

令和元年6月19日現在

機関番号：10105

研究種目：基盤研究(A) (海外学術調査)

研究期間：2014～2017

課題番号：26257417

研究課題名(和文)スリランカにおける牛ピロプラズマ症の制圧に向けた実践研究

研究課題名(英文)Practical study for control of bovine piroplasmosis in Sri Lanka

研究代表者

横山 直明 (Yokoyama, Naoaki)

帯広畜産大学・原虫病研究センター・教授

研究者番号：80301802

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 33,000,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、まず1)スリランカ国の原虫病診断に活用できる遺伝子診断法(PCR法)や血清診断法(ELISA)を確立した。次に、それらの技術を用いて、2)スリランカ国の牛ピロプラズマ病(バベシア病やタイレリア病)や牛トリパノソーマ病に関する疫学情報を収集した。特にスリランカ国で牛に高い病原性を示す新しいバベシア種を発見した。さらに、3)予防ワクチンや治療薬の開発に繋がる新たな原虫抗原(BOV57、Profilinなど)や候補薬剤(Clofazimine、Dipyridamoleなど)を同定した。最後に、4)バベシアやタイレリアの疫学分布や遺伝学的特徴に関する総説をまとめた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究の成果により、スリランカで発生している牛ピロプラズマ症の被害を軽減するための有用な知見と手法を確立できた。今後、スリランカ国で実装可能な牛ピロプラズマ症の制圧法を現地連携研究者と共同で確立していくとともに、スリランカ国内の牛ピロプラズマ症の制圧に貢献する。また、そのスリランカモデルを世界に提唱していく。

研究成果の概要(英文)：In this study, we first established 1) genetic diagnostic methods (PCR assays) and sero-diagnostic methods (ELISA) that can be used to detect protozoal infections in Sri Lankan cattle and buffalo. Using these techniques, we were able to generate 2) epidemiological data on bovine piroplasmosis (babesiosis and theileriosis) and bovine trypanosomiasis in Sri Lanka. In particular, a highly virulent new Babesia species has been discovered in cattle from Sri Lanka. Furthermore, 3) new protozoan antigens (BOV 57, Profilin etc.) and drug candidates (Clofazimine, Dipyridamole etc.) were identified for the development of subunit vaccines and therapeutic methods, respectively, for the control and prevention of bovine babesiosis. Finally, 4) two review articles were prepared summarizing the epidemiology and genetic diversity of bovine Babesia and Theileria and published in international scientific journals.

研究分野：獣医原虫病学

キーワード：スリランカ 牛 水牛 ピロプラズマ バベシア タイレリア 診断 マダニ

1. 研究開始当初の背景

ピロプラズマ原虫と呼ばれるバベシア及びタイレリアはマダニの吸血によって媒介され、感染した動物の赤血球に寄生し、動物に難治性の発熱、貧血、神経症状などを引き起こす。特に病原性の強い牛バベシア (*Babesia bovis*, *B. bigemina*) や牛タイレリア (*Theileria annulata*) は、その清浄化が極めて難しいことから我が国では家畜法定伝染病に指定され、国内への侵入を厳しく監視している。申請者はこれまでに、ピロプラズマ症に対する数々の遺伝子診断法 (PCR 法及び LAMP 法) 及び血清診断法 (ELISA、ICT 法) を開発してきた。2011 年及び 2013 年にはスリランカに渡航し、牛 (316 検体) と水牛 (320 検体) の血液を採材し、上記診断法を活用して牛ピロプラズマ症の疫学調査を実施している。その結果、スリランカの牛及び水牛の約 4 割は牛バベシア (*B. bovis*, *B. bigemina*) に、また約 6 割が牛タイレリア (*T. annulata*, *T. orientalis*) に感染している深刻な実態が明らかとなった。現在 122 万頭及び 32 万頭の牛と水牛がスリランカで飼育されているが、そのうちの約 8 割が何らかのピロプラズマに感染していることになる。スリランカは特殊な島地形から周辺部の乾燥地帯と中心部の山岳降雨地帯に分けられる。乾燥地帯では気候上頑丈なインド系の在来牛種 (*Bos indicus*) と水牛 (*Bubalus arnee*) が大規模農家で飼育され、一方の降雨地帯では乳量の豊富なヨーロッパ系の外来牛種 (*Bos taurus*) が小規模農家で飼育されている。在来牛や水牛はピロプラズマ感染の発症に対して耐性を示し、一方の外来牛は感受性が高く致死性である。すなわち、在来牛や水牛がピロプラズマのキャリアー (保有動物) となり、マダニの吸血を介して感受性の外来牛にピロプラズマが感染した場合に大きな被害をもたらしていることも分かってきた。

