

植物防疫基礎講座：植物ウイルスの分類学(12)

科未設定の棒状ウイルス7属

岡山大学資源生物科学研究所 玉田哲勇

はじめに

タバコモザイクウイルス *Tobacco mosaic virus* (TMV) をタイプ種とする *Tobamovirus* 属および他の6種の棒状ウイルス属 (*Tobravirus*, *Hordeivirus*, *Furovirus*, *Pomovirus*, *Pecluvirus* および *Benyvirus*) は、科がまだ設定されていない。ウイルス粒子は硬直な棒状で、長さは約400 nm以下、幅は18~25 nmである。ゲノムはプラス鎖RNAであり、そのサイズはウイルス粒子の長さに対応している。単一ゲノムから分節ゲノムをもつものまで、ゲノム構造に大きな違いが見られる。

棒状ウイルスは、単子葉植物から双子葉植物に広く感染性を有する。主要農作物や園芸作物、特用作物に被害を与える重要なウイルスが多い。ウイルスは非常に安定で感染性の高いもの、種子伝染するもの、線虫またはネコブカビ類(原生動物界)で土壌伝搬するものまで極めて多様である。ネコブカビ類で伝搬される棒状ウイルスは、以前は *Furovirus* 属に含められていたが、ゲノム構造の違いから、1997年に新たに *Pomovirus*, *Pecluvirus* および *Benyvirus* の3属が追加、再分類された(TORRANCE and MAYO, 1997)。

本文のウイルス名とその分類および分類基準は ICTV (国際ウイルス分類委員会) の8次報告書によった(FAUQUET et al., 2005; 大木, 2005)。

I 棒状ウイルス7属のゲノム構造の比較

7種のウイルス属の遺伝子構造の共通性と違いを表-1に示す。*Tobamovirus* は、単一ゲノムであるのに対して、他のウイルスは2~4の分節ゲノムをもつ。すべてのウイルスの5'末端はキャップ構造であるが、3'末端は、*Benyvirus* のみが Poly(A)鎖をもつものに対して、他のウイルスは tRNA 様構造である。

複製関連タンパク質については、*Tobamovirus*, *Tobravirus*, *Furovirus*, *Pomovirus* および *Pecluvirus* では、1種はゲノムの5'末端から翻訳され、他の1種はそ

のUAG終止コドンの読み過ごし(リードスルー)により下流の領域が付加された形で翻訳される。しかし、*Hordeivirus* のそれは分節ゲノムに存在する。それに対して *Benyvirus* の複製関連タンパク質は、ウイルス自身のもつプロテアーゼによって2種のタンパク質にプロセッシングされる(表-1)。さらに *Benyvirus* と他のウイルスの違いはポリメラーゼ遺伝子の系統樹解析に見られ、*Tobamovirus* など6種は同じクラスターに含められて *Bromoviridae* 科や *Closteroviridae* 科の近くに位置する(ADAMS, 2005; 図-1)。それに対して、*Benyvirus* は植物ウイルスよりは動物ウイルスの hepatitis E virus に最も近縁で、これらは動物ウイルスの *Togaviridae* 科(*Rubivirus* 属)と近い位置にある(KOONIN and DOLJA, 1993)。

外被タンパク質は、*Tobamovirus* のみが、3'末端に存在し、サブゲノムによって発現されるが、他のウイルスはすべてゲノムの5'末端側より翻訳される。外被タンパク質遺伝子のアミノ酸配列にはいくつかの共通保存モチーフが見られ、系統樹解析では、*Tobamovirus*, *Tobravirus*, *Hordeivirus* および *Pecluvirus* が近縁で一つのクラスターを形成し、*Furovirus*, *Pomovirus* および *Benyvirus* が一つのクラスターを形成する。後者のグループ *Furovirus*, *Pomovirus* および *Benyvirus* では、外被タンパク質のリードスルータンパク質がコードされている(表-1)。*Pecluvirus* でも外被タンパク質遺伝子の下流に同様の読み枠が存在するが、このタンパク質はリーキースキャンによって発現される。このような遺伝子は、伝搬性に重要であるとされている(表-1)。同じネコブカビ類で伝搬される *Bymovirus* 属(*Potyviridae* 科)ウイルスにも P2 と呼ばれる類似の遺伝子が存在する。

