

カブモザイクウイルスの起源と拡散年代： 種の壁を乗り越えて

佐賀大学農学部 ^{おお}大 ^{しま}島 ^{かず}一 ^{さと}里

はじめに

ヒト免疫不全ウイルス (HIV) では HIV-1 と HIV-2 型が知られている。人類に大きな被害を与えているのが HIV-1 型だが、その HIV-1 型には 4 分子系統グループがあり、このうちグループ M と N については、カメルーンのチンパンジーを起源とすることが既に知られていたが、グループ O と P の起源は不明であった。しかしこれらのグループの起源がゴリラであることが最近の分子進化的な研究から明らかとなった (D'ARC et al., 2015)。これらの結果は、チンパンジーとゴリラのウイルスが、種の壁を乗り越えてヒトに感染できるようになったことを示している。毎年冬に我々を脅かすインフルエンザウイルスも、カモなどの水鳥、ニワトリ、ブタ、ウマそしてヒト等様々な宿主を渡り歩くことから、「どのようにして」、種の壁を乗り越え拡散したのかを解明するための研究が多数報告されている (SMITH et al., 2009)。最近ではこれらに加えて、「いつ」乗り越えたかの年代推定の研究もされるようになった (LEMEY et al., 2006; WOROBAY et al., 2008)。

では植物に感染するウイルスでは、起源、拡散そしてその年代を推定した研究はどれくらい進展しているだろうか。私の知る限り、一本鎖 DNA ウイルスで新興ウイルスとして知られているジェミニウイルス科ベゴモウイルス属のトマト黄化葉巻ウイルス (TYLCV) (LEFEUVRE et al., 2010) と我々が研究している一本鎖 RNA ウイルスであるポティウイルス科ポティウイルス属のカブモザイクウイルス (TuMV) が最も進んだ研究として取り上げられる (OHSHIMA et al., 2002; GIBBS et al., 2008; GIBBS and OHSHIMA., 2010)。そのほかには、一本鎖 RNA ウイルスでありアフリカ大陸で発生しているソベモウイルス属の *Rice yellow mottle virus* (FARGETTE et al., 2008)、二本鎖 DNA ウイルスで多くの地域のアブラナ科植物で発生しているカリモウイルス科カリモウイルス属のカリフラワ

ーモザイクウイルス (YASAKA et al., 2014)、そして一本鎖 RNA ウイルスであるが分節ゲノムを持ち、野菜類に最も大きな被害を与えているプロモウイルス科ククモウイルス属のキュウリモザイクウイルス (OHSHIMA et al., in press) など、最近進展した研究として取り上げられる。

植物ウイルスには、広域の宿主に感染するウイルス、限られた宿主にのみ感染するウイルス、そして世界中に分布しているウイルス、ある地域でのみ分布しているウイルスが存在し、生態は様々である。種の壁を何度も乗り越えたウイルスは、その結果様々な植物に感染できるようになり広い宿主域を持つようになったと思われるが、本総説では、世界中に分布し宿主域の広い TuMV について、拡散年代を推測した我々の最新の知見を含めて、突然変異や組換えの痕跡を持つゲノム情報 (分子化石) から解説する。

このようなウイルスを研究材料として調査することは、一病原体の過去・現在そして未来を教えてくれるだけでなく、他のウイルスや病原体の進化の歴史の一端も教えてくれると思われる、将来の病原体の防除、発生予察そして抵抗性植物の育成等に役立つことが期待される。なお、以前本誌に掲載された総説 (大島, 2009) の続編として読んでいただければ幸いである。

