

令和 6 年 4 月 18 日現在

機関番号：33910

研究種目：挑戦的研究（萌芽）

研究期間：2018～2023

課題番号：18K19272

研究課題名（和文）スカベンジャー動物アフリカハゲコウの超生存能力を支える腸内細菌とその応用可能性

研究課題名（英文）The functionality of gut bacteria of an efficient scavenging animal, Marabout Stork (*Leptoptilos crumenifer*) and their potential for industrial use

研究代表者

牛田 一成 (Ushida, Kazunari)

中部大学・応用生物学部・教授

研究者番号：50183017

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 4,800,000円

研究成果の概要（和文）：アフリカハゲコウは、もともとサバンナの腐肉食者で肉食動物であるが、近年、都市の大規模生ゴミ処理場などを中心に定着拡大した。元来、蛋白性の食餌に依存するハゲコウが、生ゴミのように炭水化物が多くかつ強度に腐敗した食物に適応できた高い生存力は、腸内細菌に由来すると考え研究を行った。元来の食事に近い屠畜場個体群と生ゴミ依存個体群を比較すると後者の菌叢多様性が高く、分離された乳酸菌種も多かったが肉食由来のペプトストレプトコッカスは減少していた。乳酸菌群のうち乳酸以外の抗菌物質を生産する菌種は、後者から前者の2倍以上の確率で分離された。ハゲコウの高い適応力は、消化管の乳酸菌群に依存することが示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

肉食動物が雑食化していく際に、腸内菌叢の変化がおこり、炭水化物消化力を担保することで食性の変化に適応することを可能にしているものと示唆された。異なった食性をしめず同一種が存在する状況で初めて明らかにされた事実である。

また、ハゲコウのように腐敗した生ゴミに依存する生物の腸内乳酸菌には、乳酸以外の抗菌物質を生産するものが多いこともわかった。これらの乳酸菌は、家禽産業における減投薬システムの導入に役立つものと考えられ、集約的な畜産業から発生する抗生物質耐性菌を減少させることを可能にすると期待される。

研究成果の概要（英文）：Marabout storks, typical scavengers in savannah environment show a carnivorous feeding style. However, they recently well acclimatized to the urban environment, where they modified their feeding habits to an omnivorous type toward more carbohydrate-rich severely spoiled city garbage. We hypothesized that their efficient adaptation to the new feeding environment is based on the capacity of gut bacteria. We compared gut bacteria between two flocks; one is a slaughter house (SL) flock that predicted their original carnivorous feeding, and the other is a landfill (LF) flock that adapted more to omnivorous feeding. Microbiome analyses reveals more diverse gut microbiome, more enriched Lactobacilli, and less abundant Peptostreptococci in the LF. Isolation work and predicted metagenome analysis confirmed more diverse Lactobacilli and more enriched functions for carbohydrate metabolism in LF. Moreover, antibacterial substances producing lactobacilli were isolated more frequently in LF.

研究分野：獣医学、畜産学およびその関連分野

キーワード：スカベンジャー動物 アフリカハゲコウ 腸内細菌

1. 研究開始当初の背景

腐(肉)食性動物、いわゆるスカベンジャー動物は、極度に腐敗した食物を旺盛に摂食するために、腐敗を起こす微生物が生産した毒素に対する高い抵抗力を持つ必要がある。その抵抗力は、一般には、胃における殺菌作用に由来すると考えられている(Beasley ら 2015)。しかしながら、食物が胃にはいると胃酸の希釈が起こり十分な殺菌作用を示す保障はない。また、細菌種によっては直接 pH 抵抗性を示したり、尿素の分解による胃酸中和をおこなったりして間接的に低 pH 抵抗性を示すものもある。「腸内細菌叢は、彼らが棲み着いている動物の身体の一部を構成しており、その規模は、肝臓や腎臓といった器官に匹敵するもの」という見解が受け入れられるようになってきた(Qin ら 2010)。とりわけ、厳しい生存環境に耐える野生動物の生存能力は、彼らと共生する腸内細菌、事実上の栄養供給器官・解毒器官である腸内細菌叢に依存する部分がきわめて大きいと考えられる(Tsuchida ら 2017, 2018)。

