

令和 3 年 6 月 19 日現在

機関番号：32701

研究種目：基盤研究(C)（一般）

研究期間：2018～2020

課題番号：18K05977

研究課題名（和文）メタゲノム解析による種間伝播（スピルオーバー）する動物ウイルスの探索

研究課題名（英文）Study for interspecies transmission of animal viruses using metagenomics approach

研究代表者

長井 誠（Nagai, Makoto）

麻布大学・獣医学部・教授

研究者番号：10540669

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,400,000円

研究成果の概要（和文）：家畜と野生動物を対象としてメタゲノム解析を行い、新規のウイルスや種間伝播を起こしたことの疑われるウイルスを検出し、ウイルス学的に解析した。世界で初めてイノシシから分離されたオルソレオウイルスはヒト、日本の動物園ライオン、コウモリ由来ウイルスの遺伝子再集合体で、種間伝播でできたウイルスと考えられた。その他、イノシシからこれまで検出例のないサポウイルスおよびPL-CPを保有するエンテロウイルスG、豚から新種のピコルナウイルス1種とこれまでに報告のない分子生物学的な特徴を持ったウイルス6種（サペロウイルス、ポサウイルス、サポウイルス、トロウイルス、エンテロウイルス、ペスチウイルス）を発見した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

ヒトの新興感染症の多くは野生動物からの動物由来感染症であることがわかってきた。家畜においては野生動物から感染するリスク以外に、家畜から野生動物に感染症が伝播する可能性も指摘されている。このような状況下では家畜と野生動物の間に種間伝播（スピルオーバー）が起こり、新しいウイルスが生じる可能性がある。家畜と野生動物が保有するウイルスを検出し解析することは、種間伝播するウイルスを監視するばかりではなく、ウイルスの進化を考察する上でも重要である。

研究成果の概要（英文）：Using metagenomics approach, novel viruses and viruses suggesting past interspecies transmission were identified from livestock and wild animals and virologically analyzed. An orthoreovirus firstly isolated from wild boar was thought to be a reassortant virus generated through interspecies transmission between human, lion at a zoo in Japan, and bat. We also identified sapoviruses and enteroviruses carrying PL-CP from wild boar for the first time. Furthermore, six viruses including sapelovirus, posavirus, sapovirus, torovirus, enterovirus G, and pestivirus, which show unique genetic property, were discovered from Japanese pigs.

研究分野：獣医学

キーワード：家畜 野生動物 ウイルス検出 種間伝播（スピルオーバー） メタゲノム解析 新規ウイルス 遺伝子変異

科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属します。

1. 研究開始当初の背景

ヒトの新興感染症の多くは野生の哺乳動物から種間伝播（スピルオーバー）したものであり、互いが接触することにより発生すると考えられている。種の異なる生物の間では、ウイルス感染症の伝播が起こりにくいことが知られているが、種の壁を越えてウイルスが新しい宿主に感染した場合、損耗の大きい新興感染症が発生することがある。特に RNA ウイルスは遺伝子変異を起こしやすく、点突然変異、遺伝子組換えや遺伝子再集合によりスピルオーバーを起こすウイルスが発生する。家畜においては、近代の経営システムでは複数種の家畜を飼養する農場は少ないが、我が国の畜産地帯には隣接して牛、豚、馬などが飼養されている場合が少なくない。これまで家畜間で種間伝播を起こしたとみられるウイルスを既にいくつか報告されている。また、近年野生動物が人里に接近するようになり、牧場内に侵入することも希ではなく、家畜と野生動物とが接触する可能性があり、家畜と野生動物とのウイルスのやりとりも十分に考えられる。野生動物におけるウイルス感染症は十分に知られておらず、家畜においても未知のウイルスが発見されることがあるため、野生動物および家畜におけるウイルスの監視が必要である。

2. 研究の目的

本研究は、スピルオーバーの経歴のあるウイルスが家畜および野生動物に存在するのか、その遺伝子変異はどのようなものがあるのか、野生動物にはどのようなウイルスが存在するか、野生動物と家畜のウイルスのやり取りがあるか、野生動物および家畜に新規のウイルスが存在するかを、次世代シーケンサーを用いてメタゲノム解析により検出し（図 1）、発見したウイルスについて分子生物学的性状を解析し、ウイルス遺伝子の多様性および柔軟性を調べ、ウイルスの進化を考察することを目的とした。



