

話題の感染症

Yersinia pseudotuberculosis 感染症 (仮性結核)*Yersinia pseudotuberculosis* infection

はやし だに ひで き いわ た たけ とし
林 谷 秀 樹 岩 田 剛 敏
Hideki HAYASHIDANI Taketoshi IWATA

はじめに

仮性結核菌として知られる *Yersinia pseudotuberculosis* は *Y. enterocolitica* とともにエルシニア症の原因菌として知られている。ここでは、*Y. pseudotuberculosis* に関して、最新の知見をまじえながら紹介する。

I. 病原体

Y. pseudotuberculosis は、腸内細菌科 *Yersinia* 属に属する芽胞や莢膜を形成しないグラム陰性通性嫌気性桿菌である。本属菌には現在 11 菌種があり、このうち、人や動物に病原性を示すものとして、本菌の他、*Y. enterocolitica* とペストの病原体として知られる *Y. pestis* が含まれる。本菌は至適発育温度が 28°C 付近で、4°C 以下でも発育可能な低温発育性の病原菌として知られている。なお、*Y. pseudotuberculosis* と *Y. pestis* は、DNA の相同性が 80% 以上あり、分類学的には同じ菌種であるが、大腸菌と赤痢菌の関係のように、*Y. pestis* の重要性に鑑み、別の菌種に分類されている^{20,28)}。

Y. pseudotuberculosis は O 抗原により、現在、1 ~ 15 の血清群に型別され、さらに血清群 1, 2, 4 および 5 はさらに数亜群に分けられており、現在までのところ、21 血清群が知られている(表 1)³⁵⁾。このうち、人には血清群 1a, 1b, 2a, 2b, 2c, 3, 4b, 5a, 5b, 6, 10 および 15 群が病原性を示すことが知られている^{11,21,35)}。また、われわれは 7 群に

よるリスザルの感染致死例を確認しており、7 群も病原性を有するものと思われる。

表 1 *Yersinia pseudotuberculosis* の抗原表³⁵⁾

血清群	亜群	O 抗原	H 抗原
1	1a	2, 3, 23	a, c
	1b	2, 4, 23	a, c
	1c	2, 4, 17, 24	b, c, d
2	2a	5, 6, 16	a, d
	2b	5, 7, 16, 17	a, d
	2c	5, 7, 11, 18	a, d
3		8, [15]	a
4	4a	9, 11	b; a, b
	4b	9, 12	a, b, d
5	5a	10, 14, 32	a; a, e, (b)
	5b	10, 15, 33	a
6		13, [19], 26	a
7		19, [13]	a
8		20 (R 抗原)	a
9		25, [10]	a, b, d
10		26	a, d
11		27, 4, 14, 15	b, d
12		28	a, d
13		29	-
14		30	a, b, d
15		31, 2, 10, 32, 33	-

[] : 菌株により異なる。

II. 病原因子

本菌の病原因子としては 70 ~ 75kbp の病原性プラスミド DNA にコードされているものと染色体 DNA にコードされているものがある。

病原性プラスミドにコードされているものとして、

1) YadA (*Yersinia* adherence A) : 腸管上皮細胞への付着・侵入や補体の抗菌作用への抵抗性などに

関与すると考えられており, *yadA* 遺伝子により 37°C 培養時に Ca^{2+} にかかわりなく菌体表面に産生されるスパイク状の菌体外タンパクである³⁴⁾。

2) Yops (*Yersinia* Outer Membrane Protein) : 37°C 培養時, Ca^{2+} が制限された状況で産生される菌体外タンパクであり, 今までのところ 11 種類の *yop* 遺伝子が知られている。マクロファージの食作用の阻害や食細胞内での殺菌作用に対する抵抗性に関与すると考えられている⁷⁾。また, プラスミド上にはこれら Yops の産生や調整にかかわる病原因子として, Lcr や Ysc があり, *virF* 遺伝子はこれらの遺伝子を活性化させる役割を持つ³⁷⁾。

