

## 2. フシダニ類で媒介されるエマラウイルスと作物への被害

久保田 健 嗣

農研機構中央農業研究センター 病害研究領域 病害防除体系グループ

植物ウイルスのエマラウイルス属 (*Emaravirus*) は、2009年に設立された比較的新しい属で、フシダニ類によって媒介される、多分節の1本鎖(-)RNAウイルスのグループである。エマラウイルスは、約80年前から報告されていた病害である、イチジクのもザイクや、キマメの sterility mosaic 等の病原ウイルスであることが明らかとなった。また、ディープシーケンス技術の普及により、新たなエマラウイルス種が次々と発見され、ゲノム塩基配列の決定と遺伝子機能の解明が進められて、特徴的なゲノム構造を有することが見いだされている。本稿では、世界の農業現場におけるエマラウイルスの発生状況と、ウイルスゲノムおよび遺伝子機能に関して、これまでに報告されている知見を概説する。また、日本のシソ産地から発見された、新たなエマラウイルスと推定されるシソもザイクウイルスについて、我々のグループで行っている研究内容や防除技術開発について紹介する。

### 1. はじめに

世界の農業生産において、植物病原体による被害額は年間600億ドルに達し、そのうち植物ウイルスによるものは、糸状菌に次ぐ規模と推測されている<sup>1)</sup>。植物ウイルスの伝播経路には、種子伝染、接触伝染などがあるが、なかでも虫媒伝染は農業上最も重要なものの一つであり<sup>2)</sup>、発展途上国において経済的に重要なウイルスのほとんどは虫媒伝染性である<sup>1)</sup>。日本でも、近年問題として取り上げられるウイルス病害は(括弧内は媒介虫を示す)、イネの縞葉枯病(ヒメトビウンカ)、果樹ではウメの輪紋病(アブラムシ類)、野菜ではトマトの黄化葉巻病(タバココナジラミ)やキュウリの黄化えそ病(ミナミキイロアザミウマ)など、多くが虫媒伝染性である。虫媒伝染性ウイルスへの対策は

現状では媒介虫の防除が基本となるが、これらの虫は体長が5ミリ~1ミリと微小で発見しにくいこと、殺虫剤耐性を獲得しつつあることや、気候変動、国際物流等による分布域の拡大により、防除のために甚大な費用や労力が投入されている。

本稿で紹介するエマラウイルスは、フシダニ類によって媒介される。フシダニ類は、体長が0.2ミリ程度ときわめて小さく、肉眼では認識することが困難であり、その存在が見過ごされがちである。

### 2. エマラウイルスとは

*Emaravirus* 属には、現時点で6種が属しており、タイプ種は *European mountain ash ringspot-associated virus* (EMARaV) である。まだ属が未設定ながら *Emaravirus* に属すると推測される種を含めると、およそ10種が報告されている。本稿ではこれらを含めて以下エマラウイルスと呼ぶことにする。

エマラウイルスは、既知の植物ウイルスであるトスポウイルス属 (*Tospovirus*) を含むブニヤウイルス科 (*Bunyaviridae*) ウイルスと、共通する性質を多く有する。エマラウイルスの感染植物組織からは電子顕微鏡観察により、"double membrane bodies (DMBs)" と呼ばれる、膜構造を有する直径80~200nmの球状構造が認められ、トスポウイルスなどと同様のエンベロープを有するウイルス粒子をもつと考えられている。感染植物からは、トスポウ

#### 連絡先

〒305-8666

茨城県つくば市観音台2-1-18

農研機構中央農業研究センター 病害研究領域

病害防除体系グループ

TEL: 029-838-8098

FAX: 029-838-8101

E-mail: kubotak@affrc.go.jp

イルスのヌクレオキャプシドに類似したひも状粒子も精製される<sup>3)</sup>。

エマラウイルスのゲノムは1本鎖マイナス(-)RNAであり、複数の分節から構成される。ウイルス種によって分節数は異なるが、各分節は原則として一つのタンパク質をコードする。ゲノム構造とタンパク質の機能については、項目5.で述べる。

エマラウイルスはいずれもフシダニ類によって媒介される。

### 3. フシダニについて

フシダニは、クモ綱ダニ目フシダニ上科 (Eriophyoidea) に属する植物寄生性のダニ類の総称である。植物上に「フシ」と呼ばれるこぶ状の奇形を生じさせることからこの名がある。また、「サビ」と呼ばれる、葉を茶褐色や銀白色に変色させるものもあり、サビダニ、ハモグリダニの名称がつけられているものがある。体の形態はウジ虫状で、2対4本の脚をもつ。体長100～300 μm、体幅50 μmときわめて微小であり、肉眼で識別することは困難である<sup>4)</sup>。世界で4,000種以上が知られ、寄主範囲は一般的に狭い<sup>5)</sup>。口針で植物の表皮を吸汁することにより加害し、高密度に増殖すると、葉や果実のさび症状、奇形化、落葉を引き起こし、最悪の場合は株の枯死に至る。国内で問題となっているフシダニ類にはトマトサビダニ、チューリップサビダニ、ミカンサビダニ、ニセナシサビダニなど多数ある。

また、ウイルス媒介虫として、エマラウイルスのほか、*Alphaflexiviridae* 科の *Allexivirus*、*Betaflexiviridae* 科の *Trichovirus*、*Potyviridae* 科の *Rymovirus*、*Poacevirus*、*Tritimovirus* を媒介するものがあり<sup>2,6,7)</sup>、穀類、果樹、野菜、花きなど、幅広い作物における害虫でもある。

### 4. 世界のエマラウイルスの発生状況

以下に、世界の農業生産現場におけるエマラウイルスの発生概要を述べる。先進国および発展途上国における重要な食料の生産に、甚大な被害を生じさせている。

#### 1) コムギ、トウモロコシの *High Plains Wheat mosaic virus* (HPWMoV)

1993～95年に、アメリカの穀倉地帯であるテキサス、カンザス、コロラド、アイダホ、ネブラスカ、ユタの各州のトウモロコシ (*Zea mays* L.) において、ウイルス様症状が見いだされた。葉が斑点状または筋状に退緑し、葉の老化につれて葉縁部が赤色化し、壊死へと進み、ひどい場合は植物体の枯死にいたる。また、コムギ (*Triticum aestivum* L.) でも、1993～94年のテキサス、アイダホ、カンザス、コロラドの各州において、それまでに一帯で分布している *Wheat streak mosaic virus* (WSMV) によるものとは異なる症状が現れた。症状は葉の退緑斑点から始ま

り、モザイクから全面黄化へと進む<sup>8)</sup>。罹病植物からは32 kDaのタンパク質が特異的に検出されるほか、超薄切片の電子顕微鏡観察から、二重膜を持つ100～200 nmのウイルス粒子様の球状構造物を見だし、発生地域名を基に、High Plains virus (HPV) と命名されたり Maize red stripe virus (MRSV)、Wheat mosaic virus (WMoV) などとも呼ばれていたが<sup>9,10)</sup>、現在では HPWMoV の名称で統一された<sup>11)</sup>。

現在までに HPWMoV は、西は太平洋岸のオレゴン州、ワシントン州、東はオハイオ州まで、広域に存在することが確認されている<sup>12)</sup>。

媒介虫はフシダニの一種 *Aceria tosichella* Keifer である<sup>13,14)</sup>。英語では wheat curl mite (WCM) と呼ばれ、コムギで増殖すると、葉の縦方向の巻き込みや壊死を引き起こす。放虫試験では最大30%の減収をもたらした<sup>15)</sup>。ウイルス媒介虫としても、HPWMoVのほか、WSMVおよび *Triticum mosaic virus* を媒介する重要害虫である。日本での発生は確認されていないが、農林水産省では平成26年に本種を検疫有害動物に指定し、我が国への侵入に対する警戒を強化している。

