

鳥類の住血原虫感染症と環境問題

佐藤雪太

はじめに

鳥類の原虫感染症では、蚊によって伝播する鳥マラリア (Avian malaria) が世界的に分布しており、ヒトマラリアの病原体と同じ属に分類される *Plasmodium* (プラスモジウム) 属原虫 (鳥マラリア原虫) が原因となる。鳥マラリア感染鳥類のほとんどは不顕性であり、鳥類と原虫は相互に適合した宿主-寄生体関係にあると考えられている。一方で、東南アジアではニワトリに高病原性を示す鳥マラリア原虫種が分布しているほか、人の移住と共に持ち込まれた外来性鳥マラリア原虫に暴露されたハワイ諸島在来種である各種固有鳥類の絶滅例が知られている。さらに、日本を含む世界各地の飼育下ペンギン類が鳥マラリアにより死亡しており、ペンギン類のような非好適宿主における住血原虫感染の影響が危惧されている。また、鳥マラリア原虫と同じ住血胞子虫類に分類される *Haemoproteus* (ヘモプロテウス) 属および *Leucocytozoon* (ロイコチトゾーン) 属原虫も多くの鳥類に感染が見られる。特に国内には届出伝染病に指定されている鶏のロイコチトゾーン症の病原体、*L. caulleryi* が分布しており、毎年全国の養鶏場で散発的に発生している。加えて、近年我々は世界で初めて飼育下ペンギン類からヘモプロテウス属原虫の寄生を確認し [5]、さらに飼育下シロクロウの致死感染例 [12] も報告してきた。このように、鳥マラリアを含む鳥類の住血原虫感染症は、家禽衛生管理や希少種の域外・域内保全上注意を要する獣医学的にも重要な疾病となっている。

現在、国内では鳥マラリアなどの原虫感染症による高病原性鳥インフルエンザのような養鶏産業や希少鳥類の保全への大きな影響は確認されていないが、住血原虫感染が鳥類とベクター昆虫類の間で伝播されることを鑑みると、宿主動物それぞれの生態の変化が感染

における動的平衡に影響することが推測される。すなわち、鳥類や蚊が生息する環境が現状維持されている限り問題はないが、地球規模の温暖化進行により生物の生態が変化した際に、これまでになかった感染事態となることが予想される。実際に、気温の変化で生息限界域に影響がある蚊などのベクター昆虫の分布可能域が広がっており、アフリカではヒトマラリアの感染地域が拡大している。そこで本総説では、鳥類の住血原虫感染症を例に、環境と感染症との関係について考えてみたい。

国内における感染状況

日本の鳥類からは、20世紀初頭から鳥マラリア原虫を含む各種住血原虫が報告されている [9]。これまで我々は、国内では多くの野鳥や飼育下鳥類に各種住血原虫が感染していること、ベクター昆虫からも原虫DNAを検出してその吸血対象動物も推定し、さらには原虫感染による致死的な病原性についても検討してきた [1, 3, 4, 10, 12]。その結果、鳥マラリアに関しては、国内ではアカイエカ (*Culex pipiens* group) などのイエカ属 (*Culex*) の蚊が主要なベクターとなり、ほぼ全国の鳥類で感染が見られることが明らかになった。感染していた野鳥では顕著な症状は確認されていないが、国外原産種であるペンギン類などの飼育下鳥類では、感染による体調不良や死亡例も散見されてきた (Fig. 1)。ペンギン類や前述のハワイ諸島原産の固有鳥類のように、本来の生息地では吸血昆虫との接点が少なく、ベクター媒介性の原虫の適応放散から隔離されてきたと考えられる鳥種では、鳥マラリア原虫に対する感受性が高いと推測される。また、鳥マラリア原虫の遺伝子型と感染する鳥種との関係を長年見てきた限りでは、この原虫グループ (プラスモジウム) は



Figure 1. 鳥マラリアにより衰弱したイワトビペンギン (上) と原虫寄生赤血球 (下, 赤矢印)
この個体は撮影した数日後に死亡した。

宿主特異性が比較的低く、宿主となる動物の「種の壁」を超えやすいとも考えられる。この高感受性ゆえに、国内で飼育されるペンギン類における鳥マラリア感染は生物学的にも興味深いだけでなく、希少種における域外保全上のリスク要因として重要視される。なお、

