

令和 5 年 6 月 14 日現在

機関番号：34304

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19K06394

研究課題名(和文) マダニ由来の未知ウイルスは動物に感染するか？ - トゴトウイルスの病原性の解析 -

研究課題名(英文) Possibility of tick-derived unknown virus infection to animals-Analysis of
Togotovirus pathogenicity to animals

研究代表者

前田 秋彦 (Maeda, Akihiko)

京都産業大学・生命科学部・教授

研究者番号：70333359

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：近年、マダニが媒介するウイルス感染症が世界的な公衆衛生上の問題の一つとなっている。日本においても、マダニの保有する未知のウイルスが、新たな感染症を引き起こす可能性がある。本研究では、2013年に京都市で捕集したマダニから分離した新規のトゴトウイルス(WT-THOV)が、アライグマ等の野生動物へ感染していることを示した。また、ハムスターに致死性病変を引き起こした。一方、WT-THOVはマウスには病原性は示さなかった。しかし、マウスに20回連続感染したTHOV(MA-THOV)は、マウスに致死感染を引き起こした。これらの結果は、THOVが哺乳動物に対する病原性を持つことを示している。

研究成果の学術的意義や社会的意義

自然環境中には多くのマダニが生息しており、様々な微生物を保有している。その中にはヒトや動物に感染症を起こすものも存在する。私たちは2013年に京都市で捕集したマダニから、日本では確認されていなかったトゴトウイルス(THOV)を分離した。発見した当時は、THOVの病原性は未知であった。そこで本研究で、THOVの動物への感染性や、病原性を明らかにした。これらの研究結果は、私たちの周りには、未知の病原体が存在していることを示している。生態系における未知の病原体の存在をチェックすることにより、その病原体が引き起こすかもしれない感染症に対する「先回りした」対策を講ずることが可能となる。

研究成果の概要(英文)：In recent years, tick-borne viral infections have become one of the global public health problems. In Japan, unknown viruses carried by ticks may cause new infectious diseases. In this study, we showed that a novel Togotovirus (WT-THOV) isolated from ticks collected in Kyoto in 2013 infects wild animals such as raccoons. It also caused lethal lesions in hamsters. On the other hand, WT-THOV did not show pathogenicity in mice. However, 20 consecutive THOV infections in mice (MA-THOV) caused lethal infections in mice. These results demonstrate that THOV is pathogenic to mammals.

研究分野：ウイルス学

キーワード：トゴトウイルス マダニ媒介性感染症 病原性 野生動物 馴化

様式 C-19、F-19-1、Z-19(共通)

1. 研究開始当初の背景

近年、マダニや蚊が媒介する性感染症の発生が、世界的な公衆衛生上の重要な問題となっている。その原因の一つは、温暖化の進行にともない、病原体伝播の主役(ベクター)であるマダニや蚊、その宿主動物の生息域が拡大しているためであると考えられている。日本でも、1980年代から、日本紅斑熱やライム病、ダニ媒介性脳炎、急性熱性血小板減少症候群(SFTS)等、マダニが媒介する新興感染症が多発している。これらの感染症は、マダニと宿主動物の生態学的ニッチにより、限局された地域で発生する地方病であると考えられている。ある地域に生息するマダニの保有する微生物叢は維持されており、マダニ媒介性感染症は当該地域に古くから発生していたことが予想される。したがって、その地域に生息するマダニが保有する微生物の潜在的な病原性を調べることで、将来に発生し得る新興のマダニ媒介性感染症についての情報を得ることが可能であるものと考えられる。