HPWMoV は、米国のほか、オーストラリア、アルゼンチンでの発生が確認されている<sup>16,17)</sup>。トウモロコシにおいて約0.008%と低率ながら種子伝染したことが報告されている<sup>18)</sup>。HPWMoVの未発生国であるニュージーランドやブラジルは、感染種子の輸入による国内侵入を厳重に警戒している<sup>9,19,20)</sup>。

HPWMoV からは、8種の分節RNAが見つかった<sup>21)</sup>。

#### 2) キマメの *Pigeonpea sterility mosaic virus* (PPSMV), PPSMV-2

マメ科の多年生植物であるキマメ (pigeon pea, *Cajanus cajan* (L.) Millsp.) は、南アジア、東南アジアおよび東アフリカで年間300万トン以上が生産されている。完熟子実は穀類として、あるいは若いさやが野菜として利用され、発展途上国に暮らす人々にとっての重要な食料となっている<sup>22)</sup>。

キマメの sterility mosaic disease (SMD) は1931年にインドで初めて記述され、タイ、スリランカ、ネパール、バングラデシュ、ミャンマーでも発生している<sup>22)</sup>。病原体はエマラウイルスの一種 PPSMV である。罹病したキマメは、葉の黄化、茎の叢生、開花・着果不良および子実の奇形化・小粒化をとめない、収量と品質に大ダメージを受ける。1993年にインド、ネパールにおいて年間2.8億米ドルを超える被害を生じるなど、経済的に重要なウイルス病となっている<sup>22,23)</sup>。媒介虫はフシダニの *Aceria cajani* Channabasavanna である<sup>24)</sup>。罹病植物で生息している *A. cajani* を健全キマメに移した場合、1頭でも感染率は40%、10頭で97%と高率で媒介する。また、10頭接種の場合、接種吸汁は最短1.5時間で媒介され、10時間でほぼ

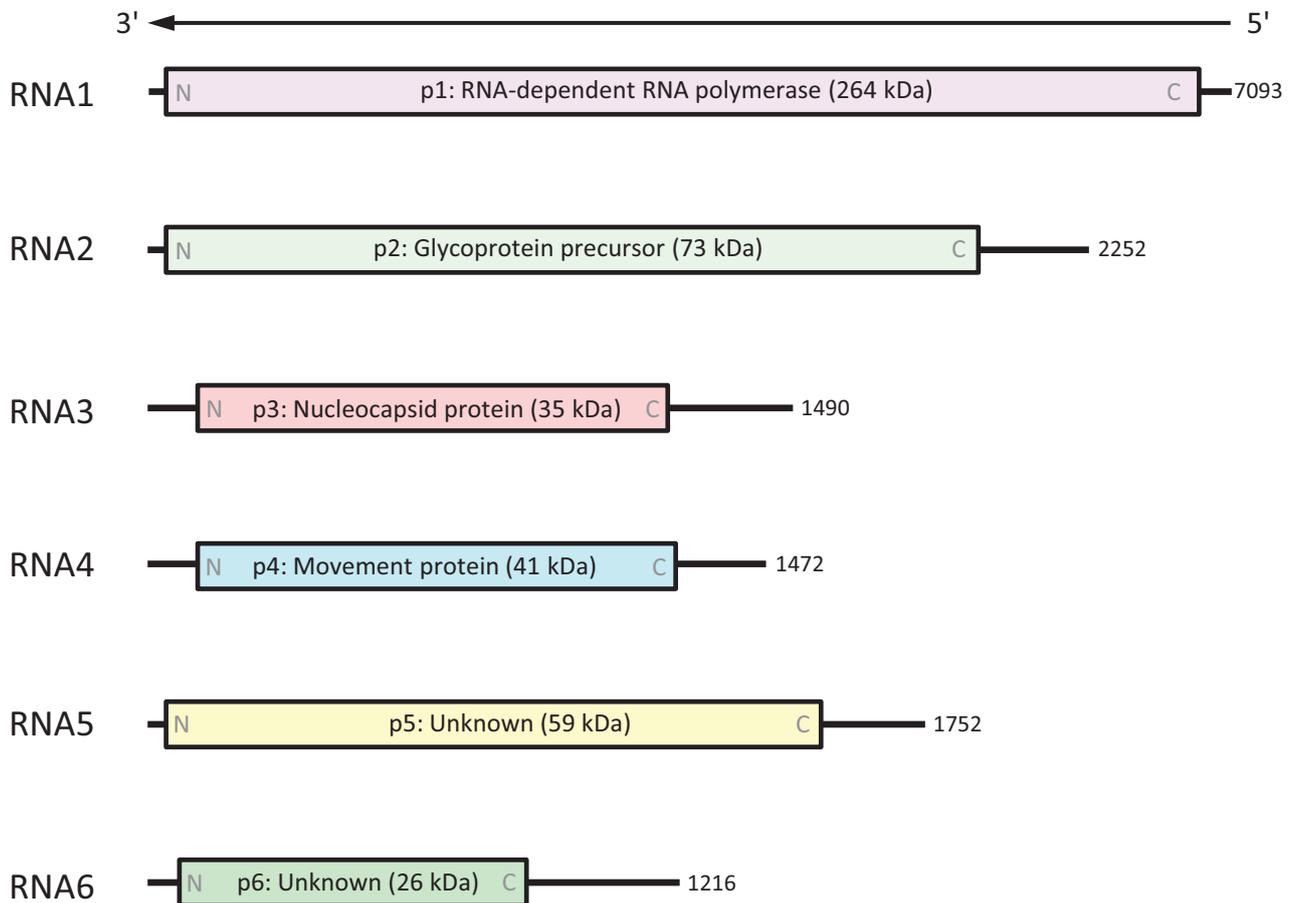


図1 エマラウイルスのゲノム構造

イチジクモザイクウイルス (FMV) のゲノム<sup>33,34)</sup>を基に作成した。ORFを示すボックスの色は表1に一致する。

100%に達する。

PPSMV-2は、インドのSMDを示すキマメからデーブシーケンスにより新たに見いだされた、PPSMVとは別種のエマラウイルスであり、PPSMVよりも激しい病徴を引き起こす。また、圃場調査ではPPSMVとの重複感染株も確認され、単独感染株よりも重い症状を示す<sup>25)</sup>。

PPSMVおよびPPSMV-2からはそれぞれ5種および6種の分節RNAが見つかった<sup>25,26)</sup>。PPSMV-2の分節RNA1～RNA4がコードする4種のタンパク質のアミノ酸配列は、PPSMVの相同なタンパク質に対して39.3～52.9%の配列同一性を示すが、不思議なことに、次に記すイチジクモザイクウイルスに対してのほうが高い同一性(57.1～80.0%)を示す<sup>25)</sup>。

### 3) イチジクモザイクウイルス (*Fig mosaic virus*, FMV)

クワ科イチジク属のイチジク (*Ficus carica* L.)は、中東地域を原産とし、人類によりもっとも早い時期に栽培が始まった作物の一つである<sup>27)</sup>。現在では世界中で年間約115万トンが生産され、生果だけでなく、ドライフルーツ、ジャ

ム等の加工品としても利用される。

イチジクのモザイク病(図2)は、葉に退緑斑点、葉脈透化、モザイク、奇形を生じ、果実には退緑斑点、小型化、未熟果の落果などを生じる。1930年代にカリフォルニアで報告されたのが初めてであり、感染葉には90～200 nmのDMBsが観察されること、フシダニの一種であるイチジクモンサビダニ (*Aceria ficus* Cotte)によって媒介されることが知られていた<sup>28-30)</sup>。感染葉から精製した2本鎖RNAからはEMARaVに配列類似性を示す部分配列が得られ、FMVと名付けられた<sup>31)</sup>。その後の解析により、6分節の存在が報告されている<sup>31-34)</sup>。

FMVは、イチジクの産出量が最多のトルコを初め、アジア、ヨーロッパ、アメリカなど、商業生産が行われているほぼ全ての地域で発生している。また、後述するシソモザイクウイルスを除き、国内で発生が確認されている唯一のエマラウイルスである。2010年に島根県で初めて確認された後<sup>35)</sup>、2014年までに福岡県、岡山県、愛知県、愛媛県での発生が確認され、対策として、健全苗木の利用や、イチジクモンサビダニの薬剤防除が呼びかけられている<sup>36)</sup>。