野生下のペンギン類における鳥マラリア感染は、ケープペンギン、キタイワトビペンギン、スネアーズペンギン、キガシラペンギン、コガタペンギンおよびガラパゴスペンギンで見られているが、病原性、感染源および媒介昆虫種は不明である [2]。

国内の飼育下ペンギン類では、我々が2008年に国内で初めて400羽ほどのまとまった数の感染状況を調べたところ、8種407羽中94羽(23.1%)で鳥マラリア原虫DNAが検出され、多くは鳥マラリア原虫の一種である *Plasmodium relictum* グループに分類され、他に5系統ほどが確認された。それらのうち、ある原虫系統は死亡した複数のペンギン類から検出されており、原虫種により病原性が高いことが示唆されている。その後も全国の動物園・水族館から提供いただいたサンプルを調べたところ、飼育羽数の多いファンボルトペンギンやケープペンギンを中心に鳥マラリア原虫が検出されていることから、国内では依然として飼育下ペンギン類で鳥マラリア感染が継続している状況であると考えられる。なお、国内の野鳥における住血原虫保有状況も調べられており、おおよその保有率は10%から多い地域で20%などばらつきはあるものの、全国的に各種住血原虫が分布しており [3, 4, 8], 感染維持も続いていると思われる。

感染サイクルと感染リスク

鳥類の住血胞子虫に分類される原虫は、属ごとに異なる種類の吸血昆虫が媒介し、鳥マラリア原虫は蚊、ヘモプロテウス (*Haemoproteus*) 属原虫はヌカカまたはシラミバエ、ロイコチトゾーン (*Leucocytozoon*) 属原虫はブユがベクターとなる (Fig. 2) [11]。ただし *Leucocytozoon* 属原虫のうち、ニワトリで高病原性を示す *L. caulleryi* (鶏のロイコチトゾーン症の病原

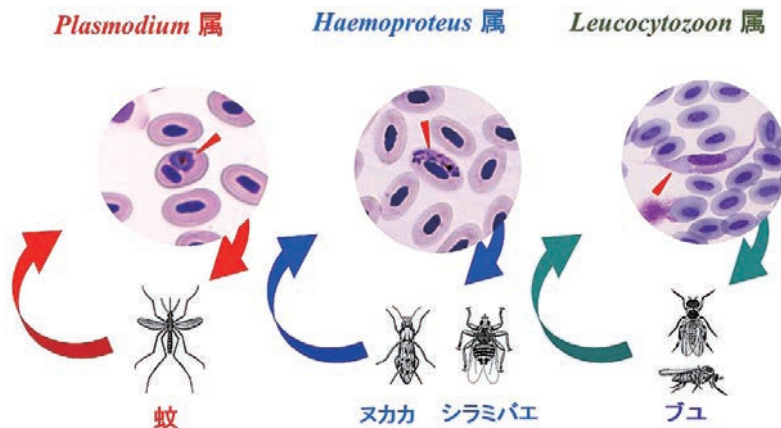


Figure 2. 鳥類の住血原虫と感染サイクル
原虫属ごとに媒介昆虫種が異なる。

体)のみ例外的にヌカカ(ニワトリヌカカ)が媒介する。吸血昆虫の多くは冬季には吸血しないため、これらの原虫感染が起こる時期はベクターの吸血活動期間と重なる。

住血原虫の感染サイクルの理解は、ベクター媒介感染症の特徴を知る上でも重要であるため、鳥マラリアを例に、これまで我々が解明してきた感染経路を紹介する。ある動物園内で原虫の媒介者となる蚊の捕集を試み、蚊の種類の解明および原虫 DNA 保有状況を検討したところ、アカイエカ (*Culex pipiens* group) から多くの鳥マラリア原虫 DNA が検出された。この原虫系統は園内で飼育されているペンギン類や、園内に侵入するハシブトガラスからも検出されていた。さらに、これらアカイエカの体内からは、園内の様々な飼育動物・野生動物の DNA も検出され、蚊の吸血対象動物種も推定することができた。その結果、このような動物園内では、施設内外に生息するカラス類・スズメなどの野鳥が保有する鳥マラリア原虫が、主にアカイエカの媒介により飼育下鳥類に感染する経路があることが強く示唆された [1]。他の多くの動物園・水族館でも同様の感染サイクルで原虫が伝播されていることも示唆され、我々の研究成果は原虫感染リスク回避に応用可能であると考えている。蚊の成虫の吸血行動が可能な時期は平均気温が 15℃ 程度までと考えられており、我々の調査では夏場にかけて成虫の捕獲成績が高かった。また、種類にもよるがペンギン類では 6 月を中心に換羽が始まり、この期間は体力の消耗が激しい。そのため、蚊の発生ピークと換羽が重なる時期は感染リスクが高いと思われる。また、換羽に加えてアスペルギルス症などの既往症などがある場合は発症リスクも高くなる可能性がある。よって、このような感染・発症リスクが高い時期に予防投薬や蚊の発生場所の管理など、集中して対策することにより感染リスクを減らすことが可能と考えられる。

