

2. オス特異的致死をもたらすオスゴロシウイルス

藤田 龍介

九州大学大学院農学研究院衛生昆虫学分野

昆虫では様々な微生物の感染によりオスのメス化, 単為生殖の誘導, 細胞質不和合, オス特異的な致死などが引き起こされ, 性比異常を示す例が知られている. その中で, オス殺しを引き起こす原因としてはスピロプラズマやボルバキアなどの共生細菌の感染がよく知られているが, ウイルス感染によってもオス殺しが発生する事例が存在する. 本稿ではチャハマキにおいて発見されたオス殺し因子であるオスゴロシウイルス (Osgoroshi virus) の事例を紹介する.

1. 昆虫とオス殺し

昆虫では微生物の感染によりオス特異的な致死を引き起こす“オス殺し”という現象が知られている. オス殺しの原因として, 細胞内共生細菌であるスピロプラズマ (*Spiroplasma*) やボルバキア (*Wolbachia*), あるいはリケッチア (*Rickettsia*) などが報告されており, その対象はテントウムシ, チョウ, ショウジョウバエなど, 多様である¹⁾.

チャハマキ (*Homona magnanima*) は日本を含む東アジア地域に分布するハマキガ科の鱗翅目昆虫であり, 広食性で茶葉やリンゴ等を食害する害虫として知られている (Fig. 1). 年に4-5回発生し, 幼虫は食害対象植物の葉っぱを巻き込んだり複数枚の葉をより合わせて葉巻を作り, そこで食餌, 越冬する. チャハマキは様々な農作物に被害を与えることから, 防除対象の害虫として研究が行われており, その研究の歴史の中で様々なオス殺し因子が見つかってきた. 他の昆虫種におけるオス殺しと同様に, チャハマキにおいてもスピロプラズマやボルバキアは感染オス個体で胚性致死を引き起こすことが報告されている^{2,3)}. 東京農工大の国見らのグループはチャハマキに関するフィールド調査ならびに性比異常に関する研究の過程で,

「後期オス殺し」という珍しい現象を発見した⁴⁾. 上述のスピロプラズマやボルバキア感染によるオス殺しは, 感染オス個体が胚性致死を示すことにより, 通常, オス孵化幼虫が発生しない. これに対し, 後期オス殺しではオス孵化率は正常であり, 幼虫期あるいは蛹期においてオス特異的致死が引き起こされる. このような後期オス殺しは微胞子虫 (*Microsporidia*) に感染した蚊における例以外では^{5,6)}, スピロプラズマに感染したヒメトビウнка (*Laodelphax striatellus*) やショウジョウバエ (*Drosophila*) などに限られており, オス殺しの世界では珍しい例である^{7,8)}.

2. ウイルス性オス殺し因子の発見

国見らのグループは1995年に茨城県で捕集したチャハマキから飼育系統 (SR 系統) を樹立した⁴⁾. このSR系統では後期オス殺しが発現し, その性質は母性遺伝により次世代へと受け継がれる. SR系統ではオス成虫が得られないため, 系統の維持はSR系統のメスと正常系統のオスの交配により行われる. SR系統の孵化率は正常系統と同程度であるが, SR系統の幼虫は主に2齢期から5齢期で高いオス致死性を示し, 蛹期ではオス割合が7%にまで減少する. SR系統のオス個体は致死前に全身の萎縮を起こし, 正常個体に比べてかなり矮小な形態を示す⁹⁾. またSR系統の特徴として, オス幼虫では死亡前に腫瘍の形成が認められることが多い. この腫瘍形成能はSR系統樹立後しばらく維持されていたが, その後消失したらしい (オス殺し能は維持されていた). このことから, SR系統オス幼虫で見られた腫瘍形成能はオス殺し形質に必須な要因ではないことが窺える.

昆虫界で一般に見られるオス殺し因子はボルバキアやリケッチアなどの細菌性のものであるため, テトラサイクリ

連絡先

〒819-0395

福岡県福岡市西区元岡744 九州大学 ウエスト5号館
-543

九州大学大学院農学研究院衛生昆虫学分野

TEL: 092-802-4970

E-mail: r-fujita@agr.kyushu-u.ac.jp



Figure 1 Osugoroshi virus の宿主のチャハマキ (*Homona magnanima*)

チャハマキは200–300個ほどの卵塊として産卵され(左上), 幼虫(中上), 蛹(左下)を経て成虫(中下)へと至る. 幼虫期は”葉巻”を形成してその中に潜伏し, 農作物に被害を与える. 写真は新井大博士より提供.

