ISSN　1344-1159
微生物遺伝資源利用マニュアル（46）（2024）
MAFF Microorganism Genetic Resources Manual No. 46 (2024)

植物ウイルスの特性とその利用（Ⅰ）

花 田　薫 ・ 一 木（植原）珠 樹 ・ 佐 藤　衛
遺伝資源研究センター　微生物資源ユニット

Characteristics of plant viruses and their uses (Ⅰ)

Kaoru Hanada, Tamaki Uehara-Ichiki and Mamoru Satou

目　次

１．はじめに…… 2
２．植物ウイルスとは…… 2
３．植物ウイルスの最新の分類…… 3
４．主要な植物ウイルスとその特性…… 4
５．植物ウイルスの伝染…… 6
　１）植物ウイルスの伝染のサイクル…… 6
　２）ウイルスの伝搬（媒介）とは…… 6
　３）ウイルスを運ぶ生物…… 6
　　（１）昆虫 …… 7
　　（２）ダニ Mites【ダニ目】…… 16
　　（３）線虫 …… 17
　　（４）菌類 …… 17
　　（５）鳥 …… 19
　　（６）ヒト …… 19
　　（７）植物 …… 20
　４）ウイルスを運ぶ非生物…… 22
　　（１）水 …… 22
　　（２）土壌 …… 22
６．植物ウイルスの防除 …… 23
　１）防除の基本的考え方…… 23
　２）ウイルスの具体的な防除法…… 24
　　（１）媒介者を防除する …… 24
　　（２）ウイルス抵抗性品種の利用 …… 25
　　（３）弱毒ワクチンの利用 …… 26
　　（４）ウイルスフリー苗の利用 …… 26
　　（５）土壌処理による接触伝染の防止 …… 27
　　（６）種子伝染の防止 …… 27
　３）今後の発展が期待される新しい防除法…… 27
　　（１）ウイルス由来の dsRNA の利用…… 27
　　（２）sRNA の利用 …… 28
　　（３）ノックアウト植物の利用 …… 28
　　（４）ウイルス感染植物の治療 …… 29
引用文献…… 30

1. はじめに

2012 年に「微生物遺伝資源利用マニュアル」No.31 として，「植物ウイルスの特性とその保存について」を公表したが，既に 10 年以上が経過したため，今回内容を大幅に書き改めた．No.31 のマニュアルとの重複は，可能な限り避け，解説を進める上で省略できない部分のみ残すようにした．植物ウイルスに詳しくない読者は，No.31 のマニュアルを読んでから，本マニュアルに進んで頂きたい．また，この版を読んで不明な点は，No.31 の関連するところを見ていただければと思う．

ウイルスと一部の性質が類似しているが，本質的に異なった植物病原であるウイロイドについては，2021 年に「微生物遺伝資源利用マニュアル No.44（花田薫執筆）として掲載しているので，そちらを参照されたい．

本版（植物ウイルスの利用とその特性 I）では，ウイルスの分類，伝搬，新しい防除法について詳しく解説した．II ではジーンバンクで配布しているウイルスの利用について必要な情報を記載し，次世代シークエンサーを利用した解析についても触れた．随所に出てくる別枠の【新ミニコラム】は,「微生物遺伝資源利用マニュアル」No.31 での【ミニコラム】と同様な解説である．今回も最新のテーマ，情報を盛り込んだ．なお，ウイルスの略称については，No.31 のマニュアル 2 頁の表 1 を参考にしていただきたい．

また，このマニュアルでは，ICTV（国際植物分類委員会）が認定しているウイルスについては原則としてイタリック体で記載した．

2. 植物ウイルスとは

植物に感染して形態的・生理的異常をおこすウイルスが植物ウイルスであり，通常はヒトや動物には感染しない．日本植物病理学会が刊行している Journal of General Plant Pathology の 2022 年の総説（Fuji et al., 2022）によると，世界中でウイルスと正式に呼ばれているものは 11,274 種である．日本には，104 の未分類のウイルスを含めて 407 種の植物ウイルスが報告されている．最近，次世代シークエンサーによる塩基配列解析等で，新規ウイルスと思われるものが次々と発見されており，植物ウイルスの多様性は急速に拡大している．植物ウイルスの名称の多くは，「ウイルスが最初に発見された際の宿主植物の名前＋病徴＋ウイルス」の 3 要素を組み合わせた形で，これら 3 要素の英語の頭文字を並べて表記される．最も有名なタバコモザイクウイルスは英名で Tobacco mosaic virus となり，「感染植物名＋代表的な病徴の種類＋ウイルス」の 3 つの頭文字をとって TMV と呼ばれる．同じ頭文字の組合せのウイルスが複数ある場合には，いずれかの要素の頭文字の直後に小文字を追加することで区別する．例えば，3 文字では同じ TMV となってしまうトマトモザイクウイルスは，タバコモザイクウイルスと区別するために ToMV と略記する．2 番目の病徴をあらわす文字では，モザイクは M，モットルは Mo で表わす．略称が 4 字や 5 字となるものもある．例えば，CGMMV や KGMMV は 5 字からなっており，中央の 3 字は病徴を表している．また，PVX や PVY のように最後にアルファベットがついて区別されているものもある．

以下の基礎的な重要事項の概要についてはマニュアル No.31 と No.44 にも記した．

1）ウイルスとは：植物ウイルスの作物への影響，代表ウイルスの持つ遺伝子と構造，伝搬の概要．
2）植物ウイルスの特徴：特徴，分類と種類，各種病徴，多様性．
3）植物ウイルスの形と多様性：種々の形態，サテライトウイルスとサテライト核酸．
4） ウイロイド：その発見，特性，種類．
5）植物ウイルスのゲノムと塩基配列：ゲノム，遺伝子と塩基配列，必須遺伝子，新たに見つかった重要な遺伝子．
6）植物ウイルスの伝染方法：媒介生物と伝搬機構の概要．
7）ウイルス病の防除法：防除法の概要．

3. 植物ウイルスの最新の分類

植物ウイルスは，2000 年頃まで宿主範囲や血清学的性質が共通した性質を示すものを同グループとして分類されてきた．最近になって生物の分類に近づけるべく，グループという表現は廃止し，複数の種を形状・伝染方法・宿主域・塩基配列などによってまとめて属とし，類似した属をさらにまとめて科とするようになった．

ウイルスの命名について，これまで統一だったルールは無く，学名（virus species）と（英名 virus name）が酷似しているウイルスが多く混乱を生じていた．そこで ICTV では，ウイルスの学名を生物と同様のラテン 2 名表記に変える方針を示し，2022 年にはヒトや動物などのウイルスも含めて 11,274 種のウイルスが正式なウイルス種として学名（種名）がつけられた．生物と同様，ウイルスの学名も，新方針ではイタリック体を用いて「属名＋そのウイルスの特性」で表現する．同じ名前が重複する場合には原則数字やアルファベット名を追加して区別できるようにする．植物ウイルスの命名状況を表 1 に示した．

ICTV は学名を virus species とし，英語名を virus name としているが，両者の名前の間に相関は乏しく，類推することは困難で，当面は両方を覚えておくしかないと思われる．

第 9 次 ICTV 報告では，植物ウイルスについて 6 目, 94 科, 395 属, 2420 種が記載されていたが，その後，科（か）Family の上に目（もく）Order，その上に綱（こう）Class，その上に門（もん）Phylum，その上に界（かい）Kingdom，一番上にレルム（域）Realm が設けられた．科より上位の分類階級には末尾に，どの階級かを表す末尾をつけることとなっている．域には *-viria* を，界には *-virae* を，門には *-viricota* を，綱には *-viricetes* を，目には *-virales* を，科には *-viridae* をつける．科より下位の属や種には何も付けず，virus で終わるようにする．ウイルス分類基準の最上位の域は Adnaviria, Duplodnaviria, Monodnaviria, Riboviria, Ribozyviria, Varidnaviria の 6 つとされていて，植物ウイルスが含まれているのはそのうち Riboviria と Monodnaviria の 2 つである．ウイロイドやサテライトを含めた植物ウイルス（菌類を宿主とするウイルスも含む）は，2 域，3 界，7 門，16 綱，19 目 264 科，193 属，2,134 種となっている（Fuji et al., 2022）．この 2,134 種の中には，それまでウイルスに含まれていなかったサテライト DNA も含む．ウイロイドやサテライト DNA は科までの分類単位しか決まっておらず，植物ウイルスと共存しているサテライト RNA は，ICTV の分類にはまだ含まれていない．

ウイルスの分類基準は，ICTV の専門家が提案・協議し，数字などで明確に表示できる塩基配列の相同性や生物学的特性を基準として合理的に決定される．新種候補が発見されるとその基準にそって検討され新種として認定される．新種認定の基準となる相同性の閾値や遺伝子の部位は属により異なっており，例えば，*Orthotospovirus* 属では N タンパク質遺伝子の相同性が 90％未満のウイルスは新種となるが，*Geminivirus* 属では原則として全塩基配列の相同性が 75％未満の場合が新種である．遺伝子の相同性だけではなく他の生

表 1．植物ウイルスの様々な命名状況（2024. 3）

和名	上段旧学名 / 下段新学名（virus species）	英名（virus name）	略称
トマト黄化えそウイルス	*Tomato spotted wilt virus* *Orthotospovirus tomatomaculae*	Tomato spotted wilt virus	TSWV
タバコモザイクウイルス	*Tobacco mosaic virus* *Tobamovirus tabaci* *	Tobacco mosaic virus	TMV
ハシリドコロ微斑ウイルス	ICTV に提案中	Scopolia mild mottle virus	SMMoV
ソラマメウイルトウイルス2	*Broad bean wilt virus 2* *Fabavirus betaviciae*	Broad bean wilt virus 2	BBWV2
国内未発生のため和名なし	*Tomato brown rugose fruit virus*	Tomato brown rugose fruit virus	ToBRFV

＊ ICTV で検討中

物学的特性も重要であり，新種かどうかの判断基準として考慮される．科・属の分類基準も，個々のウイルスで少しずつ異なっていて，その詳細は前述の ICTV の‘Virus Taxonomy’を参照されたい．なお，ICTV で種として認定されたウイルスのみに学名がつけられ，イタリック体で表記される . なお，日本で発生している植物ウイルスは，全体で 2 域，3 界，6 門，12 綱，15 目，24 科，75 属，407 種となっている（Fuji et al., 2022）.

4. 主要な植物ウイルスとその特性

世界で発生して農業上大きな問題となっているウイルス群は，主として以下のものである．特にエマージングウイルスとして世界中で問題となっている小昆虫媒介性ウイルスが現状では最も重要である．1）〜6）のウイルス（科・属）と 7）ウイロイドについては前回のマニュアルに記したのでそれを参照されたい.

1）ジェミニウイルス科（*Geminiviridae*）　2）トスポウイルス科（*Tospoviridae*）
3）ポティウイルス科（*Potyviridae*）　4）ククモウイルス属（*Cucumovirus*）
5）トバモウイルス属（*Tobamovirus*）　6）クリニウイルス属（*Crinivirus*）　7）ウイロイド（Viroid）

8）エマラウイルス属 Genus *Emaravirus*

Emaravirus 属は *Fimoviridae* の唯一の属で，多数の分節からなる RNA ウイルスである．最近世界的に果樹や花木等の木本植物で新種が見いだされている．本属のウイルスは性状の一部が *Tospoviridae* に類似しているが，媒介生物がフシダニであり，種によって分節数が 4 から 9 と異なるのが大きな特徴である．代表種は *European mountain ash ringspot-associated virus* であり，日本では，イチジクモザイクウイルス（FMV），シソモザイクウイルス（PeMV）（Kubota et al., 2020），ナシ葉退緑斑点随伴ウイルス（PCLSaV），Chrysanthemum mosaic-associated virus (ChMaV) の発生が知られている．ChMaV については，1980 年頃に静岡県のキクで問題となっていた紋々病の病原であることが示唆されている（Kubota et al., 2021）．現在の ICTV では 17 種のウイルスが掲載されており，*Emaravirus* 属の正式な種名は，すべてラテン 2 名法で掲載されている．一方 Rehanek et al. (2022) の総説では 24 種が掲載されている．

多くの種が最近まで発見されなかったのは，ウイルス粒子が発見されにくく，汁液接種が困難であるためである．以前から発生していたと思われる FMV は，最近になって日本各地のイチジクでの感染確認が相次いでおり，PeMV もシソ栽培地帯では広く発生していることが明らかとなった．PeMV はオオバ（青シソ）ばかりでなく，赤シソやエゴマ，実験植物として広く使われているシロイヌナズナや *Nicotiana benthamiana* にも感染することが報告された．他の *Emaravirus* 属ウイルスも実験植物に感染する可能性がある．未発見の *Emaravirus* 属ウイルスは多数あると思われ，今後の検討が重要である．

9）ポレロウイルス属 Genus *Polerovirus*

Polerovirus 属は *Solemoviridae* に属する 23 種のウイルスからなる．アブラムシで永続的に伝搬される小球型の 5.6-7.2kb の 1 本鎖 RNA をゲノムとしてもつウイルスの総称である（LaTourrette et al., 2021）．代表種は *Potato leafroll virus* であり，日本でも広く発生している．他に日本で発生しているウイルスとして，オオムギウイルス G (BVG), *Turnip yellows virus* (TYsV), シロクローバーモザイクウイルス（WCMV），トウガラシ葉脈黄化ウイルス（PeVYV）などがある．これらのウイルスはアブラムシによって容易に伝搬されるために，世界的に重要なウイルスとなっている．

最近，アブラムシではなく，コナジラミによって伝搬される *Polerovirus* 属ウイルスが外国で 2 種見つかった．それらは Pepper whitefly-borne vein yellows virus と Cucurbit whitefly-borne yellows virus であり，前者は *Pepper vein yellows virus* と *African eggplant yellows virus* の組換えから生じたと考えられている（Ghosh et al., 2019）．一方，後者は *Cucurbit aphid-borne yellows virus* と未知のポレロウイルスとの組み換えから生じたものと考えられている（Costa et al., 2020）．これらのウイルスを調べてみると，昆虫伝搬を決定する遺伝子

が，アブラムシ型からコナジラミ型に交換されていた．この解析でアブラムシとコナジラミによるウイルス媒介の機構解明が進むことが期待されるが，ウイルス病の防除の観点からは重大な出来事である．今後のこのような組換え株の動向と，それに伴う新規ウイルス株の出現に注意する必要がある．

10）バドナウイルス属 Genus *Badnavirus*

Badnavirus 属は *Caulimoviridae* に属し，7-9Kb の dsDNA ゲノムを有する細菌状の形態を持つウイルスである．Bhat et al. (2023) によると 32 種のウイルスを含み，バナナ，カカオ，ブドウ，パイナップル，サトウキビ，サトイモなどに感染し，大きな被害を与えている．日本では熱帯産永年性植物を中心にポトス，アメリカキミガヨラン，ハルウコン，ヒメモンステラ，カランコエ，コーヒーノキなどで発生しており，沖縄県で栽培されているパイナップルでも感染が確認されている（Natsuaki et al., 2007）．バドナウイルスのゲノムは，本マニュアルの最後のコラムで紹介している内在性ウイルス様塩基配列（Endogenous viral elements ; EVE）となって，宿主植物のゲノムに組み込まれるものがあるのが大きな特徴であり，環境の変化などによって，病原性を持つウイルスが現れることがある．

