

植物防疫基礎講座：植物ウイルスの分類学(8)

トンプスウイルス科 (*Tombusviridae*)

東京大学アジア生物資源環境研究センター 白 子 幸 男

はじめに

トンプスウイルス科は、トンプスウイルス属、オーレウスウイルス属、アベナウイルス属、カルモウイルス属、ネクロウイルス属、パニコウイルス属、マクロモウイルス属、ダイアンソウイルス属の8属から構成される。ゲノムは3.7～5.5 kbのプラス鎖RNAで、ウイルス粒子は直径28～35 nmの小球形である。トンプスウイルス科を規定する性質として、国際ウイルス命名委員会 (International Committee on Taxonomy of Viruses: ICTV) のトンプスウイルス科作業部会 (LOMMELE et al., 2005) は以下の共通点を挙げている。①粒子はT=3の正二十面体構造をもち、180個の単一種の外被タンパク質と1種類か2種類 (ダイアンソウイルス属のみ) のプラス鎖RNAから成る。②ポリメラーゼ遺伝子は内部の終止コドンかフレームシフト配列 (ダイアンソウイルス属のみ) によって中断され、N末端側領域とC末端側に伸長した2種類のタンパク質が発現される。科内のウイルス間でのアミノ酸配列の相同性は25%以上である。ポリメラーゼ遺伝子はゲノムの5'側にあり、ポリメラーゼタンパク質はヘリケース領域をもたない。③外被タンパク質は一次構造的に2種類に分類される。すなわち、正荷電アミノ酸を多く含むRNA結合性R領域とβバレル構造をもち外被タンパク質の骨格となるS領域のみからなる場合と、R領域とS領域に加えて粒子表面に突起上構造を形成するP領域をもつ場合である。前者はアミノ酸配列の相同性が25%以上でネクロウイルス属、パニコウイルス属、マクロモウイルス属のウイルスが含まれ、後者はアミノ酸配列の相同性が20%以上でトンプスウイルス属、オーレウスウイルス属、アベナウイルス属、カルモウイルス属、ダイアンソウイルス属のウイルスが含まれる。外被タンパク質遺伝子のゲノム上の位置および細胞間移行タンパク質の種類とゲノム

上の位置は属により異なる。

さらに、共通する生物学的性状として、自然界での宿主範囲が狭く、単子葉植物と双子葉植物の両者に感染するウイルス種はない。伝搬様式は、ツボカビ目の *Olpidium* 属菌や昆虫のハムシ類などの媒介生物によるもの、傷口からの接触伝染や種子伝染によるものなど、属間および属内でも多様である。一方、汁液接種は容易で、接種試験による宿主範囲は広い。多くの場合、接種葉にえ死病斑を形成する。河川の水から分離される場合もある (KOENIG et al., 2004)。

本文中のウイルス名とその分類および分類基準はICTV8次報告書によった (LOMMELE et al., 2005)。

I トンプスウイルス属

属名は *Tomato bushy stunt* の略称に由来する。

Tomato bushy stunt virus (TBSV) (HEARNE et al., 1990) をタイプ種とし、ほかに次の14種を正式種とする：*Artichoke mottled crinkle virus* (AMCV), *Carnation Italian ringspot virus* (CIRSV), *Cucumber Bulgarian latent virus* (CBLV), *Cucumber necrosis virus* (CNV), *Cymbidium ringspot virus* (CymRSV), *Eggplant mottled crinkled virus* (EMCV), *Grapevine Algerian latent virus* (GALV), *Lato river virus* (LRV), *Moroccan pepper virus* (MPV), *Neckar river virus* (NRV), *Pear latent virus* (PeLV), *Pelargonium leaf curl virus* (PLCV), *Petunia asteroid mosaic virus* (PAMV), *Sikte waterborne virus* (SWBV)。

CNVのみ *Olpidium bornovanus* 菌の遊走子により伝搬されるが、他種は媒介生物をもたない土壌伝染性である。ウイルス種により種子伝染する場合もある。外被タンパク質およびポリメラーゼタンパク質のアミノ酸配列の相同性が87%あるいは96%が種を規定する基準とされる。

タイプ種であるTBSVチェリー系統のゲノム構造を図-1(1)に示す。5'末端にキャップ構造はなく、3'側はtRNA構造を形成せずポリA鎖をもたない。3'末端の構造はトンプスウイルス科8属に共通である。ゲノムの5'側から33 kDaのポリメラーゼタンパク質が翻訳され、そのUAG終止コドンの読み過ごしにより下流域の