2. 研究の目的

スリランカで発生している牛ピロプラズマ症の被害を軽減するために、まず、1) スリランカに適した簡易診断法を確立する。次に、2) スリランカで牛ピロプラズマを媒介しているマダニを同定し、かつその季節活性を調べることで、スリランカに適した媒介マダニ駆除プログラムを確立する。さらに、3) 我々が開発してきた予防ワクチン及び治療薬の効果をスリランカで実証する。本研究では、スリランカで実装可能な牛ピロプラズマ症の制圧法を現地連携研究者とともに確立し、スリランカ国内の牛ピロプラズマ症の制圧に貢献するとともに、そのスリランカモデルを世界に提唱していく。

3. 研究の方法

スリランカの主要酪農 5 地域を拠点とし、スリランカの現地連携研究者の協力のもと、牛及び水牛の牛ピロプラズマ症並びにその媒介マダニに関する調査研究及び制圧に向けた実践研究を実施する。特に、1) 簡易診断法 (遺伝子診断法 / 血清診断法)、2) 媒介マダニの吸血活性に適したマダニ駆除プログラムの策定法、3) 予防ワクチン (オーダーメイド型サブユニットワクチンなど)、4) 新規治療薬 (紅茶エキスなど) を探索し、スリランカ国に適した牛ピロプラズマ症の制圧法を確立していく。

4. 研究成果

A) 疫学や診断法確立に関する成果 [雑誌論文番号]

- 1) バベシア様臨床症状 (血色素尿など) を呈する牛 (n=13) を抽出し、それらの牛に感染している牛バベシアの遺伝学的解析を行った。その結果、2 種の既知の高病原性牛バベシア (*Babesia bovis* と *Babesia bigemina*) が検出された一方で、さらに遺伝学的に大きく異なる新たな牛バベシア種も発見された。かつてバングラディッシュで登録された遺伝子断片と相同性が高い塩基配列を一部共有していたことから、本新バベシアを暫定的に "*Babesia* sp. *Mymensingh*" と名付けた。本研究では、新バベシアに特異的な遺伝子診断法を開発している。新バベシアが単独感染していた牛では、高度な発熱、貧血、黄疸、血色素尿を呈していたことから、「新バベシアは牛に臨床症状を誘起する新たな高病原性バベシアである。」と結論づけた [1]
- 2) トリパノソーマ (*Trypanosoma theileri*) は、様々な反芻動物に感染する血液内寄生性原虫である。本年度は、原虫の CATL 遺伝子を標的とした診断 PCR 法を活用して、スリランカで飼育されていた牛および水牛の集団におけるこのトリパノソーマの分布調査を行った。その結果、すべての採取地域で本原虫が検出され、全体の陽性率は、牛 (7.6%) よりも水牛 (15.9%) の方が高かった。続いて、PCR 増幅断片の塩基配列を決定し系統樹解析を実施した。その結果、スリランカの CATL 遺伝子配列は 2 つの主要な群 (TthI と TthII) に分けられ、その両方に他国の CATL 配列も多く含まれていた。スリランカの牛と水牛の CATL 配列の大部分は独立して集団化していたが、2 つの水牛由来の配列はスリランカ牛のものとはほぼ同一であることが判明した。さらに、スリランカ水牛由来の塩基配列は、ブラジルの水牛およびタイの牛の CATL 遺伝子配列と同じクラスターに属していた。本研究で

は、スリランカの牛と水牛に対する最初の PCR 調査となった。さらに、水牛由来の CATL 遺伝子断片のいくつかは同国の牛から決定されたものと類似していることが判明した [15]

- 3) スリランカの水牛におけるピロプラズマ (バベシア、タイレリア) の感染状況を調査し、その実態を解明した [23] また、その牛ピロプラズマ病 (*Babesia* 及び *Theileria*) 発生の季節変動について明らかにした [13]
- 4) スリランカ、タイ、ベトナムに分布する牛バベシア (*Babesia bovis*) の遺伝子多型の特徴を明らかにした [4,7,12]
- 5) 日本、フィリピン、及びベトナムのピロプラズマ病に関する疫学調査を実施し、疫学調査に必要な遺伝子診断法及び血清診断法の有用性を評価し、また新たな遺伝子多型解析法を確立した [16,17,22,25]

