

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 5 月 30 日現在

機関番号：17301

研究種目：基盤研究(B) (海外学術調査)

研究期間：2013～2015

課題番号：25304045

研究課題名(和文) インドシナ地域におけるマダニ媒介性人獣共通感染ウイルスの分布調査

研究課題名(英文) Epidemiological and experimental studies of Tick-borne viruses in Indochina

研究代表者

早坂 大輔 (HAYASAKA, Daisuke)

長崎大学・熱帯医学研究所・助教

研究者番号：10346926

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 14,000,000円

研究成果の概要(和文)：本研究では、インドシナ地域におけるマダニ媒介ウイルスの分布調査を目的とし、マダニ種の調査、病原体の検出、診断系の確立、病原性の解析を行った。その結果、インドシナ地域および日本に分布するマダニ種、マダニ媒介感染症の分布状況、マダニ媒介ウイルスの検出法、感染性、病原性に関する新しい知見が得られた。これらの成果により、マダニ媒介ウイルス感染症の予防に関する有用な情報が提供されることが期待される。

研究成果の概要(英文)：In this study, we investigated the distributions of tick species in the different geographical areas of Indochina and Japan, detected tick-borne viruses from ticks, developed serodiagnosis and viral gene detection methods for tick-borne viruses, and analyzed of infectivity and pathogenicity of tick-borne viruses in vivo and in vitro. The results from this study will provide useful information for prevention of tick-borne viral diseases in affected areas including Indochina and Japan.

研究分野：ウイルス学、獣医学

キーワード：マダニ媒介ウイルス ベトナム マダニ インドシナ地域 病原性 SFTSウイルス Toflaウイルス リ
ケッチア

1. 研究開始当初の背景

マダニ類は世界中に分布し、吸血により人や動物に様々な病原体を媒介する。なかでも、ウイルス性のクリミア・コンゴ出血熱(CCHF)、重症熱性血小板減少症候群(SFTS)、ダニ媒介性脳炎(TBE)などは、致死性の脳炎や出血熱を起こし、公衆衛生上その対策が重要となる感染症である。これらの感染症の克服には、自然界での調査、診断法の確立、病態発現機序の解明を基本とした有効な予防・治療法の確立が重要となる。

日本を含む極東～東南アジアには、ブニヤウイルス科に分類される CCHF ウイルス(CCHFV)、SFTS ウイルス(SFTSV)、フラビウイルス科に分類される TBE ウイルス(TBEV)が分布し、それぞれの感染症の流行がみられる。

東南アジア地域は、マダニ媒介性のブニヤウイルス、フラビウイルスについての系統・地理的な拡がり解析する上で重要なポイントとなることが示唆されている。しかしながら、東南アジアにおいて、マダニ媒介ウイルスについての研究報告や情報はほとんどなく、その実態解明が望まれていた。

2. 研究の目的

本研究は、インドシナ地域(ベトナム、ラオス、カンボジア)におけるマダニ媒介性ウイルス・その他病原体の疫学調査、およびマダニ媒介性ウイルス感染の診断系の確立、病原性の解析を目的として行った。

ベトナム、ラオス、カンボジアおよび日本国内においてマダニを採集し、マダニからの網羅的解析による未知・未同定ウイルスの検出、および CCHFV、SFTSV の検出を試み、東南アジア、特にインドシナ地域におけるマダニ媒介ウイルスの分布調査を行った。

さらに、病原体が分離された場合、培養細胞やマウスモデルを用いて、哺乳動物での感染性、病原性を調べた。また、リケッチアなどウイルス以外のマダニ病原体についても同様に検出を行った。新規のマダニ媒介性ウイルスについては、血清診断法および遺伝子検出法を確立し、マダニおよび野生動物サンプルを用いた疫学調査を行った。

3. 研究の方法

(1) ベトナム(ハノイ周辺、カットバ島、サパ地区、ドンナイ省)、ラオス(サワナケート州)、カンボジア、日本(四国、九州)において、動物(イヌ、ウシ)体表から、および旗振り法により植生上から、マダニを採集した。

(2) 採集したマダニを、種、ステージ、雌雄、地区ごとに集計した後、1～30匹毎にプールし、ビーズ破砕によりマダニ乳剤を作製し

た。遠心後上清を回収し、沈渣からRNAを抽出した。

(3) マダニ乳剤(上清)をVeroE6細胞に接種し、CPEの有無を確認、感染5～7日後に培養上清から抽出したRNAを用いて、リアルタイムRT-PCRによりウイルス遺伝子検出を試みた。