11）ワイカウイルス属 Genus *Waikavirus*

1970 年代に日本で発生したイネわいか病は，異なる 2 種のウイルスの重複感染によって引き起こされる．この 2 種のウイルスは，東南アジアのイネで大きな問題となっているイネツングロ病の病原であることがその後判明した．ワイカウイルスという名称は，その 2 種のウイルスの一方の Baciliform 粒子をもつウイルスにちなんで付けられた．ワイカウイルスも最近急速に発見報告が増加し，2023 年には 22 種の *Waikavirus* 属候補が記載されており（Sidharthan et al., 2023），今後さらに多数のウイルスが見つかるものと思われる．これまでのところ，1 種のウイルスだけでは激しい病徴を引き起こすものはないようで，イネツングロ病のように他種のウイルスと重複感染すると大きな被害を出す懸念がある．

12）日本でみつかった新規ウイルス

わが国で見出された新規ウイルスは相当数ある（Fuji et al., 2022）．特に興味深いものを以下に簡単に紹介する．

ssDNA をゲノムにもつ *Shotokuvirae* 界に属する *Eupatorium yellow vein virus* (EpYVV) が最初に挙げられているが，これは EpYVV が世界で最初に記録されているウイルスであるためであろう．西暦 752 年頃に詠まれた万葉集の中に，EpYVV によるヒヨドリバナの黄葉症状が記載されている（井上・尾崎 1980）．イネ萎縮病ウイルス（RDV）は，dsRNA ゲノムを持ち，イネに大きな被害を与えていた重要ウイルスで，日本人の長期にわたる最先端の研究が世界に光っている．1910 年には，安藤が世界で初めて RDV がウンカによって媒介されることを報告し，1933 年には福士が RDV のウンカにおける経卵伝染を発見した．そして上田ら（1994）が RDV のゲノムの全塩基配列を決定し，その後，イネ縞葉枯ウイルス（RSV）も含めて，日本の研究者が研究を進めていた．

1996 年から日本のスイカやキュウリで大発生した，いずれも *Tobamovirus* 属であるキュウリ緑斑モザイクウイルス（KGMMV）とスイカ緑斑モザイクウイルス（CGMMV）については，接触伝染力が極めて強く，瞬く間に西日本に拡大し，キュウリやスイカを栽培できなくなるのではと恐れられたが，両ウイルスの特性を解明し，防除法の基礎を確立できた．果樹のウイルスでは，リンゴの高接病の病原ウイルスを特定し，防除法を検討して，被害を軽減できるようになった．花きのウイルスでは，ほとんど未解明であった複雑なチューリップの病原ウイルスの特性を数多く解明した上に，それらの防除法の基礎を確立した．

ウイルス病の防除という視点では，世界に先駆けて，主要作物で弱毒ワクチンを実用化しており，日本はまさに弱毒王国と言えよう（表 15 参照）．また，分子生物学的な解析について，岡田ら及び石川らの

Tobamovirus 属ウイルスについての貢献は世界的にも一歩進んだ研究であった．実験系の開発という点では，建部・大槻らのプロトプラストの開発が特筆されるべきものである．

5. 植物ウイルスの伝染

1）植物ウイルスの伝染のサイクル

ウイルスが感染性を失うことを失活という．一度，失活するとウイルスは二度と増殖できなくなる．これを防ぐために，増殖したウイルスは，失活する前に他の宿主個体に移る必要があり，他の植物体に移ることをウイルスの伝染という．伝染によってウイルスは次の個体で増えることが可能となり，最初に増殖した生物が死滅してもウイルスは途絶えない．これらを繰り返すことでウイルスの伝染の輪（サイクル）がつながり，ウイルスは消えてしまうことなく存在しつづけることが可能となる．

なお，伝染という言葉は放置しても起きるような印象があり，虫やカビなどがウイルスを積極的に運ぶことを表現する際には媒介または伝搬という言葉を用いるのが一般的であり，本項もそれに従い説明する．

2）ウイルスの伝搬（媒介）とは

自分自身では移動することができない植物ウイルスが，感染植物から周囲の植物に移動させてもらう手段を持つことは，ウイルスが自然界で存在し続けるために必須である．一般にウイルスがある生物から次の生物に，感染かつ増殖可能な形で運ばれることを，伝搬（媒介）されるという．次の生物に運ばれない場合，運よく運ばれても次の生物で増殖できない場合は伝搬されないと言う．なお，このマニュアルでは，対象として扱う「媒介者」は，原則として日本で発生しているウイルス（植物病理学会の「日本に発生する植物ウイルス・ウイロイド（2021.9）に掲載」）を媒介するものに限定した．

表 2 に示したように，植物ウイルスを伝搬するものは多種多様で，大きくは生物と非生物に分類される．ウイルス運び屋としての生物には，微小昆虫・ダニ・線虫・菌類などがある．中でも体長が 8-5mm 以下の微小昆虫が，自然界では最も多くウイルスを伝搬する．これらの他に，ミツバチや，テントウムシ・バッタおよび鳥類が伝搬することもある．このような生物のおかげで，ウイルスは感染性を保持したまま，次の植物に移動することが可能となる．ウイルスがこれら生物の体のどこかに付着したり，体の中に入って循環したり，増殖したりして，次の植物まで運ばれることになる．これは本当に不思議なことである，なぜこのように都合よく，ウイルスを運んでくれる生物がいるのだろう．

その答えは，このような手段を持たないウイルスは，感染した植物だけで留まり，そこで増殖維持ができなくなるので，ウイルスとして途絶えてしまうからであり，人間側の立場で考えると，伝搬の阻止こそがウイルス病蔓延防止の要ともいえる．ウイルスと多くの生物の組み合わせでは，その生物に付着できない場合や，体内に取り込まれない場合，どこかで伝染環がつながらない場合が多く，ウイルスは伝搬されない．私たちはウイルス媒介が起きない限り，意識することは少ないが，伝搬（媒介）という現象を理解するためには，ウイルスや媒介生物の動態を追跡できるようにしておく必要がある．伝搬されない場合の研究はこれまであまり行われてこなかったが，その理由を解明する研究が進めば伝搬（媒介）性のウイルス病を防ぐ手法が開発される可能性がある．

3）ウイルスを運ぶ生物

植物ウイルスを媒介する生物としては，昆虫，ダニ，線虫，菌類などがある．この他に生物が関与するものとして，ヒトが植物ウイルスを媒介する場合，感染植物自身が種子を通じて次代の植物にウイルスを媒介する種子伝染や花粉伝染，感染した植物体を接ぎ木に使用した場合の接ぎ木伝染，感染した植物体を個体の繁殖に用いた場合の栄養繁殖による伝染などがある．ウイルスの伝搬を抑えるのが，我々植物病理研究者の仕事であるが，種々の観点から現象をとらえて，それを阻害するすべを見つけることも重要と思われる．

表 2. 植物ウイルスを伝搬する主なもの

	伝搬するもの	代表的なウイルス
1. 生物		
1）昆虫	アブラムシ	キュウリモザイクウイルス（CMV）
	コナジラミ	トマト黄化葉巻ウイルス（TYLCV）
	アザミウマ	トマト黄化えそウイルス（TSWV）
	ウンカ	イネ縞葉枯ウイルス（RSV）
	ヨコバイ	イネ萎縮ウイルス（RDV）
	カイガラムシ	ブドウ A ウイルス（GVA）
	テントウムシ	スカッシュモザイクウイルス（SqMV）
	ハムシ	ダイコンモザイクウイルス（RMV）
	ミツバチ	*Tomato brown rugose fruit virus*（ToBRFV）
2）ダニ類		シソモザイクウイルス（PMoV）
3）他の生物	菌類	メロンえそ斑点ウイルス（MNSV）
	線虫	アラビスモザイクウイルス（ArMV）
	鳥	トマトモザイクウイルス（ToMV）
	ヒト：管理・収穫作業	トウガラシ微斑ウイルス（PMMoV）
4）植物	種子	スカッシュモザイクウイルス（SqMV）
	接木	果樹のウイルスやウイロイド
	栄養繁殖	栄養繁殖作物のウイルスやウイロイド
	接触	タバコモザイクウイルス（TMV）
2. 非生物		
1）水	水耕溶液、灌漑水	タバコえそ D ウイルス（TNV-D）
2）土壌	土壌の持ち込み・持ち出し	キュウリ緑斑モザイクウイルス（KGMMV）

(1) 昆虫

植物ウイルスを媒介する生物の中で多くの種類があるのが昆虫である．植物ウイルスを媒介する昆虫としては，アブラムシ，コナジラミ，アザミウマ，ウンカ，ヨコバイなどがある．これらは小さな昆虫なので，微小昆虫と総称されている．これらの微小昆虫が運ぶそれよりずっと微小なウイルスが，近年，世界農業における巨大な生産阻害要因となっている．これらの微小昆虫の他に，カイガラムシ，ミツバチ，ハムシ，テントウムシ，バッタなどの昆虫が媒介するウイルスもある．また，昆虫に近い動物としてダニもウイルスを媒介することが知られており，近年その重要性は増してきている．学問的には，ダニは昆虫ではないので，以下，ダニを含む際には節足動物とする．このように多種多様な節足動物が何百種もある植物ウイルスの媒介の大きな部分を担っているのである．植物ウイルスを媒介する節足動物は，多岐にわたっており，これまでに確認されたものだけで 80 種以上のアブラムシ，6 種のアザミウマ，2 種のコナジラミ，3 種のウンカ，2 種のヨコバイ，4 種のダニ，1 種のハムシ，2 種のカイガラムシが知られており，現在も報告が増えている．

節足動物による媒介はいくつかのタイプにわけられる．ウイルスが口針に付着して媒介されるタイプ，体内に入るが，体内では増殖せずに循環して出てきて伝搬されるタイプ，体内で増殖した後で移されるタイプがある．どの種類の節足動物がウイルスを媒介するのか特定できれば，それを防除することにより，ウイルス病の効果的な防除ができる．

生物による媒介の場合には，その体内でウイルスが増殖するか否かも重要で，ウイルスが植物体内に加え

て，媒介生物体内でも増殖すれば，ウイルスは増殖の機会を増やし，媒介効率を高めることになる．極端な場合には，卵を通じて植物ウイルスが次の世代まで媒介され，生まれながらに植物ウイルスの媒介者が量産されることがある．これをウイルスの経卵伝染と呼び，イネに感染するウイルスなどでこの伝染が起きていることが知られていて，ウイルス病の大流行の一因となっている．ウイルスと直接に出会ったこともない子虫が，生まれながらにウイルスを保有していてウイルスを媒介する力を持っているとは不思議なことである．

アブラムシ，コナジラミ，ウンカ，ヨコバイは，植物の師管部に口針を差し込んで植物の師管液を吸う．これらの昆虫では，口針を差し込むときや葉を食害するときに，その植物がウイルスに感染していると，そのウイルスも一緒に昆虫の体内に取り込まれるか，昆虫の口針に付着する．アザミウマは，吸管がないために，植物に傷をつけるように加害し，この時にウイルスを媒介する．ミツバチは蜜を吸ったり，花粉を集めたりする間に，ウイルスを口針や足に付着させ運ぶことになる．ハムシやテントウムシやバッタは，葉を食害する際に，ウイルスを口器に付着させてしまいウイルスを媒介する．ダニについても同様と考えられている．

A）アブラムシ Aphid【半翅目】

アブラムシはマメ類，野菜，花，柑橘などで多くのウイルスを媒介する．以前は，野菜や花のほとんどのウイルス病は，アブラムシによって伝搬されると考えられていた．ウイルスを媒介する主なアブラムシとしては，モモアカアブラムシ，ワタアブラムシ，ダイコンアブラムシ，ムギクビレアブラムシ，ジャガイモヒゲナガアブラムシ，チューリップヒゲナガアブラムシ，ミカンクロアブラムシなどがある．植物ウイルスを媒介する種が最も多いのはアブラムシで，キュウリモザイクウイルスは 80 種以上のアブラムシによって媒介される．媒介されるか否かは，ウイルスの種とアブラムシの種の組み合わせで決定される．アブラムシは，その長い口針を使って植物の汁（師管液）を吸汁し，その際にウイルスはアブラムシの体内に取り込まれるか，その口針に付着する．ウイルスがアブラムシで媒介されるためには，次の４つの段階すべてが必須となる．

① 媒介対象となるウイルスが，アブラムシが吸汁しようとする植物体内で増殖しており師管液内に存在していること．

【新ミニコラム：植物ウイルス媒介昆虫の不思議】

昆虫には無数にといってよいくらいの種がいるのに，植物ウイルスの媒介昆虫であるコナジラミ，ウンカ，ヨコバイ，アブラムシ，カイガラムシは，すべて半翅目の同翅亜目（Homoptera）に属している．その理由を是非，解明できないかと思う．植物の吸汁昆虫というとこれらの虫だけになるのであろうか．膜翅目に属するハチもウイルスを伝搬する場合が報告されているが，多くはない．これら半翅目に入らず，かつ重要な媒介昆虫といえば，アザミウマ目のアザミウマくらいである．

これら植物ウイルス媒介性昆虫には，共通する特殊な要素があるのだろうか．ウイルスが虫体内で増殖する昆虫は，ウイルスの受容体を持つのが普通である．では，アブラムシと CMV や *Potyvirus* 属のウイルスのように，ウイルスがアブラムシに「ちょいと」付着して運ばれる場合はどうなっているのであろうか．後者の場合はウイルスが植物に作らせる HC-Pro というタンパク質が，アブラムシに付着し，それにウイルス粒子が付着して伝搬されるので，HC-Pro が付着する成分をアブラムシ以外の昆虫に導入すれば，ウイルスを伝搬するようになるのかもしれない．CMV はもっと単純であるため，ウイルス粒子がアブラムシの何の成分に付着するのか不明ではあるが，アブラムシのもつ何かに CMV 粒子が付着して伝搬されるので，その何かを他の虫に導入すれば，CMV を伝搬するようになるのかもしれない．

