

## ブロモウイルス科 (*Bromoviridae*)

九州大学大学院農学研究院 <sup>たか</sup>高 <sup>なみ</sup>浪 <sup>よう</sup>洋 <sup>いち</sup>一

### はじめに

ブロモウイルス科 (*Bromoviridae*) にはアルファモウイルス属 (*Alfavirus*), ブロモウイルス属 (*Bromovirus*), ククモウイルス属 (*Cucumovirus*), イラルウイルス属 (*Ilarvirus*) およびオレアウイルス属 (*Oleavirus*) の5属のウイルスが含まれる (Roosinck et al., 2005)。本科に属するウイルスは3分節のプラス1本鎖RNAをゲノムとしてもち、その粒子形態は径26~35 nmの球状あるいは直径18~26 nm、長さ30~85 nmの桿菌状である (図-1)。RNA1とRNA2にはウイルスRNAの複製に関与する1aおよび2aタンパク質の遺伝子が、RNA3にはウイルスの細胞間移行に関わる3aタンパク質と外被タンパク質 (CP) の遺伝子が含まれており、CPはRNA3の複製過程で合成されるサブゲノムRNAであるRNA4から翻訳される。本科ウイルスの代表としてククモウイルス属、*Cucumber mosaic virus* 黄斑系の遺伝子構成を図示した (図-2)。すべてのブロモウイルス科ウイルスのゲノムRNAは5'末端にキャップ構造 (m<sup>7</sup>GpppN) をもち、3'末端にポリA鎖は存在しない。*Alfavirus* と *Ilarvirus* 以外のウイルスでは、RNA1~3のみの接種で感染が成立する。本稿では、我が国で発生するウイルスを中心にこれらの5属に属するウイルスについて解説する。取りまとめに当たり、古澤 (1996)、日本植物病名目録 (2000)、Roosinck et al. (2005)、高浪 (1996)、原色作物ウイルス病事典 (1993)、植物ウイルス事典 (1983) 等を参照した。

### I アルファモウイルス属

アルファモウイルス属に含まれるウイルスは1属1種で、アルファモウイルス属 (*Alfavirus*) のみである。粒子形態は径18 nm、長さ30~57 nmの桿菌状で (図-1)、モモアカアブラムシなどの各種アブラムシで非永続的に伝搬され、宿主によっては種子伝染も知られている。宿主範囲は広く、ナス

科、マメ科、キク科、アカザ科等47科305種に感染し、いくつかの系統の存在も知られている。我が国ではタバコ、アルファモウイルス、シロクロローバー、ダイズ、ジャガイモ等で発生の報告があり、モザイク症状などを引き起こす。RNA1~3のみの接種では感染は起こらず、CPあるいはCPをコードするRNA4が共存している必要がある。

### II ブロモウイルス属

ブロモウイルス属は *Brome mosaic virus* (BMV) をタイプ種とし、外国ではこれまでに合計6種のウイルスが報告されているが、我が国では本属のウイルスの発生は知られていない。径27 nmの球状粒子をもち、ハムシ類で伝搬される。本属のいずれのウイルスも宿主範囲は狭い。BMVは *Cowpea chlorotic mottle virus* とともに、植物ウイルスの分子生物学的研究における研究材料としてよく用いられる。

### III ククモウイルス属

ククモウイルス属はキュウリモザイクウイルス (*Cucumber mosaic virus*: CMV) をタイプ種とし、ラッカセイわい化ウイルス (*Peanut stunt virus*: PSV) およびトマトアスパーミイウイルス (*Tomato aspermy virus*: TAV) の計3種を含んでいる。いずれも直径28~30 nmの球状粒子で、ネガティブ染色した電顕像では中央部の電子密度が高い。ククモウイルスの粒子構造はCPとRNAの静電的相互作用で保たれており、CPサブユニットのみからなる空の粒子は存在しない (図-1)。したがって、ククモウイルス粒子は低濃度の陰イオン系界面活性剤や高塩濃度処理によって容易にゲノムRNAとCPに解離する。本属ウイルスのRNA2には、3'末端側に2aタンパク質のC末端とオーバーラップする形で2bタンパク質をコードするORFが存在し、本タンパク質はRNAサイレンシングのサブプレッサー機能をもつ。CMVおよびPSVには、それぞれ330~400塩基のサテライトRNAをもつ分離株が存在する。いずれのウイルスも容易に汁液伝染するが、自然界では多くの種類のアブラムシで非永続的に伝搬される。CMVとPSVはマメ科植物などで種子伝染することが知られている。また、

