

植物防疫基礎講座：植物ウイルスの分類学(11)

フレキシウイルス科 (*Flexiviridae*)岩手大学 ^{よし}吉 ^{かわ}川 ^{のが}信 ^{ゆき}幸

はじめに

フレキシウイルス科は、国際ウイルス分類委員会第8次報告書で創設された植物ウイルスの科 (family) である。この科には、以前から存在していたポテックスウイルス属 (*Potexvirus*) [タイプ種：ジャガイモ X ウイルス (PVX)], アレキシウイルス属 (*Allexivirus*) [シャロット X ウイルス (ShXV)], カルラウイルス属 (*Carlavirus*) [カーネーション潜在ウイルス (CLV)], ホベアウイルス属 (*Foveavirus*) [リンゴステムピッチングウイルス (ASPV)], カピロウイルス属 (*Capillovirus*) [リンゴステムグルーピングウイルス (ASGV)], ビチウイルス属 (*Vitivirus*) [ブドウ A ウイルス (GVA)], およびトリコウイルス属 (*Trichovirus*) [リンゴクロロティックリーフスポットウイルス (ACLSV)] の7属に、第8次報告書で新設されたマンダリウイルス属 (*Mandarivirus*) [*Indian citrus ringspot virus* (ICRSV)] を加えた計8属が含まれる (ADAMS et al., 2004; FAUQUET et al., 2005)。さらに、属は未定であるが、次の6種のウイルス、*Banana mild mosaic virus* (BanMMV), チェリーグリーンリングモットルウイルス (CGRMV), チェリーネクロティックラスティーモットルウイルス (CNRMV), *Citrus leaf blotch virus* (CLBV), ジャガイモ T ウイルス (PVT), および *Sugarcane striate mosaic-associated virus* (SCSMaV) もフレキシウイルス科に分類されている (FAUQUET et al., 2005)。

科名の“フレキシ”はひも状粒子 (flexuous virions) にちなんだものである。ひも状粒子形態をとる植物ウイルスは、現在フレキシウイルス科、ポチウイルス科 (*Potyviridae*)、およびクロステロウイルス科 (*Closteroviridae*) のいずれかに分類されることになる (大木, 2006)。フレキシウイルス科のウイルス全体から見ると、自然宿主は草本および木本植物、また双子葉お

よび単子葉植物を含んでいるが、ホベア、カピロ、ビチ、トリコ、およびマンダリウイルス属のウイルスのほとんどは果樹類に感染するウイルスである。またアレキシウイルス属のウイルスの自然宿主はネギ属植物に限られている。

I フレキシウイルス科と分類基準

フレキシウイルス科は、ポチウイルス科やクロステロウイルス科に比べると、ゲノム編成や生物学的性状、特に伝搬方法などの点で多様なウイルス (属) から構成されている (表-1, 図-1)。しかしながら、ウイルス分子分類の基準となる RNA ポリメラーゼおよび外被タンパク質 (CP) のアミノ酸配列に基づく系統解析では、フレキシウイルス科に含まれる各属のウイルスは分子系統的に近いことが明らかになっている (ADAMS et al., 2004)。これがゲノム編成や生物学的性状の多様性にも関わらず、同じ科に分類される大きな理由である。

フレキシウイルス科に共通な特徴としては次の四つが挙げられる。

- (1) 屈曲性のひも状粒子 (直径 12 ~ 13 nm)。
- (2) 単一で、3' 末端にポリ A 配列を含むプラスセンス 1 本鎖 RNA ゲノム。
- (3) サブゲノム mRNA を介した遺伝子発現様式。
- (4) ゲノムには 3 ~ 6 個のタンパク質読み枠 (ORF) が存在し、次のタンパク質をコードする (図-1)。

- ① アルファ様複製タンパク質 (150 ~ 250 kDa)。その中にはメチルトランスフェラーゼ (MET), ヘリカーゼ (HEL), および RNA 依存 RNA ポリメラーゼ (POL) の保存配列が含まれる。
- ② 単一あるいはトリプルジーンブロック (TGB) からなる細胞間移行タンパク質 (MP)。
- ③ 1 種類の CP。
- ④ ゲノム 3' 末端の ORF にコードされる核酸結合タンパク質 (マンダリ, アレキシ, カルラ, およびビチウイルス属)。

