

植物ウイルスの新しい分類

大阪府立大学大学院農学生命科学研究科植物病理学研究室 **大 木 理**

はじめに

国際ウイルス分類委員会 (The International Committee on Taxonomy of Viruses: ICTV) の7次報告 (VAN REGENMORTEL et al., 2000) が、ようやく刊行されることになった。ICTV 6次報告 (MURPHY et al., 1995) 以来約5年ぶりに、ウイルス分類の全体が大幅に改定されることになる。

まず、ICTV によるウイルス分類活動について、簡単に説明しておこう。ICTV は、国際微生物連合 (IUMS) に所属するウイルス分類研究者のネットワークである。植物ウイルスの分類は ICTV の植物ウイルス分科会 (Plant Virus Subcommittee: ICTV-PVS) が担当しているが、実際の分類作業はかなり複雑で多岐にわたるため、さまざまな作業部会が設置され、多くの研究者が大量のメールをやりとりしながら進めている。科や属、所属ウイルス種などについて ICTV-PVS での検討がまとまると、動物ウイルスなどの他の分科会からの結果とともに ICTV の役員会に提出されて承認を受け、さらに ICTV 総会での承認を経て、ICTV 報告として印刷される。このようにして作成される ICTV 報告は、すべてのウイルスの分類命名の世界的な基準であり、学術雑誌などでは原則として ICTV 報告に示されているウイルス名や分類群を使用することになっている。

今回の ICTV 7次報告の準備作業は1994年に始まり、国際ウイルス学会シドニー大会前の、1999年7月の刊行をめざして進められてきた。PVS でのとりまとめは、1998年夏には既に終了していた。しかしながら、その後の過程で大きなミスやトラブルが相次ぎ、7次報告の刊行は大幅に遅れてしまった。本稿の目的は、日本植物病理学会植物ウイルス分類委員会委員長 (ICTV-PVS 委員) として、新しい植物ウイルス分類について正確な情報を紹介することである。そのために、本稿は ICTV 7次報告の刊行を待って執筆する予定であったが、一方で新しい基準をできるだけ早く伝達する責務もある。そこで、ICTV-PVS からの情報 (MAYO, 1999) に基づいて、植物ウイルスの新しい分類の概要を紹介す

ることとした。詳細については、4月以降に刊行されるはずの ICTV 7次報告で、ご確認いただきたい。

今回の ICTV 7次報告では、ウイルスの分類命名についていくつかの大きな変更がある。後で説明するように、ウイルス名の表記については重大な変更があるので、十分に注意していただきたい。

また、現在改訂作業中の「日本植物病名目録」については、ICTV 7次報告あるいは本稿に記載した改定に基づいて修正されていることを付記しておく。

I ICTV 7次報告で何が変わったか

ICTV 6次報告では、植物ウイルス・ウィロイドは暫定種 (tentative species) を含めて7科43属429種が記載されていたが、今回の7次報告に収録された植物ウイルス・ウィロイドの種数は2倍以上になり、17科79属951種になった。79属のうち24属は、科への分類が未確定の、いわゆる floating genera である。

6次報告から大きく変わった主な点は、30以上の新属が設置されたこと、いくつかの属がまとめられて七つの新科が設置されたこと、そして、既存の属の一部が新属として独立したことである。これらの多くは、ウイルスの遺伝子解析が世界中で精力的に行われたことによってもたらされた。VAN REGENMORTEL et al. (1997) で示されたように、ウイルスの種概念についての理解が進んだことも、大きな進展であろう。ウィロイドについても、主に遺伝子情報の比較から、今回の分類で初めて科と属が設けられ、2科7属に分類された。これまで植物ウイルスの枠外であったレトロトランスポゾンが2科2属を設けて分類されたことも、注目すべきであろう。

表-1は、ICTV 7次報告に収録されている植物ウイルスの科、属、タイプ種を整理したものである。以下に、大きな変更があった分類群について、表に登場する順番に、簡単に解説することにする。

ss DNA ウィルスでは、*Nanovirus* 属 (*Subterranean clover stunt virus*, タイプ種, 以下同様) が新設された。これは直径20 nmの小球形ウィルスで、6~7の環状 ss DNA ゲノムをもつ属である。

ds DNA (reverse transcribing) ウィルスでは、*Caulimovirus* 属と *Badnavirus* 属がまとめられ、*Caulimoviridae* 科が設置された。さらに、科内が再分

表-1 植物ウイルスの新しい分類群 (MAYO, 1999)

