

植物防疫基礎講座：植物ウイルスの分類学(6)

ポティウイルス科 (Potyviridae)

大阪府立大学生命環境科学研究科 おお き さとし
大 木 理

はじめに

現在の植物ウイルス分類の礎を築いたのは、1965年のBRANDES and BERCKSの論文である。彼らは当時の電子顕微鏡で観察できた棒状とひも状のウイルスを、粒子形態の特徴によって六つのウイルスグループに分類したが、そのうちのひとつとして記載されたのが potato virus Yグループであった。その後、ウイルスが国際ウイルス分類委員会 (ICTV) によって整理されるようになって植物ウイルス分類の基本構造は大きくは変わらず、例えば、1982年のICTV 4次報告書でも、ひも状ウイルスは、*Potexvirus*, *Carlavirus*, *Potyvirus*, *Closterovirus*の4グループだけであった。その *Potyvirus* グループが現在のポティウイルス科 (Potyviridae) であり、植物ウイルスを代表する分類群の一つとして知られている。種数も極めて多く、ジャガイモやマメ類などの主要作物に大きな被害を与える重要ウイルスが多い。

本稿ではICTV 8次報告書に準拠して、ポティウイルス科の概要を解説することにする (BERGER et al., 2005)。本科ウイルスについての重要な参考図書には、BARNETT (1992), LÓPEZ-MOYA and GARCÍA (1999), SHUKLA et al. (1994), SHUKLA et al. (1998), TIDONA and DARAI (2002) がある。日本語の解説としては、難波 (1996) が詳しい。

I ポティウイルス科 (Potyviridae)

ポティウイルス科の概要は表-1のとおりであり、*Potyvirus* (ポティウイルス属), *Bymovirus* (バイモウイルス属), *Rymovirus* (ライモウイルス属), *Tritimovirus* (トリティモウイルス属), *Ipomovirus* (イボモウイルス属), *Macluravirus* (マクルラウイルス属) の6属からなる。表-1には、各属がICTV報告書に最初に掲載された年も示した。種数から見ると、ほとんどのウイルスが *Potyvirus* に所属する。ポティウイルス属は世界各地、特に熱帯と亜熱帯地域に多く、バイモウイルス属、ライモウイルス属、トリティモウイルス属、マクルラウイルス属は温帯地域に分布する。イボモウイルス属の発生は東アフリカとアジアに限られる。

ポティウイルス科のウイルス粒子はいずれもひも状で、*Bymovirus* 以外は径 12 ~ 14 nm, 長さ 650 ~ 900 nm である。*Bymovirus* の粒子には、長さ 250 ~ 300 と 500 ~ 600 nm の長短2種類がある。ゲノムは一本鎖+鎖 RNA で、5' 端には VPg と呼ばれるタンパク質が共有結合し、3' 端にはポリ A 鎖をもつ。タンパク質はいったん長いポリタンパク質として翻訳された後、ウイルス自身がもつ酵素によって切断される。遺伝子配列は図-1に示すとおりである。

ヘルパー成分タンパク質 (HC-Pro) はアブラムシなどによる伝搬を助助するタンパク質であるが、宿主のサイレンシングを強力に抑制するサプレッサータンパク質としても知られている。キュウリモザイクウイルス (CMV) とポティウイルスとが重複感染すると CMV の蓄積量が格段に高まるのは、このサプレッサーによる。なお、*Bymovirus* については HC-Pro は確かめられていないが、RNA 2 の P1 タンパク質に HC-Pro と共通のドメインが認められている。

ポティウイルス科のウイルスの特徴の一つに、感染細胞内に細胞質管状封入体 (CI) を形成することがある。CI には風車、渦巻き、層板、湾曲層板などのタイプがあり、感染細胞でこれらが観察される場合には、ポティウイルス科ウイルスと判断してよい。EDWARDSON (1992) はポティウイルスの感染細胞に形成される CI を4タイプに分類し、同定に利用できるとしたが、同じウイルスでも宿主によってはやや異なる CI をつくる場合があるので注意が必要である。