ゲノム編成 (ゲノム上の ORF の数や配置) から各属

Plant Virus Classification. (11) The Family *Flexiviridae*. By Nobuyuki YOSHIKAWA

(キーワード：ポテックスウイルス属, アレキシウイルス属, カルラウイルス属, ホベアウイルス属, カピロウイルス属, ビチウイルス属, トリコウイルス属, マンダリウイルス属)

ウイルス属

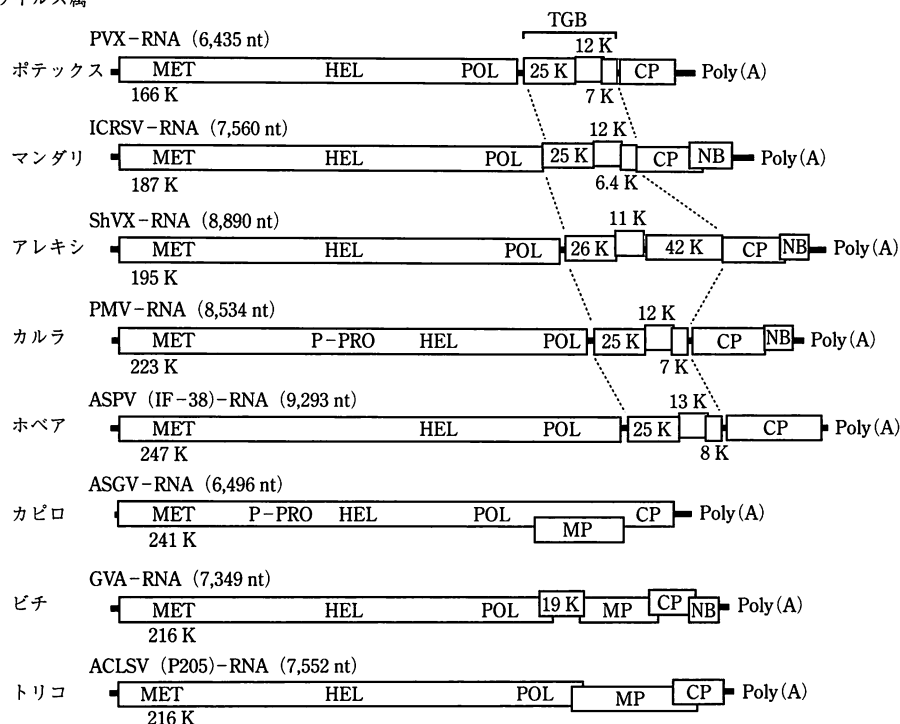


図-1 フレキシウイルス科に含まれるウイルス属のゲノム編成

METはメチルトランスフェラーゼ、P-PROはパバイン様プロテアーゼ、HELはヘリカーゼ、POLはRNAポリメラーゼの保存配列を示す。TGBはトリプルジーンブロックタンパク質、MPは細胞間移行タンパク質、CPは外被タンパク質、NBは核酸結合タンパク質である。

表-1 フレキシウイルス科に含まれるウイルス属の特徴

属	粒子長 (nm)	ORF 数	MP のタイプ	CP のサイズ (kDa)	自然界での主な伝搬法
ポテックス	470 ~ 580	5	TGB	22 ~ 27	接触
マンダリ	650	6	TGB	34	接ぎ木
アレキシ	~ 800	6	TGB	26 ~ 29	ダニ
カルラ	610 ~ 700	6	TGB	32 ~ 36	アブラムシ (一部コナジラミ)
ホベア	800	5	TGB	28 ~ 44	接ぎ木
カピロ	640 ~ 700	2 または 3	30 K	25 ~ 27	接ぎ木
ビチ	725 ~ 785	5	30 K	18 ~ 22	接ぎ木, コナカイガラムシ, アブラムシ
トリコ	640 ~ 760	3 または 4	30 K	21 ~ 24	接ぎ木, ダニ