染色体 DNA にコードされているものとして,

1) INVASIN : *inu* 遺伝子によりコードされており, 腸管上皮細胞への接着・侵入に関与する菌体外膜タンパクである¹⁹⁾。

2) YPM (*Y. pseudotuberculosis* derived mitogen) : T-細胞の過剰活性化やサイトカインの過剰産生を誘導するスーパー抗原 (YPM) の産生性に関与し, 発疹や結節性紅斑などの全身症状の発現に関与していると考えられている。YPM には YPMa, YPMb および YPMc の 3 つが知られ, このうち, YPMa だけがスーパー抗原活性を持つ^{1,6,24)}。

3) 鉄取り込みタンパク : HPI (High-pathogenicity island) に存在する *fyuA* および *irp2* 遺伝子にコードされており, 鉄と親和性の高い菌体外膜タンパクである^{5,29)}。

Fukushima ら¹¹⁾ は *Y. pseudotuberculosis* を病原因

子である HPI, YPMa, YPMb および YPMc の保有状況で型別した結果, 6 つの亜型に分かれることを明らかにし, 欧米由来株の多くは HPI を持つが YPMa を持たないのに対し, 日本, 韓国, 中国, ロシア沿海州などの極東地域由来株では HPI は持たないが, YPMa を持つスーパー抗原陽性の菌株が多いことを指摘している。

Ⅲ. 疫学

1) ヒトでの発生状況 : *Y. pseudotuberculosis* は, 1883 年に初めて髄膜性感染患者から発見された¹⁸⁾。世界的には, ヨーロッパでの感染患者の報告が多いが, 南北アメリカ, アフリカ, オセアニアの他, 中国, 韓国, 極東ロシアなどにおいても患者が報告されている。特に, 極東ロシアでは極東しょう紅熱症候群 (Far-East scaret fever-like syndrome) と呼ばれる感染症が 1980 年代まで汚染野菜を原因として集団発生していたことが報告されている³²⁾。わが国では 1913 年に初めて人の敗血症例から分離され, その存在が明らかになった²⁵⁾。その後, 1981 年になり岡山県で *Y. pseudotuberculosis* の集団感染例がわが国で初めて確認され, この事例の調査研究から, それまで泉熱と呼ばれていた発熱・発疹を主症状とする原因不明の感染症は *Y. pseudotuberculosis* の感染によるものであることが明らかになった²⁶⁾。現在までに, 泉熱とされていたものも含め, 集団感染例が 15 例確認されており (表 2), また,

表 2 *Y. pseudotuberculosis* による集団感染例 (日本)

No.	発生年月	発生場所	推定原因食品	患者数	血清型
1	1977 年 4 月	広島県 中学校	不明	57 人	5b
2	1977 年 10 月	岐阜県 幼稚園	不明 (水?)	82 人	1b
3	1981 年 2 月	岡山県 小学校	野菜ジュース	535 人	5a
4	1982 年 1 月	岡山県 山間部住民	谷川水	268 人	4b と 2c
5	1982 年 2 月	岡山県 市街地住民	サンドイッチ	61 人	5b
6	1984 年 7 月	三重県 中学校	焼肉 (飲食店)	35 人	5a
7	1984 年 7 月	三重県 家庭	焼肉 (飲食店)	4 人	5a
8	1984 年 11 月	和歌山県 小学校・保育園	井戸水, 谷川水	63 人	3
9	1984 年 11 月	岡山県 山間部住民	谷川水	11 人	4b
10	1985 年 4 月	島根県 小学校・幼稚園	不明	8 人	4b
11	1985 年 4 月	新潟県 小学校	不明	60 人	4b
12	1986 年 3 月	千葉県 小学校	不明	651 人	4b
13	1987 年 5 月	広島県 山間部住民	井戸水	5 人	3
14	1988 年 5 月	長野県 山間部住民	湧き水	31 人	3
15	1991 年 6 月	青森県 小・中学校	不明	732 人	5a

(福島博ほか, 日獣誌 42 : 829-840, 1989 を元に作成)

