

植物防疫基礎講座：植物ウイルスの分類学 (1)

概論：植物ウイルス分類の全体像

大阪府立大学生命環境科学研究科 おお き 大 木 さとし 理*

は じ め に

植物防疫基礎講座の新しいシリーズとして、「植物ウイルスの分類」をスタートさせることになった。これまでの「植物病原菌の分子系統樹」の菌類編と細菌編では分子系統学に焦点が当てられたが、植物ウイルスについては範囲を広げて分類全般を紹介することにする。新シリーズの目的は、ウイルス分類の専門家でない本誌読者に現在の植物ウイルスの分類の要点をわかりやすく解説することである。しばらく前から、一部の植物ウイルスの種名や分類群名は目まぐるしく変化してきた。一つの種や分類群の中にも分離されて新しい種や分類群が設けられたものもあるし、逆に統合されたものもある。自分が扱っているウイルスの和名と学名はどれを使うべきか、その分類位置が現在どうなっているかについては、専門家以外には判断が難しい場合も多いのではないかと思われる。そこで、今回の「植物ウイルスの分類」では、あくまで簡易版ではあるがロードマップを示して、これらの要望に応えることにしたい。

細菌以上の細胞性生物とは異なり、ウイルスについてはラテン二名法による学名は付与されず、長い間英語による普通名がウイルス名として用いられてきた。植物ウイルスではグループによる分類が試みられてきたものの、科や属を設定した階層分類は行われてこなかった。ところが、この 20 年ほどの間にウイルスについても階層分類が徐々に整えられ、ウイルスの種が定義され、属が設置された。また、共通な性質を備えた属の上位に科が設置された。現在までに、属の新設や属を科に統合する作業も、植物ウイルスについてはおおかた終了しつつある。一方で、ウイルスゲノムを対象とした分子系統学的な解析が広く行われるようになった結果、ウイルスの系統や種についての整理も大きく進歩した。

そこで、これらの点も含めて最初に筆者が、現在の植物ウイルス分類全体の概要をお示しすることにしたい。次回からは、特に重要と考えられる分類群のいくつかに

ついて、専門家の方々に解説を執筆していただく予定である。

I ICTV とウイルス分類

現在ではウイルスの分類は、微生物学系学術団体の世界的な連合体である国際微生物連盟 (IUMS) の下に設置された国際ウイルス分類委員会 (International Committee on Taxonomy of Viruses : ICTV) によって統一的に管理され、この ICTV が数年ごとに刊行する印刷物である ICTV 報告書が世界共通の学術基盤として利用されている。これまでのウイルス分類の歴史的な歩みについては、都丸 (1996) を参照していただきたい。

ICTV は世界中の数百名のウイルス研究者からなる大きな組織であり、ウイルス種、属、科の設置などの作業を進めている。植物ウイルスの分類は植物ウイルス分科会 (Plant Virus Subcommittee : PVS) が担当している。PVS の下には、科や属などに対応して 20 ほどの作業部会が設置され、種の承認や属の新設などの具体案の策定作業を分担している。ICTV の機関誌は Archives of Virology 誌であり、その Virology Division News の項にはウイルス分類についての提案や ICTV による承認事項、作業部会の報告、分類に関する議論などが随時掲載されるので、関心のある方はご覧いただきたい。

ICTV による分類の対象には、いわゆるウイルスのほかにウイロイドが含まれ、外被タンパク質をもたない不完全ウイルスや、特定ウイルスによる介助を受けないと複製できないサテライトウイルスやサテライト核酸、可動遺伝子であるトランスポゾンなども扱われる。

最新の報告書は ICTV8 次報告書 (FAUQUET et al., 2005) であり、この報告書には暫定種なども含めて約 5,400 種のウイルスが記載されている。7 次報告書から 8 次報告書への主な変更点については、大木 (2005) を参照していただきたい。ICTV 報告書には、ICTV の構成や委員、国際ウイルス分類命名規約なども記載されている。

II ウイルスの種と区分規準

階層分類における最も重要な基準点は種 (species) ということになるが、ウイルス種については高等動植物で適用できるような、交配可能性をもとにした生物学的

Outline of Plant Virus Classification. By Satoshi T. Onuki

(キーワード：植物ウイルス、分類)

* 日本植物病理学会植物ウイルス分類委員会委員長, ICTV 植物ウイルス小委員会委員

種という考え方はできないため、明確に種を定義づけることは困難である。現行の命名規約 3.22 では、かなり難解ではあるが、ウイルス種を「系統的に複製し、生態学的に特定の場を占めるウイルスの多型的な類型群」と定義している。この定義ではウイルスをクローンの複製するものであり、地理的にあるいは宿主範囲や媒介者などにより生態的に区別される、しかも多様性を含む一定の大きさをもつ集団としている。最後の「多型的な類型群」という表現は特に重要で、ウイルスの種が固定的でなく、変化しうるものであることを示している。これからは、ウイルス種の異同を判定する際にも、例えば塩基配列の比較などの単一の方法によるのでは不十分で、総合的な判断が必要とされることがわかる。