② そのウイルスがアブラムシにおいて，活性を持った状態で保持されること．

③ アブラムシが次の植物の汁を吸うまで，そのウイルスが活性を保ったまま保持され，失活することなく，次に吸汁する植物体内に放出されること．

④ 放出されたウイルスがその植物で増殖できること．

これらのすべてのステップがうまくつながってはじめてウイルスは媒介されることになる．アブラムシとウイルスとの関係で考えてみると，1. ウイルスがアブラムシによって獲得保持される，2. 保持されたウイルスが次の植物体内への放出される，という２段階があることになる．そして，1. の段階を「ウイルスの獲得吸汁」，2. の段階を「ウイルスの接種吸汁」という．実際にキュウリモザイクウイルス（CMV）をはじめとする *Cucumovirus* 属やジャガイモ Y ウイルス（PVY）を代表とする *Potyvirus* 属では，基本的にこの 2 段階が起きるが，異なる点もあるので，後述する．CMV や PVY とは異なり，もう１段階加わるウイルスがある．それは，植物ウイルスが虫体内を循環したり，体内で増殖したりするウイルスの場合である．この場合には，虫の体内にウイルスレセプターのようなものの存在が必須となる．ウイルスがアブラムシの口針に付着するだけか，体内に入り循環して出ていくのか，体内で増殖してから出ていくかは，ウイルス種とアブラムシの種で決まる．日本では体内で増殖するタイプのウイルスは多くなく，アブラムシではウンカのように，卵を通じてウイルスが次世代の虫に伝搬される例は知られていない．

アブラムシによる植物ウイルスの伝搬は表３のような５つのタイプに分けられる．これらは媒介する生物がウイルスを獲得してからどのくらいの期間，伝搬しうるかという観点からの分類である．つまり，非永続伝搬は，ウイルスを媒介する期間が 1 日くらいまで，1 日以上だが長くても 2〜3 日までは，半永続伝搬であり，それ以上長い期間に伝搬されるものが永続伝搬である．半永続伝搬と永続伝搬・循環型は，ウイルスがアブラムシの体内に入り，循環して出ていくもので，永続伝搬・増殖型はウイルスがアブラムシ体内で増殖するものである．永続伝搬では，潜伏期間が必ずあり，この間ウイルス粒子は検出されず，媒介されることもない．非永続伝搬の場合には，ウイルスを獲得してからの潜伏期間はなく，獲得した直後からウイルスを伝搬する．このようにウイルスのアブラムシによる伝搬には，様々な様式があり，複雑なステップが必要である．

表 3. 代表的なアブラムシ伝搬性ウイルス

伝搬様式	代表ウイルス	主な発生作物	アブラムシ種
非永続伝搬：粒子吸着型	キュウリモザイクウイルス（CMV）	多くの野菜・花き	モモアカ，ワタ， チューリップ等 80 種
非永続伝搬：ヘルパー型	ジャガイモ Y ウイルス（PVY）	ジャガイモ，トマトなど	モモアカ，ワタ等 10 種
半永続伝搬	ビート萎黄ウイルス（BYV）	テンサイ	モモアカ
永続伝搬：循環型	ダイズわい化ウイルス（SDV）	ダイズ	ジャガイモヒゲナガ他 2 種
永続伝搬：増殖型	*Lettuce necrotic yellows virus* (LNYV)	日本では未発生	*Hyperomyzus lactucae*

最も多くのウイルス種が属している非永続伝搬の代表ウイルスは，CMV，ソラマメウイルトウイルス 2（BBWV2），アルファルファモザイクウイルス（AMV），PVY，カブモザイクウイルス（TuMV）などである．これらの中で，CMV，BBWV2，AMV は，粒子吸着型であり，PVY などの多数の *Potyvirus* 属と *Caulimovirus* 属のカリフラワーモザイクウイルス（CaMV）はヘルパー型である．

粒子吸着型は，ウイルス粒子がアブラムシの口針の表面に付着し，そのアブラムシが次の植物に移動して吸汁したときに，その口針からはずれることによって，ウイルスが次の植物に感染する．一方，ヘルパー型は，感染植物細胞で多量に合成されるウイルスタンパク質の１つであるヘルパー成分（アブラムシ伝搬を助ける成分）が口針に付着し，その周囲にウイルス粒子がくっついて，次の植物まで運ばれ，その植物の師管

内で口針から離れれば感染が成立する．

粒子吸着型のウイルスの中で，特にCMVは同じ*Cucumovirus*属のラッカセイわい化ウイルス（PSV）やトマトアスパーミィウイルス（TAV）と比べても，格段に宿主域が広く，1,000種を超える作物に感染することできわめて悪名高い．また，媒介虫であるアブラムシ側からみても，CMVは80種以上のアブラムシで伝搬されることが確認されており，まさに別格の印象がある．このCMVの両面での適応の広さの原因は解明されていない．

アブラムシ媒介性のウイルスの防除には，アブラムシの防除がきわめて重要で，永続伝搬されるウイルスでは，アブラムシの飛来防止と防除が有効な対策である．一方，非永続伝搬性のウイルスではアブラムシが作物に飛来して一度でも吸汁するとウイルスが伝搬されることになるため，作物に薬剤を散布しておいても，薬剤がアブラムシに効く前に，ウイルスが口針から離れてしまい，ウイルスの伝搬は完全には防止できない．

ウイルス媒介性で特に重要な4種アブラムシの特性について簡単に紹介しておく．

・モモアカアブラムシ*Myzus persicae*：多犯性で体長約2mm．キャベツなどの100種近くの多くの種類の植物に寄生し，寄主範囲の広さで有名である．通常は無翅の状態で雌のみで胎生で雌の仔虫を産み急速に数を増やしていく．密度が高くなり，環境が変化すると翅をもった有翅虫が現れ，それらが飛散し他の植物に移動する．この際に，初めに寄生した植物がウイルスを保毒していれば，そのウイルスを離れた作物に媒介することになる．モモアカアブラムシは最も多くの植物ウイルス種を媒介することで有名で，ウイルスの種によって，非永続伝搬，半永続伝搬，永続伝搬となる．

・ワタアブラムシ*Aphis gossypii*：多犯性で体長約1.5mm．最近，農薬抵抗性のワタアブラムシの発生が報告されており今後の発生拡大に注意が必要である．この防除が困難で厄介な農薬抵抗性のアブラムシは2012年にはじめて宮崎県で報告され，その後，大分・和歌山・栃木と発生地の拡大が続いている．

・ジャガイモヒゲナガアブラムシ*Aulacorthum solani*：ジャガイモやマメ類に寄生し体長約3mm．記述のアブラムシよりひとまわり大きい．ダイズわい化ウイルス（SDV）のわい化系統（YS）と黄化系統（DS）

【新ミニコラム：イネの害虫の多様性】

日本にもイネに寄生するアブラムシがいる．植物ウイルスの研究者でも，ムギ類を吸汁するキビクビレアブラムシがいて，このアブラムシがムギのウイルスを媒介することを知っている程度で，イネにアブラムシが寄生することは知らない方が多いのではなかろうか．確かにイネだけに単独寄生するアブラムシは知られておらず，他の植物から移動してくるもののみで，これまで，イネ○○アブラムシという種は報告されていない．ムギクビレアブラムシはオオムギのオオムギ黄萎ウイルス（BYDV）やトウモロコシのキュウリモザイクウイルス（CMV）を媒介するが，イネのウイルスは伝搬しない，しかし，2023年にアブラムシで伝搬される新ウイルスが中国のイネで報告された（Yan et al., 2023）．またイラクでは，アブラムシ伝搬性であるトウモロコシ萎縮モザイクウイルス（MDMV）のイネでの発生が報告された（Haji et al., 2022）．今後，イネウイルスとアブラムシの関連性も無視できなくなる可能性が大きくなってきた．

一方，アザミウマの方は，発生も多いうえに吸汁害も激しく，黒点米や屑米を発生させ被害を与えるイネの害虫として，重要視されている．しかし，アザミウマのイネウイルスを媒介する例は，これまで知られていない．ウイルスを媒介する昆虫は，その植物を頻繁に加害する虫であることがほとんどで，例えばウンカやヨコバイは昔からイネに大発生しており，これらはウイルスの経卵伝染まで行う，頼りになる媒介者である．今後アザミウマの発生が広範囲に継続していけば，新しく発生してくるイネウイルスの中にアザミウマ伝搬性のものが出現するかもしれない．

を媒介する．一方 SDV には，エンドウヒゲナガアブラムシが媒介するわい化系統（YP）と黄化系統（DP）も発生している．

・チューリップヒゲナガアブラムシ *Macrosiphum euphorbiae*：やや多犯性で体長 3-4mm.「通りすがり」のアブラムシが CMV や *Potyvius* 属のウイルスを媒介していた例で有名なアブラムシである．このアブラムシの本来の宿主ではない作物に本種の有翅虫が飛来し吸汁するも，あまり好みではないために，定着せず他の作物に飛んで行くような，一時的（通りすがり）な吸汁によって，保毒していたウイルスを伝搬してしまうことが明らかにされた．この結果，本来アブラムシの寄生植物でなくとも，短時間の吸汁で効率良くウイルスを獲得し伝搬していく「通りすがり」のアブラムシ対策の重要性が，ウイルス病の防除の面から広く認識された．一方，CMV を伝搬しないアブラムシ種も存在するが，その理由は CMV を獲得出来ないのか，虫体との結合が強すぎて宿主植物に放出できないのか，何らかの形でウイルスを失活させるためなのか等様々な可能性が考えられる．

B）コナジラミ Whitefly【半翅目】

コナジラミによって媒介されるウイルスは，最近世界中で多発して大きな被害を与えており，世界の農業生産にとって大きな問題となっている．ウイルスとコナジラミの関係にはウイルスとアブラムシのような多様性はない．ウイルスはコナジラミの体内に入ると，体内成分に吸着され，コナジラミが次の植物を吸汁するときに出ていくだけである．口針に付着したり，体内で増殖することはない．ウイルス種が異なると，媒介するコナジラミの種もそれに応じて異なってくるが，これはコナジラミ体内の吸着成分の違いで説明できる．植物ウイルスを媒介するコナジラミには，タバココナジラミ，シルバーリーフコナジラミ，オンシツコナジラミの３種が知られている（表 4）．虫体内で増殖しないので，後で紹介するウンカの場合のように，ウイルスが卵を通じて次世代に伝えられることはない．ウイルスが媒介されるためには，上のアブラムシで述べた①～④の条件が，コナジラミの場合も必須となる．

表 4．コナジラミが媒介する日本で発生している主なウイルス

ウイルス	コナジラミ種	主な発生作物
トマト黄化葉巻ウイルス（TYLCV）	タバコ，シルバーリーフ	トマト，トルコギキョウ
トマト退緑ウイルス（ToCV）	タバコ，オンシツ	トマト
ビートシュードイエローズウイルス（BPYV）	オンシツ	キュウリ
ウリ類退緑黄化ウイルス（CCYV）	タバコ，シルバーリーフ	キュウリ，メロン，スイカ

2019 年には，世界で初めて，タバココナジラミが媒介する *Polerovirus* 属のウイルス（Pepper vein yellows virus）がイスラエルでピーマンから分離された．これまで *Polerovirus* 属のウイルスは，アブラムシで媒介されるもののみ報告されていた．このウイルスは，新しく出現したウイルスではなく，すでに見つかっていた 2 種のウイルスの組換えによってコナジラミ伝搬性を獲得したと考えられている．類似の組換え株が他にも見つかっていることから，今後，同様なウイルスの発生に警戒が必要であろう．これからは，新種の *Polerovirus* 属ウイルスが発見された際に，アブラムシが媒介すると判断すると初期の拡大防止策を見誤ることになり，大発生につながりかねない．ウイルスは変異しやすいことを肝に命じ，特にこのような変異の報告があるものには十分に注意するべきで，媒介虫の多寡によりアブラムシ伝搬性とコナジラミ媒介性を切り換えるウイルスや，両方の系統を混在させて，飛来した媒介虫の種によって選別されるウイルスが出現する可能性もある．

C）アザミウマ Thrips【アザミウマ目】

アザミウマの卵は植物の葉裏に産み付けられるが，幼虫になると土に潜って蛹になり，成虫になる時に地

上に出てくる．アザミウマによる媒介については以下のような奇妙な点がある．アザミウマ媒介性ウイルスは，アザミウマが幼虫の時に体内に入ると媒介されるようになり，成虫になってからも媒介される．しかし成虫の時にウイルスが体内に入っても，ウイルスは虫体には定着せず，媒介もされない．この理由は不明である．アザミウマが媒介するウイルスは *Orthotospovirus* 属の多くの種と *Ilarvirus* 属の一部だけで，*Orthotospovirus* 属のウイルスは植物ウイルスには珍しく被膜を持ったウイルスだが，その被膜がアザミウマ媒介には必須である．アザミウマが媒介する *Ilarvirus* 属ウイルスにはタバコ条斑ウイルス（TSV）などがあるが，わが国では現在までのところ大きな問題とはなっていない．日本にいるアザミウマの中で，ミナミキイロアザミウマ *Thrips palmi*，ミカンキイロアザミウマ *Frankliniella occidentalis*，ネギアザミウマ *Thrips tabaci*，チャノキイロアザミウマ *Scirtothrips dorsalis*，ヒラズハナアザミウマ *Frankliniella intonsa*，ダイズウスイロアザミウマ *Thrips setosus* がこれまで調べられた限りでは，*Orthotospovirus* 属のウイルスを媒介することが証明されている．ウイルスとアザミウマの間には特異性があり，特定のアザミウマが特定のウイルスを媒介する（表 5）．トウガラシ退緑ウイルス（CaCV）については，2020 年になって，ミナミキイロアザミウマのみが媒介することが報告された（Chiaki et al., 2020）．

表 5. アザミウマが媒介する日本で発生している主要なトスポウイルス

ウイルス	媒介する主なアザミウマ	主な発生作物
トマト黄化えそウイルス（TSWV）	ミカンキイロ , ヒラズハナ等	ナス科・キク科などの多くの作物
メロン黄化えそウイルス（MYSV）	ミナミキイロ	メロン , キュウリ
スイカ灰白色斑紋ウイルス（WSMoV）	ミナミキイロ	スイカ , トマト
インパチエンスえそ斑点ウイルス（INSV）	ミカンキイロ	多くの花き
アイリス黄斑ウイルス（IYSV）	ネギ	トルコギキョウ , ネギ類
キク茎えそウイルス（CSNV）	ミカンキイロ	キク , トマト , ピーマン
トウガラシ退緑ウイルス（CaCV）	ミナミキイロ	ピーマン

アザミウマが媒介するウイルスの中で最も多発して被害が大きいのは，トマト黄化えそウイルス（TSWV）である．このウイルスも CMV と同様広い宿主域をもっており，1 千種以上の植物に感染する．ミカンキイロアザミウマが日本に侵入しその分布域を国中に拡大していったときには，日本中で多くの作物に広く発生したが，現在はその発生は下火になっている．発生が低下した原因は不明である．メロン黄化えそウイルス（MYSV）は，静岡県のメロンにおいて，世界で初めて発生したウイルスであるが，マスクメロンでの被害が大きく大問題となった．多くの関係者の努力の結果，一時は完全に封じ込められた．一度発生して一部地域に発生が拡大したウイルスの発生を完全に押さえ込んだことは，世界でも稀有なことであったので注目された．しかし，その後，他の地域においてキュウリでの発生が拡大してしまい，ついに静岡にも発生が広がってしまったのは，実に残念なことであった．アイリス黄斑ウイルス（IYSV）は，ウイルスを媒介するネギアザミウマの防除が難しいためにネギやタマネギで発生が拡大している．キク茎えそウイルス（CSNV）は，キクばかりでなく，トマトやピーマンにも発生するために，既発生県からの発生拡大に注意する必要がある．これらのウイルスはすべて，日本ではウイルス種特異的なアザミウマ種が媒介する．