以上、鳥マラリアと飼育下ペンギン類を例に、飼育施設周辺に生息する野鳥から蚊を介して感染する「飛び火サイクル」により原虫が伝播することを示した。さらに近年、鳥マラリア原虫(プラスモジウム)だけではなく、ヌカカ類が媒介するヘモプロテウス属原虫も同様の飛び火サイクルにより、飼育下ペンギン類に感染し、ペンギン体内で次の宿主鳥類にヌカカ経由で感染可能なステージまで発育することを明らかにした [5]。このように、感受性が高い国外原産鳥類は、その鳥にとっては迷惑ではあるが、国内の鳥類の住血原虫の分布状況を反映するセンチネル:歩哨動物(sentinel animal) またはモニターとして貴重な知見

をもたらしている。一方、日本列島を南北に渡って長距離を移動する渡り鳥であるタシギ属鳥類からも原虫が検出されたことから、鳥類の渡りに伴い病原体が移動する「越境運搬サイクル」の可能性も示され [6]、鳥類の生態により住血原虫が様々に伝播している状況が明らかになってきた。

住血原虫感染症と環境問題

現在、国内の養鶏産業や希少鳥類保全に対しては、住血原虫感染によって高病原性鳥インフルエンザのような甚大な影響は確認されていない。しかし、住血原虫感染が鳥類とベクター昆虫類の間で伝播されることを鑑みると、宿主動物それぞれの生態が感染における動的平衡に影響することが推測される。すなわち、鳥類や蚊が生息する環境が維持されている限り問題はないが、地球規模の温暖化進行により生物の生態が変化した際に、これまででない感染事態となることが予想される。実際、国連の気候変動に関する政府間パネル(IPCC)の報告によると、気温、湿度の変化に鋭敏に影響を受ける蚊などのベクター昆虫の分布可能域が広がったことにより、アフリカではヒトマラリアの感染地域が拡大している。気温上昇により大きな湖の水位が低下して湖岸の水たまりが増加して蚊の繁殖場所が増加したほか、蚊の繁殖サイクルの短縮、吸血機会の増加、繁殖可能期間の延長などが相まったことに加え、高標高地域にも蚊の生息可能域が広まったことで、これまで感染が見られなかった高地におけるヒトマラリアが流行するようになった(高地マラリア)。ちなみに IPCC は、2050 年までに多くの標高の高い非流行地にヒトマラリアが侵入し、このような高標高地も 2080 年までに感染に適した地域になると予想している。

日本では、以前からマラリアや日本脳炎、最近では Dengue 熱など、いずれも蚊(ベクター)媒介性の感染症の流行が知られているが、アフリカ同様に蚊の発生状況の変化と感染症のアウトブレイクは無関係ではない。国立感染症研究所・昆虫医科学部では、Dengue 熱やウエストナイル熱のウイルス媒介者として重要なヒトスジシマカの分布北限について継続的に調査している。2002 年の発表では、過去およそ 60 年間で群馬県や栃木県を北限としていたヒトスジシマカの分布域が青森県近くまで拡大していることを報告しており、その後は青森県でも生息が確認され、いつ津軽海峡を越えて北海道にまで到達するのかが注目される(Fig. 3) [7]。ベクターの分布拡大がすぐに病原体の伝播拡大につながるかは不明ではあるが、仮に病原体もヒトス

