

本邦のジャガイモ Y ウイルス系統について

長崎県農林技術開発センター お 小 川 哲 治
ま ま 岡 哲 夫
お お しま かず さと
大 島 一 里

独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構 北海道農業研究センター

佐賀大学農学部

はじめに

ジャガイモは、栄養繁殖性植物であるため、種子の代わりに種イモを植付け、次代の塊茎を収穫する。ジャガイモに感染するウイルスの多くは塊茎に移行するため、いったんウイルスに感染すると種イモを介してウイルスは継代される。これまで海外では少なくとも 40 種以上のウイルス・ウイロイドの発生が報告されている (JEFFRIE et al., 2006)。

本邦のジャガイモには 12 種類のウイルス、アルファルファモザイクウイルス (AMV)、キュウリモザイクウイルス (CMV)、ジャガイモ黄斑モザイクウイルス (PAMV)、ジャガイモ葉巻ウイルス (PLRV)、ジャガイモモップトップウイルス (PMTV)、ジャガイモ A ウイルス (PVA)、ジャガイモ M ウイルス (PVM)、ジャガイモ S ウイルス (PVS)、ジャガイモ X ウイルス (PVX)、ジャガイモ Y ウイルス (*Potato virus Y*; PVY)、トマト輪点ウイルス (ToRSV) およびトマト黄化えそウイルス (TSWV) の発生が報告されている (堀尾 1993; 眞岡, 2010)。以上のように本邦のジャガイモには多くのウイルス種が感染するが、PVY が最も頻繁に検出される (眞岡, 2010)。

PVY は、ポティウイルス科の中で最も大きな属であるポティウイルス属のタイプ種である (GIBBS and OHSHIMA, 2010; KING et al., 2012)。PVY は後述する生物学的、血清学および分子系統学的に複数の系統に分類されるが、以前は統一した系統分類に関する定義がなかったため、系統名は各研究者によって記載が異なり、しばしば混乱が生じていた。例えば PVY の系統の一つである塊茎えそ系統 (PVY^{NTN}) は、EU-PVY^{NTN}, Eu-PVY^{NTN}, PVY^{EU-NTN}, PV^{NN}, PVY^{NA-NTN}, NA-PVY^{NTN} のように多数の異なる表現で記載された。近年、PVY の系統分類について、これまでの混乱を整理すべく生物学的および血清学的性質を基にした定義が提案された (SINGH et al., 2008)。

本邦では、ジャガイモやタバコの植物病理学分野や育種分野の研究者によって、PVY の発生生態や防除および抵抗性品種に関する研究が行われている。現在、ジャガイモ育種分野の研究では、普通系統 (PVY-O) およびえそ系統 (PVY-T) と名付けられた分離株が抵抗性品種育成の際に評価検定に用いられている。えそ系統は最初にタバコから分離された分離株名より PVY-T 系統と呼ばれることもある (都丸, 1983)。生物学的性質および血清学的性質から PVY-O, PVY-T は、それぞれ前述の系統分類 (SINGH et al., 2008) での PVY^O, PVY^N に相当する分離株と考えられる。PVY はタバコ栽培において重要な病害の一つである黄斑えそ病の病原体であり、タバコでの PVY の伝染源の一つとしてジャガイモが想定されることから、以前よりタバコとジャガイモの関係者間で本邦に発生する PVY について情報交換が行われていた。また最近では、ジャガイモでの塊茎えそ系統 (OHSHIMA et al., 2000) のような新系統の発生にともない、種ジャガイモ生産時の検査において、植物防疫分野の関係者間で情報を共有化する機会が多くなっている。

以上から、本邦での PVY 系統名の表記方法については、関係者間で統一した系統分類の定義を共有する必要がある。本稿ではジャガイモとタバコに発生する PVY について、海外や本邦での最近の研究の動向などから、本邦における PVY の系統を整理したい。

I PVY の分類の歴史

PVY は、ジャガイモの品質低下に関与する病原の一つとして 1931 年に初めて報告された (SMITH, 1931)。PVY の系統分類の初期では、ジャガイモやタバコ等の植物における病原性や病徴等の生物学的性質の違いによってグループ分けされた。

1 ジャガイモに発生する PVY について

1960 年代、ジャガイモから分離された PVY 分離株は、PVY^C, PVY^O, PVY^N の 3 系統に分けられた。PVY^C は、過敏型抵抗性遺伝子 *Nc* を持つジャガイモ品種において過敏反応 (HR) を起こすことで同定された。PVY^O は *Nc* を持つ品種では HR を起こさずに感染したが、*Ny* (現在、*Nythr* と呼ばれる) を持つ品種では HR を起こ

Potato virus Y strains in Japan. By Tetsuji OGAWA, Tetsuo MAOKA, Kazusato OHSHIMA

(キーワード: ジャガイモ Y ウイルス, PVY, 系統)

した。PVY^Nはタバコに葉脈えそ症状を起こすことから、PVY^C および PVY^O とは区別され、3番目の系統として分類された。PVY^NはNcとNyの両方の抵抗性を打破し、HRを起こさなかった。