アザミウマ伝搬と花粉伝搬は混同しやすいので注意が必要である．アザミウマは花粉を植物から植物へ運ぶので，花粉によってウイルスが運ばれることもあり，見かけ上はアザミウマがウイルスを媒介したように思われることになる．逆もまた然りで，花粉伝搬を調べている研究者にとっては，アザミウマの吸汁傷から侵入したウイルスが花粉伝染したようにみえる．これらを識別し防除対策を立てるためには，両方の可能性をよく検討することが重要となる．

D) ウンカ Planthopper【半翅目】

ウンカによる媒介は，ウイルスが必ず虫の体内で増殖する．ウイルスと虫の組み合わせによっては，ウイルスを獲得した虫の産んだ卵から孵った幼虫がウイルスを終生にわたって保持し続け，ウイルスも媒介し続ける経卵伝染がある．通常，植物ウイルスは植物でしか増殖しないが，ウンカやヨコバイで媒介されるウイルスには，昆虫でも増殖するウイルスがあるので防除の上で重要となる．

ウンカは通常はイネ科植物にしか寄生しないので，これらが媒介するウイルスもイネ科作物で問題となる．ウイルスを媒介することが知られているウンカには，ヒメトビウンカ *Laodelphax striatellus*，サッポロトビウンカ *Unkanodes sapporonus*，シロオビウンカ *Delphacodes albifasia*，セジロウンカ *Sogatella furcifera* などがある．ウンカが伝搬するウイルスで重要なウイルスとして表 6 の 4 種がある．イネ縞葉枯ウイルス（RSV）は，1917 年に日本で初めて記載された古くて新しいイネの重要ウイルスである．ヒメトビ，サッポロトビ，セスジの 3 種ウンカでの永続的な伝搬が確認されているが，なかでもヒメトビウンカが最重要媒介虫である．ウンカでの植物ウイルスの次世代幼虫への経卵伝染を最初に報告したのは，日本人研究者であった．RSV は九州や中国地方，そして関東地域で多発傾向がここ数年にわたって続いている．RSV は虫媒性でイネ科植物の極めて多くの植物種に感染して大量に増殖し，いわばイネ科の CMV といってもよいウイルスで，その発生には注意する必要がある．防除には殺虫剤の施用や抵抗性品種の利用があるが，日本でのコシヒカリの人気の高さから抵抗性品種の利用が進みにくいのが現状である．ごく最近までは，このウイルスはイネ科以外の植物では全く増殖しないと思われていたが，モデル植物のシロイヌナズナや *Nicotiana benthamiana* には，保毒ウンカによる吸汁や感染葉の磨砕液の機械的接種によって RSV が感染して増殖することがわかった．これらの利用によって RSV の増殖機構の解明に役立つ知見が得られることが期待される．

イネ黒すじ萎縮ウイルス（RBSDV）は 1952 年に初めて報告されたウイルスであり，ヒメトビウンカによっ

【新ミニコラム：コナジラミは植物の持つ殺コナジラミ遺伝子を取り込んで植物の持つ毒素への耐性を獲得した】

2021 年にコナジラミ *Bemisia tabaci* が保有する殺虫成分分解遺伝子が，植物から水平伝搬で獲得されたものであるとの論文が Cell に掲載された（Xia et al., 2021）．植物は害虫を抑制するために phenolic glycosides（PG）という毒素を産生するが，同時にこの毒素を分解するマロニルトランスフェラーゼ（MT）遺伝子も有している．一方害虫の中で *B. tabaci* だけが同様な解毒遺伝子を保有しているが，その遺伝子と植物の MT 遺伝子を比較解析したところ，両者は系統的に近縁で，植物の遺伝子そのものが虫に水平伝搬されたとしか考えられないとの結論に至った．これにより，*B. tabaci* は，この植物の強力な毒素の影響を受けずに，好きなだけ吸汁し，増殖できたために，世界中でこのコナジラミが爆発的に増えたのではないかと考察している．そして著者らは，このような遺伝子の水平伝搬が起きたのはウイルスが原因であったのではと考えている．

MT の水平伝搬の効果は全く素晴らしいもので，今日のコナジラミの大繁栄につながったのかもしれない．もちろん，この仮説はまだ証明されていないが，他のコナジラミも同様な植物遺伝子を保有するのか，他の繁栄している昆虫，例えばアザミウマやウンカはどうだろうか，線虫や糸状菌や細菌などは同様な解毒遺伝子をもっているのだろうか等興味は尽きない．

ある特定の害虫などが特に優位になる条件として，植物の作る毒素分解の他に何がありうるのだろうか．過去の現象を考えてみると，コナジラミと同時期に大発生したミナミキイロアザミウマでも同様のことがおきていたのではないだろうか．一方，植物も害虫に対する対策を取るはずで，そのような能力を獲得すればまた虫は減っていくことになるだろう．植物の取る対策が何なのか楽しみですらある．

て永続的に媒介されるが，経卵伝染はしない．RBSDV はトウモロコシや麦類でも発生する．イネ南方黒すじ萎縮ウイルス（SRBSDV）はセジロウンカのみが永続的に媒介し，中国で 2008 年に報告され，日本では 2011 年に九州で見つかった．SRBSDV については，これまでのところイネ以外の植物には感染報告がなく，イネでも飼料イネでの発生が多い．ムギ北地モザイクウイルス（NCMV）はヒメトビ，セジロ，シロオビ，サッポロトビの 4 種ウンカによって永続的に伝搬されるが，イネには感染せず，ムギ類で発生する．

表 6．ウンカが媒介する日本で発生している主なウイルス

ウイルス	媒介するウンカ	主な発生作物
イネ縞葉枯ウイルス（RSV）	ヒメトビ , サッポロトビなど	イネ , トウモロコシ , 他のイネ科
イネ黒すじ萎縮ウイルス（RBSDV）	ヒメトビ	イネ , トウモロコシ
イネ南方黒すじ萎縮ウイルス（SRBSDV）	セジロ	イネ
ムギ北地モザイクウイルス（NCMV）	ヒメトビ , セジロなど	オオムギ , コムギ

E）ヨコバイ Leafhopper【半翅目】

ヨコバイが媒介するウイルスには，非永続媒介されるウイルスと永続媒介されるウイルスとがある（表 7）．これらのウイルスで，被害が発生している作物はイネ科作物に限られている．1960 年代に九州で発生していたイネわい化ウイルスは非永続媒介性で，現在の日本では発生していない．イネ萎縮ウイルスはツマグロヨコバイによって永続媒介されるウイルスで，現在でも，日本各地で発生しつづけている．本ウイルスをヨコバイと世界で最初に関連づけたのは日本人の高田鑑三氏で，1895 年のことであった．1933 年には福士貞吉氏によって，本ウイルスが経卵伝染されることが世界で初めて証明された．経卵伝染するためには，ウイルスが虫体内で増殖する必要があることから，植物ウイルスが虫体内でも増殖することの世界で最初の証明となったのである．このように日本の研究者がイネのウイルスと媒介虫の関連を世界で最初に解明していたことは記憶にとどめておいてほしい．

表 7．ヨコバイが媒介する日本で発生している主なウイルス

ウイルス	媒介するヨコバイ	主な発生作物
イネ萎縮ウイルス（RDV）	ツマグロ , イナズマなど	イネ
イネ黄葉ウイルス（RTYV）	タイワンツマグロなど	イネ

わが国でウイルスを媒介することが知られているヨコバイには，ツマグロヨコバイ *Nephotettix cincticeps*，タイワンツマグロヨコバイ *N. virescens*，イナズマヨコバイ *Recilia dorsalis* などがあり，これらはイネのウイルス病として重要である．イネ萎縮ウイルス（RDV）は，ツマグロ・イナズマの 2 種ヨコバイによって永続的に媒介され，経卵伝染する．RDV はイネやムギ類に感染して萎縮させるが，宿主域は RSV よりかなり狭い．イネ黄葉ウイルスはこれまでのところ沖縄県の石垣島でのみ発生している．これらのウイルス以外に，ウンカやヨコバイによって伝搬されるウイルスで，これまでに日本で発生したウイルスには，イネラギッドスタントウイルス（*Rice rugged stunt virus*）およびイネグラッシースタントウイルス（*Rice grassy stunt virus*），イネ矮化ウイルス（*Rice tungro spherical virus*）が報告されている．他のイネのウイルスとして，土壌伝染するイネえそモザイクウイルス（*Rice necrosis mosaic virus*）の日本国内での発生があるが，現在は発生していない．世界に広く目をむければ，*Geminiviridae* の中の *Masrevirus* 属のウイルスは，それぞれ種固有のヨコバイによって永続的に伝搬される．*Mastrevirus* 属のウイルスには多くの種があるが，幸いなことに日本では未発生である．これはウイルスを媒介するヨコバイが日本には存在しないからと考えられる．

F）カイガラムシ　Mealybug 【半翅目】

カイガラムシによる媒介は，現状では果樹のウイルスにほぼ限定されている．これはカイガラムシが，果樹でよく増殖するという性質と密接な関係がありそうである．表8のように，特にブドウのウイルスでカイガラムシ媒介性のウイルスが多く発生している．これらブドウウイルスは，カイガラムシを1日感染植物につけ，その後1日だけ健全植物につけることで媒介されたが，媒介力を維持できるのは1日だけと短く，半永続媒介に近い媒介様式である．海外のパイナップルにおいてカイガラムシで媒介されることが報告されているウイルスが，日本のパイナップルからも遺伝子診断によって検出されている．それらは*Pineapple mealybug wilt-associated virus 1* (PMWaV-1)，*Pineapple mealybug wilt-associated virus 2* (PMWaV-2)，*Pineapple bacilliform virus* (PBV) であるが，まだ日本ではカイガラムシ伝搬性は確認されていない．*Pineapple mealybug wilt-associated virus 3* (PMWaV-3) は2017年に沖縄県で見つかっている．カイガラムシによるウイルス伝搬機構についての詳細は不明である．わが国でウイルスを媒介することが報告されているカイガラムシは，クワコナカイガラムシ*Pseudococcus comstocki* とフジコナカイガラムシ*Planococcus kuraunhiae* の2種のみで，いずれもブドウのウイルスのみを媒介し問題となっているが，他の作物ではウイルス媒介性という点では問題となっていない．

表8．カイガラムシが媒介する日本で発生している主なウイルス

ウイルス	媒介するカイガラムシ	主な発生作物
ブドウAウイルス	クワコナ，フジコナ	ブドウ
ブドウBウイルス	クワコナ	ブドウ
ブドウ葉巻随伴ウイルス3	クワコナ，フジコナ	ブドウ
Pineapple mealybug wilt associated virus 1,2,3	日本では未確認	パイナップル

G）ハムシ，テントウムシ，バッタ

ハムシとテントウムシは甲虫目に属し，バッタはバッタ目に属する．これらの成虫が，ウイルス感染植物の葉を食害する際に，ウイルスを獲得し，健全植物に移動した際にウイルスを媒介することになる．これは純粋に接触伝染に含まれると思われるが，虫を介することから，これも虫媒伝染に含まれる．国内では，表9に示した3種のウイルスが知られている．ダイコンモザイクウイルスは最近では発生が報告されていない．スカッシュモザイクウイルス（SqMV）は，メロンで種子伝染もすることから，発生を忘れたころにたびたび国内で発生している．インゲンマメ南部モザイクウイルス（SBMV）もダイズで発生し種子伝染もするが，最近はほとんど問題になっていない．

ウイルスを媒介するハムシには，ウリハムシ*Aulacophora femoralis*，キスジノミハムシ*Ph yllotreta striolata*，ウリハムシモドキ*Atrachya menetriesi* の3種が知られている．

表9．比較的大型の昆虫が媒介する日本で発生している主なウイルス

ウイルス	媒介する昆虫	主な発生作物
ダイコンモザイクウイルス（RMV）	キスジノミハムシ	ダイコン
スカッシュモザイクウイルス（SqMV）	ウリハムシ，バッタ，テントウムシ	メロン
インゲンマメ南部モザイクウイルス（SBMV）	ウリハムシモドキ，アブラムシ	ダイズ，クローバー

H）ミツバチ　Honeybee 【膜翅目】

農作物を授粉させるのに大いに役に立っているミツバチが，ウイルスを媒介することがある．ミツバチによる媒介は，他の虫による媒介とは異なり，花粉に含まれているウイルスをミツバチが授粉作業のために運

【新ミニコラム：キジラミが植物ウイルスも媒介する？】
キジラミはカンキツグリーニングの媒介虫として有名であるが，2023 年にニンジンのウイルスをキジラミが伝搬することが報告された（Shushan et al., 2023）．この報告では，キジラミで媒介されるウイルスは，もう一種あることが言及されている（Tenorio et al., 2003）．このマニュアルで，正式の媒介虫に入れなかったのは，確認が不十分であり，植物ウイルスを媒介することがあまり知られていないためだが，可能性は大いにあると思うので，ここで紹介しておく．これまで媒介者が特定できていないウイルスでは，キジラミも検討する価値があるだろう．

ぶことによって起きていると考えられている．例えば，トマトでの授粉作業に伴い，粒子の安定性が高いウイルスであるトマトモザイクウイルスを媒介する例が報告されている．最近になって，外国で大きな問題となっている *Tomato brown rugose fruit virus* もミツバチが伝搬することが報告された（Levitzky et al., 2019）．また，日本での発生が確認されたウイロイドであるトマト退緑萎縮ウイロイドも低率ではあるが，ミツバチで媒介されることが報告されている．

(2) ダニ Mites【ダニ目】

植物ウイルスを媒介することが確認されているダニにはフシダニ，サビダニ，ヒメハダニのみである．ダニの場合，葉を食害する際にウイルスを媒介すると考えられる．ダニによって媒介されるウイルスは，ダニの扱いにくさなどの点から，最近になって発見されたものも多くあり，今後，その数は増加していくと思われる．

表 10 に示したように，わが国でウイルスを媒介することが報告されているダニとしては，イチジクモンサビダニ *Aceria ficus*，チューリップサビダニ *Aceria tulipae*，シソサビダニ *Shevtchenkella sp.*，オンシツヒメハダニ *Brevipalpus californicus* がある．イチジクモザイク病については，扱いにくさの点から研究が遅れ，1960 年代にはウイルス病であることは推定されていたが，ようやく 2011 年になって病原ウイルスと媒介虫が確認された．ニンニク C ウイルス（GarVC）はニンニクの鱗片に寄生するチューリップサビダニによって媒介され，2 令幼虫や成虫によって高率に伝搬される．シソモザイクウイルス（PerMV）は 2000 年頃から発生は認められていたが，その病原や媒介虫が確定されたのは 2013 年である．ランえそ斑紋ウイルス（OFV）はオンシツヒメハダニによって永続的に伝搬される．ウイルスのダニによる伝搬の詳細は，他の媒介虫に比べると不明な点が多い．2021 年には，ニンニクに感染する *Allexivirus* 属のウイルス（8 種ウイルスの混合感染）とチューリップサビダニ *Aceria tulipae* の組み合わせで，ダニ伝染の解明が進み（Mansouri et al., 2021），それによると，1 株のニラに 10 頭ずつのダニを供試したときに，ウイルス最短獲得時間は 30 分，最短接種時間は 1 時間であった．このような基礎的なデータが初めて得られたのは，やはりダニの扱いにくさが主因であると思われる．