ゲノムタイプ	科	属	タイプ種
ss DNA	<i>Geminiviridae</i>	<i>Mastrevirus</i> ^{a)}	<i>Maize streak virus</i>
		<i>Curtovirus</i> ^{a)}	<i>Beet curly top virus</i>
		<i>Begomovirus</i> ^{a)}	<i>Bean golden mosaic virus</i>
	—	<i>Nanovirus</i> ^{a)}	<i>Subterranean clover stunt virus</i>
ds DNA (Reverse transcribing)	<i>Caulimoviridae</i> ^{a)}	<i>Caulimovirus</i>	<i>Cauliflower mosaic virus</i>
		"SbCMV-like" ^{a)}	<i>Soybean chlorotic mottle virus</i>
		"CsVMV-like" ^{a)}	<i>Cassava vein mosaic virus</i>
		"PVCV-like" ^{a)}	<i>Petunia vein clearing virus</i>
		<i>Badnavirus</i>	<i>Commelina yellow mottle virus</i>
		"RTBV-like" ^{a)}	<i>Rice tungro bacilliform virus</i>
<i>Pseudoviridae</i> ^{a)}	<i>Pseudovirus</i> ^{a)}	<i>Saccharomyces cerevisiae Ty1 virus</i>	
<i>Metaviridae</i> ^{a)}	<i>Metavirus</i> ^{a)}	<i>Saccharomyces cerevisiae Ty3 virus</i>	
ds RNA	<i>Reoviridae</i>	<i>Phytoreovirus</i>	<i>Wound tumor virus</i>
		<i>Fijivirus</i>	<i>Fiji disease virus</i>
		<i>Oryzavirus</i>	<i>Rice ragged stunt virus</i>
	<i>Partitiviridae</i>	<i>Alfacyptovirus</i>	<i>White clover cryptic virus 1</i>
		<i>Betacyptovirus</i>	<i>White clover cryptic virus 2</i>
	—	<i>Varicosavirus</i> ^{a)}	<i>Lettuce big-vein virus</i>
(–)ss RNA	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Cytorhabdovirus</i>	<i>Lettuce necrotic yellows virus</i>
		<i>Nucleorhabdovirus</i>	<i>Potato yellow dwarf virus</i>
	<i>Bunyaviridae</i>	<i>Tospovirus</i>	<i>Tomato spotted wilt virus</i>
	—	<i>Tenuivirus</i>	<i>Rice stripe virus</i>
—	<i>Ophiovirus</i> ^{a)}	<i>Citrus psorosis virus</i>	
(+)ss RNA	<i>Bromoviridae</i>	<i>Bromovirus</i>	<i>Brome mosaic virus</i>
		<i>Cucumovirus</i>	<i>Cucumber mosaic virus</i>
		<i>Alfamovirus</i>	<i>Alfalfa mosaic virus</i>
		<i>Iilarvirus</i>	<i>Tobacco streak virus</i>
		<i>Oleavirus</i> ^{a)}	<i>Olive latent virus 2</i>
	<i>Closteroviridae</i> ^{a)}	<i>Closterovirus</i>	<i>Beet yellows virus</i>
		<i>Crinivirus</i> ^{a)}	<i>Lettuce infectious yellows virus</i>
	<i>Comoviridae</i>	<i>Comovirus</i>	<i>Cowpea mosaic virus</i>
		<i>Nepovirus</i>	<i>Tobacco ringspot virus</i>
		<i>Fabavirus</i>	<i>Broad bean wilt virus 1</i>
	<i>Luteoviridae</i> ^{a)}	<i>Luteovirus</i>	<i>Barley yellow dwarf virus-PAV</i>
		<i>Polerovirus</i> ^{a)}	<i>Potato leafroll virus</i>
		<i>Enamovirus</i>	<i>Pea enation mosaic virus 1</i>
	<i>Potyviridae</i>	<i>Potyvirus</i>	<i>Potato virus Y</i>
<i>Rymovirus</i>		<i>Ryegrass mosaic virus</i>	
<i>Bymovirus</i>		<i>Barley yellow mosaic virus</i>	
<i>Macluravirus</i> ^{a)}		<i>Maclura mosaic virus</i>	
<i>Ipomovirus</i> ^{a)}		<i>Sweet potato mild mottle virus</i>	
<i>Tritimovirus</i> ^{a)}		<i>Wheat streak mosaic virus</i>	
<i>Sequiviridae</i>	<i>Sequivirus</i>	<i>Parsnip yellow fleck virus</i>	
	<i>Waikavirus</i>	<i>Rice tungro spherical virus</i>	