の特徴を見てみると、ポテックス、マンダリ、カルラ、およびホベアウイルス属のウイルスには ORF2 (25 kDa)、ORF3 (12 ~ 13 kDa)、および ORF4 (6 ~ 7 kDa) から構成される特徴的な TGB タンパク質がコードされている。アレキシウイルス属のウイルスも TGB をコードしているが、上記ポテックスなど 4 属のウイルスと比べて ORF4 タンパク質のサイズが 42 kDa

とかなり大きいことで区別される。一方、カピロ、ビチ、およびトリコウイルス属のウイルスは、“30K”スーパーファミリーに属する単一の MP をコードしている。また、マンダリ、アレキシ、カルラ、およびビチウイルス属のウイルスでは、ゲノムの 3' 末端側に核酸結合能をもつタンパク質 (ORF6、ビチウイルス属では ORF5) がコードされている。ORF1 にコードされた複

製関連タンパク質はゲノム RNA から直接翻訳されるが、それ以外のタンパク質はサブゲノム RNA を介して翻訳される。

以上のように、フレキシウイルス科の各属は RdRp と CP のアミノ酸配列に基づく分子系統学的な解析とゲノム編成の違いによって主に分類される。生物学的性状、特に自然界での伝搬方法に関しては各属間および種間でかなり異なっている。例えば、ポテックスウイルス属のウイルスは接触伝染、マンダリ、ホベア、およびカピロウイルス属のウイルスは接木伝染が主要な伝搬方法で、媒介ベクターは知られていない。一方、アレキシウイルス属のウイルスはダニで伝搬され、カルラウイルス属のウイルスはほとんどがアブラムシ（一部コナジラミ）で非永続伝搬される。ピチウイルス属ではウイルス種によって異なり、コナカイガラムシ伝搬 [GVA やブドウ B ウイルス (GVB)] とアブラムシ伝搬 [(*Heracleum latent virus* (HLV))] のものがある。また、トリコウイルス属ではタイプ種の ACLSV は接木伝染のみが知られているが、他の 2 種 [ブドウえそ果ウイルス (GINV) と *Cherry mottle leaf virus* (CMLV)] はダニで伝搬される。

II 種 の 分 類

同一属内での種の分類はどのように行われるのであろうか。種を区別する基準は属ごとにやや異なるが、種の分類は、①自然宿主の種類、②クロスプロテクションの有無、③血清関連、④ CP あるいはポリメラーゼ領域の遺伝子配列の相同性、⑤媒介ベクターの有無と種類、⑥汁液伝染の可否、および⑦ CP のサイズなどで判断される。

例えば、多数の種を含むポテックスウイルス属 (28 種および 18 暫定種) およびカルラウイルス属 (35 種および 29 暫定種) では、一般に自然宿主の種類ごとに別種のウイルスが感染していることが多い。クロスプロテクションの有無は種の分類の重要な基準になり、クロスプロテクションがなければ別種のウイルスとみなす。ポリクローナルあるいはモノクローナル抗体を用いた血清試験は、ウイルス種はもちろん系統の識別まで可能である。フレキシウイルス科に含まれるすべてのウイルス属で適用されることであるが、CP あるいはポリメラーゼ領域の遺伝子配列を比較することで、対象ウイルスと既知のウイルスの異同を判断する。遺伝子配列相同性による種の分類は、「CP あるいはポリメラーゼ遺伝子の塩基配列が 72% 以下あるいはアミノ酸配列が 80% 以下であれば別種とする」とされている。

マンダリウイルス属は現在 ICRSV の 1 種が所属し、日本での発生は未報告である。

アレキシウイルス属には 8 ウイルス種と 3 暫定種が含まれるが、これらはすべてネギ属植物 (ニンニクやタマネギ、エシャロット等) に感染し、また多くがチュリップサビダニ (*Aceria tulipae*) で伝搬される。ウイルス種の同定・分類には、ウイルスゲノムの塩基配列決定が必要となり、遺伝子配列相同性の程度によって種の分類が決められる。血清関連も有効な判断基準である。