Nepovirus 属の subgroup C もダニによって媒介されることが報告されている．日本で subgroup C ウイルスで発生が報告されているのは，チェリー葉巻ウイルス（CLRV），トマト輪点ウイルス（ToRSV），ラズベリー黄化ウイルス（RBDV）などである．以前，*Nepovirus* 属のウイルスは，線虫での伝搬が問題となっていたが，ウイルス伝搬する線虫が少なくなっている国や地域では，これからはダニ伝搬が問題となってくる可能性がある．

わが国に発生している *Emaravius* 属ウイルスの中で，PerMV はシソを広く栽培している県ではすべて発生が報告されてしまい，最近は韓国での発生も報告された．FMV も日本の各県で発生しているが，2018 年にシクラメンに感染することが判明したので，今後，シクラメンも伝染源として注意すべきである（Elbeaino et al., 2018）．また，OFV に類似のウイルスがメキシコのカンキツで発生・拡大しており，OFV と同じ種のダニによって媒介される（Roy et al., 2020）ので，今後の発生に警戒が必要である．これらダニ伝

搬性ウイルスについては，今後発見される新規ウイルスも含めて，ウイルスの特性解明も進んでいないものが多いこと，発生すると認知されない間に広がり被害も大きくなりやすいことから，今後の重要な研究対象となると思われる．

表 10. ダニが媒介する日本で発生している主なウイルス

ウイルス	媒介するダニ	主な発生作物
イチジクモザイクウイルス（FMV）	イチジクモンサビダニ	イチジク
ニンニクＣウイルス（GarVC）	チューリップサビダニ	ニンニク
シソモザイクウイルス（PerMV）	シソサビダニ	シソ
ランえそ斑紋ウイルス（OFV）	オンシツヒメハダニ	ラン

(3) 線虫

線虫は，土の中にいる体長 0.5～10mm の細長い生物である．この線虫もウイルスを媒介するが，ウイルスを媒介する線虫は限られている．日本にいる線虫の中では，大型のオオハリセンチュウとユミハリセンチュウがウイルスを媒介する．線虫は成虫でも幼虫でも，ウイルス感染植物の根を 15-60 分加害するとウイルスを獲得して，長い場合には 1 年以上媒介するようになるが，線虫体内でウイルスが増殖することはない．ウイルスは線虫の体内の口針が出入りする部分付近に特異的に吸着される．最近では，わが国ではウイルス媒介性の線虫は少なくなっていて，線虫媒介性ウイルスが多発する危険性は低くなっている．表 11 に国内で発生する線虫媒介性が確認されたウイルスを示す．

表 11. 線虫が媒介する日本で発生している主なウイルス

ウイルス	媒介する線虫	主な発生作物
アラビスモザイクウイルス（ArMV）	オオハリセンチュウ	スイセン，フキ，アルストロメリア
ソテツえそ萎縮ウイルス（CNSV）	未確認	グラジオラス，ネギ
タバコ茎えそウイルス（TRSV）	ユミハリセンチュウ	タバコ，ピーマン
クワ輪紋ウイルス（MRSV）	*Longidorus martini*	クワ

(4) 菌類

日本で現在問題となっているウイルスを媒介する菌類は，分類学的には菌界に属する *Olpidium* 属菌および菌界には属さない原生生物の仲間であるネコブカビ類（*Polymyxa* 属および *Spongospora* 属菌）である．これらは植物絶対寄生菌として植物に感染する．菌類が媒介するウイルス種の数は世界で 30 種程度であるが，媒介菌類は，種々の不利な条件に耐性を示す休眠胞子や運動性を持つ遊走子を作るために，一旦発生すると防除が困難なものが多く，その発生には注意が必要である．日本では表 12 に示すウイルスが問題となっている．ウイルスを媒介する菌類は分類学的には下等菌類に属し菌糸は作らない．その代り，遊走子，遊走子嚢，休眠胞子の世代を繰り返しながら増殖していく．これらの菌によって媒介されるウイルスは，媒介する菌の表面に特異的に付着して媒介されると考えられている．ウイルスと菌の特異性は高く，メロンえそ斑点ウイルス（MNSV）ではウイルスの系統が異なると媒介する *Olpidium* 属菌の種も異なる．*Olpidium* 属菌は日本中に広く分布しており，過酷な環境に耐性を持つ休眠胞子を作るため，防除が困難なものが多く，一度持ち込むと発生が長期にわたって持続することになる．オオムギ縞萎縮ウイルスは，被害が大きかったために，抵抗性オオムギ品種が育成され，効果をあげたが，のちに抵抗性打破系統が出現した．

ビートえそ性葉脈黄化ウイルス（BNYVV）は長らく北海道におけるテンサイ生産の大きな阻害要因となっている．レタスビッグベインミラフィオリウイルスによるレタスビッグベイン病は，日本での初発生は和歌

【新ミニコラム：世界で大発生したウイルス】

CMV と TSWV は，現在，世界中で最も拡大し被害が大きいウイルスの王様（魔王）である．TSWV は，比較的最近世界中に急速拡大したウイルスであり，その拡大は，ミカンキイロアザミウマの発生拡大と密接に関連する．日本にも TSWV は 1960 年頃に初めて侵入したが，顕著な拡大や被害は起きなかった．その後日本に侵入したミカンキイロアザミウマとともに発生が拡大した際には，日本ではトマトやピーマンなどの野菜はもはや作れなくなるのではないかというほど恐れられた．これは，TSWV のきわめて広い宿主域とミカンキイロアザミウマによる高効率の伝搬力によるもののものであった．CMV については，古くから発生しているため，その極めて広い宿主域のことしか我々は知ることができないが，過去に宿主範囲の広いアブラムシが侵入し，CMV のイネ以外のほとんどの作物に感染する力と協働して，急速に発生拡大した時期があったのかもしれない．*Geminivirus* 属の EpYVV についても同様で，日本では，植物の病徴の類似性から万葉の昔から *Geminivirus* 属のウイルスが存在したらしいという報告がある（井上・尾崎，1980）が，媒介虫であるコナジラミが，いつから存在したかは定かではない．このウイルス（後に EpYVV と命名）は奈良県他のトマトで小発生をしたのみで，大発生はない．一方 TYLCV はイスラエルで 1940 年頃から発生し，1996 年になって，新種のコナジラミとともに世界に発生を拡大した．日本でも，1989 年にシルバーリーフコナジラミが侵入して拡大をはじめるとともに，TYLCV が 1996 年に静岡・長崎県で発生し，急速に日本のトマトに拡大し，ほぼ全国に広がってしまった．TYLCV の病徴の激しさと伝搬の速さのゆえに，一時は，日本ではもうトマトは作れなくなるのではと心配された時期もあった．TYLCV は上記の CMV と TSWV とは，状況が少し異なっているようで，TYLCV は，通常はトマトでしか爆発的には増えないし，温室でないと媒介虫もウイルスも増えにくい．冬の温室外ではコナジラミは死滅すると思われ，現代の温室トマトに最も適応している．このような狭い条件下でのみ大発生する TYLCV が，発生を拡大し続けられたのは，日本の農業形態に適応しているからではないだろうか．ハウス栽培のトマトが周年，日本中で相当数存在し続けていることが，この大発生を引き起こしていると考えられる．保毒虫が 1 頭でもいれば，これらのウイルスは伝搬されるので，人が作り出しているこの「連続の輪」をある程度の規模で断ち切れば，一時的には TYLCV の伝染環は断ち切れるはずであり，その状況を工夫して維持していくことで，TYLCV の発生はかなり減らせるのではないかと思われる．

山県での 1978 年頃で，その後，西南暖地の冬春レタス産地を中心に全国に広がった．2008 年から日本の栽培体系に適したビッグベイン病抵抗性品種が開発されている．

Olpidium 属菌の場合，MNSV は菌体内部に，チューリップ微斑モザイクウイルスは少なくとも表面下にとりこまれていることが確認されている．チューリップ条斑ウイルスはウイルス粒子の不安定性ゆえに内部に入っていると推定されている．*Polymyxa* 属菌では，2007 年に BNYVV が菌の休眠胞子及び遊走子の内部で増殖し蓄積されることが明らかにされた．

最近になって，菌類による植物ウイルスの獲得・伝搬に関する 2 つの興味深い解析結果が報告された．一つめは，CMV が *Rhizoctonia solani* などの病原糸状菌に感染して増殖すること，さらにその菌が植物に感染すると，CMV をその植物に感染させてしまうこと（Andika et al., 2017）で，これまで知られていなかった CMV の菌類伝搬である．二つめは，ウイルス症状を示す葉を複数集め，表面をエタノール殺菌後，その葉から菌類を分離して種を同定した結果，169 菌株が同定され，その約半数から植物ウイルスが見いだされたことである．これらのウイルスは菌種による偏りはなく，分離した菌の培養をつづけたところ，多くの菌はウイルスを失った（Cao et al., 2022）．この結果から，菌類は植物ウイルスを一時的に体内に保持できることが判明した．ウイルスが菌体の成分に結合し，増殖することができれば，多くの菌がウイルスを媒介できるようになることを示しているのではないだろうか．

表 12. 菌類が媒介する日本で発生している主なウイルス

ウイルス	媒介する菌	主な発生作物
メロンえそ斑点ウイルス（MNSV）	*Olpidium bornovanus*	メロン , スイカ
ビートえそ性葉脈黄化ウイルス（BNYVV）	*Polymyxa betae*	テンサイ
レタスビッグベインウイルス（LBVV）	*Polymyxa virulentus*	レタス
タバコえそ D ウイルス（TNV-D）	*Olpidium bornovanus*	タバコ , チューリップ
チューリップ微斑モザイクウイルス（TMMMV）	*Olpidium bornovanus*	チューリップ
チューリップ条斑ウイルス（TuSV）	*Olpidium bornovanus*	チューリップ
コムギ縞萎縮ウイルス（WYMV）	*Polymyxa graminis*	コムギ
オオムギ縞萎縮ウイルス（BaYMV）	*Polymyxa graminis*	オオムギ
ムギ類萎縮ウイルス（JSBWMV）	*Polymyxa graminis*	オオムギ , コムギ
ジャガイモモップトップウイルス（PMTV）	*Spongospora subterranea*	ジャガイモ

(5) 鳥

日本ではないが，野鳥も植物ウイルスを媒介するという報告がいくつかある．古くは 1970 年に ToMV が鳥で媒介されたという報告がある．その後，スズメの一種が *Sobemovirus* 属のウイルスを伝搬したという報告があり，*Sobemovirus* 属の 1 種であるインゲンマメ南部モザイクウイルス（SBMV）は日本でもダイズでの病害発生が報告されている．2023 年になって，オナガカモの糞から，やはり *Sobemovirus* 属のウイルスである *Sowbane mosaic virus* が検出された（Wei et al., 2023）．*Tobamovirus* 属のウイルスではまだ報告はないが，本ウイルスは安定性が高く，接触伝搬するので，野鳥も植物ウイルスの伝搬に関与している可能性がある．

(6) ヒト

最後の媒介生物はほかならぬ「ヒト」である．ヒトは，トマトなどの野菜では芽かき作業や収穫などの管理作業によって，果樹では接ぎ木や剪定作業などによって，ウイルスを媒介することになってしまう．ヒトも生物であるので，この媒介生物のところで紹介する．ヒト伝搬が確認されているウイルスと作物の組み合わせを表 13 に示す．これらのウイルスは，特に安定性の高いウイルスで，かつ他に媒介生物を持たないものがほとんどであるのが大きな特徴で，これらの組み合わせでは，場合によっては作物の葉にふれるだけで媒介してしまうこともあるので，注意が必要である．このような媒介は，感染した植物へのヒトやヒトが利用する道具・用具の接触が前提となるので，接触伝搬とも呼ばれる．感染植物への接触によって，ウイルスがヒトや道具に付着し，それが健全植物に接触することで伝搬が生じる．ウイルス濃度が高く安定したウイルスであれば，これはきわめて効率のよい伝染であり，あっという間にハウスや圃場でウイルスが拡大して

表 13. ヒトの管理作業などによる媒介が確認されている主なウイルス

ウイルス・ウイロイド	具体的な管理作業	媒介が確認された作物
タバコモザイクウイルス（TMV）	芽かき作業など	タバコ
トマトモザイクウイルス（ToMV）	芽かき・収穫作業など	トマト
トウガラシ微斑ウイルス（PMMoV）	芽かき・収穫作業など	ピーマン
スイカ緑斑モザイクウイルス（CGMMV）	芽かき・収穫作業など	スイカ , メロン , キュウリ
キュウリ緑斑モザイクウイルス（KGMMV）	芽かき・収穫作業など	スイカ , キュウリ
キュウリモザイクウイルス（CMV）	芽かき作業など	トマト

しまう．これらのウイルスでは，ヒトがいなくとも，風や動物などによる感染植物と近くの健全植物葉との接触がウイルス伝染を引き起こすこともあり，このようなウイルスが発生すると非常に防除が困難となるので，持ち込まないように注意することが肝要である．

これらの接触伝搬を防止するためには，手袋をして，収穫や芽かきなどの作業を行い，感染が疑われる株に触れたときには，第三リン酸ソーダ液等で手指をよく洗浄することが重要で，使ったはさみ等の器具も同様に洗浄する必要がある．

(7) 植物

感染植物自身を通じて伝搬される種子伝染，接木伝染，栄養繁殖による伝染，植物体同士の接触伝染などがある．

A) 種子

種子伝染とは，ウイルスが感染した植物に形成された種子を通じて，その次世代に伝搬されるもので，ウイルスにとっては媒介者の助けを必要としない効率的な方法である．しかし，植物にとってこのような伝染は致命的となりかねないので，これらに対する種々の防御機構を植物は有していると思われる．したがって，特定のウイルス種と植物種を除いて，一般には低率である場合が多い．実際に，植物の花粉や胚にウイ

【新ミニコラム：*Potyviridae* に属するウイルスの媒介生物】

Potyviridae には 250 種を越えるウイルスが属しており，それらは 2022 年に 12 の属に分類されているが，主な 6 属については媒介生物が判明している．