1980年代には新しい系統グループが発見され、PVY^Zと名付けられた(JONES, 1990)。PVY^ZはNyおよびNcを打破したが、Nzと推定される抵抗性遺伝子を持つ品種‘Maris Bard’と‘Pentland Ivory’に対してHRを起こした。その後、‘Maris Bard’の抵抗性を打破する系統グループが見つかり、最初PVY^{ZE}と名付けられたが、後にPVY^Eとされた(KERLAN et al., 1999)。1980年代後半以降の分子生物学の急速な発展は、PVY系統の分類を可能にした。それらは生物学的性質を基にしたPVY系統グループとほとんど一致するが、一部例外も存在する。その後、前述の5系統に加えて、新たな2系統(PVY^{N^{NTN}}とPVY^{N^{Wi}})が追加された(SINGH et al., 2008)。PVY^{N^{NTN}}は、potato tuber necrotic ringspot disease (PTNRD)を起こす(BECZNER et al., 1984)。PVY^{N^{Wi}}(北米ではPVY^{N^O}と呼ばれる)は、最初PVY^Nと病原性が異なることが報告され(CHRZANOWSKA, 1991)、その後、血清型が異なることが報告された。PVY^{N^{NTN}}およびPVY^{N^{Wi}}は、タバコに葉脈えそ症状を起こすことから、PVY^N系統グループの下位に属する系統として分類されている(SINGH et al., 2008)。これらは最近30年の間に出現した系統であり、現在は世界各地に分布している。

本邦におけるジャガイモのウイルス病は、1930年代後半より連鎖性モザイク病として報告された。1950年代に病原ウイルスとしてPVYが同定され、病徴の程度より普通系と弱系の2系統が報告された(平井ら, 1955)。1960年代よりタバコでのPVYの研究が発展し、海外で発生するPVY系統との比較により普通系統(PVY-O)が報告された。その後、海外の系統とはタバコでの病徴が異なる黄斑えそ系統(PVY-YSS, PVY-A1)、1970年代には海外でのPVY^Nに相当するえそ系統(PVY-T)の発生が報告された(都丸, 1983)。タバコで発生したPVYの伝染源としては、タバコ圃場に隣接して栽培されていたジャガイモであることが確認された。

1980年から90年にかけて北海道のジャガイモ圃場ではPVYの発生が増加し、検出される系統としては普通系統に比べてえそ系統の割合が高かった(大島ら, 1990; 佐藤, 2001)。その後、普通系統およびえそ系統の複数のジャガイモ品種での病徴が調査され、ウイルス系統と品種の組合せによって病徴が異なることが報告された(堀尾, 1993; 佐藤, 2001)。1990年代に入り、海外でのPVY^{N^{NTN}}によるPTNRDと類似した症状を示す塊

茎が長崎県において発見され、塊茎えそ病と名付けられた(平石ら, 1998; OHSHIMA et al., 2000)。本病は、その後、国内の他のジャガイモ産地での発生が確認されている(OGAWA et al., 2008; 2012)。

2 タバコに発生するPVY系統

タバコより分離されたPVY分離株は、タバコでのえそ症状の有無を基に3系統に分けられた(GOODING and TOLIN, 1973)。M^SN^R系統(MsNrあるいはMNと呼ばれることもある)の分離株は、ネコブセンチュウに対する抵抗性遺伝子Rkを持つタバコにのみえそ症状を起こす。対照的にM^SM^R系統はRkと関係なしにモザイク症状を、N^SN^R系統はえそ症状を起こす。Rkとの反応によって定義されたタバコでの3系統の分離株については、ジャガイモのN遺伝子への反応に関する情報が少ないため、タバコとジャガイモそれぞれのPVY系統の関係性については判然としていない(SINGH et al., 2008)。

本邦のタバコに発生するPVYによる病害は、1950年代にモザイク病(比留木・日高, 1956)と黄斑えそ病(都丸・日高, 1953)が報告された。PVYの系統としては、普通系統、黄斑えそ系統(都丸・宇田川, 1968)およびえそ系統(PVY-T)(都丸, 1983)がある。これらの3系統の中でえそ系統は、1980年代に全国各地のタバコ産地に発生が拡大し、大きな被害を発生させた。

II PVYの生物学的な分類

SINGH et al. (2008)により提言された系統分類では、表-1に示す7系統、PVY^C, PVY^O, PVY^N, PVY^{N^{NTN}}, PVY^{N^{Wi}}, PVY^ZおよびPVY^Eがある。系統の上位には系統グループがあり、PVY^N, PVY^{N^{NTN}}およびPVY^{N^{Wi}}によりPVY^N系統グループが構成される。PVY^N系統グループ以外の系統グループは、単一の系統により構成される。ここでは各系統のジャガイモとタバコでの生物学的性質を基にした分類について記す。

生物学的性質の調査として、分離株を前述の過敏反応型抵抗性N遺伝子(Ny, Nc, Nz)を持つジャガイモ品種(以下、判別品種)とタバコ(品種‘Xanthi nc’など)に接種し、HRと葉脈えそ症状の有無について調査する(SINGH et al., 2008)。判別品種においてHRを起こした場合は、表-1に示すようにN遺伝子の種類によって、PVY^C, PVY^OおよびPVY^Zに分類される。一方、判別品種にHRを起こさない場合にはPVY^EまたはPVY^Nのいずれかと考えられるので、タバコでの病徴によって分類する。タバコ感染時にPVY^Nは葉脈えそ症状を起こすが、PVY^EはPVY^O, PVY^CおよびPVY^Zと同様に葉脈えそ症状を起こさないので両者を区別できる。

