

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 21 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2012～2015

課題番号：24255009

研究課題名(和文) アジア霊長類と病原体の宿主寄生体関係史の探索

研究課題名(英文) Research of history of host-parasite relationships between pathogens and Asian primates

研究代表者

平井 啓久 (HIRAI, Hirohisa)

京都大学・霊長類研究所・教授

研究者番号：10128308

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 33,600,000円

研究成果の概要(和文)：病原体が通常宿主特異性を持つために、宿主と病原体は頑健な宿主寄生体関係を示す。これを病態生理的発現型と見なすことができる。その特性を基盤にして、アジアの霊長類(特に多様性の高いテナガザル類ならびにマカク類)に焦点をあて、これらに感染する病原体(ウイルス(サルレトロウイルス)、細菌(ヘリコバクター)、寄生虫(マラリア原虫))との共進化を以下の項目からひもとく。(1)双方の遺伝子の分化機構を明確にする。(2)霊長類の生物地理学的分化との総合的見知から、病原体と宿主霊長類の双方の進化史を描く。(3)宿主応答機構ならびにゲノム内分化機構から宿主寄生体関係史を遺伝生理学的に明らかにする。

研究成果の概要(英文)：Pathogens generally have host specificity. It is a main cause of the robust host-parasite relationships. We can presume it a pathophysiological phenotype. Based on the feature we would like to investigate biodiversity of Asian primates, especially gibbons and macaques. That is, we analyze evolutionary characteristics of these primates thorough the host-parasite relationships of their pathogens, viruses, bacteria (Helicobacter), and malaria, using following methods. (1) Differentiation mechanisms of genes of both of pathogens and primate hosts. (2) Biogeography and evolutionary history of pathogens and primates hosts. (3) Genetic physiological analyses from host immune responses and genomic changes.

研究分野：分子細胞遺伝学

キーワード：アジア霊長類 病原体 サルレトロウイルス ヘリコバクター マラリア DNA 遺伝子 染色体

1. 研究開始当初の背景

アジアに生息するテナガザル類(小型類人猿)やマカク類は霊長類の中で種分化が多様なことで知られ、それぞれ4属17種と1属19種が確認されている。テナガザル類やマカク類はアジア区域で独特の多様性化機構を形成しており、その背景にはさまざまな環境要因が関わっていると思われる。

一方、我々の海外調査研究の中で、テナガザルから病原体を検出する試行をおこなってきた。野生個体の糞から世界で初めて、ヘリコバクターのDNAを検出したところ、これまでに報告のない新種のヘリコバクターであった。テナガザルのヘリコバクターはヒトの胃炎・胃潰瘍・胃ガンの原因となるヘリコバクター・ピロリとは異なるクラスターを形成しており、テナガザルとともに独自の進化をしてきたことが伺える。また我々は、カリマンタンのアジルトテナガザルにおいて、マラリア原虫(*Plasmodium hylobati*)の感染を確認した(早川ら未発表)。これまでにテナガザルのマラリア原虫は一種しか報告がなく、これはテナガザルでのマラリア感染の実態を知る第一歩となる。テナガザルのほかマカク類に感染するマラリア原虫として現在7種が知られている(Hayakawa et al. 2009)。そのうちの一種 *P. knowlesi* は、最近ヒトにも自然界で集団感染することが確認された。これはヒトマラリア原虫の非ヒト霊長類起源について考えるうえで興味深い知見であるとともに、マラリア原虫での宿主特異性を考える重要な発見である。さらに加えて、最近、京都大学霊長類研究所においてサルレトロウイルス4型(SRV4)の感染によって、ニホンザルが血小板減少症で死亡する集団発生があり、ニホンザル43頭が死亡した。SRVはカニクイザル等のニホンザル以外のマカク類では比較的軽い症状を示すのに対して、ニホンザルでは重篤になる。SRVは現在7タイプが知られているが、今回のケースはgag遺伝子や全ゲノム配列から4型に相当するSRVが原因であると判明した(未発表)。我々は飼育環境下でカニクイザルから感染したと推測しているが、野生のカニクイザルがSRV4に自然感染しているという情報は今のところない。

そこで、宿主・病原体の双方を分子遺伝学的方法で詳細に解析し、過去・現在・未来の相互関係を推定することで、宿主・病原体双方の生物地理学ならびに宿主寄生体関係の進化史を紐解くことを本計画の主目的とする。