毎年西日本を中心に散発例が報告されている。本菌感染患者の発生は、*Y. enterocolitica*とは異なり、秋から春にかけての寒冷期がほとんどで、夏季にはほとんどみられない⁸⁾。患者の年齢分布は2～3歳をピークとする幼児に多く、成人ではまれである²⁷⁾。また、病原性株はヨーロッパでは1aおよび3の分離頻度が高いのに対して、わが国では多様な血清型が分離され、人からは4b、5aおよび5bの分離頻度が高い。

2) ヒトでの臨床症状：人における*Y. pseudotuberculosis*感染症は、臨床症状として一般的には下痢、腹痛などの胃腸炎症状を示すが、その他に発疹、結節性紅斑、咽頭炎、莓舌、四肢末端の落屑、リンパ節の腫大、肝機能低下、腎不全、敗血症など多様な症状を呈することが多い^{16,26,27)}。しかし、わが国の本菌感染事例ではこのような多様な症状を示し、重篤となることが多いのに対し、ヨーロッパにおける事例では、胃腸炎症状にとどまることがほとんどである。わが国の感染患者に観察されるこの多様な症状は、前述したように*Y. pseudotuberculosis*が産生するスーパー抗原に起因するものと推察されている。また、本菌感染症例の中には川崎病の診断基準を満たすものもあり、その関連が議論されている^{3,27)}。

3) 保菌動物：産業動物では、ブタやヒツジが*Y. pseudotuberculosis*の保菌動物として知られている。特にブタは本菌の代表的な保菌動物として知られ、比較的高率に本菌が分離される¹⁷⁾。ブタは本菌に感染しても全く臨床症状を示さず、不顕性感染する。また、ヒツジ³⁰⁾も*Y. pseudotuberculosis*の保菌動物であり、ヒツジとウシでは本菌による死・流産の報告がみられる^{23,38)}。ウマ、ニワトリからは両菌とも通常分離されない。伴侶動物であるイヌとネコも本菌の保菌動物であり、イヌとネコから数%程度の割合で分離される。イヌおよびネコとも本菌に対し不顕性感染する²⁸⁾。野生動物では、ノネズミが*Y. pseudotuberculosis*を高率に保有しており、特に、わが国ではアカネズミやヒメネズミなどのノネズミが本菌の自然界における主たる保菌動物と目されている¹⁰⁾。しかし、これらのノネズミにおける本菌の分布は西日本と北海道にはほぼ限られており、本州の東日本では*Y. enterocolitica*血清型O8が分布している^{12,14)}。また、本菌はサル、シカ、イノシシ、ノウサギなど多種の野生動物から分離され、特にわが国

ではタヌキは本菌を高率に保菌し自然界における主要な保菌動物と考えられている^{9,33)}。また、野鳥も*Y. pseudotuberculosis*の保菌動物であり、ヨーロッパでは血清型1aの主要な保菌動物として知られているが、わが国では野鳥における*Y. pseudotuberculosis*の保菌率は低い。

食品における*Y. pseudotuberculosis*の分離報告は、食肉、特に生の豚肉に限られており、豚肉からは比較的高率に分離される^{28,31)}。また、沢水や井戸水から本菌は分離され、本菌の主要な感染源の1つになっている¹⁵⁾。

4) 感染経路：*Y. pseudotuberculosis*では、集団感染事例では本菌に汚染された豚肉や食品の摂取による場合も報告されているものの、わが国における散発事例の多くは本菌に汚染された沢水や井戸水の摂取による水系感染によるものと考えられている。また、保菌動物であるイヌやネコとの接触による感染事例も報告されている。

