

ジェミニウイルス科 (*Geminiviridae*)

東北大学 ^い池 ^が上 ^ま正 ^と人

I ジェミニウイルス科 (*Geminiviridae*) とは

ジェミニウイルス科に属するウイルス（以下ジェミニウイルスという）は、双球粒子構造をとり、粒子の大きさは、約 30 nm(長さ)× 20 nm(直径)である。ジェミニとは日本語にすると“双子”の意味で、ウイルス粒子が双球状構造をとっていることに由来する。双球粒子は、 $T = 1$ の正二十面体粒子（12 個のカプソマからなる）のカプソマが 1 個除かれ、双球状に連なった構造をとる。したがって、カプソマの総数は 22 個である。1 個のカプソマは 5 個のタンパク質サブユニットからなるので、タンパク質サブユニットの総計は 110 個となる。ウイルスゲノムは塩基数約 2,500 の環状 1 本鎖 DNA (ssDNA) が 1 成分のものと 2 成分 (DNA A, DNA B と呼ばれている) のものがある。ジェミニウイルス科は、ゲノム構造、宿主範囲、媒介昆虫の種類によって 4 属 [マステレウイルス属 (*Mastrevirus*), クルトウイルス属 (*Curutovirus*), トポクウイルス属 (*Topocuvirus*), ベゴモウイルス属 (*Begomovirus*)] に分類される。

II マステレウイルス属

Maize streak virus (MSV) がタイプウイルスである。この属に分類されるウイルス（以下マステレウイルスという）は単一ゲノム (サイズ: 2.6 ~ 2.8 kb) からなり、ヨコバイによって媒介される。MSV のほかに、代表的なウイルス種として *Wheat dwarf virus* (WDV), *Bean yellow dwarf virus* (BeYDV), *Tobacco yellow dwarf virus* (TYDV), *Chloris striate mosaic virus* (CSMV), *Digitaria streak virus* (DSV) 等がある。我が国で単離されたマステレウイルスには、オギ条斑ウイルス (*Miscanthus streak virus*, MiSV) がある。TYDV, BeYDV, *Chickpea chlorotic dwarf virus* (CpCDV) が分

離同定されるまでは、マステレウイルスの宿主範囲は単子葉植物のみであると考えられていた。TYDV, BeYDV, CpCDV 以外のマステレウイルスの宿主範囲は狭く、イネ科植物に限定されている。

マステレウイルス粒子から抽出された ssDNA には、5' 末端側に RNA をもつ短い DNA が相補的に結合している。これは、ウイルス ssDNA に相補的な鎖 (一鎖) を合成するときのプライマーとして機能していると考えられている。

マステレウイルスは四つの遺伝子をコードしている (図-1)。ウイルス鎖 (+鎖) には、外被タンパク質 (CP) 遺伝子と細胞間移行タンパク質 (MP) 遺伝子をコードしている。相補鎖 (-鎖) には、複製関連遺伝子 (*Rep*, ORFC1/C2) と *RepA* (ORFC1) が存在する。複製関連タンパク質は、ORFC1 と ORFC2 からの転写物がスプライシングを受けた後、翻訳される。マステレウイルスのみが *RepA* をもっている。RepA タンパク質は植物の RBR [RB (retinoblastoma) 類似タンパク質] と結合して、感染細胞を S 期に誘導するものと考えられている。

III クルトウイルス属

Beet curly top virus (BCTV) がタイプウイルスである。単一ゲノム (サイズ: 2.9 ~ 3.0 kb) からなり、ヨコバイによって伝搬される。今までに同定されたウイルスに BCTV, *Beet mild curly top virus* (BMCTV), *Beet severe curly top virus* (BSCTV), *Horseradish curly top virus* (HrCTV) がある。我が国では、クルトウイルスは分離されていない。クルトウイルスは、ヨコバイによって伝搬されるマステレウイルスとは血清学的類縁関係はなく、また遺伝子構造も異なっている。ウイルス鎖には、ORFV1 (CP), ORFV2, ORFV3 (MP), 相補鎖には、ORFC1 (*Rep*), ORFC2 (病原性に関与), ORFC3 (複製促進タンパク質遺伝子), ORFC4 が存在する (図-1)。

IV トポクウイルス属

Tomato pseudo-curly top virus (TPCTV) がタイプウイルスである。トポクウイルスは TPCTV 以外には分離されていない。TPCTV は単一ゲノム (サイズは 2.8 kb)