Potyviridae の中で最も種数が多いのが，*Potyvirus* 属であり，アブラムシによって非永続的に伝搬される．日本にも SMV，TuMV，WMV，ZYMV などによる病害が多数発生している．*Bymovirus* 属は，コムギ縞萎縮ウイルスやオオムギ縞萎縮ウイルスなどイネ科植物に発生しており，*Polymyxa* 属菌によって媒介されるのが大きな特徴である．*Rymovirus* 属と *Tritimovirus* 属のウイルスは，日本での発生は報告されていないが，これらはフシダニによって伝搬される．*Ipomovirus* 属の多くはコナジラミによって媒介されるが，日本ではまだ未発生である．*Maculavirus* 属のウイルスは *Potyvirus* 属と同様にアブラムシが伝搬するが，これも日本では未報告である．このように *Potyviridae* に属するウイルスは媒介生物の異なるウイルスが多種ある．これらの媒介者を決めているのは，いままでのところ，すべて CP であるといわれている．

Potyviridae のウイルスは，基本的には共通する遺伝子構造をもち，媒介者による伝搬の特異性も CP が決めている．これらのウイルスが種々の節足動物によって媒介されるということは，媒介する生物が比較的容易に変わりうるということで，CP が少し変わるだけで媒介者が大きく変わるということである．*Potyvirus* 属のアブラムシ伝搬についてはヘルパー成分の関与等すでに解明されている性状が多く，この知識を使えばコナジラミや菌類による媒介機構の解明がすすむのではなかろうか，大いに期待したい．

以上のように，*Potyviridae* のウイルスは多様な節足動物によって伝搬される．*Geminiviridae* も同様に多くの種類の生物によって媒介される．それらはいずれもウイルス種特異的であり，これまでに 1 種のウイルスが，ある時はアブラムシ，またある時にはダニによって伝搬されるというような例はない．ここで RNA をゲノムに持つ *Potyviridae* と DNA をゲノムに持つ *Geminiviridae* を特別にとりあげたのは，この 2 科に属するウイルスが，ウイルスの世界のなかで最も変異に富み，一方は RNA をゲノムとするウイルスの中で最も種の数が多く，他方はすべてのウイルス科の中で最多の種を誇っているからである．媒介の多様性こそが，ウイルスにとって，種の拡大のために重要なポイントではないだろうか．

ルスが侵入するのは容易ではなく，たとえ侵入できても，その後の種子の形成に伴う様々な成分の急速な合成やその後の激しい乾燥などでウイルスも失活することが多い．

高率の種子伝染がおきる例として古くからよく知られているのは，オオムギ斑葉モザイクウイルス（BSMV）とオオムギである．他に高率の種子伝染がおきるのは，CMV ダイズ系とダイズの組合せや，RNA1 と RNA2 の大小 2 つの RNA ゲノムを持つ *Nepovirus* 属である．*Raspberry ringspot virus* (RRV) の場合，種子伝染率は主に RNA1（複製酵素）が決定しており，RNA2 (CP) も補助的な影響をもつことがわかっている（Harrison and Hanada, 1977）．いずれの系でも 100%近くの種子伝染率を示すことがある．種子伝染の解説はこれまでは種子へのウイルスの侵入とのみ関連づけられてきたが，Pagan (2022) の総説は，野生の植物を比較対象とし，種子伝染を決定するウイルス遺伝子を考察するなど，種子伝染に新たな観点から迫っていて興味深い．総説ではウイルスの複製の効率や速さが種子伝染のために重要であり，粒子の安定性も関与している可能性を述べている．

種子伝染の一種として，感染植物の花粉が健全植物に受粉し，形成された種子にウイルスが侵入して，種子伝染と同様に次世代植物に伝えられる花粉伝染がある．*Ilarvirus* 属で報告が多い．このように特に高頻度の種子伝染が安定して起きる組み合わせの場合には，ウイルスと植物との間に何か特異的な関係があると思

【新ミニコラム：自らの効率的伝搬のために植物を操作するウイルス】

最近まで，植物ウイルスが植物体内で増殖した後は，植物細胞内で媒介されるチャンスを待っており，そこにたまたま媒介生物が感染植物までやってきて，加害した際にウイルスを獲得してもらい，次の植物に運んでもらうものだと考えられていた．しかし，植物ウイルスが感染した植物に種々の働きかけを行い，自らをより効率よく媒介させるようにするという驚くべき発見が2014年以降相次いでいる．

キュウリモザイクウイルス（CMV）は感染した植物に，「私はアブラムシにとって美味しい植物ですよ」という匂いを出させる．そして CMV の媒介者であるアブラムシは感染植物に引き寄せられる．ところがアブラムシが感染植物の汁を吸うと，ウイルスが増殖しており，健全植物ほど美味しくない．そこで，虫は吸汁を早急に中断し，次の植物に移っていく．CMV は，アブラムシが数秒間でも植物の汁を吸うと，その口針にウイルス粒子が付着して媒介されるので，一度吸汁をした後はさっさと次の植物に行ってくれた方がよりウイルス感染を拡大できる．なんと巧妙なシステムだろうか．

これらの現象は，昆虫媒介に限って明らかにされているが，線虫や菌等とそれらが媒介するウイルスとが遭遇する確率を考えると，同様のことが起きている可能性はある．アブラムシとウイルスの相互反応の発見や前マニュアルの「植物ウイルスとは何か」で紹介したサプレッサー等の解明によって，植物ウイルスがまるで意志を持っているかのようにふるまうことがわかってきており，植物ウイルスの手強さが再認識されている．

他の例を以下に紹介する．

・PLRV は，アブラムシ吸汁によって誘導される感染植物のジャスモン酸およびエチレンの産生（これらはアブラムシを撃退するためのもの）を抑制する．その抑制は PLRV 遺伝子の中の P0,P1,P7 によることが判明した．

・ウイルスが感染した植物に働きかけて，ウイルスを伝搬してくれるアブラムシのために栄養を与え，アブラムシを活性化する．

1．TuMV に感染した植物体内で増えた TuMV-Nla タンパク質が，モモアカアブラムシの生育を良くし繁殖も改善させる．PLRV でも同様な現象が見られる．

2．BYDV に感染しているコムギは，栄養分が豊富になり，自身を吸汁しているアブラムシに栄養分を与えて高温耐性を付与する．

ウイルスと植物と虫の関係に関して，Mauck et al., (2018)；Carr et al., (2018)；Ziegler-Graff (2020) が良くまとめられている．

われる．これは今後の研究課題である．種子伝染や花粉伝染を防止するには，抵抗性品種や種子伝染率の低い品種の利用，健全植物からの種子や花粉のみの利用などが必要となる．高率にこれらの伝染をするウイルスでは，植物の生長点や胚に入りやすくなる成分や遺伝子（CP の一部等）を持っているのかもしれない．

花粉伝染には 2 種類あって，種子伝染と同様，見かけの花粉伝染と真の花粉伝染がある（前のマニュアルの 15 頁に記載）．前者は花粉内あるいは表面に付いたウイルスがアザミウマなどの食害痕から侵入するものであり，後者は受粉した花粉内部のウイルスが胚に侵入するものである．一方，花粉を通さずに，植物の胚珠にウイルスが侵入して次代の植物が感染するものを胚珠伝染と呼び，一般的に種子伝染に含まれる．

B）接木

接木によっておきる伝染である．特に果樹で発生しやすく，ミカン，リンゴ，ブドウなど多くの果実で問題となってきた．接木伝染は，ウイルス病共通の特徴のひとつであり，ウイルスに感染した穂木または台木を用いれば，必ずといってよいくらいウイルス伝染が起きる．しかも，果樹は防除も困難であり，ウイルスの影響が長期間に渡って続く．接木伝染による被害の大きなウイルス病としては，リンゴの高接病，ミカンの温州萎縮，トラミカン，ブドウのファンリーフなどがある．これらは，個々の病原ウイルスが特定され，その診断法及び被害を出すウイルスに感染していない苗の大量生産技術が確立したために，大きな問題にならなくなっている．しかし，診断法が確立されていないウイルスやウイロイド，新規病原については，今後も対応が重要となる．

C）栄養繁殖

栄養繁殖による伝染は，挿し木や挿し芽，株分け，球根などで苗を増殖する作物でおきる．キク，ネギ類，球根栽培の花き類，薬用作物などで問題となる．ウイルスフリー個体から利用する苗や枝や根を採取することが対策となる．

D）接触

ウイルスに感染している作物の葉や根が，隣接する健全作物の葉や根と触れることにより，隣接個体にウイルスが感染することがある．このような伝染は，*Tobamovirus* 属のウイルスでよく知られている．特に根部の接触伝染は，地上部で接触が見られなくても，地下部での感染株との接触で，多くの株が感染してしまっていることも起こりうるため，注意が必要である．

4）ウイルスを運ぶ非生物

（1）水

水を通じて起きる伝染が水媒伝染である．日本では愛知県のトマトの水耕栽培で問題となったことがある．これは，菌類で伝搬されるオリーブ潜在ウイルス 1（OLV1）（当時は TNV と思われていた）を保毒した菌が，水耕栽培の水を通じて隣のトマト集団に感染したことに起因していた．また，水耕栽培チシャに *Ophiovirus* 様ウイルスが感染発病し，根から多数の *Olpidium* が観察されたという報告もある．これらは菌類による伝搬とも言える．一方，日本でも河川水から病原性のある TMV が検出されたという報告がある．海外では，感染性を持つ *Tobamovirus, Tombusvirus, Necrovirus, Potexvirus, Sobemovirus* などが水系から検出されたという報告がある．これらは，まさに水媒伝搬であり，日本でも *Sikte waterborne virus* でおきたのではないかと考えられている．

（2）土壌

土壌中にウイルスが活性を持ったまま存在し，それらが伝染源となって健全植物に感染することである．土の中にウイルスを媒介する生物（線虫や菌類）が生存し，それらがウイルスを媒介する場合のことは含めない．活性が安定しているウイルスでおこりやすく，主に *Tobamovirus* 属のウイルスでしか実験的には証明されていない．TMV，ToMV，CGMMV，KGMMV，PMMoV では頻繁におきるので，注意が必要である．

【新ミニコラム：ウイルスの接触伝搬機構】

Tobamovirus 属でよく問題となるのが接触伝染である．これは，ウイルス感染植物の葉や根が近くの健全植物の葉や根と接触することにより植物から植物に媒介されるもので，媒介生物を必要としない．そのためにこれらのウイルスは媒介のための特別な遺伝子は持っていない．必要がないからである．その代わりに *Tobamovirus* 属の多くは極めて安定なウイルス外被タンパク質に包まれた RNA ゲノムで構成されており，いつでも接触によって近隣の植物に移ることができる．根と根が接触して伝搬した場合には，土壌伝染のひとつと見なされる．*Tobamovirus* 属の一部のウイルスでは，種子の表面にウイルスが付着し，種子が発芽して伸張する際に芽と接触して感染することがある．これはみかけの種子伝染といわれ，トマトやキュウリ，メロンなどで起きる．このように接触によってウイルス感染が起きることは簡単に思えるが，その詳細な機構は，分子レベルで考えようとするとかなり複雑なもので，今後の研究の進展が待たれる．みかけも含めて種子伝染の効率的な防止には，高温乾熱処理がある．この処理を行う際には，種子の発芽能が維持される温度とウイルスが不活化される温度を慎重に比較検討して行う必要がある．

このメカニズムについても不明なことが多い．

伝搬についての解説を締めくくるに当たって，最近思うことを書いておきたい．植物は自ら動くことができず，自らを守るために，細胞壁で細胞を囲んでいる．そのため外界から種々の新遺伝子や遺伝子変異を生じさせるような物質を取り込むことが困難である．新遺伝子の取り込みを可能にしてくれるかもしれないウイルスを，媒介生物が体内，しかも細胞内にまで導入してくれることは，植物にとっては非常に有難いことかもしれない．一部の個体がウイルス感染によって生育障害等の不利益を被っても，新たな変異の可能性をもたらしてくれるウイルスは，植物全体の進化をもたらしてくれる数少ない貴重な存在であると思われる．ウイルス感染により植物がさらに媒介生物を呼び寄せるような挙動を示すのもこの理由があるのではないだろうか．*Tobamovirus* 属のウイルスなど機械的伝搬をするウイルスに対しては，TOM1 (Yamanaka et al., 2000) や EXA1 (Yusa et al., 2019) のような TMV や *Potexvirus* 属の増殖を助ける遺伝子を保有し，これらのウイルスに感染する植物は，感染しない植物に比して新たな進化の手段を持ったとも考えられるのではないか．*Cucumber necrosis virus* (CNV) は，粒子の 0.1% -0.9% 程度の内部に植物の RNA を取り込んでおり，取り込まれた RNA の 1% 程度はレトロトランスポゾン由来で，このような粒子が植物のゲノムに何らかの変異をもたらす可能性があると指摘（Ghoshal et al., 2015）されている．また *Caulimoviridae* に属するウイルスは，EVE（endogenous viral elements，38 頁参照）として植物ゲノムに取り込まれる可能性を有しているために，より大きな変異を植物にもたらす可能性を持っている．このようなウイルスの特性を考慮して植物ウイルス学を見直すことは，面白い発見をもたらす可能性がある．また，植物ウイルス感染が植物に耐干性や耐冷性を付与したり（Roossinck, 2011），耐塩性や浸透圧耐性を付与する例（Hernandez-Walias et al., 2022）も報告されている．これはウイルス感染によって植物の生理状態が一時的に変化する例である．

6. 植物ウイルスの防除

1）防除の基本的考え方

植物ウイルスの防除には，基本的には以下の植物ウイルスのサイクルをどこかで断ち切ればよい．

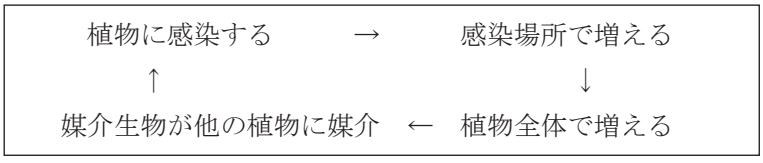

図 1. 植物ウイルスの拡大サイクル

ウイルスが感染を続ける仕組みを，ある植物に感染するところから始まる場合で考えてみると，まず植物に感染し，そこで生物としての仕組みの重要な一部分を乗っ取ることによって，ウイルスは自分自身を爆発的に植物に作らせて増殖する．次に植物の物質移動のしくみを使いウイルスを植物の全身に行きわたらせる．通常は 1-2 週間で植物の全身に広がる．全身にひろがったところで，他の植物に移るチャンスを待ち，ウイルスを運ぶのに適した生物がその植物にやってくることを利用して，他の植物に運ばれていく．媒介生物が他の植物に移動し，その植物から必要成分を取る際に，その植物に侵入する．そこで再び爆発的に増え，全身に行き渡って運ばれるのを待つ（図 1）．このようにして感染のサイクルが完成し，ウイルスは自然界で活性を維持しながら，増え続けていく．