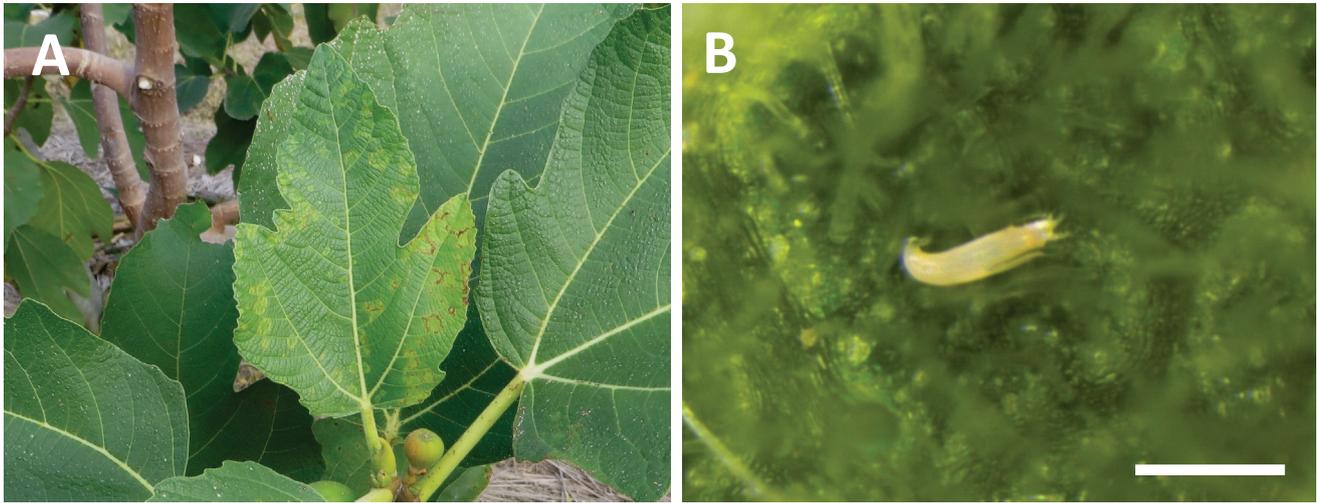


図2 イチジクモザイクウイルス (FMV) の病徴および媒介虫

(A) FMV に感染したイチジクのもザイク病葉。退緑斑点、輪紋、褐変が見られる。

(B) FMV の媒介虫であるイチジクモンサビダニ。スケールバーは 100  $\mu$ m。

#### 4) 果樹のエマラウイルス (RLBV, BLMaV, AcCRaV)

キイチゴ属のラズベリー (*Rubus* spp.) に発生する raspberry leaf blotch disorder (RLBD) は、古くから知られた病害で、フシダニの *Phyllocoptes gracilis* (Nalepa) により媒介される<sup>37)</sup>。近年、イギリス、フィンランドにおいてポピュラーな栽培品種に RLBD が発生し再び注目されるようになり、病原体が探索され、新たなエマラウイルスである *Raspberry leaf blotch virus* (RLBV) の感染が認められた。RLBV からは 8 分節が見つかっており、後述するように RNA6 ~ 8 は互いに相同なタンパク質をコードしている<sup>38-40)</sup>。

同じくキイチゴ属のブラックベリーでは、アメリカ合衆国南東部で被害が発生している yellow vein disease の罹病樹から、5 種の分節 RNA を有する Blackberry leaf mottle-associated virus (BLMaV) が見つかっており、種が未同定のフシダニにより媒介された<sup>41)</sup>。

中国を原産とするキウイフルーツ (*Actinidia chinensis* Planch., *A. delicious* 等) で、退緑斑点や葉脈黄化を示す葉から、新たなエマラウイルスである *Actinidia chlorotic ringspot-associated virus* (AcCRaV) が検出された。分節 RNA は 5 種である。中国の中部および西部の 5 つの省において分布が確認されたが、ウイルス感染と病徴の因果関係および媒介生物は不明である<sup>42)</sup>。

#### 5) 花木のエマラウイルス (EMARaV, RYRSaV, RRV)

ヨーロッパで街路樹等として植えられるバラ科のヨーロッパナナカマド (*Sorbus aucuparia* L.) において、斑紋や退緑斑点を示す葉から、*Emaravirus* のタイプ種である

EMARaV が発見されている。EMARaV はオーストリア、チェコ、スウェーデン、フィンランド、ドイツ、ロシア、ノルウェーで発生が確認されている<sup>43)</sup>。EMARaV の媒介虫は完全に特定されていないが、ヨーロッパナナカマドに見られるフシダニの *Phytoptus pyri* Pagenstecher の体内からは抗 EMARaV 抗体によりシグナルが検出される<sup>44)</sup>。また、分節 RNA は 4 種見ついているが、他のエマラウイルスには共通して認められる細胞間移行タンパク質をコードする分節が本ウイルスでは見つっていない<sup>45)</sup>。

アメリカ東部を原産とし、マメ科の花木で春に美しい紅色の花をつけるアメリカハナズオウ (*Cercis canadensis* L.) からは、Redbud yellow ringspot-associated virus (RYRSaV) が見ついている。分節 RNA は 5 本が確認されている。接ぎ木により伝染して、葉の退緑斑点や葉脈透化を生じるが、媒介虫は不明である<sup>46)</sup>。

ノイバラ (*Rosa multiflora* Thunb. ex Murr.) の病害である rose rosette disease (RRD) は、アメリカ中部で発生し、葉や枝が叢生し、赤色化を生じて、最終的に枯死を引き起こす。フシダニの *Phyllocoptes fructiphilus* Keifer により媒介されることが知られていた<sup>47)</sup>。RRD を示すノイバラからは、エマラウイルスの *Rose rosette virus* (RRV) が見つかった。アメリカ各地で収集されたバラの 114 サンプルのうち RRD の症状を示す 84 サンプルはすべて陽性、それ以外はすべて陰性であった。RRV の分節として RNA1 ~ RNA7 が見ついている<sup>48-50)</sup>。RRD はバラの園芸種でも発病し、抵抗性のあるものは知られていない<sup>51)</sup>。なお、ノイバラは、日本、韓国、中国を原産とし、北米には 1860 年代にバラの台木や庭木として持ち込まれたが、各地の牧草地などで雑草化し、防除が困難となっていた。そこで生

