

5. 多様性に満ちた菌類の2本鎖RNAウイルス

千葉 壮太郎, 鈴木 信弘

岡山大学 資源植物科学研究所 植物微生物相互作用グループ

これまでに報告されている菌類ウイルス(マイコウイルス)の多くは2本鎖RNA(dsRNA)をゲノムに持つ。これは、菌類では回収が比較的容易なウイルス由来dsRNAを指標にして探索が行われてきたことと無関係ではないであろう。現在では、様々な菌類、特に植物病原菌類を対象にスクリーニングが行われ、宿主菌に対し病原性を有する或いは宿主菌の病原力を衰退させるマイコウイルスの分離・同定が盛んに行われている。この背景には、植物病原糸状菌による農作物の病害をマイコウイルスで制する、いわゆるヴァイロコントロール(ウイルスによる生物防除)を目指す研究の世界的流れがある。病原性の有無に拘らず多くのRNAウイルスが分離され、多様性に満ちた菌類のdsRNAウイルスの世界が明らかになりつつある。2014年現在、dsRNAマイコウイルスを包含するウイルス科は、国際ウイルス分類委員会で6科(*Reoviridae*, *Totiviridae*, *Chrysoviridae*, *Partitiviridae*, *Megabirnaviridae*, *Quadriviridae*)承認されている。加えて、未分類ウイルスのグループをすべて含めると、近い将来倍増する見通しである。本稿では、菌類から分離された多種多様なdsRNAウイルスを最近の知見を交えて概説する。

1. はじめに

ヒトや重要家畜を宿主とする動物ウイルス、作物を宿主とする植物ウイルスは、宿主保護の観点から重点的に研究が展開されている。対して、海洋生物や野生動植物、微生物などを宿主とするウイルス群の研究領域は、比較的小規模である。しかし、宿主生物の多様性から鑑みると、後者のウイルス世界ははるかに広くバラエティ豊かであり、ウイルスハンティングの対象として注目されている。実際、それぞれにおいて未知のウイルスが続々と分離同定され、ウイルス多様性の理解に大きく貢献している。菌類には150万~510万もの種が存在すると言われる¹⁾。これを宿主とし

て適応、進化してきたウイルスの種も膨大な数に上ることは想像に難くない。とりわけ今回の特集で採り上げる2本鎖RNA(dsRNA)ウイルスは、菌類から最も多様な種類が分離されている。筆者らの研究室では、菌類に感染するウイルス(マイコウイルス)の探索・同定を、果樹研究所の兼松聡子博士らとの共同研究として10年来進めており、2科のdsRNAウイルス科の創設に携わった²⁾。本稿では、これらを含めた計6科のdsRNAウイルスに加え、未分類のウイルスグループを概説することで、菌類に広がる多様性に満ちたdsRNAウイルスの世界を紹介する。

2. 菌類ウイルス(マイコウイルス)

まず、マイコウイルスは、酵母、糸状菌(カビ,キノコ)等の真核生物(菌類と総称)を宿主とする。菌類ウイルス学の歴史は動物・植物・細菌ウイルス学に比べて浅い。読者の皆様をご存知のVirology誌も発刊60周年を迎えるが、それよりも若いのである³⁾。菌類では、培養細胞を用いた感染系の確立が困難であり、マイコウイルスは複製の研究には不向きである。しかし、クリ朧枯病菌/ウイルス系のように各種ツールが整備され、宿主/ウイルス間のせめぎ合いを研究する舞台も整いつつある⁴⁾。

現在のマイコウイルス研究の潮流として、ウイルスを用

連絡先

〒710-0046

岡山大学 資源植物科学研究所 植物微生物相互作用グループ

岡山県倉敷市中央2-20-1

TEL: 086-434-1230

FAX: 086-434-1232

E-mail: chiba@rib.okayama-u.ac.jp

表1 菌類 dsRNA ウイルスの分類とゲノムおよび粒子の特徴

Viral family	Viral genus	segment (kbp)	cistron/segmen	particle
<i>Reoviridae</i>	<i>Mycoreovirus</i>	11~12 (4.1~0.7)	1	spherical (~80 nm) §
<i>Chrysoviridae</i>	<i>Chrysovirus</i>	4 (3.6~2.5)	1	spherical (~40 nm)
Unclassified	Chryso-like*	4~5 (3.7~2.4)	1	spherical (~40 nm) ¶
<i>Quadrioviridae</i>	<i>Quadriovirus</i>	4 (5.0~3.5)	1	spherical (~45 nm) ¶
Unclassified	Quadri-like*	2? (5.1~4.3)	1	no particle?
<i>Alternaviridae</i> *	<i>Alternavirus</i> *	4 (3.6~1.4)	1	spherical (~33 nm)
<i>Partitiviridae</i>	<i>Alphapartitivirus</i>	2 (2.0~1.7)	1	spherical (~31nm)
<i>Partitiviridae</i>	<i>Betapartitivirus</i>	2 (2.4~2.1)	1	spherical (~42 nm)
<i>Partitiviridae</i>	<i>Gammapartitivirus</i>	2 (1.8~1.5)	1	spherical (~37 nm)
Unclassified	Partiti-like *	2 (2.4~1.7)	1	spherical (~27 nm)
<i>Botybirnaviridae</i> †	<i>Botybirnavirus</i> †	2 (6.2~5.9)	1	spherical (~35 nm) ¶
<i>Megabirnaviridae</i>	<i>Megabirnavirus</i>	2 (8.9~7.2)	2	spherical (~50 nm)
Unclassified	Megabirna-like_1*	1 (11.6~11.3)	2	spherical? (~55 nm)
Unclassified	Megabirna-like_2*	1 (9.4~8.0)	2	no particles?
<i>Totiviridae</i>	<i>Totivirus</i>	1 (6.1~4.6)	2	spherical (~40 nm)
<i>Totiviridae</i>	<i>Victorivirus</i>	1 (5.4~5.0)	2	spherical (~40 nm)
Unclassified	GSRV-like*	1 (4.6)	2	unknown
<i>Amalgaviridae</i> ‡	<i>Amalgavirus</i> ‡	1 (3.4)	2	unknown
Unclassified	Amalga-like*	1 (3.8~3.4)	2	unknown

*ICTV に公式に提案されていない未分類グループ. 分子系統解析は図1を参照.

† 新科創設の提案を ICTV で審議中

‡ 現在は植物ウイルスでのみ構成されている

§ 二重殻球状粒子を形成

¶ 2つの主要 CP により球状粒子が形成

いた植物病原糸状菌の生物防除法(ヴァイロコントロール)の開発とそれを目指したマイコウイルスの探索が挙げられる^{2, 5, 6)}. 大部分のマイコウイルスは不顕性感染するため, 宿主病原菌の病原力を衰退させる(パイポヴィレンス付与能をもつ)ウイルスを発見・単離することがヴァイロコントロールには重要となる⁷⁾. その他にも, 宿主/ウイルス間相互作用の研究や^{8, 9)}, マイコウイルスの構造解析^{10, 11)}等が盛んである. 元来は米国を中心にこれらの研究が展開されていたが, 最近では本邦やヨーロッパ, 中国などにも広がっている. ヴァイロコントロールについては本誌60巻でも紹介しているので, マイコウイルスの基本的な性状等も含めてそちらをご参照頂きたい¹²⁾.

菌類(糸状菌)の全核酸画分からは, dsRNA分子(ウイルスゲノムまたは複製中間体)がセルロースカラムクロマトグラフィーによって容易に回収できる. 通常, これを指標にしてウイルス探索が行われることも一因と思われるが, 既報のマイコウイルスの大部分がdsRNAウイルスで, 残りのほとんどがプラス鎖1本鎖RNA(ssRNA)ウイルスである. 最近では菌類初のssDNAウイルス, マイナス鎖ssRNAウイルスが発見・分離され, 大きな話題となった

¹³⁻¹⁵⁾. 2014年現在, 菌類dsRNAウイルスを包含する6科のウイルス科が存在し, 国際ウイルス分類委員会(ICTV)で審議中の科や非公式に提案されている科を含めると, その数は10にも届きそうな勢いである. これらのウイルスと関連ウイルスの複製酵素コアドメイン(motif III-VIII)をベースにした分子系統樹を最尤法で作成し, 図1に示した. 代表的なウイルスのゲノム構造も合わせて示したので, 対比しながら眺めて頂きたい. また, 表1には菌類dsRNAウイルスの分類体系と特徴を, 未承認ウイルスのグループを交えてまとめた.

3. 既報の dsRNA ウィルス科

2011年出版の第9次ICTVレポートでは, 5科のウイルス科が菌類dsRNAウイルスを包含する¹⁶⁾. このうち, エンドルナウイルス科(*Endornaviridae*)はssRNAウイルスと見なされているため⁷⁾, 実際にはレオウイルス科(*Reoviridae*), パルティティウイルス科(*Partitiviridae*), トティウイルス科(*Totiviridae*), クライソウイルス科(*Chrysoviridae*)の4科が相当する(表1). 菌類dsRNAウイルスでは逆遺伝学的解析技術が未確立でウイルス遺伝