図1. 次世代シーケンサーを用いたスピルオーバーしたウイルスおよび新規ウイルスの探索

3. 研究の方法

野生動物および家畜の糞便を収集し、核酸抽出を行った。抽出した核酸を用いてライブラリ作製を行い、次世代シーケンサーで網羅的な解析を実施した。ウイルス遺伝子が検出された場合、なるべく完全長の遺伝子配列が得られるよう、欠けている遺伝子の部分を PCR 法により増幅し、配列の決定を行った。得られたウイルス遺伝子は種々の解析ソフトで比較し分析を行った。ウイルス遺伝子が見つかったサンプルについては培養細胞によりウイルス分離を試みた。2018年度は、イノシシを石川県、富山県、三重県及び茨城県でそれぞれ 22、14、7 および 5 検体、豚を石川県、茨城県、鳥取県及び神奈川県 12、2、18 および 22 検体、鹿を岩手県で 3 検体および牛を三重県で 13 検体採取した。2019年度はイノシシ 52 検体、豚 20 検体、熊 4 検体およびタイワンリス 2 検体、2020年度はイノシシ 23 検体および豚 33 検体を採材し、解析を実施した。

4. 研究成果

次世代シーケンサーの結果、鹿、牛、熊およびタイワンリスのサンプルからはウイルスが検出されなかったが、豚からはサペロライク豚ピコルナウイルス、サペロウイルス、ポサウイルス、エンテロウイルス G、テシオウイルス、コブウイルス、パシウイルス、トロウイルス、サポウイルス、アストロウイルス、A 群ロタウイルス、C 群ロタウイルス、H 群ロタウイルスおよびピコビルナウイルスの合計 14 種類のウイルス遺伝子断片が検出された。またイノシシからはサペロウイルス、ポサウイルス、エンテロウイルス G、コブウイルス、サポウイルス、アストロウイルス、A 群ロタウイルス、C 群ロタウイルス、F 群ロタウイルス、ピコビルナウイルス、オルソレオウイルス、糞便随伴環状ウイルス、ドロソフィラ C ウイルスおよびディシストロウイルスの合計 14 種類の遺伝子断片が検出された。F 群ロタウイルスは鳥類からの検出例しかなく、ドロソフィラ C ウイルス及びディシストロウイルスは昆虫に感染するウイルスであることから、食物由来である可能性が考えられた。

イノシシと豚からウイルスが多く検出されたことと、2018年9月に我が国において26年ぶりとなる豚熱の発生があったことから、イノシシを対象とした疫学的調査を実施した。石川県内の豚の飼育施設構内と周辺の山林に各5台の自動撮影カメラを設置し、飼育施設に侵入し豚との間でウイルスを伝播する可能性のある野生動物相を把握した。飼育施設にはイノシシの侵入防止用に電気柵とネット柵が2重に設置してあった。ネズミ類、イノシシ、タヌキ、コウモリ類、キツネ、猫、ウサギ、テン、計8種類の哺乳類が撮影された。敷地内では、ネズミ類が極めて多く撮影された。イノシシは山林の中のみで撮影さ

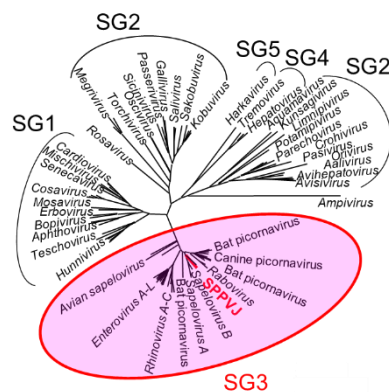


図2. ピコルナウイルス科の分子系統樹

れ、侵入防止施設は効果を発揮していた。一方、敷地内のネズミ類や家畜飼料に引き寄せられたキツネ、タヌキが山林と施設敷地を往来しており、イノシシからのウイルスの伝播者となりうる可能性があった。