クローバ葉脈黄化ウイルス *Clover yellow vein virus* などの一部のポティウイルスでは、二つのタンパク質 NIa と NIb とが結合した結晶性の核内封入体 (NI) をつくる。これらのほか、細胞質に不定形封入体 (AI) を形成する種もある。

ポティウイルス科のウイルスの宿主範囲はかなり狭いものが多いが、中程度のもの、かなり広いものもある。媒介者は表-1のとおり属により異なるが、いずれも汁液接種で伝染する。一部のウイルスは種子伝染し、例えば、ムギ斑葉モザイクウイルス *Barley stripe mosaic virus*, エンドウ種子伝染モザイクウイルス *Pea seed-borne mosaic virus* などでは、種子伝染率が 80 ~ 90% 以

表-1 ポティウイルス科 (Potyviridae) の概要

属	設立年	タイプ種	種数 ^{a)}	暫定 種数 ^{a)}	媒介者	分節数
<i>Potyvirus</i>	1971	<i>Potato virus Y</i>	111	86	アブラムシ	1
<i>Bymovirus</i>	1995	<i>Barley yellow mosaic virus</i>	6	0	菌類	2
<i>Rymovirus</i>	1995	<i>Rygrass mosaic virus</i>	3	0	フシダニ	1
<i>Tritimovirus</i>	2000	<i>Wheat streak mosaic virus</i>	3	0	フシダニ	1
<i>Ipomovirus</i>	2000	<i>Sweet potato mild mottle virus</i>	3	1	コナジラミ	1
<i>Macluravirus</i>	2000	<i>Maclura mosaic virus</i>	3	1	アブラムシ	1
所属未定			3	0		1

^{a)} ICTV8 次報告書 (2005) による。

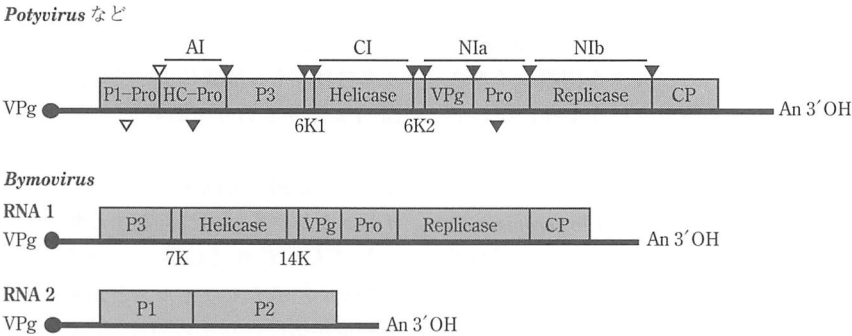


図-1 ポティウイルス科ウイルスのゲノム上の遺伝子配列
VPg：5' 端結合タンパク質，An 3' OH：3' 端ポリ A 配列，Pro：タンパク質分解酵素，HC：ヘルパー成分タンパク質，Helicase：ヘリカーゼ，Replicase：RNA 依存 RNA 複製酵素，CP：外被タンパク質，AI：不定形封入体，CI：細胞質管状封入体，NIa と NIb：核内封入体，▽，▼，▼ は各タンパク質分解酵素がポリタンパク質を切断する部位を示す。

上になる場合がある。また、ダイズモザイクウイルス *Soybean mosaic virus* に感染したダイズなどでは、種皮にも病徴を現すことが多く、「褐斑粒」と呼ばれる。

II 種の区分規準

BERGER et al. (2005) に挙げられているウイルス種の区分規準は、ポティウイルス科 6 属ではほぼ共通である。以下が、二つのウイルス試料を別種として判断するための目安として挙げられている。

- ・ゲノムの相同性
外被タンパク質 (CP) のアミノ酸配列の相同性が約 80% 以下。
全塩基配列の相同性が 85% 以下。
ポリタンパク質の切断部位の違い。
- ・自然の宿主範囲
ウイルス種に対応すると考えられるが、種の同定には利用しにくい。系統に対応することがある。