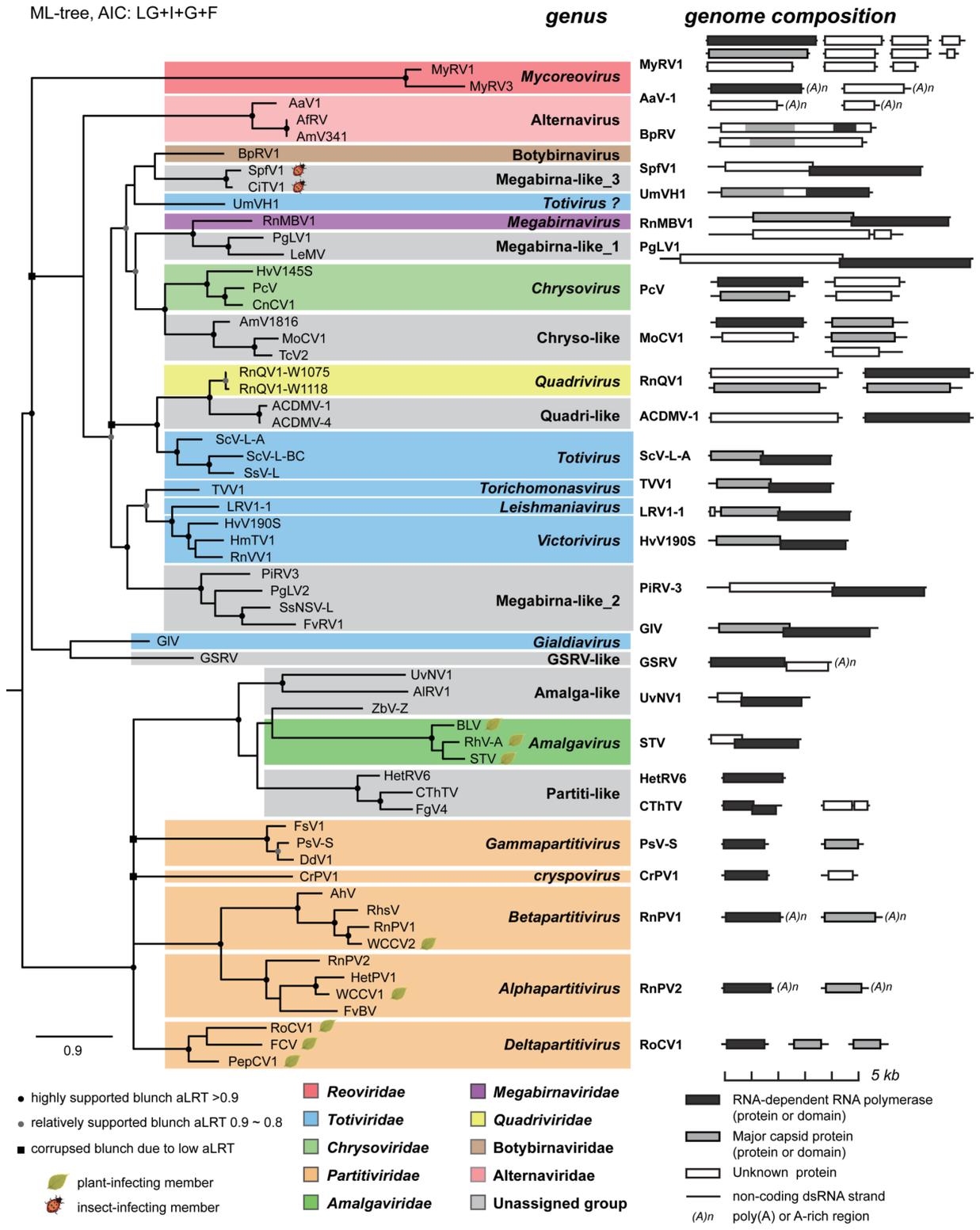


図1 菌類 dsRNA ウイルスの分子系統樹とゲノム構造。

菌類および関連する植物・昆虫ウイルスの複製酵素コアドメイン (RdRp motif III-VIII) を用いて最尤法による分子系統樹を作成した。ウイルス科と未分類ウイルスグループは色分けして示し、ウイルス属名および未分類グループ(仮称)は系統樹内に表記した。斜体は ICTV 承認済みの科・属を示す。右側に各タクソンの代表的なウイルス略称とそのゲノム構造を図示した。各シンボルの詳細は図下方に示した。ウイルス名とアクセッション No. は紙面の都合で割愛した。

子の機能解析に苦勞しているが、変異株を用いた解析が一部のウイルスで進んでいる。以下に上記4科を順に概説する。

3-1. レオウイルス科

レオウイルス科は最も大きなウイルス科の一つであり、その宿主も動物、植物から微生物まで幅広い。菌類感染性のメンバーは、突起をもつ内殻粒子をつくるスピナレオウイルス亜科マイコレオウイルス属 (*Spinareovirinae*, *Mycoreovirus*) に分類される。11~12本のdsRNAセグメント (S1~S12) を二重殻の球状粒子に包含するなど、基本的な性状は他のレオウイルスと非常に良く似ている (表1)。菌類レオウイルスは、1990年頃にクリ胴枯病菌 (*Cryphonectria parasitica*) から2種発見され¹⁷⁾、そのうちの1種、*Mycoreovirus 1* が本属のタイプ種となった。2004年の本属創設と同時に、*mycoreovirus 1* (MyRV1) 全ゲノム配列 (11 dsRNA) が明らかにされている^{18, 19)}。現在のところ、MyRV2とMyRV3を含めた3種で本属が構成される。興味深いことに、ゲノムセグメントの数はMyRV3 (12セグメント) と他の2種 (11セグメント) では異なる。菌核菌 (*Sclerotinia sclerotiorum*) からもMyRV3に類似のレオウイルスが分離されているように、(Daohong Jiang, 私信) 潜在的な本属メンバーは少なくないと思われる。

MyRV1の精製粒子からは、S1コードのRNA依存RNAポリメラーゼ (RdRp) を含むいくつかの構造蛋白質が同定されており、そのうち、S3にコードされるグアニル酸転移酵素は生化学的に証明されている^{20, 21)}。他のセグメントの機能解析がこれからの重要課題であるが、前述の通り、殆どのマイコウイルスでは逆遺伝学が確立されていない (数種のssRNAウイルスを除く)。MyRV1では、これに代わる実験系で一部の機能解析を行っている。すなわち、ハイポウイルス科 (*Hypoviridae*) の *Cryphonectria hypovirus 1* (CHV1, ssRNAウイルス) による、MyRV1ゲノムの再編成誘導系である²²⁾。多機能蛋白質CHV1-p29の働きで、内部欠失や重複化による欠損セグメントが発生し、これが本来のセグメントの機能を干渉する。したがって、ある種のloss-of-function試験が可能であり、例えば、いくつかの変異ウイルスでは病原力や伝播性の低下が認められる。このゲノム再編成誘導系はRNAサイレンシング抑制と関係がある極めてユニークな現象であり、関連分野で大きな注目を集めている。詳細は総説で解説しているのでそちらを参照されたい²³⁾。

白紋羽病菌 (*Rosellinia necatrix*) 由来のMyRV3も重要なマイコウイルスとして認識されている。それは、MyRV1とMyRV3の精製粒子を用いて菌類dsRNAウイルスの接種法が開発され、菌類ウイルス学の進展に大きく寄与したことによる^{18, 24)}。両ウイルスとも自然宿主に対し

てハイポウイルスを付与するが、本接種法を用いてこれが完全に再現されている。つまり、本法の開発はコッホの原則を満たす筋道を提供しており、後述の多くのウイルスでこの「粒子接種法」が適用され始めている。また最近になり、MyRV3のVP10がRNAサイレンシングサブプレッサー (宿主防御反応への反撃を担うウイルス因子) であることが明らかになったが、マイコウイルスでは前述のCHV1-p29に続いて2例目、菌類dsRNAウイルスとしては初めての例である²⁵⁾。MyRV1には相同セグメントがなく、どのように宿主のRNAサイレンシング防御に対峙しているか興味もたれる。

3-2. パルティティウイルス科

本科の名前は、"partitus" (ラテン語で「分割された」を意味する) に由来し、2分節dsRNAウイルスを包含する科として1984年に創設されている。当初は宿主の種類や球状粒子のサイズおよび形態、分子系統学的関係などを基に4属が構築されていた。ところが、属レベルの分類が宿主種 (主に植物か菌類) で規定されているにも拘わらず、分子系統樹上でこれらの一部が同一クレードに混在し明確に分けられない状況にあった。これは、パルティティウイルスが少なくとも植物と菌類の間で水平伝搬していたことを示唆している。これを受けて、2014年に同科内の分類体系が大きく刷新されている。再分類では分子系統関係とゲノムサイズや非翻訳領域の特徴などで体系化され、アルファ (植物と菌類, *Alphapartitivirus*)、ベータ (植物と菌類, *Betapartitivirus*)、ガンマ (菌類, *Gammapartitivirus*)、デルタ (植物, *Deltapartitivirus*) の各パルティティウイルス属とクリスポウイルス属 (原生動物, *Cryspovirus*) の5属に再編された (表1, 図1, *Partitiviridae*)²⁶⁾。この時、ゲノム配列情報がないウイルス種は除籍され、代わりに多数の新種が承認されている。

本科は最も多くのマイコウイルス種を包含している (承認種で24種)。これは、糸状菌で広く普遍的に存在し、2分節のdsRNAゲノムも小さく (2.5~1.5 kbp) 解析し易いことに起因しているであろう。本科のウイルスは小さな球状粒子 ($T=1$) を形成し、ゲノムは各セグメントごとに格納されると考えられている。また、基本的には2分節ウイルスであるが、サテライト様セグメントをもつタイプや、推定CPコードセグメントが2種あるタイプなども存在し、高い多様性がある。一般に菌類では複製・蓄積量が高く、比較的多量の精製粒子が得られ、構造解析や粒子による接種試験が進んでいる^{10, 24, 27)}。対症的に植物のパルティティウイルスの蓄積量は極めて低い。

パルティティウイルスは植物や菌類に無病徴感染すると言われてきた。しかし、解析例が増えるにつれてこの解釈にも変化が起こっている。例えば、我々が同定した *Rosellinia necatrix partitivirus 2* (RnPV2) は野外分離時に defective-

interfering RNA (DI-RNA) セグメントを保有していたが、粒子接種法で異種宿主のクリ桐枯病菌へ導入した際に DI-RNA の保有株と欠失株を得ることができた。この時、DI-RNA 欠失株が保有株に対してより強い病原性と高い蓄積量を示した²⁸⁾。また、多様な農作物の病原菌である紋枯病菌 (*Rhizoctonia solani*) の *Rhizoctonia solani partitivirus 2* は、本菌にハイポビルレンスを付与すると報告されている²⁹⁾。菌核菌ウイルス *Sclerotinia sclerotiorum partitivirus 1* は、自然宿主 *S. sclerotiorum* のみならず、同属菌 *S. nivalis* および *S. minor* にもハイポビルレンスを付与するという³⁰⁾。扱い易く接種も可能なパルティティウイルスであれば、ヴァイロコントロール因子として申し分ないが、安定性や伝搬性、有効性など注意深く検討していかなければならない。