Plant Virus Classification. (8) The Family *Tombusviridae*.
By Yukio SHIRAKO

(キーワード：トンプスウイルス科、トンプスウイルス属、カルモウイルス属、ネクロウイルス属、ダイアンソウイルス属、オーレウスウイルス属、アベナウイルス属、パニコウイルス属、マクロモウイルス属)

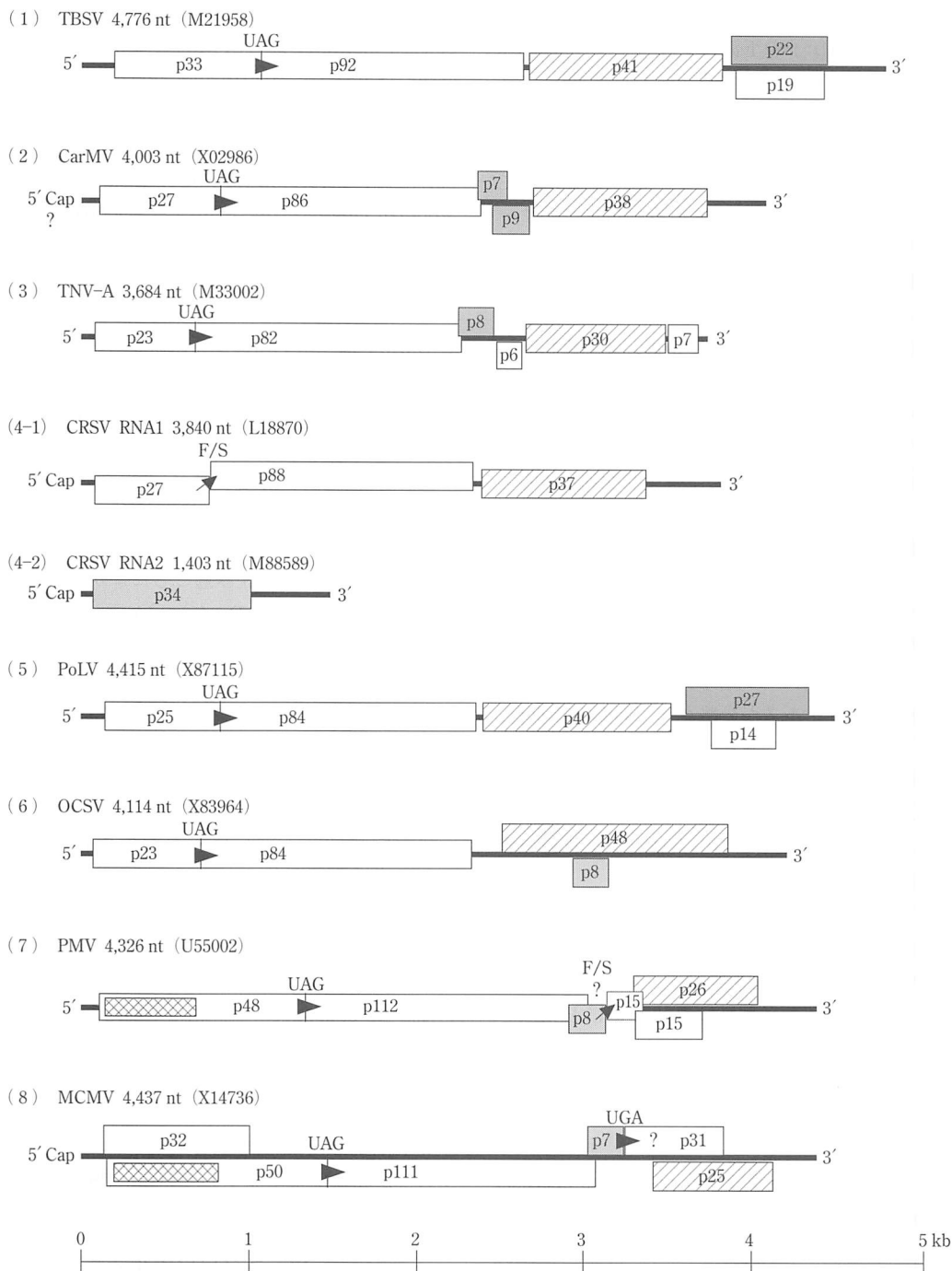


図-1 トンプスウイルス科 8 属の遺伝子構造

5' 側の白抜き長方形：ポレメレースタンパク質遺伝子，右向き矢印：リードスルーされる終止コドン，灰色の長方形：細胞間移行タンパク質遺伝子，斜線入りの長方形：外被タンパク質遺伝子，右上向き矢印：フレームシフト部位，(7)と(8)の5' 側白抜き長方形内にある格子入り長方形：ほかのウイルスタンパク質と相同性のないアミノ酸配列，(8)の5' 側の p32 の機能は不明。

