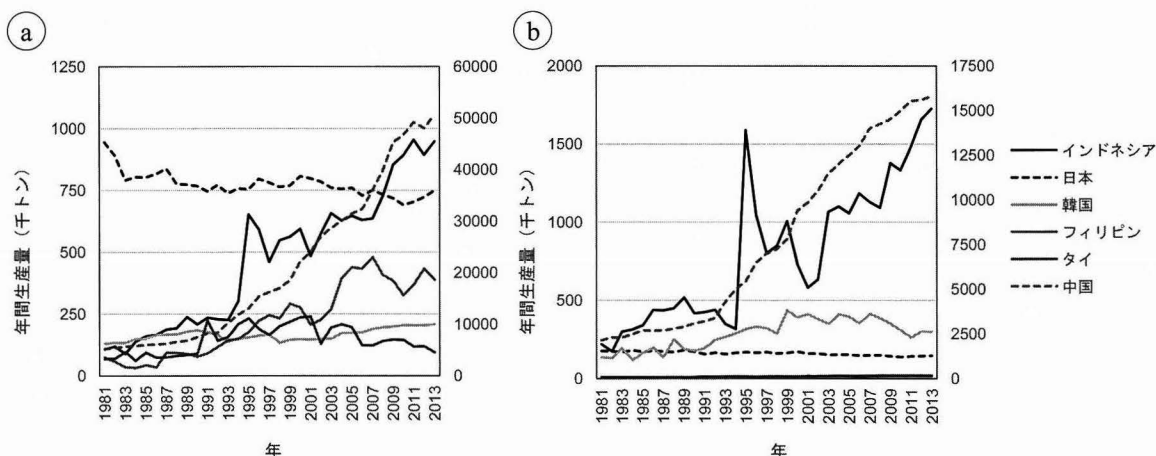


図 2 アジアにおけるトマトおよびトウガラシ生産量の推移  
1981 年~2013 年までの a. トマトおよび b. トウガラシの各国における生産量の推移を示す。なお、中国のみ生産量が多いため、右側の縦軸を参照すること。

きない重要な存在になっている。インドネシアの人口の大部分はこの地域に集中していることから、インドネシアにおけるトウガラシ消費量を引き上げていると考えられる。

我々はスマトラの北端に位置するバンダ・アチエ周辺をフィールドとして2010年より学術調査を続けている。バンダ・アチエにおいても日々の食事にトウガラシは必要不可欠であり、どの市場や商店においても生のトウガラシ果実が販売されている。小枝(2012)でも紹介したとおり、スマトラを含むインドネシアにおいては主に *C. annuum* と *C. frutescens* が利用されており、前者はチャベ、後者はチャベ・ラウイットと呼ばれている。なお、ラウイットとは‘小さな’を意味することから、*C. frutescens* の小さな果実を表現した呼称である。消費量および生産量は *C. annuum* の方がずいぶん多いように感じられる。

これまでに、バンダ・アチエの複数のトウガラシ栽培農家の圃場においてウイルスの発生状況を調査しており、81~100%の株でベゴモウイルス特有の病徴が認められている(表1)。また、症状も多岐にわたり、葉が巻く株や黄化を伴う株、さらには葉がほとんど発達しない株などが観察された(図3)。筆者の調査より、現地のトウガラシには少なくとも *Pepper yellow leaf curl Indonesia virus* (PepYLCIV)、*Tomato yellow leaf curl Kanchanaburi virus* (TYLCKaV) および *Ageratum yellow vein virus* (AYVV) の3種のベゴモウイルスが高い確率で複合感染していることが明らかになっている(Koedaら2015)。病徴の違いには品種、感染しているウイルス、感染した発育ステージなどが複雑に影響している可能性があり今後より詳細に調査を行う必要がある。また、アジアには非常に多様なベゴモウイルスが報告されており、インドネシアで単離されたTYLCKaVはタイで発生が報告されたベゴモウイルスである。物流

が発展しているため、今後も異なるベゴモウイルスが侵入し、被害が拡大・複雑化する可能性が懸念される。

### おわりに

ジェミニウイルスによる農業被害はアフリカのキャッサバ栽培で13~23億ドル、パキスタンの綿花栽培で10億ドル、インドのマメ科作物で3億ドル、米国フロリダ州のトマト栽培で1.4億ドルに達しており、世界的な問題である(Varma and Malathi 2003)。日本には上述の通りトマトにおけるTYLCVの感染が1996年に報告されている。2014年には東京都狛江市で生産されているトマトにおいてAYVVの感染が確認されており、TYLCVとの複合感染も認められている(Shahidら2014)。このAYVVは2005年に沖縄県石垣島で単離された系統(Andouら2010)と近縁であることから、同地域より持ち込まれた可能性もある。この事例のように、今後、日本における新しいウイルスの侵入およびベゴモウイルスの複合感染が拡大する危険性がある。このことから、インドネシアなどの東南アジアにおけるベゴモウイルスによる複合感染を伴う被害は日本の園芸生産にとっても対岸の火事ではなく、研究を進展させ対策を講じていく必要がある。

我々の研究からも明らかなおと( Koedaら2015)、東南アジアにおいては複数のベゴモウイルスが蔓延・複合感染しており、被害も複雑である。しかし、多くの地域においては複合感染の有無も含めた感染状況の調査が十分に行われているとは言えないため、栽培圃場における詳細な調査を行い、ウイルスに関する情報を整理する必要がある。