- ・病原性と細胞内病変
細胞質管状封入体のタイプの違い。
クロスプロテクションが認められないこと。
種子伝染性あるいはその欠如。
宿主反応 (特定の判別宿主における病徴の違いなど)。
- ・伝染方法
媒介者の違い (媒介者の種の違いはウイルス種の判別に役立たない)。
- ・血清関連
反応性の違い。

これらによる再検討の結果、以前は別種とされていたウイルスで現在は同種とされているものも多い。一方、1 種が複数のウイルス種に分けられたものもある。

III *Potyvirus* (ポティウイルス属)

タイプ種はジャガイモ Y ウイルス *Potato virus Y* であり、属名はこのウイルス名を短縮してつくられた。アブ

ラムシ類により非永続的に伝搬される。ポティウイルス属はアブラムシ類という有利な昆虫を媒介者とする事により、今日のような巨大なグループに発展したと考えられている。

ポティウイルスのアブラムシ伝搬には HC-Pro と呼ばれる約 56 kD のヘルパー成分タンパク質が必要で、HC-Pro の N 末端領域に露出する 3 アミノ酸の DAG などのモチーフが重要である。この HC-Pro はアブラムシ類の口針内壁とウイルス外被タンパク質の N 末端領域とを連結させるブリッジとして機能すると考えられている。

なお、ICTV 8 次報告書では、それぞれ、Azuki bean mosaic virus や Peanut stripe virus はインゲンマメモザイクウイルス *Bean common mosaic virus* の、Garlic mosaic virus はリーキ黄色条斑ウイルス *Leek yellow stripe virus* の、Watermelon mosaic virus 1 はパパイア輪点ウイルス *Papaya ringspot virus* の、Welsh onion yellow stripe virus はシャロット黄色条斑ウイルス *Shallot yellow stripe virus* の、Watermelon mosaic virus 2 はカボチャモザイクウイルス *Watermelon mosaic virus* の、Japanese hornwort mosaic virus はカラーモザイクウイルス *Zantedeschia mosaic virus* のシノニムとされた。

IV Bymovirus (バイモウイルス属)

タイプ種はオオムギ縞萎縮ウイルス *Barley yellow mosaic virus* であり、属名もこのウイルス名に由来する。コムギ縞萎縮ウイルス *Wheat yellow mosaic virus* とイネえそモザイクウイルス *Rice necrosis mosaic virus* は、日本で記載された。

本属ウイルスはネコブカビ類の *Polymixa graminis* の休眠胞子内に取り込まれ、永続的に伝搬される。保毒休眠胞子は土壤中で数年以上活性を保ち、休眠胞子が灌漑水や風、土などとともに運ばれて伝染することもある。

V Rymovirus (ライモウイルス属)

タイプ種はライグラスモザイクウイルス *Ryegrass mosaic virus* であり、属名もこのウイルス名に由来する。媒介者はフシダニ類であり、永続的（循環型）に伝搬される。

VI Tritimovirus (トリティモウイルス属) と Ipomovirus (イボモウイルス属)

Tritimovirus と *Ipomovirus* の 2 属のウイルスはこれまで日本での発生は知られていないようである。

Tritimovirus のタイプ種は *Wheat streak mosaic virus*

であり、属名はタイプ種宿主の学名に由来する。媒介者はフシダニ類であり、半永続的に伝搬される。*Ipomovirus* のタイプ種は *Sweet potato mild mottle virus* であり、属名はタイプ種宿主の学名に由来する。媒介者はコナジラミ類であり、伝搬様式は非永続的伝搬と推定されている。

VII Macluravirus (マクルラウイルス属)

タイプ種は *Maclura mosaic virus* であり、属名はタイプ種宿主の学名に由来する。本属ウイルスは *Potyvirus* 属と同様にアブラムシ類により非永続的に伝搬され、感染細胞内に CI を形成するが、*Carlavirus* 属に類似する粒子形態をもち、*Potyvirus* 属外被タンパク質アミノ酸配列との相同性が極めて低いなどの相違点がある。スイセン潜在ウイルス *Narcissus latent virus* は日本でも発生が知られているが、詳細は調べられていない。