豚から検出されたサペロライク豚ピコルナウイルスはピコルナウイルス科のスーパーグループ3に分類されたが、豚の糞便中からよく分離されるサペロウイルス属に分類される豚サペロウイルスに遺伝的に近いが、サペロウイルス属を含めいずれの属とは異なる分岐を示した(図2)。このウイルスは中国のコウモリから発見されたコウモリピコルナウイルスにもっとも類似していたが、他のピコルナウイルス科のウイルスのP1遺伝子領域における相同性の違いから、新種であると考えられた。

豚サペロウイルスは豚から頻繁に分離されるウイルスであり、豚に下痢や脳炎を引き起こすことが知られているが、ウイルス遺伝子全領域における解析は報告が少ない。そこで本研究において23頭の豚から検出されたほぼ完全長の遺伝子をバイオフィオマティクス的手法を用いて解析した。その結果、豚サペロウイルスは遺伝子多様性が認められるが、5'非翻訳領域(UTR)、2C領域および3'UTRの二次構造は各株間で保存されていた。VP1領域末端部の遺伝子挿入あるいは欠損はVP1領域の分子系統樹解析で認められるグループとは関連性はなく、VP1からP2領域の始まりにかけての領域で相同性遺伝子組換えが頻繁に起こることを確認した(図3)。本研究でイノシシからも豚サペロウイルスが検出されているので、例数を増やし豚由来の豚サペロウイルスと比較を行う必要がある。

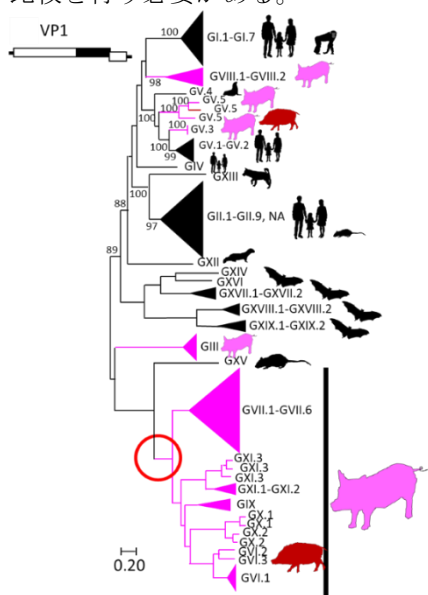


図4. サポウイルスの分子系統樹

ノシシから世界で初めてサポウイルスを検出した。遺伝子型はGVおよびGVIであり、いずれも豚から検出されているサポウイルスと近縁であったが、GVIの方はこれまで豚から見つかっているサポウイルスとは相同性が低く、GVI内の新しい遺伝子型であることが示された(図4)。

ポサウイルスは最初、豚の糞便から発見されたが、豚回虫の成虫由来のcDNA配列との類似性から、豚に直接感染するウイルスではなく、回虫に感染するウイルスではないかと考えられていた。しかしその後、ポサウイルス様ウイルスはヒトをはじめとしてラット、コウモリ、ジャイアントパンダ、ゴリラといった哺乳類、さらには魚類からも検出され、さらにその後は昆虫、貝類などからも検出され、真

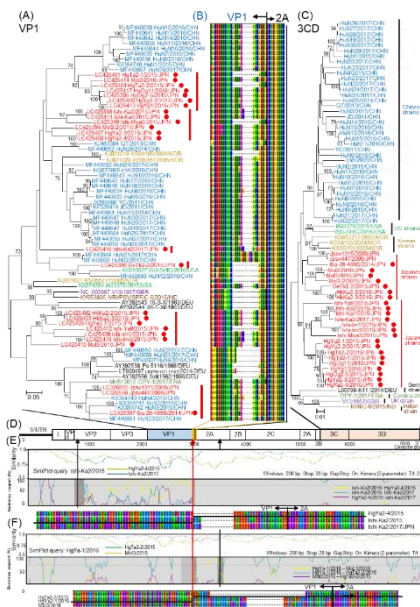


図3. 豚サペロウイルスの分子系統樹と遺伝子組換え解析

サポウイルスはノロウイルスと同様にカリシウイルス科に分類され、ヒトの下痢症の原因となるウイルスであるが、ヒト以外の動物からも検出されており、特に豚からは多くの遺伝子型(GIII, GV, GVI, GVII, GVIII, GIX, GX, および GXI)のサポウイルスが見つかっている。我が国の豚からも様々な遺伝子型のサポウイルスが見つかっているが、このうちのGXおよびGXIは遺伝子全長が決定されていなかったため全遺伝子配列を決定した。また、豚から発見されているサポウイルスを分子系統樹解析で比較したところ、GVI, GVII, GXおよびGXIは豚由来のみのクラスターを形成し、豚に特化したサポウイルスであることが明らかになった(図4)。さらにイ