私たちは2010年から、京都市に生息するマダニの生態学的解析と、マダニが保有する微生物の保有状況について調査している(*J. Vet. Med. Sci.*, 77: 37-43, 2015)。その調査を通して、2013年にフタゲチマダニ(*Haemophysalis longicornis*)からトゴトウイルス(THOV)を分離し、THOV HI-Kamigamo-25株(WT-THOV株)と命名した(*J. Gen. Virol.* 96: 2099-2103)。THOVは、1900年代の半ばに、アフリカで発見された(*Am. J. Trop. Med. Hyg.* 76: 785-790)。本ウイルスは、マダニや蚊を介してウシやヒツジなどの家畜に感染し、熱症や脳炎、流産等を引き起こす。ヒトでも、アフリカでは2人の感染症例が報告されており、その内の1症例では致死性の感染を引き起こした(*J. Gen. Microbiol.* 38: 389-394, 1965)。時を経て、2014年、アメリカのカンザス州バーボン郡で、マダニに刺咬されたヒトが死亡し、その原因がTHOVの一種の感染が原因であることが示された(*Emerg. Inf. Dis.* 21: 760-764, 2015)。最近では、愛媛県で捕集したマダニからもTHOVの一種が分離されているが、病原性は不明である(*Virus. Res.* 249: 57-65, 2018)。実験病理学的には、アフリカとアメリカで分離されたTHOVをマウスに感染させると、重篤な肝障害を引き起こし、致死経過をたどることが報告されている(*Am. J. Trop. Med. Hyg.* 76: 785-790, 2007)。しかし、京都市や愛媛県で分離されたTHOVについては、ヒトを含む動物での感染報告がなかったため、その病原性については不明であった。

THOVは *Orthomyxoviridae* 科、*Thogotovirus* 属に属する6分節のマイナスの一本鎖RNAをゲノムとして持つウイルスである(図1)。THOVは、構造蛋白質のウイルス膜糖蛋白質(GP)、膜の裏打ち蛋白質(M)、RNA依存RNA合成酵素複合体(PA、PB1およびPB2)および核蛋白質(NP)より構成される。GPはTHOVの宿主受容体への結合に関係していると考えられている。また、M蛋白質の前駆体であるML蛋白質は、I型インターフェロンのアンタゴニストとして働き、宿主への感染に重要な役割を持つことが示唆されている。

WT-THOVの病原性を解析する私たちの予備実験では、 10^5 プラーク形成単位(p.f.u.) (多くのウイルスで動物への感染に十分なウイルス量)のウイルスを実験用動物のICRマウスに腹腔内接種したところ、顕著な症状は認められず、2か月以上生存した(図2A)。ところが、シリアンハムスターに同量のウイルスを接種すると、感染後1~2日目(d.p.i.)に毛並みが悪くなり、3~4日目に斃死した(図2B)。病理解剖では、様々な臓器で出血が認められた(図2B)。この結果は、京都市の環境中に生息するマダニから分離された未知ウイルスのTHOVが、他の哺乳類動物に病気(感染症)を引き起こす可能性を示している。また、京都市内で捕獲した一部のアライグマやハクビシンの血清中の中和抗体価を測定したところ、比較的高い抗体価を示すものがあった。この結果は、京都市に生息する野生動物の間にもTHOVの感染が起こっている可能性を示す。

2. 研究の目的

本研究は、京都市に生息するマダニから分離された病原性未知のTHOVが、ヒトを含む動物に新たな感染症を引き起こす可能性があることを目的とする。ヒトや動物で実際の感染症が発生することにより、多くの感染症研究はスタートする。感染症対策という行政上の必要性から、事例発生後に研究がスタートすることは致し方ないことかもしれない。しかし、自然界に存在する未知の微生物を探求し、その潜在的な感染能(性)を追求することは、私にとっての感染症研究の醍醐味の一つである。また、当該の微生物が引き起こす感染症が流行する以前に、公衆衛生学上の対策(先回りの対策)を検討することができる。そこで本研究では、WT-THOVが動物に感染し、病原性を示すことを目的として、①WT-THOVが感染性と病原性を持つことの証明および病原因子の解析と、②WT-THOVが野生動物へ感染していることの証明を