2. 研究の目的

病原体は宿主を選んで感染する。いわゆる宿主特異性である。この頑健な宿主寄生体関係により、宿主(環境)の変化と連動して、病原体自身も進化する。そして、病原体は宿主によって病態生理的発現型が異なり、感染後急激な症状をきたして宿主を死に至らし

めるもの、感染しても発症しないものなど、様々である。これは宿主寄生体関係の歴史的表現型に違いない。本計画ではアジアの霊長類(特に多様性の高いテナガザル類ならびにマカク類)に焦点をあて、これらに感染する病原体(ウイルス(サルレトロウイルス)、細菌(ヘリコバクター)、寄生虫(マラリア原虫))との共進化を以下の項目からひもとく。(1)双方の遺伝子の分化機構を明確にする。(2)霊長類の生物地理学的分化との総合的見知から、病原体と宿主霊長類の双方の進化史を描く。(3)宿主応答機構ならびにゲノム内分化機構から宿主寄生体関係史を遺伝生理学的に明らかにする。

3. 研究の方法

本計画を遂行するにあたり目的国を、インドネシア、マレーシア、タイ、バングラデシュ、ベトナム、中国、フィリピン、台湾とする。各地域のテナガザル類およびマカク類の野生集団から糞サンプルを収集するとともに、動物園や研究機関で飼育される個体から血液サンプルを収集し、宿主と病原体のゲノムを検出する。そして、ハプロタイプの系統分類をおこない、各地域の宿主・病原体双方のゲノム特性を把握し、それをもとに生物地理学的特性を捉える。さらに、宿主の免疫応答ならびにウイルスの宿主ゲノム内統合のメカニズムから、多様に進化してきたテナガザル類とマカク類の種分化の原動力となったと思われる、ゲノムの変化と感染症の相互依存関係を明らかにする。最終的に宿主の生物地理と病原体の遺伝的分化マップを重ね合わせ、相互依存関係の総体的鳥瞰図を作成する。

4. 研究成果

実績(H24-H27で行った研究の概要)

ウイルス:

ニホンザル血小板減少症の病原体(SRV-4)の調査:

日本に輸入された個体や調査地で収集された血液サンプルを用いてサルレトロウイルス(SRV)4型(SRV4)およびSRV5のELISAによる抗体検査、ならびにウイルスのDNAとRNAのPCRによる検出を試みた。カニクイザル44頭(フィリピン産)をELISAで抗体を確認したところ全て陰性。SRV4およびSRV5のDNA-PCRならびにRNA-PCRの検査をおこなったところ、いずれの個体もウイルスを確認できなかった。カニクイザル7頭(インドネシアのフィールドで採集した血液サンプル)において、ELISAによる抗体検査、SRV4およびSRV5のDNA-PCRならびにRNA-PCRをおこなったが、いずれも全個体で陰性であった。プタオザル13頭(インドネシアのフィールドで採集した血液サンプル)において、ELISAによる抗体検査、SRV4およびSRV5のDNA-PCRならびにRNA-PCRをおこなったが、いずれも全個体で陰性であった。

ニホンザル血小板減少症の感染源と感染経路の確定調査：

京都大学霊長類研究所では、ニホンザルにおいて、2001年から2010年の10年の間に出血を伴って死亡する重篤な疾病が2回集団発生した。94%が発病によって死亡するという、死亡率の極めて高い重篤な疾患であった。所外の4研究機関の応援協力を得て、原因究明の多角的な研究調査を開始し、最終的に原因はサルレトロウイルス4型(SRV-4)の感染が原因であることが判明した(2010)。しかしながら、その感染源、感染経路については不明であったため、過去の個体移動歴と感染確認検査を並行して実施し、感染源を突き止めた。個体移動歴調査と分子(DNA, RNA)検査を併用することで、19991年に研究所に導入されたカニクイザル1個体の入荷検査時の血液標本で「DNAとRNA陽性」の結果が得られた。すなわちカニクイザルの本個体が感染源であることが明らかになった。