ンなどの抗バクテリア性の抗生物質に感受性であり, 抗生物質処理することによりオス殺し因子を除去することが可能である. ところが, チャハマキSR系統は抗生物質非感受性であり, SR系統におけるオス殺し因子は非細菌性であることが推察された⁴⁾. また虫体破碎液中のオス殺し因子は0.45 μm ポアのフィルターに対して透過性を示すこと, DNase I には非感受性で RNase A には感受性であったことから, チャハマキSR系統におけるオス殺し因子はRNAウイルスであろうと推察された⁹⁾. そこで, SR系統虫体破碎液からウイルス様粒子を超遠心分離法により分画し, そこからRNAを抽出・クローニングすることによりこのオス殺し因子の同定をしようと試みられた. その結果, MK1068 (1,068 nts) および MK1241 (1,241 nts) と命名された2つの新規RNA配列が同定された. ところが, これらの配列はORFを有するものの, BLAST解析では塩基配列・アミノ酸配列いずれも類縁性を示すものが得られず, その由来や機能については推定することができなかった.

3. オスゴロシウイルス (Osugoroshi virus) の同定

近年では次世代シーケンス (NGS) 解析の登場によってウイルス叢解析 (ヴァイローム解析) が盛んに行われるようになり, 2010年以降は新規ウイルスゲノム配列登録数が爆発的に増加している¹⁰⁾. そこで, チャハマキオス殺し系統についてもヴァイローム解析を行うことでその因子の同定ができるだろうと考え, 超遠心分離により分画した

ウイルス様粒子のRNAを解析することとした. 国見らのグループは前述のSR系統に加え, 静岡県で捕集したチャハマキ個体群からもウイルス性オス殺しを発現する系統 (SMD系統) を樹立していたため, ヴァイローム解析ではこのSMD系統が用いられた. その結果, SMD系統由来の新規ウイルス様配列が複数確認され, そのうち3つのコンティグがウイルスのRNA依存性RNA合成酵素 (RNA-dependent RNA polymerase: RdRp) と同源性を有することが明らかとなった. 得られたRdRp遺伝子の配列はBLAST解析の結果, パルチチウイルス科のウイルスと類縁性を示した.

パルチチウイルス科のウイルスはdsRNAをゲノムとし, 2本の分節にそれぞれRdRpと構造タンパク質 (Capsid protein: CP) をコードしている. 分類的にはさらに Alphapartitivirus 属, Betapartitivirus 属, Gammmapartitivirus 属, Deltapartitivirus 属, Crispovirus 属の5属に分けられている¹¹⁾. パルチチウイルスの主な宿主は植物, 子囊菌類, 担子菌類であり, 一部原虫を含んでいるが, 昆虫類を宿主とするパルチチウイルスはこれまで分離されていなかった. そこで, チャハマキSMD系統由来ウイルスもパルチチウイルス科ウイルス同様のゲノム構造を持つと想定し, 精製したdsRNAから完全長ゲノム配列の決定が行われた. その結果, ウイルスの基本構成因子であるRdRpをコードする分節が3種確認され, それぞれOsugoroshi virus 1, Osugoroshi virus 2, Osugoroshi virus 3と命名された¹²⁾. そして驚くことに, 精製されたdsRNAからは上記3つの

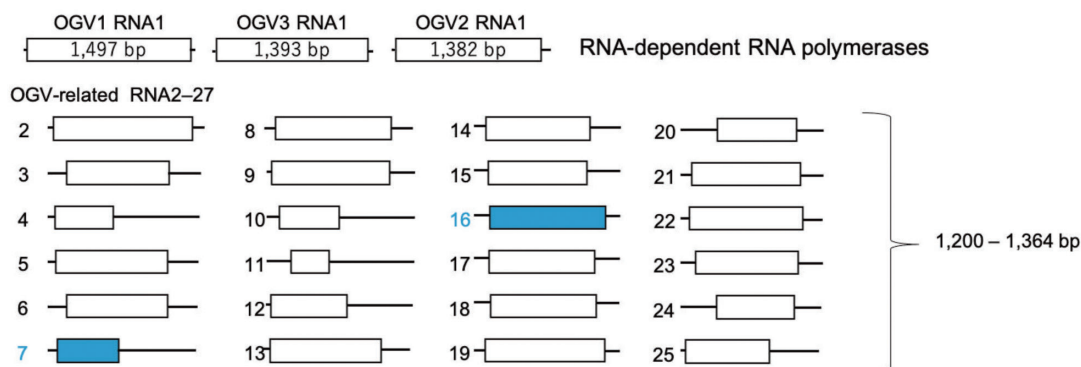


Figure 2 チャハマキ SMD 系統から同定された Osugoroshi virus のゲノム分節

Osugoroshi virus (OGV) は 1.2-1.5kb の dsRNA をゲノム分節とするパルチチウイルス様ウイルスであり, RdRp 遺伝子に基づき 3 種 (OGV1, OGV2, OGV3) が同定されている. 分節 7 と分節 16 (OGV-related RNA7 & 16) はそれぞれ, 以前より報告されていたオス殺し因子 RNA (MK1241 & MK1068) であった.