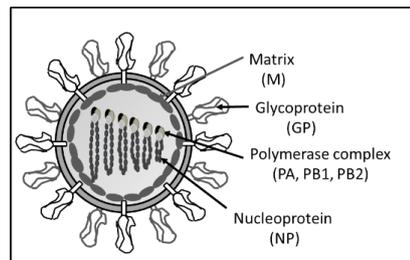


図1. トゴトウイルスの粒子構造
トゴトウイルスはオルソウイルス科に属するマイナス鎖の一本鎖6分節のゲノムRNAを持つ。ウイルス粒子を構成する構造蛋白質としてMatrix (M)、Glycoprotein (GP)、Polymerase proteins (PA、PB1、PB2) および Nucleoprotein (NP) が存在する。

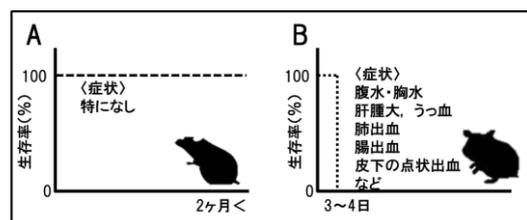


図2. THOVの実験動物への予備感染実験-生存率と症状

THOVの実験動物への感染と病原性を解析するため、予備実験として5週齢の雌ICRマウスと5週齢の雌シリアンハムスターの腹腔内、THOVを 10^5 p.f.u.のウイルス価で接種した。ICRマウスでは2ヶ月以上、症状なく生存した(A)。一方、シリアンハムスターでは接種後3~4日後に死亡した(B)。また、症状は激烈であり、図Bに示したように多臓器に出血が認められた。

試みた。

3. 研究の方法

① WT-THOVが感染性と病原性を持つことの証明および病原因子の解析：BALB/c やC57BL/6、ICR などの各種マウスおよびハムスターにTHOV を接種し、その感染性と病原性を確認した。その際、動物の種や性、週齢による感染性の違い、ウイルスの接種量による違いについて検討した。ウイルス接種後、人道的エンドポイントの設定を考慮するため、日々、動物の体重を測定し、健康状態をチェックした。血液を経時的に採取し、各種血液細胞の細胞数の変化と血液化学性状の変化を観察した。また、血漿中のウイルス価をブランクアッセイ法により測定し、ウイルス血症を確認した。さらに、各臓器を採材し、その一部を用いて臓器中のウイルス価を測定した。残りの臓器は、ホルマリンで固定した後、組織標本を作製し、組織病理学的解析のためにヘマトキシリン・エオシン(HE)染色を行った。また、THOV 抗原の存在を確認するため、ウイルスに対する特異抗体を用いて免疫染色した。各臓器の細胞でアポトーシスが起きていることを証明するために、活性化Cas3 抗体等を用いた免疫染色を行った。さらに、THOV 接種による生体の初期応答を観察するため、炎症性サイトカイン遺伝子の発現をRT-PCR によりリアルタイムに解析した。

次に、WT-THOVに非感染性のBALB/cマウスに、WT-THOVを感染し、その肝臓の乳剤(WT-THOV/P1)を作製した。同様に、WT-THOV/P1をBALB/cマウスに感染し、その肝乳剤(WT-THOV/P2)を作製した。この操作を20回繰り返し、マウス馴化株WT-THOV/P20(MA-THOV)を得た。MA-THOVについても、マウスおよびゴールデンハムスターに感染し、その病原性を検討した。また、野生型のWT-THOVとMA-THOVのゲノムの塩基配列上の違いを、シーケンス解析した。

② WT-THOVが野生動物へ感染していることの証明：以上の解析を通じて、WT-THOV株が実験用動物へ感染し、病態を形成することが証明される。しかし、この結果は自然環境に生息する動物にWT-THOVが感染していることを示していない。そこで、WT-THOVを分離した京都市に生息する野生動物におけるTHOV の感染状況を、血清疫学的に解析した。平成24年～平成30年に京都市内において研究目的で捕獲した野鼠やハクビシン、アライグマ等の野生動物の血清(ハクビシンとアライグマの捕獲については、現在の私の研究の協力研究者である関西野生動物研究所・川道美枝子氏と獣医師・三宅一郎氏の協力を得ておこなった)や、月に1回、私の研究室で実施している京都市北区における野鼠血清を用いて、WT-THOVに対する感染抗体の保有状況を調査した。実際の血清中の中和抗体価の調査は、現在、最も信頼性(感度及び特異度)が高いと考えられている50%ウイルス中和試験で行った。

