

わが国のブドウに発生するウイルス・ウイロイド病

農林水産省果樹試験場カキ・ブドウ支場 いま だ じゅん
今 田 準

現在、世界でウイルスあるいはウイルス性と考えられているブドウの病害は30数種あり、約30種類のウイルスがブドウから検出されている (Bovey et al., 1980)。そしてこれらのうちの20種類が昆虫、線虫、土壌菌により媒介されることが明らかになっている (表-1)。これらのうち世界中に広く発生し、被害の大きいものとして、ファンリーフ病とリーフロール病があげられ、特にヨーロッパ、アメリカではファンリーフ病に代表される線虫媒介性のものの被害が問題となっている。一方、わが国ではブドウファンリーフウイルス (GFV) が試験研究機関に保存されている外国からの導入品種に時折検出される程度で、GFVを媒介する線虫も生息していないことから、一般栽培園で本病がまん延して被害を出すことはない。

わが国でウイルス病が栽培上問題とされ始めたのは甲州の味無果が接ぎ木伝染し、ウイルスによるらしいとわかってからである。味無果病などの研究から、わが国のブドウがリーフロール病やフレックに広く感染していることが明らかとなり、これらの病原が着色不良や糖度低下と関係があることが明らかにされてきた。そのほかキャンベルアーリーの萎縮病、巨峰などに発生するえそ果病の病原ウイルスが明らかにされ、さらに葉にモットリング症状を現しているブドウ樹から tobacco necrosis virus や potyvirus グループに属するウイルスが病原ウイルスとして分離されている。また、ブドウに広くウイロイドが潜在感染していることが明らかにされている。最近、一部の栽培地において巨峰、甲斐路、赤嶺などの主幹に欧米で rugose wood complex としてまとめられている4病害のいずれかに起因すると思われるステムピッチング症状が発生して問題となっている。

本稿では、わが国のブドウに発生しているウイルス病およびウイロイドについて、それらの発生状況と研究の現状を紹介する。

I ウイルス病

1 リーフロール病

世界中のブドウ産地に広く分布しており、ブドウの病

害の中でも最も被害が大きいものの一つである。本病の典型的な病徴である葉巻き症状はすでに19世紀中ごろにはドイツ、フランスで認められていたが、病害としての認識はなく、品種特有のものと思われていた。わが国でも同様に葉巻き症状や早期紅葉は早くから認められており、その後の検定でも栽培品種の多くが感染していることが確認された。

病徴：症状は品種によって異なるが、最も典型的な病徴を現すのは欧州系の黒粒種である。盛夏を過ぎるころから枝の基部近くの葉に赤色の斑点が現れ、これが拡大し、第一、二次支脈に沿って2~3 mm幅に緑色の部分を帯状に残して脈間が赤変する。葉は肥厚してもろい感じになり、葉縁は下方に巻き込む。この症状は枝の基部から順次先端の葉に及ぶ。緑粒種では葉巻き症状は示すが、赤変することなく、退緑したり、黄変したりする。しかし、果実の糖含量の低下、熟期の遅延、着色不良や果房の発育不良は、程度に多少の差はあるがどの品

表-1 ブドウから検出されているウイルス

線虫伝播性のウイルス(12種類)

grapevine fanleaf virus*, arabis mosaic virus, tomato black ring virus, raspberry ringspot virus, strawberry latent virus, grapevine chrome mosaic virus, artichoke Italian latent virus, grapevine Bulgarian latent virus, grapevine Tunisian ringspot virus, tomato ringspot virus, tobacco ringspot virus, peach rosette mosaic virus

土壌菌伝播性のウイルス(2種類)

tobacco necrosis virus*, tomato bushy stunt virus

アブラムシ伝播性のウイルス(2種類)

alfalfa mosaic virus, broad bean wilt virus

ヨコバイ伝播性のウイルス(1種類)

grapevine stunt virus*

コナカイガラムシ伝播性のウイルス(3種類)

grapevine leafroll associated virus 3*, grapevine virus A*, grapevine virus B*

ウイルス粒子は明らかになっているが、媒介者不明のもの(10種類)

Joannes-Seyre virus, Bratislava mosaic virus, sowbane mosaic virus*, tobacco mosaic virus, grapevine fleck virus, grapevine line pattern virus, grapevine ajinashika associated virus*, carnation mottle virus, grapevine berry inner necrosis virus*, grapevine leafroll associated viruses (-1*, -2, -4, -5, -6, -7)

*: わが国のブドウから検出されているもの

表-2 Rugose wood complex のブドウ属指標植物上での反応

病名	St.George	LN 33	Kober 5 BB
Rupestris stem pitting	P	—	—
Corky bark	P, G	P, G, St, Rd, Sw	—
Kober stem grooving	—	—	G
LN 33 stem grooving	—	G	—