I 生物学的・遺伝学的情報

TuMV は、世界中の温帯、亜熱帯等に広く分布しており、アラスカでも発見された報告もあり (OHSHIMA et al., 2002)、農業上重要な病原ウイルスである。ポティウイルスのタイプ種としては、ジャガイモやタバコ等のナス科植物に大きな被害を与えているジャガイモ Y ウイルスが知られている (OGAWA et al., 2008)。TuMV は、1921 年に米国で初記載され、その後ヨーロッパ、オセアニアそして日本等のアジア諸国でも発見された。当初、Anemone mosaic virus, Cabbage black ring virus そして Daikon mosaic virus 等園芸植物の病徴に基づいて様々なウイルス名がつけられた。アブラムシで非永続的に伝播され、種子伝染は知られておらず、双子葉植物であるアブラナ科の野菜にモザイク症状やえそ症状等を呈する。またアブラナ科植物以外、例えば双子葉植物のキ

Origin and divergence time of *Turnip mosaic virus*: To jump the species barrier. By Kazusato OHSHIMA

(キーワード: カブモザイクウイルス, 起源, 拡散, 年代, 分子進化)

ンボウゲ科植物や単子葉植物であるラン科、ユリ科等にも感染する。

TuMV は約 720 nm の粒子で、そのゲノムは約 9,833 塩基から構成されている。このゲノムからポリタンパク質が翻訳され、最低 10 種の成熟タンパク質となり、また別の読み枠として第 3 タンパク質遺伝子で PIPO が産生される (GIBBS and OHSHIMA, 2010)。それぞれの遺伝子は様々な役割をしているが、例えばヘルパー成分プロテアーゼタンパク質遺伝子は、アブラムシの伝搬性やサイレンシングの抑制に関与し、核内封入体 b タンパク質遺伝子は複製に、外被タンパク質遺伝子はアブラムシの伝搬性やウイルス粒子の会合に関与している。以上は TuMV の属するポティウイルス一般のゲノム構造と機能でもある。

II 分子系統と分子進化

これまで世界各地から TuMV 分離株を大量に採集し、それらのゲノム構造解析や病原性について網羅的に調査した (OHSHIMA et al., 2002; TOMIMURA et al., 2004; TOMITAKA and OHSHIMA, 2006)。その結果、本ウイルスには主要な 4 分子系統グループが存在することが明らかとなった (図-1)。(1) **basal-B (basal-Brassica)** 分子系統グループ：祖先型グループと考えられ、アブラナ科植物以外の野生植物から多くが採集され、まれにアブラナ (*Brassica*) 属植物 (カラシナ、カブ、キャベツ、ナタネ等) に病原性を持ち地中海沿岸地方から中東を含めた南西ユーラシア大陸地方で採集された分離株から構成されるグループ、(2) **world-B (Brassica)** グループ：多くのアブラナ属に病原性を持つが、ヨーロッパ分離株の多くはダイコンには感染せず、一方アジア分離株はダイコンの多くは感染し、世界中の分離株から構成されるグループ、(3) **Asian-BR (Brassica/Raphanus)** グループ：アブラナ属植物だけでなくダイコン (*Raphanus*) 属植物に病原性を持つことからダイコン属植物にも適応したと考えられるアジア分離株から構成されるグループ、(4) **basal-BR** グループ：アブラナ属やダイコン属植物に病原性を持つだけでなくキク科植物 (レタス、キンセンカ等) にも病原性を持ち、ヨーロッパや日本・中国分離株に多く見られ、我が国では 2000 年以降ごろに突発的に拡散したと思われる分離株から構成されるグループが存在する。

現在存在する TuMV の 3 分の 2 は組換え体であり (TAN et al., 2004)、拡散や宿主の種の壁を乗り越えるためには突然変異だけではなく組換えも深く関与している。したがってそれらの進化の推進力を借り、もともとアブラナ科植物に感染できなかったウイルスが、野生のアブラ

ナ科植物に感染できるようになり、その後アブラナ属栽培植物に感染できるようになっていった。つまり拡散の起源地と考えられる地中海沿岸地方や小アジアから中東の南西ユーラシア大陸から宿主適応 (宿主との共進化) を繰り返しながら、宿主の種の壁を乗り越えるために新たな病原性を獲得し、分離株の地理的隔離を行いつつ、現代の栽培作物に大きな影響を受け、世界中へのアブラナ属植物の栽培地域だけでなく、特にアジア地方へはダイコン属植物の栽培地域にも拡散していったと考えられた。