4. 研究成果

(1) WT-THOV は哺乳類動物に病原性を示すのか？

フタゲチマダニから分離し、Vero E6 細胞で4回継代したWT-THOV のマウスへの病原性を調べるため、5匹の雌、BALB/c マウスに 1×10^6 ウイルス形成単位(p.f.u.)を腹腔内に接種したが、マウスは無症状に35日以上生存した(図3A)。一方、同一条件で雌のハムスターに接種したところ、感染後3日目(d.p.i.)に全ての個体が斃死した(図3B)。斃死した個体や、人道的エンドポイント(体重が20%減少した時点)により安楽死した個体では、外部所見で皮下出血が認められた。また、病理解剖したところ、多臓器の出血、腹水や胸水が認められ、皮下の毛細血管からの血液の漏出が観察された。特に、肝臓における病変は顕著であった(図4A)。そこで、肝臓におけるウイルスの増殖をブランクアッセイにより測定したところ(図4B)、3 d.p.i.までウイルス産生は認められ、ウイルス価は 10^{10} p.f.u.まで達した。次に組織病理解析を行ったところ、HE 染色によって、広範囲うっ血が認められた。また、細胞病理学的にアポトーシスやネクロシス像が広範囲に観察された(図4C C-1)。 α THOV-NP 抗体で免疫染色したところ、ウイルスのNPが、肝臓に広範囲に分布していた(図4C C-2)。アポトーシスした細胞を検出するために、 α Active-CAS3 抗体で免疫染色した結果、多くの細胞が染色された(図4C C-3)。次に、肝機能のマーカである血中AST(GOT)やALT(GPT)、ALPを測定したところ、2 d.p.i.から上昇し始め、3 d.p.i.に急激に上昇していた(図4D)。また、炎症性サイトカイン等の感染の急性期において発現する蛋白質の mRNA 発現について、リアルタイム RT-PCR 解析したところ、多くの遺伝子が2 d.p.i.に急増していることが明らかとなった(図4E)。これらの結果は、WT-THOV の感染により、ハムスターの病態は2 d.p.i.に転機を迎え、3 d.p.i.に致死に至ったものと考えられた。本研究により、日本の自然界に存在する病原性未知のウイルス(WT-THOV)が、哺乳類動

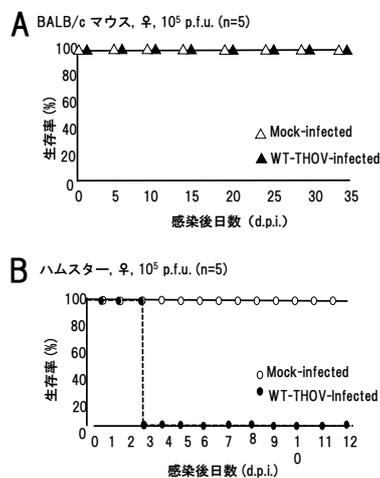


図3. WT-THOV感染後の、マウスとハムスターの生存率

雌の5週齢、BALB/cマウス(A)とハムスター(B)に 10^6 p.f.u.のWT-THOVを腹腔内に接種した後の生存率を観察した。△と○はコントロールのDMEM投与群、▲と●はWT-THOV投与群を示す。

物に病原性を持つことが明らかとなった。

(2) WT-THOV は非病原性のマウスに病原性を持つようになるのかー WT-THOV はマウスへ馴化するかー?