Plant Virus Classification. (3) *Geminiviridae*. By Masato IKEGAMI

(キーワード: ジェミニウイルス, マステレウイルス, クルトウイルス, トポクウイルス, ベゴモウイルス, タバコ巻葉日本ウイルス, スイカズラ葉脈黄化モザイクウイルス, トマト黄化葉巻ウイルス, ヒヨドリバナ葉脈黄化ウイルス)

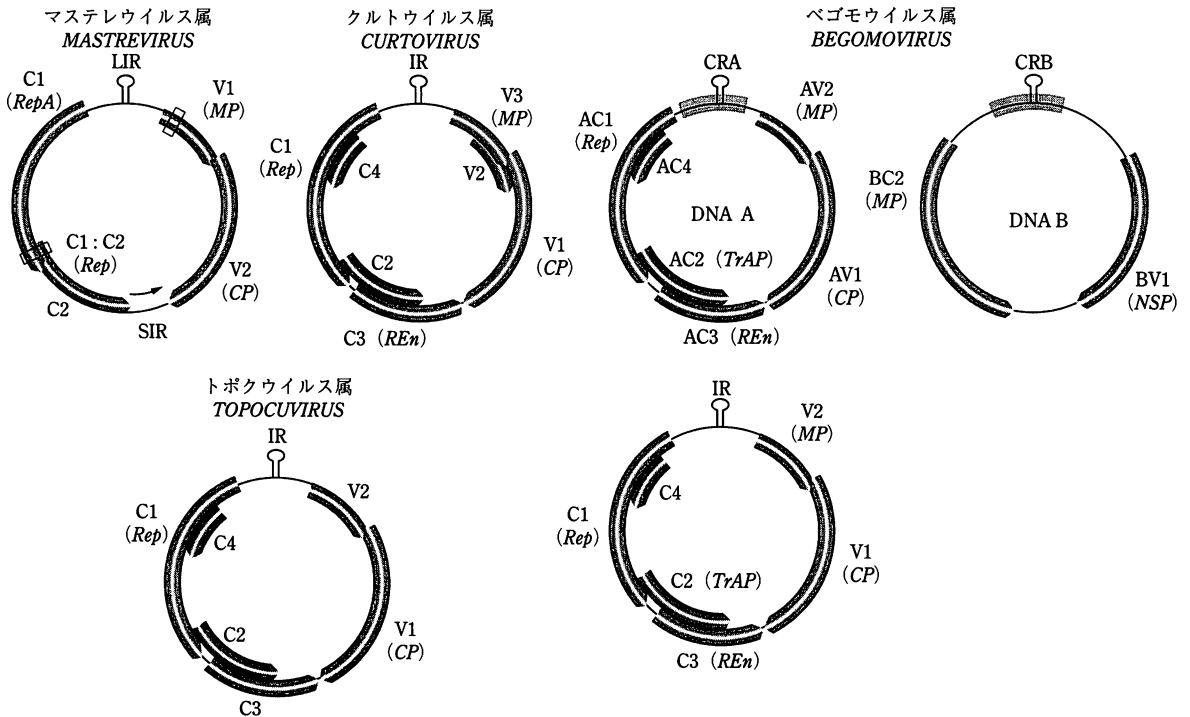


図-1 ジェミニウイルスのゲノム構造

マステレウイルスにおけるボックスはイントロンを、SIRはsmall intergenic region (短い遺伝子間領域)を、LIRはlarge intergenic region (長い遺伝子間領域)を示す。ベゴモウイルスとトボクウイルスにおけるIRはintergenic region (遺伝子間領域)を示す。ベゴモウイルスにおけるCRAおよびCRBはそれぞれDNA AおよびDNA Bにおけるcommon region (共通配列)を示す。

からなり、六つの遺伝子が存在する。ウイルス鎖には、ORFV1 (CP), ORFV2, ORFV3 (MP), 相補鎖には、ORFC1 (Rep), ORFC2 (病原性に関与), ORFC3 (複製促進タンパク質遺伝子), ORFC4が存在する (図-1)。遺伝子構造はクルトウイルスの遺伝子構造に似ている。TPCTVはクルトウイルスのBCTVと血清学的に近縁関係にあるが、クルトウイルスとは媒介昆虫が異なり、ツノゼミによって媒介される。