分節の他に, さらに 24 つのウイルスゲノム分節が同定されたのである (Fig. 2). この 24 本の分節のうち, 2 つは過去に同定されていたチャハマキオス殺し因子である MK1068 RNA と MK1241 RNA に相当し, これら 2 つ RNA は Osugoroshi virus の構成因子であったことが明らかとなった. しかし, 他の 22 分節についてはそれぞれ ORF を有しているものの, コード遺伝子に相同性を示すものはデータベース上では見つからず, またモチーフ検索による機能推定でも同定には至らなかった.

4. Osugoroshi virus のゲノム構成の問題

チャハマキオス殺し因子の解析では計 27 本の dsRNA の分節が同定され, うち RdRp コード遺伝子については 3 種 (3 ウイルス分) が同定された. では各ウイルスのゲノム構成はどうなっているのか? ここでパルチチウイルス特有の問題が浮上してくる. パルチチウイルスのゲノム RNA は分節型であり, さらにそれぞれの分節 RNA が個別の粒子に包埋されている¹³⁾. そのため, パルチチウイルスの感染成立のためには最低でもそれぞれの分節を含む 2 つ粒子の感染が必要となる. ひとつの粒子にゲノム構成因子が同梱されていないため, 限外希釈法などにより複数のパルチチウイルスの混合サンプルからウイルスを単離することが実質不可能となっている. ウイルスゲノムを構成する分節の組み合わせを知るためには, 感染性クローンの接種等による検証が必要となるが, チャハマキオス殺し因子については本稿執筆時点ではまだ明らかとなっていない.

ウイルスゲノム構成を判断する別のアプローチ法として, ゲノム RNA の末端配列の比較も有効な手段のひとつである. 多くのウイルスでは RdRp がウイルスゲノム RNA を認識・複製するために, その標的配列としてゲノム末端に特有のモチーフが保存されている. まず 3 つの

RdRp コード分節 (OGV1, OGV2, OGV3 の RNA1) の末端配列を見てみると, それぞれ類似性は見られるものの異なる配列を有していることがわかる (Fig. 3). これらの配列を他の 24 分節 (RNA2-RNA25) の末端配列と比較すると, RNA16 を除く 23 分節は OGV1 と同じ配列を有していた. 一方, RNA16 は OGV3 と同じ配列を有しており, OGV2 と同タイプの配列の分節は見つからなかった. 同じ末端配列を有する分節がそれぞれの RdRp で複製されるゲノムセットであると考えると, OGV1 は 24 分節, OGV2 は 1 分節, OGV3 が 2 分節ということになる. これらの分節の組み合わせでウイルスゲノムが構成されているという考え方は, 果たして妥当であろうか? RNA16 が CP をコードする遺伝子だとすると, OGV3 は RdRp と CP を持つ一般的なパルチチウイルスのゲノム構成と同じになるので, 比較的受け入れやすい. しかし, OGV2 は RdRp 遺伝子しか有していないことになるため, ウイルス粒子を形成することができず, ウイルスとして成立し得ない. そして, OGV1 の 24 分節という数は既知パルチチウイルスの 2 分節と比較するとあまりにも多い. Osugoroshi virus も他のパルチチウイルスと同様に分節 RNA が個別粒子に包埋されていると考えると, 分節数が多ければ多いほど, 感染成立が困難になるため, この分節数の多さは簡単には説明できないポイントである. OGV のゲノム構成については現段階では明らかではないが, おそらく実際の OGV 感染細胞においては, それぞれの分節にコードされる遺伝子を 3 種のウイルスが相互に利用しているのだろうと筆者は考えている.