5) 動物での臨床症状

動物では、多くの場合不顕性感染するが、時に腸炎ならびに腸間膜リンパ節、肝、脾などに壊死巣を形成し、敗血症を起こして死亡する例が、サル、ウサギ、モルモット、鳥類など多くの動物で報告されている。特に、わが国では、毎年展示動物施設でリスザルなどのサル類に本菌による感染死亡例が多発し、飼育上の大きな問題となっている³⁶⁾。われわれは、2001～2005年の間に、サル展示施設11カ所において、リスザル、クモザル、キツネザルなど8種のサル類において計15回の本菌の流行を確認している。これらの感染致死個体から分離された菌株の血清型は4bが7例で最も多く、次いで1bが5例、3、6および7がそれぞれ1例であり、分離株は4bの2例を除き、いずれもYPMaを保有するスーパー抗原陽性株であった。写真1は*Y. pseudotuberculosis*に感染し、死亡したリスザルの剖検写真である。肝臓と脾臓に針頭大～小豆大の多発性白色結節が観察される。リスザルなどの南米やアフリカなどからの輸入ザルに本菌感染事例が多発する理由は、これらのサルの原産地にはYPMを保有する*Y. pseudotuberculosis*が分布しておらず、これまでに病原性の強い*Y. pseudotuberculosis*の感作を受けたことがないため、これらの菌株に感受性が高いものと思われる。実際、わが国の展示施設では日本原産



写真1 *Y. pseudotuberculosis* に感染・死亡したリスザルの肝臓と脾臓
肝臓と脾臓に針頭大～小豆大の多発性白色結節が観察される
(麻布大学獣医病理学研究室 宇根有美博士提供)

のニホンザルの飼育頭数は多いにもかかわらず、ニホンザルにおける本菌感染例は少ない。

IV. 診断と予防

人では *Y. pseudotuberculosis* に感染した場合、臨床症状は上述したように感染型食中毒の症状を示すことが多いため、臨床症状から診断をすることは難しく、確定診断には感染患者の糞便からの菌検出が必要である。通常、糞便からの菌分離には、選択平板培地として CIN (cefsrodin-irgasan-novobiocin) 寒天培地が頻用されている。また、適切な増菌培地がないため、菌数の少ない材料からの菌分離には M/15 リン酸緩衝液に検体を加え、4℃で3週間程度培養する低温増菌培養法が実施されており、さらに検出感度を高めるために、*Yersinia* 属菌がアルカリに耐性を持つことを利用し、0.04%の KOH を作用させ、河川、食品ならびに低温増菌培養液など他の菌が混在する検体から本菌を選択的に分離するアルカリ処理が併用される²⁾。遺伝子診断としては、染色体上の *inv* 遺伝子と病原性プラスミド上の *virF* 遺伝子を標的とした PCR 法が一般的に普及している²²⁾。われわれは、近年開発された迅速かつ高感度な遺伝子診断法である LAMP 法を応用し、*inv* 遺伝子を標的遺伝子とした本菌の検出法を開発した¹³⁾。われわれの開発した LAMP 法は、*Y. pseudotuberculosis* の 21 の血清型すべてがほぼ 30 分以内に検出可能であり、実験的には菌量が 10^0 まで検出

可能で、PCR 法に比べて極めて迅速で特異性が高く、高感度なものであった。写真2は、*Y. pseudotuberculosis* または病原性 *Y. enterocolitica* に自然感染して死亡したサルの肝臓を用いて、*inv* を標的遺伝子として LAMP 法を行った結果を示したものである。*Y. pseudotuberculosis* 感染によって死亡した10頭のサルの肝臓のみ DNA ラダーが観察され、DNA の増幅が確認されたが、*Y. enterocolitica* O:8 感染によって死亡したサルおよび *Yersinia* 感染以外の理由で死亡したサルの肝臓からは、DNA の増幅はみられなかった。

Y. pseudotuberculosis の血清型別には、診断用抗血清（デンカ生研）が市販されているが、血清型 1～6 群までしか用意されていないため、7～15 群や 1, 2, 4 および 5 群の亜群の型別はできない。近年、Bogdanovich ら⁴⁾ は *Y. pseudotuberculosis* の O 抗原をコードしている遺伝子を解析し、その塩基配列から、*Y. pseudotuberculosis* のすべての血清型を PCR 法により型別することができるプライマーを開発した。本法によれば、*Y. pseudotuberculosis* のすべての亜型まで PCR 法により型別可能である。また、血清学的診断として、*Y. enterocolitica* または *Y. pseudotuberculosis* に対する抗体価（血中凝集素価）を測定し、急性期と回復期のペア血清で抗体価の4倍以上の上昇または160倍以上の抗体価が認められた場合にエルシニア感染症を疑う。なお、*Y. pseudotuberculosis* 血清群 2 と 4 はそれぞれ *Salmonella* O 群 4 ならびに O 群 9 と 14 と共通抗原を持つため、注意が必要である。