移行タンパク質については、*Tobamovirus*, *Tobravirus* および *Furovirus* は単一のタンパク質(30 K)をもつものに対して、*Hordeivirus*, *Pomovirus*, *Pecluvirus* および *Benyvirus* は、ひも状ウイルスである *Carlavirus* 属や *Potexvirus* 属にも存在する Triple gene block (TGB) と呼ばれる移行タンパク質をもつ(表-1)。分節ゲノムをもつウイルス属には、システイン豊富なタンパク質(cysteine-rich protein, CRP)をコードする読み枠が存在するが、単一ゲノムの *Tobamovirus* には存在しない(表-1)。このCRPはウイルスの病原性に関与しており、

Plant Virus Classification. (12) Seven Genera of Rod-shaped Viruses That are Not Placed in Families. By Tetsuo TAMADA

(キーワード：トバモウイルス属、トブラウイルス属、ホルデイウイルス属、フロウイルス属、ポモウイルス属、ペクルウイルス属、ベニウイルス属)

表-1 7種の棒状ウイルス属の比較

属名 (タイプ種)	粒子の長さ (nm)	分節ゲノム数 (3'末端構造)	複製関連 タンパク質の 発現様式	移行 タンパク質の タイプ	CP リードスルー タンパク質の 存在	CRP の 存在	伝搬性
<i>Tobamovirus</i> (<i>Tobacco mosaic virus</i>)	300	1 (tRNA 様)	リードスルー	30 K	—	—	接触, 種子
<i>Tobravirus</i> (<i>Tobacco rattle virus</i>)	50 ~ 215	2 (tRNA 様)	リードスルー	30 K	—	+	線虫
<i>Hordeivirus</i> (<i>Barley stripe mosaic virus</i>)	110 ~ 160	3 (tRNA 様)	分節ゲノム	TGB	—	+	種子
<i>Furovirus</i> (<i>Soil-borne wheat mosaic virus</i>)	140 ~ 300	2 (tRNA 様)	リードスルー	30 K	+	+	ネコブカビ類
<i>Pomovirus</i> (<i>Potato mop-top virus</i>)	65 ~ 310	3 (tRNA 様)	リードスルー	TGB	+	+	ネコブカビ類
<i>Pecluvirus</i> (<i>Peanut clump virus</i>)	190 ~ 245	2 (tRNA 様)	リードスルー	TGB	(+)	+	ネコブカビ類, 種子
<i>Benyvirus</i> (<i>Beet necrotic yellow vein virus</i>)	65 ~ 390	4 ~ 5 (Poly (A))	プロセッシング	TGB	+	+	ネコブカビ類

TGB : Triple gene block, CP : 外被タンパク質, CRP : Cysteine-rich protein, + : 存在する, — : 存在しない, (+) : リードスルーではなく, リークスキャンで発現する。