(4) マダニ乳剤をI型インターフェロンレセプターノックアウトマウス(A129)に接種し、体重減少、症状、致死性を観察した。致死マウスの脾臓、脳などの臓器から抽出したRNAを用いて、次世代シーケンシングにより、病原体遺伝子の網羅的探索を行った。

(5) 検出・分離された病原体について、遺伝子全塩基配列を決定し、ジーンバンクから得られる病原体の遺伝子塩基配列を基にした分子系統解析を行った。

(6) 検出・分離された病原体について、ヒトを含む哺乳動物由来細胞への感染性、増殖性を調べた。また、マウスモデルを用いて、ウイルス学的、病理学および分子イメージングにより病原性、感染性を調べた。

(7) CCHFVの属するブニヤウイルス科ナイロウイルス属のウイルスの遺伝子を共通に検出するRT-PCR法を確立し、各地のマダニから抽出したRNAサンプルを用いてウイルス遺伝子検出を行った。

(8) ベトナムのハノイ近郊で捕獲されたドブネズミから、PCRによるリケッチア遺伝子の検出を試みた。

(9) ハノイ市内の105軍病院にて、発熱、発疹の症状を呈している患者血液から、PCRによるリケッチア遺伝子の検出を試みた。陽性例については遺伝子塩基配列を決定し、型の同定を行った。

4. 研究成果

(1) 2013 - 2015年にかけて行ったマダニ採集の結果、ベトナムにおいては、*Haemaphysalis cornigera*(ツノチマダニ)、*Rhipicephalus sanguineus*(クリイロコイタマダニ)、*Rhipicephalus microplus*(オウシマダニ)、*Dermacentor auratus*、その他 *Amblyomma* 属のマダニが採集された。カンボジアでは、*R. sanguineus*、*R. microplus* が採集された(227匹)。ラオスでは *R. sanguineus*、*R. microplus* が採集された(271匹)。国内(長崎県、徳島県、鹿児島県)においては、*H. flava*(キチマダニ)、*H. formosensis*(タカサゴチマダニ)、*H.*

cornigera, *H. longicornis* (フタトゲチマダニ), *H. megaspinosa* (オオトゲチマダニ), *H. kitaokai* (ヒゲナガチマダニ), *H. hystricis* (ヤマアラシチマダニ), *H. yeni* (イエンチマダニ), *A. testudinarium* (タカサゴキラマダニ), *Ixodes turdus* (アカコッコマダニ), *I. ovatus* (ヤマトマダニ), *I. nipponensis* (タネガタチマダニ) が採集された。

(2) 2012-2013 年にかけて日本国内で分離された SFTSV の遺伝子配列を基に、リアルタイム RT-PCR および RT-LAMP 法による SFTSV 遺伝子検出系を確立した。また、プニヤウイルス科ナイロウイルス属に分類されるウイルス群の遺伝子を検出する RT-PCR 系を確立した。

(3) ベトナムで採集されたマダニのうち 124 匹を 80 プール (1~10 匹/プール) にわけてウイルス分離を行ったが、培養細胞およびマウスのいずれにおいても、ウイルス分離は確認されなかった。

(4) ベトナムのマダニサンプルから、リアルタイム RT-PCR により SFTSV CCHFV TBEV 遺伝子検出を行ったが、陽性例は確認されなかった。また、ナイロウイルス属の遺伝子検出も確認されなかった。

(5) 長崎県 (約 7,500 匹)、徳島県 (244 匹)、鹿児島県 (51 匹) で採集されたマダニを、1~30 匹毎に約 1,200 プールにわけてサンプル調製を行った。それらのサンプルを用いてウイルス分離を行った結果、4 プールにおいて A129 マウスでの致死性が確認された。そのうち 3 プールから新規の Tofla ウイルス (TFLV)、1 プールから Muko ウイルス (MUV) が分離された。培養細胞ではウイルス分離は確認されなかった。

(6) 長崎県、徳島県、鹿児島県のマダニサンプルから、リアルタイム RT-PCR により SFTSV および TBEV 遺伝子検出を行ったが、いずれも陽性例は確認されなかった。また、ナイロウイルス属の遺伝子検出も確認されなかった。