本研究では、スカベンジャー動物の生存を可能にしている共生腸内細菌に着目して、有害な微生物の除去のほか有毒物を分解できる腸内細菌を分離し、スカベンジャー動物の超能力の秘密を解明するとともに、厳しい経済事情と食糧事情から腐敗したものを家畜に与えたり、自身でも食べてしまったりすることのあるアフリカ貧困諸国における家畜衛生や食品衛生の新規技術提案、バイオレメディエーション資材として、スカベンジャー動物由来の有用細菌を利用する方策につなげていくことを構想した。

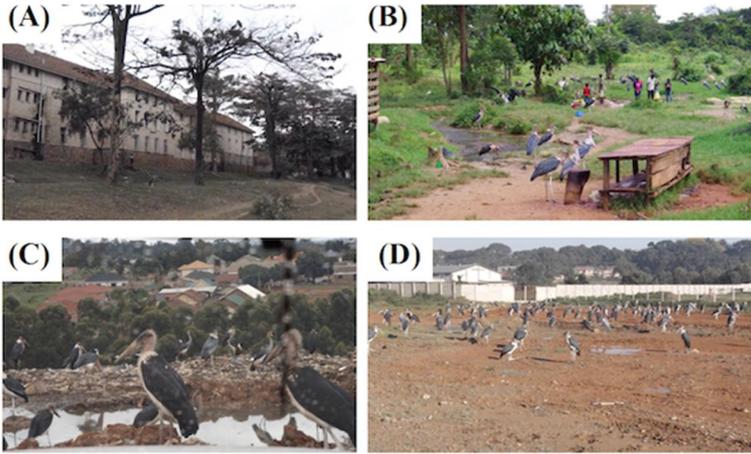
本研究で対象としたスカベンジャー動物は、アフリカハゲコウ(*Leptoptilos crumeniferus*)である。ハゲコウに着目する理由は、その都市生活者としての能力である。ハゲコウは、サバンナではハゲワシ類に混じって死んだ動物を摂食する肉食動物であるが、サバンナ性のスカベンジャー動物の中では、珍しく大都市にまで大量に進出しており、人間社会の廃棄物に依存して生活し繁栄する特異な動物である。

2. 研究の目的

アフリカハゲコウは、ニッチを同じくするハゲワシ類とは違って、本来の食性である肉食(腐肉食)から雑食性へと食性を柔軟に変えることによって、タンパク質脂質を主体とした動物遺体という本来の食餌ではなく、腐敗した炭水化物の豊富な都市生ゴミを主たる食物にして大量に繁殖する事ができたが、本研究ではその能力の源泉が腸内細菌であると想定して、新鮮糞便からの細菌分離と機能解析、糞便の生化学分析、菌叢の網羅解析と予想メタゲノム解析を実施することで、アフリカハゲコウが食性変更を可能にした秘密と腐敗した食物でも生きて旺盛に繁殖できる能力の秘密を解き明かそうとした。また、分離した細菌の有用性を検討し、プロバイオティクス等での利用につなげることを目的とした。