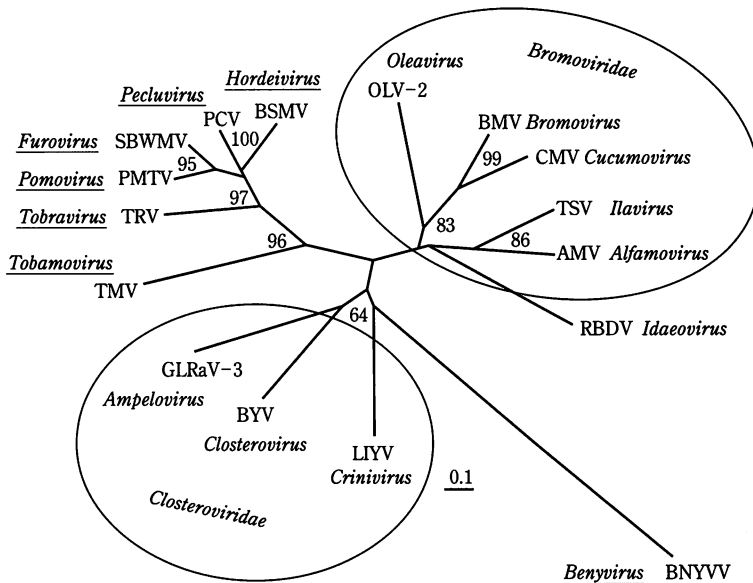


図-1 7種の棒状ウイルス属, *Bromoviridae* 科および *Closteroviridae* 科のポリメラーゼ遺伝子 (RdRp) のアミノ酸配列の系統樹 (Adams, 2005). 棒状ウイルスはアンダーラインで示す

あるウイルスでは宿主の RNA サイレncing 抑制機能をもつことが証明されている。

生物学的特性については, *Tobamovirus* は主として双子葉植物に広く感染し, 極めて安定であり, 種子伝染や

接触により感染する。*Hordeivirus* は一部のイネ科植物に感染し, 高率に種子伝染する。いずれも媒介生物はない。それに対して, *Tobravirus* は寄主範囲が広く, 線虫によって伝搬される。一方, *Furovirus*, *Pomovirus*,

Pecluvirus および *Benyvirus* は、寄主範囲が狭く、ネコブカビ類に属する *Polymyxa* 属または *Spongopora* 属によって伝搬される(表-1)。ウイルスは休眠胞子体内に取り込まれ、永続的に伝搬される。ウイルス保有休眠胞子は土壤中で長期間活性が維持され、風や灌漑水、農機具や種苗などに付着した土とともに移動・伝播される。

II *Tobamovirus* (トバモウイルス属)

タイプ種は TMV であり、属名もこのウイルス名に由来する。歴史的に初めて発見されたウイルスであり、ゲノム構造や機能などすべての面で最もよく研究されたウイルスである。粒子の長さは 300 ~ 310 nm, 幅 18 nm, ゲノムサイズは、6.3 ~ 6.6 kb である。単一ゲノムには、2種の複製関連タンパク質、移行タンパク質および外被タンパク質がコードされている。複製関連タンパク質は RNA サイレncing を抑制する機能をもつ。そのため複製酵素遺伝子に変異が起きると病徴が軽減され、そのような変異株は弱毒ウイルスとして生物防除に用いられている。

種の分類基準は、全塩基配列 90% 以下とされている。宿主範囲や外被タンパク質の抗原性の違いも基準となる。

ICTV の 8 次報告書で正式種として認定されたのは 22 種である。そのうち次に示す 12 種が我が国で発生が確認されている(カッコ内に示すように従来は TMV の系統と見なされていた(土崎ら, 1993)): TMV, トマトモザイクウイルス *Tomato mosaic virus* (ToMV: TMV のトマト系), トウガラシマイルドモットルウイルス *Pepper mild mottle virus* (PMMoV: TMV のトウガラシ系), パプリカモザイクウイルス *Paprika mild mottle virus* (PaMMV), タバコマイルドグリーンモザイクウイルス *Tobacco mild green mosaic virus* (TMGMV), スイカ緑斑モザイクウイルス *Cucumber green mottle mosaic virus* (CGMMV: 従来の CGMMV-W スイカ系), キュウリ緑斑モザイクウイルス *Kyuri green mottle mosaic virus* (KGMMV: 従来の CGMMV-C キュウリ系と余戸系), アブラナモザイクウイルス *Youcai mosaic virus* (YoMV: TMV ワサビ系ニンニク株), *Ribgrass mosaic virus* (RMV: TMV のオオバコ系), *Wasabi mottle virus* (WMoV: TMV のワサビ系), オドントグロッサムリングスポットウイルス *Odontoglossum ringspot virus*, *Sammon's Opuntia virus*。

このように *Tobamovirus* では、最初に発見された自然感染宿主名がウイルス名になることが多い。KGMMV は日本で最初にキュウリから分離されたのが由来である(井上ら, 1967; Tan et al., 2000)。WMoV は、栃木県で斑紋症状 (mottle) を示すワサビから分離