表-1 ジャガイモ Y ウイルスの系統グループおよび系統の生物学的性質^{a)}

系統グループ名	系統名	ジャガイモ判別品種での反応 ^{b)}			タバコ での症状	ジャガイモ塊茎での症状 ^{c)}
		King Edward	Pentland Crown あるいは Desiree	Pentland Ivory あるいは Maris Bard		
PVY ^C	PVY ^C	過敏反応	感受性	過敏反応	—	—
PVY ^O	PVY ^O	感受性	過敏反応	過敏反応	—	—
PVY ^N	PVY ^N	感受性	感受性	感受性	葉脈えそ	—
PVY ^N	PVY ^{NTN}	?	?	?	葉脈えそ	塊茎えそ
PVY ^N	PVY ^{N-Wi}	?	?	?	葉脈えそ	一部の分離株で塊茎えそ
PVY ^Z	PVY ^Z	感受性	感受性	過敏反応	—	?
PVY ^E	PVY ^E	感受性	感受性	感受性	—	?

a) PVY^C, PVY^O, PVY^N, PVY^{NTN} および PVY^{N-Wi} は SINGH et al. (2008) または PICHE et al. (2004), PVY^Z は KERLAN et al. (2011), PVY^E は GALVINO-COSTA et al. (2012) による。

b) 感受性とはえそ症状を伴わない全身感染を示す。?, 系統分類に利用するにはデータが不足している。各判別品種の抵抗性遺伝子 King Edward, *Nc : ny : nz*; Pentland Crown あるいは Desiree, *nc : Ny : nz*; Pentland Ivory あるいは Maris Bard, *Nc : Ny : Nz*。

c) ?, 系統分類に利用するにはデータが不足している。—, えそを起こさない。

PVY^{NTN} および PVY^{N-Wi} は、タバコでは PVY^N と同様に葉脈えそ症状を起こすので PVY^N とともに PVY^N 系統グループの下位に分類される。これら 2 系統の判別品種での HR の有無については、調査された分離株数が少ないことから系統分類に利用するにはデータが不足している (SINGH et al., 2008; KERLAN et al., 2011)。一方、ジャガイモの感受性品種に塊茎えそ症状を起こす性質の有無により、PVY^N と PVY^{NTN} が区別される (SINGH et al., 2008)。PVY^{N-Wi} 分離株の一部については、塊茎えそ病を起こす (PICHE et al., 2004)。また最近、PVY^Z と PVY^E の両系統の分離株が塊茎えそ病を起こすことが報告された (KERLAN et al., 2011; GALVINO-COSTA et al., 2012)。PVY^Z および PVY^E での塊茎えそ症状を起こす性質については、各報告における供試分離株数が少ないため、これら 2 系統の分類に利用するにはデータが不足している (KERLAN et al., 2011)。

本邦のジャガイモとタバコでは前述の普通系統、えそ系統、黄斑えそ系統および塊茎えそ系統の 4 系統が発生している。各系統はタバコでの病徴が異なり、普通系統は主にモザイク症状、えそ系統および塊茎えそ系統は葉脈えそ症状、黄斑えそ系統は黄色斑点症状またはえそ症状を起こす。普通系統、えそ系統および塊茎えそ系統は、タバコやその他の植物での病徴を基にした生物学的性質より、それぞれ海外での PVY^O, PVY^N および PVY^{NTN} に相応すると考えられる。黄斑えそ系統については、タバコ以外の植物での病徴は普通系統と同じであり、系統間の干渉作用では普通系統とは干渉作用が認められたが、えそ系統とは認められなかった (宇田川, 1993)。このことから黄斑えそ系統については、普通系統に近縁

であると考えられるが、モノクローナル抗体を用いた血清学的性質や分子系統学的な調査が行われていないので海外系統および本邦の他系統との関係は不明である。ジャガイモ茎葉での病徴は、ウイルス系統とジャガイモの品種の組合せによって異なる (堀尾ら, 1993; 佐藤, 2001)。塊茎えそ病については、本邦のジャガイモ品種間で発病程度や病徴の現れ方に違いがあり、塊茎表面または内部に多様なえそ症状を起こす (仲川ら, 2000)。以上のように本邦の系統については、タバコや国内のジャガイモ品種での病徴調査は行われているが、前述の海外の判別品種での HR の有無については調査されていない。また、国内のどのジャガイモ品種が、*N* 遺伝子を持つかは不明である。

III PVY の血清学的な分類

生物学的性質による分類と併せてポリクローナル抗体やモノクローナル抗体を利用した血清学的手法によって PVY の検出が行われるようになった (GUGERLI and FRIES, 1983; 大島ら, 1990)。現在は複数の系統について特異的に反応するモノクローナル抗体が開発され、酵素結合抗体法 (ELISA) を利用した検出キットとして販売されている。系統判別では Agdia 社 (アメリカ) より販売されている 3 種のモノクローナル抗体を利用した報告が多い (表-2)。モノクローナル抗体 4C3 は PVY 全系統に、1F5 は PVY^N および PVY^{NTN} に、Mab2 は PVY^O, PVY^C および PVY^{N-Wi} にそれぞれ特異的に反応することから、栽培圃場から採集した試料の系統判別に利用されている (GRAY et al., 2010)。血清学的に分類される分離株は、生物学的性質による分類とはほぼ一致するが、PVY^{N-Wi} や