P: pitting, G: grooving, St: stunting, Rd: 葉巻きと赤変, Sw: 節間の肥大

種にも現れる。台木品種では無病徴のものが多い。

病原ウイルス: これまでに罹病葉の節部組織内に12×1,800~2,200 nmの血清学的に異なる7種類のclosterovirusグループに属するひも状粒子 (grapevine leafroll-associated viruses: GLRaV-1~7) が見いだされ、病原として関連づけられている (GUGERLI et al., 1984; ROSCIGLIONE and GUGERLI, 1986; HU et al., 1995; BOVEY and MARTELLI, 1992; BOSCIA et al., 1995)。しかしながら、いずれもブドウに対して病徴を再現する戻し接種には不成功である。わが国のリーフロール症状発現樹からはELISA法によりGLRaV-1とGLRaV-3が検出されたが、病原としてさらにこれら以外のウイルスの関与も示唆されている (今田・家城, 1990)。いずれも接ぎ木で伝染するほか、GLRaV-3がコナカイガラムシ (*Planococcus ficus*) により、GLRaV-2が汁液接種で草本植物に伝染することが報告されている。

2 Rugose wood complex

前述のように、欧米ではブドウの枝幹にステムピッチングやステムグルーピングなどを生ずる病害を、rugose wood complexとしてまとめ、ブドウ属指標植物 *Vitis rupestris* St. George, hybrid LN33 (Couderc 1613×Thompson seedless), Kober 5BB (*V. berlandieri*×*V. riparia*) に対する反応の違いにより *Rupestris stem pitting*, *Corky bark*, *Kober stem grooving*, *LN33 stem grooving* の4病害に分けている (表-2)。しかしながら、各病害には特異的、特徴的な病徴がないため、圃場においてこれらを区別することは困難である。わが国では *Corky bark* がわずかの品種で潜在感染していることが知られている。

病徴: 大部分の品種で樹勢の低下を起こすのみであるが、一部の品種では春先の発芽遅延と芽枯れ、接ぎ木部上部の肥大、樹皮の肥厚、コルク化組織の形成、木部へのピッチングやグルーピング、葉巻き、葉全体の黄変や赤変を生ずる。

病原ウイルス: 現在までのところ、表-3のように2種のclosterovirus属のウイルス (GLRaV-2とgrape-

表-3 Rugose wood complex から検出されているウイルス

Corky bark 罹病樹から検出されているウイルス
grapevine virus A: trichovirus 属, 800×11~12 nm
grapevine virus B: trichovirus 属, 800 nm
grapevine leafroll-associated virus-2: closterovirus 属, 1,440~2,000 nm
grapevine virus C: short closterovirus-like particles, 725×10 nm
<i>Rupestris stem pitting</i> 罹病樹から検出されているウイルス
grapevine virus A
capillovirus-like particles: 600~700 nm
<i>Kober stem grooving</i> 罹病樹から検出されているウイルス
grapevine virus A
<i>LN 33 stem grooving</i> 罹病樹から検出されているウイルス
capillovirus-like particles

vine virus C=GVC, GLRaV-2は以前grapevine corky bark-associated virusと呼ばれていた), 2種のtrichovirus属のウイルス (grapevine virus A=GVA, grapevine virus B=GVB) および1種のcapillovirus属と思われるウイルスが検出されているが、いずれも病原としては未確認である。しかしながら、ELISA法や草本検定によってこれらウイルスとrugose wood罹病樹との関連が調べられた結果、*Corky bark*とGVB、*Kober stem grooving*とGVAとの相関が高いことが報告されている (BOSCIA et al., 1993; GARAU et al., 1993, 1994)。わが国に発生しているステムピッチング症状からはGVAとGVBが検出されているが、これらウイルスと本症状との相関は必ずしも高くはなく、これら以外のウイルスの関与が推測されている (今田・浅利, 1996)。

GVAが4種のコナカイガラムシ (*Pseudococcus longispinus*, *P. affinis*, *Planococcus citri*, *P. ficus*), GVBが2種のコナカイガラムシ (*Pseudococcus affinis*, *Planococcus ficus*) により伝搬されることが報告されているが、わが国ではこれらによる虫媒伝搬は未確認である。