ウイルスを客観的に分類するためには、種、属、科などの分類群の区分基準を明確化する必要があるが、多型の性質を備えたウイルス種の場合には系統 (strain) と種、属 (genus) との区分が特に困難である。どの範囲をウイルス種とし系統とするか、また、どの範囲を属とするかについての絶対的な基準は知られていない。実際には、ウイルスの種は、多くの研究者が種と認めるものを種とするという極めて穏当な方法で決められてきた。その結果、系統や種の区分基準は ICTV 作業部会の判断により、科や属によって少しずつ異なっている。ただし、ウイルスゲノムの塩基配列の相同性比較は分化程度を数量的に評価できるので、現在ではほとんどの科や属で区分基準として使われるようになってきている。例えば、*Potyvirus* 属では「外被タンパク質領域の塩基配列の相同性が 80% 以下」、「全ゲノム配列の相同性が 85% 以下」という基準が、ウイルス種を区別する目安として使われている。

ICTV の分類では、ウイルス種には正式な種 (species) と暫定種 (tentative species) の二つが区別されている。後者は、記載情報が不十分であるために属への所属が承認されていないものである。なお、タイプ種は属の設立の元になったウイルス種であるが、必ずしも属の代表的な種とは限らない。

III 植物ウイルスの分類体系

ICTV8 次報告書は、重さが約 4 kg もある巨大な印刷物である。その中に植物ウイルスは約 750 種が記載されていて、ウイロイドやトランスポゾン (*Pseudoviridae* 科と *Metaviridae* 科) を含めて、20 科 88 属に分類されている。88 属のうち、*Tenuivirus* 属や *Tobamovirus* 属などの 17 属については、科は設置されていない。また、Orchid fleck virus など 16 種は、属への所属が決まって

いない “unassigned viruses” である。

表-1 には、ICTV8 次報告書に掲載されたもののうち、サテライトウイルスとサテライト核酸を除いた植物ウイルスとウイロイドを粒子形状の特徴を加えて整理したものである。スペースの都合で科名と属名は学名表記のみを示し、和名は省略した。

ウイルスはゲノムが、DNA であるか RNA であるか、1 本鎖であるか 2 本鎖であるか、逆転写 (reverse transcription : RT) を行うかどうか、1 本鎖 RNA の場合にはプラス鎖であるかマイナス鎖であるかによって大きく分類される。

科は主に、粒子の大きさや形態、ゲノムの基本的構造の特徴によって分類されている。20 科のうち、レオウイルス科 (*Reoviridae*)、ラブドウイルス科 (*Rhabdoviridae*)、ブニヤウイルス科 (*Bunyaviridae*) の 3 科は、植物に加えて無脊椎動物と脊椎動物を宿主とするウイルス属を含んでいる。このうち、ラブドウイルス科についてはほかの 3 科とともに、上位にモノネガウイルス目 (*Mononegavirales*) が設置されている。

属は、宿主範囲、伝染方法、遺伝子配列等によって整理されている。属の大きさは *Begomovirus* 属や *Potyvirus* 属のように 100 種を超える大きなものから、*Babuvirus* 属、*Petuvirus* 属、*Tungrovirus* 属、*Varicosavirus* 属、*Alfamovirus* 属、*Machlomovirus* 属のような 1 属 1 種の小さな属まで、様々である。

植物ウイルスの分類の参考図書としては ICTV8 次報告書以外に、GRANOFF and WEBSTER (1999)、TIDONA and DARAI (2002) が重要である。また、日本のウイルスの記載については、「日本植物病名目録」(2000) のほか、「日本植物病害大辞典」(1998)、「原作物ウイルス病事典」(1993)、「野菜のウイルス病」(1984) などが役に立つ。

なお、植物ウイルスの分類については次のようなデータベースが有用である。

Virus Index 2005 <<http://www.danforthcenter.org/iltab/ICTVnet/asp/iVirusIndex.asp>>

NCBI Taxonomy Browser <<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/>>

Plant Viruses Online (VIDE) <<http://image.fs.uidaho.edu/vide/refs.htm>> (ICTV 分類とは異なる部分がある)

Descriptions of Plant Viruses <<http://www.dpvweb.net/dpv/index.php>> (CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses の内容を検索できる。ICTV 分類とは異なる部分がある)