表-2 ジャガイモ Y ウイルスの系統グループおよび系統とそれらの血清学的性質とゲノム構造^{a)}

系統グループ名	系統名	モノクローナルでの反応 ^{b)}			ゲノム構造
		4C3	MAb2	1F5	
PVY ^C	PVY ^C	+	+	—	非組換え体
PVY ^O	PVY ^O	+	+	— (+) ^{c)}	非組換え体
PVY ^N	PVY ^N	+	—	+	非組換え体 (一部組換え体)
PVY ^N	PVY ^{NTN}	+	—	+	非組換え体・組換え体
PVY ^N	PVY ^{N-Wi}	+	+	—	組換え体
PVY ^Z	PVY ^Z	?	?	?	組換え体
PVY ^E	PVY ^E	?	?	?	組換え体

a) PVY^C, PVY^O, PVY^N, PVY^{NTN} および PVY^{N-Wi} は, PICHE et al. (2004) または OGAWA et al. (2008, 2012), PVY^Z は KERLAN et al. (2011), PVY^E は GALVINO-COSTA et al. (2012) による.

b) Agdia 社より販売されているモノクローナル抗体; 4C3, PVY 全系統と反応; MAb2, PVY^O および PVY^C 系統グループと反応; 1F5, PVY^N, PVY^Z および PVY^E 系統グループと反応. ?, 系統分類に利用するには, データが不足している.

c) 1F5 と反応する PVY^O は, PVY^O-O5 グループとして PVY^O と区別される (SINGH et al. 2008; GRAY et al. 2010).

PVY^O の O5 グループの分離株のように一致しない系統や分離株も存在する (PICHE et al., 2004; GRAY et al., 2010)。

PVY^{N-Wi} の分離株は, タバコ感染時に PVY^N の性質である葉脈えそ症状を起こすが, 血清学的にはタバコに葉脈えそ症状を起こさない PVY^O の性質を有している。これらの生物学的性質と血清学的性質の不一致は, 後述するウイルスのゲノム構造に起因している (GLAIS et al., 2002)。O5 グループ分離株は, 生物学的性質, 分子系統分類, モノクローナル抗体 MAb2 への反応より, PVY^O に分類されるが, PVY^N に特異的な 1F5 と反応する性質を持つことから一つのグループに分けられる (KARASEV et al., 2010)。PVY^Z と PVY^E の血清学的性質に関する報告は少ないが, 最近両系統の分離株が PVY^N に特異的なモノクローナル抗体 1F5 と反応することが報告された (KERLAN et al., 2011; GALVINO-COSTA et al., 2012)。対照的にフランスにおいて採集された PVY^Z 分離株は, PVY^O および PVY^C に対する抗体と反応したが, PVY^N に対する抗体とは反応しなかった (KERLAN et al., 1999)。PVY^Z および PVY^E については, 調査された分離株数が少ないことから, 血清学的性質に関するデータの蓄積が必要であると思われる。

本邦では黄斑えそ系統 (PVY-A1) に対して作製された抗血清を用いて, PVY^O または PVY^N に対する反応が調査され, 黄斑えそ系統と両系統間で血清学的に関係があることが確認された (都丸, 1983)。ポリクローナル抗体では系統識別は不可能であったが, その後, PVY^O

または PVY^N それぞれに対して特異的に反応するモノクローナル抗体が開発され, 両系統の分離株を識別することが可能となった (大島ら, 1990)。本邦の PVY^{NTN} 分離株について, 前述の系統識別が可能なモノクローナル抗体との反応を調査した結果, 供試分離株は海外での報告と同様に PVY^N に特異的な抗体と反応した (OHSHIMA et al., 2000)。

IV 分子系統による分類

1 分子系統樹

PVY については, 1980 年代の後半よりゲノムの外被タンパク質 (CP) などの一部の遺伝子について塩基配列の解析が行われるようになった (SHUKLA et al., 1988; 大島ら, 1991)。その後, RT-PCR 制限酵素断片長多型 (RT-PCR-RFLP) (GLAIS et al., 2002) やゲノムの一部領域 (Van der VLUGT et al., 1993; OHSHIMA et al., 2000) あるいは全塩基配列データ (LORENZEN et al., 2006) を用いて分子系統関係が解析されている。生物学的性質が異なる PVY^O, PVY^N, PVY^C, PVY^{NTN} および PVY^{N-Wi} の各系統が分子系統樹においても個々のグループとして分けられ, 生物学的性質が分子系統学的解析結果にも反映されていた。その後, 単なる生物学的性質により分類される系統のグループだけでなく, 分離株の採集された地域によるグループも示されるようになった。

ゲノム構造解析と分子系統解析が同時に行われるようになると, PVY^{NTN} や PVY^{N-Wi} 分離株のように PVY^O と PVY^N 分離株の両方のゲノムを持つ組換え体のゲノム構

