

植物防疫基礎講座：植物ウイルスの分類学(7)

ルテオウイルス科 (*Luteoviridae*)

鹿児島大学名誉教授 荒井 啓

はじめに

アブラムシ永続伝搬性で、植物に黄化・萎黄・萎縮症状などを引き起し、節部親和性のウイルスは *yellows virus* と呼ばれていたが、1975 年の国際ウイルス分類委員会 (ICTV) において、これらにラテン語で黄色を意味する 'luteus' を用いてルテオウイルス (*Luteovirus*) と名づけられた。ウイルスゲノムを対象とした分子系統学的解析結果が分類に採用されるようになり、ルテオウイルス科 (*Luteoviridae*) の中にルテオウイルス属 (*Luteovirus*)、ポレロウイルス属 (*Polerovirus*; *Potato leafroll virus*)、エナモウイルス属 (*Enamovirus*; *Pea enation mosaic virus*) の 3 属が設置された (1998 年)。ウイルス種の分類はデータの種類や解釈の仕方により異なる場合がある。本講座の概論で大木 (2006) が述べているように、本科でもデータベースの種類によって種の扱いが異なっている。例えば、Virus Index 2005 (ICTVdB Virus Descriptions) では、3 属 8 種が確定種で、13 種が属への所属が決まっていない "unassigned viruses" に分類されており、NCBI Taxonomy Browser では、3 属 19 種が確定種で、5 種は所属が決まっていない "unclassified viruses" に分類されている。本稿では、ICTV 第 8 次報告書に準拠して解説することとした (D'AREY et al., 2005)。また、ICTV では未承認であるが、我が国で *Luteoviridae* として報告されているウイルスについて簡単に記した (表-1)。さらに情報が必要な方は、大木 (2006) が紹介しているデータベースならびに総説 (ADAM, 2001; MILLER, 1999; SMITH and BERKER, 1999; 與良ら, 1983) を活用していただきたい。

I *Luteoviridae* (ルテオウイルス科)

1 ウイルス粒子の性質

形態：ウイルス粒子はカプシドを構成し、内部に RNA を有する。カプシドは皮膜がなく、正 20 面体、3 本の軸で対称性、直径 25 ~ 30 nm、32 個のカプソメアからなる。

粒子の物理・化学的性質：Mr ; 6×10^6 , 塩化セシウ

ム中での浮遊密度 ; 1.38 ~ 1.42 g/cm³, 沈降係数 ; 106 ~ 127 S, クロロフォルム・非イオン系界面活性剤に耐性、高濃度の塩類処理により崩壊。

核酸：ゲノム核酸はカプシド内にあり、粒子重量の 28 ~ 37%。ゲノムは分節せず、粒子内に非ゲノム核酸を少量含む。ゲノムサイズは 5,600 ~ 6,900 nt で、5' 端にゲノム結合タンパク質をもち (ポレロウイルスとエナモウイルス)、3' 端はポリ A 配列をしない。遺伝子配列は図-1 に示すとおりであり、外被タンパク質・移行タンパク質・アブラムシ伝搬因子または粒子安定化因子・機能不明タンパク質の各遺伝子はサブゲノム RNA を介して翻訳される。

タンパク質：ゲノム遺伝子から翻訳される 5 ~ 6 種のタンパク質 (分子量 4 ~ 84 kDa) がゲノム RNA にコードされている。構造タンパク質は外被タンパク質と読み過ぎタンパク質 (外被タンパク質とそれに接する ORF5 の産物の融合である) である。読み過ぎタンパク質はアブラムシ伝搬あるいはウイルス粒子安定化に関係している。移行タンパク質 (エナモウイルスでは欠けている) は植物体内の長距離移動に必要であると推測されている。

その他の成分：粒子内に脂質および炭水化物は存在しない。

2 ゲノム体制と複製

Luteoviridae の 3 属は ORFs の配列と大きさにより区別される (図-1)。ルテオウイルスで複製に関係するタンパク質をエンコードする ORFs (1 と 2) はポレロウイルスとは相同ではない。ルテオウイルスの ORF1 と ORF2 の産物はトンプスウイルス科 (*Tombusviridae*) のものと類似している。一方、ポレロウイルスとエナモウイルスの ORF1 と ORF2 の産物はソベモウイルス属 (*Sobemovirus*) のものと類似している。また、ORF0 はルテオウイルスになく、ORF4 と ORF6 はエナモウイルスにはない。ポレロウイルスとエナモウイルスの ORF0 は ORF1 に、ORF1 は ORF2 にそれぞれオーバーラップしている。さらに、ルテオウイルスとポレロウイルスの ORF4 は ORF3 の中に含まれ、ORF5 は 3 属とも ORF3 の下流に接している。