(7) TFLV は、徳島県のキチマダニ、長崎県のタカサゴチマダニから分離され、遺伝子系統解析および抗原性解析から、プニヤウイルス科ナイロウイルス属のうち、CCHFV グループに属する新規のウイルスであった。A129 (IFNAR K0) マウスへの感染実験では致死性を示し、ヒトを含む哺乳類由来培養細胞で感染・増殖性が確認された。

(8) TFLV 感染 Vero E6 細胞の溶解抽出サンプルを抗原として用いた ELISA 系を確立し、国内のイノシシ血清を用いて検出を行った

が、陽性例は確認されなかった。

(9) MUV は、長崎県のアカコッコマダニから分離され、レオウイルス科オルビウイルス属の新規のウイルスであった。A129 (IFNAR K0) マウスへの感染実験では致死性を示し、ヒトを含む哺乳類由来培養細胞で感染・増殖性が確認された。

(10) ベトナムのハノイ近郊で捕獲されたドブネズミから、ツツガムシリケッチア遺伝子が検出され、遺伝子系統解析から Gilliam 型に近い株であることが示された。

(11) ハノイ市内において、2016 年 7 月 - 10 月に発熱、発疹の症状を呈した患者血液 23 検体中 20 検体で *Orientia tsutsugamushi* 遺伝子陽性であった。また、シーケンスの結果、4JG-v が 4 検体、TA763 が 5 検体、Kato が 3 検体、Karp が 8 検体であることが確認された。

(12) マダニ媒介性の SFTSV の感染マウスモデルを用いて、抗血清による治療効果および分子イメージングによる病態の画像化が確認された。

これらの成果は、マダニ媒介ウイルス感染症の予防に関する有用な情報となった。

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 14 件)

Kenji Tabara, Hiromi Fujita, Ataru Hirata, Daisuke Hayasaka. Severe Fever with Thrombocytopenia Syndrome Virus antibody investigation among domestic bovine transported to slaughterhouse in Shimane Prefecture, Japan. Japanese Journal of Infectious Diseases. Advance publication. DOI: 10.7883/yoken.JJID.2015.624. 査読有。

Daisuke Hayasaka, Yu Fuxun, Akira Yoshikawa, Guillermo Posadas-Herrera, Satoshi Shimada, Ngwe Tun Mya Myat, Masanobu Agoh, Kouichi Morita. Seroepidemiological evidence of severe fever with thrombocytopenia syndrome virus infections in wild boars in Nagasaki, Japan. Tropical Medicine and Health. 44:6. 2016. DOI: 10.1186/s41182-016-0009-6. 査読有。

Satoshi Shimada, Kotaro Aoki, Takeshi Nabeshima, Yu Fuxun, Yohei Kurosaki, Kazuya Shiogama, Takanori Onouchi, Miako Sakaguchi, Takeshi Fuchigami, Hokuto Ono, Kodai Nishi, Guillermo Posadas-Herrera, Leo Uchida, Yuki Takamatsu, Jiro Yasuda, Yutaka Tsutsumi, Hiromi Fujita, Kouichi Morita

Daisuke Hayasaka. Tofla virus: A newly identified Nairovirus of the Crimean-Congo hemorrhagic fever group isolated from ticks in Japan. *Scientific Reports*. DOI: 6:20213. 2016. 10.1038/srep20213. 査読有.

Leo Uchida, Shuzo Urata, Gianne Eduard L. Ulanday, Yuki Takamatsu, Jiro Yasuda, Kouichi Morita, Daisuke Hayasaka. Suppressive effects of the site 1 protease (S1P) inhibitor, PF-429242, on dengue virus propagation. *Viruses*. 8(2):46. 2016. DOI: 10.3390/v8020046. 査読有.

Hotta Kozue, Pham Hang T.T., Hoang Huong T., Trang Tu C., Vu Thuy N., Ung Trang T.H., Shimizu Kenta, Arikawa Jiro, Yamada Akio, Nguyen Hoa T., Nguyen Hang L.K., Le Mai T.Q., Daisuke Hayasaka. Prevalence and phylogenetic analysis of *Orientia tsutsugamushi* in small mammals in Hanoi, Vietnam. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. 16(2): 96-102. 2016. DOI: 10.1089/vbz.2015.1831. 査読有.

Daisuke Hayasaka, Kodai Nishi, Takeshi Fuchigami, Kazuya Shiogama, Takanori Onouchi, Satoshi Shimada, Yutaka Tsutsumi, Kouichi Morita. ^{18}F -FDG PET imaging for identifying the dynamics of intestinal disease caused by SFTSV infection in a mouse model. *Oncotarget*. 7(1): 140-147. 2016. DOI: 10.18632/oncotarget.6645. 査読有.