造が分子系統学的解析結果と一致することが示された (LORENZEN et al., 2006)。本邦においては、PVY⁰、PVY^N および PVY^{NTN} 分離株 (大島ら, 1991; OHSHIMA et al., 2000) の CP タンパク質遺伝子の塩基配列が解析された。その後、本邦ならびに海外の分離株の全ゲノムの塩基配列データを用いた分子系統解析が行われた (OGAWA et al., 2012)。本邦の PVY⁰ 分離株は、海外の PVY⁰ 分離株と一緒に、複数の小グループにより構成される大きなグループを形成し、PVY^C または PVY^N 分離株によるグループとは区別された (図-1) (詳細は本章, 3 各地域の集団遺伝構造に記載)。本邦産の PVY^N および PVY^{NTN} 分離株は、海外の PVY^N 系統グループの分離株と一緒に PVY⁰ および PVY^C とは区別される 1 グループを形成し、そのグループは 2 グループにより構成されていた。

2 組換え

ウイルスゲノムの組換え現象は、病原性の変化などのウイルスの生物学的性質を変化させる決定要素の一つであると考えられている。これまで複数の PVY 分離株のゲノム構造解析結果より、PVY のゲノム内に 1 から数箇所の組換え部位を有する組換え体が存在することが報告されている (OGAWA et al., 2008; 2012)。

PVY の組換え体の多くは PVY^{NTN} および PVY^{N-Wi} の分離株であり、PVY⁰ と PVY^N 分離株のゲノムを親型に持つが、PVY^N 系統分離株間のゲノムの組換えも認められている。複数の組換え体のゲノム構造を比較した結果、組換えパターンの多様性はある程度限られており、組換えパターンの一部は複数の分離株間で共通している。PVY^{NTN} 分離株ゲノムの組換えパターンとしては、図-2 に示すようにゲノム内に 3 から 4 箇所の組換え部位を持つ場合が多いが、北米や本邦の PVY^{NTN} 分離株の一部ではゲノム内に組換え部位が認められない非組換え体が存在する (OGAWA et al., 2008; 2012)。PVY^{NTN} の組換え構造を持つ分離株は、最初にヨーロッパにおいて、非組換え体は北米において、それぞれ報告された。その後両者を区別するために、組換え体の分離株をヨーロッパ型 (European type) の PVY^{NTN} という意味で Eu-PVY^{NTN} あるいは PVY^{EU-NTN}、非組換え体の分離株を北米型 (North American type) という意味で NA-PVY^{NTN} あるいは PVY^{NA-NTN} と呼ぶ場合がある (SINGH et al., 2008)。

一方、PVY^{N-Wi} 分離株ではゲノム内に 1 から 3 箇所の組換え部位を持つ場合が多く、その組換え部位のほとんどはヘルパー成分プロテアーゼ (HC-Pro) タンパク質と第 3 (P3) タンパク質遺伝子の境界付近に位置している (図-2)。本系統分離株のゲノムは、HC-Pro タンパク質遺伝子までは PVY^N、P3 タンパク質から 3' 非翻訳

領域 (UTR) までは PVY⁰ 分離株のゲノムを親型として持つため、PVY⁰ の CP タンパク質遺伝子を持つ本系統分離株は PVY⁰ の血清学的性質を持つ (GLAIS et al., 2002)。最近、生物学的性質より PVY^Z (KERLAN et al., 2011) および PVY^E (GALVINO-COSTA et al., 2012) と分類された分離株のゲノム構造が解析され、両系統の分離株がいずれも組換え体であることが報告されている。本邦の分離株のゲノム構造については、PVY^N 系統グループ (PVY^N および PVY^{NTN}) および PVY⁰ 分離株の全塩基配列データを用いて解析された (OGAWA et al., 2012)。本邦の PVY^N 系統グループ分離株では、PVY⁰ および PVY^N の配列を親型に持つ組換え体 (図-2) と非組換え体の両方が認められた。対照的に PVY⁰ 分離株については、すべて非組換え体であった。

3 各地域の集団遺伝構造

植物ウイルスの集団遺伝構造を研究することは、ウイルスと宿主間の相互作用やウイルスの地理学的な拡散を理解するうえで重要である (GIBBS and OHSHIMA 2010)。世界各地域からの PVY 分離株の集団遺伝構造を明らかにするために、ヨーロッパ、北米および本邦を含めたアジアの分離株集団について遺伝構造が比較された (OGAWA et al., 2012)。

PVY^N 系統グループ分離株の集団遺伝構造解析の結果、北米、ヨーロッパおよび本邦の集団には 2 サブ集団が存在していた (図-1)。一方、PVY⁰ 分離株集団についての解析の結果、北米集団には 4 サブ集団、ヨーロッパ集団には 2 サブ集団、本邦集団には 3 サブ集団が認められ、それらサブ集団の一部は分離された地域の分離株のみで構成されたことから、地域独特の集団であると考えられた。本邦の 3 サブ集団の中で 2 サブ集団は、本邦独特の集団であった。本邦の PVY 分離株の一部が、ヨーロッパおよび北米の分離株集団と異なる集団を形成していることが示されたように、集団遺伝構造解析によって同一の系統グループ内に地域性を示す集団が存在することが明らかとなっている。

V 本邦の PVY 系統分類についての提案

ここまで PVY の系統分類について、海外や本邦で使用されている系統や分離株の報告例を挙げ、最近の系統分類に関係する研究の動向などを説明してきた。近年、PVY ゲノムの全塩基配列の解析結果より、ゲノム構造が生物学的および血清学的性質による PVY 各系統の分類結果とおおむね一致することが示され、分子系統樹は PVY の系統分類を行ううえで重要な情報の一つとなっている。しかし、一部の分離株についてはゲノム構造と