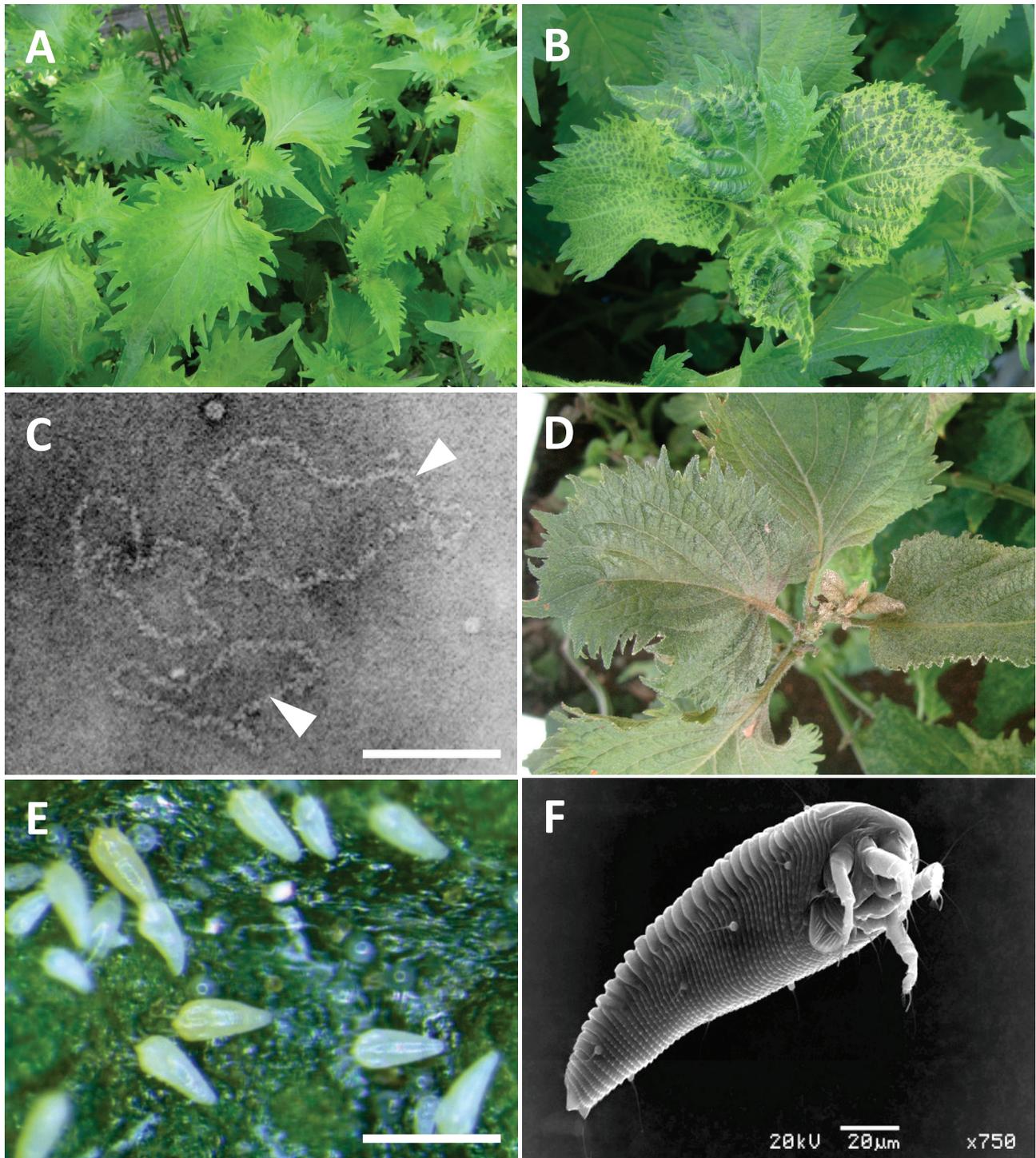


図3 シソモザイクウイルスと媒介虫のシソサビダニ

- (A, B) シソ生産圃場における健全(A)およびモザイク病(B)のシソ。モザイク病葉は葉脈の退緑、葉の奇形などが生じる。  
 (C) シソモザイクウイルスの精製粒子の電子顕微鏡写真。長さの異なる環状のひも状粒子が観察される。スケールバーは100 nm。  
 (D) シソサビダニが多数寄生して生じたシソのさび症。  
 (E) シソ葉上で生息するシソサビダニ。スケールバーは200  $\mu\text{m}$ 。  
 (F) シソサビダニの走査型電子顕微鏡写真。スケールバーは20  $\mu\text{m}$ 。

表1 各エマラウイルスがコードするタンパク質と相同性

ウイルスの略称は本文を、タンパク質の推定機能は図1を参照。

表中の数字は予想分子質量 (kDa)。相同性があると推定されるタンパク質同士を同色で示した。

protein	EMARaV	FMV	RRV	RLBV	PPSMV	HPWMoV	PPSMV-2	RYRSaV	AcCRaV	BLMaV
p1	266	264	265	269	268	266	266	267	267	268
p2	75	73	74	75	74	77	74	74	75	75
p3	35	35	36	32	35	33	35	35	35	35
p4	27	41	41	42	41	42	41	42	44	41
p5	-	59	55	56	55	56	55	26	27	26
p6	-	26	27	22	-	58	27	-	-	-
p7	-	-	54	22	-	36	-	-	-	-
p8	-	-	-	21	-	21	-	-	-	-

物防除の手法として、RRDに感染したノイバラの芽を接ぎ木して一帯にRRDを蔓延させ、ノイバラを枯死に至らせる手法が試みられ、土地を利用可能な状態に回復させることに成功している<sup>52)</sup>。

このほかフィンランドにおいて、葉脈黄化を示すゴボウ属の薬用植物 (*Arctium tomentosum* Mill.) から、エマラウイルス様の部分配列が報告されている<sup>53)</sup>。

### 5. エマラウイルスのゲノム構造およびタンパク質の推定機能

エマラウイルスのゲノムの塩基配列は、EMARaVおよびFMVでは2本鎖RNAのcDNAのPCR増幅とクローニングにより解読され<sup>31-34,45,54)</sup>、それ以降に解読されたウイルスではディープシーケンスによるものが主流である。

エマラウイルスの分節RNAの数は、これまでに確認されている範囲でウイルス種ごとに異なり、4~8種である。それぞれの相補鎖には単一のタンパク質がコードされている(図1, 表1)。エマラウイルスのゲノム構造や推定されるタンパク質の機能からは、ブニヤウイルスおよびテヌイウイルス (*Tenuivirus*) と比較的近縁と推定される<sup>3)</sup>。

エマラウイルスの各分節RNAの5'末端と3'末端配列の約20塩基は相補的であり、RNAはブニヤウイルスおよびテヌイウイルスおよび同様にパンハンドル構造を形成できる。また、末端の約13塩基は分節間で高度に保存されており、エマラウイルス種間およびブニヤウイルス科のオルソブニヤウイルスおよびハンタウイルスとの間でも配列の類似性がある<sup>33,45)</sup>。

エマラウイルスのRNA1は、長さ約7kbであり、分子質量が264~269kDaのタンパク質であるp1をコードしている。p1はそのアミノ酸配列からRNA-dependent RNA

polymerase (RdRP) と推定され、ブニヤウイルスのRdRPに保存された5つのモチーフ(A~E)を全て保持している<sup>45)</sup>。8種のエマラウイルス(EMARaV, FMV, HPWMoV, PPSMV, PPSMV-2, RLBV, RRV, RYRSaV)のp1の間でのアミノ酸配列同一性は30.1~72.1%である<sup>25)</sup>。

RNA2は約2.2kbであり、分子質量が約75kDaのp2をコードする。p2は、glycoprotein precursor (GP)と推測されている。すなわち、ブニヤウイルス科のフレボウイルスのGPが持つ短いモチーフ(GCX<sub>2</sub>CX<sub>2</sub>G)や、テヌイウイルスならびにブニヤウイルス科のトスポウイルス、オルソブニヤウイルスおよびフレボウイルスが有するGPと同様のN末端シグナルペプチド、N結合型糖鎖付加サイト、膜貫通領域、およびG1とG2間の推定切断サイト(ADDN)の配列要素を備えていた。EMARaVのG1中のアミノ酸配列に対する合成ペプチド抗体を用いて感染葉タンパク質のウエスタンブロットを行うと、前駆体と切断産物G1に対応する分子質量のバンド(それぞれ75kDaと52kDa)が検出されたことから、細胞内で上記の推定部位で切断されていることが示唆された<sup>45)</sup>。上記8種のエマラウイルスのp2のアミノ酸配列同一性は20.1~57.1%の範囲である<sup>25)</sup>。しかしエマラウイルスと、テヌイウイルスおよびブニヤウイルスのGPとは分子質量が大きく異なり、アミノ酸配列の類似性も低い。

GPは、ウイルス粒子表面の脂質二重膜を貫通してエンベロープの形成に関与するとともに、トスポウイルスのGPはアザミウマによる媒介に関与している<sup>55)</sup>。エマラウイルスのGPがこれらの機能に果たす役割は未解明である。

RNA3は、約1.4kbであり、32~35kDaのnucleocapsid protein (NP)をコードする。エマラウイルスのNPのアミ

ノ酸配列からは、3つのモチーフ(NX<sub>2</sub>SXNX<sub>3</sub>A, NXLA, GYEF)が認められ、8種のエマラウイルス間の配列同一性は15.1～80.0%であるが<sup>25)</sup>、ブニヤウイルスがもつNPとの配列類似性は低い<sup>3,25,41)</sup>。