59 kDa 領域が付加された 92 kDa タンパク質が翻訳される。ポリメラーゼ遺伝子の下流に P 領域をもつ 41 kDa の外被タンパク質がコードされる。さらに 3' 側にはフレームの異なる 2 種類のタンパク質 (22 kDa と 19 kDa) が入れ子状にコードされる。22 kDa タンパク質は細胞間移行タンパク質であり、19 kDa タンパク質は宿主 RNA サイレンシングの抑制因子である。宿主ダイサー様 2 本鎖 RNA 特異的分解酵素による分解産物である 21 塩基対の siRNA に結合し、宿主 RNA サイレンシング経路を遮断する。

我が国では、千葉県でモザイク、奇形、萎縮症状を示すツノナスから TBSV タイプ種と塩基配列レベルの相性の高いウイルスが分離されている (OHKI et al., 2005)。海外では、タイプ種のチェリー系統のほかにトウガラシ系統、スターチス系統の全長塩基配列が決定されており、千葉県で分離されたツノナス株はスターチス系統との相性が特に高い。最近、静岡県でえそおよび萎縮症状を示すトルコギキョウからもツノナス/スターチス系統に近い TBSV が分離されている (藤永ら, 2006)。一方、長野県では同様の病徴を示すトルコギキョウから、トンプスウイルス属内の別種である PeLV や EMCV に類似したウイルスが分離されている (藤永ら, 2006)。さらに、千葉県で栽培されたツノナスからは GALV も分離されている (OHKI et al., 2006)。

TBSV チェリー系統は TBSV のプロトタイプと血清型が異なる異種であり、PAMV の一系統とすべきとの意見もある (KOENIG et al., 2004)。

トンプスウイルス属の暫定種として Maize necrotic streak virus (MNSV) がある。MNSV はトンプスウイルス属では唯一の単子葉植物感染性で、汁液接種が困難である。また、外被タンパク質は C 末端側に P 領域をもたず、ネクロウイルス属やソベモウイルス属の外被タンパク質とアミノ酸配列の相性が高い。遺伝子構造はトンプスウイルス属ウイルスと同一である (SCHEETS and REDINGAUGH, 2006)。

ネクロウイルス属の暫定種である *Lisianthus necrosis virus* (LNV) は台湾分離株の全ゲノム構造が明らかにされている (JAN and CHANG, 2006)。LNV はトンプスウイルス属の PeLV と塩基配列レベルで 97% 一致する。

II カルモウイルス属

属名は *Carnation mottle* の略称に由来する。

Carnation mottle virus (CarMV) (GUILLEY et al., 1985) をタイプ種とし、ほかに次の 13 種を正式種とする：*Ahlum waterborne virus* (AWBV), *Bean mild mosaic*

virus (BMMV), *Cardamine chlorotic fleck virus* (CCFV), *Cowpea mottle virus* (CPMoV), *Cucumber soil-borne virus* (CuSBV), *Galinsoga mosaic virus* (GMV), *Hibiscus chlorotic ringspot virus* (HCRSV), *Japanese iris necrotic ring virus* (JINRV), *Melon necrotic spot virus* (MNSV), *Pelargonium flower break virus* (PFBV), *Saguaro cactus virus* (SgCV), *Turnip crinkle virus* (TCV), *Weddel waterborne virus* (WWBV)。

MNSV (メロンえそ斑点ウイルス) は *Olpidium bornovanus* 菌の遊走子により伝搬される。TCV, CPMoV と BMMV はハムシ類により伝搬される。その他の種は媒介生物をもたない土壤伝染性である。外被タンパク質およびポリメラーゼタンパク質のアミノ酸配列の相性が 41% あるいは 52% 以下の場合、別種とされる。

CarMV の遺伝子構造を図-1(2)に示す。5' 末端にはキャップ構造の存在を示す報告がある。ゲノムの 5' 側から 28 kDa のポリメラーゼタンパク質が翻訳され、その UAG 終止コドンの読み過ぎにより下流域の 58 kDa 領域が付加された 86 kDa タンパク質が翻訳される。その下流には 7 kDa と 9 kDa の小さなタンパク質がコードされる。3' 側には P 領域をもつ 38 kDa の外被タンパク質がコードされる。カルモウイルス属に含まれる TCV の外被タンパク質はダイサー様 2 本鎖 RNA 特異的分解酵素の活性を阻害し宿主 RNA サイレンシングを抑制する。