Y. pseudotuberculosis はマクロライド系以外のほとんどの抗生物質に対して高い感受性を示す。しかし、敗血症以外、抗生物質の臨床的効果は不明なことが多いので、人での本菌感染事例の治療には対症治療を中心に行うべきである。また、動物でも、敗血症が疑われるような事例において抗生物質の投与を行うべきである

人での *Y. pseudotuberculosis* 感染症の予防は、一般的な食中毒の予防法に準じるが、特に沢水や井戸水を介した水系感染を防ぐため、これらを飲用する際は、加熱・消毒されたものにする。イヌやネコなどの保菌動物と接触した後は、手洗いを心がける。

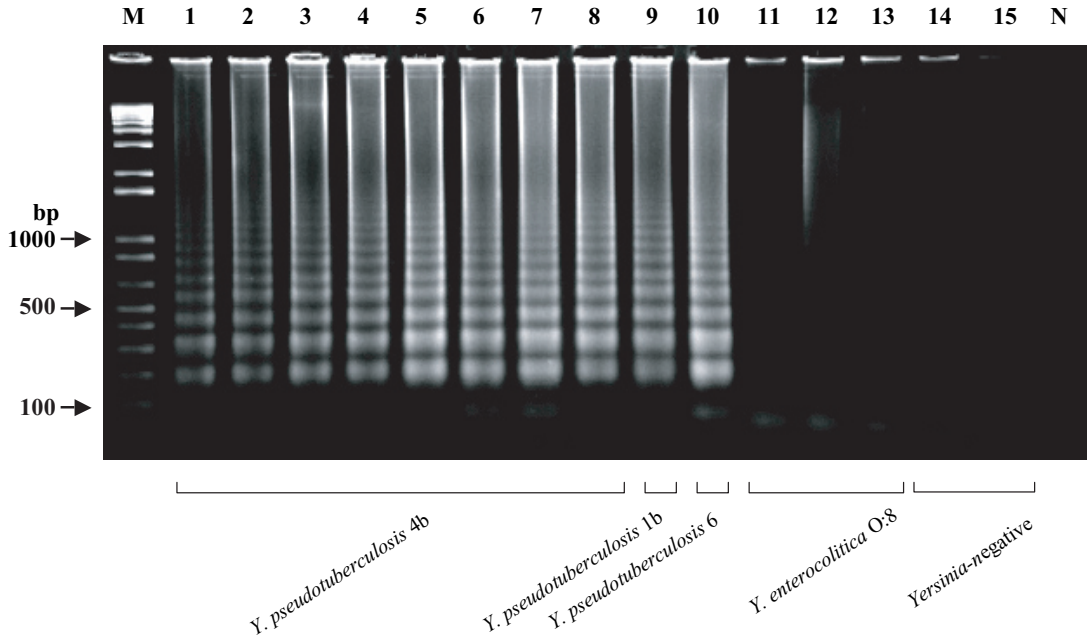


写真2 LAMP法による *Yersinia pseudotuberculosis* に感染したサル肝臓からの *inv* 遺伝子の検出
lanes 1～7, 血清型 4b に感染したリスザル; lane 8, 血清型 1b に感染したオランウータン;
lane 9, 血清型 1b に感染したリスザル; lane 10, 血清型 6 に感染したリスザル; lanes 11
～13, *Y. enterocolitica* 血清型 O:8 に感染したリスザル (11, 12) とアジルテナガザル (13);
Lanes 14～15, *Yersinia* に感染していないリスザル; Lane N, 陰性コントロール; Lane M,
DNA size marker.