されたウイルスで、TMV のワサビ系と呼ばれていた(栃原ら, 1964)。寄主範囲と外被タンパク質のアミノ酸配列から、一時 RMV の一系統とされたことがあるが、その後アブラナ科トバモウイルス (*crucifer tobamovirus*) のワサビ系としてその塩基配列が解析された (SHIMAMOTO et al., 1998)。他のアブラナ科感染ウイルスとの違いから日本で最初に発見された宿主のワサビの名をとり WMoV と名付けられた (ICTV の作業部会)。同様に YoMV は、以前は Oilseed rape mosaic virus または Chinese rape mosaic virus とされていたが、最初に中国で発見されたことから、中国名の“油菜=Youcai”がウイルス名に採用されている。

このように *Tobamovirus* では、接種試験による寄主範囲はウイルス種間でオーバーラップするが、自然界での寄主範囲はかなり限定されている。TMV はタバコに、ToMV はトマトに、PMMoV はピーマン、トウガラシに発生が見られたが、現在では抵抗性品種が栽培され、従来のような大きな被害はないようである。しかし、ピーマン、トウガラシでは、最近 PMMoV に対する抵抗性を打破するウイルス系統の出現や、さらに、高知県では、TMGMV や PaMMV のような新しいウイルスの発生が確認されている(竹内ら, 1998; 2002)。CGMMV は、1968 年に千葉県と茨城県で大発生し、その後も全国各地のスイカに散發している。外観健全でも果実内部にこんやく症状と呼ばれる肉質劣変症状が現れ、商品価値がなくなる。KGMMV は、1966 年に西日本のキュウリで突発的に大発生したが、その後の発生は非常に少ない。一方、1998 年に宮崎県で奇形果を示すキュウリから分離された *Tobamovirus* が、KGMMV や CGMMV とは塩基レベルで異なることからキュウリ斑紋ウイルス *Cucumber mottle virus* と名付けられている(花田ら, 2000)。また日本ではハイビスカス黄斑ウイルス *Hibiscus yellow mosaic virus* と命名されたウイルス(柏崎ら, 1982)があるが、これら 2 種はいずれも正式種ではなく、他のウイルスとの比較が必要である。

Tobamovirus は、第一次伝染源は主に汚染種子および汚染土壤中、物理的に非常に安定なため、発病は農作業や株の接触など汁液伝染で急激に隣接株へ二次伝染する。特に施設栽培では注意を要する。植物体内でのウイルス濃度は高く、血清学的手法により容易に診断・識別が可能である。

III *Tobravirus* (トブラウイルス属)

タイプ種はタバコ茎えそウイルス *Tobacco rattle virus* (TRV) であり、属名もこのウイルス名に由来する。正式種に *Pea early-browning virus* (PEBV), *Pepper*

ringspot virus (PepRSV) があるが、我が国での発生の記録はない。粒子の長さは、長粒子 180 ~ 215 nm, 短粒子 46 ~ 115 nm で、ウイルスの種、系統によって異なる。RNA1 (6.8 kb) には、2種の複製関連タンパク質、移行タンパク質および CRP がコードされている。RNA2 (1.8 ~ 4.5 kb) には、外被タンパク質および 2b と 2c の 2種の非構造タンパク質がコードされている。2b と 2c は線虫伝搬性に関与している。

宿主範囲は広い。汁液接種が容易で、ある宿主では種子伝染する。本属ウイルスは線虫 (*Trichodorus* 属および *Paratrachodorus* 属) によって伝搬される。

種の分類基準は、RNA1 の塩基配列の相同性が 75% 以下であること、RNA1 と RNA2 の間で組換えができないこと、マメ科植物に対する感染性など宿主範囲の違いも基準になる。外被タンパク質のアミノ酸配列や血清関係は複雑で、種の分類基準にならない場合がある。

また NM タイプと呼ばれる外被タンパク質をもたない RNA のみで病気を起こすことがあり、正常の M タイプより壊死症状が強く現れる。電子顕微鏡や血清学的診断法では、検出されないので注意を要する。