表-1 つづき

ゲノムタイプ	科	属	タイプ種	
(+)ss RNA	Tombusviridae	<i>Tombusvirus</i>	<i>Tomato bushy stunt virus</i>	
		<i>Carmovirus</i>	<i>Carnation mottle virus</i>	
		<i>Necrovirus</i> ^{a)}	<i>Tobacco necrosis virus A</i>	
		<i>Machlomovirus</i> ^{a)}	<i>Maize chlorotic mottle virus</i>	
		<i>Dianthovirus</i> ^{a)}	<i>Carnation ringspot virus</i>	
		<i>Avenavirus</i> ^{a)}	<i>Oat chlorotic stunt virus</i>	
		<i>Aureusvirus</i> ^{a)}	<i>Pothos latent virus</i>	
		<i>Panicovirus</i> ^{a)}	<i>Panicum mosaic virus</i>	
	—	<i>Tobravirus</i>	<i>Tobacco rattle virus</i>	
	—	<i>Tobamovirus</i>	<i>Tobacco mosaic virus</i>	
	—	<i>Hordeivirus</i>	<i>Barley stripe mosaic virus</i>	
	—	<i>Furovirus</i>	<i>Soil-borne wheat mosaic virus</i>	
	—	<i>Pomovirus</i> ^{a)}	<i>Potato mop-top virus</i>	
	—	<i>Pecluvirus</i> ^{a)}	<i>Peanut clump virus</i>	
	—	<i>Benyvirus</i> ^{a)}	<i>Beet necrotic yellow vein virus</i>	
	—	<i>Sobemovirus</i>	<i>Southern bean mosaic virus</i>	
	—	<i>Marafivirus</i>	<i>Maize rayado fino virus</i>	
	—	<i>Umbravirus</i>	<i>Carrot mottle virus</i>	
	—	<i>Tymovirus</i>	<i>Turnip yellow mosaic virus</i>	
	—	<i>Idaeovirus</i>	<i>Raspberry bushy dwarf virus</i>	
	—	<i>Ourmiavirus</i> ^{a)}	<i>Ourmia melon virus</i>	
	Viroid	Pospiviroidae ^{a)}	<i>Pospiviroid</i> ^{a)}	<i>Potato spindle tuber viroid</i>
			<i>Hostuviroid</i> ^{a)}	<i>Hop stunt viroid</i>
<i>Cocadviroid</i> ^{a)}			<i>Coconut cadang-cadang viroid</i>	
<i>Apscaviroid</i> ^{a)}			<i>Apple scar skin viroid</i>	
<i>Coleviroid</i> ^{a)}			<i>Colleus blumei viroid 1</i>	
Ausunviroidae ^{a)}		<i>Ausunviroid</i> ^{a)}	<i>Avocado sunblotch viroid</i>	
		<i>Pelamoviroid</i> ^{a)}	<i>Peach latent mosaic viroid</i>	

a) : ICTV 6次報告書以降の新設または変更があった分類群。

類され, “SbCMV-like” (*Soybean chlorotic mottle virus*), “CsVMV-like” (*Cassava vein mosaic virus*), “PVCV-like” (*Petunia vein clearing virus*), “RTBV-like” (*Rice tungro bacilliform virus*) の4属が新設された。

トランスポゾンについては, 表-1のとおり, 2科が新設され, それぞれに1属が設置された。

ds RNA ウイルスでは, *Varicosavirus* 属 (*Lettuce big-vein virus*) が新設された。これは *Olpidium* 伝搬性の棒状粒子をもつ属で, *Tobacco stunt virus* も暫定種として分類されている。

(-)ss RNA ウイルスでは, *Ophiovirus* 属 (*Citrus psorosis virus*) が新設された。粒子は糸状で, 3分節のss RNA ゲノムをもち, 篩部局在性ではない。

(+)ss RNA ウイルスでは、*Bromoviridae* 科に *Oleavirus* 属 (*Olive latent virus 2*) が新設された。この属のウイルスは、2 kb から 3 kb の 3 分節ゲノムと約 1 kb の外被たんぱくをコードするサブゲノム RNA をもち、粒子は小球形から桿菌状である。しかし、*Bromoviridae* 科の他の属とは違って、サブゲノム RNA は粒子化されず、粒子中には機能不明の 4 番目の RNA が含まれている。