B) 治療薬探索に関する成果

- 6) ピロプラズマ原虫に対する試験管内の薬剤スクリーニング系を確立し、ピロプラズマ病に対する治療薬候補 (Clofazimine、Dipyridamole など) あるいは薬剤的分子 (Methionine aminopeptidase) を同定した [5,8,11,14,20,21,24]
- 7) タイレリア感染に必要な宿主赤血球の感染受容体を同定した [19,26]

C) ワクチン開発に関する成果

- 8) 牛バベシア (*Babesia bovis*) の BOV57 は、牛タイレリア (*Theileria parva*) のワクチン候補抗原として知られている P67 のホモログで、バベシア寄生サイクルのマダニ期及び牛血液期の両方で発現する原虫抗原である。しかし、BOV57 抗原のワクチンとしての潜在能力はこれまで調べられてこなかった。そこで本研究では、まず組換え BOV57 (rBOV57) を作製し、マウス及びウサギにおいて rBOV57 に対するポリクローナル抗体を作製した。マウス抗 rBOV57 抗体を用いた間接蛍光抗体法では、BOV57 が血液寄生期メロゾイトの先端付近の原虫膜に局在していることが観察された。さらに、試験管内原虫侵入阻害試験において、ウサギ抗 rBOV57 抗体は、*B. bovis* メロゾイトの赤血球侵入を有意に阻害することが分かった。本 BOV57 遺伝子の多型性をスリランカ、モンゴル、及びベトナムの分離株間で比較した結果、よく保存されていることが判明した。これらの知見は、*B. bovis* の BOV57 がメロゾイトの赤血球侵入に重要な役割を果たし、牛バベシア病に対する新たなサブユニットワクチンの候補抗原として活用できる可能性が示唆された [2]
- 9) 牛バベシア (*Babesia bovis*) の試験管内の赤血球侵入評価系を確立し [10] さらに牛バベシア病に対するワクチン候補抗原 (Profilin 抗原、Methionine aminopeptidase 抗原) を同定した [6,9]

D) ピロプラズマ病に関する総説

- 10) 牛バベシア (*Babesia ovata*) の起原や疫学的分布について、総論としてとりまとめた [3]
- 11) スリランカを含めた、世界に分布するタイレリア原虫の系統進化の推測と遺伝子多型の事態を取りまとめ、総説論文として学術発信した [18]

5 . 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 26 件) (すべて査読有)

Sivakumar, T., Tuvshintulga, B., Zhyldyz, A., Kothalawala, H., Yapa, P.R., Kanagaratnam, R., Vimalakumar, S.C., Abeysekera, T.S., Weerasingha, A.S., Yamagishi, J., Igarashi, I., Silva, S.S.P., and Yokoyama, N.: Genetic analysis of *Babesia* isolates from cattle with clinical babesiosis in Sri Lanka. *J. Clin. Microbiol.*, 56: e00895-18, 2018. DOI: 10.1128/JCM.00895-18

Ishizaki, T., Sivakumar, T., Hayashida, K., Takemae, H., Tuvshintulga, B., Munkhjargal, T., Guswanto, A., Igarashi, I., and Yokoyama, N.: *Babesia bovis* BOV57, a *Theileria parva* P67 homolog, is an invasion-related, neutralization-sensitive antigen. *Infect. Genet. Evol.*, 54:138-145, 2017. DOI: 10.1016/j.meegid.2017.06.025

Sivakumar, T., Igarashi, I., and Yokoyama, N.: *Babesia ovata*: Taxonomy, phylogeny and epidemiology (Review). *Vet. Parasitol.*, 229: 99-106, 2016. DOI: 10.1016/j.vetpar.2016.10.006

Weerasooriya, G., Sivakumar, T., Lan, D.T., Long, P.T., Takemae, H., Igarashi, I., Inoue, N., and Yokoyama, N.: Epidemiology of bovine hemoprotozoa parasites in cattle and water buffalo in Vietnam. *J. Vet. Med. Sci.*, 78: 1361-1367, 2016. DOI:

10.1292/jvms.16-0099

Rizk, M.A., El-Sayed, S.A., Aboulaila, M., Tuvshintulga, B., Yokoyama, N., and Igarashi I.: Large-scale drug screening against *Babesia divergens* parasite using a fluorescence-based high-throughput screening assay. *Vet. Parasitol.*, 227:93-7, 2016. DOI: 10.1016/j.vetpar.2016.07.032

Munkhjargal, T., Yokoyama, N., and Igarashi, I.: Recombinant methionine aminopeptidase protein of *Babesia microti*: immunobiochemical characterization as a vaccine candidate against human babesiosis. *Parasitol. Res.*, 115: 3669-76, 2016. DOI: 10.1007/s00436-016-5172-5

Tattiyapong, M., Sivakumar, T., Takemae, H., Simking, P., Jittapalapong, S., Igarashi, I., and Yokoyama, N.: Genetic diversity and antigenicity variation of *Babesia bovis* merozoite surface antigen-1 (MSA-1) in Thailand. *Infect. Genet. Evol.*, 41: 255-261, 2016. DOI: 10.1016/j.meegid.2016.04.021

Munkhjargal, T., Ishizaki, T., Guswanto, A., Takemae, H., Yokoyama, N., and Igarashi, I.: Molecular and biochemical characterization of methionine aminopeptidase of *Babesia bovis* as a potent drug target. *Vet. Parasitol.*, 221: 14-23, 2016. DOI: 10.1016/j.vetpar.2016.02.024

Munkhjargal, T., Aboge, G.O., Ueno, A., Aboulaila, M., Yokoyama, N., and Igarashi I.: Identification and characterization of profilin antigen among *Babesia* species as a common vaccine candidate against babesiosis. *Exp. Parasitol.*, 166:29-36, 2016. DOI: 10.1016/j.exppara.2016.03.024

Ishizaki, T., Sivakumar, T., Hayashida, K., Tuvshintulga, B., Igarashi, I., and Yokoyama N.: RBC Invasion and invasion-inhibition assays using free merozoites isolated after cold treatment of *Babesia bovis in vitro* culture. *Exp. Parasitol.*, 166:10-15, 2016. DOI: 10.1016/j.exppara.2016.03.010

Tuvshintulga, B., Aboulaila, M., Davaasuren, B., Ishiyama, A., Sivakumar, T., Yokoyama, N., Iwatsuki, M., Otaguro, K., Omura, S., and Igarashi, I.: Clofazimine inhibits the growth of *Babesia* and *Theileria* parasites *in vitro* and *in vivo*. *Antimicrob. Agents Chemother.* 60: 2739-46, 2016. DOI: 10.1128/AAC.01614-15

Liyaganawardena, N., Sivakumar, T., Kothalawala, H., Silva, S.S., Battsetseg, B., Lan, D.T., Inoue, N., Igarashi, I., and Yokoyama, N.: Type-specific PCR assays for *Babesia bovis* msa-1 genotypes in Asia: Revisiting the genetic diversity in Sri Lanka, Mongolia, and Vietnam. *Infect. Genet. Evol.*, 37:64-69, 2016. DOI: 10.1016/j.meegid.2015.10.029

Sivakumar, T., Kothalawala, H., Weerasooriya, G., Silva, S.S.P., Puvanendiran, S., Munkhjargal, T., Igarashi, I., and Yokoyama, N.: A longitudinal study of *Babesia* and *Theileria* infections in cattle in Sri Lanka. *Veterinary Parasitology: Regional Studies and Reports*, 6: 20-27, 2016. DOI: 10.1016/j.vprsr.2016.11.009

Tuvshintulga, B., Sivakumar, T., Yokoyama, N., and Igarashi, I.: Evaluation of inhibitory effects of dipyradamole against bovine and equine piroplasmosis. *J. Protozool. Res.*, 26: 40-46, 2016.

Yokoyama, N., Sivakumar, T., Fukushi, S., Tattiyapong, M., Tuvshintulga, B., Kothalawala, H., Silva, S.S., Igarashi, I., and Inoue, N.: Genetic diversity in *Trypanosoma theileri* from Sri Lankan cattle and water buffaloes. *Vet. Parasitol.*, 207: 335-341, 2015. DOI: 10.1016/j.vetpar.2014.12.006

Li, Y., Luo, Y., Cao, S., Terkawi, M. A., Lan, D. T. B., Long, P. T., Yu, L., Zhou, M., Gong, H., Zhang, H., Zhou, J., Yokoyama, N., Suzuki, H., and Xuan X.: Molecular and seroepidemiological survey of *Babesia bovis* and *Babesia bigemina* infections in cattle and water buffaloes in the central region of Vietnam. *Trop Biomed.* 31:406-413, 2014.