研究(1)で示されたように、フタトゲチマダニから分離したばかりの WT-THOV は BALB/c マウスには病原性をしめさなかった。ICR や C57BL6 マウスにおいても同様であった(データは示さず)。そこで、次に「WT-THOV はマウスに馴化し、病原性を示すようになるのか？」について検討した。研究の方法は古典的なウイルスの継代実験である(図 5)。WT-THOV を、BALB/c マウスに感染し、3 d.p.i.に肝臓を摘出し、肝乳剤を作製した。この肝乳剤を、BALB/c マウスに接種し、先の方法と同様に肝乳剤を作製する。この操作を 20 回繰り返したマウスから MA-THOV を分離した。

作製した MA-THOV と WT-THOV の BALB/c マウスへの病原性を調べた。雌の 5 週齢マウスに 10^5 p.f.u. のウイルスを腹腔内に接種し、体重変化と生存率を比較した。WT-THOV は、先の実験の通り、体重は暫時、増加傾向を示したが、MA-THOV は 2 d.p.i.から急激に減少し(図 6A)、6 d.p.i.に全ての個体が斃死した(図 6B)。MA-THOV 感染マウスの肉眼病理所見は、ハムスターにおける WT-THOV 感染で認められた所見と類似していた。腹部皮下に点状出血が認められ、爪の内部が赤変していた。また、腹膜下の毛細血管より血液が漏出していた。組織病理所見を表 1 に示す。この所見からも明らかのように、肝臓病変が顕著であった。肝臓の HE 染色像において、WT-THOV 感染では顕著な病変は認められなかった(図 7A)。一方、MA-THOV 感染マウスの肝臓では、壊死巣がび漫性に多数散財しており、残存する細胞は肥大しており、微細な空胞編成が観察された(図 7B)。また、 α THOV-NP 抗体を用いて免疫染色したところ、WT-THOV 感染肝細胞では染色されなかったが、MA-THOV では多数の細胞で染色された。この結果は、MA-THOV が肝臓に強い指向性があることを示している。

次に、WT-THOV と MA-THOV のゲノム塩基配列を比較解析した。その結果、アミノ酸配列に変異が伴う相異が、PB2 で 1 箇所(T275C (L92P))、GP で 2 箇所(C148T (H51Y) と A619C (I208L))および ML で 1 箇所 (G494A (S166N))の 4 箇所を確認された。PB2 は、ウイルスの RNA 依存 RNA ポリメラーゼの構

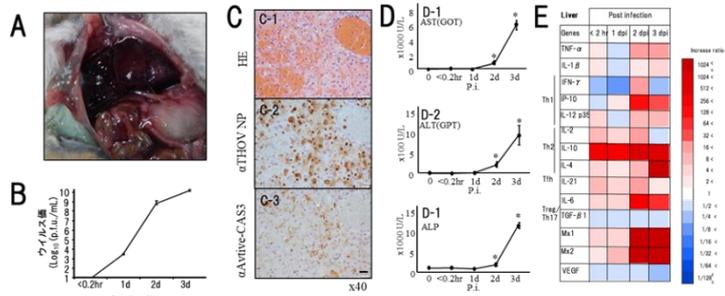


図4. ハムスターへのWT-THOVの感染

雌の5週齢、シリアン ゴールデン ハムスターに 10^5 p.f.u.のWT-THOVを腹腔内に接種した後の、肝臓における出血(A)、ウイルス産生(B)、組織染色像(HE (C-1)、 α THOV NP (C-2)および α Active-CAS3 (C-3)、肝機能マーカー(AST(GOT)(D-1)、ALT(GPT)(D-2)およびALP(D-3))および感染後の炎症性サイトカイン等のmRNA合成量の変化(E)を示す。矢印は肝臓における出血を示す。*:0時間におけるmRNA量と比較した場合の有意差、 $p < 0.05$ を示す。