本誌でもボルナウイルスの宿主ゲノム内在化配列が紹介されている^{31,32)} ように、非レトロ RNA ウイルス cDNA の宿主核ゲノム挿入 (ウイルス化石配列) が大きな話題となったのは記憶に新しいのではないだろうか。筆者らも RnPV2 の解析時に、パルティティウイルスの化石配列 (CP セグメント由来) を多くの植物ゲノムから発見し報告した³³⁾。実際には、菌類ゲノム中にもパルティティウイルスやトティウイルスなどのウイルス由来エレメントが多数存在する³⁴⁾。現代ウイルスと化石記録の配列情報を基にして、パルティティウイルスの進化や起源は近いうちに紐解かれるかもしれない。さらに一部の動物ゲノム内在化エレメントは遺伝子として発現し、ウイルス抵抗性に寄与する^{35,36)}。植物や菌類においても、これが新たな抗ウイルス機構となる可能性は検証される必要がある。

3-3. トティウイルス科

トティウイルス科はマイコウイルスのグループとして最初に創設された (1982 年)、菌類でも歴史あるウイルス科である。本科は現在 5 属で構成されており、菌類ウイルスはトティウイルス属 (*Totivirus*, 酵母感染性) 及びヴィクトリウイルス属 (*Victorivirus*, 糸状菌感染性) に分類される (図 1, *Totiviridae*)³⁷⁾。両属合わせて 21 種が認定されており、前述のパルティティウイルス科に次いで大きなグループである (*Leishmaniavirus*, *Torichomonasvirus*, *Gialdiavirus*)。また、エビやコウモリ等の小動物^{38,39)}、蚊やショウジョウバエ^{40,41)} といった昆虫の関連ウイルスが報告されており、さらに植物への感染⁴²⁾ も示唆されている。これらについては、内生菌が実際の宿主となる可能性が指摘されており、宿主の決定は慎重になされるべきだが、本科の拡張が想像される。本科ウイルスでは、共通して粒子は球状 ($T=1$) であり、非分節の dsRNA ゲノムに外被蛋白質 (CP, あるいは *gag*) と複製酵素 (RdRp, あるいは *pol*) がタンデムにコードされる。

トティウイルス (*Saccharomyces cerevisiae virus L-A*, ScV-L-A) はマイコウイルスの中でも研究が進んでいる。例えば、粒子内で ScV-L-A RNA の複製と転写が行われること⁴³⁻⁴⁵⁾、この粒子に取込まれている複製酵素はフレームシフトによる *gag* 蛋白質との *gag-pol* 融合蛋白質であること⁴⁶⁾、粒子殻の排出口で *gag* 蛋白質の活性によりキャップスナッチングが起こり成熟 mRNA を転写すること⁴⁷⁾、など先駆的な報告や話題も豊富である。また、トティウイルスではサテライト RNA が付随する場合があります。毒素蛋白質の生産により他の酵母を殺戮することからキラールウイルス (キラール因子) と呼ばれている⁴⁸⁾。現在 7 種が本属に属するが、このうち、*Ustilago maydis virus H1* (UmVH1) は他のトティウイルスと異なる性状をもち、将来独立した属、あるいは科を構成する可能性がある。例えば、ゲノムサイズは他よりも大きく (6.1 kbp vs ~4.6 kbp)、CP や RdRp も他とは違ってポリプロテインとして翻訳され、両者の間に位置するプロテアーゼの活性により切り離される⁴⁹⁾。また、分子系統学的にもトティウイルスと決して近縁とはいえ、むしろ新興ウイルスとの類縁性が認められる (図 1, UmVH1)。菌類のトランスクリプトームデータなどから類似の遺伝子構造をもった配列が検出されることもあり (近藤秀樹博士、私信)、関連ウイルスが報告されれば分類体系の整備に繋がるだろう。

トティウイルスと宿主酵母の共進化に関する興味深い報告がある。*Candida albicans* や *Scheffersomyces stipitis* などの「CTG yeasts」と呼ばれる酵母は、CUG コドンを通常のロイシンではなくセリンに翻訳する特徴をもつ。Taylor らは、当該グループに属する *Scheffersomyces segobiensis* に感染するトティウイルスを分離し、CUG コドンが全く使われていないことを示した⁵⁰⁾。さらに、「CTG yeasts」のゲノム中にトティウイルスの化石配列を見出し、同様の結果を得ている。したがって、「CTG yeasts」のウイルスは宿主細胞環境に順応して進化 (遺伝暗号の変化) したと考えられ、宿主とウイルスの共進化を具体的に示した例である。

一方、ヴィクトリウイルス属は比較的新しく、ICTV に承認されたのは 2008 年のことで、現在は糸状菌から分離された 14 種が属している。メンバーはかつてトティウイルス属に含まれていたが、分子系統学的関係と複製酵素の翻訳様式 (翻訳終止後再開機構、終止コドンと開始コドンが一部重複している) の違いから独立するに至った。タイプ種はエンバク褐紋病菌 (*Helminthosporium victoriae*) から分離された *Helminthosporium victoriae virus 190S* (HvV190S) であり、粒子構造や翻訳機構、ハイポビルレンスなどの研究で先駆的役割を担っている⁵¹⁻⁵³⁾。また、我々が分離した白紋羽病菌の *Rosellinia necatrix victorivirus 1* (RnVV1) は、精製粒子を用いて人工接種が可能であり、菌類トティウイルスの最初の接種例として報告した⁵⁴⁾。

HvV190Sの粒子接種にも成功しているため本法は広く利用可能であると思われる。関連研究分野の進捗を加速すると期待される(未発表)。現に、RnVV1のクリ桐枯病菌(モデル糸状菌、鈴木による最近の本誌総説⁵⁵⁾を参照された)への接種試験により、異種宿主におけるウイルス/宿主間相互作用(抗ウイルスRNAサイレンシング機構)の研究を可能とした⁵⁴⁾。

3.4. クライソウイルス科

クライソウイルス科はクライソウイルス属(*Chrysovirus*)の1属で構成される。メンバーは1991年当初、パルティティウイルス科にまとめられたが(1993年、同科内にクライソウイルス属創設)、時を置いてゲノム情報が明かされると2002年に本科が創設された⁵⁶⁾。タイプ種は*Penicillium chrysogenum virus* (PcV)であり、科名の由来となった。4分節のdsRNAゲノム(3.6~2.5 kbp)には通常、長いセグメントからRdRp, CP, OTUプロテアーゼ、機能未知蛋白質がそれぞれコードされる⁵⁷⁾。これらのdsRNAは個別に、構造が詳しく解析されている球状粒子($T=1$)に包含される。トティウイルスやパルティティウイルスなど他の $T=1$ 球状dsRNAウイルスの粒子は、通常2分子のCP(ホモダイマー×60)で最小ユニットを形成するが(120 CP/粒子)、クライソウイルスは単独CPが先のダイマー様の最小ユニットを形成する(60 CP/粒子)¹¹⁾。粒子内にはRdRpが取り込まれており、これにより各dsRNAセグメントが転写されることが示されている。尚、本科ウイルスで粒子接種に成功した報告例はなく、1細胞に4種のゲノムセグメントを包含するウイルス粒子が同時に導入される(感染成立条件)確率が低いためか、あるいは他の理由によるかは不明である。各セグメントの5'非翻訳領域(5'-UTR)には特徴的な「CAA」の繰り返し配列が存在し、植物ssRNAウイルス(トバモウイルス)のオメガ配列の様に翻訳エンハンサーとして働くと考えられている⁵⁸⁾。ただし、「CAA」コピーの数や分布は種によって大きく異なるため、詳しい機能解析が求められる。

最近になり、5分節型のクライソウイルスが相次いで報告されている。これらは現在承認されているクライソウイルス属(7種)とは独立したグループで、Tentative Chrysoviridaeと仮称されている(図1, Chryso-like)。各セグメントのサイズはクライソウイルス属と近いが、RdRp以外に配列類似性を示す蛋白質はコードしない。すでに、球状の粒子が2種類のCPで形成されることが判明しており⁵⁹⁾、単独CPで粒子形成するクライソウイルス属とは大きく異なる。故に、速やかな分類体系の整備が待たれる。イネいもち病菌(*Magnaporthe oryzae*)から分離された*Magnaporthe oryzae chrysovirus 1* (MoCV1)は本グループを代表するウイルスであり、ハイポウイルス付与能を有する。MoCV1感染いもち菌およびORF4蛋

白質の発現酵母は生育不良をきたし、この時、細胞内では巨大な液胞が形成され、細胞の形態も歪になる⁵⁹⁻⁶²⁾。MoCV1は液体培養すると培地中に放出されることが分かっており、これを利用した生物農薬開発に期待がかかる。また、MoCV1のB系統では1セグメント(dsRNA5)の欠失変異株が得られているため、Chryso-likeウイルスのゲノムは必ずしも5分節である必要はないとされる⁶⁰⁾。変異ウイルスの蓄積量や病原性は野生型のそれと変わらず、dsRNA5の自然界における役割は不明である。加えて、最近報告された植物感染性のクライソウイルスは3分節ゲノムであり、クライソウイルス属メンバーの機能未知蛋白質コードセグメントに相当するdsRNAをもたない⁶³⁾。植物クライソウイルスはChryso-likeウイルスよりもクライソウイルス属により近縁である。以上のように、本科にも上記のような多様なメンバーが含まれることになるであろう。

4. 新規 dsRNA ウイルス科

第9次ICTVレポート以降、菌類dsRNAウイルスを包含する2つの新規ウイルス科が加わった。メガビルナウイルス科(*Megabirnaviridae*)が2011年に、クオドリウイルス科(*Quadriviridae*)が2012年に創設の承認を受けている(表1)。現在は、いずれも1科1属、さらに1種という限られたメンバーで構成されている。ここではこの2科と関連する未承認ウイルスを合わせて紹介する。