3 属間の相違は主にゲノムの 5' 端に認められる。

表-1 ルテオウイルス科 (*Luteoviridae*) のウイルス種

<i>Luteovirus</i>	ルテオウイルス属
<i>Barley yellow dwarf virus - MAV</i> (BYDV - MAV) <i>Barley yellow dwarf virus - PAS</i> (BYDV - PAS) <i>Barley yellow dwarf virus - PAV</i> (BYDV - PAV) Barley yellow dwarf virus - RGV <i>Bean leafroll virus</i> (BLRV) <i>Soybean dwarf virus</i> (SbDV) Subterranean clover red leaf virus	オオムギ黄萎 - Jpn - PAV ウイルス ダイズわい化ウイルス
<i>Polerovirus</i>	ポレロウイルス属
<i>Beet chlorosis virus</i> (BChV) <i>Beet mild yellowing virus</i> (BMV) <i>Beet western yellows virus</i> (BWV) Malva yellows virus Turnip mild yellows virus <i>Cereal yellow dwarf virus - RPS</i> (CYDV - RPS) <i>Cereal yellow dwarf virus - RPV</i> (CYDV - RPV) <i>Cucurbit aphid - borne yellows virus</i> (CABV) <i>Potato leafroll virus</i> (PLRV) Solanum yellows virus Tomato yellow top virus <i>Sugarcane yellow leaf virus</i> (ScYLV) <i>Turnip yellows leaf virus</i> (TuYV)	ビート西部萎黄ウイルス ジャガイモ葉巻ウイルス
<i>Enamovirus</i>	エナモウイルス属
<i>Pea enation mosaic virus - 1</i> (PEMV - 1)	
Unassigned Species	属への所属が決まっていない種
<i>Barley yellow dwarf virus - GPV</i> (BYDV - GPV) <i>Barley yellow dwarf virus - RMV</i> (BYDV - RMV) <i>Barley yellow dwarf virus - SGV</i> (BYDV - SGV) <i>Carrot red leaf virus</i> (CtRLV) <i>Chickpea stunt disease associated virus</i> (CpSDaV) Grapevine ajinashika - associated virus (GAaV) <i>Groundnut rosette assistor virus</i> (GRAV) <i>Indonesian soybean dwarf virus</i> (ISDV) Leek yellows virus (LYV) Melon vein yellows virus (MVYV) Pepper vein yellows virus (PVYV) <i>Strawberry mild yellow edge associated virus</i> (SMYEaV) Tobacco necrotic dwarf virus (TNDV)	オオムギ黄萎 RMV ウイルス ニンジン黄化ウイルス ブドウ味無果随伴ウイルス* リーキ黄化ウイルス* メロン葉脈黄化ウイルス* トウガラシ葉脈黄化ウイルス* タバコえそ萎縮ウイルス*

ICTV 8 次報告書を一部改変した。イタリック体で標記したものは ICTV で公認された種。ローマン体で標記したものは未公認の種。和名で標記したものは日本にも発生し、* は日本でのみ発生している種。

ORFs0, 1, 2 はゲノム RNA から翻訳される。ORF2 は ORF1 からのフレームシフトにより翻訳され ORF1 の産物とアミノ末端を共有している。ORF3, 4, 5 はサブゲノム RNA (sgRNA) から発現される。ORF5 は ORF3 の翻訳に続く読み過ごしを通して翻訳されると推測される。ルテオウイルスはさらに sgRNA を生成し ORF6 を翻訳する。

Luteoviridae 内の 3 種のウイルスでは塩基配列に雑種構造が認められる。すなわち、BLRV と SbDV のゲノムは他のルテオウイルスと同様に ORF0 を欠いており、複製タンパク質の予測されるアミノ酸配列もルテオウイルスと類似している。ところが、それらの構造タンパク質はポレロウイルスに極めて近い。ポレロウイルスに属する ScYLV のゲノムは ORF0 を有する。ScYLV の ORF1