我が国では、メロンにえそ斑点症状を引き起こす MNSV の発生が 1960 年代から報告されている。現在でも被害地域は日本各地に拡大し、スイカにも発生が見られる (松尾ら, 1998)。また、アヤメ科植物に輪紋症状を引き起こす JINSV の発生が報告されている (TAKEMOTO et al., 2000)。詳細は不明だが、カーネーション品種 'Jacobine creme' から CarMV が分離されたとする報告がある (CANIZARES et al., 2001)。

暫定種として、エンドウに茎えそ病を引き起こす *Pea stem necrosis virus* (PSNV: 和名, エンドウ茎えそウイルス) が和歌山県で発生している。PSNV は *Olpidium* 属菌により土壤伝染する (SUZUKI et al., 2002)。

III ネクロウイルス属

属名はギリシャ語で「え死」を意味する *nekros* に由来する。

Tobacco necrosis virus A (TNV-A) (MEULEWAETER et al., 1990) をタイプ種とし、ほかに次の 4 種を正式種とする：*Beet black scorch virus* (BBSV), *Chenopodium necrosis virus* (ChNV), *Olive latent virus 1* (OLV-1),

Tobacco necrosis virus D (TNV-D)。TNV-D は TNV-A と血清型の異なる別種である。TNV-A, TNV-D と BBSV は *Olpidium brassicae* 菌により土壤伝染する。OLV-1 は土壤伝染するが媒介生物を必要としない。種の判別基準として、外被タンパク質とポリメレスタンパク質のアミノ酸配列の相同性がそれぞれ 62% および 76% 以下であることが示されている。

TNV-A の遺伝子構造を図-1(3)に示す。ゲノムの 5' 側半分は CarMV と同様だが、5' 末端にキャップ構造はない。ゲノムの中程には、細胞間移行タンパク質である 8 kDa タンパク質と 6 kDa タンパク質がコードされる。外被タンパク質は C 末端側に P 領域をもたないため、カルモウイルス属ウイルスに比べて小さく 30 kDa である。TNV-A は 3' 末端側に機能不明の 7 kDa タンパク質をコードする読み枠をもつ。7 kDa タンパク質は TNV-A 以外のネクロウイルス属ウイルスには存在しない。

我が国では、タバコ、チューリップ、イチゴ、インゲン等から血清型の異なる TNV が複数系統分離されている。外被タンパク質のアミノ酸配列が TNV-A と TNV-D の中間に位置する TNV 株も富山県で栽培されたチューリップから分離されている (SAEKI et al., 2001)。さらに OLV-1 も富山県のチューリップから分離されている (KANEMATSU et al., 2001)。

ICTV8 次報告書 (LOMMEL et al., 2005) でネクロウイルス属の暫定種とされている *Lisianthus necrosis virus* (LNV) が日本各地で栽培されているトルコギキョウのえそ症状株から分離されている (IWAKI et al., 1987)。台湾で分離された LNV は外被タンパク質とポリメレスタンパク質のアミノ酸配列がトンプスウイルス属の PeLV とほぼ同一である (JAN and CHANG, 2006)。

IV その他のトンプスウイルス科のウイルス属

下記 5 属のウイルスは日本では分離されていない。

1 ダイアンソウイルス属

属名はカーネーションの属名 *Dianthus* に由来する。

Carnation ringspot virus (CRSV) (KENDALL and LOMMEL, 1992; RYABOV et al., 1994) をタイプ種とし、*Red clover necrotic mosaic virus* (RCNMV) と *Sweet clover necrotic mosaic virus* (SCNMV) を正式種とする。外被タンパク質およびポリメレスタンパク質のアミノ酸配列の相同性が 79% あるいは 54% が種の判別基準とされる。媒介生物を必要とせず、土壤伝染する。カナダ、オーストラリアなどに発生する。自然界では双子葉植物にのみ感染し、宿主範囲は広い。

図-1(4-1), (4-2) に示すように、ほかのトンプス

ウイルス科のウイルス属と次の 2 点が異なる。① 2 分節性ゲノムをもち、3.9 kb の RNA1 がポリメレスタンパク質と外被タンパク質を、1.5 kb の RNA2 が細胞間移行タンパク質をコードする。② ポリメレスタンパク質遺伝子はフレームシフトによって N 末端側を共有する 2 種類のタンパク質に翻訳される。RCNMV RNA の 5' 末端にはキャップ構造があるとされる。