4.1. メガビルナウイルス科

本科メガビルナウイルス属(*Megabirnavirus*)の唯一の種は*Rosellinia necatrix megabirnavirus 1* (RnMBV1)である。RnMBV1は、本邦の果樹重要病害を引き起こす白紋羽病菌から分離され、本菌への高いハイポウイルス付与能力から有望なヴァイロコントロール因子として期待されている(本誌総説参照)¹²⁾。本ウイルスは球状粒子(直径約50 nm)を形成し、精製粒子が感染性を有する。ゲノムは2分節dsRNAで、長鎖dsRNA1(8.9 kbp)はCPとRdRp(ORF1, 2)を、短鎖dsRNA2(7.2 kbp)は2つの機能未知蛋白質(ORF3, 4)をコードする⁶⁴⁾。最近、我々はdsRNA1のRdRpが-1フレームシフトによってCP-RdRpの融合蛋白質として翻訳され、粒子に取り込まれることを明らかにした⁶⁵⁾。RnMBV1に限ったことではないが、粒子の人工導入、継代によりウイルス変異株が出現することがある。RnMBV1ではdsRNA2が消失する変異株が得られている。dsRNA2が消失した後は、ゲノムの安定性が崩壊して変異型のdsRNA1再編成セグメントが出現することが報告されている^{65, 66)}。このときRnMBV1のハイポウイルス付与能力が低減することから、dsRNA2はゲノムの安定化にも病原性にも重要である。dsRNA2のORF3蛋白質は感染細胞内で発現しており、お

そらくプロセッシングにより小さなポリペプチドに分解されている⁶⁵⁾。分子機能は不明であるが、ORF3蛋白質は宿主菌に対する病原性関連因子と思われる。対してORF4蛋白質はウエスタン解析で検出されないため、ORF4は機能遺伝子か不明である。

RnMBV1の最大の特徴は、1.6 kbに及ぶ長い5'-UTR（非翻訳領域）である。この領域には両セグメント間で高い配列相同性があり、小さなシストロンが多数見つかる。特に、5'末端は24 ntが完全に一致し、約60 ntに渡って相同ストレッチが続く。最近、筆者らは糸状菌で有効なデュアル・ルシフェラーゼによるレポーター実験系を確立し、これを用いて両セグメントの5'-UTR配列にIRES (internal ribosome entry site) 様の活性があることを見出した（未発表）。高度に保存されているORF直前の約300 bpにはIRESコアエレメントが存在すると考えており、現在詳細に解析している。

白紋羽病菌からは新種と思われるメガビルナウイルス (RnMBV2, 佐々木厚子, 私信) が分離されている。したがって、本科メンバーも徐々に加わって理解も深まると思われる。また、非分節型で粒子を形成しないとされる類縁ウイルス (Megabirna-like_1), *Lentinula edodes mycovirus* (LeMV, 11.3 kbp) と *Phlebiopsis gigantean large virus 1* (PgLv1, 11.6 kbp) が報告されている^{67, 68)}。ゲノムはRnMBV1-dsRNA1よりも長いが、遺伝子構造はよく似ていてRnMBV1-dsRNA2様のセグメントを持たない。これらはRdRpを基にした分子系統樹では、RnMBV1と共に他のマイコウイルスから独立してクラスターを形成する (図1, *Megabirnaviridae*, Megabirna-like_1)。しかし、ゲノム構成、粒子形成能に大きな違いがあるため、これらをメガビルナウイルス科に加えることは混乱を来す。ところが、LeMVの別系統と思われる *Lentinula edodes spherical virus* (LeSV) は、RnMBV1とほぼ同等の直径55 nmの球状粒子を作ると報告されている⁶⁹⁾。LeSVのORF1にコードされる推定218 kDa前駆蛋白質が、プロセッシングを受けて120 kDaの主要CPが作られるとされる。RnMBV1の135 kDa-CPに近いサイズである。したがって、他の類似のウイルスの粒子形成能については精査する必要がある。この結果は分類体系にも大きく影響を与えるだろう。さらに、後述するが、似通ったゲノム構造を持ちながら、分子系統樹上で明確に独立しているウイルスグループも存在する (図1, Megabirna-like_2)。また、同様のゲノム構造をもつ昆虫ウイルス、*Circulifer tenellus virus 1* (CiTV1, 8.1 kbp) と *Spissistilus festinus virus 1* (SpfV1, 8.0 kbp) も報告されており⁷⁰⁾、これらも独立したクレードに属する (図1, Megabirna-like_3)。以上のように、メガビルナ様のウイルスは進化的多様性をもって広く存在しており、新たな科あるいは属を形成すると考えられる。

4.2. クオドリウイルス科

クオドリウイルスの4分節dsRNAゲノム (dsRNA1~4) は、それぞれ1つのタンパク質をコードする。ゲノムdsRNAの電気泳動パターンはクライソウイルスのそれに酷似しているが、両者は多くの点で異なる。まず、クオドリウイルスのゲノムはRdRpコードセグメント (dsRNA3) 以外の3セグメントが、他に相同性を示さない未知蛋白質をコードしている。このRdRpも分子系統学的にクライソウイルス科とは遠縁にあり、むしろゲノム構造が全く違つトティウイルス属により近縁である。面白いことに、トティウイルス科内の属間よりもさらに近縁であるため (図1, *Quadriviridae*)、クオドリウイルスの進化過程には多分節化あるいはその逆のイベントが生じたのであろう。ゲノムサイズはクオドリウイルスの方がクライソウイルスより大きく、球状粒子も2種類のCP (dsRNA2, dsRNA4) で構成されていて異なる⁷¹⁾ (表1)。精製粒子からは4本のdsRNAが不均一な量で分離されるため、クライソウイルス同様、個別に包含されているようである。また、この粒子を用いて接種試験を繰り返し行っているが成功には至っていない。

本科クオドリウイルス属 (*Quadrivirus*) の唯一の種は *Rosellinia necatrix quadrivirus 1* (RnQV1) であるが、既に2系統 (W1075, W1118) のゲノム配列が決定されている^{71, 72)}。さらに、RnQV1に類似のdsRNAパターンは、本邦の他の白紋羽病菌分離株や中国の菌核病菌からも検出され⁷³⁾ (Daohong Jiang, 私信)、本科ウイルスはより広範の糸状菌に感染をしていると考えられる。加えて、イタリアのCherry chlorotic rusty spotおよびトルコのAmasya cherry diseaseを発病したサクランボ (*Prunus avium*) の葉から、類似のウイルスが各2系統の混合感染として報告されている⁷⁴⁾。本病害を引き起こす未同定の絶対寄生菌が宿主と思われるが、植物由来である可能性も否定できない。これらは、共通してRnQV1のCPセグメント (dsRNA2, dsRNA4) に相当するdsRNAが検出されておらず、ウイルスとしての性状がRnQV1と大きく異なる。ただし、明らかにクオドリウイルスと共通祖先をもつグループ (図1, Quadri-like) として存在している。

5. 未承認のdsRNAウイルスグループ

上記の範疇に収まらないdsRNAマイコウイルスも数多く存在するが、現在のところ公式には未分類である (表1)。例えば、ボティビルナウイルス科 (*Botybirnaviridae*) 創設の提案は、ICTVにより審議中である。また、比較的大きな新科を形成すると思われる未分類ウイルスのグループがある。関連研究者らにより、これを新科 (名称未決定、本稿ではMegabirna-like_2と仮称する) として提案する準備が進められている。他にも独立した科または属の分類群に相当するグループがあるので、合わせてここで紹介する。

5-1. ボティビルナウイルス科

本科にはボティビルナウイルス属 (Botybirnavirus) の *Botrytis porri* botybirnavirus 1 (BpBV1), 1種が含まれる。BpBV1は中国でニンニクの葉枯を起こす病原菌 (*Botrytis porri*) から単離された。約6 kbpの2分節 dsRNA ゲノムはそれぞれ1つの大きな ORF を持ち、球状の粒子に包含される。コードされる両蛋白質の N 末端側に、主要構造蛋白質ドメインがマッピングされていることは特徴的である⁷⁵⁾。つまり機序は不明であるが、両 CP は翻訳後プロセッシングを受けて成熟すると考えられる。このウイルス/宿主菌系では精製粒子による接種が可能である。また、RdRp ドメインは1セグメントのみに存在し、ゲノム末端配列は高度に保存されていることから2セグメントでウイルスの機能を担保していることは明らかである。両セグメントには500 nt 程度の5'-UTRがあるが、この領域の相同性は95%にも達する。RdRp による分子系統解析では、BpBV1が既知のマイコウイルスからは独立したクレードに属し(図1, Botybirnavirus)、性状の異なる昆虫の新規ウイルスとクラスターを形成する (Megabirna-like_2)。BpBV1の感染は*B. porri*にハイポヴィルレンスを付与する。このとき、感染菌株の細胞内では液胞様の膜構造物と膜小胞が多数生じて凝集し、この小胞内にはウイルス粒子様の構造物も観察される。以上、BpBV1の性状は比較的详细に解析されており、他のウイルス科との異同も明確なため、本科創設の提案は速やかに承認されるであろう。

5-2. メガビルナ様ウイルス

メガビルナウイルスが報告されて以来、RnMBV1-dsRNA1によく似た構造の非分節型 dsRNA ウイルスが多数報告されている(図1, Megabirna-like_2)。ゲノムには、比較的長い5'-UTRに続いて2つの大きな ORF がタンデムに配置されている。後方 ORF には RdRp ドメインが存在するが、前方 ORF には未知蛋白質がコードされており、RnMBV1-CP との相同性は認められない。いずれのウイルスも粒子を精製できないことから粒子非形成型ウイルスのグループと考えられている。ただし、前述の LeMV と LeSV の例もあるので検討を要する。個々のゲノムサイズは概ね8~9 kbp で RnMBV1-dsRNA1 と同程度である。Phlebiopsis gigantea large virus 2 (PgL2, ~10 kbp?), *Fusarium virguliforme* dsRNA mycovirus 1 (FvRV1, 9.4 kbp) & 2 (FvRV2, 9.3 kbp), *Fusarium graminearum* dsRNA mycovirus 3 (FgV3, 9.1 kbp), *Sclerotinia sclerotiorum* nonsegmented virus L (SsNsV-L, 9.1 kbp), *Phytophthora infestans* RNA virus 3 (PiRV3, 8.1 kbp) の報告がある⁷⁶⁻⁸⁰⁾。Diplodia scrobiculata RNA virus 1 (DsRV1) は RdRp が本グループに類縁であるが、ゲノムは5.0 kbp と小さいうえ5'-UTRも29 nt とかなり短く、分類上の位