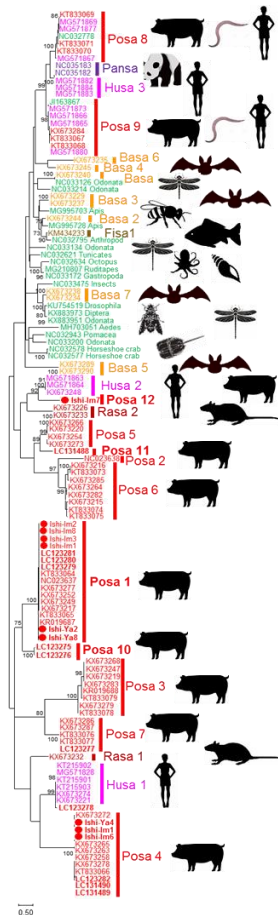


図5. ポサウイルスの分子系統樹



の宿主は不明である。本研究では豚から新しい遺伝子型のポサウイルス（ポサウイルス 10、11 および 12）を発見した。解析の結果、ポサウイルス 8、9 以外のポサウイルスおよびヒト由来（フサウイルス 1 型および 2 型）およびラット由来のポサウイルス様ウイルスは 1 つのクラスターを形成したのに対し、ポサウイルス 8、9 およびヒト由来（フサウイルス 3 型）、魚類由来、コウモリ由来およびジャイアントパンダ由来のポサウイルス様ウイルスは無脊椎動物由来のポサウイルス様ウイルスとクラスターを形成した（図 5）。このウイルスの各種哺乳類あるいは無脊椎動物に対する病原性はわかっておらず、類似したウイルスが広範囲の宿主域に分布しているが、種間伝播の結果宿主域が広がったのかも不明である。今回の研究ではイノシシからもポサウイルスが検出されており、今後このウイルスの種間伝播の可能性を含めて監視していく必要があると考えられた。

エンテロウイルス G (EV-G) は豚に広く分布するが、自然感染例では皮膚病変から分離された例があるのみで、病原性は弱いと考えられている。しかし近年、トロウイルスのパパイン様システインプロテアーゼ (PL-CP) を 2C/3A 境界領域に組み込んだ EV-G が米国、ベルギー、中国、韓国、ドイツおよび我が国で見つかり、PL-CP は自然免疫に拮抗的に働くことにより宿主免疫を回避し、新生子豚に下痢を引き起こすことが知られている。EV-G は 20 の遺伝子型 (G1~G20) に分類されており、これまで PL-CP を組み込んだ株が見つかったのは G1、G2 および G17 であった。PL-CP を組み込んだ EV-G はイノシシから見つかっていないが、本研究において世界で初めて PL-CP が組み込まれた EV-G を 11 株発見した。11 株のうち 2 株は G1、1 株は G17 であったが、これまで PL-CP 組み込み株が見つからない PL-CP 組み込み G8 および G12 株をそれぞれ 2 株および 6 株発見した。遺伝子全長を決定することができた PL-CP 組み込み G12 株の全長遺伝子を、遺伝子全長が決定されている PL-CP を保有しない EV-G 株と PL-CP が組み込まれた G1、G2 および G17 と比較したところ、PL-CP が組み込まれた EV-G は遺伝子型が異なっても非構造蛋白領域 (2A 以降) はお互いに相同性を示し、遺伝子型に関わらず組み込まない株とは相同性が低いことが示された (図 6)。このことは、PL-CP は EV-G の非構造蛋白領域に組み込まれた後、遺伝子相同性組み換えにより構造蛋白領域を交換し宿主の免疫から逃れ、豚およびイノシシの群内に分布を拡大していることが予想された。イノシシに豚で見つかっていない遺伝子型の PL-CP 組み込み EV-G がみつかったことは、我が国のイノシシの中で豚とは別に、独自に PL-CP 組み込み EV-G が進化している可能性が示された。また、2 つの農場における豚における調査では、それぞれの農場において複数の遺伝子型の PL-CP 組み込み EV-G 株を 2 株 (G1 および G10) および 4 株 (G1、G8 および G17 (2 株)) を発見した。PL-CP 組み込み G10 株は世界で初の発見で