V ベゴモウイルス属

二分節ゲノムからなる *Bean golden yellow mosaic virus* (BGYMV) (以前は *Bean golden mosaic virus*, BGMV と呼ばれていた) がタイプウイルスである。タバココナジラミによって伝搬され、双子葉植物に感染する。ゲノムに関しては、二分節ゲノム (サイズ:ともに2.5~2.8 kb) からなるウイルスと、単一ゲノム (サイズ:2.5~2.8 kb) からなるウイルスとがある (図-1)。二分節ゲノム型ウイルスは主として新大陸から分離されており、単一ゲノム型ウイルスは旧大陸からのみ分離されている。二分節ゲノムからなるウイルスには BGYMV の

ほか、*African cassava mosaic virus* (ACMV), *Tomato golden mosaic virus* (TGMV), *Squash leaf curl virus* (SLCV) 等がある。一方、単一ゲノムからなるウイルスには、トマト黄化葉巻ウイルス *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV), *Tomato leaf curl virus* (ToLCV), *Tomato yellow leaf curl Thailand virus* (TYLCTHV), *Tomato leaf curl Java virus* (ToLCJAV) 等 132 種のウイルスが単離されている。我が国で分離された主なベゴモウイルスには、TYLCV, タバコ巻葉日本ウイルス (*Tobacco leaf curl Japan virus*, TbLCJV), スイカズラ葉脈黄化ウイルス (*Huneyssuckle yellow vein virus*, HYVV), スイカズラ葉脈黄化モザイクウイルス (*Huneyssuckle yellow vein mosaic virus*, HYVMV), ヒヨドリバナ葉脈黄化ウイルス (*Eupatorium yellow vein virus*, EpYVV) などがあり、すべて単一ゲノムである。

1 ゲノム構成 (図-1)

二分節ゲノムの DNA A と DNA B の塩基配列を比較すると、遺伝子間領域に約 200 塩基からなる相同性の高い領域 (common region ; CR) が存在する。CR 以外での塩基配列の相同性は低い。DNA A と DNA B の CR 上

にはステム・ループ構造が存在する。一般的にステムは GC に富む 11 塩基対からなり、ループは 11 塩基あるいは 12 塩基からなり、TT, TTT, TA あるいは ATA に続いて TAATATTAC という塩基配列が存在する。TAATATT ↓ AC がベゴモウイルスのウイルス鎖 DNA 合成の複製開始点 (↓の箇所にはニックが入り、ウイルス鎖 ssDNA の解離が始まる) である。二分節ゲノム型ベゴモウイルスは、DNA A には六つの遺伝子、DNA B には二つの遺伝子をコードしている。単一ゲノム型ベゴモウイルスの遺伝子構造は、二分節ゲノム型ベゴモウイルスの DNA A の遺伝子構造に似ている。

Rep (replication associated protein gene, 複製関連タンパク質遺伝子) (ORFAC1, C1) : ベゴモウイルスの複製中間体である dsDNA の複製開始点にニックを導入するタンパク質が *Rep* である。その後、dsDNA からウイルス鎖 ssDNA が合成される。*Rep* はこのような部位特異的エンドヌクレアーゼ活性のほかに、合成された線状のウイルス鎖 ssDNA を環状化するためのライゲーション活性をもっている。

REn (replication enhancer protein gene, 複製促進タンパク質遺伝子) (ORFAC3, C3) : *REn* は *Rep* と結合して ssDNA の複製を促進する。

TrAP (transcriptional activator protein gene, 転写活性促進タンパク質遺伝子) (ORFAC2, C2) : *TrAP* は、ベゴモウイルス遺伝子 (外被タンパク質遺伝子と NSP 遺伝子) のプロモーター領域に結合し、転写活性を促進する。また、*TrAP* はジーンサイレンシングを抑制するサプレッサーである。

CP (ORFAV1, V1) : *CP* は外被タンパク質遺伝子である。

NSP (nuclear shuttle protein gene, 核シャトルタンパク質遺伝子) (ORFBV1) と *MPB* (movement protein encoded in the B component, B 成分にコードされている移行タンパク質遺伝子) (ORFBV2) : *NSP* は核内に存在し、核内で新しく合成された二分節ゲノム型ベゴモウイルス ssDNA を核外に輸送する。また、細胞質内で *MPB* が *NSP*・ssDNA 複合体に結合して、原形質連絡を経由してウイルス ssDNA を隣の細胞に輸送する。

2 単一ゲノム型ベゴモウイルスに付随するサテライト DNA (DNA β)