置付けが難しい⁸¹⁾。

本グループのウイルスの比較的長い5'-UTR (0.9~1.3 kb) には、RnMBV1のようにIRESエレメントが存在する可能性が高い。バイオインフォマティクスによる予測では、FvRV1とFvRV2の5'-UTR配列に潜在的IRESエレメントが推定されている⁷⁷⁾。同様に、前後ORFの連結部分では、前方ORFの終止コドン直前にスリッパリー配列、直後にH-typeシュードノット構造が共通して予測される⁷⁷⁾。したがってRnMBV1の様に、フレームシフト機構によって両ORFの融合蛋白質が翻訳されると想定される。今後の証明が待たれる。以上、メガビルナウイルスと多くの共通点をもつ本グループであるが、分子系統学的な独立性に基づいた新科もしくは属の創設が妥当と考えられる。

5-3. アルタナウイルス科

3種類のマイコウイルス、*Alternaria alternata* virus 1 (AaV1)⁸²⁾、*Aspergillus* virus 341 (AsV341)、*Aspergillus foetidus* virus-fast (AfV-F, AsV341と同一種の別系統と考えられる)による、アルタナウイルス科 (Alternaviridae) アルタナウイルス属 (Alternavirus) の創設が提案されている⁸³⁾。これらは、クライソウイルス科やクオドリウイルス科とは以下の点で異なる。第3の4分節 dsRNA ウイルスのグループを形成する(図1, Alternaviridae)。ゲノムサイズは前2科よりやや小さく、そのプラス鎖3'末端にはpoly-A配列をもつ点で特徴的である(表1)。また、最も長いセグメントにRdRpをコードするが、球状粒子を構成するCPセグメントは未同定である。RdRpの分子系統樹では、アルタナウイルスは主要なウイルス科とは明らかに遠縁で、独自の進化を果たしたマイコウイルスと考えられる(図1)。生物学的にも、AaV1蓄積量に依存して宿主菌の病徴(生育不良や細胞溶解など)の程度が変化するなど、興味深い現象も観察されている⁸²⁾。

5-4. パルティティ様ウイルス

分子系統学的にパルティティウイルス科と類縁であるが、明らかに独立したウイルスのグループが存在する(図1, Partiti-like)。これには、穀物のマイコトキシン汚染で問題となるムギ類赤かび病菌 (*Fusarium graminearum*) の *Fusarium graminearum* virus 4 (FgV4)、イネ紋枯病菌の *Rhizoctonia solani* dsRNA virus 1 (RsRV1)、エンドファイト(内生菌)である *Curvularia protuberata* の *Curvularia thermal tolerance* virus (CThTV) が含まれる^{29, 79, 84)}。また、NCBIでゲノム配列が公開されている類似ウイルスとして、*Cryphonectria parasitica* bipartite mycovirus 1 (CpBMV1) がクリ胴枯病菌から分離されている。共通して2分節ゲノムの長鎖 dsRNA1 には RdRp が、短鎖 dsRNA2 には未知蛋白質がコードされており、パルティティウイルスのゲノムによく似ている。しかしこのコード様式が一様ではなく、

CThTVは各セグメントにORFを2つ、FgV4とCpBMV1はdsRNA1に1つとdsRNA2に2つ、RsRV1は各セグメントに1つ、それぞれ持つ。CThTVの球状粒子が精製されており、dsRNA2にはCPがコードされると考えるのが妥当であろう。

CThTV感染の生態学的役割については、興味深い話題がある。米国イエローストーンの地熱が65度にも達する地域では、*Dichanthelium lanuginosum*（イネ科の単子葉草本植物）が平然と自生している。この植物の耐熱性は、エンドファイト（*Curvularia protuberata*）の共生により獲得しているが、実はこの耐熱性にはエンドファイトがCThTVに感染している必要があった⁸⁴。この三者関係はトマト（双子葉植物）においても成立するというから驚きである。

分子系統学的な類似ウイルスとして、dsRNA2を欠くHeterobasidion RNA virus 6 (HetRV6)も報告されている⁸⁵。HetRV6の非分節ゲノムは単一のORF (RdRp)をもち、ナルナウイルス科 (*Narnaviridae*, 酵母, 菌類のssRNAウイルス)のゲノム構造と同じである。HetRV6は、北欧からアジア、北米まで広く分布する針葉樹林の木材腐朽菌 (*Heterobasidion annosum* など)に広く感染している。検出率が高く、単一種のマイコウイルスとして35系統が解析されている (279宿主分離株の12.5%)。また、宿主の地理的分布と系統関係がウイルス側の系統関係と一致しており、各地で共進化してきたと考えられている。通常、マイコウイルスの異宿主種間の水平伝播は、接触菌糸間の不和合性により制限されるが、HetRV6は*Heterobasidion*属菌の種間で水平伝播が可能であり (機構は不明)、これが広範に拡散した一因かもしれない。現在までに、HetRV6のようなウイルスは他の菌類からは分離されていない。

5-5. アマルガウイルス科

アマルガウイルス科 (*Amalgaviridae*)は最近新設されたdsRNAウイルス科で、ICTVに認知されているメンバー (アマルガウイルス属, *Amalgavirus*)は植物に潜在感染する。ゲノムはトティウイルスに類似していて、約3.5 kbpの非分節dsRNAゲノムに2つのORFをもち、前方ORFは小さめの未知蛋白質 (40 kDa程度)を、後方ORFはRdRpをコードする。一方でRdRpドメインはパルティティウイルスと分子系統学的に近縁である。このようにトティウイルスとパルティティウイルスの合いの子 (amalgam)のようなdsRNAウイルス群であることが、科名の由来となった⁸⁶ (図1, *Amalgavirus*)。これまでに粒子精製に成功した例はなく、その形態あるいは形成能自体も不明である。RdRpはフレームシフトによって前後ORFの融合遺伝子として翻訳されると考えられており、それを支持するスリッパリー配列と近接するシュードノット構造がメンバーに共通して検出される。菌類からはよく似たゲノム構造をもつ、

イネ偽黒穂病菌 (*Ustilagoidea virens*)の*Ustilagoidea virens* nonsegmented virus 1 (UvNV1)と、タバコ赤星病菌 (*Alternaria longipes*)の*Alternaria longipes* dsRNA virus 1 (AIRV1)が最近報告されている^{87, 88}。さらにNCBIの公開配列中には、類似ウイルスと思われる*Zygosaccharomyces bailii* virus Z (ZbV-Z, 酵母由来)が含まれている。これらはRdRpの分子系統解析で、アマルガウイルス科と共に独立クレードを形成する (図1, Amalga-like)。ZbV-Zはより植物アマルガウイルスに近縁であるが、配列相同性は高くない (Blueberry latent virusと24%)。

興味深いことに、アマルガウイルスと先のPartiti-likeウイルスのRdRpは互いに最も近縁である (図1)。アマルガウイルスとPartiti-likeウイルスがどのように分化したかは大きな謎だが、情報が蓄積すればその進化的系譜も明らかにされるだろう。また、植物のアマルガウイルスは高率に種子伝染することで知られ、この性質は植物パルティティウイルスにも共通する。さらに両科とも、植物-菌類間の水平伝播が起こると思われる。伝播の方向性がどちらでも、UvNV1 (Amalga-like)の宿主*U. virens*が好んで稲穂に定着することに因果関係を感じずにはいられない。

6. 広がりを見せる菌類dsRNAウイルスの世界

これまでに述べたウイルスのほとんどは、キノコや有用物質生産菌などの産業上重要な菌類、農業生産上問題となる植物病原菌、または我々の健康を脅かす病原菌類から分離されている。これらは菌類全体のほんの一握りであり、分離法や培養法がよく確立したものばかりである。一方で、植物体内に共生するエンドファイトについてもウイルスハンティングが行われている⁸⁹。エンドファイトは種類によっては培養可能で、植物との3者間関係 (ウイルス-宿主菌-植物)の研究対象として優れている。上述の*C. protuberata*とCThTVが良い例である。しかし、一般的には培養は難しく、培養に成功してもウイルスが容易に消失するという問題があり、植物との3者間相互作用がウイルスの安定性に関わるとの見方もある。エンドファイトのマイコウイルスは不明な点が多いが、ここでは報告されているものを簡潔に紹介する。

6-1. 特異なトティ様ウイルス

人工培養ができない菌類が多く存在し、これらにも広くマイコウイルスが感染していると考えられる。実際に我々のグループでも純粋培養できないような菌類のウイルス感染 (マイナス鎖RNAウイルスの古の感染記録)を報告している⁹⁰。このような絶対寄生菌は扱い難いために宿主材料としては敬遠されがちであるが、これを克服した良い例がある。アーバスキュラー菌根菌は植物の根でリン摂取を補助するエンドファイトであり、植物-菌類の共生関係が研究されている。北海道大学の江澤辰広博士らは根から

効率的にアーバスキュラー菌根菌を分離する技術を開発し、マイコウイルスの同定に成功している⁹¹⁾。このとき *Glomus* sp. (現在は *Rhizophagus clarus* (Nicolson & Schenck) Walker & Schübler と記載される) から分離された *Glomus* sp. strain RF1 virus (GSRV) は、全く新種の dsRNA ウイルスである。約 4.6 kbp のゲノムはトテウイルスの様な構造をしているが、3' 末端には poly (A) 配列が存在し、RdRp も 5' 側 ORF にコードされるなど、ユニークな特徴をもつ。3' 側の ORF にコードされる蛋白質には phytoeovirus P7 protein (植物レオウイルスの構造蛋白質) モチーフが見つかっており、CP である可能性が示唆されている。このモチーフは、他のウイルスの非構造蛋白質にも検出されることもあるので、それらの細胞内局在性や機能についても興味をもたれる。GSRV 感染は宿主菌の孢子産生量と植物の生育促進効果を低減すると指摘されており、疫学的にも興味深い⁹¹⁾。