上述のように, パルチチウイルスの粒子形成の特性上, 物理的な側面からは個別ウイルスの定義ができないという問題があるため, 現在は便宜上, RdRp 遺伝子に基づいて Osugoroshi virus は OGV1, OGV2, OGV3 の 3 種であるとし, その他のウイルス RNA は OGV-related RNAs とい

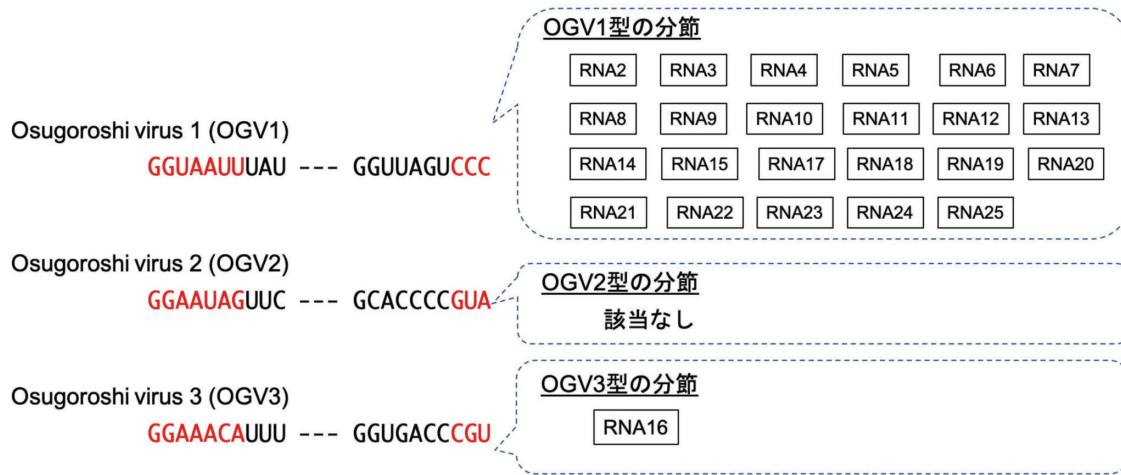


Figure 3 各ゲノム分節の末端配列による分類

分節型 RNA をゲノムとするウイルスでは、ウイルス毎に保存された末端配列を有していることが多い。Osugoroshi virus (OGV) 1-3 はそれぞれ異なる配列を持っており、OGV-related RNAs はそのいずれかと同一の配列を持っている

う形でまとめられている。またこれらの3種のうち、いずれのウイルス、あるいはどの遺伝子がチャハマキにおける真のオス殺し因子であるかは今後解明されるべき課題である。

また同定された OGV-related RNAs のうち、どれがウイルス増殖における必須因子であるのか、またサテライト RNA となっているものがあるのかどうかについては現在不明である。過去、チャハマキ SR 系統の累代飼育において腫瘍形成能が消失したのは、おそらく原因遺伝子がウイルス複製に非必須であり、継代の中で欠落したからであろうと推察している。

5. チャハマキ以外の昆虫における パルチチウイルス様ウイルス

多様な昆虫種を対象としたヴァイローム解析では Osugoroshi virus と同様、パルチチウイルス科に類縁性を示すものの、既知分類群に属さないウイルス（ウイルス様配列）が多く見つかった¹⁴⁾。既知パルチチウイルス5属と同程度の遺伝的距離でこれらの新規ウイルスを分別すると、おおよそ7群ほどにわけることができる (Fig. 4)。OGV1, OGV2, OGV3 はこの系統樹においてそれぞれ別のクレードに属しており、遺伝学的距離は別属に分類されるほどに遠く離れている。その他のウイルスとの関係を個別に見ていくと、OGV1 と最近縁種となるのは Hubei partiti-like virus 33, OGV2 では Hubei coleoptera virus 4, OGV3 では Hubei coleoptera virus 5 となっている。残念なことにこれらのウイルスは、いずれも宿主昆虫種は同定されておらず（甲虫類のミックスからの検出）、進化的議論を掘り下げるには至っていない。また本稿ではパルチチ

ウイルス科および関連ウイルスを12のクレードに分類しているが、昆虫におけるヴァイローム解析が今後さらに進むに連れ、系統関係は更新され、また ICTV（国際ウイルス分類委員会）における議論を経て整備されていくだろう。

本系統樹には記載されていないが、実はチャハマキ以外の昆虫においてもウイルス性のオス殺しが発見されている^{15,16)}。陰山らはヤマカオジロショウジョウバエ (*Drosophila biauraria*) において、オスに対して胚性致死を引き起こすウイルスを発見し、その配列を解析した結果、当該ウイルスが Osugoroshi virus 同様、パルチチウイルス様のウイルスであることを明らかにしている。ヤマカオジロショウジョウバエにおけるオス殺し原因ウイルスのゲノムは、4分節の RNA から構成されており、こちらも一般的なパルチチウイルス科ウイルスに比べ、分節数が多くなっている。陰山らとディスカッションし、チャハマキならびにヤマカオジロショウジョウバエのオス殺しウイルスの配列を比較したが、それぞれの遺伝子について類縁性を示すものではなく、パルチチウイルス様ウイルスであること以外に進化的あるいは機能的な共通項を見出すには至らなかった。

