

奄美大島におけるトケイソウ東アジアウイルス

鹿児島大学農学部食料生命科学科植物病理学研究室 千秋^{ちあき} 祐也^{ゆうや}*・岩井^{いわい} 久^{ひさし}

はじめに

パッションフルーツ（クダモノトケイソウ；*Passiflora edulis* Sims）は、ブラジル原産のトケイソウ科トケイソウ属の一種であり、蔓性で、多年生の常緑果樹である。果実の色により、紫系（*P. edulis*）と黄色系（*P. edulis* f. *flavicarpa*）に分類され、前者は甘みが強いため生食用としての需要が高く、後者は酸味が強く、果汁が多いことから、主に加工原料として利用されている。日本での栽培は、1920年代に鹿児島県指宿市へ渡来した *P. edulis* が最初とされ、その後1950年代後半から栽培の中心が南西諸島に移動し、商業的には1980年代以降、鹿児島県奄美大島や、沖縄本島で交配種（*P. edulis* × *P. edulis* f. *flavicarpa*）の栽培が盛んになった（Iwai et al., 1996）。現在では、上記の地域に加え、東京都小笠原諸島でも商業栽培が行われているほか、加温ハウスの普及により本州各地においても栽培されている。また、パッションフルーツは繁殖力が高く、春から初夏にかけて蔓を旺盛に伸ばすことから、近年の省エネルギー政策の一環として、一般家庭や公共機関における、“緑のカーテン”としての利用も期待されている。

パッションフルーツウッディネス病は、葉の萎縮症状やモザイク症状に加え、果実に奇形や木質化を引き起こすことから、パッションフルーツ栽培において大きな問題となる病気である。奄美大島においてこの病気は、1986年の初発生以降、断続的に確認されている。本病の原因病原体は、Potyvirus科Potyvirus属のトケイソウ東アジアウイルス（*East Asian Passiflora virus*；EAPV）である。奄美大島のEAPVについては、本誌にて、岩井らにより一度報告されているが（岩井・尾松，2002）、その後の継続的な研究により、新たな知見も得られたことから、改めて、現在の奄美大島におけるEAPVの発生生態について報告する。

I 奄美大島のパッションフルーツ栽培とEAPVの歴史

奄美大島においてパッションフルーツの商業栽培は、1958年に始まり、本島での平成25年の栽培面積は21 ha、農業産出額は約1億5千7百万円となっている（鹿児島県大島支庁，2016）。本島の果樹栽培は、タンカンやボンカンといったカンキツ類が中心であるが、パッションフルーツもそれらに次いで生産されている重要な品物である。特に奄美市において、パッションフルーツは重点品目に設定されており、作付けが推進されている。

1986年、奄美大島南部の瀬戸内町で栽培されていたパッションフルーツの交配種に、葉の萎縮やモザイク、ならびに果実に奇形や木質化が認められた（Iwai et al., 1996）。電子顕微鏡での観察により、長さ約790 nmのひも状ウイルスが検出された。血清学的診断の結果、本ウイルスは当時オーストラリアで発生していた *Passion fruit woodiness virus* (PWV) であることが示唆された。その後、奄美大島株の全塩基配列を決定し、相同性解析および系統学的解析を行ったところ、PWVと同じ *bean common mosaic virus* サブグループに属するものの、PWVとは異なる新たな種であることが明らかとなり、本ウイルスを *East Asian Passiflora virus* と再命名した（Iwai et al., 2006 a, b）。

上記の通り、EAPVは1986年に、奄美大島の瀬戸内町で確認された後、1992年には、瀬戸内町、宇検村、住用村（現在の奄美市住用町）の3町村に拡がり、1997年には奄美大島のほぼ全域へ拡がった（Iwai et al., 1997）。奄美大島全域のパッションフルーツ圃場へのウイルスのまん延を受け、1997年より、本島の東30 km 洋上の喜界島に、ELISA検定で無毒を確認した株を親株とした健全苗の隔離ハウスを作り、このハウスで栽培した植物を挿し木苗として農家に配布してきた（岩井・尾松，2002）。各農家の無毒苗への更新により、現在では奄美市住用町および宇検村湯湾を除き、EAPVは存在しておらず、一時期のような、本島全域における被害は認められていない。