Phytoeovirus P7 protein モチーフは RNA 結合ドメインを含み、多くのメガビルナ様ウイルス (Megabirna-like_2)、クライソウイルス、エンドルナウイルスの複製酵素にも認められる^{79, 80)}。したがって、P7 ドメインの獲得はウイルスの複製に有利に働くとする説も唱えられており、機能解析が待たれる。このような P7 ドメインの広がり、自然界での RNA ウイルス間の遺伝子水平伝播が、想定されていた以上に頻繁に行われてきたことを示唆している。ウイルスの進化は通常、複製酵素の分子系統学的考察に基づいて議論されるが、無視すべきでない進化の歴史が見落とされるリスクがある⁹²⁾。つまり、ウイルス間、ウイルス/宿主間における遺伝子水平伝播やリアソータント等のネットワーク型の相関関係を含めた考察が、今後の重要な課題になってくると考えられる⁸⁰⁾。この意味では、P7 ドメインのウイルス科を超えた広がり、ウイルス進化の新しい一側面を如実に表している。

6.2. エンドファイトに広がるウイルス界とは？

植物と共生するエンドファイトとは言え、相手が変われば病原菌になり得る。この意味では、病原菌として知られる *Alternaria* 属菌や *Fusarium* 属菌などは、広義でエンドファイトと言える。したがって、これらに感染するウイルスが、エンドファイトのウイルスであるという見方もできる。これは意外にも実像を捉えていて、メタゲノムによる(真性の)エンドファイトウイルスの探索結果には、パルティティウイルス、ヴィクトリウイルス、クライソウイルスの類似配列が多数含まれる⁸⁹⁾。つまり、これまで述べてきたマイコウイルスの世界が、エンドファイトにも同様に存在すると考えられる。無論、未分類のウイルス様配列も複数あり、GSRV のような新奇ウイルス発見に繋がる可能性も高い。また、最近では藻類と共生関係を樹立している菌類(地衣類)にもマイコウイルス感染の可能性が指摘

されている。複数の dsRNA エLEMENT が分離されており、どのようなウイルスが含まれるか興味深い。また、純粋培養が不可能なエンドファイト等であっても、*Glomus* sp. (*R. clarus*) のように高純度分離法が確立されれば、ウイルス探索が容易となるであろう。

7. 「偽」の dsRNA ウイルス

冒頭で触れた通り、マイコウイルスの探索は dsRNA 分子を指標に行われてきている。特徴づけがなされた当時は、これらの多くが dsRNA ウイルスとして分類されていた。例を挙げると、ハイポウイルス科とエンドルナウイルス科がこれに相当する。これらは、共に粒子を形成せず、粒子に包含される核酸型でゲノムを特定できないため、複製酵素の類縁性を根拠に (+) ssRNA ウイルスとして扱われている。ナルナウイルス科も同様の性質を持つが、粒子に代わり、ゲノム ssRNA と RdRp の複合体が精製されているため、本科は最初から ssRNA ウイルスとして分類された(1988)。Saccharomyces 23S RNA narnavirus (ナルナウイルス)などは、複製様式などが詳しく解析されており^{93, 94)}、トテウイルス ScV-L-A と共にマイコウイルス研究に大きく貢献した⁹⁵⁾。ジャガイモ疫病菌(卵菌)では、Phytophthora infestans RNA virus 1 の dsRNA が分析されている。その RdRp は ssRNA ウイルス (*Astroviridae*) と低い類縁性を示し、新科を代表するウイルスになると思われる⁹⁶⁾。我々のグループで最近解析した dsRNA 分子も新規 ssRNA ウイルス (*Rosellinia necatrix fusarivirus 1*, 粒子非形成)の複製中間体と結論された²⁹⁾。dsRNA ウイルスとして報告されている関連ウイルスを含めて ssRNA ウイルスの新科を提案する予定である。今後もこのような「偽」の dsRNA ウイルスが次々に分離されてくると考えられ、菌類 ssRNA ウイルスの世界も拡大を続けると考えられる。

8. おわりに

菌類に感染する dsRNA ウイルスを、既報のウイルス科、新科、提案中あるいは提案準備中の新科および属、さらに分離されたばかりの新規ウイルスに分けて個別に概説した。広く浅くではあるが、菌類 dsRNA ウイルスの多様性ならびに菌類ウイルス学の歴史や潮流を知る一助となれば幸いである。現代ウイルス学では核酸配列解析技術の革新により、加速度的に新規ウイルスの報告が相次いでいる。菌類でもエンドファイトに加え、*Sclerotinia* 属菌、*Botrytis* 属菌、食用キノコや地衣類など、複数の宿主菌類を対象に次世代シーケンサーを用いたウイルス探索が行われている(2014年、第3回国際マイコウイルスシンポジウムより)。このような背景の中、菌類 dsRNA ウイルスの報告例が増えることは必至で読者におかれてもマイコウイルスワールドに今後注目頂ければ、幸いである。尚、本稿では詳しく

触れなかったが、一部の dsRNA マイコウイルスではウイルス/ウイルス間または宿主/ウイルス間の相互作用解析や、ウイルスの構造解析、ウイルス遺伝子の発現翻訳機構の解析などが進んでいる。これらの研究による成果は、菌類ウイルス学の発展と他界のウイルス学への波及効果に止まらず、農業をはじめとする産業界への貢献にも繋がると期待される。

謝 辞

本稿で紹介した研究の一部は、Lakha Salaipeeth 博士、Lin Yu-Hsin 博士、Ana Eusebio-Cope 博士、Supyani 博士、Sun Li-Ying 博士、佐々木厚子博士、近藤秀樹博士、兼松聡子博士、Bradley I Hillman 博士との共同研究により得られた成果であり、ここに感謝申し上げます。また、本稿執筆の機会を与えて下さった、谷口孝喜博士に深謝する。

引用文献

- 1) Blackwell M. 2011. The fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *Am J Bot* 98:426-438.
- 2) Kondo H, Kanematsu S, Suzuki N. 2013. Viruses of the white root rot fungus, *Rosellinia necatrix*. *Adv Virus Res* 86:177-214.
- 3) Hollings M. 1962. Viruses associated with die-back disease of cultivated mushroom. *Nature* 196:962-965.
- 4) Eusebio-Cope A, Sun L, Tanaka T, Chiba S, Kasahara S, Suzuki N. 2014. The chestnut blight fungus for studies on virus/host and virus/virus interactions: from a natural to a model host. *Virology*. (in press)
- 5) Jiang D, Fu Y, Guoqing L, Ghabrial SA. 2013. Viruses of the plant pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*. *Adv Virus Res* 86:215-248.
- 6) Xie J, Jiang D. 2014. New insights into mycoviruses and exploration for the biological control of crop fungal diseases. *Annu Rev Phytopathol* 52:45-68.
- 7) Ghabrial S, Suzuki N. 2009. Viruses of plant pathogenic fungi. *Annu Rev Phytopathol* 47:353-384.
- 8) Nuss DL. 2011. Mycoviruses, RNA silencing, and viral RNA recombination. *Adv Virus Res* 80:25-48.
- 9) Dawe AL, Nuss DL. 2013. Hypovirus molecular biology: from Koch's postulates to host self-recognition genes that restrict virus transmission. *Adv Virus Res* 86:109-147.
- 10) Nibert ML, Tang J, Xie J, Collier AM, Ghabrial SA, Baker TS, Tao YJ. 2013. 3D structures of fungal partitiviruses. *Adv Virus Res* 86:59-85.
- 11) Caston JR, Luque D, Gomez-Blanco J, Ghabrial SA. 2013. Chrysovirus structure: repeated helical core as evidence of gene duplication. *Adv Virus Res* 86:87-108.
- 12) Chiba S, Kondo H, Kanematsu S, Suzuki N. 2010. Mycoviruses and virocontrol (in Japanese with the English abstract). *Uirusu* 60:163-176.
- 13) Yu X, Li B, Fu Y, Jiang D, Ghabrial SA, Li G, Peng Y, Xie J, Cheng J, Huang J, Yi X. 2010. A geminivirus-related DNA mycovirus that confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus. *Proc Natl Acad Sci U S A* 107:8387-8392.
- 14) Yu X, Li B, Fu Y, Xie J, Cheng J, Ghabrial SA, Li G, Yi X, Jiang D. 2013. Extracellular transmission of a DNA mycovirus and its use as a natural fungicide. *Proc Natl Acad Sci U S A* 110:1452-1457.
- 15) Liu L, Xie J, Cheng J, Fu Y, Li G, Yi X, Jiang D. 2014. Fungal negative-stranded RNA virus that is related to bornaviruses and nyaviruses. *Proc Natl Acad Sci U S A* 111:12205-12210.
- 16) King AMQ, Adams MJ, Carstens EB, Lefkowitz EJ. 2011. *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee for the Taxonomy of Viruses*. Elsevier, Academic Press, New York.
- 17) Enebak SA, Hillman BI, Macdonald WL. 1994. A hypovirulent isolate of *Cryphonectria parasitica* with multiple, genetically unique dsRNA segments *Molecular Plant-Microbe Interactions* 7:590-595.
- 18) Hillman BI, Supyani S, Kondo H, Suzuki N. 2004. A reovirus of the fungus *Cryphonectria parasitica* that is infectious as particles and related to the *Coltivirus* genus of animal pathogens. *J Virol* 78:892-898.
- 19) Suzuki N, Supyani S, Maruyama K, Hillman BI. 2004. Complete genome sequence of Mycoreovirus-1/Cp9B21, a member of a novel genus within the family *Reoviridae*, isolated from the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica*. *J Gen Virol* 85:3437-3448.
- 20) Supyani S, Hillman BI, Suzuki N. 2007. Baculovirus expression of the 11 mycoreovirus-1 genome segments and identification of the guanylyltransferase-encoding segment. *J Gen Virol* 88:342-350.
- 21) Tanaka T, Sun L, Tsutani K, Suzuki N. 2011. Rearrangements of mycoreovirus 1 S1, S2 and S3 induced by the multifunctional protein p29 encoded by the prototypic hypovirus *Cryphonectria hypovirus 1* strain EP713. *J Gen Virol* 92:1949-1959.
- 22) Sun L, Suzuki N. 2008. Intragenic rearrangements of a mycoreovirus induced by the multifunctional protein p29 encoded by the prototypic hypovirus CHV1-EP713. *RNA* 14:2557-2571.
- 23) Tanaka T, Eusebio-Cope A, Sun L, Suzuki N. 2012. Mycoreovirus genome alterations: similarities to and differences from rearrangements reported for other reoviruses. *Front Microbiol* doi: 10.3389/fmicb. 2012. 00186. eCollection 2012.
- 24) Kanematsu S, Sasaki A, Onoue M, Oikawa Y, Ito T. 2010. Extending the fungal host range of a partitiviruses and a mycoreovirus from *Rosellinia necatrix* by inoculation of protoplasts with virus particles. *Phytopathology* 100:922-930.
- 25) Yaegashi H, Yoshikawa N, Ito T, Kanematsu S. 2013. A mycoreovirus suppresses RNA silencing in the white root rot fungus, *Rosellinia necatrix*. *Virology* 444:409-416.
- 26) Nibert ML, Ghabrial SA, Maiss E, Lesker T, Vainio EJ, Jiang D, Suzuki N. 2014. Taxonomic reorganization of family *Partitiviridae* and other recent progress in partitiviruses research. *Virus Res* 188C:128-141.
- 27) Sasaki A, Kanematsu S, Onoue M, Oyama Y, Yoshida K. 2006. Infection of *Rosellinia necatrix* with purified