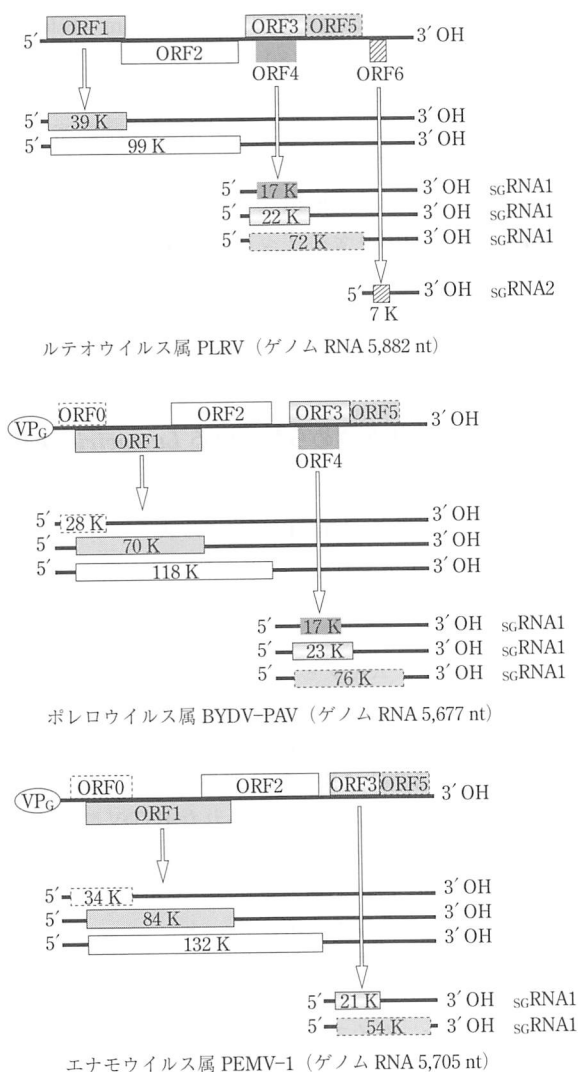


図-1 ルテオウイルス科3属のタイプ種のゲノム構成

VPg: 5' 端ゲノム結合タンパク質, ORF0: 膜結合複製因子, ORF1: ヘリカーゼ (ルテオウイルス) またはプロテアーゼと VPg (ポレロウイルス), ORF2: RNA 依存 RNA 複製酵素, ORF3: 外被タンパク質, ORF4: 移行タンパク質, ORF5: アブラムシ伝搬または粒子安定化因子, ORF6: 機能不明タンパク質.

と ORF2 はポレロウイルスと類似しているが, ORF3 と ORF4 はルテオウイルスと類似し, ORF5 はエナモウイルスの読み過ぎタンパク質遺伝子と類似している。以上のように *Luteoviridae* のウイルスは他の属のウイルスとキメラ構造になっている。このことが BLRV, SbDV, ScYLV, CABYV が長い間属への帰属が決まらなかった大きな理由である。

3 血清学的性質

ルテオウイルスとポレロウイルスは強い抗原性を有する。属内のウイルスどうしは血清学的近縁関係にある。完全なウイルス粒子と反応しない場合でも, 崩壊した粒子と反応し血清学的に検出できる場合がある。

4 生物学的性質

宿主範囲: メンバーによって宿主範囲が異なる。一つの科に限定されるものから, BWYV のように 20 科以上 150 種以上の植物に感染するものもある。BYDV, CYDV は多くのイネ科に, BLRV は主としてマメ科, CtrLV はセリ科の多くに感染する。

地理的分布: BYDV, BWYV, PLRV などの主要な種は, 北極圏, 温帯, 亜熱帯, 熱帯のあらゆる地域に発生している。他のウイルスは比較的せまい地域で発生しており, 5 種 (表-1) は日本でのみ, GRAV はアフリカのサハラ諸国でのみ発生が認められている。

伝搬: *Luteoviridae* の特徴であるアブラムシ伝搬は, 非増殖性・循環型様式でアブラムシ特異性が高い。アブラムシは感染植物の篩管を吸汁することによってウイルスを血体腔に獲得し, ウイルスは後腸 (BYDV) あるいは中腸後部 (PLRV) を経由し血リンパ内を循環して唾腺に戻り, 口針を経て宿主植物に伝搬する。