ニホンザル血小板減少症の第2病原体(SRV-5)の解析：

発症個体から分離したSRV-5をin vitro培養し、2頭のニホンザルの静脈内および腹腔内に投与した。また、分離ウイルスから作製した感染性クローンも同様に2頭のニホンザルに投与した。投与後、血中の血小板数、ウイルスの有無を経時的に調べると共に一般性状、出血等を観察した。その結果、SRV-5ウイルスRNAは投与後8日目から確認され、その後実験終了までウイルス血症が持続した。血小板数は15日目まではほぼ正常値を維持していたが、それ以降培養ウイルスおよび感染性クローンを投与した各1頭で急激に減少し、24日目には1万以下となったため安楽殺した。また1頭は、22日目から血小板数が漸減し47日目には2万5千まで低下したが、その後回復し50日目以降はほぼ正常値で推移した。残りの1頭は、実験期間を通して血小板数の減少は認められなかった。そこで71日目より、生存中の2頭に対し免疫抑制剤としてデキサート2mg/kgを毎日筋肉内投与した。しかし、感染後100日まで血小板数の減少やその他の臨床症状は認められなかった。

ヘリコバクター

テナガザルから採取されたヘリコバクターの分子塩基配列解析から、鳥類に寄生するヘリコバクター細菌に近い配列を持つことが明らかになった。その他の霊長類種を宿主とするヘリコバクターの調査も行った。糞便から抽出したDNAと*Helicobacter*属細菌をある程度特異的に増幅するプライマーを用いて*Helicobacter*属細菌の有無を調べたところ、野生のニホンザルからは*Helicobacter macacae*が、霊長類研究所で飼育されているニホンザルからは*H. macacae*に加え、

*Helicobacter heilmannii*が検出された。また、四国のニホンザルからは*Helicobacter fennelliae*または*Helicobacter cinaedi*の塩基配列が検出されたが、塩基配列から種を特定することはできなかった。その他のサンプルでもPCR産物は確認できたが、ダイレクトシーケンスにより塩基配列を得ることはできなかった。

そこで、剖検時に胃壁や胃内容物を採取し、そこからDNAを抽出して*Helicobacter*属細菌の有無を調べた結果、アカゲザルとニホンザルから*H. pylori*の配列を検出することができた。そこで、これらの*Helicobacter*属細菌が胃潰瘍・胃癌の原因となるとされているCagA遺伝子をもっているかどうかを調べた(東大医学研究科との共同研究)。その結果、これらのマカク属の*Helicobacter*属細菌は二つのタイプのCagA遺伝子を持っており、そのうち一つは既知のCagA遺伝子とは系統的に離れたものであった。これらの結果は、CagA遺伝子の起源を探る上で意義深いものと考えられた。

マラリア1：

アジアに棲息するマカク類の霊長類は、共通祖先からの種分化ののち、感染因子を含む現在の生息域の地理的条件に適応した進化を遂げている。実際ニホンザルとカニクイザルではサルマラリア原虫の実験感染に対して前者は治療をしなければ致命的な脳マラリアを必発するが、後者は数日間の原虫血症とはなるものの、ほぼ無症状で自然治癒する。この2種について各々2個体の実験感染を実施し、23項目の血中サイトカイン測定の結果、多くは有意差を認めなかったが、IFNとIL-17Aは、それぞれカニクイザルが4.1倍、ニホンザルは25.3倍の高値を示し、これらのサイトカイン応答が原虫血症進展抑制に寄与すると考えられた(発表準備中)。感染宿主の病原体の認識に重要であることが知られているToll様受容体(TLR)群の中で、TLR9はある種のDNA配列モチーフへの反応に加えて、マラリア原虫が産生するマラリア色素への反応にも関わるとされている。我々はヒトにおいてTLR9の多型が熱帯熱マラリアの症状発現に寄与していることを明らかにしている(0mar, AH, et al. 2012)、マカク類でのTLR9の種内、種間多様性を検索した。1031アミノ酸残基からなるTLR9前駆体ポリペプチドの配列をゲノムDNAの塩基配列から推定すると、コドン389と659にニホンザル、カニクイザルの両種で固定していると思われる相違(His389ArgとHis659Arg)が見られた。この相違は、中国から日本に移入して繁殖させているアカゲザル家系集団の18個体中2個体にヘテロ接合で認められたこと、またヒトはカニクイザルと同じArgであることから、mulatta亜属がfascicularis亜属との分岐後に生じ、その後現在までにニホンザルで固定に至っている多型であると推測さ

れた(発表準備中)。現在このアミノ酸置換がTLR9 タンパクの機能に及ぼす効果について解析を進めている。

マラリア2 :

I have also been working on the species typing of malaria parasites infecting Vietnamese macaque parasites, and have shown that a single animal may be infected, sequentially, with multiple species and strains of malaria parasite. The main parasites detected in these studies were *Plasmodium coatneyi*, *P. inui*, *P. cynomolgi* and *P. knowlesi*. These latter two are particularly important, as they are known to cause zoonotic infections in humans. This work has enabled us to refine the parasite species typing techniques needed for the larger-scale conducted in Sri Lanka.