日本の植物ウイルス <<http://plant2.plant.osakafu-u.ac.jp/pathology/pvj.html>>

表-1 植物ウイルスの分類群

ゲノムタイプ	粒子形状	科	属
1 本鎖 DNA	双球状 1・3 分節	<i>Geminiviridae</i>	<i>Mastrevirus</i> , <i>Curtovirus</i> , <i>Topocuvirus</i> , <i>Begomovirus</i>
	小球状多分節	<i>Nanoviridae</i>	<i>Nanovirus</i> , <i>Babuvirus</i>
2 本鎖 DNA (RT)	球状/桿菌状	<i>Caulimoviridae</i>	<i>Caulimovirus</i> , <i>Petuvirus</i> , <i>Soymovirus</i> , <i>Cavemovirus</i> , <i>Badnavirus</i> , <i>Tungrovirus</i>
1 本鎖 RNA (RT)	球状	<i>Pseudoviridae</i>	<i>Pseudovirus</i> , <i>Sirevirus</i>
		<i>Metaviridae</i>	<i>Metavirus</i>
2 本鎖 RNA	球状	<i>Reoviridae</i>	<i>Fijivirus</i> , <i>Phytoreovirus</i> , <i>Oryzavirus</i>
	球状 2 分節	<i>Partitiviridae</i>	<i>Alphacryptovirus</i> , <i>Betacryptovirus</i>
	粒子なし	未設定	<i>Endornavirus</i>
1 本鎖 RNA (－)	桿菌状外膜あり	<i>Rhabdoviridae</i>	<i>Cytorhabdovirus</i> , <i>Nucleorhabdovirus</i>
	球状外膜あり	<i>Bunyaviridae</i>	<i>Tospovirus</i>
	棒状 2 分節	未設定	<i>Varicosavirus</i>
	糸状	未設定	<i>Ophiovirus</i> , <i>Tenuivirus</i>
1 本鎖 RNA (+)	粒子なし	未設定	<i>Umbravirus</i>
	小球状単一ゲノム	<i>Luteoviridae</i>	<i>Luteovirus</i> , <i>Polerovirus</i> , <i>Enamovirus</i>
		<i>Sequiviridae</i>	<i>Sequivirus</i> , <i>Waikavirus</i>
		<i>Tymoviridae</i>	<i>Tymovirus</i> , <i>Marafivirus</i> , <i>Maculavirus</i>
		<i>Tombusviridae</i>	<i>Dianthovirus</i> , <i>Tombusvirus</i> , <i>Aureusvirus</i> , <i>Avenavirus</i> , <i>Carmovirus</i> , <i>Necrovirus</i> , <i>Panicovirus</i> , <i>Machlomovirus</i>
		未設定	<i>Sobemovirus</i>
	小球形 2 分節	<i>Comoviridae</i>	<i>Comovirus</i> , <i>Fabavirus</i> , <i>Nepovirus</i>
		未設定	<i>Idaeovirus</i> , <i>Sadwavirus</i> , <i>Cheravirus</i>
	小球状/桿菌状 3 分節	<i>Bromoviridae</i>	<i>Bromovirus</i> , <i>Cucumovirus</i> , <i>Ilarvirus</i> , <i>Alfamovirus</i> , <i>Oleaviru</i>
		未設定	<i>Ourmiavirus</i>
ひも状単一ゲノム	<i>Flexiviridae</i>	<i>Potexvirus</i> , <i>Mandarivirus</i> , <i>Allexivirus</i> , <i>Carlavirus</i> , <i>Foveavirus</i> , <i>Capillovirus</i> , <i>Vitivirus</i> , <i>Trichovirus</i>	
	<i>Potyviridae</i>	<i>Potyvirus</i> , <i>Ipomovirus</i> , <i>Macluravirus</i> , <i>Rymovirus</i> , <i>Tritimovirus</i> , <i>Bymovirus</i>	
	<i>Closteroviridae</i>	<i>Closterovirus</i> , <i>Amopelovirus</i> , <i>Crinivirus</i>	
棒状 1 ～ 4 分節	未設定	<i>Tobamovirus</i> , <i>Tobravirus</i> , <i>Hordeivirus</i> , <i>Furovirus</i> , <i>Pomovirus</i> , <i>Pecluvirus</i> , <i>Benyvirus</i>	
Viroids	粒子なし	<i>Pospiviroidae</i>	<i>Pospiviroid</i> , <i>Hostuviroid</i> , <i>Cocadviroid</i> , <i>Apscaviroid</i> , <i>Coleviroid</i>
		<i>Ausunviroidae</i>	<i>Ausunviroid</i> , <i>Pelamoviroid</i>