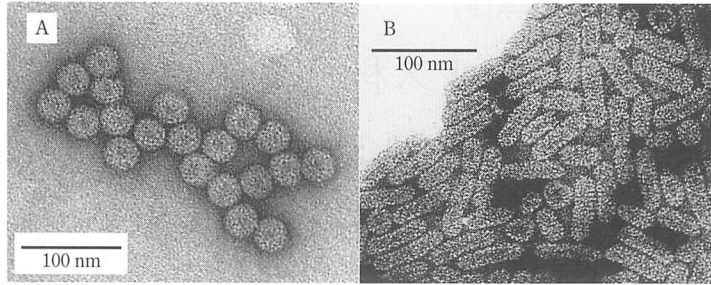


図-1 プロモウイルス科のウイルス粒子 (高浪原図)

A : *Cucumber mosaic virus*, B : *Alfalfa mosaic virus*.

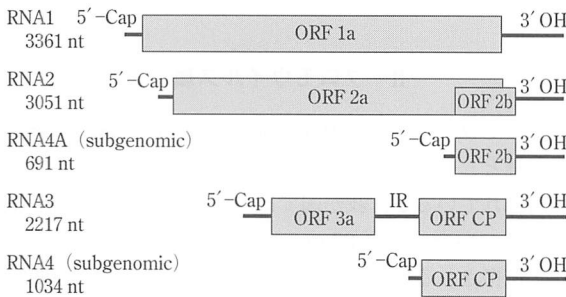


図-2 キュウリモザイクウイルス黄斑系 (CMV-Y) のゲノム構成

5'および3'側の直線は非翻訳領域, IRは intergenic region, 灰色の box は 1a, 2a, 2b, 3a および CP の ORF を表す. RNA4A と RNA4 はサブジェノミック RNA. ORF 2b はククモウイルスにのみ存在.

この3種のウイルスは互いに遠い血清学的類縁関係をもつ。

(1) CMV: 最も広い宿主範囲をもつウイルスの一つで, 85科, 1,000種以上の植物に感染すると見られている。日本を含む亜熱帯, 温帯地方における野菜, 花き, タバコなどの最重要病原ウイルスの一つである。CMVには病徴や宿主域が異なる多数の系統の存在が知られ, 我が国では宿主植物の分類上の科, 属に対する寄生性の差異から普通系統群, マメ科系統群, アブラナ科系統群, ラゲナリア属系統群等に類別されることもある。しかしながら, 自然界には連続的な変異に基づく数多くの変異株が存在するようであり, すべての分離株が必ずしもこの類別に明確に対応するとは限らない。これらの分離株は血清学的性質ならびにゲノムRNAの塩基配列における相同性の程度からサブグループIとIIとに大別されている。両サブグループの対応するRNAセグメント間における塩基配列の相同性は70%台であり, これらは他の属のウイルスであれば別種のウイルスとされるところであるが, 両者の間でゲノムRNAセグメン

トの交換が可能であることから, ともにCMVとして扱われている。サブグループIに属するCMVは塩基配列の相同性に基づいてさらにサブグループIAとIBとに分けられている。サブグループIAとIIは全世界に分布しているが, IBは主としてアジアで見出されている。日本のCMVは, Y型とP型と呼ばれる血清型に類別されたこともあるが, 前者がサブグループIに, 後者がサブグループIIに相当する。

約80種類のアブラムシがCMVを伝搬することが知られていて, 日本ではモモアカアブラムシ, ワタアブラムシ, ダイコンアブラムシ等が主な媒介虫である。CMVにはサテライトRNAをもつ分離株が存在し, サテライトRNAはCMVの病徴に様々な影響を与える場合が多い。サテライトRNAには多くの変異株が見出されており, CMVの病徴を軽減する分離株が一般的であるが, トマトに致死性的えそ症状を誘導したり, ある種の植物に特異的な病徴を引き起こす分離株も知られている。

(2) PSV: 宿主範囲はCMVより狭く, ラッカセイ, インゲンマメ, ダイズ等のマメ科およびナス科植物に全身感染する。日本での発生は多くなく, 関東, 東北, 北海道での発生が知られている。アメリカでは数種の系統が報告されているが, 日本では詳しい調査はされていない。CMVやTAVと遠い血清関係がある。PSVには全長391~393塩基のサテライトRNAの存在が知られているが, CMVのサテライトRNAとは構造上の共通性はほとんどない。

(3) TAV: 宿主範囲は広いがCMVより狭く, 主としてキク科およびナス科植物に感染し, 通常ウリ科植物には全身感染しない。ウイルス名にもかかわらず, 世界的には栽培キクにおける発生が主であり, トマトでの発生は希である。かつてキク微斑ウイルス(*Chrysanthemum mild mottle virus*)として報告されたウイルスは, 現在はTAVとして扱われている。日本では詳しい調査はな