The second phase of the project, the production of a genetic cross between two strains of *P. cynomolgi*, and the strain-specific immune selection thereof by Linkage Group Selection (Culleton et al., 2005; Martinelli et al., 2005) has also progressed. We have identified two strains of *P. cynomolgi* that will give us the greatest chance of inducing strain specific immunity, and have sent these to Sri Lanka for crossing experiments. Blood stage infections of two genetically diverse clones of *Plasmodium cynomolgi* were then initiated in monkeys, and cleared by drugs following the establishment of patent parasitaemias.

宿主

テナガザル :

アルファサテライト DNA (AS) は通常セントロメアに存在する反復配列である。しかし、テナガザル4属はそれぞれ特異な局在部位を示した。すなわち、*Symphalangus* 属はセントロメアだけでなく、染色体全末端に多量のASを持ち、*Nomasucus* 属も前者ほどではないが、多くの染色体末端と4対の染色体の腕内介在領域にASをもつことが明らかになった。他2属の *Hylobates* 属はセントロメアのみ、*Hoolock* 属は2対のセントロメアのみASが存在する。これらの特性は染色体DNAの大きな変化であり、種間雑種の属あるいは種判定にも利用できることを明らかにした。セントロメア反復配列であるアルファサテライトDNAに高次構造があることは、ヒト科に限定されると考えられていた。昨年度に、テナガザル科でも高次構造があることを証明し、高次構造の進化的起源は少なくともヒト上科の共通祖先に遡ることを提唱した。テナガザル科で示した高次構造は、1種類であ

った。ヒトではさらなる特徴が見られ、染色体ごとに高次構造の単位長が異なる。これがテナガザル科にも共通するか否かを調べるために、テナガザル科で複数の単位長が存在するかどうかを調べた。最初に証明した1種類に加え、新規に3種類同定した。複数あることから、ヒトと同様であることの必要条件が満たされたことになる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計16件)

Sujiwattarat P, Thapana W, Srikulnath K, Hirai Y, Hirai H, Koga A (2015) Higher-order repeat structure in alpha satellite DNA occurs in New World monkeys and is not confined to hominoids. Scientific Reports 5: 10315.

Yoishikawa R, Okamoto M, Sakaguchi S, Nakagawa S, Miura T, Hirai H, Takayuki Miyazawa. (2015) Simian retroviral 4 induces lethal acute thrombocytopenia in Japanese macaques. Journal of Virology 89(7): 3965-3975.

Okamoto M, Miyazawa T, Morikawa S, et al. Miyabe-Nishiwaki T, et al., Hirai H. (2015) Emergence of infectious malignant thrombocytopenia in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) by SRV-4 after transmission to a novel host. Scientific Reports 5: 8850.

Cox-Singh J & Culleton R, Plasmodium knowlesi: from severe zoonosis to animal model Trends in Parasitology 31-6, 232-238 2015

Thapana W, Sujiwattarat P, Srikulnath K, Hirai H, Koga A (2014) Reduction in the structural instability of cloned eukaryotic tandem-repeat DNA by low-temperature culturing of host bacteria. Genetics Research 96: e13

Baicharoen S, Miyabe-Nishiwaki T, Arsaithankul V, Hirai Y, Duangsa-ard K, Siritaroonrat B, Domae H, Srikulnath K, Koga A, Hirai H. (2014) Locational diversity of alpha satellite DNA and intergeneric hybridization aspects in the *Nomascus* and *Hylobates* genera of small apes. PLoS One 9:10 e109151.