細胞病理学: ルテオウイルスとポレロウイルスは篩部組織に局在し, しばしば篩部壊死を引き起こす。このことにより転流が妨げられ, 葉緑素含量の低下を引き起こし黄化や萎縮の症状を起こすと考えられている。一方, PEMV-1 は PEMV-2 (*Umbravirus*) とともに篩部および葉肉細胞に存在する。PEMV-1 のゲノムはプロトプラスト内では単独で複製できるが, ひだ葉やモザイクなどの病徴発現には PEMV-2 の存在が必要である。

5 種の区分規律

- ・ 宿主範囲の広さと特異性の違い
- ・ 血清学的類縁性の違い
- ・ 干渉効果の違い (1 次ウイルスと 2 次ウイルスの組み合わせにより干渉効果が起こらない)

II ルテオウイルス属

タイプ種はオオムギ黄萎ウイルス *Barley yellow dwarf virus-PAV* (BYDV-PAV) である。

ウイルス粒子の塩化セシウム中での浮遊密度: 1.39 ~ 1.40 g/cm³, 沈降係数: 106 ~ 118 S。ゲノムサイズは 5,273 nt (BYDV-MAV 部分配列), 5,677 nt (BYDV-PAV), 5,697 nt (BYDV-PAS) で, 5' 端に VPg をもたない。ORF0 をもたず, ORF1 から ORF2 へのフレームシフトが ORF1 の終止コドンで生じる。ORF2 と ORF3

の間の非翻訳領域は約 100 nt である。ゲノム結合タンパク質はなく、翻訳はキャップに依存しない。ORF4 は ORF3 の内部に含まれている。

BYDV の系統は、伝搬するアブラムシの種類、病原性および血清学的類縁性で分けられる。

BYDV-PAV はエンバク (Coast Black oats) に強い病原性を示し、通常、*Rhopalosiphum padi*, *Macrosiphum avenae* で、時に *Schizaphis graminis* で媒介され、*R. maidis* ではめったに媒介されない。これら 3 種のアブラムシの媒介特異性、エンバクに対する病原性、血清学的類縁性などで BYDV-MAV (*M. avenae*), BYDV-PAV (*R. padi* and *M. avenae*), BYDV-SGV (*S. graminis*), BYDV-RMV (*R. maidis*), BYDV-RPV (*R. padi*) に分けられているが、遺伝子解析データ不足により属への所属が決まっていないものがある。

III ポレロウイルス属

タイプ種はジャガイモ葉巻ウイルス *Potato leafroll virus* である。

ウイルス粒子は 180 個のサブユニットからなると推定され、対称軸 3 本を有する正 20 面体である。粒子の塩化セシウム中での浮遊密度: 1.39 ~ 1.42 g/cm³, 沈降係数: 115 ~ 127 S。ゲノムサイズは 5,641 nt (BWYV), 5,882 nt (PLRV)。ポレロウイルスとエナモウイルスはゲノムの特徴によってルテオウイルスとは区別される。PLRV と CYDV-RPV では 5' 端に VPg をもつことが確認されている。ORF0 をもち、ORF2 と ORF3 の非翻訳領域は約 200 nt である。ORF1 と ORF2 の翻訳産物は複製関連タンパク質を作り、*Sobemovirus* とよく似ている。ORF1 から ORF2 へのフレームシフト ORF1 の末端より上流で起こる。ポレロウイルスの ORF4 は ORF3 の内部にあり、エナモウイルスと異なっている。

IV エナモウイルス属

タイプ種は *Pea enation mosaic virus-1* (PEMV-1) である。

PEMV-1 は PEMV-2 (*Umbravirus*) との複合体として存在する。*Luteoviridae* の他のメンバーと異なり機械的伝搬が容易である。宿主細胞内での増殖は PEMV-2 の存在に依存している。本来アブラムシ伝搬性であるが、機械的伝搬を繰り返すとアブラムシ伝搬能がなくなる。ウイルス粒子は維管束だけでなく、葉肉組織でも容易に観察される。葉肉細胞のプロトプラストに単独接種した場合には増殖できるが、そのウイルスが植物体内を移動できるかは不明である。

ウイルス粒子は 25 nm (T 成分) と 28 nm (B 成分) の 2 種類ある。B 成分は 180 個のサブユニットからなり、対称軸 3 本を有する正 20 面体である。粒子の Mr : 5.6 × 10⁶, 塩化セシウム中での浮遊密度: 1.42 g/cm³, 沈降係数: 107 ~ 122 S。