いが、宿主範囲、病徴の激しさやアブラムシ伝搬などにおいて性質が異なる多くの変異株が存在するようである。TAVではサテライトRNAは報告されていない。

#### IV イラルウイルス属

イラルウイルスは複数の大きさの異なる粒子を含む径約 30 nm 内外の擬球状あるいは桿菌状であって、アルファモウイルスと同様に複製にはゲノム RNA に加えて CP の存在が必要である。第 8 次 ICTV 報告によれば、本属にはサブグループ 1～6 に類別された合計 17 種の承認ウイルスが含まれていて、木本植物に感染するウイルスが多い。それぞれのサブグループ内の各ウイルスは血清学的類縁関係をもち、また、いくつかのサブグループ間ではある程度の血清学的相互関係が認められるが、サブグループ 1 と他のサブグループとの間には血清学的関係はない。センチュウ、ダニ、スリップスによって伝搬されるものもあるが、多くは花粉や種子によって伝搬される。属名は本属ウイルス粒子の特徴である不安定な球状粒子 (isometric labile ringspot) に由来する。

我が国でこれまでに報告された ICTV 承認のイラルウイルスはサブグループ(1)～(4)のうち次の 6 種である。

(1) サブグループ 1: タバコ条斑ウイルス (*Tobacco streak virus*: TSV)。イラルウイルスのタイプ種であり、実験的には 31 科植物におよぶ広い宿主範囲をもつ。日本ではタバコ、ダリア、輸入検疫中のキイチゴ類での発生の報告がある。

(2) サブグループ 2: アスパラガスウイルス 2 (*Asparagus virus 2*: AV-2) が北海道のアスパラガスで発生した報告がある。カンキツリーフルゴースウイルス (*Citrus leaf rugose virus*: CiLRV) は地中海沿岸地域から導入された古い品種のいくつかに潜在感染している。

(3) サブグループ 3: リンゴモザイクウイルス (*Apple mosaic virus*: ApMV)。各県のリンゴ産地で散見されるが、経済的被害は少ない。ホップでの発生も報告されている。プルナスネクロティックリングスポットウイルス (*Prunus necrotic ringspot virus*: PNRSV) はモモ、スモモ、アンズ等で発生している。

(4) サブグループ 4: プルンドワーフウイルス

(*Prune dwarf virus*: PDV) がオウトウのサワーチェリーイエローズ病の病原として報告されている。

サブグループ 5 と 6 に属するイラルウイルスは日本では知られていない。

日本では、リンゴえそ病の病原としてリンゴえそウイルス (*Apple necrosis virus*: ANV)、ナシ輪点病の病原としてナシ輪点ウイルス (*Pear ringspot virus*: PeRSV) およびスモモ黄色網斑病の病原としてスモモ黄色網斑ウイルス (*Plum line pattern virus*: PLPV) の記載があり、これらはイラルウイルスである可能性が示唆されている。いずれも ICTV の暫定種でもなく、戻し接種が未成功などの問題が残されており、病原性の確認などについて再検討が必要である。

#### V オレアウイルス属

オレアウイルス属は *Olive latent virus 2* (OLV-2) の 1 属 1 種である。ウイルス属名は宿主であるオリーブ (*Olea europaea*) の属名に由来する。直径 26 nm の擬球状およびアルファモザイクウイルスに類似の直径 18 nm で長さ 37～85 nm の 5～6 種の長さの桿菌状粒子をもつ。ゲノム RNA の長さが他のプロモウイルス科のウイルスとはやや異なり、本ウイルスの CP や移行タンパク質と他のウイルスのそれらとの相同性は極めて低い。感染に CP は必要ではなく、知られている宿主はオリーブのみで、無病徴感染する。人工接種は可能であるが、媒介生物は知られていない。日本での発生の報告はない。

#### 引用文献

- 古澤 巖 (1996): 植物ウイルスの分子生物学 (古澤 巖ら編), プロモウイルス科, 学会出版センター編集部, 東京, p. 83～111.
- 日本植物病理学会編 (2000): 日本植物病名目録, 日本植物防疫協会, 東京, 857 pp.
- Roossinck, M. J. et al. (2005): *Virus Taxonomy, Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*, Elsevier Academic Press, San Diego, p. 1049～1058.
- 高浪洋一 (1996): 植物ウイルスの分子生物学 (古澤 巖ら編), クモウイルス属, 学会出版センター編集部, 東京, p. 113～154.
- 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.
- 興良 清ら編 (1983): 植物ウイルス事典, 朝倉書店, 東京, 632 pp.