FMVのNPは、RNA結合能を持つ<sup>56)</sup>。また、HPWMOV, PPSMV, FMVのNPに対する抗体は、それぞれの感染植物で見られるDMBsの内部に存在する、リボヌクレオプロテインと考えられる凝集体に反応することから、トスポウイルスと同様の粒子構造をとることが示唆されている<sup>56-58)</sup>。

RNA4にコードされるp4は、EMARaVのp4を除き、いずれも41～44 kDaの分子質量をもつ。初期に解読されたFMVのp4のアミノ酸配列からは、相同性検索を行っても機能予測ができなかった<sup>33)</sup>。その後、RLBVおよびFMVのp4が、タバコモザイクウイルスの細胞間移行タンパク質(movement protein, MP)である30Kと同様に原形質連絡への局在性を有することや、細胞間移行能を欠いたジャガイモXウイルス(PVX)の移行を相補することが示され、p4がエマラウイルスのMPと考えられた<sup>38,59,60)</sup>。さらにエマラウイルスのp4は、その2次構造と、β1-β2の約30アミノ酸の領域に、植物ウイルスのMPのうち30Kスーパーファミリーに属するものに保存された配列が認められたことから、p4は本ファミリーに属すると推定されている<sup>60)</sup>。

RNA5以降の分節は、長さがまちまちであり、コードされるタンパク質(p5～p8)についての機能予測もまだ十分ではないが、エマラウイルスに特徴的な性質が報告されている。

FMVおよびRRV, RLBV, PPSMV, HPWMOV, PPSMV-2のp5は、分子質量がいずれも57 kDa前後のタンパク質であり、互いにアミノ酸配列類似性が認められる。ここで奇妙なことであるが、RRVとHPWMOVのp7も、p5に対して相同性を有し、RRVのp5とp7の配列同一性は53%、HPWMOVのp5とp6では20%である(表1)<sup>49)</sup>。

FMVのp6は、ブニヤウイルスのRdRPドメインに部分的な配列類似性を示す<sup>34)</sup>。また、BLMaVのp5は、EMARaVp4, RYRSaVp5, およびFMV, PPSMV-2, RRVのp6ともに、分子質量26～27 kDaのタンパク質であり、アミノ酸配列は10～29%の同一性を示し、共通した2次構造が認められる<sup>41)</sup>。

RLBVでは、p6, p7およびp8の3つは、N末端領域の129アミノ酸において、互いに30～43%の配列同一性を示す<sup>39)</sup>。

HPWMOVのNPをコードするRNA3も、分離株によっては2種類の配列が得られており、それぞれにコードされるタンパク質p3-Aおよびp3-Bの配列同一性は88～89%である<sup>12,21)</sup>。

RLBVのp6とp7は、PVXベクターに導入するとウイルスの蓄積量との病原性を増大させたが、RLBVのp6と

p7は、PVXベクターに導入するとウイルスの蓄積量との病原性を増大させたが、RNAサイレンシングのサプレッサー活性については、アグロインフィルトレーションアッセイ(*Nicotiana benthamiana* 葉で調査対象遺伝子と緑色蛍光タンパク質遺伝子と共発現させて、蛍光強度からサプレッサー活性を評価する手法)では、RLBVのp2～p8のいずれからでも、サプレッサー活性は認められなかった<sup>39)</sup>。

## 6. シソモザイクウイルス

シソ(*Perilla frutescens* var. *crispa*)は、中国大陸中部および南部が原産で、中国では古くから栽培され、日本でも縄文時代の遺跡からシソ種実が出土している<sup>61,62)</sup>。赤しそは梅漬けの色付けに、青しそは、若葉をオオバ(大葉)として、天ぷらや、刺身など和食のつまもの等としての需要が大きい。農作物としてのしその全国産出額は161億円で、青しそは基本的に周年施設栽培で生産されており、生食用施設しその出荷量は5,806トン(農林水産省・平成26年産地域特産野菜生産状況)である。主要産地は愛知県の豊橋市および豊川市、茨城県行方市、大分県大分市、高知県の南国市、四万十市、香美市等であり、この4県で全国生産量の約9割を占める。葉を一枚ずつ手作業で収穫することから、産地の雇用を支える品目としても重視されている。

2000年ごろから高知県のオオバ産地において、葉脈の退緑や、葉脈の奇形化にともなう縮れ、株の萎縮などの症状が見られるようになり、「モザイク症」と呼ばれていた(図3B)。商品としてのオオバは緑色の鮮やかさと葉の形が重要であるため、モザイク症になった葉は商品価値が失われてしまう。モザイク症が多発した生産圃場では収穫がまったくできず、収入がほぼゼロになった農家も生じた。

高知県農業技術センターと農研機構は、共同で原因究明にあたり、ウイルスの存在を想定して接ぎ木接種および罹病葉の粗精製サンプルの汁液接種を行い、低率ながら病徴が再現されたことから、ウイルス性の病害であると予想された。しかし、通常の電子顕微鏡観察ではウイルス粒子は観察されず、シソでの発生が報告されているキュウリモザイクウイルス等もRT-PCR法等では検出されなかった。そこで罹病葉から精製した2本鎖RNAからcDNAを作製し、クローニングと塩基配列を決定したところ、EMARaVおよびFMVのRNA1と類似性を示す配列が得られたことから、新種エマラウイルスの感染が疑われた。

本ウイルスのRNA1を5'-RACEおよび3'-RACEにより全長配列を決定するとともに、他の分節の全長塩基配列を決定した。現在までに計10本の分節様の配列が見つかり、それらは末端配列の相補性や、マイナス鎖にそれぞれ一つのORFをコードしていることなど、エマラウイルスの分節と共通する性質を示した。さらに、本ウイルスのp1～p4と名付けたタンパク質は、エマラウイルスの

p1～p4に配列類似性を有しており、p5以降のタンパク質についても現在詳しく検討している。また、他のエマラウイルスの粒子精製法を参考にしつつ、罹病葉から粒子精製を行ったところ、電子顕微鏡下で環状のひも状粒子が多数観察され(図3C)、本ウイルスは *Perilla mosaic virus* (PMoV)、シソモザイクウイルスと命名された<sup>63)</sup>。

ウイルスが見つかり、感染とモザイク症との相関も認められたものの、圃場におけるウイルスの伝播様式が明確ではなかった。汁液接種での感染効率が低いことや、圃場での発生は施設の入り口や側窓部分から全体に拡大するケースが多いことから、野外から侵入する何らかの媒介生物の関与が考えられた。ただ、当時はシソにおいてフシダニの存在が知られていなかったため、オオバ圃場で発生するアザミウマ、コナジラミ、カイガラムシ等を用いた媒介試験を行ったものの、媒介は全く認められなかった。ほぼ同時期に、法政大学の土野野らにより千葉県の子ビ症状を示すシソから *Shevtchenkella* 属の新種と同定された、フシダニが発見され、シソサビダニと命名された(図3E, 3F)。本種を用いた媒介試験では、PMoVは極めて効率良く媒介され、原病徴が再現された。また、PMoVの宿主範囲を調査したところであるが、青シソのほかに、シソの変種であるエゴマ(*P. frutescens* var. *frutescens*)にも感染し、モザイクを発病させた。赤シソにも感染するが、濃紫色のために症状はわかりにくい。PMoVの発生は、主要産地の4県すべてで確認されている<sup>64)</sup>。今後、シソやエゴマが栽培される中国、韓国や東南アジア等での発生についても調査したい。

シソサビダニによる被害に関しては、栽培施設における生息密度は通常は低く、モザイク病発生圃場のシソ葉を検鏡しても見つからないことが多い。しかし、一定の条件が整うと爆発的に増殖し、葉が褐色に変色する「さび症状」を引き起こす(図3D)。症状がさらに進むと、落葉、株の枯死につながる。