Yuki Takamatsu, Muhareva Raekiansyah, Kouichi Morita, Daisuke Hayasaka. NS1 ' protein expression in the JaOArS982 strain of Japanese encephalitis virus does not enhance virulence in mice. *Tropical Medicine and Health*. 43(4):233-237. 2015. DOI: 10.2149/tmh.2015-27. 査読有.

Takahiro Matsui, Takanori Onouchi, Kazuya Shiogama, Yasuyoshi Mizutani, Ken-ichi Inada, Fuxun Yu, Daisuke Hayasaka, Koichi Morita, Hirohisa Ogawa, Fumihiko Mahara, Yutaka Tsutsumi. Coated glass slides TACAS are applicable to heat-assisted immunostaining and *in situ* hybridization at the electron microscopy level. *Acta Histochemica et Cytochemica*. 48(5): 153-157. 2015. DOI: 10.1267/ahc.15012. 査読有.

Daisuke Hayasaka, Satoshi Shimada, Kotaro Aoki, Yuki Takamatsu, Leo Uchida, Masahiro Horio, Yu Fuxun, Kouichi Morita. Epidemiological survey of severe fever with thrombocytopenia syndrome virus in ticks in Nagasaki, Japan. *Tropical Medicine and Health*. 43(3):159-164. 2015. DOI: 10.2149/tmh.2015-01. 査読有.

Fuxun Yu, Yanhua Du, Xueyong Huang, Hong Ma, Bianli Xu, Ferdinard Adungo, Daisuke Hayasaka, Corazon C. Buerano, Kouichi Morita. Application of recombinant

severe fever with thrombocytopenia syndrome virus nucleocapsid protein for the detection of SFTSV-specific human IgG and IgM antibodies by indirect ELISA. *Virology Journal*. 12:117. 2015. DOI: 10.1186/s12985-015-0350-0. 査読有.

Yuki Takamatsu, Kouichi Morita, Daisuke Hayasaka. A unique amino acid substitution in NS2A protein of Japanese encephalitis virus affects virus propagation *in vitro* but not *in vivo*. *Journal of Virology*. 89(11): 6126-6130. 2015. DOI: 10.1128/JVI.00370-15. 査読有.

Satoshi Shimada, Posadas Herrera Guillermo, Kotaro Aoki, Kouichi Morita, Daisuke Hayasaka. Therapeutic effect of post-exposure treatment with antiserum on severe fever with thrombocytopenia syndrome (SFTS) in a mouse model of SFTS virus infection. *Virology*. 482:19-27. 2015. DOI: 10.1016/j.virol.2015.03.010. 査読有.

Kotaro Aoki, Satoshi Shimada, Dash Sima Simantini, Mya Myat Ngwe Tun, Corazon C. Buerano, Kouichi Morita, Daisuke Hayasaka. Type-I interferon response affects an inoculation dose-independent mortality in mice following Japanese encephalitis virus infection. *Virology Journal*. 11(1):105: 1-7. 2014. DOI: 10.1186/1743-422X-11-105. 査読有.

Le Xuan Luat, Mya Myat Ngwe Tun, Corazon C. Buerano, Kotaro Aoki, Kouichi Morita, Daisuke Hayasaka. Pathologic Potential of Variant Clones of the Oshima Strain of Far-Eastern Subtype Tick-Borne Encephalitis Virus. *Tropical Medicine and Health*. 42:15-23. 2014. DOI: 10.2149/tmh.2013-27. 査読有.

〔学会発表〕(計20件)

早坂大輔、嶋田聡、Posadas Herrera Guillermo、青木康太郎、森田公一：重症熱性血小板減少症候群(SFTS)ウイルス感染マウスモデルを用いた抗血清および薬剤効果の検討：第38回長崎感染症研究会：2016年3月26日：長崎大学(長崎県長崎市)

Daisuke Hayasaka： ^{18}F -FDG PET imaging for identifying the dynamics of intestinal disease caused by SFTSV infection in a mouse model. The U.S Japan Cooperative Medical Sciences Program presents：50th Anniversary Celebration followed by the 18th International Conference on Emerging Infectious Diseases (EID)(国際学会)：2016年1月13日：Bethesda North Marriott Hotel and Conference Center, Bethesda, USA