我が国では、タバコ分離株 (HSN, MD), アスター分離株 (A), スイセン分離株 (N) の報告があるが、発生は少ない。

IV *Hordeivirus* (ホルデイウイルス属)

タイプ種はムギ斑葉モザイクウイルス *Barley stripe mosaic virus* (BSMV) であり、属名は宿主の学名に由来する。正式種に *Lychnis ringspot virus* (LRSV), *Poa semilatifolia virus* (PSLV) があるが、我が国での発生の記録はない。

粒子の長さは 110 ~ 150 nm である。ゲノムは 3 分節であり、RNA α , RNA β , RNA γ と名付けられている。RNA α (3.8 kb) には、1種の複製関連タンパク質、RNA β (3.2 kb) には、外被タンパク質および TGB タンパク質、RNA γ (2.8 kb) には、1種の複製関連タンパク質と CRP がそれぞれコードされている。CRP は RNA サイレンシングの抑制因子として機能する。

寄主範囲は狭く、自然寄主はイネ科植物に限られているが、実験的には *Chenopodium* 属植物や *Nicotiana benthamiana* に感染する。高率に種子伝染する。過去に北海道のオオムギに発生したが、現在日本では発生していない。

V *Furovirus* (フロウイルス属)

タイプ種はムギ類萎縮ウイルス *Soil-borne wheat mosaic virus* (SBWMV) であり、属名は菌類媒介の棒

状ウイルス (fungus-borne rod-shaped virus) に由来する。粒子の長さは、長粒子 260 ~ 300 nm, 短粒子 140 ~ 160 nm である。

RNA1 (6 ~ 7 kb) には、2種の複製関連タンパク質と移行タンパク質、RNA2 (3.5 ~ 3.6 kb) には、外被タンパク質とそのリードスルータンパク質および CRP がそれぞれコードされている。

宿主範囲は狭く、イネ科に限られる。実験的には *Chenopodium quinoa* に感染する。本属ウイルスは *Polymyxa graminis* によって伝搬される。

タイプ種の SBWMV は米国、ヨーロッパ、中国、日本など温帯地域に広く分布するが、地域によって塩基配列がかなり異なる。既に米国 (ネブラスカ株) と日本の分離株間の複製関連タンパク質、外被タンパク質、移行タンパク質のアミノ酸配列の相同性は、63 ~ 82% であることが知られていたが、近年ヨーロッパと中国から分離されたウイルス株は米国、日本からの分離株と比べて 70% 以下の相同性を示した。そのため、ヨーロッパからの分離株を *Soil-borne cereal mosaic virus* (SBCMV), 中国からの分離株を *Chinese wheat mosaic virus* (CWMV) と名付けられた。このように塩基配列の違いを分類基準位すると、日本分離株も別種とみなされる。しかしながら、これらのウイルスは生物学的性状に大きな違いが見られないこと、さらにあるウイルス株ではゲノム間での交換が可能であること (MIYANISHI et al., 2002) から、白子氏は、ウイルス名の混乱を避けるため、SBWMV のウイルス名を残し、SBWMV のタイプ I, II, III などとして整理することを提案している (白子・宮西, 2004)。ちなみに SBCMV と CWMV を含めた SBWMV 分離株間の塩基配列の相同性は、RNA1 で 58 ~ 74%, RNA2 で 46 ~ 80% である。

正式種に *Oat golden stripe virus* (OGSV), *Sorghum chlorotic spot virus* (SrCSV) があるが、塩基配列で比較すると、OGSV は SBWMV と近縁であるのに対して、SrCSV と他の *Furovirus* とはかなり遠い関係にある。いずれも日本での発生は認められていない。

VI *Pomovirus* (ポモウイルス属)

タイプ種はジャガイモモップトップウイルス *Potato mop-top virus* (PMTV) であり、属名もこのウイルス名に由来する。正式種にソラマメえそモザイクウイルス *Broad bean necrosis virus* (BBNV), *Beet soil-borne virus* (BSBV) および *Beet virus Q* (BVQ) がある。

ウイルス粒子は、長粒子 290 ~ 310 nm, 中粒子 150 ~ 160 nm, 短粒子 65 ~ 80 nm であり、3 分節ゲノムをもつ。RNA1 (6 kb) には 2種の複製関連タンパク質、