PMoVおよびシソサビダニは、発見されてから日が浅く、伝染環や生活環がほとんどわかっていない。また、有効な防除法も策定されていない。そこで、農研機構は、農林水産省のプロジェクトにおいて、オオバの主要産地を有する高知県、愛知県、大分県および法政大学と共同研究を実施している。ウイルスとサビダニの宿主範囲、サビダニのウイルス媒介能および移動性、産地における発生消長などについての調査、PMoVとシソサビダニの核酸増幅による検出技術の開発を進めている。また、シソサビダニに有効な殺虫剤の探索と農薬登録の促進に加え、より環境面に配慮しつつ、防虫ネットによるサビダニ侵入阻止といった物理的防除技術、サビダニを捕食する天敵カブリダニ類や、節足動物寄生性の糸状菌防除資材を利用した生物的防除技術を開発中であり、我々はこれらの技術を組み合わせた総合防除体系の確立と普及を推進している。

## 7. エマラウイルスへの対策

アメリカの小麦栽培におけるHPWMoVへの対策では、媒介虫であるWCMの定着を避けることが重要である。WCMを含め多くのフシダニ類は、風によって分散移動するため<sup>65)</sup>、WCMの宿主となりうる圃場周辺の自生のコムギやイネ科雑草を除草剤により除去することや、秋に播種する栽培形態(冬小麦)では、播種時期を遅くすることにより、前作からのWCMの持ち越しを減らすなどの対策が推奨されている<sup>66)</sup>。トウモロコシ栽培では、飼料等に用いられアメリカでの生産量の大部分を占めるデントコーンの多くの品種は、HPWMoVに対して一定の抵抗性を示す。スウィートコーンは感受性が高いが、WCMの飛来時期を避けて定植することにより、被害が軽減される<sup>67,68)</sup>。

また、WCMおよびHPWMoVに対する抵抗性をもつコムギ遺伝資源の探索も進められている<sup>69)</sup>。南アジアのキマメ栽培においても、コストや環境面から殺虫剤によるフシダニの防除が現実的ではないため、抵抗性品種の開発を目指し、PPSMV抵抗性素材の探索が進められている<sup>70)</sup>。

果樹などの永年作物では、ウイルスに感染してしまった場合、フシダニに対する防除では被害を抑制できないため、健全な苗木に置き換えたうえで、フシダニへの対策が必要となる。

発生の予防や発生後の早急な対策のためには、診断手法の充実も不可欠である。普及用の診断キットとして、HPWMoVのDAS-ELISAキットや、loop-mediated isothermal amplification(LAMP)法によるFMV診断キットが市販されるようになった。発展途上国向けには、より安価な診断手法の開発も望まれる。このほか、未知のエマラウイルスを発見するための手法として、エマラウイルス種間で配列保存性の高いRdRPのモチーフのアミノ酸配列をもとに設計した縮重プライマーを用いたRT-PCR法により、HPWMoVおよびPPSMVの当時知られていなかった部分配列を増幅、検出することに成功している<sup>71)</sup>。未知のエマラウイルスを発見するための手法としての確立が期待される。

## 8. おわりに

エマラウイルスの研究に残された課題として、まず、エマラウイルスのコードするタンパク質のうち機能が推測されているp1～p4について、生物学的な研究の積み重ね、機能が推測できていないp5以降のタンパク質の機能解明が挙げられる。また、エマラウイルスのゲノム構造の特徴として見られた、相同性がある分節を複数保持していることの生物学的意味の解明は、様々な宿主および媒介フシダニに適応して進化してきたエマラウイルスの生存戦略を理解する糸口となるかもしれない。

また、媒介性についても、トスポウイルス、テヌイウイルスと媒介虫であるアザミウマ、ウンカにおいては、虫体

内の増殖や移行等, 相当な研究蓄積がなされているが<sup>2,72)</sup>, エマラウイルスのフシダニによる媒介性について, 媒介様式や, フシダニ体内における移行経路, 増殖性, 媒介関与因子等, 不明な点が多く残されている. 実験のうえで, きわめて微小なフシダニを扱う困難さはともなうものの, 今後取り組まなければならない課題である.

エマラウイルスはゲノム配列の解析が先行しているが, 汁液接種が困難なこともあり, 感染と病害の関係性が十分に証明されていないものが多い. 農業被害と防除の必要性を具体的に考察するためにも, コッホの原則を満たしつつ, 実験的に因果関係を証明することが必要である.

フシダニ類はまだ同定されていない種が多数いると考えられている. エマラウイルスも2007年のEMARaVの全長配列の報告以降, 新しい種が次々と報告されており, 日本を含め世界各地には, 未発見のエマラウイルスやフシダニによる病虫害がまだ多く残されていると考えられる. また, 近年の環境への配慮および食の安全・安心への関心の高まりから, 農業生産における殺虫剤の使用量は削減される傾向にある. 従前の農薬散布体系においては意図しないうちに防除されていたフシダニ類が, 減農薬化にともなって発生が再び増加する可能性も大いに考えられる. エマラウイルスおよびフシダニ類の生態の解明を通じて, 環境と調和した発生予防技術, 被害抑制技術の開発に貢献できればと考えている.

## 謝 辞

本研究は, 平成27年度農林水産省農林水産業・食品産業科学技術研究推進事業(実用技術開発ステージ)「シンサビダニが引き起こすオオバのモザイク病およびさび症の防除体系確立(課題番号27001C)」の支援により行われました. また, 本事業の共同研究者の皆様に感謝申し上げます. 本稿の執筆の機会を与えていただきました渡邊雄一郎先生並びにウイルス編集委員の先生方に厚く御礼申し上げます.

## 利益相反開示

本稿に関連し, 開示すべき利益相反状態にある企業等はありません.

## 引用文献

- 1) Reddy DV, Sudarshana MR, Fuchs M, Rao NC, Thottappilly G.: Genetically engineered virus-resistant plants in developing countries: current status and future prospects. *Adv Virus Res* 75:185-220, 2009.
- 2) Whitfield AE, Falk BW, Rotenberg D.: Insect vector-mediated transmission of plant viruses. *Virology* 479-480:278-289, 2015.
- 3) Mielke-Ehret, N, Mühlbach, H-P: *Emaravirus*: A novel genus of multipartite, negative strand RNA plant viruses. *Viruses* 4:1515-1536, 2012.
- 4) 上遠野富士夫: IV. フシダニ上科の検索と同定, 原色植物ダニ検索図鑑, 江原昭三・後藤哲雄(編) 全国農村教育協会, 東京, pp.230-245, 2009.
- 5) de Lillo E, Skoracka A.: What's "cool" on eriophyoid mites? *Exp Appl Acarol* 51:3-30, 2010.
- 6) Oldfield GN, Proeseler G: Eriophyoid mites as vectors of plant pathogens. In "Eriophyoid Mites - Their Biology, Natural Enemies and Control". Lindquist EE, Sabelis MW, Bruin J (eds). Elsevier, pp.259-275, 1996.
- 7) Hull R.: *Matthew's Plant Virology Fifth Edition*. Academic Press, USA p.684, 2014.
- 8) Jensen SG, Lane LC, Seifers DL.: A new disease of maize and wheat in the High Plains. *Plant Dis* 80:1387-1390, 1996.
- 9) Ochoa-Corona FM, Lebas BS, Ward LI.: New Zealand stresses that it is High Plains virus free, and the virus struggles with an identity crisis. *J Virol* 89:7439-7440, 2015.
- 10) Tatineni S, McMechan AJ, Wosula EN, Wegulo SN, Graybosch RA, French R, Hein GL.: Reply to "New Zealand stresses that it is High Plains virus free, and the virus struggles with an identity crisis". *J Virol* 89:7441, 2015.
- 11) Adams MJ, Lefkowitz EJ, King AM, Harrach B, Harrison RL, Knowles NJ, Kropinski AM, Krupovic M, Kuhn JH, Mushegian AR et al.: Ratification vote on taxonomic proposals to the International Committee on Taxonomy of Viruses. *Arch Virol* 161:2921-2949, 2016.
- 12) Stewart LR.: Sequence diversity of wheat mosaic virus isolates. *Virus Res* 213:299-303, 2016.
- 13) Seifers DL, Harvey TL, Martin TJ, Jensen SG.: Identification of the wheat curl mite as the vector of the High Plains virus of corn and wheat. *Plant Dis* 81:1161-1166, 1997.
- 14) Skare JM, Wijkamp I, Rezende J, Michels G, Rush C, Scholthof KB, Scholthof HB.: Colony establishment and maintenance of the eriophyid wheat curl mite *Aceria tosichella* for controlled transmission studies on a new virus-like pathogen. *J Virol Methods* 108:133-137, 2003.
- 15) Harvey TL, Martin TJ, Seifers DL.: Wheat yield reduction due to wheat curl mite (Acari: Eriophyidae) infestations. *J Agric Urban Entomol* 19:9-13, 2002.
- 16) Coutts BA, Cox BA, Thomas GJ, Jones RAC.: First report of Wheat mosaic virus infecting wheat in Western Australia. *Plant Dis* 98:285, 2016.
- 17) Alemandri V, Mattio MF, Rodriguez SM, Truol G.: Geographical distribution and first molecular detection of an *Emaravirus*, *High Plains wheat mosaic virus*, in Argentina. *Eur J Plant Pathol* DOI10.1007/s10658-017-1207-8, 2017.
- 18) Forster RL, Seifers DL, Strausbaugh CA, Jensen SG, Ball EM, Harvey TL.: Seed transmission of the High Plains virus in sweet corn. *Plant Dis* 85:696-699, 2001.
- 19) Lebas BSM, Ochoa-Corona FM, Elliott DR, Tang Z, Alexander BJR.: Development of an RT-PCR for High Plains virus indexing scheme in New Zealand post-