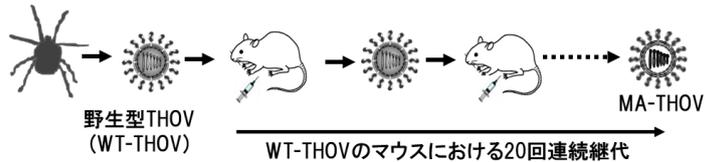


図5. 野生型THOV(WT-THOV)のマウスへの馴化

2013年に京都市で捕獲したフタトゲチマダニから分離したTHOV(WT-THOV)は実験用マウスに接種しても、マウスに病態変化は認められなかった。そこで、WT-THOVを接種したマウスの肝乳剤をマウスに接種する連続継代を行い、マウスに馴化したウイルスを作製した(MA-THOV)。

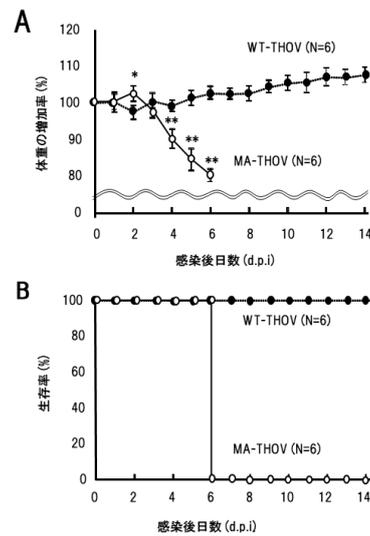


図6. WT-とMA-THOV感染後のマウスの体重の増加率と生存率

雌の5週齢、BALB/cマウスに、 10^5 p.f.u.のWT-とMA-THOVを腹腔内に接種した後の体重の増加率(A)と生存率(B)の変化を観察した。●はWT-THOV、○はMA-THOV投与群を示す。

表1: MA-THOVを接種されたBALB/cマウスの組織病理所見

部位	組織病理所見
肺	肺胞壁に核破砕物がび漫性中度散在。片側の中央部に広範囲にわたって肺胞腔内出血。
肝臓	肝細胞の壊死巣がび漫性に多数散在。残存する肝細胞はやや肥大し微細な空胞変性。
脾臓	核破砕物がび漫性に多数散在。髄外造血軽度。
小腸	著変なし。
大腸	著変なし。
腎臓	糸球体や間質の毛細血管内に核破砕物が少数散在。
卵巣	著変なし。
卵管	著変なし。
子宮	子宮内膜に核破砕物が少数散在。
脳	著変なし。

MA-THOV 1×10^5 pfu を腹腔内投与して、斃死した個体の HE 染色像をもとに、病理鑑定した。

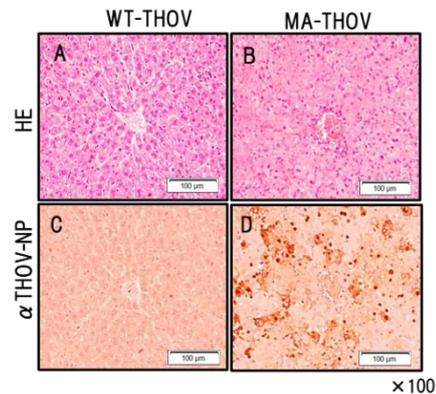


図7. WT-およびMA-THOVを感染したBALB/cマウスの肝臓のHE染色像

1×10^5 pfu のWT-あるいはMA-THOV-WTを腹腔内接種したBALB/cマウスの肝臓のHE染色像(それぞれAとB)を示す。また、それぞれの α THOV-NP抗体を用いた免疫組織染色像(CおよびD)を示す。