Satoshi Shimada, Kotaro Aoki, Takeshi Nabeshima, Yu Fuxun, Yohei Kurosaki, Kazuya Shiogama, Takanori Onouchi, Miako Sakaguchi, Posadas- Herrera Guillermo, Leo

Uchida, Yuki Takamatsu, Jiro Yasuda, Yutaka Tsutsumi, Hiromi Fujita, Kouichi Morita, Daisuke Hayasaka: Tofla virus, a new Nairovirus belonging to the Crimean-Congo hemorrhagic fever group isolated from ticks in Japan : 第 63 回日本ウイルス学会学術集会 : 2015 年 11 月 22 日 : 福岡国際会議場 (福岡県福岡市)

Daisuke Hayasaka, Kodai Nishi, Takeshi Fuchigami, Kazuya Shiogama, Takanori Onouchi, Satoshi Shimada, Yutaka Tsutsumi, Kouichi Morita. 18F-FDG PET imaging for identifying the dynamics of gastroenteritis in a mouse model of SFTSV Infection : 第 63 回日本ウイルス学会学術集会 : 2015 年 11 月 22 日 : 福岡国際会議場 (福岡県福岡市)

Kozue Hotta, Pham T Hang, Hoang T Huong, Ung T Trang, Kenta Shimizu, Futoshi Hasebe, Jiro Arikawa, Akio Yamada, Nguyen T Hoa, Nguyen Le Khanh Hang, Le Thi Quynh Mai, Daisuke Hayasaka: Prevalence and phylogenetic analysis of Orientia tsutsugamushi in small mammals in Hanoi : 第 63 回日本ウイルス学会学術集会 : 2015 年 11 月 23 日 : 福岡国際会議場 (福岡県福岡市)

嶋田聡、青木康太郎、鍋島武、余福勲、坂口美亜子、森田公一、早坂大輔: 国内のマダニから分離された新規ナイロウイルス : 第 158 回日本獣医学会学術集会 : 2015 年 9 月 8 日 : 北里大学獣医学部 (青森県十和田市)

嶋田聡、青木康太郎、鍋島武、余福勲、黒崎陽平、塩竈和也、尾之内高慶、坂口美亜子、淵上剛、小野北斗、西弘大、Guillermo Posadas Herrera、内田 玲麻、高松由基、安田二郎、堤寛、藤田博己、森田公一、早坂大輔: 国内のマダニから分離された新規ナイロウイルス : 第 52 回ウイルス学会九州支部総会 : 2015 年 9 月 4 日 : 別府ビーコンプラザ (大分県別府市)

黒崎 陽平、中前 早百合、早坂 大輔、安田 二郎: 第 52 回日本ウイルス学会九州支部総会 : 第 52 回ウイルス学会九州支部総会 : 2015 年 9 月 4 日 : 別府ビーコンプラザ (大分県別府市)

早坂大輔: 国内のマダニから分離された新規ナイロウイルス : 第 23 回 Seminar on Acari-Disease Interface : 2015 年 6 月 27 日 : 名取市文化会館 (宮城県名取市)

下田宙、早坂大輔、好井健太郎、米満研三、鎌田龍星、高野愛、前田健: 山口県のイノシシから Langat ウイルスに対する抗体の検出 : 第 50 回日本脳炎ウイルス生態学研究会 : 2015 年 5 月 15 日 : ホテル京都エミナー (京都府京都市)

嶋田聡、Guillermo Posadas Herrera、青木康太郎、森田公一、早坂大輔: 重症熱性血小板減少症候群ウイルス (SFTS) 感染マウスモデルを用いた抗血清および薬剤効果の検討 : 第 50 回日本脳炎ウイルス生態学研究会 : 2015 年 5 月 16 日 : ホテル京都エミナー

ス (京都府京都市)

嶋田聡、青木康太郎、鍋島武、余福勲、黒崎陽平、塩竈和也、尾之内高慶、坂口美亜子、淵上剛、小野北斗、西弘大、Guillermo Posadas Herrera、内田 玲麻、高松由基、安田二郎、堤寛、藤田博己、森田公一、早坂大輔: 国内のマダニから分離された新規ナイロウイルス : 第 50 回日本脳炎ウイルス生態学研究会 : 2015 年 5 月 16 日 : ホテル京都エミナー (京都府京都市)