また、*Closteroviridae* 科が新設され、*Closterovirus* 属のほか、2 分節ゲノムをもつ *Crinivirus* 属 (*Letuce infectious yellows virus*) が新設された。しかし、現在の *Closterovirus* 属には媒介者や生物学的性質などが大きく異なる種が混在しており、さらに整理が必要と考えられている。

Luteoviridae 科も今回新たに設けられた科である。*Luteovirus* 属からは、*Polerovirus* 属 (*Potato leafroll virus*) が独立した。後者は P0 gene をもち、P1 gene と P2 gene との間に広範なオーバーラップがあり、5'-linked VPg をもつものである。また、*Luteoviridae* 科には *Enamovirus* 属も含まれるが、これに属するとされた *Pea enation mosaic virus* が、実は 2 種の複合体であることが明らかになった。再分類された *Enamovirus* 属のタイプ種は *Pea enation mosaic virus 1* である。

Potyviridae 科についても、再分類が進んだ。アブラムシ伝搬性の *Macluravirus* 属 (*Maclura mosaic virus*) とコナジラミ伝搬性の *Ipomovirus* 属 (*Sweet potato mild mottle virus*) が新設された。また、遺伝子構造などが異なる *Tritimovirus* 属 (*Wheat streak mosaic virus*) が *Rymovirus* 属から分離された。

Tombusvirus 属と *Carmovirus* 属の 2 属から構成されていた *Tombusviridae* 科には、新たに 6 属が加わった。*Necrovirus* 属 (*Tobacco necrosis virus A*)、*Machlomovirus* 属 (*Maize chlorotic mosaic virus*)、*Dianthovirus* 属 (*Carnation ringspot virus*)、*Avenavirus* 属 (*Oat chlorotic stunt virus*)、*Aureusvirus* 属 (*Pothos latent virus*)、そして、*Panicovirus* 属 (*Panicum mosaic virus*) である。

これまでの *Furovirus* 属からは、3 属が独立した。*Pomovirus* 属 (*Potato mop-top virus*) は 3 分節で triple gene block (TGB) をもつもので、*Pecluvirus* 属 (*Peanut clump virus*) は 2 分節で TGB をもち、*Polymixa graminis* によって伝搬されるものである。また、*Benyvirus* 属 (*Beet necrotic yellow vein virus*) のウイルスは 2 分節ゲノムに加えて 2~3 の RNA をもち、*P. betae* によって伝搬される。

Ourmiavirus 属 (*Ourmia melon virus*) は新設の属で、3 分節ゲノムをもち、両端が円錐状の桿菌状粒子をもつグループである。

ひも状ウイルスについても、3 属が新設された。*Alexivirus* 属 (*Shallot virus X*) はグニ伝搬性、粒子は長さ 700 nm 以上で、TGB と六つの ORF をもつ。*Foveavirus* 属 (*Apple stem pitting virus*) は媒介者不明で、TGB と五つの ORF をもつものである。*Vitivirus* 属 (*Grape vine virus A*) の種は昆虫媒介で、TGB を欠き、五つの ORF をもつ。

ICTV 7 次報告での大きな進展は、ウイロイドの分類が進んだことである。塩基配列の解析の結果、2 科 7 属が設置されることになった。*Pospiviroidae* 科は central conserved region (CCR) をもつグループである。この科には、*Pospiviroid* 属 (*Potato spindle tuber viroid*)、*Hostuviroid* 属 (*Hop stunt viroid*)、*Cocadviroid* 属 (*Coconut cadang-cadang viroid*)、*Apscaviroid* 属 (*Apple scar skin viroid*)、*Coleviroid* 属 (*Coleus blumei viroid 1*) の 5 属が新設された。*Avsunviroidae* 科は CCR をもたず、複製過程で自己切断をするグループである。*Avsunviroid* 属 (*Avocado sunblotch viroid*)、*Pelamoviroid* 属 (*Peach latent mosaic viroid*) の 2 属が設置された。いずれも RNA 分子の大きさ、二次構造などで区別された。ウイロイドにおける種の区分は、塩基配列の相同性 90% 以下が目安とされている。

II ウイルス学名の新しい表記

一昨年のサンディエゴにおける ICTV 役員会では、ウイルス分類命名規約 (The International Code of Virus Classification and Nomenclature) の改正が提案され、それはその後承認された (MAYO and HORZINEK, 1998)。その結果、ウイルスの命名規約は細菌の命名規約などに近い形になったが、中でも重大な変更点は、規約 3.39~3.41 に示された、ウイルス種の表記法である。