3 えそ果病

1984年、茨城県の巨峰にその発生が初記載され、その後、青森、秋田、栃木、埼玉、山梨の各県においても発生が確認されている。現在、巨峰群をはじめキャンベルアーリー、スチューベンその他いくつかの品種で発生が知られている。本病は当初、ブドウモザイク病と称されていたが、ブドウにはほかにペインモザイク、クロモザイク、アステロイドモザイクなど類似の病名があるため、1992年に病原ウイルスの果実への病原性が確認された時点で、ブドウえそ果病 (grapevine berry inner

necrosis) に病名変更された (寺井・柳瀬, 1992)。

病徴: 葉や枝の病徴は品種によって多少異なる。果実の病徴も巨峰, ピオーネ, 高尾, キャンベルアーリーなどの一部の品種にのみ発生し, デラウェア, 甲州, 甲斐路などの品種では潜在感染する。巨峰では葉が小さくなり, 退緑黄色~白色のモザイク斑を葉の一部または全体に生じ, 葉身はしばしば波打ち, 奇形となる。新梢は節間がつまり, 黒緑色, 水浸状の筋状の斑紋をその上に生ずる。果実は幼果の果面に果肉内部まで達する濃緑色のえ死斑が入る。これは着色するとほとんどわからなくなるが, 肉質が柔らかく, 糖度も低く, 品質が悪くなり, 収量も低下する。

病原ウイルス: grapevine berry inner necrosis virus (GINV) は 740×12 nm の closterovirus グループに属するひも状粒子で (柳瀬, 1985; 柳瀬ら, 1986; 柳瀬・寺井, 1987), ウイルスおよびウイロイドフリーの巨峰への戻し接種により葉および果実に病徴が再現されたことから, 本病の病原ウイルスであることが証明された。

接ぎ木伝染するほか, 汁液でも伝染する。さらにブドウ園で罹病樹の伐採跡地にウイルスフリー苗を植え付けたところ, 数年以内に発病した例もあることから, なんらかの媒介生物による伝搬が考えられているが, 現在までのところ媒介者は明らかではない。

4 味無果病

1965 年ごろから山梨県の甲州に発生して被害が知られているが, 甲斐路, デラウェア, 巨峰, ピオーネ, ネオマスカットなどの品種にも発生している。山梨県では罹病樹を年々伐採淘汰してウイルスフリー苗に更新しており, 現在ではほとんど発病を見なくなっている。

病徴: 葉や枝には特別な病徴を現すことはないが, 果実の糖度が 3~5 度低下し, 成熟期になっても着色が悪く, 糖酸比が小さくなり, 食味もかなり劣るのが特徴である。新梢の生育や果房の発育が悪く, 挿し木苗の発根, 発芽も悪くなる。

病原ウイルス: 病原については 2 説が提唱されている。一つはブドウ属指標植物を用いた接ぎ木検定の結果, リーフロールとフレックの両者の病原の重複感染によって起こるものと推定され (寺井・矢野, 1980), ウイルスフリー樹へ両者を重複接種して病徴の再現に成功している (TERAI, 1991)。他は罹病果実の果心部や果梗の節部組織内に局在する径約 28 nm の球状粒子 (grapevine ajinashika associated virus=GAaV) が病原であるとするものであり (難波ら, 1979), luteovirus グループに属することが示唆され, その諸性質は grapevine fleck virus に似ているが, 血清関係はないと

されている (NAMBA et al., 1991)。しかしながら, 本ウイルスのブドウへの戻し接種は未成功である。接ぎ木で伝染するが, その他の伝染は知られていない。

5 フレック

多くの穂木品種や台木の品種が潜在感染しており, 世界中に広く分布している。わが国では味無果病の病原の一つと考える説がある。

病徴: ブドウ属指標植物 St. George では第 3, 4 葉脈に典型的な透過を生じる。激しく感染すると葉身が上方に巻き, 奇形になる。

病原ウイルス: BOSCIA et al. (1991) は節部局在性の径約 30 nm の球状粒子をフレックの病原ウイルスとし, grapevine fleck virus (GFkV) とした。GFkV は形態的には tymovirus グループのウイルスに, また, grapevine asteroid mosaic の随伴ウイルスにも類似しているといわれているが, 分類学的には未分類である。接ぎ木で伝染するが, それ以外の伝染は知られていない。

6 萎縮病

1970 年に大分県でキャンベルアーリーに発生が知られ, その後, 岡山, 秋田, 福岡でも発生が認められている。キャンベルアーリー以外の品種での発病については明らかではない。

病徴: 展葉初期から新梢の伸びが悪く, 特に新梢の基部から 5~6 節までの節間が著しく短縮する。これらの節から生ずる葉は葉縁の裂刻を欠いて下方に反転し, 葉縁は黄化から褐変して早期落葉する。花穂は小さく, 花振いを起こし, 果実肥大も悪く, 無核小果粒が多くなる。新梢の萎縮症状は主枝, 亜主枝の先端ほど顕著で, 通常 7 月ごろまで見られるが, それ以降は正常な生育に戻る。症状は幼木時に激しく現れるが, 樹齢が進むにつれ軽くなる傾向がある。