早坂大輔、余福勲、吉川亮、嶋田聡、Posadas Herrera Guillermo、Ngwe Tun Mya Myat、吾郷昌信、森田公一: 長崎県における野生動物およびマダニの SFTS ウイルス感染状況の調査. 第 62 回日本ウイルス学会学術集会 : 2014 年 11 月 11 日 : パシフィコ横浜 (神奈川県横浜市)

早坂大輔、嶋田聡、青木康太郎、森田公一: 重症熱性血小板減少症候群(SFTS)ウイルス遺伝子検出法の確立と長崎県における媒介マダニ調査 : 第 157 回日本獣医学会学術集会 : 2014 年 9 月 10 日 : 北海道大学 (北海道札幌市)

黒崎陽平、中前小百合、早坂大輔、安田二郎. 新規ナイロウイルス遺伝子検出法の開発 : 第 51 回ウイルス学会九州支部総会 : 2014 年 9 月 5 日 : 城山観光ホテル (鹿児島県鹿児島市)

早坂大輔、嶋田聡、Posadas Herrera Guillermo、森田公一: 重症熱性血小板減少症候群(SFTS)ウイルス感染マウスモデルを用いた抗血清および薬剤効果の検討 : 第 51 回ウイルス学会九州支部総会 : 第 51 回ウイルス学会九州支部総会 : 城山観光ホテル (鹿児島県鹿児島市)

早坂 大輔: SFTS ウイルスについてこれまでわかったこと : 第 22 回 Seminar on Acari-DiseaseInterface : 2014 年 7 月 5 日 : 太宰府館まほろばホール (福岡県太宰府市)

早坂 大輔、余 福勲、吉川 亮、Posadas Herrera Guillermo、Ngwe Tun Mya Myat、吾郷 昌信、森田 公一: 長崎県における重症熱性血小板減少症候群(SFTS)の動物血清疫学および媒介マダニ調査 : 第 38 回長崎感染症研究会 : 2014 年 3 月 1 日 : 長崎大学 (長崎県長崎市)

下田 宙、早坂大輔、好井健太郎、米満研三、寺田 豊、野口慧多、鎌田龍星、高野 愛、前田 健: 山口県のイノシシからダニ媒介性脳炎ウイルス様遺伝子の検出 : 第 20 回トガ・フラビ・ペスチウイルス研究会 : 2013 年 11 月 9 日 : 神戸国際会議場 (兵庫県神戸市)

角田隆: 狩猟されたニホンジカからのマダニの離脱 : 第 22 回日本ダニ学会大会 : 2013 年 9 月 28 日 : 静岡県総合研修所もくせい会館 (静岡県静岡市)

6. 研究組織
(1) 研究代表者

早坂 大輔 (HAYASAKA, Daisuke)
長崎大学・熱帯医学研究所・助教
研究者番号：10346926

(2)研究分担者

鍋島 武 (NABESHIMA, Takeshi)
長崎大学・熱帯医学研究所・助教
研究者番号：30546859

黒崎 陽平 (KUROSAKI, Yohei)
長崎大学・熱帯医学研究所・助教
研究者番号：40415443

堀田 こずえ (HOTTA, Kozue)
東京大学・大学院農学生命科学研究科 (農
学部)・助教
研究者番号：70466192

角田 隆 (TSUNODA, Takashi)
長崎大学・熱帯医学研究所・助教
研究者番号：30457527

(3)連携研究者

加藤 健太郎 (KATO, Kentaro)
長崎大学・熱帯医学研究所・助教
研究者番号：50508885

矢幡 一英 (YAHATA, Kazuhide)
長崎大学・熱帯医学研究所・助教
研究者番号：40467965

井上 真吾 (INOUE, Shingo)
長崎大学・熱帯医学研究所・助教
研究者番号：00346925

(4)研究協力者

嶋田 聡 (SHIMADA, Satoshi)
余 福勲 (YU, Fuxun)
青木 康太郎 (AOKI, Kotaro)
ミヤ ミヤット ヌグエ タン (MYA
Myat Ngwe Tun)
内田 玲麻 (UCHIDA, Leo)
高松 由基 (TAKAMATSU, Yuki)
ギエルモ ポサダ ヘレラ (GUILLERMO
Posadas-Herrera)
坂口 美亜子 (SAKAGUCHI, Miako)
安田 二郎 (YASUDA, Jiro)
藤田 博巳 (FUJITA, Hiromi)
森田 公一 (MORITA, Kouichi)