II 現在の発生状況

上記の通り、EAPVは現在、奄美市住用町および宇検

East Asian Passiflora Virus in Amami Oshima Island. By Yuya CHIAKI and Hisashi IWAI

(キーワード: *East Asian Passiflora virus*, 集団遺伝学, 分子進化, パッションフルーツ, 奄美大島)

*現所属: 国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構 中央農業研究センター 病害研究領域

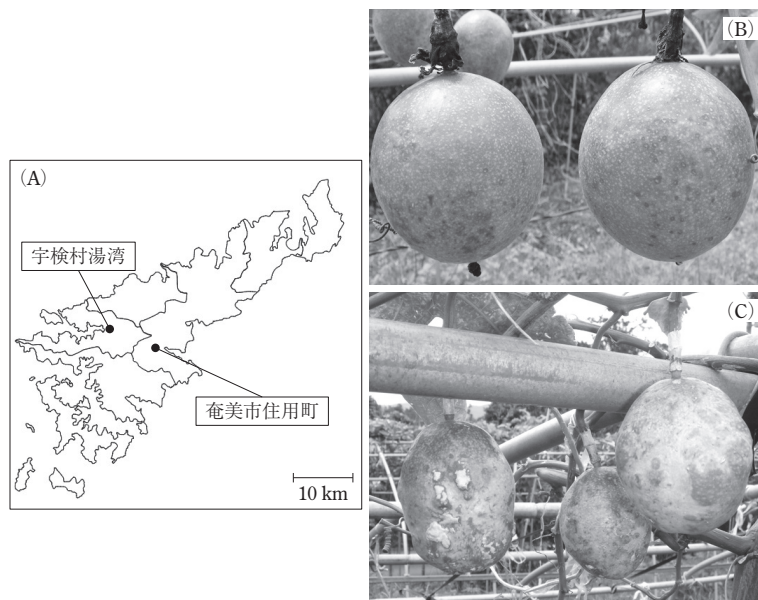


図-1 現在のEAPVの発地域と、各地域の病徴

- (A) 現在のEAPVの発地域。
 (B) 奄美市住用町の病徴。
 (C) 宇検村湯湾の病徴。

村湯湾でのみ発生が確認されている。この原因として、これら2地域では現在でも、苗の自家採取を行っており、健全苗への更新を行っていない農家があることから、EAPVが圃場内で循環し続けていると考えられる。

また、EAPVの発生当初は、本島全域において病徴の違いは認められなかったが、興味深いことに、現在、上記2地域における病徴が大きく異なっている。宇検村湯湾における病徴は、発生当初と変わらず、植物体に葉の萎縮症状およびモザイク症状が認められ、果実にも奇形や木質化が認められる。一方、奄美市住用町における病徴は近年変化しており、現在では、縮葉症状およびモザイクが軽微であり、果実の奇形や木質化は認められない(図-1)。

III EAPVの性状と集団遺伝学的解析

1 EAPVの性状

EAPVはPotyvirus科Potyvirus属の一本鎖(+)RNAウイルスであり、アブラムシにより非永続的に伝搬される。ウイルスゲノムは約10 kbであり、大きなポリプロテインを一つコードしている。このポリプロテインを、ウイルス自身がコードするプロテアーゼで切断することで、合計10個の成熟タンパク質を生成する。

これまでにEAPVは、奄美大島が発生起源であるAO

系統(劇症型)と、鹿児島県指宿市が起源のIB系統(軽症型)に分類されている。しかしながら、現在の野外では、IB系統が認められなくなっている(FUKUMOTO et al., 2012)。

これまでに、EAPVの伝搬様式については、接触伝染、剪定はさみによる伝染、土壌伝染、およびアブラムシ伝染について調べられた(OMATSU et al., 2004; 尾松ら, 2004)。このうち、接触伝染、剪定はさみによる伝染、および土壌伝染は認められなかった。一方、アブラムシ伝染試験においては、ノゲシフクレアブラムシ、モモアカアブラムシおよびワタアブラムシで、ウイルスの伝搬が認められた。なお、ノゲシフクレアブラムシ(*Hyperomyzus carduellinus*)は、以前、尾松ら(OMATSU et al., 2004)が、チシャミドリアブラムシ(*Hyperomyzus lactucae*)と表記していた種を含むとする意見(瀬戸口, 私信)があるので、ここでは前者を採用する。野外において、EAPVのアブラムシによる伝搬は、主にノゲシフクレアブラムシの有翅虫の飛び込みによる、日和見的な探り吸汁によって起こると考えられていることから(岩井・尾松, 2002)、防除には目の細かい防虫ネットを張るなどして、アブラムシの飛び込みを防ぐことや、栽培園内・周辺の発生源たるノゲシ類を除草することも、効果があると考えられる。また、複数種のアブラムシが伝