3. 研究の方法

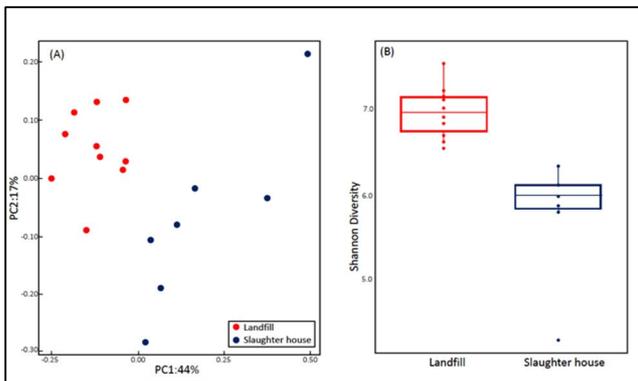
2018 年度 2019 年度にウガンダ共和国首都カンパラ市内の営巣地であるマケレレ大学構内、首都近郊のワキソ県に位置するカンパラ市営ゴミ処理場(以下、処理場群 図においては Landfill)およびワキソ県ナカソジ屠殺場(以下、屠場群 図においては Slaughter house)に生息するアフリカハゲコウ集団を対象に新鮮糞便を採取し検査を行った。具体的には、野生アフリカハゲコウを目視観察しながら排泄を確認し、新鮮糞を採取した。採取した糞便は、それぞれ採取量に応じて短鎖脂肪酸およびアンモニア濃度測定、乳酸菌培養、細菌 DNA 抽出用(次世代シーケンサーによる細菌 16S rRNA 遺伝子網羅解析)の全てあるいはいずれかを実施した。糞便中のアンモニアおよび短鎖脂肪酸分析は、過塩素酸固定後の遠心分離上清をアルカリハイポクロライト法(Weatherburn, 1967)とイオン排除 HPLC (Ushida & Sakata 1998)によって実施した。乳酸菌分離は、新鮮糞便を採取直後に嫌気性希釈液に懸濁し、その後、BL 血液平板、MRS 寒天平板、LBS 寒天平板に塗抹し、アネロパックを用いた嫌気雰囲気下で培養し発生したコロニーを分離・純化して実施した。同定は、16S rRNA 配列によって実施した。糞便試料から細菌 DNA を抽出し、16S rRNA の V3/V4 領域を対象とした PCR 産物のライブラリーを構築し HiSeq2500 によるシーケンスを行ったのち QIIME 2 パイプラインによる処理を行った。処理後のデータ解析は、多様性、PCoA 解析のほか Wilcoxon ランクテストを用いて実施した(Ueda ら 2021)。また PICRUST2 をもちいた予想メタゲノムを実施した(Douglas ら 2020)。分離した乳酸菌については、ニワトリ由来大腸菌を被攻撃菌とした抗菌活性試験をディスクディフュージョン法で実施した。なお、2020 年度以降は、コロナ感染症及び現地に於けるエボラ出血熱流行の影響で現地渡航による採材と研究協力者の日本渡航による試料入手が不可能となったため国内における解析を実施した。



本研究での採材場所(A マケレレ大学構内, B ワキソ県屠殺場 C カンパラ市ゴミ処理場 D ゴミ処理場脇の休息地)

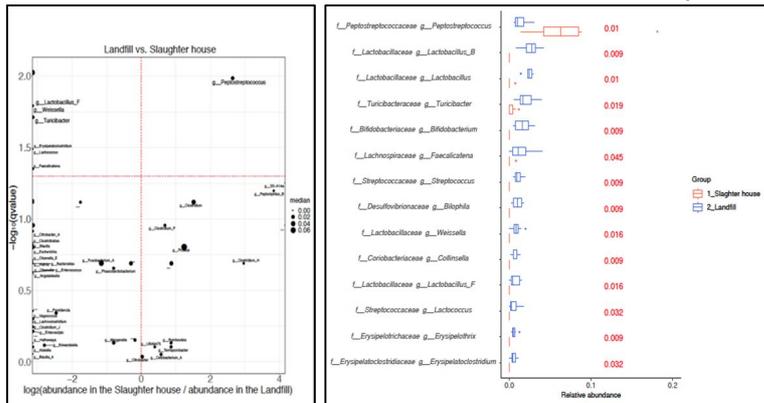
4. 研究成果

(1) 網羅解析結果の比較



腸内細菌叢の網羅解析から同定された細菌科は合計 90 科で、うち 82 科が処理場群から、41 科が屠場群から検出された。属レベルの同定では、合計 210 属が同定され、うち 197 属が処理場群から、81 属が屠場群から検出された。PCoA (図左) に示されるように、糞便微生物群の構造は 2 つの場所で異なっていた。Shannon-Wiener 多様性指数は、屠場群に比べて処理場群の方が高かった (図右)。

細菌属ごとに相対存在量を比較すると *Lactobacillus*, *Bifidobacterium*, *Streptococcus*, *Weissella*,