Yamagishi, J., Wakaguri, H., Yokoyama, N., Yamashita, R., Suzuki, Y., Xuan, X., and Igarashi, I.: The *Babesia bovis* gene and promoter model: an update from full-length EST analysis. *BMC Genomics.* 15:678, 2014. DOI: 10.1186/1471-2164-15-678.

Sivakumar, T., Hayashida, K., Sugimoto, C., and Yokoyama N.: Evolution and genetic diversity of *Theileria* (Review). *Infect. Genet. Evol.* 27: 250-263, 2014. DOI: 10.1016/j.meegid.2014.07.013.

Takemae, H., Sugi, T., Kobayashi, K., Murakoshi, F., Recuenco, F.C., Ishiwa, A., Inomata, A., Horimoto, T., Yokoyama, N., and Kato, K.: Analyses of the binding between *Theileria orientalis* major piroplasm surface proteins and bovine red blood cells. *Vet. Rec.*, 175:149, 2014. 10.1136/vr.102535.

Aboulaila, M., Batadoj, D., Salama, A., Munkhjargal, T., Ichikawa-Seki, M., Terkawi, M. A., Yokoyama, N., and Igarashi, I.: Evaluation of the inhibitory effects of miltefosine on the growth of *Babesia* and *Theileria* parasites. *Vet. Parasitol.*,

- 204:104-110, 2014. DOI: 10.1016/j.vetpar.2014.05.023.
- 21 Guswanto, A., Sivakumar, T., Rizk, M.A., Elsayed, S.A., Youssef, M.A., ElSaid, E.E., Yokoyama, N., and Igarashi, I.: Evaluation of a fluorescence-based method for antibabesial drug screening. *Antimicrob. Agents Chemother.*, 58:4713-4717, 2014. DOI: 10.1128/AAC.00022-14.
 - 22 Sivakumar, T., Tattiyapong, M., Okubo, K., Suganuma, K., Hayashida, K., Igarashi, I., Zakimi, S., Matsumoto, K., Inokuma, H., and Yokoyama, N.: PCR detection of *Babesia ovata* from questing ticks in Japan. *Ticks Tick Borne Dis.*, 5: 305-310, 2014. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2013.12.006.
 - 23 Sivakumar, T., Tattiyapong, M., Fukushi, S., Hayashida, K., Kothalawala, H., Silva, S.S., Vimalakumar, S.C., Kanagaratnam, R., Meewewa, A.S., Suthaharan, K., Puvirajan, T., de Silva, W.K., Igarashi, I., and Yokoyama, N.: Genetic characterization of *Babesia* and *Theileria* parasites in water buffaloes in Sri Lanka. *Vet. Parasitol.*, 200: 24-30, 2014. DOI: 10.1016/j.vetpar.2013.11.029.
 - 24 Salama, A. A., Aboulaila, M., Terkawi, M. A., Mousa, A., El-Sify, A., Allaam, M., Zaghawa, A., Yokoyama, N., and Igarashi I.: Inhibitory effect of allicin on the growth of *Babesia* and *Theileria equi* parasites. *Parasitol Res.* 113: 275-283, 2014. DOI: 10.1007/s00436-013-3654-2.
 - 25 Tattiyapong M, Sivakumar T, Ybanez AP, Ybanez RH, Perez ZO, Guswanto A, Igarashi I, and Yokoyama N.: Diversity of *Babesia bovis* merozoite surface antigen genes in the Philippines. *Parasitol. Int.*, 63: 57-63, 2014. DOI: 10.1016/j.parint.2013.09.003.
 - 26 Takemae, H., Sugi, T., Kobayashi, K., Murakoshi, F., Gong, H., Recuenco, F.C., Ishiwa, A., Inomata, A., Horimoto, T., Yokoyama, N., and Kato K.: Interaction between *Theileria orientalis* 23-kDa piroplasm membrane protein and heparin. *Jpn J Vet Res.* 62: 17-24, 2014.