従来もウイルスについては、属名のほか科名などもイタリック表記することになっていたが、これが種名にまで拡大されることになった。例えば、*Tobacco mosaic virus* のように、種名は大文字で始めるイタリック表記になる。*Grapevine Algerian latent virus* のように種名に固有名詞を含む場合には、その語も大文字で始める。ただし、the tobacco mosaic virus polymerase のように形容詞的に使われる場合や、a preparation or a micrograph of tobacco mosaic virus のように、ウイルス粒子の物理的性質を示すような場合には従来どおりの表記でよい。また、some species of tobamoviruses や the

potyvirusesのように、属に所属するウイルス全体を示す場合も従来どおりである。

実用場面でやっかいなのは、大文字で始め、イタリック表記できる種名は、属への所属が確認されたウイルス種に限られることである。属への所属が承認されていない暫定種は、大文字で始めるがイタリック表記しない。新しく記載されたウイルスの場合のように ICTV による承認を受けていない種も、イタリック表記できない。したがって、学術論文を書く場合などには ICTV 7 次報告を確認して、イタリック表記するのかどうかをチェックする必要がある。また、これまで植物ウイルスで多用されてきた tobacco mosaic tobamovirus のような属名を含んだ表記法は、原則として排除されることになった。

このような、種名表記についての ICTV の突然の方針変更には反対意見も多いが、ICTV 側はすべてのウイルスに対して統一的な分類システムを確立することが必要であるとしている。

なお、ウイルスの略号は命名規約の対象ではないが、ICTV 報告では標準的な略号を示し、それらの使用を推奨している。実際に、学術論文や情報検索などではウイルス略号を使う場面が多いが、混乱を防ぐためにも ICTV 報告に従うことが望ましい。

おわりに

ICTV 7 次報告は今後数年間にわたって、ウイルスの分類命名についての世界的な基準になる。したがって、ウイルス種名や所属分類群名などは、できる限り 7 次報告に示されたものを使用する必要がある。ただし、ICTV でも、例えば、Peanut stripe virus (PStV; species *Bean common mosaic virus*) というような使い方も認めているので、ある種のシノニムになった旧種名も必要があれば使えることになる。

ICTV では昨年のシドニー会議から体制を組み直し、次の 8 次報告の刊行をめざして、既に作業を開始した。

今後の ICTV の活動や報告の内容は、随時 Archives of Virology 誌に掲載される。また、ICTV の活動の概要については <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ICTV/> でも公開されている。ICTV 報告に収録されているウイルス種についてはデータベースがあり、<http://life.anu.edu.au/viruses/Ictv/> で検索できる(ただし、執筆時点でのコンテンツは 6 次報告のままである)。また、私が運営している「日本の植物ウイルス」<http://plant2.plant.osakafu-u.ac.jp/pathology/pvj.html> では、ICTV の活動のほかに、植物ウイルスの分類命名についての新情報、日本に発生するウイルス・ウイロイドの英名、略号、和名、分類所属のリストなども掲載しているので、利用していただきたい。なお、日本産ウイルスのリストは別掲記事にも掲載した(大木, 2000)。

ウイルスの分類と命名は、さまざまな研究を支える土台のようなものである。ウイルス分類という作業には多くの労苦が伴うが、わかりやすく使いやすい体系に近づけるためには、世界中の研究者の参加が不可欠である。我が国の研究者には、研究成果をできるだけ早くまとめて英語論文として発表することはもちろんであるが、分類群の変更や新設などの提案を積極的に行っていただくことも期待したい。日本植物病理学会植物ウイルス分類委員会も、ICTV-PVS も、そのために活用していただければ幸いである。

引用文献

- 1) MAYO, M. A. (1999): Arch. Virol. 144: 1659~1666.
- 2) ——— and M. C. HORZINEK (1998): *ibid.* 143: 1645~1654.
- 3) MURPHY, F. A. et al. (1995): Virus taxonomy. Sixth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Springer-Verlag, Wien, 586 pp.
- 4) 大木 理 (2000): 植物ウイルス病研究会レポート 5: (印刷中).
- 5) VAN REGENMORTEL, M. H. V. et al. (2000): Virus taxonomy. Seventh report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Academic Press, New York (in press).
- 6) VAN REGENMORTEL et al. (1997): Arch. Virol. 142: 1505~1518.