IV ウイルス種名と表記法

ICTVが規定しているウイルス種の分類学的な名称が、いわゆる学名である。例えば、タバコモザイク病の病原として最初に発見されたTMVは *Tobacco mosaic virus* であり、この "*Tobacco mosaic virus*" がこのウイルス種の学名ということになる。現在の命名規約では、ウイルス種の学名は *Tobacco mosaic virus* のように、最初の単語の1文字のみを大文字で示し、イタリック表記する。2番目以降の単語は、*Grapevine Algerian latent virus* のように固有名詞か固有名詞の一部である場合を除いて大文字表記しない。ただし、*tobacco mosaic virus polymerase* のように形容詞句として使う場合や、*a preparation of tobacco mosaic virus* のようにウイルス粒子の物理的性質を表す場合などには、ウイルス種名部分も学名表記でなくてよい。また、*some properties of tobamoviruses* や *the potyviruses* というように、属に所属するウイルスの集合体を示すこともできる。なお、暫定種の学名は *Clover yellows virus* のように、ローマン表記にする。*Tobacco mosaic virus* の略号はTMVであるが、これらのウイルス略号についても、混乱を防ぐためにICTVが標準的な略号を指定している。また、細菌以上の場合の表記法とは異なり、分類学的な使用ではウイルスの目、科、亜科、属の名称は、亜科以上も含めて *Geminiviridae* のようにイタリック表記することになっている。

英語による普通名はTMVの場合は *tobacco mosaic virus* と表記され、分類学的な学術論文以外では現在も広く使用されている。また、植物ウイルス研究者の間では、ラテン二名法とは異なる方式ではあるが、*tobacco mosaic tobamovirus* のように属名を組み合わせる表示表記法が属の情報も含めて表示できるので広く支持されている。"*Tobacco mosaic tobamovirus*" のような学名表記法を求める意見も多い。

我が国に発生するウイルスについては、和名を付ける。TMVの和名は、「タバコモザイクウイルス」である。国内で発生が知られていないウイルスには和名を付けないことになっているので、英名を自分で翻訳して和名とすることは避けてほしい。

おわりに

ICTVによるさらなる分類作業は、8次報告書の印刷

前から既に始まっている。今後も、新しい種の登録、属や科の設置、あるいは、目の設置などの検討が進められる予定である。

最近になって、ウイルス種は近縁種間でのゲノムの組換え (recombination) を繰り返しながら進化を続け、宿主範囲や分布地域を拡大してきたことが明らかになってきた (HULL, 2002)。特に、*Geminiviridae* 科では多くのウイルス分離株が組換えによって生じたことが明らかになり、ウイルス種の区分が極めて困難になっている (FAUQUET and STANLEY, 2005)。ゲノムのパーツが、種A、種B、種Cからなるウイルスの場合に、種をどのように判断すればよいのかは難しい。ウイルスの種の定義にも、さらに踏み込んだ修正が必要と思われる。少なくとも、ウイルスを正確に分類するためには、ゲノムの全塩基配列を比較し、総合的に判断することが必要となりつつあることは確かである。

なお、現在、多くの研究者のご協力を得ながら、與良ら (1983) の全面改訂版としての「植物ウイルスの事典」の刊行準備が進められている。これは、植物ウイルス分類についての日本語による総合的な参考図書で、分類群はもちろん、日本に発生するウイルス種の情報も網羅される予定である。ぜひとも、活用していただきたい。

引用文献

- 1) FAUQUET, C. M. et al. (2005): *Virus Taxonomy, Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*, Elsevier Academic Press, San Diego, 1259 pp.
- 2) ——— and J. STANLEY (2005): *Arch. Virol.* **150**: 2151 ~ 2179.
- 3) GRANOFF, A. and R. G. WEBSTER (1999): *Encyclopedia of Virology*, 2nd ed., Academic Press, San Diego, 1997 pp.
- 4) HULL, R. (2002): *Matthew's Plant Virology*, 4th ed., Academic Press, San Diego, p. 353 ~ 363.
- 5) 岸 國平編 (1998): *日本植物病害大事典*, 全国農村教育協会, 東京, 1276 pp.
- 6) 日本植物病理学会編 (2000): *日本植物病名目録*, 日本植物防疫協会, 東京, 857 pp.
- 7) 大木 理 (2005): *植物防疫* **59**: 521 ~ 524.
- 8) 植物ウイルス研究所学会編 (1984): *野菜のウイルス病*, 養賢堂, 東京, 474 pp.
- 9) TIDONA, C. A. and G. DARAI eds. (2002): *The Springer Index of Viruses*, Springer-Verlag, Berlin, 1511 pp.
- 10) 都丸敬一 (1996): *植物ウイルス分類の歴史*, 古澤 巖ら編「植物ウイルスの分子生物学」, 学会出版センター, 東京, p. 19 ~ 47.
- 11) 土崎常男編 (1993): *原色作物ウイルス病事典*, 全国農村教育協会, 東京, 738 pp.
- 12) 與良 清ら編 (1983): *植物ウイルス事典*, 朝倉書店, 東京, 632 pp.