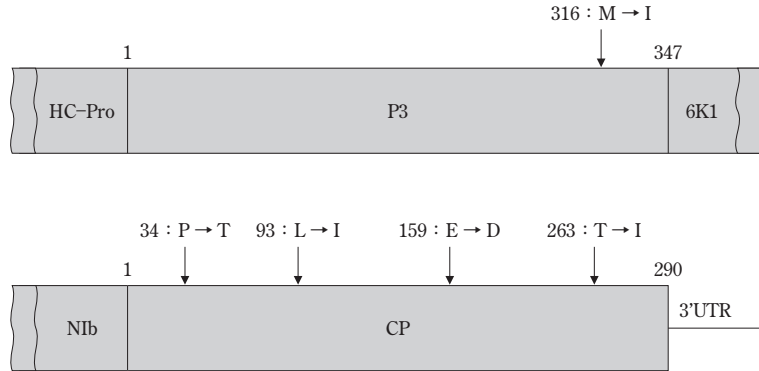


図-2 住用集団の非同義置換挿入位置
2010年のアミノ酸→2014年のアミノ酸.

表-1 奄美大島におけるEAPVの遺伝的分化と遺伝子流動解析

遺伝子	採取地域とサンプル数	遺伝的分化のパラメータ			遺伝子流動解析
		Ks^* (P -value)	Z (P -value)	Snn (P -value)	Fst
Polyprotein	湯湾 (n = 9) vs 住用 (n = 9)	3.23016 (0.0000 [†])	35.61111 (0.0000 [†])	1.00000 (0.0000 [†])	0.61289
CP	湯湾 (n = 15) vs 住用 (n = 16)	1.21909 (0.0000 [†])	130.20608 (0.0000 [†])	0.95699 (0.0000 [†])	0.62098

[†] $P < 0.001$.

CHIAKI et al. (2016) から作成.

搬にかかわることから、農薬による防除を行う際は、いくつかの薬剤をローテーション散布するのが効果的であろう。

2 奄美大島におけるEAPV集団の進化様式

現在、奄美大島に存在しているEAPVは、AO系統湯湾集団と住用集団である。筆者らは、パッションフルーツにおける病徴の違いの原因を調べるために、2014年に両地域よりウイルス株を採取し、塩基配列を決定した後、集団遺伝学的手法を用いて両地域におけるEAPV集団の遺伝構造の変化を解析した (CHIAKI et al., 2016)。

まず、両集団のポリプロテイン領域の塩基配列を、それぞれの2010年以前の塩基配列と比較した。その結果湯湾集団の塩基配列に特徴的な変化は確認できなかったが、住用集団にはP3遺伝子に1箇所、CP遺伝子に4箇所の特徴的な非同義置換が一樣に認められた (図-2)。つまり、2010～14年の間に、何らかの要因により、住用集団内の優勢種が変化したと考えられる。また、この5箇所の変異が認められるゲノム位置は、病原性、ウイルスの蓄積量、細胞間移行などにかかわる領域であることから、この5箇所の非同義置換が、病徴が軽微になっていることに関係しているかもしれない。

また、両集団の遺伝的分化と、両集団間での交流が

あるのかも調べた (表-1)。遺伝的分化を解析する指標として、HUDSON (2000) が示した三つの統計学的解析法 (K^* , Z , Snn) を用いた。これらの値が有意となれば、両集団が遺伝的に分化していることを示す。検定の結果、両集団間でこれらの値が有意となり、湯湾集団と住用集団が遺伝的に分化した集団であることが示された。また、遺伝的な交流は Fst 値を求めることで推定した。 Fst 値が集団間で0.33以上であれば交流がないことを示し、0.33未満であれば交流があることを示す。湯湾集団と住用集団間の Fst 値は0.33以上となり、遺伝的な交流がないことが示された。これらの理由については以下の2点が考えられる。1点目は、これら2地域では、現在でもパッションフルーツ農家が、クローン苗の自家更新をしており、感染苗が他地域へ流出しないために、両地域のウイルスに交流がないと考えられる。2点目は、これら2地域は、標高約400mの山々で隔てられており、自然界のベクターであるアブラムシ (ノゲシフクレアブラムシ) の往来がないことも影響していると考えられる。これらと宿主の管理法など他の要因が複合的に影響して、二つの集団はそれぞれの地域内で独立的に進化してきたと考えられる。