おわりに

抗血清は古くからウイルスの類縁関係の判定に使われているが、ポティウイルスの抗血清は類縁関係と異なる反応性を示して混乱を招くことがあった。最近の解析により、CP 表面側に露出している N 末端領域には変異が多く、この領域のエピトープに対する抗体は特異性が極めて高いことがわかった。一方、CP のコア領域に対する抗体は、属あるいはポティウイルス科全体に反応する (SHUKLA et al., 1994)。大半のポティウイルス属ウイルスに反応するモノクローナル抗体も作成され、市販されている。

現在では、ウイルス種の区分に塩基配列データが広く利用されるようになった。SHUKLA et al. (1994) ではポティウイルス 25 種 56 分離株の CP のコア領域 (PVY の D³³ ~ R²⁴⁸ に相当) のアミノ酸配列の相同性を比較し、相同性により系統 (90 ~ 99%)、亜種 (74 ~ 88%)、種 (55 ~ 75%)、属 (20 ~ 31%) という区分規準を提案している。既に II 章に挙げたように、これらの有用性は言うまでもない。

しかしながら、例えばカブモザイクウイルス *Turnip mosaic virus* について詳細に解析されたように (OHSHIMA et al., 2002)、ウイルスは組換えを繰り返しながら多様な宿主に適応し、分布を拡大して進化してきたことが明らかになってきた。したがって、種のより正確な区分には全塩基配列の比較が必要ということになる。ただし、キメラどうしの相違では判断が難しくなる場合もある。

系統解析によると、ポティウイルス科の祖先種はイネ科の菌類伝搬性ウイルス (*Bymovirus*) と考えられ、そ

こからダニ伝搬性の *Rymovirus* が枝分かれし、その一部がアブラムシによる伝搬性を獲得して *Potyvirus* となって爆発的に多様化したと考えられている。また、遺伝子配列の比較解析から、ポティウイルス科は「ピコルナ様スーパーグループ」に分類され、VPg を獲得した祖先ウイルスが、ポリオウイルスやコモウイルス、ネボウイルス、ルテオウイルス等と分かれて進化してきたとされる。ひも状のポティウイルスの祖先は、意外にも小球形のポリオウイルスやルテオウイルスなどと共通であった。これまでのところ、媒介性の獲得や宿主適応についての遺伝子的解析は少ないが、今後これらの情報が蓄積されれば、地理的分布の情報と併せて、ウイルスの系統関係をより明確にできると考えられる。

引 用 文 献

- 1) BARNETT, O. W. ed. (1992): Arch. Virol. Suppl. 5: 450 pp.
- 2) BERGER, P. H. et al. (2005): Virus Taxonomy. Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses, Elsevier Academic Press, San Diego, p. 819 ~ 841.
- 3) BRANDES, J. and R. BERCKS (1965): Adv. Virus Res. 11: 1 ~ 24.
- 4) EDWARDSON, J. R. (1992): Arch. Virol. Suppl. 5: 25 ~ 30.
- 5) LÓPEZ-MOYA, J. J. and GARCIA, J. A. (1999): Encyclopedia of Virology, 2nd ed., Academic Press, San Diego, p. 1369 ~ 1375.
- 6) MATTHEWS, R. E. F. (1982): Classification and Nomenclature of Viruses. Fourth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses, Karger, Basel, 199 pp.
- 7) 難波成任 (1996): 植物ウイルスの分子生物学, 学会出版センター, 東京, p. 233 ~ 316.
- 8) OHSHIMA, K. et al. (2002): J. Gen. Virol. 83: 1511 ~ 1521.
- 9) SHUKLA, D. D. et al. (1994): The potyviridae, CAB International, Wallingford, 516 pp.
- 10) SHUKLA, D. D. et al. (1998): CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses No. 366.
- 11) TIDONA, C. A. and G. DARAI, eds. (2002): The Springer Index of Viruses, Springer-Verlag, Berlin, p. 831 ~ 862.