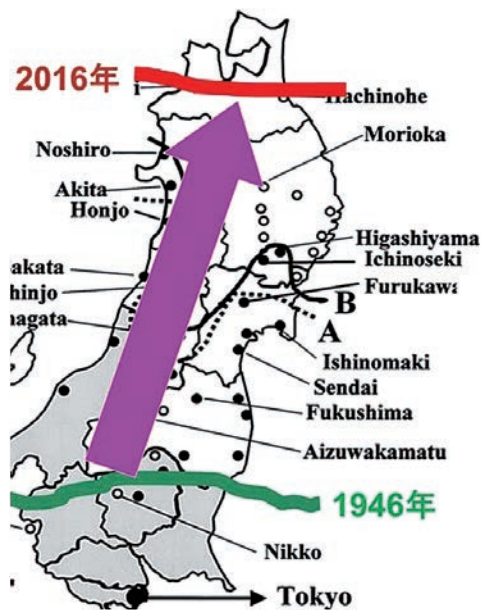


Figure 3. 国内におけるヒトスジシマカの分布限界の拡大（北上）

ヒトスジシマカはデング熱およびウエストナイル熱ウイルスを媒介できる。
(Kobayashi et al. 2002 より改変)

ジシマカとともに分布域を北上させた場合、侵入したその地域にこれまでヒトスジシマカが媒介する病原体に暴露されることがない種類の動物（ヒトも含む）に対する影響が懸念される。

また、分布限界の北上だけでなく、上記のアフリカにおける状況と同様に蚊の活動可能期間の延長も考えられ、感染機会の増加による病原体の感染強度の上昇が起こった際に、強度が低かった際には見られなかった病原性が発現するリスクもある。さらに、気温の上昇はベクターの緯度的分布拡大にとどまらず、高標高地への拡散、すなわち垂直分布拡大の要因ともなり得ることも考えておく必要があるだろう。日本アルプスを中心に生息する特別天然記念物であり絶滅危惧種のライチョウ (*Lagopus muta japonicus*) には、ブユが媒介するロイコチトゾーン属原虫が感染しているが [10]、鳥マラリア原虫は確認されていない。また、ライチョウが生息する 1,500m を超える高標高地には蚊はまだ侵入していないが、今後の温暖化進行により山麓から蚊がライチョウ生息域まで分布を広げる可能性がある。その結果、ライチョウが未経験の病原体である鳥マラリア原虫に暴露されたとしたら、この絶滅危惧鳥類に何が起こるか、飼育下ペンギン類やハワイの固有鳥類の例が危険性を強く示唆している。

加えて、蚊は原虫だけを媒介するわけではなく、獣医学的に重要な病原体である鳥ポックスウイルス（鶏

痘ウイルス含む）やフィラリア（犬糸状虫）のベクターとなる。鳥ポックスウイルスについては、蚊は機械的ベクターと考えられるが、我々は国内の鳥類に加えてアカイエカ、ヒトスジシマカおよびネッタイエカから、Canary pox virus に遺伝的に分類されるウイルス遺伝子を検出している。さらに、関東の動物園内で採集したアカイエカから犬糸状虫の DNA を検出し、飼育下の海獣類血液にも犬糸状虫のマイクロフィラリアを確認し、園内で犬糸状虫の感染が起こり得る状況であることを示してきた。鳥マラリア原虫だけではなく、このような病原体が日常的に伝播されうる状況を考えると、温暖化の進行になかなか歯止めがかからないことを踏まえ、感染症と環境の関係の理解や感染リスクについて獣医学が果たす役割について考える必要があると感じている。

おわりに

以上、鳥類の住血原虫感染症を例に、感染症と環境との関係について話題を提供してきたが、最後に、環境変化による感染症への影響やリスクについて、分布の変化、感染強度の変化および感染サイクルの変化に分けて簡単に整理する。この際の環境変化を気温の上昇とするが、分布の変化については、病原体保有動物（宿主動物）、蚊などの媒介者の分布が変化することによる影響を想定できる。本来は非常に長い時間軸で生物の分布域は変化してきたと考えられるが、近代社会に移行して以降の環境変化の度合いは生物の環境適応能力をはるかに超える速度で進行しており、地球全体の環境的緩衝力を超えた様々な問題が生じていると思われる。次に、感染強度の変化については、病原体の感染機会の増加による影響が考えられる。すなわち、上述したようにそれまで病原体の増殖力をコントロールできていた感染量を超える暴露が起こった際に、宿主免疫系を始めとする防御システムが崩壊する可能性がある。そして、感染サイクルの変化は、ヒトを含む非好適宿主動物の感染リスクを上昇させる可能性がある。感染した好適宿主動物では不顕性であっても、新型コロナウイルスの例を挙げるまでもなく、非好適宿主にとっては高い病原性や伝播力を持つ病原体となり得ることが十分に考えられる。