Abkhallo, H.M., Liu, W., Hokama, S., Ferreira, P.E., Nakazawa, S., Maeno, Y., Quang, N.T., Kobayashi, N., Kaneko, O.,

Huffman, M.A., Kawai, S., Marchand, R.P., Carter, R., Hahn, B.H., Culleton, R., (2014) DNA from pre-erythrocytic stage malaria parasites is detectable by PCR in the faeces and blood of hosts. *Int J Parasitol.* 10.1016/j.ijpara.2014.03.002

Liu W, Li Y, Shaw, KS, Learn GH, Plenderleith LJ, Malenke JA, Sundaraman SA, Ramirez MA, Crystal PA, et al. Culleton RL, et al. African origine of the malaria parasite *Plasmodium vivax*. *Nature Communications*, 5, 3346, 10.1038/ncomms4346.

Thapana W, Sujiwattarat P, Srikulnath K, Hirai H, Koga A (2014) Reduction the structural instability of cloned eukaryotic tandem repeat DNA by low-temperature culturing of host bacteria. *Genetics Research*, 96, e13.

Koga A, Hirai Y, Terada S, Jahan I, Baicharoen S, Arsaithamkul V, Hirai H (2014) Evolutionary origin of higher-order repeat structure in alpha-satellite DNA of primate centromeres, *DNA Research*, 10.1093/dnares/dsu005.

Jahan I, Hirai Y, Rahman ZMM, Islam MA, Hirai H (2013) The first finding of chromosome variations in wild-born western hoolock gibbons, *Primates*, 54, 335-350.

Baicharoen S, Arsaithamkul V, Hirai Y, Hara T, Koga A, Hirai H. (2012) In situ hybridization analysis of gibbon chromosomes suggests that amplification of alpha satellite DNA in the telomere region is confined to two of the four genera. *Genome*, 55, 809-812.

Hara T, Hirai Y, Jahan I, Hirai H, Koga A. (2012) Tandem repeat sequences evolutionarily related to SVA-type retrotransposons are expanded in the centromere region of the western hoolock gibbon, a small ape. *Journal of Human Genetics* 57: 760-765.

Koga A, Hirai Y, Hara T, and Hirai H. (2012) Repetitive sequence originating from the centromere constitute large-scale heterochromatin in the telomere region in the siamang, small ape. *Heredity* 109: 180-187.

Hara T, Hirai Y, Jahan I, Hirai H, Koga A

(2012) A novel composite retrotransposon derived from generated independently of the SVA (SINE/VNTR/Alu) transposon has undergone proliferation in gibbon genomes, *Genes & Genetic Systems*, 87, 181-190.

Omar AH, Yasunami M, Yamazaki A, Shibata H, Ofori MF, Akanmori BD, Shuaibu MN, Kikuchi M, Hirayama K. (2012) Toll-like receptor 9 (TLR9) polymorphism associated with symptomatic malaria: a cohort study. *Malar J.* 11:168 (2012) doi: 10.1186/1475-2875-11-168. (open access)

〔学会発表〕(計 15 件)

Koga A, Hirai Y, Sujiwattarat P, Thapan W, Baicharoen S, Srikulnath K, Hirai H (2015) Higher-order repeat structure in centromere-region satellite DNA occurs in a wide range of primates. The 5th Asian Chromosome Colloquium. 招待講演、国際学会、Kasetsart University, バンコク

Baicharoen S, Miyabe-Nishiwaki T, Arsaithamkul V, Hirai Y, Duangsa-ard K, Siriaroonrat B, Domae H, Srikulnath K, Koga K, Hirai H (2015) Localization genus-specificities of alpha satellite DNA and its usefulness for cytotaxonomy of intergeneric hybridization aspects of small apes. The 5th Asian Chromosome Colloquium, 国際学会、Kasetsart University, バンコク

岡本宗裕、宮沢孝幸、吉川祿助、その他 9 名、(2015)サルレトロウイルス 4 型によるニホンザル血小板減少症、第 31 回日本霊長類学会大会、京都市

Koga A., Y. Hirai, I. Jahan, S. Baicharoen, V. Arsaithamkul and H. Hirai (2014) INCREDIBLE GIBBON ALPHA-SATELLITE (I): EVOLUTIONARY ORIGIN OF HIGHER-ORDER REPEAT STRUCTURE, 25th Congress of the International Primatological Society, Hanoi

Baicharoen S, Y. Hirai, A. Koga, H. Hirai (2014) INCREDIBLE GIBBON ALPHA-SATELLITE (II): EXISTENCE IN TELOMERE REGIONS AS WELL AS IN CETEROMERES, 25th Congress of the International Primatological Society, Hanoi