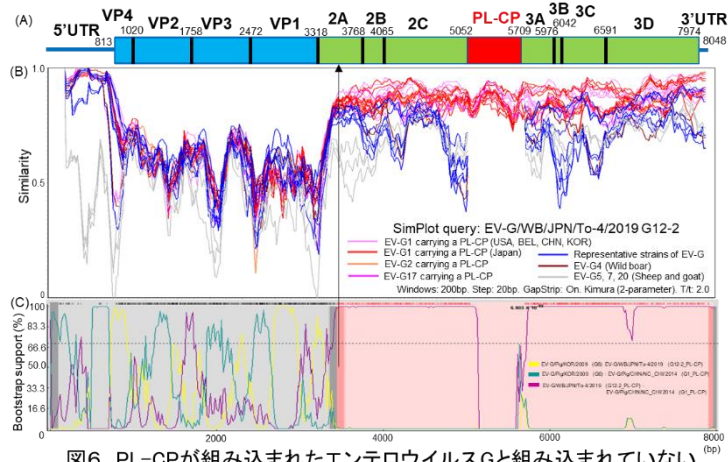


図6. PL-CPが組み込まれたエンテロウイルスGと組み込まれていないエンテロウイルスGの遺伝子全長の比較

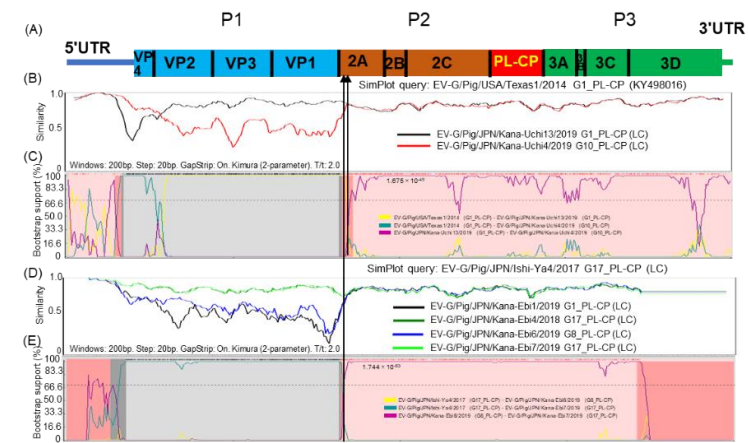


図7. それぞれの農場におけるPL-CPが組み込まれているエンテロウイルスGの遺伝子全長の比較

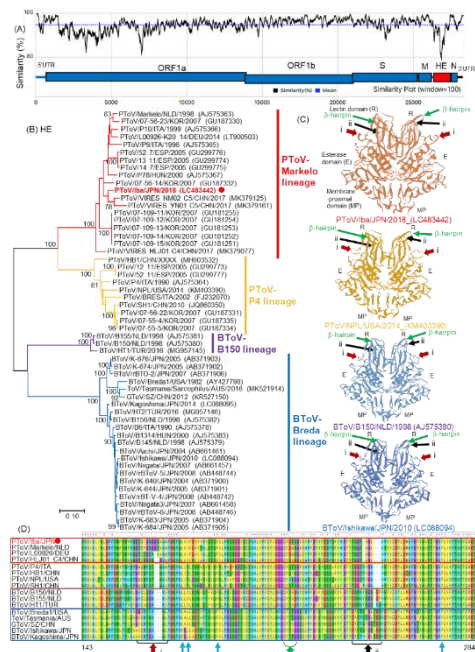


図8. 豚トロウイルスとキトウイルスのHE遺伝子における比較解析

ある。これらの農場の PL-CP 組み込み株は 2A 以下の非構造蛋白領域がそれぞれの農場ごとに類似しており、それぞれの農場において相同性組み換えが起こり、PL-CP を保有した EV-G 株が分布を広げていることが示唆された (図 7)。