Lactococcus などの乳酸菌では、処理場群の方が屠場群よりも有意に高かった。乳酸菌に加え、*Erysipelothrix*, *Turicibacter*, *Erysipelactoclostridium* などを含む Erysipelotrichales の相対存在量も処理場群の方が屠場群よりも有意に多かった。一方、*Peptostreptococcus* の存在量は、図右にしめすように屠場群の方が処理場群よりも有意に高値を示した。

(2) 予測メタゲノム結果の比較

代謝経路の相対比較を 2 群間で比較した。両群ともほとんどの代謝経路が両群で同等に存在することがわかったが、7 つのパスウェイの相対存在量が、処理場群で屠場群よりも有意に高いことがわかった。そのうち経路 PWY-7208 はピリミジン核酸塩基のサルベージ、PWY-6317 は D-ガラクトース分解、P124-PWY は *Bifidobacterium* シェアント、P122-PWY はヘテロ乳酸発酵の経路であった、PWY-5910 はゲラニルゲラニルジホスフェート生合成 I (メバロネート経路)、PWY-922 はメバロネート経路 I、LACTOSECAT-PWY は乳糖およびガラクトース分解 I である。

(3) 乳酸菌分離と同定

アフリカハゲコウ糞便から分離された乳酸菌メタ 16S 配列決定により、従来分類されていたラクトバチルス属 25 種の塩基配列を取得し、その中から *L. agilis*, *L. aviarius*, *L. fermentum*, *L. mucosae*,

表 アフリカハゲコウ糞便から分離された乳酸菌群

	Landfill	Slaughter house
<i>Lactobacillus agilis</i>	+	-
<i>Lactobacillus aviarius</i>	+	+
<i>Limosilactobacillus fermentum</i>	+	+
<i>Lactobacillus gasseri</i>	+	-
<i>Lactobacillus johnsonii</i>	+	-
<i>Limosilactobacillus mucosae</i>	+	+
<i>Limosilactobacillus oris</i>	+	-
<i>Limosilactobacillus pontis</i>	+	-
<i>Limosilactobacillus reuteri</i>	+	+
<i>Ligilactobacillus salivarius</i>	+	-
<i>Limosilactobacillus vaginalis</i>	+	-
<i>Vagococcus camphilus</i> *	-	+

L. salivarius の 5 種と、メタ 16S 配列決定では示唆されなかった *L. reuteri*、*L. vaginalis*、*L. oris*、*L. gasseri*、*L. johnsonii*、*L. pontis* の 6 種を分離することに成功した。なお上の表においては、新規の命名法で記載している。また、広義の乳酸菌に該当する *Vagococcus carniphilus* も屠場群から分離された。

(4) 分離した乳酸菌の示す抗菌活性

乳酸菌を MRS 液体培地で前培養し、新しい MRS 液体培地に移し静止期まで培養した。遠心分離上清を採取し、上清そのままかあるいは重炭酸ナトリウム水溶液で pH を中性に調整したものをディスクに吸着させた。腸管症状を示すニワトリから分離された大腸菌 (ABPC、VCM、EM 耐性) を被攻撃菌として用いた。対数期まで前培養した大腸菌を Mueller Hinton 寒天培地上に塗抹した後、さきほどのディスクを貼り付け、阻止円の有無で抗菌性の判定を行った。

下に示す表は、分離菌株の情報と遠心上清の抗菌作用を「pH 調整無し」と「調整あり」で示したもので、表中の数字「0」は「阻止円形成なし」、1 は「薄いハロー形成」、2 は「ハローが明瞭なもの」を示している。pH 調整をしない場合、84 株中 75 株に阻止円形成が認められ、そのうちの 6 株には強い抗菌活性が認められた。pH 調整をして乳酸の効果を除いた場合でも、23 菌株の培養上清によって阻止円の形成が認められた。これら 23 菌株のうち、2 株が屠場由来株で 21 株は処理場由来であった。