逆の立場から見ると，このウイルスのサイクルをどこかで断ち切れることができれば，ウイルス病を防除できることになる．以下，具体的な防除法について個々に紹介する．

2）ウイルスの具体的な防除法

（1）媒介者を防除する

A）伝染環の遮断：感染植物の除去，作物の種類の選択

ウイルス感染植物を早期に発見し，除去に努めることが，ウイルス病防除の第一の基本である．感染植物を見つけるには，日頃から作物をよく観察し，ウイルス病らしい病徴を見つけたらすみやかに根から抜き取り，近辺に放置することなく，廃棄することが肝要である．近くに放置すると，伝染源となりうる．ウイルス病の発生が疑われた田畑やハウスでは，次作では類似作物の連作を避け，異なる種類の作物を栽培することが望ましい．連作する場合には，前作で土壌伝染性ウイルスが発生していたら，土壌消毒を徹底した上で，そのウイルスに抵抗性を持つ品種を作付けする．

B）媒介者の忌避：物理的防除，播種期の移動，障壁作物

ウイルスを媒介するアブラムシの飛来を忌避する目的で，シルバーマルチ，紫外線除去フィルムの利用がこれまでに推奨されている．また，同じ目的で，海外ではマシン油の散布も行われている．

土壌のクロールピクリン処理によって，ウイルス媒介性の菌類の密度を低下させることができる．現在，特に問題となっているウイルスは，ジャガイモのモップトップウイルス（PMTV），メロンえそ斑点ウイルス（MNSV），レタスのビッグベイン随伴ウイルス（LBVaV），チューリップの複数ウイルス（チューリップ微斑モザイクウイルス TMMMV, チューリップ条斑ウイルス TuSV）などである．多くのウイルスに効果のあった臭化メチルは，国際条約によって日本では 2012 年から一切使用できなくなった．それらに対する代替防除法については前のマニュアルを参照されたい．

C）化学農薬による媒介生物の防除

殺虫剤で媒介虫をできるだけ多く殺してしまう，できれば全滅させるのが，最も効果的な防除法であると思われ，そのための探索・研究・普及がなされてきている．その結果，各種ウイルス媒介性昆虫には，すでに多くの有効な化学薬剤が開発され，実用化されている．各都道府県の植物防疫に関するサイトや農薬販売業者の作物別・媒介生物別の有効農薬の一覧を参照されたい．

D）媒介生物の制虫

殺虫農薬で媒介虫を駆除する手法は，C）で述べたように広く用いられているが，それによる各種の弊害や問題も顕著になってきている．そこで，殺虫力をもつ農薬に頼らない方法が検討され実用化されてきている．このような手法考え方を制虫といい，殺虫農薬に頼らないウイルス病防除法として注目されてきている．例えばアザミウマで殺虫剤の抵抗性獲得が問題となっているが，アザミウマは多くの作物で増殖しやすい上に，トマト黄化えそウイルス，キク茎えそウイルス，アイリスイエロースポットウイルスなどの被害の大きい *Orthotospovirus* 属ウイルスを，きわめて効率よく媒介する．傷を伴う加害をするアザミウマは，植物で作られるジャスモン酸を忌避することから，ジャスモン酸の産生を誘導強化させることで，アザミウマを

寄せ付けなくすることができる．既にブドウやリンゴの着色促進などのために成長調製剤として広く利用されているジャスモン酸類縁化合物である「プロヒドロジャスモン（PDJ)」に効果があることが分かっている．コナジラミ伝搬性の TYLCV は，トマトで大きな被害を及ぼしていて，抵抗性品種も広く利用されているが，それだけではウイルス病を防げない．そこで，コナジラミが忌避するだけでなく，交尾活動を阻害するアセチル化グリセリドを散布する．アセチル化グリセリドは世界的に食品添加物として認可されており，長年，使用されている安全な化学物質である．

光や色による防除・飛来防止もある．昆虫は光や色に敏感に反応し，誘因されることも忌避することもある．近年の LED の開発・発展で，種々の防除法の開発が進んできている．ウイルス媒介虫については，アザミウマ，特にミカンキイロアザミウマの防除に赤色 LED 照射や赤色防虫ネットの利用が有効であることが明らかにされている．しかし，これらは他のウイルス媒介性アザミウマでは効果があがりにくく，また100%防除できるわけではない．タバココナジラミについては，赤黒ネット（横糸を赤で縦糸を黒）を用いることで，侵入抑制効果があった．なお，防虫ネットの利用については，作物の生育具合と防除効果の兼ね合いから，糸の太さや網目の合いを十分に検討する必要がある．最近になって，糸の種類により，ネギアザミウマも防除可能という報告も出された．また，ミナミキイロアザミウマをより効率的に誘拐殺できる青緑色トラップも開発された．これらを組みわせて効果をあげられる新手法の新たな展開を期待したい．

昆虫媒介性ウイルスによる病害は，１頭でもハウスに感染虫が侵入すると，あっという間にウイルスを媒介し，拡大してしまうほど強力なので，対応する方法としては，上述した方法を組み合わせて利用する必要がある．

植物ウイルスの増殖を特異的に抑える農薬は，現状では皆無で，糸状菌病害のように農薬による防除法は確立されていない．感染を防止するものとして，接触伝染を阻害する農薬（レンテミン）があるが，高価で，大量の作物には実用的ではなく，ランなどで利用されているのみである．同様な作用を示す化学物質として，第三リン酸ソーダや次亜塩素酸があるが，これらは取り扱いに注意を要する．

(2) ウイルス抵抗性品種の利用

限定された植物において，特定のウイルスに対して実用的な抵抗性品種が市販されている．代表的なものを表 14 にあげておく．トマトモザイクウイルス（ToMV）に対する Tm-2a は最も広く利用されているものである．抵抗性品種はその種子が市販されている場合は，その種子を購入することによって利用することが

表 14. わが国で市販されている主要な抵抗性品種

作物名	対象ウイルス	抵抗性遺伝子名	品種名
トマト	トマトモザイクウイルス（ToMV）	Tm-1, Tm-2, Tm-2a	殆どの品種がいずれかの抵抗性を持つ
トマト	トマト黄化葉巻ウイルス（TYLCV）	Ty-1, Ty-3a	TY 桃太郎さくら，かれん等
ピーマン	トウガラシ微斑ウイルス（PMMoV）	L1, L2, L3, L4	ベルマサリ，バギー，台パワー等
ピーマン	タバコモザイクウイルス（TMV）	L0	殆どの品種が抵抗性を持つ
ピーマン	トマト黄化えそウイルス	Sw5	TSR みおぎ
キュウリ	ズッキーニ黄斑モザイクウイルス（ZYMV）	未公開	V ロード等
メロン	メロンえそ斑点ウイルス（MNSV）	nsv	レノンスター等
レタス	レタスビッグベイン随伴ウイルス（LBVaV）	未定	フユヒカリ，レグナムレタス等
レタス	レタスモザイクウイルス	未公開	レグナム，シスコビバ等
カブ	カブモザイクウイルス（TuMV）	未公開	耐病ひかり等
イネ	イネ縞葉枯ウイルス（RSV）	Stvb	月の光，朝の光等

できる．注意点は，抵抗性品種を大規模に常時使い続けると抵抗性を打破するウイルス系統が出現する危険があることで，そのために消えていった抵抗性品種も多い．Tm-2a は広く常用されていて抵抗性打破系統の出現は多くなってきているが，幸い発生が拡大した例はない．

(3) 弱毒ワクチンの利用

自然界の各種ウイルスには特性を異にする多くの株が発生しており，それらの中から病徴の軽微な株を探索・分離し弱毒株としてウイルス病の防除に利用することがある．

ある種の弱毒ウイルスに感染した植物は，同種あるいは同系統のウイルスには重複して感染しないという性質がある．この現象を干渉作用と呼び，RNA サイレンシングと密接な関係があることがわかっている．干渉作用は動物の免疫作用と現象的には類似しているが，機構は全く異なっている．これを利用した有効な防除法がはじめて実用化されたのは，日本でのトマトにおけるトマトモザイクウイルスに対する弱毒株 L11A であった．L11A は強毒株を人的な変異誘導処理によって変異させ，病徴の軽い株を選抜することを繰り返し作出されたものであった．これとは異なる手法によって作出された弱毒株もあり，サテライト RNA を利用したトマト向けのキュウリモザイクウイルス弱毒株がある．他に，メロン，カンキツ，キュウリ，イモ類などでも弱毒株が作られている．実用的な弱毒株は，ヒトウイルスにならってワクチンとよぶことが多い．表 15 に，わが国でこれまでに開発された実用的な弱毒株（ワクチン）を示す．最近になって，キュウリでのメロン黄化えそウイルス（MYSV）の弱毒ワクチンの開発も進められている（Shimomoto et al., 2021）．

表 15. 実用的な弱毒ワクチン

対象作物	防除対象ウイルス	ワクチン株名
トマト	トマトモザイクウイルス（ToMV）	L11
トマト	キュウリモザイクウイルス（CMV）	NDM-1, KO2
メロン	スイカ緑斑モザイクウイルス（CGMMV）	33Hb
中晩性カンキツ	カンキツトリステザウイルス（CTV）	M15-A
ピーマン	トウガラシ微斑ウイルス（PMMoV）	AVP08, L3-163
キュウリ	ズッキーニ黄斑モザイクウイルス（ZYMV）	ZYMV-2002
サツマイモ	サツマイモ斑紋モザイクウイルス（SPFMV）	10-O
ジネンジョ	ヤマノイモモザイクウイルス（JYMV）	YMO6

(4) ウイルスフリー苗の利用

特に果樹やキクなどの栄養繁殖性作物では，株の増殖の際に，何らかの処理によってウイルスを完全に除去したウイルスに感染していないウイルスフリー株の利用が有効である．

具体的に利用されている作物と対象ウイルスを表 16 に示す．

表 16. 実用的なウイルスフリー苗の利用

対象作物	防除対象ウイルス	利用地域
イチゴ	イチゴ斑紋ウイルス（SMoV）他	全国各地
ヤマイモ	ヤマノイモモザイクウイルス（JYMV）	山口県など
サツマイモ	サツマイモ斑紋モザイクウイルス（SPFMV）	大分県、鹿児島県など
カンキツ類	カンキツトリステザウイルス（CTV）	全国各地

(5) 土壌処理による接触伝染の防止

土壌伝染が問題となっているウイルスには，*Tobamovirus* 属のウイルスが多く、ピーマンのトウガラシ微斑ウイルス（PMMoV），トマトのトマトモザイクウイルス（ToMV）などがある．例えば前作と次作で同じ作物種を栽培する場合，土壌にウイルス感染した前作の根や葉が残っていて，それから接触伝染が起こり，苗が感染する．苗をハウスなどに定植する際に最もウイルス伝搬はおこりやすく，これを防止するためには，臭化メチルによる土壌消毒が有効であった．現在は使用が全面禁止となったため，移植の際に苗を紙で包んでおく方法，生分解性ポットの利用，抵抗性品種の利用，弱毒ワクチンの利用などが有効で，農研機構のサイトで公開されている．この HP では，メロンえそ斑点ウイルスやキュウリ緑斑モザイクウイルスなどの臭化メチルが防除に有効であったウイルスに対する代替技術も詳細に解説されている．

(6) 種子伝染の防止

種子の内部にウイルスが侵入し，種子の形成過程でも失活せず，発芽した植物に感染するのが，真の種子伝染である．この防止のためには，同じ植物でも種子伝染は品種によって差があることが多いので，種子伝染率を事前に検討して，できるだけ低い品種を栽培する．種子の高温処理なども検討する．ウイルスが媒介生物によって伝搬される場合は，播種時期を媒介生物の発生時期からずらすことでウイルスの感染率を低下させ，その結果として種子伝染率を下げることも可能である．種子表面にウイルスが付着して見かけの種子伝染を起こしてしまうのを防止するためには，感染植物からの種子が含まれている可能性があるすべての種子を高温乾熱処理する必要がある．

3) 今後の発展が期待される新しい防除法

(1) ウイルス由来の dsRNA の利用

世界的に研究開発が進められている植物ウイルスの新しい防除法として，ウイルス遺伝子の一部を２本鎖にしたもの（dsRNA）を用いた方法が検討されている．この手法はウイルス抑制現象である RNA サイレンシングを利用して，ウイルス増殖を抑制しようというものである（RNA サイレンシングの概略については No.31 マニュアル参照．より詳しくは志村・増田 2017 を参照）．この手法は，防除に用いる dsRNA を，作物に散布するに足りるだけの量確保すること，散布後は一定期間，葉の上で安定して存在するか，速やかに植物体内に吸収されてウイルスが増殖を始める際に，サイレンシングが発現している必要がある．限定された数の植物を用いた検定は，現状でも可能で，多くの検討がなされているが，農薬や抵抗性品種と比較すると生産性及びコストの面で，歯が立ちそうになく，実用化されたものはまだない（Mitter et al., 2017）．それでも世界中で研究開発がすすめられているのは，核酸を用いた新規防除法開発の可能性があり，農薬や組換え体利用に代わって環境にやさしく即応的に利用できる期待があるためであろう．

dsRNA の利用によって 80%を越えるウイルス抑制効果があがったという例を表 17 にまとめた（Volondakis et al., 2022）．しかし，抵抗性品種や弱毒ワクチンで，ほぼ 100%強毒株を抑えることを前提としているのと比べると防除効果の面でもかなり見劣りする．しかし，このような改良の積み重ねは，実用化のために重要である．

dsRNA を作成する方法や処理時期も検討されており，ウイルスの接種と同時期が多く，一部にはウイルス接種前や後での検討例もあるが，その効果は高くない．さらに処理する dsRNA の部位を絞り込むための研究やその長さ，実際にウイルス RNA 分解に利用される 21 塩基のウイルス配列を用いた検討も進められている．

防除効果の持続日数の検討や利用する作物別の有効性の確認も重要である．ウリ科作物でキュウリ，スイカ，スコッシュで効果を比較した報告ある．ウイルス感染前に核酸を散布することにより，ウイルス病が抑えられれば，実用性が高まるので，その検討も進められている．少数ではあるが，dsRNA の圃場散布によ

る効果の検定を行った報告もある（Patil et al., 2021）.