- entry quarantine. *Plant Dis* 89:1103–1108, 2005.
- 20) Botelho SRA, Duarte MF, Barbosa AV, Lau D, Sanches MM, Fernandes FR.: Interception of Wheat mosaic virus (WMoV) in Brazil in maize seeds from the United States. *Pesq agropec bras* 51:688–691, 2016.
  - 21) Tatineni S, McMechan AJ, Wosula EN, Wegulo SN, Graybosch RA, French R, Hein GL.: An eriophyid mite-transmitted plant virus contains eight genomic RNA segments with unusual heterogeneity in the nucleocapsid protein. *J Virol* 88:11834–11845, 2014.
  - 22) Patil BL, Kumar PL.: *Pigeonpea sterility mosaic virus*—a legume-infecting *Emaravirus* from South Asia. *Mol Plant Pathol* 16:775–786, 2015.
  - 23) Jones AT, Kumar PL, Saxena KB, Kulkarni NK, Muniyappa V, Waliyar F.: Sterility mosaic disease—the ‘green plague’ of pigeonpea: advances in understanding the etiology, transmission and control of a major virus disease. *Plant Dis* 88:436–445, 2004.
  - 24) Kulkarni NK, Kumar PL, Muniyappa V, Jones AT, Reddy DVR.: Transmission of pigeon pea sterility mosaic by the eriophyid mite, *Aceria cajani* (Acari: Arthropoda). *Plant Dis* 86:1297–1302, 2002.
  - 25) Elbeaino T, Digiario M, Uppala M, Sudini H.: Deep sequencing of dsRNAs recovered from mosaic-diseased pigeonpea reveals the presence of a novel emaravirus: pigeonpea sterility mosaic virus 2. *Arch Virol* 160:2019–2029, 2015.
  - 26) Elbeaino T, Digiario M, Uppala M, Sudini H.: Deep sequencing of pigeonpea sterility mosaic virus discloses five RNA segments related to emaraviruses. *Virus Res* 188:27–31, 2014.
  - 27) Kislev ME, Hartmann A, and Bar-Yosef O.: Early domesticated fig in the Jordan Valley. *Science* 312:1372–1374, 2006.
  - 28) Condit IJ, Horne WT.: A mosaic of the fig in California. *Phytopathology* 23:887–896, 1933.
  - 29) Martelli GP, Castellano MA, Laforteza R.: An ultrastructural study of fig mosaic. *Phytopathol Mediterr* 32:33–43, 1993.
  - 30) Flock RA, Wallace JM.: Transmission of fig mosaic by the eriophyid mite *Aceria ficus*. *Phytopathology* 45:52–54, 1955.
  - 31) Elbeaino T, Digiario M, Alabdullah A, De Stradis A, Minafra A, Mielke N, Castellano MA, Martelli GP.: A multipartite single-stranded negative-sense RNA virus is the putative agent of fig mosaic disease. *J Gen Virol* 90:1281–1288, 2009.
  - 32) Walia JJ, Salem NM, Falk BW.: Partial sequence and survey analysis identify a multipartite, negative-sense RNA virus associated with fig mosaic. *Plant Dis* 93:4–10, 2009.
  - 33) Elbeaino T, Digiario M, Martelli GP.: Complete nucleotide sequence of four RNA segments of fig mosaic virus. *Arch Virol* 154:1719–1727, 2009.
  - 34) Ishikawa K, Maejima K, Komatsu K, Kitazawa Y, Hashimoto M, Takata, D, Yamaji Y, Namba S.: Identification and characterization of two novel genomic RNA segments of fig mosaic virus, RNA5 and RNA6. *J Gen Virol* 93:1612–1619, 2012.
  - 35) Ishikawa K, Maejima K, Nagashima S, Sawamura N, Takinami Y, Komatsu K, Hashimoto M, Yamaji Y, Yamamoto J, Namba S.: First report of fig mosaic virus infecting common fig (*Ficus carica*) in Japan. *J Gen Plant Pathol* 78:136–139, 2012.
  - 36) 愛媛県：平成26年度病害虫発生予察特殊報（第2号），2014.
  - 37) Gordon SC, Taylor CE.: Some aspects of the biology of the raspberry leaf and bud mite (*Phyllocoptes* (Eriophyes) *gracilis* Nal.) Eriophyidae in Scotland. *J Horticult Sci* 51:501–508, 1976.
  - 38) McGavin WJ, Mitchell C, Cock PJA, Wright KM, MacFarlane SA.: Raspberry leaf blotch virus, a putative new member of the genus *Emaravirus*, encodes a novel genomic RNA. *J Gen Virol* 93:430–437, 2012.
  - 39) Lu Y, McGavin W, Cock PJA, Schnettler E, Yan F, Chen J, MacFarlane J.: Newly identified RNAs of raspberry leaf blotch virus encoding a related group of proteins. *J Gen Virol* 96:3432–3439, 2015.
  - 40) Dong L, Lemmetty A, Latvala S, Samuilova O, Valkonen JPT.: Occurrence and genetic diversity of *Raspberry leaf blotch virus* (RLBV) infecting cultivated and wild *Rubus* species in Finland. *Ann Appl Biol* 168:122–132, 2016.
  - 41) Hassan M, DiBello PL, Keller KE, Martin RR, Sabanadzovic S, Tzanetakis IE.: A new, widespread emaravirus discovered in blackberry. *Virus Res* 235:1–5, 2017.
  - 42) Zheng Y, Navarro B, Wang G, Wang Y, Yang Z, Xu W, Zhu C, Wang L, Di Serio F, Hong N.: Actinidia chlorotic ringspot-associated virus: a novel emaravirus infecting kiwifruit plants. *Mol Plant Pathol* 18:569–581, 2017.
  - 43) Roßbach J, Dieckmann HL, Büttner T, Mühlbach HP, von Barga S, Büttner C.: Genetic variability and phylogeny of *European mountain ash ringspot-associated virus* RNA3 and RNA4. *Forests* 6:4072–4087, 2015.
  - 44) Mielke-Ehret N, Thoma J, Schlattermund N, Mühlbach HP.: Detection of European mountain ash ringspot-associated virus-specific RNA and protein P3 in the pear leaf blister mite *Phytoptus pyri* (Eriophyidae). *Arch Virol* 155:987–991, 2010.
  - 45) Mielke N, Muehlbach, HP.: A novel, multipartite, negative-strand RNA virus is associated with the ringspot disease of European mountain ash (*Sorbus aucuparia* L.). *J Gen Virol* 88:1337–1346, 2007.
  - 46) Di Bello PL, Laney AG, Druciarek T, Ho T, Gergerich RC, Keller KE, Martin RR, Tzanetakis IE.: A novel emaravirus is associated with redbud yellow ringspot disease. *Virus Res* 222:41–47, 2016.
  - 47) Amrine J, Hindal D, Stany T, Williams R, Coffman C.: Transmission of the rose rosette disease agent to *Rosa multiflora* Thunb. by *Phyllocoptes fructiphilus* Keifer (Acari: Eriophyidae). *Entomol News* 99:239–252, 1988.
  - 48) Laney AG, Keller, KE, Martin RR, Tzanetakis, IE.: A discovery 70 years in the making: Characterization of the rose rosette virus. *J Gen Virol* 92:1727–1732, 2011.
  - 49) Di Bello PL, Ho T, Tzanetakis IT.: The evolution of