IV 防 除 対 策

1980年代から2000年代にかけ、奄美大島のパッションフルーツ栽培に大きな影響を与えたEAPVも、パッションフルーツ農家の苗の一斉更新や、アブラムシの侵入を防ぐなど、管理を徹底した温室内での栽培への切り替えにより、現在では、本島全域への拡がりは確認されていない。今後もこの状態を維持するうえで最も重要なことは、岩井・尾松(2002)が述べているように、EAPV感染苗を誤って圃場に入れないことである。ひとたびEAPV感染苗が圃場に入れば、土着のアブラムシによって、一気に圃場全体に拡がり、さらに同じ地域の他圃場へも拡がる可能性がある。特に、前述した住用集団は、果実だけではなく、葉の病徴も非常に軽微であり、感染樹かどうかの判断も難しいことから、注意が必要である。筆者らの解析結果から、住用集団のほうが、湯湾集団に比べ、非同義置換を含む変異が挿入されやすい状態であることが確認されている(Chiaki et al., 2016)。つまり、現在病原性が弱い状態である住用集団も、他地域への流出により、維持される環境が変われば、再び強毒性に変化する可能性もある。よって、感染苗を導入しないこと、および流出させないことが、今後、奄美大島、ひいては日本全国のパッションフルーツ栽培地で、再びEAPVによる被害がまん延しないために、最も重要なことである。

お わ り に

現在、奄美大島において、EAPVの発生はごく限られた地域に限定されたものになっている。さらに、その両ウイルス集団は、互いに独立して進化してきた可能性を示した。その中でも、住用集団は、感染したパッション

フルーツに軽微な病徴を示すことから、将来的に弱毒株として植物ワクチンの素材にできる可能性もある。現在、これら2集団は遺伝的には分化していると考えられるが、集団間の相同性は高く、さらに、各集団内は、非常に単純な遺伝構造となっている(多様性が低い)ことから、一度植物ワクチンなどの防除技術を確立すれば、どちらの集団にも効果があるのではないかと考えられる。このように、得られた知見は、単にウイルスの性状や進化を解明するだけではなく、防除の面においても重要かつ有用なものであると考えている。

現在でも海外では、PWVや*Cowpea aphid-borne mosaic virus*をはじめとし、数多くのウイルスが、パッションフルーツに感染し、その生産を妨げている。また、当研究室では2014年に、沖縄県のパッションフルーツより、EAPVとは異なる新規の*Potyvirus*属ウイルスを検出した(Riskaら, 2016)。EAPVが台湾から渡来した感染苗に由来すると考えられているように(岩井・尾松, 2002)、今後、新たなウイルスの侵入・拡散を防ぐためには、感染苗の流通について、より慎重な対応が必要であると考えられる。

引 用 文 献

- 1) CHIAKI, Y. et al. (2016): *Eur. J. Plant Pathol.* **144**: 109 ~ 120.
- 2) FUKUMOTO, T. et al. (2012): *Virus Genes* **44**: 141 ~ 148.
- 3) HUDSON, R. R. (2000): *Genetics* **155**: 2011 ~ 2014.
- 4) IWAI, H. et al. (1996): *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* **62**: 459 ~ 465.
- 5) ——— et al. (1997): *ibid.* **63**: 484.
- 6) 岩井 久・尾松直志 (2002): *植物防疫* **56**: 110 ~ 113.
- 7) IWAI, H. et al. (2006 a): *Arch. Virol.* **151**: 811 ~ 818.
- 8) ——— et al. (2006 b): *ibid.* **151**: 1457 ~ 1460.
- 9) 鹿児島県大島支庁 (2016): 平成27年度奄美群島の概況.
- 10) OMATSU, N. et al. (2004): *Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ.* **39**: 1 ~ 5.
- 11) 尾松直志ら (2004): 鹿児島県農業試験場研究報告 **32**: 41 ~ 54.
- 12) Riskaら (2016): *日植病報* **82**: 253 ~ 254.