RNA2 (3 ~ 3.5 kb) には外被タンパク質とそのリードスルータンパク質, RNA3 (3.1 ~ 4 kb) には TGB タンパク質と CRP がコードされている。PMTV の CRP は病原性に関与することが証明されているが, BSBV や BVQ には存在しない。

自然宿主は極めて狭い。種の分類基準は、全塩基配列 80% 以下、外被タンパク質のアミノ酸配列が 90% 以下とされている。宿主範囲や抗原性の違いも基準となる。

PMTV はジャガイモ粉状そうか病菌 (*Spongspora subterranean*), BSBV と BVQ は *Polymyxa betae* で伝搬される。BSBV は土壌伝染するが、媒介者は不明である。

PMTV はジャガイモに塊茎褐色輪紋病を起こす。塊茎表面に褐色の輪紋を生じ、内部を切断すると円弧状の褐変が見られる。地上部の病徴は明瞭でない。1980 年に広島県で栽培のバレイショ品種‘農林 1 号’で発生が確認された (井本ら, 1986)。その後発生の報告はなかったが、2005 年に北海道十勝地方で栽培のバレイショ品種‘さやか’で発生が確認された (眞岡ら, 2006; 畑谷ら, 2006)。2006 年の発生状況調査から、主要バレイショ栽培地域に広く分布している可能性が示唆されている (眞岡ら, 2007)。また、塊茎での発病程度に明瞭な品種間差が見られる (中山ら, 2007)。

BBNV は我が国で発見されたウイルス (深野・横山, 1952; 井上・麻谷, 1968; Lu et al., 1998) であり、外国での発生の記録はない。本ウイルスはソラマメやエンドウに壊死症状を起こし、日本に広く分布しているようである。近年、宮城県のソラマメから分離されたウイルスは、BBNV と宿主域や病徴は似ているが、塩基配列の相同性が低く、新規の *Pomovirus* とみなされている (中村・佐藤, 2007)。BSBV (BVQ) 様ウイルスは、北海道のそう根病に感染したテンサイの根から頻繁に検出される (玉田, 未発表)。本属のウイルスは、一般に根に局在することが多いようである。

VII *Pecluvirus* (ペクルウイルス属)

タイプ種は *Peanut clump virus* (PCV) であり、属名もこのウイルス名に由来する。正式種に *Indian peanut clump virus* (IPCV) がある。PCV は西アフリカに IPCV はインドとパキスタンに広く発生し、農業上非常に重要なウイルス病である。PCV と IPCV では、それぞれに血清型の異なる系統が報告されている。我が国での発生は認められていない。

粒子の長さは、長粒子 245 nm, 短粒子 190 nm である。RNA1 (5.9 kb) には 2 種の複製関連タンパク質および CRP, RNA2 (4.5 kb) には外被タンパク質, 39 kDa タンパク質および TGB タンパク質がそれぞれコ

ードされている。39 kDa タンパク質はリーキースキャンによって発現し、伝搬性に関与している。CRP は RNA サイレncing の抑制因子として機能する。

本属ウイルスはラッカセイに病気を起こすが、イネ科植物にも自然感染する。また実験的接種試験による寄主範囲は広い。本属ウイルスは *P. graminis* で伝搬される。ラッカセイ、パールミレットなどでは種子伝染する。

VIII *Benyvirus* (ベニウイルス属)

タイプ種はビートネそ性葉脈黄化ウイルス *Beet necrotic yellow vein virus* (BNYVV) であり、属名もこのウイルス名に由来する。粒子の長さは長粒子 390 nm, 中粒子 270 nm, 短粒子 60 ~ 105 nm である。RNA1 (6.7 kb) には複製関連タンパク質がコードされている。RNA2 (4.6 kb) には、外被タンパク質, そのリードスルータンパク質, TGB タンパク質および CRP がコードされている。RNA3 (1.8 kb), RNA4 (1.6 kb) および RNA5 (1.5 kb) には、それぞれ 25 kDa, 31 kDa および 26 kDa のタンパク質がコードされている。