ゲノムサイズは 5,706 nt である。ゲノムは 5' 端に VPg をもち、ORF0 を有するが ORF4 を欠いている。ORF2 と ORF3 の間の非翻訳領域は約 200 nt である。ORF1 と ORF2 の翻訳産物は複製関連タンパク質で *Sobemovirus* とよく似ている。ORF1 から ORF2 へのフレームシフトは ORF1 の末端より上流で起こる。

V 我が国で発生が認められている *Luteoviridae* のウイルス

1 オオムギ黄萎-Jpn-PAV ウイルス

初記載は 1951 年であるが、我が国では鳥山ら (1968) によってオオムギ黄化萎縮ウイルスとして報告された。オオムギのほかエンバク、コムギで黄化、赤変、萎縮などの病徴を示す。ムギクビレアブラムシ (*R. padi*), トウモロコシアブラムシ (*R. maidis*) 等 14 種のアブラムシで持続伝搬される。BWYV, SbDV, PLRV, CtRLV 等との間に血清学的に遠い類縁関係がある。KOJIMA et al. (1983) により新潟県で発見された BYDV のゲノム解析の結果、タイプ種の BYDV-PAV との相同性が高く、BYDV-Jpn-PAV と命名された (Sano et al., 1996)。

2 ダイズわい化ウイルス

玉田ら (1968) によって北海道で発見され、その後オーストラリア、ニュージーランド、アメリカ合衆国で発生が認められた。ダイズにわい化や黄化を示すほか、インゲンマメ、エンドウ、アカクロローバー、シロクロローバー (無病徴) 等で発生が認められる。ジャガイモヒゲナガアブラムシ (*Acyrtosiphon solani*) で持続伝搬される。エンドウヒゲナガアブラムシ (*A. pisum*) で伝搬されるウイルス系統がある。BMYV, BYDV, BWYV, TuYV, BMYV と血清学的に遠い類縁関係がある。我が国で発生している系統 (4 種) の全塩基配列が報告されている (寺内ら, 1998; 1999 a; 1999 b)。

3 ビート西部萎黄ウイルス

初記載は 1960 年であるが、我が国では讃井ら (1969) によって報告された。宿主範囲はアカザ科、キク科、アブラナ科、マメ科、ナス科等 23 科に及ぶ。モモアカアブラムシ (*Myzus persicae*) など 9 種以上のアブラムシで伝搬する。

4 ジャガイモ葉巻ウイルス

初記載は 1906 年であるが、我が国では笠井 (1921)

によって報告された。主としてナス科植物に感染しアブラムシのほか、ネナシカズラでも伝搬する。BYDV, BWYV, SbDV, TNDV と血清学的類縁関係がある。

5 オオムギ黄萎 RMV ウイルス

初記載は 1969 年であるが、我が国では丹野ら (1997) によって報告された。ゲノム構造より BYDV-RMV と考えられているが、ORF2, 3, 4 産物の推定されるアミノ酸配列の相同性が北米株と比べて極めて低い (丹野ら, 1997; 高山ら, 1999)。

6 ニンジン黄化ウイルス

初記載は 1964 年であるが、我が国では岩木ら (1967) によって報告された。ニンジンのほか、パセリ、シャービル、コエンドロ等に黄化、赤変、萎縮を起こす。ニンジンアブラムシ (*Semiaphis heraclei*), ニンジンフタオアブラムシ (*Cavariella aegopodii*) で媒介される。血清学的には BYDV-RPV と近いが BYDV-MAV とは極めて遠く、BWYV, TNDV, PLRV, BLRV と遠い類縁関係がある。エナモウイルスと考えられている。

7 ブドウ味無果随伴ウイルス

難波ら (1977) によって山梨県で発見された。ウイルス感染樹の果実は着色不良で糖度の低下が顕著である。伝搬虫は不明であるが、ウイルス粒子の大きさ、細胞内所見よりルテオウイルスと考えられる。