では以上のような影響やリスクはどのようにすれば回避することができるのだろうか。我々は、まず現状をよく把握することと、定点調査によるモニタリングネットワークの構築が必要であると考えている。すなわち、病原体の分布変化を指標とした環境変化の監視システムを、鳥類の住血原虫感染症だけではなく様々

な感染症を対象に，国内外の関係機関と一緒に作り上げることができればと思っている．さらに，これまで我々が取り組んできた研究により得られた科学的知見を，希少種の保全や飼育個体の健康管理に役立ててもらい，野生動物学，保全医学，疾病生態学，ワンヘルスなどの観点から，地球規模での環境保全へ向けて微力ながら貢献していきたいと考えている．

引用文献

- [1] Ejiri, H., Sato, Y., Kim, K.S., Hara, T., Tsuda, Y., Imura, T., Murata, K. and Yukawa, M. 2011. Entomological study on transmission of avian malaria parasites in a zoological garden in Japan: bloodmeal identification and detection of avian malaria parasite DNA from blood-fed mosquitoes. *J. Med. Entomol.* **48** : 600-607.
- [2] Grilo, M., Vanstreels, R. E. T., Wallace, R., García-Párraga, D., Braga, É. M., Chitty, J., Catão-Dias, J. L. and Madeira de Carvalho, L. M. 2016. Malaria in penguins – current perceptions. *Avian Pathol.* **45** : 393-407.
- [3] Imura, T., Suzuki, Y., Ejiri, H., Sato, Y., Ishida, K., Sumiyama, D., Murata, K. and Yukawa, M. 2012. Prevalence of avian haematzoa in wild birds in a high-altitude forest in Japan. *Vet. Parasitol.* **183** : 244-248.
- [4] Inumaru, M., Murata, K. and Sato, Y. 2017. Prevalence of avian haemosporidia among injured wild birds in Tokyo and environs, Japan. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* **6** : 299-309.
- [5] Inumaru, M., Aratani, S., Shimizu, M., Yamamoto, M., Sato, Y., Murata, K. and Valkiūnas, G. 2020. Penguins are competent hosts of *Haemoproteus* parasites: the first detection of gametocytes, with molecular characterization of *Haemoproteus larvae*. *Parasit. Vectors.* **13** : 307.
- [6] Inumaru, M., Odaya, Y., Sato, Y. and Marzal, A. 2021. First records of prevalence and diversity of avian haemosporidia in snipe species (genus *Gallinago*) of Japan. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* **16** : 5-17.
- [7] Kobayashi, M., Nihei, N. and Kurihara, T. 2002. Analysis of northern distribution of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) in Japan by geographical information system. *J. Med. Entomol.* **39** : 4-11.
- [8] Murata, K. 2002. Prevalence of blood parasites in Japanese wild birds. *J. Vet. Med. Sci.* **64** : 785-790.
- [9] Ogawa, K. 1911. Notizen über die blutparasitischen Prorozoen bei japanischen Vögeln. *Arch. Protist. Jena.* **24** : 119-126. (in Germany)
- [10] Sato, Y., Hagihara, M., Yamaguchi, T., Yukawa, M. and Murata, K. 2007. Phylogenetic comparison of *Leucocytozoon* spp. from wild birds of Japan. *J. Vet. Med. Sci.* **69** : 55-59.
- [11] Valkiūnas, G. 2005. Avian malaria parasites and other haemosporidia, CRC Press, Boca Raton.
- [12] Yoshimoto, M., Ozawa, K., Kondo, H., Echigoya, Y., Shibuya, H., Sato, Y. and Sehgal, R.N.M. 2020. A fatal case of a captive snowy owl (*Bubo scandiacus*) with *Haemoproteus* infection in Japan. *Parasitol Res.* **120** : 277-288.