補足ではあるが、我々は温室内での実験で、もともとダイコンに感染しにくい TuMV をダイコンに無理矢理宿主適応させ、種の壁を乗り越えさせた遺伝学的な研究も報告している (OHSHIMA et al., 2010)。

III 起 源

ヨーロッパを中心として世界中から分離株を集めて分子系統解析を行った。ヨーロッパ (ドイツ国内だけでなく地中海地方からも採集して、ラン植物を販売しているドイツの園芸店) の野生のランから採集した分離株が、前述した 4 分子系統グループの外側に位置したことから、野生ラン (*Orchis militaris*, *Orchis morio* そして *Orchis simia*) から分離した TuMV が起源型であると考えられ、現時点で TuMV には最低 5 分子系統グループ (NGUYEN et al., 2013) 存在することが、ドイツとの共同研究で明らかとなった (図-1)。本報告は、一植物ウイルス種の起源を世界に先駆けて明らかにした報告であり、ウイルスが宿主の種の壁をいかに越えてきたかを示す報告で、単子葉植物であるラン植物から双子葉植物であるアブラナ科植物に感染するようになったことを示した。ポティウイルスの分子系統樹に見られる TuMV グループには、ヤマノイモモザイクウイルス (JYMV), *Scallion mosaic virus* (ScMV), *Narcissus late season yellows virus* (NLSYV) やスイセン黄色条斑ウイルス (NYSV) が含まれ、それらのウイルスすべてが単子葉植物を宿主としていることから、これで本分子系統学グループに属するウイルスが、単子葉植物由来であることを示唆した。

IV 拡 散 年 代

1 野生植物から農作物へ

分子系統樹からその年代 (Bayesian coalescent 分析) を検討した結果、野生ラン (OM) 分子系統グループからアブラナ科植物に感染できるグループへの分岐は今からおよそ 1000 年前、そしてその 150 年後に現在のアブラナ科植物に感染する 4 分子系統グループへの分岐が起

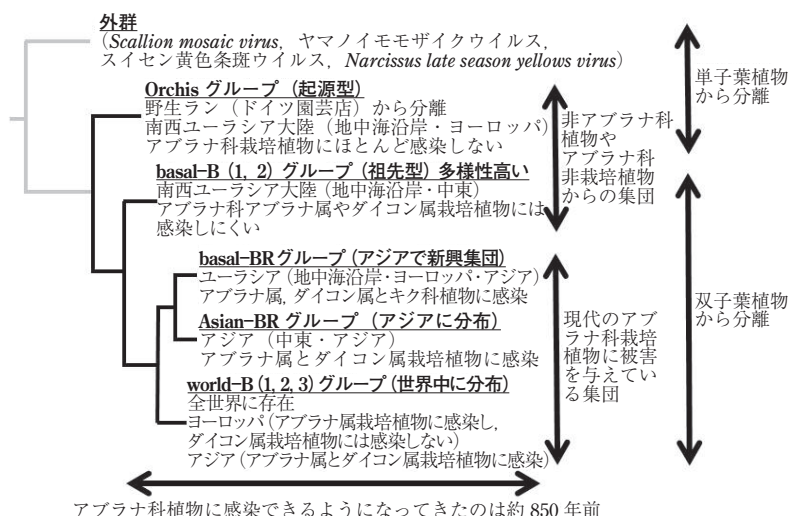


図-1 カプモザイクウイルスの分子系統樹の略図

現在主要な 5 分子系統グループが存在し、サブグループも含めると 8 グループに分けられる。

こり、これらの結果は西ヨーロッパにおける農業の拡がりの歴史の記録と一致していた。それに関与したであろうウイルスゲノム内の変異についても最近我々は報告した (GIBBS et al., 2015)。