- viral particles of a member of Partitiviridae (RnPV1-W8). Arch Virol 151:697-707.
- 28) Chiba S, Lin YH, Kondo H, Kanematsu S, Suzuki N. 2013. Effects of defective-interfering RNA on symptom induction by, and replication of a novel partitivirus from a phytopathogenic fungus *Rosellinia necatrix*. J Virol 87:2330-2341.
 - 29) Zheng L, Zhang M, Chen Q, Zhu M, Zhou E. 2014. A novel mycovirus closely related to viruses in the genus Alphapartitivirus confers hypovirulence in the phytopathogenic fungus *Rhizoctonia solani*. Virology 456-457:220-226.
 - 30) Xiao X, Cheng J, Tang J, Fu Y, Jiang D, Baker TS, Ghabrial SA, Xie J. 2014. A novel partitivirus that confers hypovirulence on plant pathogenic fungi. J Virol 88:10120-10133.
 - 31) Tomonaga K. 2012. Bornavirus. Uirusu 62:47-56.
 - 32) Horie M, Tomonaga K. 2010. Endogenous bornavirus elements in mammalian genome. Uirusu 60:143-154.
 - 33) Chiba S, Kondo H, Tani A, Saisho D, Sakamoto W, Kanematsu S, Suzuki N. 2011. Widespread endogenization of genome sequences of non-retroviral RNA viruses into plant genomes. PLoS Pathog 7:e1002146.
 - 34) Liu H, Fu Y, Jiang D, Li G, Xie J, Cheng J, Peng Y, Ghabrial SA, Yi X. 2010. Widespread horizontal gene transfer from double-stranded RNA viruses to eukaryotic nuclear genomes. J Virol 84:11876-11887.
 - 35) Goic B, Vodovar N, Mondotte JA, Monot C, Frangeul L, Blanc H, Gausson V, Vera-Otarola J, Cristofari G, Saleh MC. 2013. RNA-mediated interference and reverse transcription control the persistence of RNA viruses in the insect model *Drosophila*. Nat Immunol 14:396-403.
 - 36) Fujino K, Horie M, Honda T, Merriman DK, Tomonaga K. 2014. Inhibition of Borna disease virus replication by an endogenous bornavirus-like element in the ground squirrel genome. Proc Natl Acad Sci U S A 111:13175-13180.
 - 37) Ghabrial SA, Nibert ML. 2009. *Victorivirus*, a new genus of fungal viruses in the family *Totiviridae*. Arch Virol 154:373-379.
 - 38) Poulos BT, Tang KF, Pantoja CR, Bonami JR, Lightner DV. 2006. Purification and characterization of infectious myonecrosis virus of penaeid shrimp. J Gen Virol 87:987-996.
 - 39) Yang X, Zhang Y, Ge X, Yuan J, Shi Z. 2012. A novel totivirus-like virus isolated from bat guano. Arch Virol 157:1093-1099.
 - 40) Zhai Y, Attoui H, Mohd Jaafar F, Wang HQ, Cao YX, Fan SP, Sun YX, Liu LD, Mertens PP, Meng WS, Wang D, Liang G. 2010. Isolation and full-length sequence analysis of *Armigeres subalbatus* totivirus, the first totivirus isolate from mosquitoes representing a proposed novel genus (*Artivirus*) of the family *Totiviridae*. J Gen Virol 91:2836-2845.
 - 41) Wu Q, Luo Y, Lu R, Lau N, Lai EC, Li WX, Ding SW. 2010. Virus discovery by deep sequencing and assembly of virus-derived small silencing RNAs. Proc Natl Acad Sci U S A 107:1606-1611.
 - 42) Roossinck MJ. 2010. Lifestyles of plant viruses. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 365:1899-1905.
 - 43) Esteban R, Wickner RB. 1986. Three different M1 RNA-containing viruslike particle types in *Saccharomyces cerevisiae*: in vitro M1 double-stranded RNA synthesis. Mol Cell Biol 6:1552-1561.
 - 44) Fujimura T, Esteban R, Wickner RB. 1986. In vitro L-A double-stranded RNA synthesis in virus-like particles from *Saccharomyces cerevisiae*. Proc Natl Acad Sci U S A 83:4433-4437.
 - 45) Esteban R, Wickner RB. 1988. A deletion mutant of L-A double-stranded RNA replicates like M1 double-stranded RNA. J Virol 62:1278-1285.
 - 46) Dinman JD, Icho T, Wickner RB. 1991. A -1 ribosomal frameshift in a double-stranded RNA virus of yeast forms a gag-pol fusion protein. Proc Natl Acad Sci U S A 88:174-178.
 - 47) Fujimura T, Esteban R. 2011. Cap-snatching mechanism in yeast L-A double-stranded RNA virus. Proc Natl Acad Sci U S A 108:17667-17671.
 - 48) Schmitt MJ, Breinig F. 2006. Yeast viral killer toxins: lethality and self-protection. Nat Rev Microbiol 4:212-221.
 - 49) Kang J, Wu J, Bruenn JA, Park C. 2001. The H1 double-stranded RNA genome of *Ustilago maydis* virus-H1 encodes a polyprotein that contains structural motifs for capsid polypeptide, papain-like protease, and RNA-dependent RNA polymerase. Virus Res 76:183-189.
 - 50) Taylor DJ, Ballinger MJ, Bowman SM, Bruenn JA. 2013. Virus-host co-evolution under a modified nuclear genetic code. PeerJ 1:e50.
 - 51) Li H, Havens WM, Nibert ML, Ghabrial SA. 2011. RNA sequence determinants of a coupled termination-reinitiation strategy for downstream open reading frame translation in *Helminthosporium victoriae* virus 190S and other victoriviruses (Family *Totiviridae*). J Virol 85:7343-7352.
 - 52) Ghabrial S. 2008. Totiviruses, p. 163-174. In Mahy BWJ, Van Regenmortel MHV (ed.), Encyclopedia of Virology, 3rd ed, vol. 5. Elsevier, Oxford.
 - 53) Dunn SE, Li H, Cardone G, Nibert ML, Ghabrial SA, Baker TS. 2013. Three-dimensional structure of victorivirus H_vV190S suggests coat proteins in most totiviruses share a conserved core. PLoS Pathog 9:e1003225.
 - 54) Chiba S, Lin YH, Kondo H, Kanematsu S, Suzuki N. 2013. A novel victorivirus from a phytopathogenic fungus, *Rosellinia necatrix* is infectious as particles and targeted by RNA silencing. J Virol 87:6727-6738.
 - 55) Suzuki N. 2014. *Cryphonectria parasitica* as a host of fungal viruses: a tool useful to unravel the mycovirus world. Uirusu 64:11-24 (in Japanese with an English abstract).
 - 56) Jiang D, Ghabrial SA. 2004. Molecular characterization of *Penicillium chrysogenum* virus: reconsideration of the taxonomy of the genus *Chrysovirus*. J Gen Virol 85:2111-2121.
 - 57) Ghabrial S. 2008. Chrysoviruses, p. 284-291. In Mahy BWJ, Van Regenmortel MHV (ed.), Encyclopedia of Virology, 3rd ed, vol. 2. Elsevier, Oxford.