成蛋白質である。また、GP はウイルス粒子の膜構成蛋白質であり、細胞への吸着と侵入に関わっていると考えられている。ML は、ウイルス粒子の膜を裏打ちしている蛋白質であるとともに、インターフェロンのアンタゴニストになっており、ウイルスの感染に重要な役割を果たすものと考えられている。いずれにしても、THOVの宿主への感染に関連する蛋白質であり、今後の研究では、どのアミノ酸がマウスへの病原性に関与するのかについて検討する必要がある。本実験で使用した WT-および MA-THOV は、多様な遺伝的バックグラウンドを有していると考えられる。この実験で得た各ウイルスの塩基配列の情報は、サンプル中に含まれる優占するウイルスの塩基配列である。そこで、各ウイルスを細胞系でクローン化し、そのウイルスを用いてマウスへの病原性を確認した(図 8)。WT-THOV クローンの 1 つである cl1-1-1 (図 8A)と、MA-THOV クローンの 1 つである cl6-1-1 (図 8B)を BALB/c マウスに接種した後の体重変化(図 8(a))と生存率(図 8(b))について、図8に示す。これらのクローンに関する結果は、それらの親株である WT-および MA-THOV の結果と一致していた。また、これらのクローン化したウイルスの塩基配列は、親株のものと同じであった。したがって、MA-THOV の持つ、WT-THOV とは異なるアミノ酸配列を含む蛋白質が、マウスへの病原性に関与しているものと考えられた。

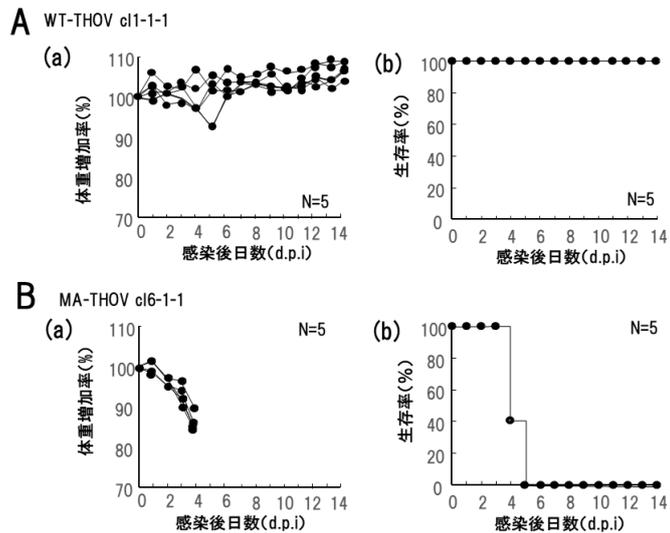


図8. WT-とMA-THOVクローン感染後のマウスの体重の増加率と生存率

雌の5週齢、BALB/cマウスに、 10^5 p.f.u.のWT-(A)とMA-THOV(B)から分離したクローン(それぞれcl1-1-1とcl6-1-1)を腹腔内に接種した後の、体重の増加率(a)と生存率(b)の変化を観察した。

(3) 野生動物への THOV 感染調査-京都の自然環境における THOV の存在様式の解明に向けて-

私たちがマダニの一種のフタゲチマダニから分離した WT-THOV は、あくまでマダニ由来のウイルスであり、ヒトを含む哺乳類動物への感染性や病原性については不明である。そこで、WT-THOV の分離地である京都に生息する野生動物の感染状況を調査した。調査研究のために、京都市内で捕獲したアライグマやハクビシンなどの野生動物の血清中の抗 THOV 中和抗体保有状況を調査した(図 9)。その結果、調査したアライグマの約 10%、およびハクビシンの約 3.5%が THOV の中和抗体を保有していた。一方、ウシやブタ等の家畜では中和抗体を保有している個体は確認されなかった(データは示さず)。これらの結果を踏まえて、図 9 に京都における THOV の感染環の粗モデルを記す。今後は、ヒトへの THOV 感染状況について検討する必要がある。