2 大陸を越えた拡散

TuMV のユーラシア大陸内での年代拡散について系統地理学的に調べた。現在まで我々が得ている world-B3 分子系統サブグループ内のウイルス拡散の流れの結果を図-2 に示した。このグループ内での TuMV 拡散は、

他のグループ内の拡散よりも比較的最近起こり、いずれの場合も 1930 年以降に起きていた。ちなみに world-B2 サブグループ内のドイツから米国への TuMV 拡散はもう少し早く、最も遅くて 1850 年ごろと推測された (データ未掲載)。さらに我々は、TuMV がオーストラリアやニュージーランドに「いつ」、「どこ」から侵入したのかを調べた (YASAKA et al., 2015)。これらの国々への TuMV の侵入は、地理的に近い東南アジアから侵入したのではなく、ドイツや英国等のヨーロッパから、

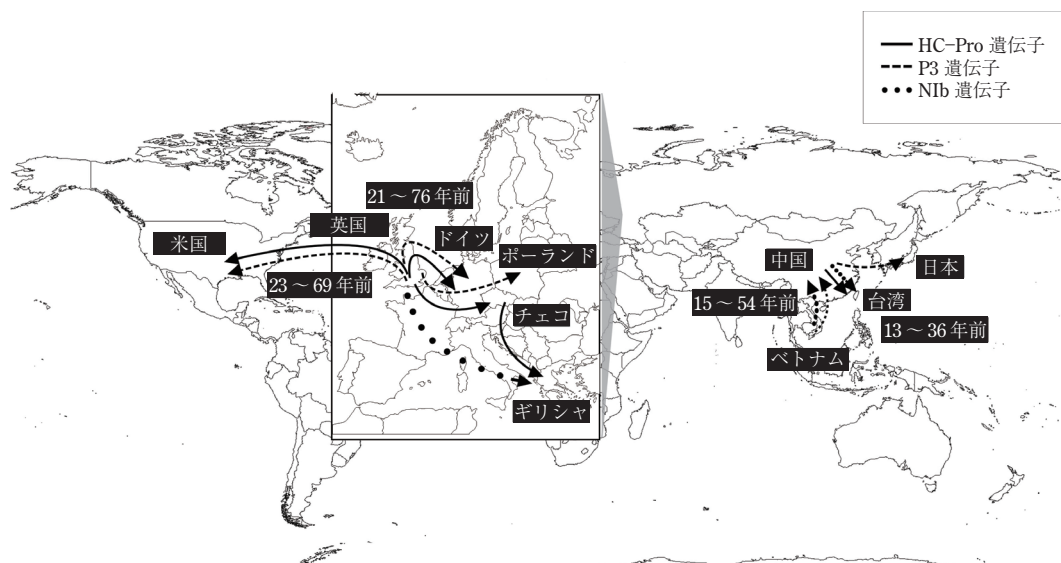


図-2 ヨーロッパと東アジア諸国におけるカプモザイクウイルス world-B3 分子系統サブグループの拡散とその年代
なお、年代は 2012 年を起点に示した。

ヘルパー成分タンパク質 (HC-Pro), 第 3 タンパク質 (P3) そして核内封入体 b タンパク質 (Nib) を示す。

1930 年ごろ侵入したと推測され、興味深いことに、その時期は、ヨーロッパからこれらの国々への移民年代としてそれらの国々での農業の確立の年代とはほぼ一致していた。