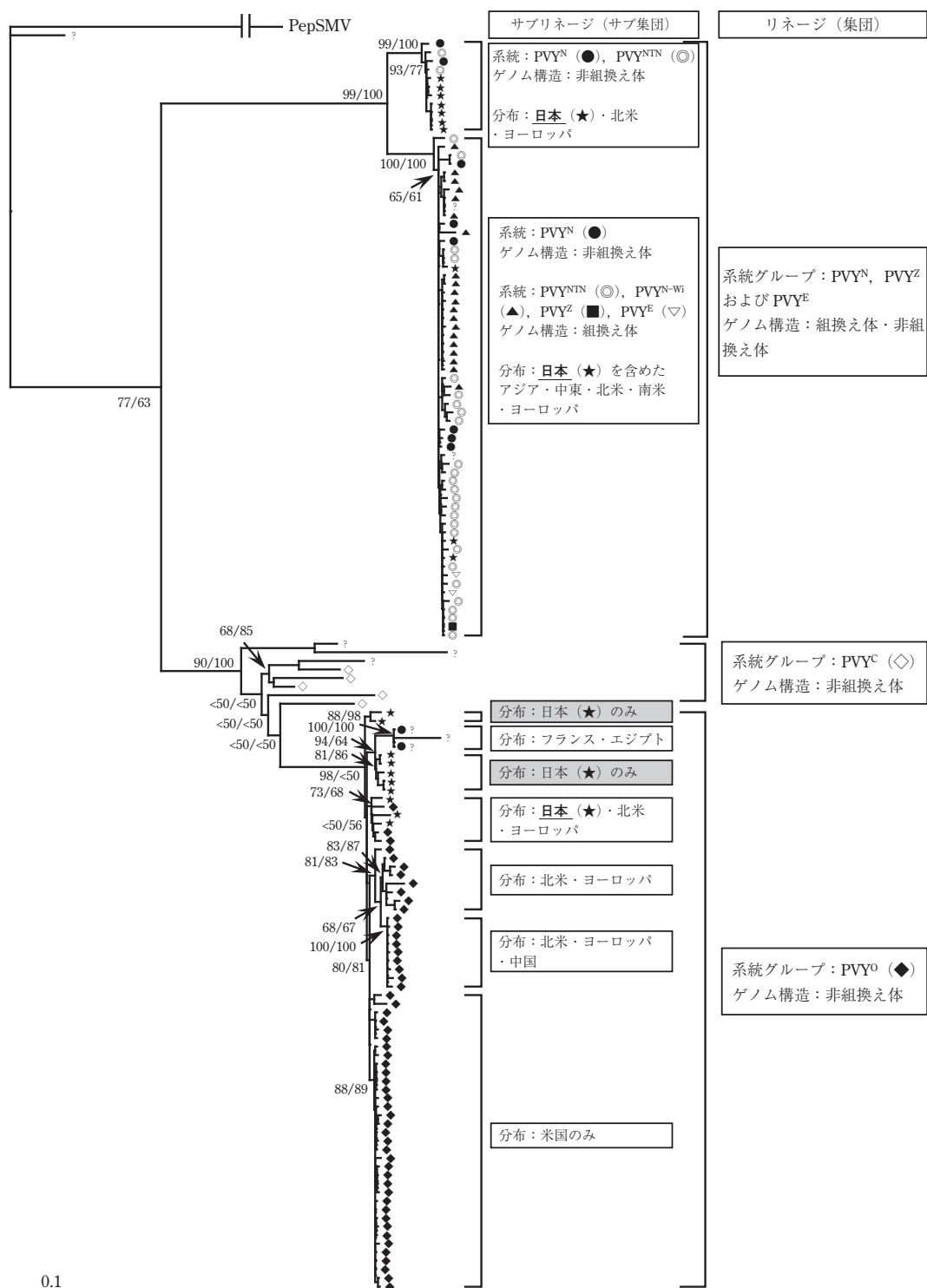


図-1 ジャガイモ Y ウイルスの P1 および HC-pro タンパク質遺伝子の一部領域を用いた分子系統樹
全ゲノムの中で塩基部位 700 ~ 2000 を用い、最尤法により作成した系統樹。
図中の数値はブートストラップ値 (/の左側の数値、最尤法; 右側、近隣結合法) を示す。
図中のシンボルは分離株を示す (?、系統が不明な分離株)。

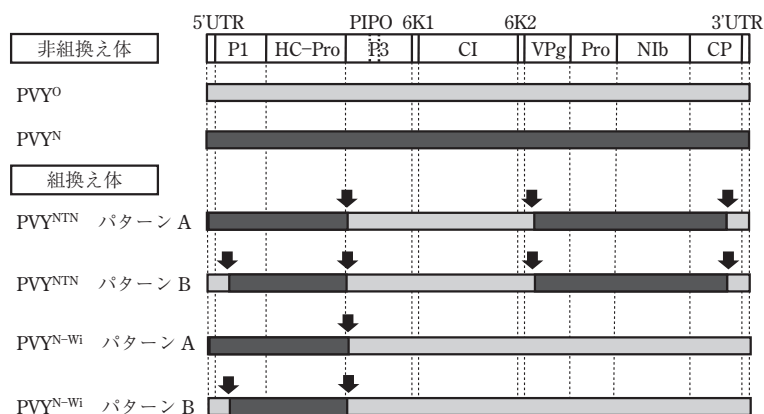


図-2 ゲノム内に組換え部位を持つ PVY^{NTN} および PVY^{N-Wi} 分離株のゲノム構造図
組換えパターンは上記以外に複数あるため、主なパターンのみを示す。
本邦で発生している PVY^{NTN} 分離株のゲノム構造は、パターン A である
(OGAWA et al., 2012)。