ダイアンソウイルス属の暫定種として *Rice virus X* (RVX) がある (MIRANDA et al., 2001)。推定ポリメレスタンパク質は 3 種のダイアンソウイルスと平均 60% の相同性を示す。ダイアンソウイルスと異なり、単一ゲノム性でイネ葉での蓄積量は少なく汁液接種には成功していない。ダイアンソウイルスの祖先型とも考えられ興味深い。

2 オーレウスウイルス属

属名はポトス (学名: *Scindapsus aureus*) の種名に由来する。

Pothos latent virus (PoLV) (RUBINO et al., 1995) をタイプ種とし、ほかに *Cucumber leaf spot virus* (CLSV) (ROSNER et al., 2006) が正式種として含まれる。PoLV はポトスとキマメ (pigeonpea), CLSV はキュウリを自然界の宿主とする。南欧、東欧、ヨルダン、インドに発生する。外被タンパク質とポリメレスタンパク質のアミノ酸配列の相同性がそれぞれ 45% および 90% 以下の場合、別種とする。PoLV は媒介生物をもたない土壤伝染性で、CLSV は *Olpidium bornovanus* 菌により伝搬される。

ゲノム構造 [図-1(5)] はトンプスウイルス属と同一である。PoLV および CLSV のポリメレスタンパク質と外被タンパク質のアミノ酸配列はトンプスウイルス属のどのウイルス種と比較しても相同性が低いいため、別属としてオーレウスウイルス属に含まれている。

3 アベナウイルス属

属名は宿主の属名 *Avena* に由来する。

Oat chlorotic stunt virus (OCSV) を唯一の種とする (BOONHAM et al., 1995)。英国にのみ発生し、自然界の宿主はカラスミギのみである。土壤伝染するが媒介生物は特定されていない。

ゲノム構造 [図-1(6)] は、5' 側に 23 kDa と 84 kDa の 2 種類のポリメレスタンパク質がコードされ、発現様式はトンプスウイルス属などと同様で UAG 終止コードの読み過ごしで合成される。3' 側に P 領域をもつ 48 kDa の外被タンパク質遺伝子がコードされ、さらにその内側に別の読み枠で 8 kDa の推定移行タンパク質がコードされる。

4 パニコウイルス属

属名は *panicum mosaic* の略称に由来する。

Panicum mosaic virus (PMV) (TURINA et al., 1998) のみを正式種とする。米国とメキシコに発生する。自然界の宿主はイネ科キビ連の植物に限られる。媒介生物によらず土壤伝染する。

ゲノム [図-1(7)] の 5' 側にコードされるポリメレースタンパク質には、N 末端側にはほかのウイルスポリメレースタンパク質と相同性のない約 200 残基のアミノ酸配列が存在する。ポリメレース遺伝子の 3' 側に部分的にオーバーラップして 8 kDa の推定細胞間移行タンパク質がコードされる。このタンパク質はフレームシフトにより C 末端側に 7 kDa が付加され、15 kDa タンパク質として発現されることも示唆されている。3' 側には P 領域をもたない 26 kDa の外被タンパク質がコードされる。外被タンパク質遺伝子内に別の読み枠で 15 kDa タンパク質もコードされる。このタンパク質も細胞間移行に関わる可能性が示唆されている。

5 マクロモウイルス属

属名は *maize chlorotic mottle* の略称に由来する。

Maize chlorotic mottle virus (MCMV) (NUTTER et al., 1989) のみを正式種とする。米国、中南米諸国での発生が知られている。自然界の宿主はトウモロコシに限られる。種子伝染性で、分離株によりハムシ類やアザミウマによっても伝搬される。最近、タイでもトウモロコシでの発生が認められた (CHIEMSOMBAT et al., 2004)。

ゲノム [図-1(8)] の 5' 末端にはキャップ構造があると報告されている。5' 側に 32 kDa タンパク質をコードする ORF があるが、発現と機能は不明である。32 kDa タンパク質遺伝子と別の読み枠で 50 kDa と 111 kDa ポリメレースタンパク質がコードされる。50 kDa タンパク質の N 末端領域には、パニコウイルス属を除くトンプスウイルス科他属のウイルスのポリメレースタンパク質には存在しない約 200 アミノ酸残基の配列が存在する。ポリメレースタンパク質遺伝子の 3' 側に重なって、異なる読み枠で 7 kDa タンパク質がコードされる。この遺伝子の UGA 終止コドンが読み過ぎされると 31 kDa タンパク質が発現するが、その証明はない。3' 側には P 領域をもたない 25 kDa の外被タンパク質がコードされる。