近年、*Ageratum yellow vein virus* (AYVV), *Cotton leaf curl Multan virus* (CLCuMV) および *ToLCJAV* (Kon et al., 2006) などの単一ゲノム型ベゴモウイルス (ヘルパーウイルス) にサテライト DNA (DNA β) が付随することが報告された。我が国で単離された *EpYVV*,

TLCJV, *HYVMV* にも DNA β が付随する。

DNA β の大きさは、ヘルパーウイルスゲノム DNA の約半分の大きさ (~ 1.4 kbp) である。DNA β 上には一つの遺伝子 (β CI) が存在し、病徴発現に関与する。DNA β には複製開始点であるステム・ループ構造が存在する。DNA β の複製にはヘルパーウイルス由来の *Rep* が関与し、ヘルパーウイルス DNA の複製と同様にローリングサークル機構により複製する。また、DNA β はヘルパーウイルスがコードするタンパク質によって植物体内を移行する。DNA β は、ヘルパーウイルス由来の外被タンパク質により粒子を形成する。

VI 種の国際的判定基準

国際ウイルス分類委員会 (International Committee on Taxonomy of Viruses, ICTV) は、ジェミニウイルスの種の判定基準を次のように定めた。

(1) ゲノム構成

ゲノム成分の数 (二分節型か単一型か)。

遺伝子構成 (ORF AV2 の有無)。

(2) ゲノムの全塩基配列

全塩基配列 (二分節型の場合は成分 A のみ) の相同性が 90% 未満の場合は新種。

(3) 遺伝子の機能の相補性 (transcomplementation)

ウイルス間でのゲノム成分 (A あるいは B 成分) の置換 (pseudorecombination) が不可能な場合は新種。

(4) 外被タンパク質の性質

血清反応試験が陰性。

外被タンパク質のアミノ酸配列の相同性が 90% 以下の場合は新種の可能性あり。しかしながら、最終的に新種と同定するためには、ゲノム成分の全塩基配列の相同性によらなければならない。

(5) 媒介昆虫、宿主域と病徴

今までの報告を見ると、宿主域や病徴の違いは系統間の差異を示している場合が多い。

VII 我が国で分離されたベゴモウイルス

ICTV8 次報告書に記載されている、我が国で分離された主なベゴモウイルス種には、*TYLCV*, *TbLCJV*, *Tobacco leaf curl Kochi virus* - [KK], *HYVV*, *HYVMV*, *EpYVV* などがあり、すべて単一ゲノムである (STANLEY et al., 2005)。これらのほかに、サツマイモの葉巻症状株の病原ベゴモウイルスが *Sweet potato leaf curl virus* と命名されているが、そのゲノム構造、塩基配列の相同性についての報告がないため、暫定種 (tentative species) として登録されている。また、我が国において観賞用ア

プチロンから *Abutilon mosaic virus* (AbMV) が単離されているが、そのゲノム構造、塩基配列の相同性についての詳細は不明である。

ヒヨドリバナが TbLCV の伝染環の中で重要な宿主であることが示唆されているが、葉脈黄化症状を呈するヒヨドリバナからは TbLCJV とは別種の EpYVV が単離されており、EpYVV がトマトの黄化萎縮病発生にかかわっているのかどうかは不明である。また、今日まで葉脈黄化症状を呈するヒヨドリバナから TbLCJV は単離されていない。

TbLCJV は、以前は、タバコ巻葉ウイルス (*Tobacco leaf curl virus*, TbLCV) と呼ばれていたが、その後、中国の雲南やジンバブエで新種のタバコ巻葉ウイルスが単離され、それらを区別するために、ウイルス名に分離地域名を入れてウイルス種を記載するという命名案が提示され、現在はこの命名基準に従っている (FAUQUET and STANLEY, 2005)。ちなみに、雲南やジンバブエで分離された新種のタバコ巻葉ウイルスは、それぞれ *Tobacco leaf curl Yunnan virus*, *Tobacco leaf curl Zimbabwe virus* と命名された。*Tobacco leaf curl Kouchi virus* - [KK] は、TbLCJV ゲノム DNA の全塩基配列の比較データから、新種ウイルスとされた。

農業上問題となっている病気に、TYLCV によるトマト黄化葉巻病と TbLCJV によるトマト黄化萎縮病がある。TYLCV と TbLCJV は、それぞれタバココナジラミバイオタイプ B (シルバーリーフコナジラミ) とタバココナジラミによって媒介される。TYLCV の発生は、比較的新しく、1996 年に愛知県と静岡県で初めて確認され、その後発生地域は拡大し、被害は深刻化している。