生物学的あるいは血清学的性質が一致しない場合があることから、現時点ではゲノム情報のみで系統分類を行うことは難しいと考えられる。最近の海外における系統分類については、表-1 および 2 に示した判別品種とタバコでの病徴、感受性品種における塊茎えそ症状の有無による生物学的性質の調査結果とウイルスゲノムの全塩基配列データによるゲノム構造解析結果を基に総合的に系統分類を行うことが提案されている (SINGH et al., 2008)。

これまで本邦での系統分類については、統一した定義がない状況にあった。そのため本邦における既発生系統については、海外での定義を考慮しつつ、整理する必要がある。

1 系統分類の定義について

栽培圃場より採取した試料は、異なるウイルス種 (眞岡, 2010) あるいは PVY の複数系統 (大島ら, 1990; 佐藤, 2001; GRAY et al., 2010) の分離株により混合感染している場合があるため、最初に PVY 感染の有無を ELISA などにより確認する必要がある。ELISA には日本植物防疫協会より販売されているポリクローナル抗体を利用できるが、前述の Agdia 社のモノクローナル抗体 (国内で購入可能) を用いて PVY^O と PVY^N を識別することにより、以後の分離株の単病斑分離に用いる局部病斑形成植物の選択が容易になる。PVY^O の単病斑分離には、感染時にえそ斑点症状を形成する *Chenopodium amaranticolor* を利用できるが、その他の系統では感染しないために使用できない。PVY^O 以外の系統の場合は、*Solanum demissum* A6 が用いられるが、国内のジャガイモでは '根系 59 号' (OHSHIMA et al., 2000; OGAWA et al., 2008; 2012) を利用できる。

単病斑分離後の分離株については、生物学的性質 (表-1)、血清学的性質およびゲノム構造 (表-2) を調査し、それらの結果を既報と比較して系統分類を行う。本邦において既発生の PVY^O, PVY^N, PVY^{NTN} の 3 系統については、タバコでの葉脈えそ症状およびジャガイモでの塊茎えそ症状の有無、血清学的性質調査、ゲノムの全塩基配列データを用いた組換え解析および分子系統解析結果を統合することによって系統分類が可能である。塊茎えそ症状の有無を調査するための品種については、海外では 'Yukon Gold' (GRAY et al., 2010) を利用する場合が多いが、本邦の品種では西南暖地の主要品種である 'ニシユタカ' の感受性が高いので、調査に利用できる (仲川ら, 2000)。

2 各系統の表記方法について

本邦に発生している PVY 系統は、普通系統、えそ系統および塊茎えそ系統と呼称されてきた。この中で「えそ系統」については、相当する海外系統の PVY^N が「tobacco veinal necrosis strain」と呼ばれていることを考慮すると、「タバコ葉脈えそ系統」としたほうが誤解を生みにくいと思われる。塊茎えそ系統については、海外ではゲノム構造の違いからヨーロッパ型と北米型と呼称される場合があるが、最近の北米地域の調査 (GRAY et al., 2010) ではヨーロッパ型の分離株が北米型よりも主流になっていることから、この地域名を用いた呼称は現実的ではない。本邦の塊茎えそ系統分離株においても両方のタイプが存在することから (OGAWA et al., 2012)、ゲノム構造を示す必要がある場合には地域名で呼称せず、塊茎えそ系統の組換え体型分離株あるいは非組換え体型

分離株と呼称するのが妥当と思われる。

これまで本邦のPVYに関する論文や資料における略号については、PVY-O、PVY-Nのようにハイフンの後に大文字で系統名が表記される場合が多かった。本邦における略号の表記法については、SINGH et al. (2008)による提案と同様に、普通系統、タバコ葉脈えそ系統、塊茎えそ系統の各系統を示すアルファベットをウイルス名の右側に上付け文字でそれぞれ、PVY^O、PVY^N、PVY^{NTN}とする表記法へと統一したほうがよい。

VI 今後の課題

これまで本邦のPVY分離株については、北海道や長崎県などのジャガイモ産地より採集した3系統の分離株を用いた調査が行われているが、全国のジャガイモ産地あるいはジャガイモ以外の作物で発生している分離株について、系統を分類した詳細な調査は行われていない。最近、北米地域では種ジャガイモを対象に、広範囲な地域から採集した分離株について系統別の発生状況が複数年に渡り調査された (GRAY et al., 2010)。ジャガイモやタバコなどの農作物において、本邦でのPVY系統別の発生分布調査を実施することは、広範囲な地域で利用可能なPVY抵抗性品種を育成する際に重要な情報となる。