EV-G に組み込まれている PL-CP はトロウイルスに由来するが、我が国の豚のトロウイルスについては報告がなく、どのような豚トロウイルスが我が国の豚に分布しているか不明であった。そこで養豚場の豚の糞便から検出された豚トロウイルスの遺伝子全長を決定し、世界の豚トロウイルスのそれと比較した。その結果、豚トロウイルスは HE 遺伝子の解析により Markelo 型と P4 型の 2 つに分かれ、我が国の豚トロウイルスは Markelo 型に分類されることがわかった (図 8)。また、全長遺伝子の比較では、我が国の豚トロウイルスは米国、中国およびドイツの豚トロウイルスが組み換わったキメラウイルスであることが示された。

哺乳類オルソレオウイルス (MRV) は豚、ヒト、コウモリ、牛、馬、カモシカ、鹿、ミンク、ハクビシン、犬、猫およびげっ歯類と広く感染することが知られており、下痢症、呼吸器病および脳炎症状を引き起こすが、不顕性感染する場合もある人獣共通感染症である。MRV は MRV1~4 の 4 つの血清型に分かれている。我が国では MRV1 および MRV2 が豚の呼吸器病および下痢症、ヒトの髄膜炎および胃腸炎、猫の下痢症から分離されているが、MRV3 は下痢症の犬から分離された報告と猫に広く分布しているとの報告があるものの、MRV3 の遺伝子に関する報告は見当たらなかった。また、MRV のイノシシからの分離例は報告がなかった。本研究において、健康なイノシシの糞便から MRV を世界で初めて分離した。この MRV は S1 遺伝子の解析結果から MRV3 であることがわかった。さらに全 11 遺伝子セグメントの塩基配列を決定し、GenBank データベースにある MRV の配列と比較したところ、L1、M2、S1、S3 および S4 遺伝子は相同性の高いウイルス株は見つからなかったが、L2、L3 および M3 は山口県の動物園で飼育されていたライオンから分離された MRV の配列と相同性が高く、M1 はコウモリ、S2 は我が国のヒトから分離された MRV の配列と相同性が高かったことから、イノシシの MRV はライオン由来、コウモリ由来およびヒト由来の MRV の遺伝子再集合ウイルスであることが示唆された (図 9)。遺伝子再集合は種間伝播により生じたものであり、我が国の野生のイノシシにも種間伝播による感染が起こっていることが示された。

豚のダンス病の原因は長らく不明であったが、米国で偶然に検出された亜型豚ペスチウイルス (APPV) がダンス病の病原体であることが証明されて以来、各国から APPV のダンス病からの検出が報告された。しかし我が国においてはダンス病から APPV が検出されていたものの、APPV の遺伝子全長は報告されてなかった。そこでダンス病を発症した豚の脳から APPV を検出し、全塩基配列を決定した。その結果、我が国の APPV はこれまで報告されている遺伝子型 1~3 の遺伝子型 3 に近いが、それとは少し異なることがわかった (図 10)。遺伝子型 3 は中国のみから報告されている遺伝子型である。保存されていた豚の臓器材料を用いた遡り調査では、遺伝子型 3 の APPV は我が国では少なくとも 2007 年には存在し、遺伝子型 1 の株も分布していることがわかった。

以上が本研究で得られた研究の成果である。本研究で豚のイノシシそれぞれでウイルスの遺伝子多様性が進行し、ウイルスのやり取りが行われていることが示唆された。また、イノシシにおいて、我が国の中で種間伝播により生じたウイルスが発見されたことから、今後も種間伝播を起こすウイルスは監視を続ける必要があると考えられた。

