

論文の内容の要旨

氏名：犬丸 瑞枝

博士の専攻分野の名称：博士（獣医学）

論文題目：生態区分に基づく国内の鳥類における住血原虫感染状況の解明

鳥類の住血原虫は、*Plasmodium* 属原虫は蚊、*Haemoproteus* 属原虫はヌカカやシラミバエ、*Leucocytozoon* 属原虫はブユなどの吸血昆虫により鳥類に感染し、日本を含む世界各地の野鳥や飼育下鳥類で報告されている。多くの鳥類では不顕性感染と考えられているが、感染抵抗性のないペンギン類など一部の鳥種では致死性であり、ハワイ諸島では移入種と共に持ち込まれた住血原虫により固有種が絶滅した。また、致死的な病原性以外にも繁殖成功率の低下など宿主への影響も報告されている。

住血原虫の伝播は、吸血昆虫（ベクター）・鳥類それぞれの生態に強く依存している。近年、気候変動によりベクターの生息可能域や鳥類の分布・渡り行動が変化し、病原体の分布も変化する可能性が指摘されている。そのため、感染症のリスク評価および生物多様性の保全上、病原体の伝播動態を把握することが重要である。

原虫の感染サイクルは、①在来の留鳥間で維持されるコアサイクル、②渡り鳥や移入種と共に移動する原虫の感染による越境運搬サイクル、③自然宿主ではない種に伝播する飛び火サイクルに区分できる。コアサイクルは在来の留鳥とベクター、越境運搬サイクルは長距離を移動する渡り鳥、飛び火サイクルは本来の生息域外で飼育されている鳥類が対象となる。

日本では様々な固有種を含む 600 種以上の野鳥が生息し、約 3 割が渡り鳥であり、日本は渡り鳥にとって繁殖地や中継地として重要な地域である。さらに、国内では域外保全のため様々な鳥種が動物園等で飼育されている。これまで国内の鳥類における住血原虫保有状況が明らかにされてきたが、宿主鳥類の生態および感染サイクル区分に着目した報告は乏しく、原虫の分布および伝播における鳥類の役割は十分に解明されていなかった。そこで本研究では、国内の異なる生態区分の鳥類における住血原虫の保有状況および伝播動態を明らかにすることを目的とした。

第 1 章 関東地方の保護鳥類における住血原虫保有状況（コアおよび越境運搬サイクル）

国内各地には傷病野鳥を保護し、治療や野生復帰を行う施設がある。このような施設では年間を通じて様々な鳥種が保護され、住血原虫の感染状況や分布を把握することができる。そこで、関東地方の保護傷病鳥類を対象に、住血原虫の保有状況および分子系統関係を調べ、留鳥および渡り鳥における感染傾向を検討した。

東京都、千葉県および神奈川県にある 4 保護施設に 2013 年 8 月から 2016 年 3 月までに保護された野鳥 80 種 475 羽から血液を採取した。DNA を抽出後、住血原虫のミトコンドリア DNA *cytb* 遺伝子を標的とした nested-PCR を行い、増幅が見られた場合は塩基配列を決定して分子系統を解析した。また、血液塗抹標本が得られた場合には顕微鏡下で原虫検出を行った。

鳥マラリア原虫を含む 3 属合計の保有率は 21.1% であり、留鳥から多数の系統が検出され、国内で住血原虫が感染および伝播されていることが示唆された（コアサイクル）。一方、冬鳥から検出された一部の系統は北方に分布するハボシカ属の蚊が媒介し、北海道やアジア大陸の留鳥からも検出されている。そのため、当施設で保護された冬鳥は、繁殖地である北方地方やアジア大陸で感染し、国内に原虫を運搬している可能性が示唆された（越境運搬サイクル）。

第2章 タシギ属鳥類における住血原虫保有状況および伝播動態の推定（越境運搬サイクル）

長距離を渡るタシギ属鳥類のうち、日本には絶滅危惧種であるオオジシギを含む5種が飛来する。渡り鳥は病原体の運搬者となるが、これまでタシギ属鳥類における原虫保有状況は海外でもほとんど調べられておらず、渡りに伴う病原体伝播の有無も不明であった。本章では日本のタシギ属鳥類における原虫保有状況、鳥種間における保有率や原虫系統解析による推定伝播地域などを検討し、越境運搬サイクルの特徴について考察した。

2012年から2018年の春と秋に、渡りの中継地である関東および沖縄で捕獲されたオオジシギ、チュウジシギ、ハリオシギおよびタシギ計383羽を対象とした。捕獲個体から得られた血液を用いて、第1章と同様の手法で住血原虫系統の検出を試みた。

383羽中68羽から3属いずれかの原虫DNAが検出された(17.8%)。シギ科鳥類の原虫保有率は0.0-6.2%程度だが、タシギ属は他のシギ科鳥類よりベクターと接触する機会が多い農耕地や湿地に生息しているため保有率が高いと考えられる。関東のチュウジシギでは*Plasmodium*属、オオジシギでは*Haemoproteus*属原虫の保有率が他の種より有意に高かった。また、関東と沖縄のチュウジシギでは*Haemoproteus*属原虫の保有率が有意に異なっていたが、この2地域では形態的な違いから異なる個体群と考えられた。これらの違いは生息環境、分布、渡り経路などの生態的要因と関係し、ベクターとの接触機会が異なるためと考えられる。また、その年に産まれた幼鳥は初めて渡りを経験するため、幼鳥から検出された系統はいずれも繁殖地と捕獲地の間で感染したと示唆される。