本稿では、本邦のジャガイモおよびタバコに発生するPVYを中心に記述してきたが、SINGH et al. (2008)により定義された7系統の中で本邦未発生系統であるPVY^C、PVY^Z、PVY^EおよびPVY^{N-Wi}については、世界的な農作物の貿易状況より今後本邦に侵入する可能性を否定できない。PVY^{N-Wi}については、前述の系統分類の定義の中で記した方法によって同定が可能であるが、PVY^C、PVY^Z、PVY^Eについては、N遺伝子を持つ判別品種でのHRの有無を調査する必要がある。現時点では本邦において、海外の品種である判別品種の入手は困難な状況にある。

おわりに

ジャガイモの育種では、良食味や多収に加え、複数の病害虫に対して抵抗性を有することが新品種に求められており、1品種の育成に10年近くの期間を必要としている。PVYはジャガイモで経済的な被害を発生させるため、抵抗性品種育成の際の対象となる重要病害虫の一つとして考えられているが、抵抗性評価の際にはPVY^O、

PVY^Nの分離株が使用されており、近年本邦の広範囲なジャガイモ産地において発生が確認され、被害が増加しているPVY^{NTN}は対象ではなかった。これは、これまで育種分野と植物病理分野の研究者間の情報の共有化が不十分であったことが原因の一つと考えられるが、最近両分野の研究者が連携してPVY^{NTN}分離株とジャガイモの抵抗性遺伝子との関係を解析する試みが行われている。本稿が異分野の研究者間の連携を推進する際の一助となれば幸いである。

引用文献

- 1) BECZNER, L. et al. (1984): *Potato Res.* **27**: 339 ~ 352.
- 2) CHRZANOWSKA, M. (1991): *Potato Res.* **34**: 179 ~ 182.
- 3) GALVINO-COSTA, S. B. F. et al. (2012): *Plant Pathol.* **61**: 388 ~ 398.
- 4) GIBBS, A. J. and K. OHSHIMA (2010): *Annual Review of Phytopathology* **48**: 205 ~ 223.
- 5) GLAIS, L. et al. (2002): *Arch. Virol.* **147**: 363 ~ 378.
- 6) GOODING, G. V. and S. A. TOLIN (1973): *Plant Dis. Rep.* **57**: 200 ~ 204.
- 7) GRAY, S. M. et al. (2010): *Plant Dis.* **94**: 1384 ~ 1397.
- 8) GUGERLI, P. and P. FRIES (1983): *J. gen. virol.* **64**: 2471 ~ 2477.
- 9) 平石千賀子ら (1998): 九州病害虫研究会報 **44**: 115 (講要).
- 10) 比留木忠治・日高 醇 (1956): 日本植物病理學會報 **21**: 125 (講要).
- 11) 堀尾英弘 (1993): 原色作物ウイルス病事典, 全国農村教育協会, 東京, p. 99 ~ 112.
- 12) 平井篤造ら (1955): 東北農業試験場研究報告 **4**: 73 ~ 86.
- 13) JEFFRIES, C. et al. (2006): *Handbook of potato production*, Haworth's Food Product Press, Binghamton, NY, p. 387 ~ 448.
- 14) JONES, R. A. C. (1990): *Ann. Appl. Biol.* **117**: 93 ~ 105.
- 15) KARASEV, A. V. et al. (2010): *Am. J. Pot. Res.* **87**: 1 ~ 9.
- 16) KERLAN, C. et al. (1999): *J. Phytopathol.* **147**: 643 ~ 651.
- 17) ——— et al. (2011): *Phytopathology* **101**: 1052 ~ 1060.
- 18) KING, A. M. Q. et al. (2012): *Virus Taxonomy, Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. Elsevier Academic Press, San Diego, 1327 pp.
- 19) LORENZEN, J. H. et al. (2006): *Arch. Virol.* **151**: 1055 ~ 1074.
- 20) 眞岡哲夫 (2010): 北日本病虫研報 **61**: 66 ~ 70.
- 21) 仲川晃生ら (2000): 九州病害虫研究会報 **46**: 31 ~ 36.
- 22) OGAWA, T. et al. (2008): *Virus Res.* **131**: 199 ~ 212.
- 23) ——— et al. (2012): *J. Phytopath.* **160**: 661 ~ 673.
- 24) 大島一里ら (1990): 日植病報 **56**: 508 ~ 514.
- 25) ———ら (1991): 同上 **57**: 615 ~ 622.
- 26) OHSHIMA, K. et al. (2000): *Plant Dis.* **84**: 1109 ~ 1115.
- 27) PICHE, L. M. et al. (2004): *Phytopathology* **94**: 1368 ~ 1375.
- 28) 佐藤仁敏 (2001): 種苗管理センター調査研究報告 **4**: 1 ~ 81.
- 29) SHUKLA, D. D. et al. (1988): *Arch. Virol.* **102**: 207 ~ 219.
- 30) SINGH, R. P. et al. (2008): *ibid.* **153**: 1 ~ 13.
- 31) SMITH, K. M. (1931): *Nature* **127**: 702.
- 32) 都丸敬一 (1983): 盛岡たばこ試験場報告 **17**: 87 ~ 96.
- 33) ———・日高 醇 (1953): 日本植物病理學會報 **18**: 78 (講要).
- 34) ———・宇田川 晃 (1968): 日植病報 **34**: 77 ~ 84.
- 35) 宇田川 晃 (1993): 神奈川県農業総合研究所研究報告 **135**: 1 ~ 86.
- 36) Van der VLUGT, R. A. A. et al. (1993): *Arch. Virol.* **131**: 361 ~ 375.