ホベアウイルス属には ASPV, *Apricot latent virus* (ApLV), およびルペストリスシステムピッチング随伴ウイルス (RSPaV) の 3 種が含まれる。各ウイルス種は、異なる自然宿主 (ASPV は仁果類, ApLV は核果類, RSPaV はブドウ), 汁液伝染性 (ASPV は汁液接種可), 互いに血清関連がないこと, CP のサイズが異なること (ASPV と ApLV は 42 ~ 44 kDa, RSPaV は 28 kDa), そして上記の遺伝子配列相同性の程度によって分類されている。

カピロウイルス属には ASGV, チェリー A ウイルス (CVA), *Lilac chlorotic leafspot virus* (LiCLV) の 3 種と 1 暫定種 (*Nandina stem pitting virus*) が分類されている。すべて自然宿主が異なり、相互に血清関連も認められない。種の分類は、上記の遺伝子配列相同性に従って決定する。

ピチウイルス属には 4 種 [GVA, GVB, *Grapevine virus D* (GVD), HLV] と 1 暫定種 [*Grapevine virus C* (GVC)] が含まれる。GVA, GVB, GVD, および GVC はブドウが唯一の自然宿主であり、HLV はセリ科雑草の 1 種から分離された。ウイルス種間に血清関連はない。GVA と GVB は *Pseudococcus* および *Planococcus* 属のコナカイガラムシにより半永続伝搬され、さらに GVA はカイガラムシの 1 種 (*Neopulvinaria innumerabilis*) によっても伝搬される。HLV はヘルパーウイルスの存在下でアブラムシ伝搬 (半永続型) される。

トリコウイルス属には ACLSV, CMLV, GINV, および *Peach mosaic virus* (PeMV) の 4 種が分類されている (吉川, 1998; 2002)。ACLSV はバラ科の果樹類に広く分布し、CMLV と PeMV は核果類, GINV はブドウを自然宿主としている。ACLSV, CMLV, および GINV 間に血清関連はない。ピチウイルスと同様に ACLSV 以外のウイルス種にはベクター特異性があり、GINV はブドウハモグリダニ (*Colomerus vitis*), CMLV はサビダニの 1 種 (*Eriophyes inequalis*), PcMV は *E. insidiosus* で伝搬される。

III 日本で発生しているフレキシウイルス科のウイルスとその同定法

我が国で発生しているフレキシウイルス科のウイルスの種類を、大木の報告(2004)を参考に属ごとにまとめた。

ポテックスウイルス属のウイルスとしては、タイプ種の PVX に加えて、アスパラガスウイルス 3 (AV-3)、ユリ X ウイルス (LVX)、スイセンモザイクウイルス (NMV)、オオバコモザイクウイルス (PIAMV)、ジャガイモ黄斑モザイクウイルス (PAMV)、ジオウ X ウイルス (RVX)、イチゴマイルドイエローエッジウイルス (SMYEV)、チューリップ X ウイルス (TVX)、シロクロバモザイクウイルス (WCIMV) 等、本属への所属が推定されるウイルスを含めて約 10 種の報告がある。本属のウイルスは機械的(汁液)接種が可能で、各種検定植物への汁液接種試験と病徴観察、抗体の入手が可能であれば血清関連からウイルスを同定できる。また、大部分のウイルスでゲノムの全塩基配列あるいは部分的配列が決定されているので、属特異的プライマーや種特異的プライマーを用いた RT-PCR でゲノム断片を増幅後配列決定することで、既報のウイルス種か、あるいは未報告の種かを判断できる (RENE et al., 2002)。