V 検出と診断

感染植物組織からは、ウイルス粒子、外被タンパク質、ゲノム RNA とサブゲノム RNA およびそれらに対

応する長さの 2 本鎖 RNA が検出される。電子顕微鏡観察、ウイルス抗血清を用いた各種免疫学的手法、2 本鎖 RNA 診断、塩基配列に基づく RT-PCR 法などを組み合わせて、ウイルスの検出や種の同定が可能である (藤永ら, 2006)。

おわりに

トンプスウイルス科の各属を特徴付けているのは、図-1 にあるように遺伝子構造の共通性と違いである。属内の種の判定には、外被タンパク質とポリメレースタンパク質のアミノ酸配列の相同性が重要な基準となる。全 8 属では少なくともタイプ種の全塩基配列が決定されているが、属によってはゲノム情報の全く不明なウイルスも正式種として含められている。抗原性、粒子形態、外被タンパク質と核酸の大きさなどで属を決定するのは不可能であり混乱の原因になりかねない。現在ゲノム情報の明らかではないウイルス種については、少なくとも外被タンパク質遺伝子とポリメレース遺伝子の塩基配列を明らかにし、塩基配列とアミノ酸配列に基づいた正確な分類を行う必要がある。

引用文献

- 1) BOONHAM, N. et al. (1995): J. Gen. Virol. 76: 2025 ~ 2034.
- 2) CANIZARES, M. C. et al. (2001): Arch. Virol. 146: 2039 ~ 2051.
- 3) CHIEMSOMBAT, P. et al. (2004): GenBank Accession, no. AY587605.
- 4) 藤永真史ら (2006): 日植病報 72: 109 ~ 115.
- 5) GUILLEY, H. et al. (1985): Nucleic Acids Res. 13: 6663 ~ 6677.
- 6) HEARNE, P. Q. et al. (1990): Virology 177: 141 ~ 151.
- 7) IWAKI, M. et al. (1987): Phytopathology 77: 867 ~ 870.
- 8) JAN, F.-J. and C. -H. CHANG (2006): GenBank Accession, no. DQ011243.
- 9) KANEMATSU, S. et al. (2001): J. Gen. Plant Pathol. 67: 333 ~ 334.
- 10) KENDALL, T. L. and S. A. LOMMEL (1992): J. Gen. Virol. 73: 2479 ~ 2482.
- 11) KOENIG, R. et al. (2004): Arch. Virol. 149: 1733 ~ 1744.
- 12) LOMMEL, S. A. et al. (2005): FAUQUET, C. M. et al. (eds), Virus Taxonomy, VIIIth Report of the ICTV, Elsevier/Academic Press, London, p. 907 ~ 936.
- 13) 松尾和敏ら (1998): 日植病報 64: 208 ~ 212.
- 14) MIRANDA, G. J. et al. (2001): Arch. Virol. 146: 225 ~ 238.
- 15) MEULEWAETER, F. et al. (1990): Virology 177: 699 ~ 709.
- 16) NUTTER, R. C. et al. (1989): Nucleic Acids Res. 17: 3163 ~ 3177.
- 17) OHKI, T. et al. (2005): J. Gen. Plant Pathol. 71: 74 ~ 79.
- 18) ——— et al. (2006): ibid. 72: 119 ~ 122.
- 19) ROSNER, A. et al. (2006): Ann. Appl. Biol. 149: 313 ~ 316.
- 20) RUBINO, L. et al. (1995): J. Gen. Virol. 76: 2835 ~ 2839.
- 21) RYBOV, E. V. et al. (1994): ibid. 75: 243 ~ 247.
- 22) TAKEMOTO, Y. et al. (2000): Arch. Virol. 145: 651 ~ 657.
- 23) TURINA, M. et al. (1998): Virology 241: 141 ~ 155.
- 24) SAEKI, K. et al. (2001): Biosci. Biotechnol. Biochem. 65: 719 ~ 724.
- 25) SCHEETS, K. and M. G. REDINBAUGH (2006): Virology 350: 171 ~ 183.
- 26) SUZUKI, S. et al. (2002): Intervirology 45: 160 ~ 163.