菌種名	株名	pH調整 ナン	pH調整 アリ	分離培地	ハゲコウ 集団	ホスト	菌種名	株名	pH調整 ナン	pH調整 アリ	分離培地	ハゲコウ 集団	ホスト
<i>V. carniphilus</i>	M-5	1	0	MRS	Slaughter	419	<i>L. johnsonii</i>	L2	2	0	LBS	Landfill	S3
<i>L. reuteri</i>	M-9	1	0	MRS	Slaughter	422	<i>L. johnsonii</i>	L4	2	0	LBS	Landfill	K3
<i>L. mucosae</i>	M-17	1	0	MRS	Slaughter	425	<i>L. gasseri</i>	L5	1	1	LBS	Landfill	S2
<i>L. mucosae</i>	M-30	1	1	MRS	Slaughter	433	<i>L. reuteri</i>	L6	1	0	LBS	Landfill	S2
<i>L. reuteri</i>	M-31	1	1	MRS	Slaughter	434	<i>L. reuteri</i>	L7	1	0	LBS	Landfill	S2
<i>L. fermentum</i>	M-32	1	0	MRS	Slaughter	435	<i>L. reuteri</i>	L8	1	0	LBS	Landfill	S2
<i>L. mucosae</i>	M-36	1	0	MRS	Slaughter	436	<i>L. fermentum</i>	L9	1	1	LBS	Landfill	S1
<i>L. mucosae</i>	M-38	1	0	MRS	Slaughter	437	<i>L. mucosae</i>	L13	1	0	LBS	Landfill	K1
<i>L. fermentum</i>	M3	1	0	MRS	Landfill	S1	<i>L. fermentum</i>	L14	1	0	LBS	Landfill	K1
<i>L. fermentum</i>	M4	1	0	MRS	Landfill	S1	<i>L. fermentum</i>	L15	1	0	LBS	Landfill	K1
<i>L. fermentum</i>	M6	1	0	MRS	Landfill	S1	<i>L. oris</i>	L16	1	1	LBS	Landfill	K1
<i>L. reuteri</i>	M8	1	0	MRS	Landfill	S2	<i>L. pontis</i>	L20	0	0	LBS	Landfill	K2
<i>L. reuteri</i>	M9	1	0	MRS	Landfill	S2	<i>L. pontis</i>	L21	0	0	LBS	Landfill	K2
<i>L. vaginalis</i>	M10	1	1	MRS	Landfill	S2	<i>L. johnsonii</i>	L26	2	1	LBS	Landfill	S4
<i>L. reuteri</i>	M11	1	1	MRS	Landfill	S2	<i>L. reuteri</i>	L27	1	0	LBS	Landfill	S4
<i>L. oris</i>	M13	1	0	MRS	Landfill	S2	<i>L. reuteri</i>	L28	1	1	LBS	Landfill	S4
<i>L. aviarius</i>	M18	1	1	MRS	Landfill	S3	<i>L. johnsonii</i>	L31	0	0	LBS	Landfill	S4
<i>L. aviarius</i>	M21	1	0	MRS	Landfill	S3	<i>L. fermentum</i>	L32	1	1	LBS	Landfill	S4
<i>L. reuteri</i>	M23	1	0	MRS	Landfill	S4	<i>L. vaginalis</i>	L33	1	0	LBS	Landfill	S5
<i>L. reuteri</i>	M27	1	0	MRS	Landfill	S4	<i>L. mucosae</i>	L34	1	1	LBS	Landfill	S5
<i>L. fermentum</i>	M28	1	0	MRS	Landfill	S5	<i>L. fermentum</i>	L35	1	0	LBS	Landfill	S5