チャハマキとヤマカオジロショウジョウバエのウイルス性オス殺しについては、その表現型においても大きな違いが現れている。Osugoroshi virus はチャハマキにおいて、後期オス殺しを引き起こすが、ヤマカオジロショウジョウバエでは同じパルチチウイルスによるオス殺しであるにも関わらず、そのオス殺しは胚性致死によるものである。それぞれの昆虫でのウイルス性オス殺しにどのような機能的差異があるのかは、オス殺しの原因遺伝子の同定や作用機序の解明、そして他の近縁ウイルスの発見と解析が進むことで明らかとなっていくだろう。

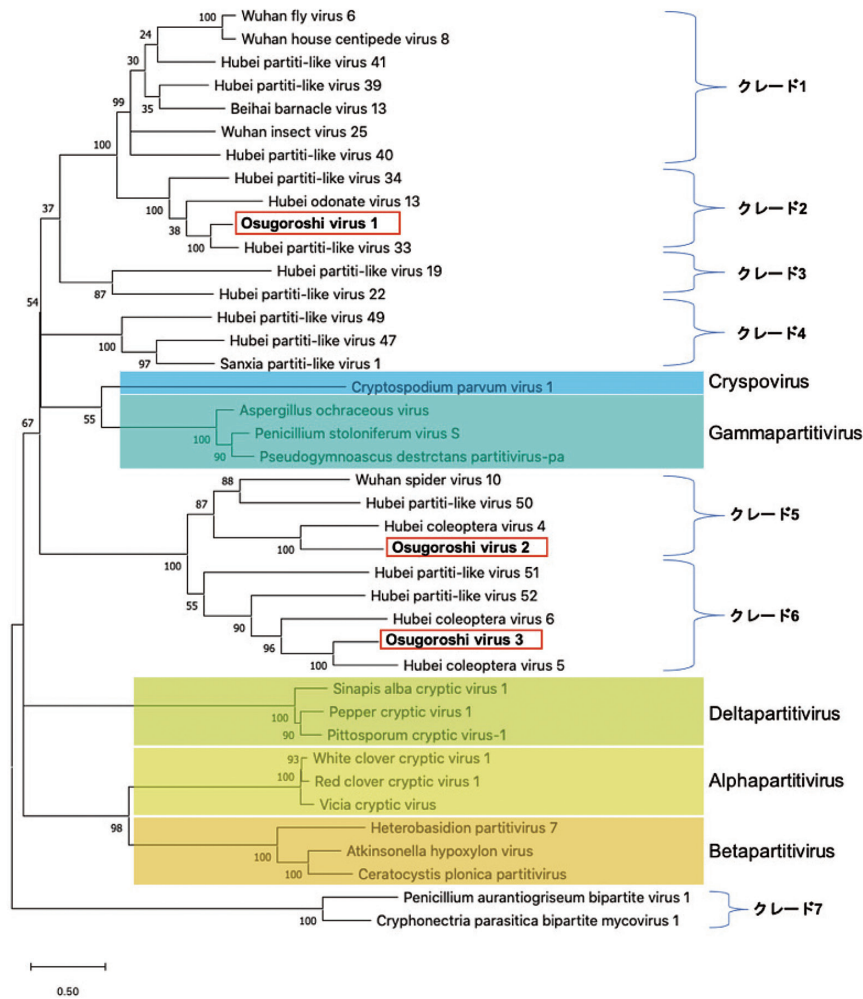


Figure 4 RdRp 配列に基づく Osugoroshi virus の系統樹

色付けされているクレードは既知パルチチウイルス科の5属であり，Osugoroshi virus 1-3はその外縁クレードに属している．様々な昆虫からメタゲノム解析によりパルチチウイルス様配列が得られており，Osugoroshi virusはそれらとクレードを形成している．