基本的には RNA1 と RNA2 が感染と増殖に必須であり、自然界で発病、伝搬されるためには RNA3 と RNA4 が必要である。日本、中国、ヨーロッパの一部の地域では、さらに RNA5 を含むウイルスが存在する。RNA3 はそう根症状の発現に必須であり、RNA4 は伝搬性を助長させる機能をもつ。ウイルスはテンサイの根で増殖し、根に病気を起こす。地上部にウイルスが移行するのは極めて稀である。

寄主範囲は極めて狭い。BNYVV は *P. betae* で伝搬される。

BNYVV はテンサイのそう根病 (*Rhizomania*) を起こす (TAMADA and BABA, 1973)。感染するとテンサイの根中糖분을著しく低下させる。1940 年代にイタリアで発見されて以来、この半世紀に世界のテンサイ栽培地帯に発生が拡大したテンサイの最重要病害の一つである (TAMADA, 1999)。北海道では 1964 年に一部の畑に発生が確認されたのが最初であるが、今ではウイルスの汚染圃場は、全テンサイ栽培面積の 50% 以上と推定される。世界的に発病地域では抵抗性品種の栽培が行われているが、抵抗性を打破するウイルスの出現が危惧されている。エライザ法による土壌検診法が確立されている。

正式種の *Beet soil-borne mosaic virus* (BSBMV) も *P. betae* で伝搬される。米国以外の国での発生は確認されていない。同属の暫定種とされる *Rice stripe necrosis virus* はアフリカで発生、*Polymyxa* 属で伝搬される。1970 年に岡山県で発見されたゴボウ斑紋ウイルス *Burdock mottle virus* (BMoV) (INOUE et al., 1973) も

Benyvirus の暫定種とされるが、BMoV の保存株には BNYVV に見られる小さな RNA 種は検出されていない (HIRANO et al., 1999)。BMoV の発生状況や媒介生物は不明である。

おわりに

棒状ウイルスの外被タンパク質は、ひも状ウイルスと同様、アミノ酸配列や構造上に共通性が見られる。しかし、7種のウイルス属を比較すると、*Tobamovirus* など6種と *Benyvirus* は、ゲノム構造に大きな違いが見られる (表-1)。KONIN and DOLJA (1993) は、ポリメラーゼ遺伝子の類似性と違いから (図-1)、*Tobamovirus* を含む6属のウイルスは一つの科に、*Benyvirus* は独立した科を設定することを提案しており、筆者も賛成であるが、いまだ採用されていない。

棒状ウイルスの宿主は植物のみである。しかし、オーストラリアで藻類の一種から長さ 530 nm の棒状ウイルス (*Chara australis virus*) が分離され、その外被タンパク質は、遠縁ではあるが *Tobamovirus* の CGMMV と最も近く、ゲノム全体では、部分的ではあるが *Benyvirus* のゲノムと最もよく一致するところがあるという (GIBBS, 1999; GIBBS, 私信)。藻類は、植物が出現する以前に地球上に存在した生物であり、ウイルス媒介者であるネコブカビ類の宿主であることが知られている。棒状ウイルスの祖先を探るうえで、極めて興味深い。

単一ゲノムをもつ *Tobamovirus* は、病原性が強く、極めて安定である。接種試験では寄主範囲は広く、ウイルス種間でオーバーラップするが、自然感染寄主はかなり限定される。寄生性とウイルス種の類縁関係について、例えばウリ科、アブラナ科、ナス科等それぞれの科の植物に感染するウイルス種の間では、各遺伝子のアミノ酸配列の相同性が高く、科を越えたウイルス種間では相同性は低い。すなわち、*Tobamovirus* は宿主と共進化してきた代表的なウイルスと考えられる。