- emaraviruses is becoming more complex- seven segments identified in the causal agent of Rose rosette disease. *Virus Res* 210:241-244, 2015.
- 50) Babu B, Washburn BK, Poduch K, Knox GW, Paret ML.: Identification and characterization of two novel genomic RNA segments RNA5 and RNA6 in rose rosette virus infecting roses. *Acta Virol* 60:156-165, 2016.
  - 51) Debener T and Byrne DH.: Disease resistance breeding in rose: Current status and potential of biotechnological tools. *Plant Sci* 228:107-117, 2014.
  - 52) Epstein AH, Hill JG.: Status of rose rosette disease as a biological control for multiflora rose. *Plant Dis* 83:92-101, 1999.
  - 53) Bi Y, Tugume AK, Valkonen JPT.: Small-RNA deep sequencing reveals *Arctium tomentosum* as a natural host of *Alstroemeria virus* X and a new putative emaravirus. *PLoS One* e42758, 2012.
  - 54) Benthack W, Mielke N, Büttner C, Mühlbach HP.: Double-stranded RNA pattern and partial sequence data indicate plant virus infection associated with ringspot disease of European mountain ash (*Sorbus aucuparia* L.). *Arch Virol* 150:37-52, 2005.
  - 55) Whitfield AE, Ulman DE, German TL.: Tospovirus-thrips interactions. *Annu Rev Phytopathol* 43:459-489, 2005.
  - 56) Ishikawa K, Miura C, Maejima K, Komatsu K, Hashimoto M, Tomomitsu T, Fukuoka M, Yusa A, Yamaji Y, Namba S.: Nucleocapsid protein from fig mosaic virus forms cytoplasmic agglomerates that are hauled by endoplasmic reticulum streaming. *J Virol* 89:480-491, 2015.
  - 57) Kumar PL, Duncan GH, Roberts IM, Jones AT, Reddy DVR.: Cytopathology of *Pigeonpea sterility mosaic virus* in pigeonpea and *Nicotiana benthamiana*: similarities with those of eriophyid mite-borne agents of undefined aetiology. *Ann Appl Biol* 140:87-96, 2002.
  - 58) Skare JM, Wijkamp I, Denham I, Rezende JA, Kitajima EW, Park JW, Desvoyes B, Rush CM, Michels G, Scholthof KB, Scholthof HB.: A new eriophyid mite-borne membrane-enveloped virus-like complex isolated from plants. *Virology* 347:343-353, 2006.
  - 59) Ishikawa K, Maejima K, Komatsu K, Netsu O, Keima T, Shiraishi T, Okano Y, Hashimoto M, Yamaji Y, Namba S.: Fig mosaic emaravirus p4 protein is involved in cell-to-cell movement. *J Gen Virol* 94:682-686, 2013.
  - 60) Yu C, Karlin DG, Lu Y, Wright K, Chen J, MacFarlane S.: Experimental and bioinformatic evidence that raspberry leaf blotch emaravirus P4 is a movement protein of the 30K superfamily. *J Gen Virol* 94: 2117-2128, 2013.
  - 61) 牧野富太郎: 改訂版原色牧野植物大圖鑑 (合弁花・離弁花編) 北隆館, 東京, pp.262-263, 1996.
  - 62) 岡昌二: 野菜園芸大百科第2版 14 レタス・ミツバ・シソ・パセリ 農山漁村文化協会, 東京, p.377, 2004.
  - 63) 日本植物病理学会 (編): 日本植物病名目録 (2016年版), 日本植物病理学会, 東京, p.880, 2016.
  - 64) 愛知県: 平成26年度病害虫発生予察特殊報第4号, 2015.
  - 65) Michalska K, Skoracka A, Navia D, James W, Amrine JW.: Behavioural studies on eriophyid mites: an overview. *Exp Appl Acarol* 51:31-59, 2010.
  - 66) Jiang W, Garrett KA, Peterson DE, Harvey TL, Bowden RL, Fang L.: The window of risk for emigration of Wheat streak mosaic virus varies with host eradication method. *Plant Dis* 89:853-858, 2005.
  - 67) Marçon A, Kaeppler SM, and Jensen SG.: Genetic variability among maize inbred lines for resistance to the high plains virus-wheat streak mosaic virus complex. *Plant Dis* 81:195-198, 1997.
  - 68) Fritts DA, Michels GF, Rush CM.: The effects of planting date and insecticide treatments of the incidence of high plains disease in corn. *Plant Dis* 83:1125-1128, 1999.
  - 69) Chuang WP, Rojas LMA, Khalaf LK, Zhang G, Fritz AK, Whitfield AE, Smith CM.: Wheat genotypes with combined resistance to wheat curl mite, wheat streak mosaic virus, wheat mosaic virus, and triticum mosaic virus: *J Econ Entomol* 110:711-718, 2017.
  - 70) Daspute A, Fakrudin B.: Identification of coupling and repulsion phase DNA marker associated with an allele of a gene conferring host plant resistance to *Pigeonpea sterility mosaic virus* (PPSMV) in Pigeonpea (*Cajanus cajan* L. Millsp.). *Plant Pathol J* 31:33-40, 2015.
  - 71) Elbeaino T, Whitfield A, Sharma M, Digiario M.: Emaravirus-specific degenerate PCR primers allowed the identification of partial RNA-dependent RNA polymerase sequences of Maize red stripe virus and Pigeonpea sterility mosaic virus. *J Virol Methods* 188: 37-40, 2013.
  - 72) Hogenhout SA, Ammar ED, Whitfield AE, Redinbaugh MG.: Insect vector interactions with persistently transmitted viruses. *Annu Rev Phytopathol* 46:327-359, 2008.

# Emergence of emaraviruses, the eriophyoid mite-transmitted viruses in plants

**Kenji KUBOTA**

Horticultural Plant Disease Control Group, Division of Plant Disease Management,  
Central Region Agricultural Research Center, NARO.  
2-1-18, Kan-nondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8666, Japan  
Phone: +81-29-838-8098, FAX: +81-29-838-8101  
E-mail: kubotak@affrc.go.jp

Members of the genus *Emaravirus* are plant viruses transmitted by eriophyoid mites. The emaravirus genome consists of multiple, negative-sense, single-stranded RNA segments, that have been shown to be highly divergent. Recent studies have revealed that emaraviruses are associated with long-recognized diseases of world important crops such as fig mosaic disease or sterility mosaic disease of pigeon pea. Furthermore, along with the popularization of deep sequencing technologies, new putative members of emaraviruses have been reported year by year. This paper presents an overview of agricultural damages caused by emaraviruses worldwide and characteristics of their genomic RNAs and proteins. In addition, our research project to prevent a disease of a herb crop (shiso, *Perilla frutescens*) caused by *Perilla* mosaic virus, a putative emaravirus recently identified in Japan, is outlined.