実際に植物間で行われている互いの根を介した植物間の低分子 RNA による交信の手法について，さらにくわしいことを明らかにしていけば，遺伝子組換えに依存しない効率的な防除法が可能になるかもしれない．経済協力開発機構（OECD）も害虫の防除法開発のためであるが，核酸農薬研究の進展のために 2019 年に Conference on RNAi based Pesticides という国際会議を開催している．

表 17. dsRNA を利用し温室検定で 80%以上の防除効果を挙げた防除法
（Volondakis et al., 2022 より抜粋 ）

対象ウイルス / 標的ゲノム	対象作物	防除効果 (%))
PMMoV / Replicase	*N. benthamiana*	82
TEV / HC-Pro	*N. benthamiana*	100
PPV / HC-Pro	*N. benthamiana*	82
BCMV / CP	*N. benthamiana*	94
BCMV / CP	ササゲ	87
PRSV / HC-Pro	パパイヤ	81
PRSV / CP	パパイヤ	94
ZYMV / HC-Pro	キュウリ	82
CMV / CP&2b	タバコ	85
CMV / 2b	トウガラシ	82
AMV / RNA3	*N. tabacum*	100
TSWV / N	タバコ	84

(2) sRNA の利用

ウイルスの増殖を阻害するようにデザインした 18-30 塩基からなる sRNA (small RNA) を植物細胞内で作らせるようにして，ウイルス病を防除する手法である（Jiang et al., 2023）．ウイルス遺伝子と同一の配列も利用されているが，類縁関係の遠い複数のウイルスを同時に防除できるような配列や手法も検討されてきている．sRNA を利用するには，形質転換により，その遺伝子を発現させるようにして植物に組み込む必要がある．利用する 20-30 塩基の RNA の配列を選ぶことによって，複数のウイルスに抵抗性を示す植物をつくることもできる．このような取り組みは多数報告されているが，短い配列をターゲットとしているためにウイルスの変異などにより抵抗性が打破されやすいなどの問題がある．それらの詳細は，Jiang et al., (2023) や Cisneros and Carbonell, (2020) を参照されたい.

(3) ノックアウト植物の利用

不思議なことに，いくつかの植物では，自身のゲノム内にウイルスの増殖を支えるための遺伝子を保有している事がある．そのような遺伝子は，最初にシロイヌナズナと TMV の組み合わせで見つかり，その後 CMV，PVX についても見いだされた．TMV の増殖を支える遺伝子は TOM1 と命名され，その後，TOM1 と相互作用する TOM2A も見いだされた（石川 , 2006）．PVX では EXA1 と命名された（Hashimoto et al., 2016）．TOM1 については，緑色植物に普遍的に存在していることが 2022 年に判明した（Zhang and Qun, 2023）こともあり，ウイルス増殖サポートの他に重要な機能を果たしている可能性がある．

最近になって，世界中のトマトに *Tomato brown rugose fruit virus* (ToBRFV) による病害が発生した．このウイルスには，多くの *Tobamovirus* 属に有効な Tm-2a 抵抗遺伝子の効き目がない．このウイルスは日本ではまだ未発生であるが，侵入時に備え，ToBRFV 抵抗性のトマト品種を作る試みが日本の植物ウイルス研究者

によって行われた．このウイルスの増殖サポート遺伝子を破壊する（ノックアウトする）ことによって，ウイルスが増殖できなくなるという想定のもとで，ウイルス抵抗性植物を作出する試みであった．

多くの植物では，ある特性に関する遺伝子は１つではなく，いくつか存在しているのが普通であり，１つをノックアウトしても，その特性は失われない．トマトでは TOM1 のホモログ（類似した配列を持つ遺伝子）は４つ見出だされており，１つ，２つ，３つの遺伝子をつぶしても，ウイルスは増殖したが，４つすべてをノックアウトしてはじめてウイルスが増殖しなくなった（Ishikawa et al., 2022）．１つでも有効な遺伝子があれば，ウイルスは増えてしまうのであるから驚きである．これは ToBRFV では世界ではじめての成功例であった．

(4) ウイルス感染植物の治療

CMV の一部には，サテライトと呼ばれる短い RNA を粒子内に保有するものがある．このサテライト RNA (SATR) のうち，植物のえそを誘発する SATR を持つ CMV がトマトに感染すると，トマトに激しい全身えそが発生する．このえその防除のために，えそを誘発しない SATR をもつ CMV をトマトに接種しておくと，えそが防げることが判明した．調べてみるとえそを誘発しない SATR は CMV の増殖を大きく抑制していた．植物ウイルスについては，ヒトのウイルスのような特効薬といえるものは全く実用化されていないが，このえそを防ぐ SATR が CMV の病徴軽減にも使えるのではないかと考えて検討が行われた．その結果，2010 年になってトマトでの CMV の治療に SATR が利用できることが報告され（早野ら，2010），さらに同年，同じ SATR を含む CMV が，CMV の種子伝染率の低減にも有効であることが報告された．その後，このような治療を目指した研究は植物ウイルスについては，私が知るかぎり皆無であるが，その種（たね）となる報告はすでにあるのだから，今後植物ウイルスの発病後の治療についての研究が進むことを期待したい．

【新ミニコラム：EVE について】

ヒトや昆虫，植物，微生物といった様々な生物のゲノム内には，内在性ウイルス様配列（endogenous viral elements，EVE）が存在することが分かっている．既知の植物 EVE は，*Caulimoviridae* の DNA ゲノムを持つウイルスに由来する．ほとんどの植物 EVE は，ウイルスとしては不完全なもので，感染性を失っているが，一部には完全な形のものもあり，ペチュニアでは *Petunia vein clearing virus*，バナナでは複数の *Banana streak virus*，タバコでは *Tobacco vein clearing virus* が，植物に感染性を示しうる DNA の形でゲノム内に存在していることが報告されている．特に BSV では，感染性を持つと思われる完全なウイルスゲノム配列が整列しており，自分の出番を待っているという（Chabannes et al., 2013）ので，驚きであると同時に今後の発生が恐ろしくもある．これらのウイルスは日本での発生が確認されていないが，日本にも存在する可能性はある．

ヒトゲノムの 8.8% は EVE であることが知られていて，その機能はヒトの発生や免疫への支援をしてくれている反面，ウイルス由来でもあるため，ウイルスとしてヒトに被害を与えるかもしれない面も持つ．EVE は植物の中では何をしているのか，何のためにゲノム内で維持されているのかはあまりよくわかっていない．Chiba et al.,（2011）は，RNA ゲノムをもつウイルスでも，そのゲノムの一部が植物ゲノムに DNA の形で入り込んでいることを見出した．この EVE を彼らは Non-retroviral RNA virus sequences（NRVSs）と呼んでいる．NRVSs はすでに脊椎動物や糸状菌では発見されている．

植物の EVE や NRVSs には不明な点が多い．しかしウイルスの新しい防除法にもつながる可能性も高い．今後の積極的な解析の進展に期待したい．

引用文献

引用文献は原則として最近のものに限り掲載したが，あまり知られていない可能性が高い文献についても掲載したので，参考にして頂きたい．

Andika, I.B. et al. (2017). Phytopathogenic fungus hosts a plant virus: A naturally occurring cross-kingdom viral infection. Proc Natl Acad Sci USA 114 (46): 12267-12272.

Bhat, A.I. et al. (2023). Emerging and re-emerging diseases caused by Badnaviruses. Pathogens 2023, 12, 245.

Cao, X. et al. (2022). Common but nonpersistent acquisitions of plant viruses by plant-associated fungi. Viruses 14, 2279.

Carr, J.P. et al. (2018). Viral manipulation of plant stress responses and host interactions with insects. Adv Virus Res 102, 177-197.

Chabannes, M. et al. (2013). Three infectious viral species lying in wait in the banana genome. J Virol 87, 8624-8637.

Chiaki, Y. et al. (2020). Transmission of capsicum chlorosis virus by *Thrips palmi* (Thysanoptera: Thripidae). Appl Entomol Zool 55, 31-35.

Chiba, S. et al. (2011). Widespread endogenization of genome sequences of non-retroviral RNA viruses into plant genomes. PLoS Pathog 7, e1002146.

Cisneros, A.E. and Carbonell A. (2020). Artificial small RNA-based silencing tools for antiviral resistance in plants. Plants 9, 669.

Costa, T.M. (2020). The recombinant isolate of cucurbit aphid-borne yellows virus from Brazil is a polerovirus transmitted by whiteflies. Plant Pathol 69, 1042-1050.

Elbeaino, T. et al. (2018). High-throughput sequencing reveals *Cyclamen persicum* Mill. as a natural host for Fig Mosaic Virus. Viruses 10, 684.

Fuji, S. et al. (2022). Plant viruses and viroids in Japan. J Gen Plant Pathol 88, 105-127.

Ghosh, S. et al. (2019). Transmission of a new Polerovirus infecting pepper by the whitefly *Bemisia tabaci*. J Virol 93, e00488-19.

Ghoshal, K. et al. (2015). Encapsidation of host RNAs by cucumber necrosis virus coat protein during both agroinfiltration and infection. J Virol 89, 10748-10761.

Haji, V.J. et al. (2022). Maize dwarf mosaic virus: a new causal agent inducing disease in rice plants of the fields of Kurdistan Region of Iraq. Trop Plant Pathol 47, 718-726.

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.

花田 薫（2021）．世界最小の植物病原であるウイロイドの特性と保存法．微生物遺伝資源利用マニュアル（44）1-33.

Harrison, B.D. and Hanada, K. (1977). Competitiveness between genotypes of raspberry ringspot virus is mainly determined by RNA-1. J Gen Virol 31, 455-457.

Hashimoto, M. et al. (2016). EXA1, a GYF domain protein, is responsible for loss-of-susceptibility to plantago asiatica mosaic virus in *Arabidopsis thaliana*. Plant J 88, 120-131.

早野由里子ら（2010）．キュウリモザイクウイルスのサテライト RNA によるトマトモザイク病の病徴軽減 . 北海道農研研報 192, 15-23.

Hernandez-Walias, F.J. et al. (2022). Transgenerational tolerance to salt and osmotic stresses induced by plant virus infection. Int J Mol Sci 23, 12497.

井上忠男・尾崎武司（1980）．植物ウイルス病に関するもっとも古い記録とみられる万葉集の歌について . 日植病報 46, 49-50.

Ishikawa, M. et al. (2022). Tomato brown rugose fruit virus resistance generated by quadruple knockout of homologs of TOBAMOVIRUS MULTIPLICATION1 in tomato. Plant Physiol 189, 679-686.

石川雅之（2006）．トバモウイルス RNA 複製機構の解析 . ウイルス 56, 35-40.

Jiang, C. et al. (2023). Small RNAs : Efficient and miraculous effectors that play key roles in plant-microbe interactions. Mol Plant Pathol 24, 999-1013.

Kubota, K. et al. (2020). Perilla Mosaic Virus is a highly divergent Emaravirus transmitted by *Shevtchenkella* sp. (Acari: *Eriophyidae*). Phytopathology 110: 1352-1361.

Kubota, K. et al. (2021). Complete nucleotide sequence of chrysanthemum mosaic-associated virus, a novel emaravirus infecting chrysanthemum. Arch Virol 166, 1241-1245.

LaTourrette, K. et al. (2021). Polerovirus genomic variation. Virus Evol. 7, 1-18.

Levitzky, N. et al. (2019). The bumblebee *Bombus terrestris* carries a primary inoculum of *Tomato brown rugose fruit virus* contributing to disease spread in tomatoes. PloS ONE 14, e0210871.

Mansouri, F. et al. (2021). Transmission characteristics of allexiviruses by the eriophyid mite, *Aceria tulipae* (Keifer) (Acari: Eriophyidae) from naturally mixed infected garlic (*Allium sativum* L.). Eur J Plant Pathol 160, 789-796.

Mauck, K.E. et al. (2018). Evolutionary determinants of host and vector manipulation by plant viruses. Adv Virus Res 101, 189-250.

Mitter, N. et al. (2017). Induction of virus resistance by exogenous application of double-stranded RNA. Current Opinion in Virology 26, 49-55.

Natsuaki, K.T. and Furuya, N. (2007). The Genera Babuvirus and Badnavirus in Asis. Plant Pathol J 23, 227-232.

Patil, B.L. et al. (2021). Exogenous dsRNA-mediated field protection against *Pigeonpea sterility mosaic emaravirus*. J Plant Biochem Biotechnol 30, 400-405.

Pagan, I. (2022). Transmission through seeds: The unknown life of plant viruses. PLOS Pathog 18, e1010707.

Rehanek, M. et al. (2022). The complex world of Emaraviruses–challenges, insights, and prospects. Forests 13, 1868.

Roossinck, M. (2011). The good viruses: viral mutualistic symbioses. Nat Rev Microbiol 9, 99-108.

Roy, A. et al. (2020). Reassortment of genome segments creates stable lineages among strains of orchid fleck virus infecting citrus in Mexico. Phytopathology 110, 106-120.

Shimomoto, Y. et al. (2021). Isolation and characterization of an attenuated strain of an *Orthotospovirus*, melon yellow spot virus. J Gen Plant Pathol 87, 300-306.

志村華子・増田税（2017）．植物ウイルスの病徴発現における宿主 RNA サイレンシングのかかわり 植物のウイルス病はどのように起こるのか？化学と生物 55, 42-48.

Shushan, A. et al. (2023). Characterization of a novel psyllid-transmitted waikavirus in carrots. Virus Res 335, 199192.

Sidharthan, V.K. et al. (2023). Broadening the host range and genetic diversity of waikaviruses. Virology 582, 106-113.

Tenorio, J. et al. (2003). Sintomatología y efecto en el rendimiento de papa de un nuevo virus transmitido por el psílido *Russelliana solanicola*. Fitopatología 38, 32-36.

Voloudakis, A.E. et al. (2022). RNA-based vaccination of plants for control of viruses. Ann Rev Virol 9, 521-548.

Wei, Y.R. et al. (2023). Genome sequence of a Sobemovirus from the feces of Northern Pintail (*Anas acuta*). Virus Genes 59, 786-789.

Xia, J. et al. (2021). Whitefly hijacks a plant detoxification gene that neutralizes plant toxins. Cell 184, 1693-1705.

Yan, W. et al. (2023). Discovery of aphid-transmitted Rice tiller inhibition virus from native plants through metagenomic sequencing. PLOS Pathog 19(3): e1011238.

Yamanaka, T. et al. (2000). *TOM1*, an *Arabidopsis* gene required for efficient multiplication of a tobamovirus, encodes a putative transmembrane protein. Proc Natl Acad Sci USA 97, 10107-10112.

Yusa, A. et al. (2019). Functional conservation of EXA1 among diverse plant species for the infection by a family of plant viruses. Sci Rep 9, 5958.

Zhang, H. and Qun, H. (2023). TOM1 family conservation within the plant kingdom for tobacco mosaic virus accumulation. Mol. Plant Pathol 24, 1385-1399.

Ziegler-Graff, V. (2020). Molecular insights into host and vector manipulation by plant viruses. Viruses, 12, 263.

遺伝資源研究センター資料
令和６年度

微生物遺伝資源利用マニュアル（46）

2024 年 5 月　発行

編　集　国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構
遺伝資源研究センター

発行者　杉浦　誠

Research Center of Genetic Resources
National Agriculture and Food Research Organization
〒 305-8602　茨城県つくば市観音台 2-1-2
https://www.gene.affrc.go.jp/

微生物遺伝資源利用マニュアル（46）

植物ウイルスの特性とその利用（Ⅰ）

花田 薫・一木（植原） 珠樹・佐藤 衛
遺伝資源研究センター微生物資源ユニット

Characteristics of plant viruses and their uses (Ⅰ)

Kaoru Hanada, Tamaki-Uehara Ichiki and Mamoru Satou

2024 年 5 月
編　集　国立研究開発法人 農業・食品産業技術総合研究機構 遺伝資源研究センター
発行者　杉浦　誠

NARO 農研機構