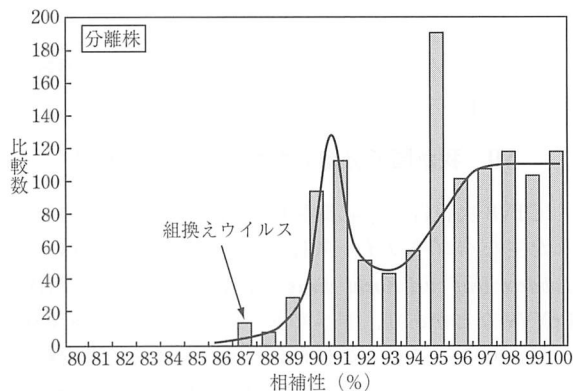


図-2 ジェミニウイルスの推定されている系統 (strain) 間および変異体 (variant) 間における DNA A 全塩基配列の pairwise sequence analysis (FAUQUET and STANLEY, 2005)

愛知県と静岡県で単離された病原ウイルスは、イスラエル由来の TYLCV と塩基配列の相同性が高い (90%以上) ことから、TYLCV の 1 系統とされ、現在では TYLCV の多くの系統 (TYLCV-Mild [Shizuoka], TYLCV-Mild [Aich], TYLCV-[Miyazaki], TYLCV-[Nagasaki] 等) が単離されている。

以前から、スイカズラが TbLCV の伝染環の中で重要な宿主になっていることが示唆されてきた。葉脈黄化症状や葉脈黄化モザイク症状を呈したスイカズラから、HYVMV や HYVMV が単離されている。一方、我々は葉脈黄化モザイク症状を呈したスイカズラから TbLCJV の 1 系統を単離した (小川・池上, 未発表)。さらに、黄化萎縮病のトマトから HYVMV の 1 系統が単離されており (北村ら, 2002)、これらの結果は少なくとも HYVMV や TbLCJV についてはスイカズラ⇄トマトの伝染経路が考えられる。今後、HYVMV がトマト黄化萎縮病発生にかかわっているのかどうかさらに検討する必要がある。

VIII TbLCJV, HYVMV や HYVV 間の組換え

生物にとっては、組換えによってゲノムを再構成することはその生物の多様性の獲得や環境適応の重要な過程である。近年、ジェミニウイルスでも、属間、種間あるいは系統間で組換えが生じたと予想されるようなゲノム構造が報告されている (PADIDAM et al., 1999; KITAMURA et al., 2004)。FAUQUET and STANLEY (2005) は、組換えウイルスをも含めて、既に系統 (strain) あるいは変異体 (variant) として同定されているジェミニウイルスにつ

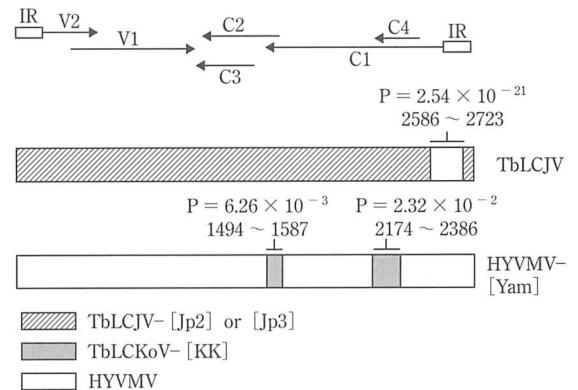


図-3 TbLCJV および HYVMV-[Yam] の組換え領域 (KITAMURA et al., 2004)

TbLCV は TbLCV-[Jp2] あるいは TbLCV-[Jp3] と HYVMV の組換えによって生じた。HYVMV-[Yam] は、HYVMV と TbLCKoV-[KK] の組換えによって生じた。

表-1 我が国において分離されたベゴモウイルス相互間の全塩基配列の比較 (小川ら, 2006)