6. 後期オス殺しの生態学的役割

ウイルスにとって宿主の存在は必須のものであり，如何に上手くライフサイクルを成立させるかは重要な問題である．感染した個体の子孫において，オス個体を完全に排除するオス殺しという表現型は，一見，宿主集団の維持に致命的な影響を与え，ウイルス・宿主双方にとって害悪なものであるかに思える．しかし，フィールドにおいてチャハマキ集団を解析すると，国内のあちこちでウイルス性オス殺しが散見されることから，実際には Osugoroshi virus は宿主と“良好な関係”を構築できていると推察される¹²⁾．では，Osugoroshi virus はチャハマキ集団にとってどのような影響を与えているのだろうか？一般的なオス殺しにおいて考えられている宿主に対する benefit は「インブリードを減らし，集団における遺伝的多様性を高める」ことと「兄妹間の競争を低下させ，メス個体の生存率を高めるこ

と」と言われている^{6,17)}．昆虫の多くは多卵生であり，一親から多くの兄妹が生まれる．卵塊として産卵され，移動性が高くない昆虫では特に兄妹交配が多くなり，集団の遺伝的な頑健性が低下する．ここにオス殺しが持ち込まれると，オス殺し因子を有する集団では必然的に兄妹交配が回避され，結果，交雑が促進される．また多卵生の昆虫では生殖期に至るまでに激しい生存競争にさらされる事が多く，オス殺しによって兄妹の半分（オス）がいなくなることで，メス個体のエサ確保などが容易になり，生存率が高まると考えられている．チャハマキにおいても，オス殺しによって兄妹交配が抑制され，遺伝的多様性の確保が働くと考えられる．しかし，Osugoroshi virus によるオス殺しは後期オス殺しであり，孵化時はオスメス両方とも生存しているため，胚性致死オス殺しに見られるようなメスのエサ確保の有利性は生じない．そのため，Osugoroshi virus による宿主への貢献は，インブリード抑制が主なものと

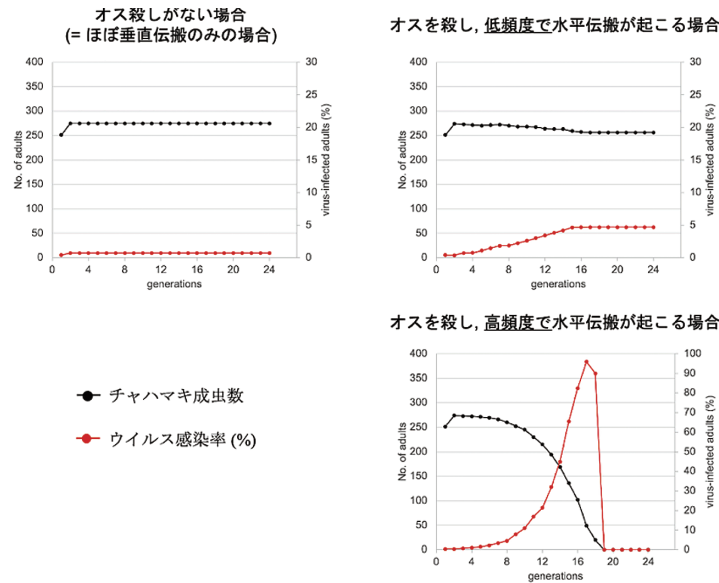


Figure 5 オス殺しウイルスの感染形態別における個体群変動の予想モデル

ウイルスが殺虫活性を發揮すると、子孫ウイルスが体外に排出され、水平伝搬が起こる。ウイルスが垂直伝搬によるみ感染する場合、左図のようにウイルス感染個体数は増加しない（個体群密度次第では消失する）。一方、オス殺しによりウイルスの水平伝搬が起こる場合、感染個体数は徐々に増加する（右図）。水平伝搬効率があまり高くない場合は宿主個体群密度にはほとんど影響を与えず、また感染個体数も一定の数で安定となるが、水平伝搬効率が高いとやがて全てのオス個体を死滅させ、宿主個体群は崩壊する。本モデルは確率分布を仮定しない一般線形モデルである。

考えられる。

では、ウイルスにとって宿主オス殺しはどのような役割を果たしているのか。結論から言うと、これは「ウイルスの水平伝搬の亢進」だと考えられる。ボルバキアやスピロプラズマといった細胞内共生細菌は基本的に母性遺伝による垂直伝搬で子孫に受け継がれる。垂直伝搬でよく言われることだが、母性遺伝因子は宿主の fitness を向上させない限り、基本的には集団の中から排除される傾向を示す¹⁸⁾。そのため、細胞内共生細菌が生存するためには水平伝搬を一定頻度で起こす必要がある。