V 今後の課題

以上の研究から、TuMV が起源地から「どのように」、「いつ」拡散してきたのか、まだ断片的ではあるが明らかにしてきた。残っている研究課題としては、TuMV の拡散起点（多様性の中心）である地中海沿岸地方やトルコを含む小アジアから、日本を含む東アジアに「どのように」、「いつ」侵入してきたか、ユーラシア大陸で連続的に拡散とその年代を解明することである。本ウイルスの拡散年代が農業の発展や栽培植物の流れの年代とおおよそ一致していることから、シルクロードなども拡散に関与しているとも想像される。現在そのルートに該当する国々から協力を得て進化的分析をしているので、近い将来明らかにできると思われる。また我が国の TuMV の知見はまだ少ないものの、50 年以上に渡り全国から 500 分離株を既に採集してきていることから、日本における分布と全国拡散年代図を完成させたいと考えている。以上はウイルス種についての研究であるが、おそらく他のウイルスも遠からず似たような進化や拡散をしており、植物ウイルスや病原体の見本と成り得る研究成果になると期待される。そして、近い将来植物防疫に大きな貢献ができることを期待してやまない。

おわりに

人類が農業を確立し、新しい農作物を作り、そして我々が圃場においてどの農作物を栽培するのかを決めている。植物ウイルスと栽培作物や農作物の拡散や人類の移動等にも強い影響を受けて今日まで進化してきたこと

は明らかである。最近では、それに流通が大きく関与する。またウイルス進化や拡散の解明には、植物病理学の分野だけでは解明できないことが多く、様々な既存学問分野や先端学問分野との融合がとても需要である。

最後に、本総説の成果は、富村健太博士（果樹研究所）、譚 鐘揚博士（中国湖南大学）、富高保弘博士（中央農業総合研究センター）、HUY DUC NGUYEN 博士（ベトナム国家農業大学）そして八坂亮祐氏（鹿児島大学大学院連合農学研究科博士課程、佐賀大学所属）を始め多くの修了生と卒業生とともに発展させてきた。また世界中の多くの研究機関・研究者に協力をさせていただき、特にオーストラリア国立大学名誉教授の Adrian Gibbs 博士、シドニー大学の Simon Ho 博士とはウイルス分子進化や年代推定の共同研究そして常に助言をいただいている。心から厚くお礼申し上げる。なお、本研究の一部は JSPS 科研費 24405026 の助成を受けたものである。

引用文献

- 1) D'ARC, M. et al. (2015): P.N.A.S.: E1343 ~ E1352.
- 2) FARGETTE, D. et al. (2008): PLOS Pathogens 4 (8): e1000125.
- 3) GIBBS, A. J. et al. (2008): PLoS ONE 3 (6): e2523.
- 4) ——— et al. (2015): Curr. Opi. Virol. 10: 20 ~ 26.
- 5) ——— and K. OHSHIMA. (2010): Ann. Rev. Phytopath. 48: 205 ~ 223.
- 6) LEFEUVRE, P. et al. (2010): PLOS Pathogens 6 (10): e1001164.
- 7) LEMEY, P. et al. (2006): AIDS Reviews 8: 125 ~ 140.
- 8) NGUYEN, H. D. et al. (2013): PLOS ONE 8 (2): e55336.
- 9) OGAWA, T. et al. (2008): Virus Res. 131: 199 ~ 212.
- 10) 大島一里 (2009): 植物防疫 63: 21 ~ 25.
- 11) OHSHIMA, K. et al. (2002): J. Gen. Virol. 83: 1511 ~ 1521.
- 12) ——— et al. (2010): Ibid. 91: 788 ~ 801.
- 13) ——— et al. (2015): Virology, in press.
- 14) SMITH, G. J. D. et al. (2009): Nature 106: 11709 ~ 11712.
- 15) TAN, Z. et al. (2004): J. Gen. Virol. 85: 2683 ~ 2696.
- 16) TOMIMURA, K. et al. (2004): Virology 330: 408 ~ 423.
- 17) TOMITAKA, Y. and K. OHSHIMA (2006): Mol. Ecol. 15: 4437 ~ 4457.
- 18) WOROBAY, M. et al. (2008): Nature 455: 661 ~ 664.
- 19) YASAKA, R. et al. (2014): PLOS ONE 9 (1): e85641.
- 20) ——— et al. (2015): J. Gen. Virol. 96: 701 ~ 713.