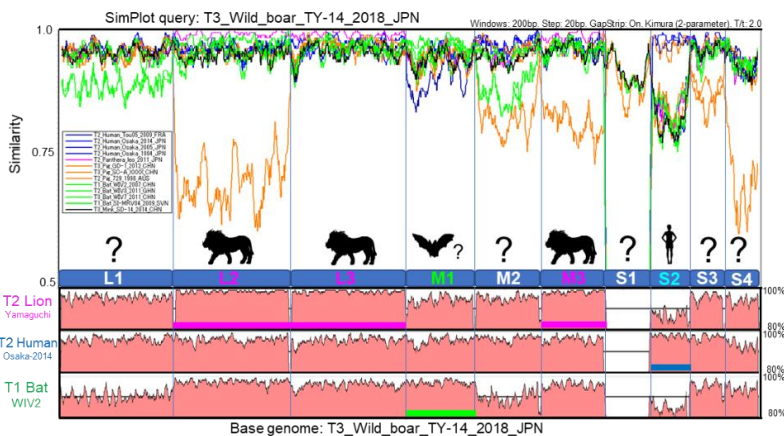


図9. 我が国のイノシシから分離された哺乳類オルソレオウイルスの各遺伝子セグメントと他の動物由来のそれとの比較

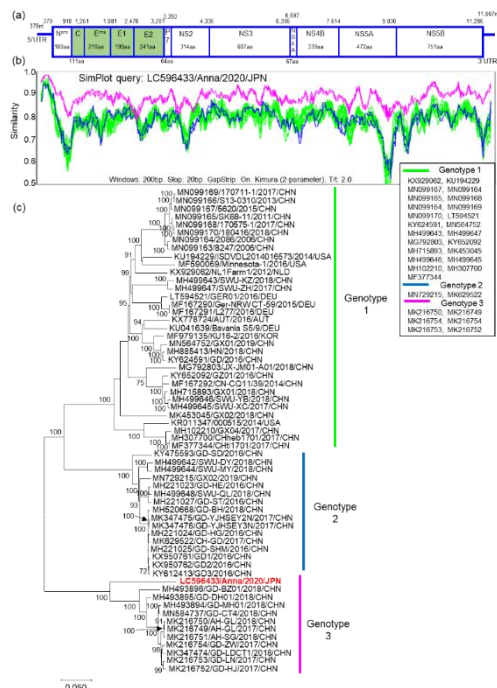


図10. 我が国でダンス病から分離された亜型豚ペスチウイルスの遺伝子解析

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計10件（うち査読付論文 10件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Aoki Hiroshi, Sunaga Fujiko, Ochiai Hideharu, Masuda Tsuneyuki, Ito Mika, Akagami Masataka, Naoi Yuki, Sano Kaori, Katayama Yukie, Omatsu Tsutomu, Oba Mami, Sakaguchi Shoichi, Furuya Tetsuya, Ouchi Yoshinao, Shirai Junsuke, Mizitani Tetsuya, Oka Tomoichiro, Nagai Makoto	4. 巻 164
2. 論文標題 Phylogenetic analysis of novel posaviruses detected in feces of Japanese pigs with posaviruses and posa-like viruses of vertebrates and invertebrates.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Archives of virology	6. 最初と最後の頁 2147 ~ 2151
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00705-019-04289-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Sunaga Fujiko, Masuda Tsuneyuki, Aoki Hiroshi, Ito Mika, Sano Kaori, Naoi Yuki, Katayama Yukie, Omatsu Tsutomu, Oba Mami, Furuya Tetsuya, Shirai Junsuke, Mizutani Tetsuya, Oka Tomoichiro, Nagai Makoto	4. 巻 75
2. 論文標題 Complete genome sequencing and genetic characterization of porcine sapovirus genogroup (G) X and GXI: GVI, GVII, GX, and GXI sapoviruses share common genomic features and form a unique porcine SaV clade	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Infection, Genetics and Evolution	6. 最初と最後の頁 103959 ~ 103959
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.meegid.2019.103959	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Katsuta Risako, Sunaga Fujiko, Oi Toru, Doan Yen Hai, Tsuzuku Satoko, Suzuki Yoshihisa, Sano Kaori, Katayama Yukie, Omatsu Tsutomu, Oba Mami, Furuya Tetsuya, Ouchi Yoshinao, Shirai Junsuke, Mizutani Tetsuya, Oka Tomoichiro, Nagai Makoto	4. 巻 271
2. 論文標題 First identification of Sapoviruses in wild boar.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Virus Research	6. 最初と最後の頁 197680 ~ 197680
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.virusres.2019.197680.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Fujii Yuki, Kashima Yuki, Sunaga Fujiko, Aoki Hiroshi, Imai Ryo, Sano Kaori, Katayama Yukie, Omatsu Tsutomu, Oba Mami, Furuya Tetsuya, Tsuzuku Satoko, Ouchi Yoshinao, Shirai Junsuke, Mizutani Tetsuya, Oka Tomoichiro, Nagai Makoto	4. 巻 165
2. 論文標題 Complete genome sequencing and genetic analysis of a Japanese porcine torovirus strain detected in swine feces.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Archives of virology	6. 最初と最後の頁 471 ~ 477
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00705-019-04514-4.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Masuda T, Sunaga F, Naoi Y, Ito M, Takagi H, Katayama Y, Omatsu T, Oba M, Sakaguchi S, Furuya T, Yamasato H, Shirai J, Makino S, Mizutani T, Nagai M	4. 巻 257
2. 論文標題 Whole genome analysis of a novel picornavirus related to the Enterovirus/Sapelovirus supergroup from porcine feces in Japan	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Virus research.	6. 最初と最後の頁 68-73