パルチチウイルスの宿主は植物や菌類であり、これらの宿主の中では潜伏感染状態となっており、細胞分裂により娘細胞へ伝達され、花粉や胚珠、胞子を介して垂直伝搬する。このように、細胞内共生細菌とパルチチウイルスは垂直伝搬を主要な感染経路としている点で共通している。Osgoroshi virus もチャハマキにおいて経卵伝搬により子孫に受け継がれている。実験的には、Osgoroshi virus はウイルス液の注射による接種や経口接種によっても感染させることができるため、水平伝搬能も有していることがわかる^{9,12)}。自然界でウイルスの水平伝搬が成立するためには、ウイルス粒子が感染個体から体外に排出され、それが別個体に取り込まれる必要がある。チャハマキに見られる後期オス殺しの最大の特徴は、ウイルス感染個体がある程度大きくなるまで生存していることである。そのため、胚性致死オス殺しに比べ、幼虫 - 蛹期でのオス殺しでは個体

の体重増加に比例して感染ウイルス量が増えることとなり、より多くの子孫ウイルスを生産できる。さらに宿主を死亡させ、細胞崩壊に伴って子孫ウイルスが体外に排出されることにより、効率的な水平伝搬を引き起こしているのだろう。

パルチチウイルスはゲノム分節が別個の粒子に包埋されているため、感染成立にはウイルス増殖に関わる全ての分節が同一細胞に感染する必要がある。この粒子形態の特徴は潜伏感染や垂直伝搬においてはあまり問題にならないが、水平伝搬においては感染効率を著しく低下させる要因となる。後期オス殺しによって子孫ウイルス量を増やして水平伝搬効率を高めることは、パルチチウイルスのような粒子形態を持つウイルスにとって重要な役割があると考えられる。これらのアイデアが妥当なものであるかを検討するために、筆者らは Osgoroshi virus の感染形態について、数理モデルを用いた解析を実施した¹²⁾。Figure 5 は解析結果の一例で、チャハマキ集団の個体数変動と、そこに Osgoroshi virus 感染個体が導入された後の感染個体数の変動を示したものである。オス殺しが発生しない場合、ウイルスの伝播経路は垂直伝搬が主となり、一般的な母性遺伝因子と同様に集団内での拡散は起こらない。一方、オス殺しが発生し、一定の頻度で他個体へと感染が起こる場合、集団における感染率は徐々に上昇し、一定の感染率で安定となる。またこの時、集団の個体数そのものはオス殺しが発生しない時と大きな違いはなく、やはり一定数で安定と

なる。しかし、あまりに高頻度な Osgoroshi virus の水平伝搬を仮定すると、やがて集団内全体に感染が広がり、オスが全滅してしまうために集団が消失する。つまり、Osgoroshi virus はパルチチウイルス特有の水平伝搬効率の低さにより宿主集団の崩壊を避けるとともに、後期オス殺しに伴う水平伝搬により集団内でのウイルス密度の維持を行っていると考えられる。

7. おわりに

本稿では昆虫と昆虫ウイルスの関係の一例として、オス殺しというユニークな機能を持ったウイルスを紹介してきた。過去の昆虫ウイルスの研究では主に害虫防除、益虫の保護、昆虫媒介性疾患が主要な研究フィールドであり、ウイルスの病原体としての側面に注目したものが大半であった。近年では表現型によらないヴァイローム解析が行われるようになり、これまで我々の目には止まらなかった数多くのウイルスが発見され、ウイルスの別の表情が見えるようになってきた。

Osgoroshi virus やヤマカオジロショウジョウバエのオス殺しウイルスは昆虫から分離されたパルチチウイルス様ウイルスの数少ない例である。植物や菌類を宿主とするウイルスグループと近いウイルスが昆虫から分離され、しかもオス殺しという独特の機能を持っていることは全くの驚きであった。一方、ヴァイローム解析との比較から、昆虫の世界には数多くのパルチチウイルス様ウイルスが存在していることが示唆されており、今回紹介した例に限らず、オス殺しウイルスは他にも存在しているだろうと思われる。ウイルスの小さなゲノムに、オスだけを特異的に殺すという過激な機能が搭載されていることは極めて興味深いことであり、そのメカニズムの解明が新たな生物学の理解へと貢献することを願っている。