一方、ネコブカビ類で土壌伝搬される *Furovirus*、*Pomovirus*、*Pecluvirus* および *Benyvirus* は、分節ゲノムをもち、遺伝的にも生態的にも極めて多様である。例えば、*Furovirus* では、生物学的性状がほとんど同じである (?) にもかかわらず、世界各地から分離されたウイルスのゲノムの相同性は 50 ~ 90% とかなり異なる。ゲノムの多様性が地理的分布とよく対応している。*Pecluvirus* では、ソルガムのようなイネ科作物の後作にラッカセイを栽培すると激しい発病が見られるという。すなわち、このウイルスはラッカセイに病気を起こすが、本来はイネ科作物の根で *P. graminis* ととも増殖し、

拡大している。*Benyvirus* に存在するサテライト様の小さな RNA 種は、細根の増殖を旺盛にするとともに伝搬性を向上させる役割を果たしている。また BNYVV と媒介者 *P. betae* の間に明らかな共生関係が見られる。このようにウイルスは媒介生物の寄生性や習性と密接に関わりあいながら、栽培環境の変化や品種の変遷に適応し、それぞれ独自の戦略で進化していると思われる。

世界的な農業の集約化により、このような土壌伝染性ウイルス病は今後ますます増大すると予想される。ウイルスは地上部に病徴が現れず、地下部の根を生活の場に行っているケースも少なくない。根におけるウイルスの同定法や主要ウイルスについては土壌検診法の確立が必要である。なお、生物学的性状を曖昧にしたまま塩基配列の違いだけで新種とされるケースが見られるが、混乱を招くようなウイルスの命名は避けなければならないと考ええる。

引用文献

- ADAMS, M. J. (2005): Proc. Sym. 6th Int. Working Group on Plant Viruses with Fungal Vectors: 1 ~ 4.
- FAUQUET, C. M. et al. (eds) (2005): Virus Taxonomy, 8th Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses, Elsevier Academic Press, San Diego, 1259 pp.
- 深野 広・横山佐太正 (1952): 九州農業研究 10: 133 ~ 134.
- GIBBS, A. (1999): Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 354: 593 ~ 602.
- 花田 薫ら (2000): 日植病報 66: 148.
- 畑谷達児ら (2006): 同上 72: 253.
- HIRANO, S. et al. (1999): Proc. Sym. 4th Int. Working Group on Plant Viruses with Fungal Vectors: 33 ~ 36.
- 井本征史ら (1986): 日植病報 52: 752 ~ 757.
- INOUE, T. (1973): Ber. Ohara Inst., Okayama Univ. 15: 207 ~ 218.
- 井上忠男・麻谷正義 (1968): 日植病報 34: 317 ~ 322.
- ら (1967): 農学研究 51: 175 ~ 186.
- 柏崎 哲ら (1982): 日植病報 48: 395.
- KONIN, E. V. and M. L. DOLJA (1993): Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol. 28: 375 ~ 430.
- LI, X. et al. (1998): Arch Virol. 143: 1335 ~ 1348.
- 眞岡哲夫ら (2006): 日植病報 72: 253.
- (2007): 同上 73: (印刷中).
- MIYANISHI, M. et al. (2002): Arch Virol. 147: 1141 ~ 1153.
- 中村茂樹・佐藤英典 (2007): 日植病報 73: (印刷中).
- 中山尊登ら (2007): 同上 73: (印刷中).
- 大木 理 (2005): 植物防疫 59: 521 ~ 524.
- SHIMAMOTO, I. et al. (1998): Arch Virol. 143: 1801 ~ 1813.
- 白子幸男・宮西征揮 (2004): 日植病報 70: 299.
- 竹内繁治ら (1998): 同上 64: 424.
- (2002): 同上 68: 213.
- TAMADA, T. (1999): Encyclopedia of Virology, 2nd ed. Academic Press, San Diego, p. 154 ~ 160.
- and T. BABA (1973): Ann. Phytopath. Soc. Jpn. 39: 325 ~ 332.
- TAN, S. H. et al. (2000): Arch Virol. 145: 1067 ~ 1079.
- 栃原比呂志ら (1964): 関東東山病虫研報 11: 46.
- TORRANCE, L. and M. A. MAYO (1997): Arch Virol. 142: 435 ~ 439.
- 土崎常男ら編 (1993): 原色作物ウイルス病事典, 全国農村教育協会, 東京, 738 pp.