東南アジア諸国の多くは今後益々経済発展が見込まれる地域でもあり、抵抗性・耐病性品種の販売市場としては大きな潜在力を有している。現在のところ、トマトと比較してトウガラシおよびナスにおいては抵抗性・耐病性系統の探索は遅れており、有用な系統は報告されていない(Kenyonら2014)。トウガラシは万国共通の香辛料・野菜であることから、有用な材料を選抜し、抵抗性・耐病性品種の育種を進めていく必要がある。また、トマトについては既存の耐病性品種が東南アジア諸国においても耐病性を発揮するのかを確認していく必要がある。

表1 バンダ・アチエの圃場における病徴発生状況

| 圃場 | 品種           | 株数   | 病徴 (%) |
|----|--------------|------|--------|
| A  | Prabu        | 476  | 100    |
| B  | Lado         | 2860 | 100    |
| C  | Prabu        | 2160 | 100    |
| D  | Mutiara Bumi | 2720 | 81     |
| E  | CTH-01       | 2386 | 100    |



図3 インドネシア、スマトラ島のバンダ・アチェにおけるトウガラシ生産圃場の様子

a. バンダ・アチェにおける典型的なトウガラシ栽培圃場の様子. b. ペゴモウイルスの感染により着果が認められないトウガラシ. c. ウイルス感染により葉の発達がまったく認められない. d. ウイルスの感染により生じた黄化葉巻症状.

### 謝辞

インドネシアでの調査・研究を行うにあたり、京都大学の土井元章教授、細川宗孝准教授、田中友理氏、Syiah Kuala 大学の Elly Kesumawati 博士および現地農家の方々にご協力をいただいた。ここに感謝の意を表す。また、本研究の一部は日本学術振興会の科学研究費補助金基盤研究 (B) 海外学術調査 (22405017) および京都大学【いしずえ】研究支援制度により行ったものである。

### 引用文献

- Andou, T., A. Yamaguchi, S. Kawano, K. Kawabe, S. Ueda and M. Onuki. 2010. *Ageratum yellow vein virus* isolated from tomato plants with leaf curl on Ishigaki Island, Okinawa, Japan. *J. Gen. Plant Pathol.* 76: 287-291.
- Bosland, P. W. and E. J. Votava. 2000. *Peppers: vegetable and spice capsicums*. CABI Publishing, New York.
- Butterbach, P., M. G. Verlaan, A. Dulleman, D. Lohuis, R. G. Visser, Y. Bai and R. Kormelink. 2014. Tomato yellow leaf curl virus resistance by *Ty-1* involves increased cytosine methylation of viral genomes and is compromised by cucumber mosaic virus infection. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 11: 12942-12947.
- de la Peña, R. C., P. Kadirvel, S. Venkatesan, L. Kenyon and J.

- Hughes. 2010. Integrated approaches to manage tomato yellow leaf curl viruses. C.T. Hou and J.-F. Shaw (Eds.), *Biocatalysis and Biomolecular Engineering*, Wiley, Hoboken, New Jersey. 105-132 (Chapter 8)
- Fauquet, C. M., R. W. Briddon, J. K. Brown, E. Moriones, J. Stanley, M. Zerbini and X. Zhou. 2008. Geminivirus strain demarcation and nomenclature. *Arch. Virol.* 153: 783-821.
- Kenyon, L., W. S. Tsai, S. L. Shih and L. M. Lee. 2014. Emergence and diversity of begomoviruses infecting solanaceous crops in East and Southeast Asia. *Virus Res.* 186: 104-13.
- Koeda, S., E. Kesumawati, Y. Tanaka, M. Hosokawa, M. Doi and A. Kitajima. 2015. Mixed infection of begomoviruses on pepper plants at Northern Sumatra, Indonesia. *Trop. Agri. Dev.* In press.
- Perry, L., R. Dickau, S. Zarrillo, I. Holst, D. M. Pearsall, D. R. Piperno, M. J. Berman, R. G. Cooke, K. Rademaker, A. J. Ranere, J. S. Raymond, D. H. Sandweiss, F. Scaramelli, K. Tarble and J. A. Zeidler. 2007. Starch fossils and the domestication and dispersal of chili peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas. *Science* 315: 986-988.
- Shahid, M. S., M. Ikegami, A. Waheed, R. W. Briddon and K. T. Natsuaki. 2014. Association of an alphasatellite with tomato yellow leaf curl virus and ageratum yellow vein virus in Japan is suggestive of a recent introduction. *Viruses* 6: 189-200.
- Tsai, W. S., S. L. Shih, S. K. Green, D. Akkermans and F. J. Jan. 2006. Molecular characterization of a distinct tomato-infecting begomovirus associated with yellow leaf curl diseased tomato in Lembang, Java Island of Indonesia. *Plant Dis.* 90: 831.
- Varma, A. and V. G. Malathi. 2003. Emerging geminivirus problems: A serious threat to crop production. *Ann. appl. Biol.* 142: 145-164.
- 阿良田麻里子 2010. 豊かな香辛料を自在に楽しむーインドネシア. 山本紀夫. トウガラシ讃歌. 八坂書房.
- 行徳 裕 2009. タバココナジラミ おもしろ生態とかしこい防ぎ方. 農文協.
- 小枝壮太 2012. 恒温性地域におけるトウガラシの栽培および利用ー*Capsicum chinense* および *C. frutescens* を中心としてー. 農業および園芸 87: 29-33.
- 花田 薫 2012. 植物ウイルスの特性とその保存について. 微生物遺伝資源利用マニュアル 31: 1-66.