今回、初めて国内のタシギ属鳥類における住血原虫の保有状況を明らかにし、国外で感染した可能性も考えられ、改めて原虫が鳥類の渡りに伴い運搬されることが示唆された（越境運搬サイクル）。

第3章 小笠原諸島における鳥類住血原虫の分布状況および伝播経路の推定（コアおよび越境運搬サイクル）

孤立した海洋島である小笠原諸島は、隔離された環境で独特に進化した動植物が多数生息している特異的な生態系を持つ。一方、外来種も持ち込まれており、共に侵入した鳥マラリア原虫により固有鳥種が絶滅したハワイ諸島と同様、移入種による生態系への影響が危惧される。そこで、本諸島における鳥類住血原虫の分布状況および伝播経路の解明を試みた。

2011年から2019年まで、本諸島内の鳥類から血液または組織を採取し、2015年に父島内で蚊も捕集した。得られたサンプルから、第1章と同様の手法で住血原虫系統の検出を試みた。また、鳥類の生態区分別の原虫保有率を比較した。

留鳥326羽中163羽(50.0%)から3属いずれかの原虫DNAが検出され、いずれも諸島内で伝播されていることが示唆された。優占原虫系統である*Plasmodium elongatum* GRW06および*P. relictum* GRW04は、いずれも一部の鳥種で高い病原性を示し、特にGRW04はハワイ諸島の固有鳥種の絶滅の原因となった原虫種である。また、GRW06は今回採取したオガサワライエカおよびネッタイエカからも検出されており、これら2種の蚊が島内における鳥マラリア原虫のベクターである可能性が示唆される。

留鳥および渡り鳥で共通する保有原虫系統は少なく、渡り鳥が他地域で原虫に感染して飛来しても留鳥に伝播する可能性は低く、留鳥から検出された多くの系統は他地域でも検出されており、比較的近年諸島内に持ち込まれた可能性がある。また、今回新規の原虫系統が検出されたメジロおよびトラツグミは1900年代に小笠原諸島に移動・定着しており、宿主鳥類とともに新たな原虫系統が島内に持ち込まれた可能性が考えられる。

以上、小笠原諸島では住血原虫3属が留鳥およびベクターの間で伝播・維持されていることが示唆された（コアサイクル）。渡り鳥により新たな原虫系統が運搬されて定着する可能性は低いと考えられる一方、宿主鳥類が定着した場合は新たな原虫系統が伝播される可能性が示唆された（越境運搬サイクル）。

第4章 飼育下ペンギンにおける *Haemoproteus* 属原虫感染経路の推定（飛び火サイクル）

ペンギン類 18 種中 15 種は、絶滅危惧種または準絶滅危惧種に指定されている。日本は海外よりペンギン類の飼育数が多く、動物園・水族館はペンギン類の域外保全上重要な役割を持つ。ペンギン類は鳥マラリア原虫に感受性が高く死亡例も多い。一方、*Haemoproteus* 属原虫は散発的に感染が報告されているが、原虫 DNA の検出のみで、赤血球中に次の個体への伝播に関わる発育ステージであるガメトサイトは検出されていない。すなわち、ペンギン類では *Haemoproteus* 属原虫が完全に発育し、ベクターを介して他個体への感染源となり得るか不明である。そこで本章では、ペンギン類における *Haemoproteus* 属原虫の発育および感染経路について検討した。

本属原虫感染が疑われた国内の飼育下ケーブペンギンおよびマゼランペンギン各 2 羽から血液を採取し、第 1 章と同様の手法で住血原虫系統の検出を試み、さらにペンギン類への感染源と考えられる鳥種であるウミネコ 1 羽も同様に原虫を検索した。

ペンギン類およびウミネコから、*Haemoproteus laevis* SPMAG12 系統に分類される原虫 DNA が検出された。さらにペンギン類の血液中に *Haemoproteus* 属原虫のガメトサイトが初めて検出され、ペンギン類でも原虫が発育して感染源となりうることを示唆された。この *H. laevis* は海外のカモメ類からも検出されており、カモメ類が自然宿主と考えられる。カモメ類はペンギン類の展示エリアに侵入することが多く、感染源となっている可能性がある。また、本原虫はヌカカが媒介する *Parahaemoproteus* 亜属に分類され、自然宿主であるウミネコなどのカモメ類からヌカカを介して飼育下ペンギン類に感染し（飛び火サイクル）、さらに感染個体から他の個体や鳥種に原虫が伝播される可能性が示唆された。

総括

本研究では、国内の留鳥およびベクター間における住血原虫感染のコアサイクルが成立していること、一部の原虫は渡り鳥によって運搬される越境運搬サイクルにより伝播することが示唆された。また、人為的な宿主鳥類の移入や自然な分布変化によっても原虫が新たな地域に持ち込まれる可能性が考えられ、国内における越境運搬サイクルには複数の経路が存在することも示唆された。加えて、飛び火サイクルには、野鳥から飼育下鳥類へと原虫が伝播される経路の他、飼育下鳥類から同居する個体などへ伝播される経路もある可能性が示唆された。今後も、国内の異なる生態区分の鳥類における住血原虫の保有状況を継続的に調査していくことにより、鳥類の域内・域外保全における感染症のリスク評価に繋がる知見が得られると期待される。