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1016/j.virusres.2018.09.003.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Sunaga F, Masuda T, Ito M, Akagami M, Naoi Y, Sano K, Katayama Y, Omatsu T, Oba M, Sakaguchi S, Furuya T, Yamasato H, Ouchi Y, Shirai J, Mizutani T, Nagai M.	4. 巻 55
2. 論文標題 Complete genomic analysis and molecular characterization of Japanese porcine sapeloviruses	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Virus Genes	6. 最初と最後の頁 198-208
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11262-019-01640-8.	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nagata Ayaka, Sekiguchi Yuya, Oi Toru, Sunaga Fujiko, Madarame Hiroo, Imai Ryo, Sano Kaori, Katayama Yukie, Omatsu Tsutomu, Oba Mami, Furuya Tetsuya, Shirai Junsuke, Okabayashi Tamaki, Misawa Naoaki, Oka Tomoichiro, Mizutani Tetsuya, Nagai Makoto	4. 巻 101
2. 論文標題 Genetic diversity of enterovirus G detected in faecal samples of wild boars in Japan: identification of novel genotypes carrying a papain-like cysteine protease sequence	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of General Virology	6. 最初と最後の頁 840 ~ 852
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1099/jgv.0.001446	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Sekiguchi Yuya, Nagata Ayaka, Sunaga Fujiko, Oi Toru, Imai Ryo, Madarame Hiroo, Katayama Yukie, Oba Mami, Okabayashi Tamaki, Misawa Naoaki, Oka Tomoichiro, Mizutani Tetsuya, Nagai Makoto	4. 巻 165
2. 論文標題 Multiple genotypes of enterovirus G carrying a papain-like cysteine protease (PL-CP) sequence circulating on two pig farms in Japan: first identification of enterovirus G10 carrying a PL-CP sequence	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Archives of Virology	6. 最初と最後の頁 2909 ~ 2914
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00705-020-04816-y	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Zhang Wenjing, Kataoka Michiyo, Doan Yen Hai, Oi Toru, Furuya Tetsuya, Oba Mami, Mizutani Tetsuya, Oka Tomoichiro, Li Tian-Cheng, Nagai Makoto	4. 巻 166
2. 論文標題 Isolation and characterization of mammalian orthoreovirus type 3 from a fecal sample from a wild boar in Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Archives of Virology	6. 最初と最後の頁 1671 ~ 1680
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00705-021-05053-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kasahara Kamiie Miwako, Kagawa Mitsuo, Shiokawa Mai, Sunaga Fujiko, Fukase Yuka, Aihara Naoyuki, Shiga Takanori, Kamiie Junichi, Aoki Hiroshi, Nagai Makoto	4. 巻 印刷中
2. 論文標題 Detection and genetic analysis of a novel atypical porcine pestivirus from piglets with congenital tremor in Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Transboundary and Emerging Diseases	6. 最初と最後の頁 印刷中
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/tbed.14149	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計0件

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-



6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分 担 者	大井 徹  (Oi Toru)  (10201964)	石川県立大学・生物資源環境学部・教授    (23303)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関