病原ウイルス: 罹病組織の節部細胞内に局在する径約 25 nm の luteovirus グループに属すると思われる球状粒子が病原ウイルスと考えられ, ブドウ萎縮ウイルス (grapevine stunt virus=GSV) と命名されている (難波ら, 1981)。しかしながら, ブドウへの戻し接種は未成功である。接ぎ木伝染するほか, フタテンヒメヨコバイによる虫媒伝染が報告されている。また, ブドウ園の周辺に自生するエビヅルにも本病の発生が知られており, これが本病の伝染源となるものと推定されている。

II ウイロイド

ブドウに広くウイロイドが感染していることが SHIKATA et al. (1984) によって明らかにされたが, ブド

表-4 ブドウから検出されているウイロイド

グループ	ウイロイド	塩基数	病名	異名
1	citrus exocortis viroid-grapevine (CEVd-g)	369	NR	GVd-s
2	Australian grapevine viroid (AGVd)	369	NR	AGVd
	Grapevine viroid-g (GVd-g)	NR	NR	GVd-g
3	Grapevine yellow speckle viroid-1 (GYSVd-1)	367	Yellow speckle	GVd-f, GVd-1, GYSVd
	Grapevine yellow speckle viroid-2 (GYSVd-2)	363	Yellow speckle	GVd-2, GVd-1 B
4	Hop stunt viroid-grapevine (HSVd-g)	298	NR	GVd-3, HSVd-g (Riesling)
		297	NR	GVd-3, HSVd-g (Japan)

NR : no report

ウに対する病原性について検討された結果、リーフロール、フレックに単独感染あるいは重複感染しているブドウ樹やリーフロール、フレック、Corky bark、ファンリーフなどに感染していないブドウ樹からウイロイドが検出されたことから、ウイロイドはこれらのウイルス病とは関係がないことが明らかにされた。

その後、ブドウから多くのウイロイドが検出されているが(表-4)、それらのうちオーストラリアに発生している Yellow speckle のみがウイロイド病として確認されており、他は発病せずに潜在感染していると考えられている。わが国では、現在までのところ yellow speckle の発生は認められていない。

おわりに

以上述べたように、これまでリーフロール病からは7種類の closterovirus 属のウイルス、rugose wood complex からは2種の closterovirus 属、2種の trichovirus 属および1種の capillovirus 属と思われるウイルス、味無果病、萎縮病からは luteovirus 属と思われる GAaV、GSV がそれぞれ分離されているが、ブドウに対する病原性は確認されていない。今後は精製したウイルスをブドウに戻し接種し、症状が再現されるかどうかを確認することが必要である。また、コナカイガラムシ

伝搬が報告されている GLRaV-3、GVA、GVB の自然伝搬の確認、えそ果ウイルスの媒介者の探索、病原性の異なるウイルス系統の存在の有無、など解明すべき課題が多く残されている。

引用文献

- BOVEY, R. et al. (1980) : Virus and virus-like diseases of grapevines. Editions Payot, Lausanne, 181 pp.
- and G. P. MARTELLI (1992) : Mediterranean Fruit Improvement Council and International Council for the Study of Virus Diseases of Grapevine, Bari.
- BOSCIA, D. et al. (1993) : Arch. Virol. 130 : 109~120.
- (1995) : Vitis 34 : 171~175.
- GARAU, R. et al. (1993) : Riv. Pat. Veg., S. V. 3 : 83~89.
- et al. (1994) : Vitis 33 : 161~163.
- GUGERLI, P. et al. (1984) : Rev. Suisse Viticult. Arboricult. Horticult. 16 : 299~304.
- 今田 準・家城洋之 (1990) : 日植病報 56(3) : 426.
- ・浅利 寛 (1996) : 同上 62(6) : 627.
- 難波成任ら (1979) : 同上 45(1) : 70~73.
- (1981) : 同上 47(1) : 137.
- NAMBA, S. et al. (1991) : Proc. of 10th Meeting of ICVG, 130.
- ROSCIGLIONE, B. and P. GUGERLI (1986) : Rev. Suisse Viticult. Arboricult. Horticult. 18 : 207~211.
- SHIKATA, E. et al. (1984) : Proceedings of the Japanese Academy of Science 60 : 202~205.
- TERAI, Y. (1991) : Proc. of 10th Meeting of ICVG, 67~70.
- 寺井康夫・柳瀬春夫 (1992) : 日植病報 58(4) : 617~618.
- ・矢野 龍 (1980) : 同上 46(3) : 417.