<i>L. gasseri</i>	M30	1	0	MRS	Landfill	S5	<i>L. vaginalis</i>	L37	1	0	LBS	Landfill	S5
<i>L. reuteri</i>	M33	1	1	MRS	Landfill	S5	<i>L. pontis</i>	L38	0	0	LBS	Landfill	S5
<i>L. pontis</i>	M35	0	0	MRS	Landfill	S5	<i>L. vaginalis</i>	L39	0	0	LBS	Landfill	S5
<i>L. reuteri</i>	MK1	1	0	MRS	Landfill	K1	<i>L. oris</i>	L40	1	0	LBS	Landfill	S5
<i>L. fermentum</i>	MK3	1	1	MRS	Landfill	K1	<i>L. fermentum</i>	L10-2	1	0	LBS	Landfill	S1
<i>L. reuteri</i>	MK7	1	1	MRS	Landfill	K2	<i>L. salivarius</i>	L23-1	2	1	LBS	Landfill	K2
<i>L. fermentum</i>	MK8	1	1	MRS	Landfill	K3	<i>L. fermentum</i>	L23-2	1	0	LBS	Landfill	K2
<i>L. oris</i>	B7	1	1	BL	Landfill	S1	<i>L. agilis</i>	L24-1	2	1	LBS	Landfill	K2
<i>L. reuteri</i>	B27	1	0	BL	Landfill	S5	<i>L. pontis</i>	L24-2	0	0	LBS	Landfill	K2
<i>L. fermentum</i>	B30	1	0	BL	Landfill	S5	<i>L. vaginalis</i>	L36-1	1	0	LBS	Landfill	S5
<i>L. vaginalis</i>	B36	1	0	BL	Landfill	K1	<i>L. vaginalis</i>	L36-2	1	1	LBS	Landfill	S5
<i>L. reuteri</i>	B39	1	0	BL	Landfill	K1	<i>L. vaginalis</i>	M1-2	1	0	MRS	Landfill	S1
<i>L. reuteri</i>	B41	1	0	BL	Landfill	K2	<i>L. reuteri</i>	M7-2	1	0	MRS	Landfill	S1
<i>L. reuteri</i>	B42	1	1	BL	Landfill	K2	<i>L. oris</i>	M7-3	1	0	MRS	Landfill	S1
<i>L. vaginalis</i>	B44	1	0	BL	Landfill	K2	<i>L. reuteri</i>	M22-1	1	0	MRS	Landfill	S4
<i>L. reuteri</i>	B46	1	0	BL	Landfill	K2	<i>L. reuteri</i>	M22-2	1	0	MRS	Landfill	S4
<i>L. reuteri</i>	B49	1	1	BL	Landfill	K2	<i>L. vaginalis</i>	M5	0	0	MRS	Landfill	S1
<i>L. reuteri</i>	M39	1	0	MRS	Slaughter	K5	<i>L. salivarius</i>	B25	2	1	BL	Landfill	S5
<i>L. aviarius</i>	M49	1	0	MRS	Slaughter	S8	<i>L. mucosae</i>	M32	1	0	MRS	Landfill	S5
<i>L. aviarius</i>	M50	1	0	MRS	Slaughter	S8	<i>L. reuteri</i>	MK4	1	0	MRS	Landfill	K2
<i>L. aviarius</i>	M58	0	0	MRS	Slaughter	S12	<i>L. vaginalis</i>	M37	1	0	MRS	Landfill	S5