(新しく登録された農業 47 ページからの続き)

「殺菌剤」

●金属銀水和剤

21879: シードラック水和剤 (サンケイ化学) 07/02/07

銀: 20.0%

稲: ばか苗病, いもち病, ごま葉枯病, もみ枯細菌病, 苗立枯細菌病, 褐条病: 浸種前

●フルトラニル・プロピコナゾール水和剤

21881: トライアンフ水和剤 (日本農業) 07/02/07

21882: シンジェンタ トライアンフ水和剤 (シンジェンタ ジャパン)

フルトラニル: 40.0%, プロピコナゾール: 8.0%

芝 (日本芝): 疑似葉腐病 (春はげ症): 休眠期前

芝 (ベントグラス): 葉腐病 (ブラウンパッチ), 炭疽病, グラースポット病: 発病初期

芝 (ベントグラス): 雪腐小粒菌核病: 根雪前

●トリコデルマ アトロビリデ水和剤

21902: エコホープ DJ (クミアイ化学工業) 07/02/07

トリコデルマ アトロビリデ SKT-1: 1×10^8 cfu/g

稲: ばか苗病, もみ枯細菌病, 苗立枯細菌病, 褐条病: 浸種前~催芽時

●TPN 水和剤

21910: ST パスポートフロアブル (住化武田農業) 07/02/21

TPN: 53.0%

りんご: モニリア病, 黒星病, 斑点落葉病, 褐斑病, すず点病, すず斑病, 炭疽病, 輪紋病: 収穫 45 日前まで

かき: 落葉病, 炭疽病: 収穫 30 日前まで

なし: 黒斑病: 休眠期

西洋なし: ごま色斑点病: 収穫 21 日前まで

ぶどう: 黒とう病, 晩腐病: 休眠期

芝 (ベントグラス): 葉腐病 (ブラウンパッチ), ヘルミントスボリウム葉枯病: 発病初期

芝 (日本芝): ヘルミントスボリウム葉枯病: 発病初期

芝 (日本芝): 藻類: 芝生育期 (藻類発生前)

芝 (ベントグラス): 藻類: 芝生育期 (藻類発生前)

●テトラコナゾール液剤

21915: フローラガード AL (アリスタライフサイエンス) 07/02/21

テトラコナゾール: 0.010%

ばら: 黒星病, うどんこ病: 発病初期

「除草剤」

●アシュラム・グルホシネート液剤

21890: キングロード液剤 (バイエルクロップサイエンス) 07/02/07

21891: クサオール H 液剤 (グリーン&ガーデン) 07/02/07

アシュラム: 24.0%, グルホシネート: 12.0%

樹木等 (公園, 庭園, 堤とう, 駐車場, 道路, 運動場, 宅地, 鉄道等): 一年生雑草, 多年生雑草

●アシュラム・グルホシネート液剤

21892: キングロード L 液剤 (バイエルクロップサイエンス) 07/02/07

21893: クサオール液剤 (グリーン&ガーデン) 07/02/07

アシュラム: 12.0%, グルホシネート: 6.0%

樹木等 (公園, 庭園, 堤とう, 駐車場, 道路, 運動場, 宅地, 鉄道等): 一年生雑草, 多年生雑草

●カルブチレート・テトラビオン粒剤

21894: ロングワイド粒剤 (エスディーエス バイオテック) 07/02/07

21895: クサダウロング粒剤 (北興産業) 07/02/07

21896: 草ぼうず (住商アグロインター) 07/02/07

カルブチレート: 1.5%, テトラビオン: 1.0%

樹木等 (公園, 庭園, 堤とう, 駐車場, 道路, 運動場, 宅地, 鉄道等): 一年生雑草, 多年生雑草

●プロマシル粉粒剤

21899: クサキール FG (北興産業) 07/02/07

プロマシル: 1.0%

樹木等 (公園, 庭園, 堤とう, 駐車場, 道路, 運動場, 宅地等): 一年生雑草及び多年生広葉雑草

●ペンディメタリン水和剤

21909: グリーンケア G 顆粒水和剤 (エスディーエス バイオテック) 07/02/21

ペンディメタリン: 53.0%

日本芝: 一年生雑草 (キク科を除く)

(59 ページに続く)