・本稿に関連し、開示すべき利益相反状態にある企業等はありません。

参考文献

- 1) Hurst GDD, Jiggins FM. Male-killing bacteria in insects: Mechanisms, incidence, and implications. *Emerg Infect Dis.* 6(4):329–36, 2000
- 2) Tsugeno T, Koyama H, Takamatsu T, Nakai M, Kunimi Y, Inoue MI. Identification of an early male-killing agent in the oriental tea tortrix, *Homona magnanima*. *J Hered.* 108(5):553–560, 2017
- 3) Arai H, Lin SR, Nakai M, Kunimi Y, Inoue MN. Closely Related Male-Killing and Nonmale-Killing *Wolbachia* Strains in the Oriental Tea Tortrix *Homona magnanima*. *Microb Ecol.* 79(4):1011–20, 2020
- 4) Morimoto S, Nakai M, Ono A, Kunimi Y. Late male-killing phenomenon found in a Japanese population of the oriental tea tortrix, *Homona magnanima* (Lepidoptera: Tortricidae). *Heredity.* 87(4):435–40, 2001
- 5) Andreadis TG. Life cycle, epizootiology, and horizontal transmission of *Amblyospora* (Microspora: Amblyosporidae) in a univoltine mosquito, *Aedes stimulans*. *J Invertebr Pathol.* 46(1):31–46, 1985
- 6) Hurst GDD, Majerus MEN. Why do maternally inherited microorganisms kill males? *Heredity.* 71(1):81–95, 1993
- 7) Sanada-Morimura S, Matsumura M, Noda H. Male killing caused by a *Spiroplasma* symbiont in the small brown planthopper, *Laodelphax striatellus*. *J Hered.* 104(6):821–9, 2013
- 8) Kageyama D, Anbutsu H, Shimada M, Fukatsu T. *Spiroplasma* infection causes either early or late male killing in *Drosophila*, depending on maternal host age. *Naturwissenschaften.* 94(4):333–7, 2007
- 9) Nakanishi K, Hoshino M, Nakai M, Kunimi Y. Novel RNA sequences associated with late male killing in *Homona magnanima*. *Proc R Soc B Biol Sci.* 275(1640):1249–54, 2008
- 10) 藤田龍介. NGSにより切り開かれた昆虫科学. 蚕糸・昆虫バイオテック. 90(1):3–8, 2021
- 11) Vainio EJ, Chiba S, Ghabrial SA, Maiss E, Roossinck M, Sabanadzovic S, Suzuki N, Xie J, Nibert M. ICTV virus taxonomy profile: Partitiviridae. *J Gen Virol.* 99(1):17–8, 2018
- 12) Fujita R, Inoue MN, Takamatsu T, Arai H, Nishino M, Abe N, Itokawa K, Nakai M, Urayama S, Chiba Y, Amoa-Bosompem M, Kunimi Y. Late Male-Killing Viruses in *Homona magnanima* Identified as Osgoroshi Viruses, Novel Members of Partitiviridae. *Front Microbiol.* 11(January):1–10, 2021
- 13) Buck KW, Kempson-Jones GF. Biophysical properties of *Penicillium stoloniferum* virus S. *J Gen Virol.* 18(3):223–35, 1973
- 14) Shi M, Lin X-D, Tian J-H, Chen L-J, Chen X, Li C-X, Qin X-C, Li J, Cao J-P, Eden J-S, Buchmann J, Wang W, Xu J, Holmes, EC, Zhang Y-Z. Redefining the invertebrate RNA virosphere. *Nature.* 540(7634):1–12, 2016
- 15) Kageyama D, Yoshimura K, Sugimoto TN, Katoh TK, Watada M. Maternally transmitted non-bacterial male killer in *Drosophila biauraria*. *Biol Lett.* 13(10), 2017
- 16) 陰山大輔, 和多田正義. ショウジョウバエで見つかったウイルスが原因と思われるオス殺し現象. 第13回昆虫病理研究会シンポジウム 講演要旨集. 2018. p. 22–23, 2018
- 17) Hurst LD. The evolution of cytoplasmic incompatibility or when spite can be successful. *J Theor Biol.* 148(2):269–77, 1991
- 18) Andreadis TG, Hall DW. Significance of transovarial infections of *Amblyospora* sp. (Microspora: Thelohaniidae) in relation to parasite maintenance in the mosquito *Culex salinarius*. *J Invertebr Pathol.* 34(2):152–7, 1979

Osugoroshi virus, a male-killer virus

Ryosuke FUJITA

Laboratory of Sanitary Entomology, Faculty of Agriculture, Kyushu University

In insects, sex ratio bias is sometimes introduced by feminization, parthenogenesis, cytoplasmic incompatibility, or male-killing. Some intracellular bacteria such as *Wolbachia* or *Spiroplasma* has been known as male-killing agents. Here I introduce an example of non-bacterial male-killing agent, Osugoroshi virus found in oriental tea tortrix.