Total (nt)	TbLCJV	TbLCJV-[JP2]	TbLCJV-[JP3]	HyGV-[Nara1]	HYVCoV-[Hy12]	TbLCKoV-[KK]	HYVMV	HYVMV-[Mae]	HYVMV-[Uki]	HYVMV-[Yam]	HYVV-[SP1]	HYVV-[UK1] ^{a)}	HYVV-[UK2] ^{a)}	HYVKgV-[Tob:KG5]	EpYVV	EpYVV-[Tb]	EpYVV-[Yam]	EpYVV-[MNS2]	EpYVMV-[SOJ3]	TYLCV-Mid [Sz:Shi]	TYLCV-Mid [Aic]	TTYLCV-[Nag]	
TbLCJV	—																						
TbLCJV-[JP2]	94	—	—																				
TbLCJV-[JP3]	94	98																					
HyGV-[Nara1]	90	90	90	—																			
HYVCoV-[Hy12]	89	89	90	90	—																		
TbLCKoV-[KK]	88	89	89	89	90	—																	
HYVMV	88	86	86	90	88	87	—																
HYVMV-[Mae]	86	87	87	92	89	89	94	—															
HYVMV-[Uki]	87	88	88	92	89	89	94	98	—														
HYVMV-[Yam]	86	85	86	90	88	89	92	91	91	—													
HYVV-[SP1]	87	86	86	91	86	86	89	88	89	89	—												
HYVV-[UK1] ^{a)}	86	86	85	85	90	88	86	85	86	87	90	—											
HYVV-[UK2] ^{a)}	87	86	86	85	91	89	87	86	86	88	91	98	—										
HYVKgV-[Tob:KG5]	86	87	88	89	88	89	88	89	90	88	86	85	86	—									
EpYVV	81	81	82	81	81	82	81	80	81	82	81	82	82	81	—								
EpYVV-[Tb]	81	81	82	81	81	82	81	80	81	82	81	82	82	81	99	—							
EpYVV-[Yam]	81	80	81	81	81	81	81	80	81	83	81	81	82	81	90	90	—						
EpYVV-[MNS2]	81	80	81	81	81	81	81	80	80	82	81	81	82	81	92	92	93	—					
EpYVMV-[SOJ3]	79	79	80	79	80	80	78	78	79	78	78	78	79	79	87	87	87	88	—				
TYLCV-Mid [Sz:Shi]	73	72	72	72	73	73	73	72	72	73	72	72	72	72	73	73	73	73	74	—			
TYLCV-Mid [Aic]	73	72	72	72	73	73	73	72	72	73	72	72	72	72	73	73	73	73	72	98	—		
TYLCV-[Nag]	74	73	73	73	74	74	73	72	73	74	73	74	74	73	75	75	74	75	73	92	91	—	

^{a)} イギリスで分離されたベゴモウイルス。

いて, pairwise sequence analysis を行った (図-2)。その結果, 二つの大きなピークが認められた。一つは塩基配列の相同性が 90 ~ 91% のところに, もう一つは, 塩基配列の相同性が 95 ~ 100% のところである。前者は同種の中の系統間の相同性を示しており, 後者は同種の中の変異体間の相同性を示している。その他に, 塩基配列の相同性が 87% のところに小さなピークが認められた。これは, 塩基数の比較 (pairwise comparison) 総数のわずか 2% に当たり, 組換えウイルスのため, 系統間の塩基配列の相同性が低下したものである。

我が国で分離された TbLCJV, HYVMV や HYVV には多くの系統が存在し, これらのウイルスの間で高頻度に組換えが起こっている (図-3) (KITAMURA et al., 2004; 小川ら, 2006)。そのため, 上述の種判別基準では判別できない組換えウイルスが単離されている。例えば,

我々は罹病スイカズラから HYVMV と TbLCV の二つのウイルス種に対してそれぞれ 90% 以上の相同性を示すウイルス株 (HyGV-[Nara1]) を分離しており (表-1) (小川ら, 2006), TbLCJV, HYVMV や HYVV 間の組換えウイルスをどのように命名, 分類するかが今後の課題である。

引用文献

- 1) FAUQUET, C. M. and J. STANLEY (2005) : Arch. Virol. 150 : 2151 ~ 2179.
- 2) 北村健一ら (2002) : 日植病報 68 : 69.
- 3) KITAMURA, K. et al. (2004) : Arch. Virol. 149 : 1221 ~ 1229.
- 4) KON, T. et al. (2006) : Phytopathology 96 : 517 ~ 525.
- 5) 小川拓水ら (2006) : 平成 18 年度日本植物病理学会大会講演要旨予稿集 : 427.
- 6) PADIDAM, M. et al. (1999) : Virology 265 : 218 ~ 224.
- 7) STANLEY, J. et al. (2005) : Virus Taxonomy, Eight Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses, Elsevier Academic Press, San Diego, p. 301 ~ 326.