アレキシウイルス属のウイルスとしては、ShVX、ニンクダニ伝染モザイクウイルス (GMbMV)、ニンク A ウイルス (GarV-A)、ニンク B ウイルス (GarV-B)、およびニンク D ウイルス (GarV-D) の発生が報告されている (SUMI et al., 1993; 山下, 2000)。これらのウイルスは共通の自然宿主域(ネギ属植物)をもち、ニンクでは数種のアレキシウイルスが重複感染していることも多い。さらにカルラウイルス属のシャロット潜在ウイルス (SLV) やニラ萎縮ウイルス (CCDV)、ポチウイルス科のリークイエローストライブウイルス (LYSV) などアブラムシ伝搬性ウイルスとの重複感染も見られるため、汁液接種試験や伝搬性試験に加え、血清試験やディジェネレートプライマーを用いた RT-PCR によるゲノムの増幅と配列決定を行い、種を同定することになる (山下, 2000; CHEN et al., 2004)。

カルラウイルス属のウイルスは一般的に潜在性かあるいは弱病原性で、野草や樹木も含めた各種植物から多数の種が分離されている。我が国ではタイプ種の CLV に加えて、フキモザイクウイルス (ButMV)、エビネモザイクウイルス (CalMV)、CCDV、ヤマノイモえそモザイクウイルス (CYNMV)、キク B ウイルス (CVB)、ジンチョウゲ S ウイルス (DaVS)、ニワトコ輪紋モザイクウイルス (ERMV)、イチジク S ウイルス (FVS)、ホッ

プ潜在ウイルス (HLV)、ホップモザイクウイルス (HVM)、インパチエンス潜在ウイルス (ILV)、ライラック輪紋ウイルス (LacRSV)、ユリ潜在ウイルス (LSV)、クワ潜在ウイルス (MLV)、スイセン微紋モザイクウイルス (NMMV)、トケイソウ潜在ウイルス (PLV)、ジャガイモ M ウイルス (PVM)、ジャガイモ S ウイルス (PVS)、モモ S ウイルス (PurVS)、SLV、ジャガイモ南部潜在ウイルス (SoPLV)、イチゴシュードマイルドイエローエッジウイルス (SPMYEV)、サツマイモシンプトムレスウイルス (SPSV) およびワサビ潜在ウイルス (WLV) 等、本属への所属が推定されるウイルスも含めると約 25 種が報告されている。同定法はポテックスやアレキシウイルス属と同じである。

ホベアウイルス属の ASPV はリンゴ高接病やナシえそ斑点病の病原ウイルスで、現在でもほとんどの栽培リンゴに潜在感染している。RSPaV についても、RT-PCR 診断によって我が国のブドウに広く感染していることが明らかになった (中畦, 2003)。両ウイルスとも RT-PCR による検出と診断が可能であるが、果樹類のウイルスでは分離株間あるいは分離株内のクローン間でかなりの塩基配列変異が認められるため、プライマーはできるだけ多数のクローンの配列に基づいて設計する必要がある (中畦, 2003; YOSHIKAWA et al., 2001)。最近、ニホンナシ粗皮関連ウイルスがホベアウイルス属の新規の種として報告された (大崎ら, 2007)。またホベアウイルスに類似した CGRMV および CNRMV は、我が国のオウトウに広く分布している (ISOGAI et al., 2004)。

カピロウイルス属の ASGV はリンゴ、ナシ等のバラ科の果樹に加えて、カンキツおよびユリからも分離されている。CVA は山形、岩手、青森県のオウトウに高率に潜在感染している (ISOGAI et al., 2004)。ASGV は草本検定植物 (*Chenopodium quinoa*) への汁液接種が可能であるが、CVA の草本植物への接種は成功していない。

ビチウイルス属のウイルスとしては我が国では GVA および GVB の 2 種が報告されている。両ウイルスとも RT-PCR 診断により日本での発生が明らかにされた (中畦, 2003)。両ウイルスはクワコナカイガラムシにより伝搬される。GVA と GVB 以外にも、クワコナカイガラムシで伝搬される新規なウイルスの存在が示唆されている (中野ら, 2007)。

トリコウイルス属の ACLSV はバラ科果樹に広く感染し、世界中に分布している。我が国のリンゴに感染している ACLSV は CP のアミノ酸配列に基づく系統解析から、大きく二つのグループに分けられる (YAEGASHI et al., 2007)。