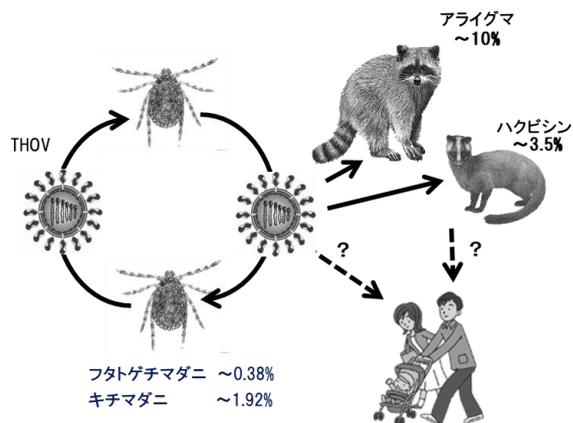


図9. 京都市におけるTHOVの予想される感染環

京都市北部に生息するマダニ類(フタゲチマダニとキチマダニ)のTHOV保有状況をRT-PCRで、また野生動物(アライグマとハクビシン)のTHOVに対する中和抗体保有状況をウイルスの中和試験法を用いて調査した。それらの結果を下にして、京都市北部におけるTHOVの感染環を予想した。

(4)研究の総括

私たちは、これまでの研究の中で、京都で捕獲したフタゲチマダニから新規のウイルスである THOV (WT-THOV)を分離した。本研究で、京都で捕獲したアライグマやハクビシンなどの野生動物が THOV に感染していることを明らかにした。また、WT-THOV は、ハムスターには病原性を示し、致死感染を引き起こすが、マウスには無症状であることを示した。しかし、マウスを用いて継代培養し、マウスに馴化したウイルス(MA-THOV)では、マウスに顕著な病変を起こし、致死性であることが明らかとなった。したがって、ある種の動物において病原性を持たない WT-THOV が、当該の動物への感染性・病原性・致死性を獲得する可能性(危険性)がある。私たちは、今後も THOV の変異株の出現を注視する必要がある。感染症発症の未然の状態である今から、当該ウイルスに対する「先回りの戦略」を構築しておく必要があるのかもしれない。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計0件

〔学会発表〕 計9件（うち招待講演 1件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 前田秋彦
2. 発表標題 ウイルスは世界を巡る
3. 学会等名 第43回 都市有害生物管理学会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 中塚聖菜、山形幸、吉田彩乃、原田真緒、辻本絢香、好井健太郎、染谷梓、前田秋彦
2. 発表標題 ハムスターのトゴトウイルス感染に伴う病態発現の解析
3. 学会等名 第54回日本脳炎ウイルス生態学研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 辻本絢香、好井健太郎、染谷梓、前田秋彦
2. 発表標題 トゴトウイルスのマウスへの馴化
3. 学会等名 第54回日本脳炎ウイルス生態学研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中塚聖菜、辻本絢香、好井健太郎、染谷梓、前田秋彦
2. 発表標題 ハムスターのトゴトウイルス感染に伴う病態発現の解析
3. 学会等名 第162回日本獣医学会学術集会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 辻本絢香、好井健太郎、染谷梓、前田秋彦
2. 発表標題 トゴトウイルスのマウスへの馴化
3. 学会等名 第162回日本獣医学会学術集会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 辻本絢香、好井健太郎、染谷梓、前田秋彦
2. 発表標題 マウスに馴化したトゴトウイルスはBALB/cマウスに致死性を示す
3. 学会等名 第24回トガ・フラビ・ベスチウイルス研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中塚聖菜、好井健太郎、染谷梓、前田秋彦
2. 発表標題 CHO細胞におけるトゴトウイルス持続感染の解析
3. 学会等名 第24回トガ・フラビ・ベスチウイルス研究会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 辻本絢香、好井健太郎、染谷梓、前田秋彦
2. 発表標題 マウスに馴化したトゴトウイルスはBALB/cマウスに致死性病態を示す
3. 学会等名 第67回日本ウイルス学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 中塚聖菜、好井健太郎、染谷梓、前田秋彦
2. 発表標題 トゴトウイルスのCHO-K1細胞における持続感染
3. 学会等名 第67回日本ウイルス学会
4. 発表年 2019年

〔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
---------------------------	-----------------------	----

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
---------	---------