- 58) Gallie DR, Walbot V. 1992. Identification of the motifs within the tobacco mosaic virus 5'-leader responsible for enhancing translation. *Nucleic Acids Res* 20:4631-4638.
- 59) Urayama S, Ohta T, Onozuka N, Sakoda H, Fukuhara T, Arie T, Teraoka T, Moriyama H. 2012. Characterization of Magnaporthe oryzae chrysovirus 1 structural proteins and their expression in *Saccharomyces cerevisiae*. *J Virol* 86:8287-8295.
- 60) Urayama S, Sakoda H, Takai R, Katoh Y, Minh Le T, Fukuhara T, Arie T, Teraoka T, Moriyama H. 2014. A dsRNA mycovirus, Magnaporthe oryzae chrysovirus 1-B, suppresses vegetative growth and development of the rice blast fungus. *Virology* 448:265-273.
- 61) Urayama S, Kato S, Suzuki Y, Aoki N, Le MT, Arie T, Teraoka T, Fukuhara T, Moriyama H. 2010. Mycoviruses related to chrysovirus affect vegetative growth in the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *J Gen Virol* 91:3085-3094.
- 62) Urayama S, Fukuhara T, Moriyama H, Toh EA, Kawamoto S. 2014. Heterologous expression of a gene of Magnaporthe oryzae chrysovirus 1 strain A disrupts growth of the human pathogenic fungus *Cryptococcus neoformans*. *Microbiol Immunol* 58:294-302.
- 63) Li L, Liu J, Xu A, Wang T, Chen J, Zhu X. 2013. Molecular characterization of a trisegmented chrysovirus isolated from the radish *Raphanus sativus*. *Virus Res* 176:169-178.
- 64) Chiba S, Salaipeth L, Lin YH, Sasaki A, Kanematsu S, Suzuki N. 2009. A novel bipartite double-stranded RNA mycovirus from the white root rot fungus *Rosellinia necatrix*: molecular and biological characterization, taxonomic considerations, and potential for biological control. *J Virol* 83:12801-12812.
- 65) Salaipeth L, Chiba S, Eusebio-Cope A, Kanematsu S, Suzuki N. 2014. Biological properties and expression strategy of rosellinia necatrix megabirnavirus 1 analysed in an experimental host, *Cryphonectria parasitica*. *J Gen Virol* 95:740-750.
- 66) Kanematsu S, Shimizu T, Salaipeth L, Yaegashi H, Sasaki A, Ito T, Suzuki N. 2014. Genome rearrangement of a mycovirus *Rosellinia necatrix* megabirnavirus 1 affecting its ability to attenuate virulence to the host fungus. *Virology* 450-451:308-315.
- 67) Magae Y. 2012. Molecular characterization of a novel mycovirus in the cultivated mushroom, *Lentinula edodes*. *Viol J* 9:60.
- 68) Lim JM, Jamal A, Phoon X, Korhonen K, Coutts RH. 2011. Incidence of *Phlebiopsis gigantea* large virus-1 in a collection of *Phlebiopsis gigantea* isolates. *Arch Virol* 156:2091-2094.
- 69) Won HK, Park SJ, Kim DK, Shin MJ, Kim N, Lee SH, Kwon YC, Ko HK, Ro HS, Lee HS. 2013. Isolation and characterization of a mycovirus in *Lentinula edodes*. *J Microbiol* 51:118-122.
- 70) Spear A, Sisterson MS, Yokomi R, Stenger DC. 2010. Plant-feeding insects harbor double-stranded RNA viruses encoding a novel proline-alanine rich protein and a polymerase distantly related to that of fungal viruses. *Virology* 404:304-311.
- 71) Lin YH, Chiba S, Tani A, Kondo H, Sasaki A, Kanematsu S, Suzuki N. 2012. A novel quadripartite dsRNA virus isolated from a phytopathogenic filamentous fungus, *Rosellinia necatrix*. *Virology* 426:42-50.
- 72) Lin YH, Hisano S, Yaegashi H, Kanematsu S, Suzuki N. 2013. A second quadrivirus strain from the phytopathogenic filamentous fungus *Rosellinia necatrix*. *Arch Virol* 158:1093-1098.
- 73) Arakawa M, Nakamura H, Uetake Y, Matsumoto N. 2002. Presence and distribution of double-stranded RNA elements in the white root rot fungus *Rosellinia necatrix*. *Mycoscience* 43:21-26.
- 74) Kozlakidis Z, Covelli L, Di Serio F, Citir A, Acikgoz S, Hernandez C, Ragozzino A, Flores R, Coutts RH. 2006. Molecular characterization of the largest mycoviral-like double-stranded RNAs associated with Amasya cherry disease, a disease of presumed fungal aetiology. *J Gen Virol* 87:3113-3117.
- 75) Wu M, Jin F, Zhang J, Yang L, Jiang D, Li G. 2012. Characterization of a novel bipartite double-stranded RNA mycovirus conferring hypovirulence in the phytopathogenic fungus *Botrytis porri*. *J Virol*.86:6605-6619.
- 76) Kozlakidis Z, Hacker CV, Bradley D, Jamal A, Phoon X, Webber J, Brasier CM, Buck KW, Coutts RH. 2009. Molecular characterisation of two novel double-stranded RNA elements from *Phlebiopsis gigantea*. *Virus Genes* 39:132-136.
- 77) Cai G, Krychiw JF, Myers K, Fry WE, Hillman BI. 2013. A new virus from the plant pathogenic oomycete *Phytophthora infestans* with an 8 kb dsRNA genome: the sixth member of a proposed new virus genus. *Virology* 435:341-349.
- 78) Marvelli RA, Hobbs HA, Li S, McCoppin NK, Domier LL, Hartman GL, Eastburn DM. 2014. Identification of novel double-stranded RNA mycoviruses of *Fusarium virguliforme* and evidence of their effects on virulence. *Arch Virol* 159:349-352.
- 79) Yu J, Kwon SJ, Lee KM, Son M, Kim KH. 2009. Complete nucleotide sequence of double-stranded RNA viruses from *Fusarium graminearum* strain DK3. *Arch Virol* 154:1855-1858.
- 80) Liu H, Fu Y, Xie J, Cheng J, Ghabrial SA, Li G, Peng Y, Yi X, Jiang D. 2012. Evolutionary genomics of mycovirus-related dsRNA viruses reveals cross-family horizontal gene transfer and evolution of diverse viral lineages. *BMC Evol Biol* 12:91.
- 81) De Wet J, Bihon W, Preisig O, Wingfield BD, Wingfield MJ. 2011. Characterization of a novel dsRNA element in the pine endophytic fungus *Diplodia scrobiculata*. *Arch Virol* 156:1199-1208.
- 82) Aoki N, Moriyama H, Kodama M, Arie T, Teraoka T, Fukuhara T. 2009. A novel mycovirus associated with four double-stranded RNAs affects host fungal growth in *Alternaria alternata*. *Virus Res* 140:179-187.
- 83) Kozlakidis Z, Herrero N, Ozkan S, Kanhayuwa L, Jamal A, Bhatti MF, Coutts RH. 2013. Sequence determination of a quadripartite dsRNA virus isolated from

- Aspergillus foetidus*. Arch Virol 158:267-272.
- 84) Marquez LM, Redman RS, Rodriguez RJ, Roossinck MJ. 2007. A virus in a fungus in a plant: three-way symbiosis required for thermal tolerance. Science 315:513-515.
- 85) Vainio EJ, Hyder R, Aday G, Hansen E, Piri T, Dogmus-Lehtijarvi T, Lehtijarvi A, Korhonen K, Hantula J. 2012. Population structure of a novel putative mycovirus infecting the conifer root-rot fungus *Heterobasidion annosum sensu lato*. Virology 422:366-376.
- 86) Martin RR, Zhou J, Tzanetakis IE. 2011. Blueberry latent virus: an amalgam of the *Partitiviridae* and *Totiviridae*. Virus Res 155:175-180.
- 87) Zhang T, Jiang Y, Dong W. 2014. A novel monopartite dsRNA virus isolated from the phytopathogenic fungus *Ustilagoidea virens* and ancestrally related to a mitochondria-associated dsRNA in the green alga *Bryopsis*. Virology 462-463:227-235.
- 88) Lin Y, Zhang H, Zhao C, Liu S, Guo L. 2014. The complete genome sequence of a novel mycovirus from *Alternaria longipes* strain HN28. Arch Virol.(in press)
- 89) Bao X, Roossinck MJ. 2013. Multiplexed interactions: viruses of endophytic fungi. Adv Virus Res 86:37-58.
- 90) Kondo H, Chiba S, Sasaki A, Kanematsu S, Suzuki N. 2013. Evidence for negative-strand RNA Virus infection in fungi Virology 435:201-209.
- 91) Ikeda Y, Shimura H, Kitahara R, Masuta C, Ezawa T. 2012. A novel virus-like double-stranded RNA in an obligate biotroph arbuscular mycorrhizal fungus: a hidden player in mycorrhizal symbiosis. Mol Plant Microbe Interact. 25:1005-1012.
- 92) Koonin EV, Dolja VV. 2012. Expanding networks of RNA virus evolution. BMC Biol 10:54.
- 93) Esteban R, Fujimura T. 2003. Launching the yeast 23S RNA Narnavirus shows 5' and 3' cis-acting signals for replication. Proc Natl Acad Sci U S A 100:2568-2573.
- 94) Esteban R, Vega L, Fujimura T. 2005. Launching of the yeast 20 s RNA narnavirus by expressing the genomic or antigenomic viral RNA in vivo. J Biol Chem 280:33725-33734.
- 95) Wickner RB, Fujimura T, Esteban R. 2013. Viruses and prions of *Saccharomyces cerevisiae*. Adv Virus Res 86:1-36.
- 96) Cai G, Myers K, Hillman BI, Fry WE. 2009. A novel virus of the late blight pathogen, *Phytophthora infestans*, with two RNA segments and a supergroup 1 RNA-dependent RNA polymerase. Virology 392:52-61.

Diverse double-stranded RNA viruses infecting fungi

Sotaro CHIBA, Nobuhiro SUZUKI

Agrivirology Laboratory, Group of Plant/Microbe Interactions, Institute of Plant Science and Resources, Okayama University, Kurashiki, Okayama 710-0046, Japan.

chiba@rib.okayama-u.ac.jp

Most of reported fungal viruses (mycoviruses) have double-stranded RNA (dsRNA) genomes. This may reflect the simple, easy method for mycovirus hunting that entails detection of dsRNAs as a sign of viral infections. There are an increasing number of screens of various fungi, particularly phytopathogenic fungi for viruses pathogenic to host fungi or able to confer hypovirulence to them. This bases on an attractive research field of biological control of fungal plant diseases using viruses (virocontrol), mainly targeting important phytopathogenic fungi. While isolated viruses usually induce asymptomatic symptoms, they show a considerably high level of diversity. As of 2014, fungal dsRNA viruses are classified into six families: *Reoviridae*, *Totiviridae*, *Chrysoviridae*, *Partitiviridae*, *Megabirnaviridae* and *Quadriviridae*. These exclude unassigned mycoviruses which will definitely be placed into distinct families and/or genera. In this review article, dsRNA viruses isolated from the kingdom Fungi including as-yet-unclassified taxa are overviewed. Some recent achievements in the related field are briefly introduced as well.