8 リーキ黄化ウイルス

荒城ら (1981) によって京都府で発見された。リーキのほかラッキョウに黄化を示す。汁液接種困難、粒子の形態、細胞内所見等からルテオウイルスと考えられる。

9 メロン葉脈黄化ウイルス

山下ら (1981) によって浜松市の温室メロンで発見された。病徴、ウイルス粒子の大きさ、細胞内所見等からルテオウイルスと考えられている。

10 トウガラシ葉脈黄化ウイルス

1981 年沖縄県のハウス栽培ピーマンで発見され、YONAHARA et al. (1995) によって報告された。モモアカア

ブラムシ、ワタアブラムシ (*Aphis gossypii*) で永続伝搬し、宿主範囲はトウガラシ属に限られる。病徴、ウイルス粒子の大きさ、細胞内所見等からルテオウイルスと考えられるが、BYDW, PLRV, TNDV, BWYV と血清学的類縁性がない。

11 タバコえそ萎縮ウイルス

久保ら (1976) によって栃木、茨城県のタバコで発見された。ナス科のほか、アカザ科、ヒユ科、アブラナ科に感染する。モモアカアブラムシ、ジャガイモヒゲナガアブラムシ (*Aulacorthum solani*) で永続伝搬、病徴、ウイルス粒子の大きさ、細胞内所見、PLRV, SbDV, CtRLV との血清学的類縁関係等からルテオウイルスと考えられている。

引用文献

- 1) ADAM, G. (2001): The Springer Index of Viruses, Springer-Verlag, Berlin, p. 506 ~ 512.
- 2) 荒城雅昭ら (1981): 日植病報 47: 138.
- 3) D'AREY, C. J. et al. (2005): Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses, Elsevier Academic Press, San Diego, p. 891 ~ 897.
- 4) 岩木満朗・小室康雄 (1967): 日植病報 33: 317.
- 5) MILLER, W. A. (1999): Encyclopedia of Virology 2nd ed., Academic Press, San Diego, p. 901 ~ 908.
- 6) KASAI, M. (1921): Ber. Ohara Inst. Landw. Forsch. 2: 47 ~ 77.
- 7) KOJIMA, M. et al. (1983): Ann. Phytopath. Soc. Jpn. 49: 338 ~ 346.
- 8) 久保 進ら (1976): 葉たばこ研究 73: 49 ~ 55.
- 9) 難波成任ら (1977): 日植病報 43: 375.
- 10) 大木 理 (2006): 植物防疫 60: 552 ~ 555.
- 11) SANO, Y. et al. (1996): Ann. Phytopath. Soc. Jpn. 62: 566 ~ 571.
- 12) 讃井 蕃・村山大記 (1969): 日植病報 35: 125.
- 13) SMITH, H. G. and H. BARKER eds. (1999): CABI Publishing, Wallingford, New York, 320 pp.
- 14) 高山陽子ら (1999): 日植病報 65: 389.
- 15) 玉田哲男ら (1968): 同上 34: 368.
- 16) 丹野史典ら (1997): 同上 63: 277.
- 17) 寺内英貴ら (1998): 同上 64: 607.
- 18) ——— (1999 a): 同上 65: 389.
- 19) ——— (1999 b): 同上 65: 669.
- 20) 山下修一ら (1981): 同上 47: 93.
- 21) YONAHARA, T. et al. (1995): Ann. Phytopath. Soc. Jpn. 61: 178 ~ 184.
- 22) 與良 清ら (編) (1983): 植物ウイルス事典, 朝倉書店, 東京, 627 pp.

(登録が失効した農薬 44 ページからの続き)

●カルタップ・BPMC 粒剤

12479: 武田パダンバッサ粒剤 (住化武田農薬) 2007/03/22
19281: 武田パダンバッサ 1 キロ粒剤 (住化武田農薬) 2007/03/22

●カルタップ・BPMC 粉剤

14592: 武田パダンバッサ粉剤 DL (住化武田農薬) 2007/03/22

●DDVP 乳剤

13422: 武田 DDVP 乳剤 75 (住化武田農薬) 2007/03/22

●ベルメトリン・MEP 乳剤

15981: 武田スミナイス乳剤 (住化武田農薬) 2007/03/22

●シハロトリン乳剤

17015: 武田サイハロン乳剤 (住化武田農薬) 2007/03/22

●カルタップ・プロフェジン粒剤

17938: 武田アブロードパダン粒剤 (住化武田農薬) 2007/03/22

●BT 水和剤

19617: 武田ゼンターリ顆粒水和剤 (住化武田農薬) 2007/03/22

●アセフェート・NAC 水和剤

15405: 武田オルトラナック水和剤 (住化武田農薬) 07/03/24

(52 ページに続く)