Hirai H, S. Baicharoen, T. Miyabe-Nishiwaki, V. Arsaithamkul, B. Siriaroonrat and A. Koga (2014) INCREDIBLE GIBBON ALPHA-SATELLITE (III): APPLICATION TO ANALYSIS OF INTERGENERIC HYBRIDIZATION,

25th Congress of the International
Primatological Society, Hanoi

Yasunami M, H. Nakamura, A. Takaki, S. Kawai, A. Kimura and H. Hirai (2014)
INTRASPECIFIC AND INTERSPECIFIC
VARIATIONS IN TOLL-LIKE RECEPTOR GENES IN
MACAQUES, 25th Congress of the
International Primatological Society,
Hanoi

Sujiwattanarat P, Thapana W, Srikulnath K, 平井啓久、古賀章彦 (2014) Higher-order
repeat structure in centromeric repetitive
DNA is not confined to central regions, 第
16回日本進化学会大会、大阪市

寺田祥子、平井百合子、平井啓久、古賀章彦 (2013) ヒト科とテナガザル科におけるセン
トロメア反復配列高次構造の起源、第29回
日本霊長類学会・日本哺乳類学会2013年度合
同大会、岡山市

古賀章彦、寺田祥子、平井百合子、平井啓久 (2013) セントロメを構成する反復配列の高
次構造はヒト科ではなくヒト上科の特性であ
る、日本遺伝学会第85大会、横浜市

古賀章彦、原暢、Jahan I, 平井百合子、平井啓久 (2012) テナガザルにみられるトランス
ポゾンのゲノムへの影響：セントロメアへの
ヘテロクロマチンの供給、第28回日本霊長
類学会大会、名古屋市

平井啓久、原暢、平井百合子、古賀章彦 (2012)
テナガザルの染色体端部にある大規模ヘテロ
クロマチンの主成分、第28回日本霊長類学
会大会、名古屋市

原暢、古賀章彦、Baicharoen S, 平井百合子、平井啓久 (2012) テナガザルにみられるト
ランスポゾンへの影響：新規因子の形成と増幅、
第28回日本霊長類学会大会、名古屋市

寺田祥子、平井百合子、平井啓久、古賀章彦 (2012) 反復配列の増減を指標としたテナガ
ザル科4属の系統関係推定の試み、日本進化学
会第14回大会、八王子市

Hirai H (2012) SRV in macaques: Japanese
macaques, long-tailed macaques and rhesus
macaques. The 3rd International Symposium
Southeast Asian Primates, Bangkok, Thailand

〔図書〕(計 0件)

〔産業財産権〕
出願状況(計 0件)

取得状況(計 0件)

〔その他〕
ホームページ等
京都大学霊長類研究所
<http://www.pri.kyoto-u.ac.jp/index-j.html>
京都大学霊長類研究所ゲノム細胞部門ゲノ
ム進化分野
http://www.pri.kyoto-u.ac.jp/sections/molecular_biology/index.html
京都大学霊長類研究所ゲノム細胞部門細胞
生理分野
<http://cellularbiology.wix.com/cb-pri-kyoto>

6. 研究組織
(1)研究代表者
平井 啓久 (HIRAI, Hirohisa)
京都大学霊長類研究所・教授
研究者番号：10128308

(2)研究分担者
古賀 章彦 (KOGA, Akihiko)
京都大学霊長類研究所・教授
研究者番号：80192574

岡本 宗裕 (OKMOTO, Munehiro)
京都大学霊長類研究所・教授
研究者番号：70177096

安波 道朗 (YSUNAMI, Mihio)
長崎大学熱帯医学研究所・教授
研究者番号：80244127

早川 敏之 (HAYAKAWA, Toshuyuki)
九州大学基幹教育院・准教授
研究者番号：80418681

宮部 貴子 (MIYABE, Takako)
京都大学霊長類研究所・助教
研究者番号：10437288

MacIntosh, Andrew
京都大学野生動物研究センター・助教
研究者番号：30623136

Culleton, Richard
長崎大学熱帯医学研究所・准教授
研究者番号：10503782

(3)連携研究者
中村 昇太 (NAKAMURA, Shota)
大阪大学微生物病研究所・助教
研究者番号：90432434