後者には *L. agilis* *L. aviarius* *L. fermentum*、*L. gasseri*、*L. johnsonii*、*L. mucosae*、*L. oris* *L. reuteri*、*L. salivarius*、*L. vaginalis* が含まれており、これらの菌株から乳酸以外の抗菌物質が生産されていると考えられた。とくにゴミ処理場由来の菌株の割合が多かった (2/12 vs. 23/72) ため、これら消化管内の乳酸菌は、腐敗の進んだ生ゴミで生活するハゲコウの保健に貢献しているものが多いと考えられた。

(5) アフリカハゲコウ糞便中の有機酸とアンモニア濃度

糞便中の有機酸とアンモニアの濃度を下表に示す。

屠場群から得た糞中のアンモニア濃度は処理場群よりも高かった(1,115 対 590 mg NH₃-N/kg 糞、 $p = 0.019$)。しかし、糞中有機酸濃度に 2 群の差はなかった。

Molar % of acid	Landfill (n= 9)		Slaughter house (n= 10)		Welch <i>t</i> -test
Succinate	3.57 ±	1.32	5.13 ±	2.18	NS
Lactate	1.01 ±	0.32	3.21 ±	1.8	NS
Formate	10.01 ±	2.13	12.42 ±	2.06	NS
Acetate	72.41 ±	3.09	65.07 ±	3.65	NS
Propionate	3.72 ±	0.79	3.55 ±	0.48	NS
iso-Butyrate	1.15 ±	0.13	2.33 ±	1.58	NS
n-Butyrate	7.29 ±	1.26	6.84 ±	1.58	NS
iso-Varelate	0.78 ±	0.19	0.63 ±	0.28	NS
Varelate	0.06 ±	0.04	0.81 ±	0.75	NS
Total organic acid (mmol/kg)	82.53 ±	17.9	79.02 ±	16.25	NS
Ammonia (mgN/Kg)	590.35 ±	58.80	1115.48 ±	217.51	$p<0.05$

(6) まとめ

腸内細菌叢の構造は、PCoA に示されるように、肉食を維持している屠場群と雑食性を示す処理場群で明瞭に区別され、さらに 多様性指数が、屠場群に比べて処理場群が高かった。炭水化物リッチな食物を摂取する処理場群では *Lactobacillus*, *Bifidobacterium*, *Streptococcus*, *Lactococcus*, *Weissella* など多様な乳酸菌類が増加しており、分離状況も良好であった。一方、屠場群では肉食獣に顕著な *Peptostreptococcus* が優占しており、同様に肉食獣に顕著な *Vagococcus* の分離も認められた。処理場群からは抗菌性を示す乳酸菌が多数分離されたことは、腐敗した食物に依存するゴミ処理場の個体群の保健衛生に貢献していることが推測され、これらの細菌のプロバイオティクスとしての有効利用が期待できる結果となった。

< 引用文献 >

- Beasley ら. 2015 PLOS ONE 10(7) e0134116)。
- Qin ら 2010. Nature 464, 59-65
- Tsuchida ら 2018 Microorganisms 6(3) 86;
- Tsuchida ら 2017 JGAM 63(3)195; JJZWM 22(3)41。
- Weatherburn, 1967. Anal Chem 39: 971
- Ushida Sakata 1998. Anim Sci Technol 69: 20
- Ueda ら 2021 Cell Rep Med 2, 100398
- Douglas ら 2020 Nat. Biotechnol 38,685
- Roggenbuck ら 2014 Nat Commun 5, 5498.
- Meng ら 2017 Emerg Microbes Infect 6(2):e9.
- Menke ら 2014 Front Microbiol 5, 526

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計1件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 1件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 TSUCHIDA Sayaka, UEDA Atsushi, KAKOOZA Steven, OKUBO Torahiko, WAMPANDE Eddie M, YAMADA Takuji, USHIDA Kazunari	4. 巻 85
2. 論文標題 The fecal microbiomes analysis of Marabou storks (<i>Leptoptilos crumenifer</i>) reveals their acclimatization to the feeding environment in the Kampala urban areas, Uganda	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Journal of Veterinary Medical Science	6. 最初と最後の頁 450 ~ 458
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1292/jvms.22-0580	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計0件

〔図書〕 計2件

1. 著者名 土田さやか・牛田一成	4. 発行年 2020年
2. 出版社 情報機構	5. 総ページ数 226
3. 書名 腸内細菌叢の基礎知識と研究開発における留意点 第5章動物腸内細菌叢	

1. 著者名 牛田 一成	4. 発行年 2019年
2. 出版社 さ・え・ら書房	5. 総ページ数 160
3. 書名 先生、ウンチとれました	

〔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	土田 さやか (Tsuchida Sayaka) (40734687)	中部大学・応用生物学部・准教授 (33910)	

6. 研究組織（つづき）

	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
研究協力者	大久保 寅彦 (Okubo Torahiko) (90762196)	北海道大学・保健科学研究所・講師 (10101)	
研究協力者	カコーザ スティーブン (Kakooza Steven)	マケレレ大学・College of Veterinary Medicine, Animal Resources and Biosecurity・Research Assistant	
研究協力者	ワンバンデ エディー (Wampande Eddie M)	マケレレ大学・College of Veterinary Medicine, Animal Resources and Biosecurity・Senior lecturer	

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		
ウガンダ	マケレレ大学獣医畜産防疫学部		