GINVはブドウえそ果病の病原ウイルスで、ブドウハモグリダニで伝搬される。本病の発生は我が国のみである(吉川, 2002)。両ウイルスとも草本宿主(*C. quinoa*)の汁液接種が可能であるが、特異的プライマーを用いたRT-PCRによる診断が確立されている(MENZEL et al., 2003; 中畦, 2003)。

おわりに

植物ウイルスの分類は、国際ウイルス分類委員会の報告書が出版されるたびに目まぐるしく変化してきた。フレキシウイルス科の創設もその一つで、現在も過渡期にあると言ってよい。実際に現在フレキシウイルス科の分類に関わる新たな提案が検討されている。その主な点は、フレキシウイルス科内に、①菌類ウイルスからなる三つの新属を設立する、②三つの亜科(subfamilies)を新設する、さらに③フレキシウイルス科とチモウイルス科(*Tymoviridae*)を含むチモウイルス目(*Tymovirales*)を創設するというものである。本提案の背景については、MARTELLI et al. (2007)の最新の論文に詳しく書かれ

ている。

引用文献

- 1) ADAMS, M. J. et al. (2004): Arch. Virol. 149: 1045 ~ 1060.
- 2) CHEN, J. et al. (2004): ibid. 149: 435 ~ 445.
- 3) FAUQUET, C. M. et al. (eds.) (2005): Virus Taxonomy, VIIIth Report of the ICTV, Elsevier/Academic Press, London, p. 1089 ~ 1124.
- 4) ISOGAI, M. et al. (2004): J. Gen. Plant Pathol. 70: 288 ~ 291.
- 5) MARTELLI, G. P. et al. (2007): Ann. Rev. Phytopathol. 45: 4.1 ~ 4.28.
- 6) MENZEL, W. et al. (2003): J. Virol. Methods 110: 153 ~ 157.
- 7) 中畦良二 (2003): 植物防疫 57: 548 ~ 551.
- 8) 中野正明ら (2007): 平成19年度日本植物病理学会講演要旨予稿集: 101.
- 9) 大木 理 (2006): 植物防疫 60: 552 ~ 555.
- 10) ——— (2006): 植物ウイルス病研究会レポート 7: 49 ~ 61.
- 11) 大崎秀樹ら (2007): 平成19年度日本植物病理学会講演要旨予稿集: 125.
- 12) RENE, A. A. et al. (2002): Eur. J. Plant Pathol. 108: 367 ~ 371.
- 13) SUMI, S. et al. (1993): J. Gen. Virol. 73: 1879 ~ 1885.
- 14) YAEGASHI, H. et al. (2007): ibid. 88 (in press).
- 15) 山下一夫 (2000): ネギ属植物に発生するひも状ウイルスについて、羽柴輝良・高橋英樹編「東北地方における植物病理学のフロンティア」、日本植物病理学会東北部会創立35周年記念誌刊行会、宮城、p. 227 ~ 282.
- 16) YOSHIKAWA, N. et al. (2001): Acta Hort. 550: 285 ~ 290.
- 17) 吉川信幸 (1998): 植物防疫 52: 448 ~ 451.
- 18) ——— (2002): 同上 56: 64 ~ 67.

発生予察情報・特殊報 (19.7.1 ~ 7.31)

各都道府県から発表された病害虫発生予察情報のうち、特殊報のみ紹介。発生作物：発生病害虫(発表都道府県) 発表月日。都道府県名の後の「初」は当該都道府県で初発生の病害虫。

※詳しくは各県病害虫防除所のホームページまたはJPP-NET (<http://www.jpnp.ne.jp/>)でご確認下さい。

■温州みかん：ツマグロハギカスミカメ (広島県：初) 5/28

■トマト：トマト緑かび病 (千葉県：初) 7/11

■ねぎ：IYSV (Iris yellow spot virus) によるネギの病害 (埼玉県：初) 7/26

■きく：アワダチソウゲンバイ (島根県：初) 7/26