〔学会発表〕(計 10 件)

石崎隆弘、T. Sivakumar、林田京子、五十嵐郁男、横山直明「*Babesia bovis* BOV57, a *Theileria parva* P67 homolog, is an invasion-related, neutralization-sensitive antigen.」第160回日本獣医学会学術集会、2017年9月13日～15日、鹿児島大学(鹿児島県鹿児島市)

Sivakumar Thillaiampalam、五十嵐郁男、横山直明「スリランカ国の牛におけるバベシア及びタイレリアの分子疫学調査」第57回日本熱帯医学会大会、2016年11月5日～6日、一橋大学(東京都千代田区)

Sivakumar Thillaiampalam、井上昇、五十嵐郁男、横山直明「Type-specific PCR assays for *Babesia bovis* MSA-1 genotypes in Asia: revisiting the genetic diversity in Sri Lanka, Mongolia, and Vietnam.」第56回日本熱帯医学会大会、2015年11月04日～2015年11月06日、大阪大学(大阪府吹田市)

Liyaganawardena, N., Sivakumar, T., Silva, S.S.P., Kothalawala, H., and Yokoyama, N. 「Type-specific PCR assays for *Babesia bovis* MSA-1 genotypes in Asia: revisiting the genetic diversity in Sri Lanka, Mongolia, and Vietnam. 」57th Annual Convention of the Sri Lanka Veterinary Association (国際学会) 2015年06月19日～2015、年06月20日、Oak-Ray Regency (Kandy, Sri Lanka)

Sivakumar, T., Kothalawala, H., Silva, S.S.P., and Yokoyama, N. 「Molecular epidemiology of *Babesia*, *Theileria*, and *Trypanosoma* in cattle and water buffaloes in Sri Lanka」57th Annual Convention of the Sri Lanka Veterinary Association (国際学会) 2015年06月19日～2015、年06月20日、Oak-Ray Regency (Kandy, Sri Lanka)

Yokoyama, N. 「The molecular diagnostic tools for bovine piroplasmosis.」57th Annual Convention of the Sri Lanka Veterinary Association (招待講演) (国際学会) 2015年06月19日～2015、年06月20日、Oak-Ray Regency (Kandy, Sri Lanka)

横山直明、Sivakumar, T.、林田京子、杉本千尋「Genetic diversity of *Theileria*」第157回日本獣医学会学術集会、2014年09月09日～2014年09月12日、北海道大学(北海道、札幌)

Sivakumar, T.、福士慎太郎、五十嵐郁男、井上昇、横山直明「*Trypanosoma theileri* in Sri Lankan-bred cattle and water buffaloes: Epidemiology and genetic diversity.」第157回日本獣医学会学術集会、2014年09月09日～2014年09月12日、北海道大学(北海道、札幌)

横山直明、Sivakumar, T.、五十嵐郁男、井上昇「Genetic variations in merozoite surface antigen genes of *Babesia bovis* detected in Vietnamese cattle and water buffaloes.」第84回日本寄生虫学会大会、2015年03月21日～2015年03月22日、杏林大学(東京都、三鷹市)

Sivakumar, T.、横山直明「Genetic diversity of *Babesia bovis* merozoite surface antigen

genes: Implications for strain verification and immune control.」第 84 回日本寄生虫学会大会、2015 年 03 月 21 日～2015 年 03 月 22 日、杏林大学（東京都、三鷹市）

〔図書〕(計 0 件)

〔産業財産権〕

出願状況 (計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
出願年：
国内外の別：

取得状況 (計 0 件)

名称：
発明者：
権利者：
種類：
番号：
取得年：
国内外の別：

〔その他〕

ホームページ等

帯広畜産大学・原虫病研究センター ホームページ
<http://www.obihiro.ac.jp/~protozoa/index.html>

6. 研究組織

(1) 研究分担者 (研究当時の情報)

研究分担者氏名：井上 昇
ローマ字氏名：Noboru Inoue
所属研究機関名：帯広畜産大学
部局名：原虫病研究センター
職名：教授
研究者番号 (8 桁)：10271751

研究分担者氏名：林田京子
ローマ字氏名：Kyoko Hayashida
所属研究機関名：大分大学
部局名：医学部
職名：助教
研究者番号 (8 桁)：40615514

(2) 研究協力者

研究協力者氏名：
ローマ字氏名：

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、研究者個人に帰属されます。