おわりに

Y. pseudotuberculosis 感染症は、感染症法や食品衛生法に規定されていないため、ヒトにおける発生実態は必ずしも明らかではないが、現在も西日本を中心に散発的に発生が起こっている。また、動物園などの動物展示施設においては、前述したような、リスザルなどのサル類だけでなく、鳥類やげっ歯類など他の動物にも本菌による感染致死事例が多発しており、動物飼育上のみならず公衆衛生上からも看過できない問題となっている。したがって、本感染症の発生動向については今後とも十分な注意を払っていくべきであり、将来的には感染症法の対象疾病にすることを検討する必要がある。

文 献

- 1) Abe, J., Takeda, T., Watanabe, Y., Nakao, H., Kobayashi, N., Leung, D.Y., Kohsaka, T.: Evidence for superantigen production by *Yersinia pseudotuberculosis*. *J. Immunol.* **151**:4183-4188, 1993.
- 2) Aulisio, C. C. G., Mehlman, I. J., Sanders, A. C.: Alkali method for rapid recovery of *Yersinia enterocolitica* and *Yersinia pseudotuberculosis* from foods. *Appl. Environ. Microbiol.* **39**: 135-140, 1980.
- 3) Baba, K., Takeda, N., Tanaka, M.: Cases of *Yersinia pseudotuberculosis* infection having diagnostic criteria of Kawasaki disease. *Contrib. Microbiol. Immunol.* **12**:292-296, 1991.
- 4) Bogdanovich, T., Carniel, E., Fukushima, H., Skurnik, M.: Use of O-antigen gene cluster-specific PCRs for the identification and O-genotyping of *Yersinia pseudotuberculosis* and *Yersinia pestis*. *J. Clin. Microbiol.* **41**: 5103-5012, 2003.
- 5) Carniel, E.: The *Yersinia* high-pathogenicity island. *Int. Microbiol.* **2**: 161-167, 1999.
- 6) Carnoy, C., Simonet, M.: *Yersinia pseudotuberculosis* superantigen toxins. *Bacterial protein toxins: A comprehensive sourcebook*, 2nd ed., ed. Alouf, J.E., and Freer, J. H., Academic Press, London, 611-622, 1999.
- 7) Cornelis, G. R., Boland, A., Boyd, A.P., Geuijen, C., Iriarte, M., Neyt, C., Sory, M.-P., Stainier, I.: The virulence plasmid of *Yersinia*, an antihost genome. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **62**: 1315-1352, 1998.
- 8) 福島博: わが国におけるエルシニア感染症の発生頻度, *メディアサークル* **36**: 360-365, 1991.
- 9) Fukushima, H., Gomyoda, M.: Intestinal carriage of *Yersinia pseudotuberculosis* by wild birds and mammals in Japan. *Appl. Environ. Microbiol.* **57**:1152-1155, 1991.

- 10) Fukushima, H., Gomyoda, M., Kaneko, S.: Mice and moles inhabiting mountainous areas of Shimane Peninsula as sources of infection with *Yersinia pseudotuberculosis*. J. Clin. Microbiol. **28**: 2448-2455, 1990.
- 11) Fukushima, H., Matsuda, Y., Seki, R., Tsubokura, M., Takeda, N., Shubin, F.N., Paik, I.K., Zheng, X.B.: Geographical heterogeneity between Far Eastern and Western countries in prevalence of the virulence plasmid, the superantigen *Yersinia pseudotuberculosis*-derived mitogen, and the high-pathogenicity island among *Yersinia pseudotuberculosis* strains. J. Clin. Microbiol. **39**: 3541-3547, 2001.
- 12) Hayashidani, H., Ohtomo, Y., Toyokawa, Y., Saito, M., Kaneko, K., Kosuge, J., Kato, M., Ogawa, M., Kapperud, G.: Potential sources of sporadic human infection with *Yersinia enterocolitica* serovar O:8 in Aomori prefecture, Japan. J. Clin. Microbiol. **33**: 1253-1257, 1995.
- 13) Horisaka, T., Fujita, K., Iwata, T., Nakadai, A., Okatani, A.T., Horikita, T., Taniguchi, T., Honda, E., Yokomizo, Y., Hayashidani, H.: Sensitive and specific detection of *Yersinia pseudotuberculosis* by loop-mediated isothermal amplification. J. Clin. Microbiol. **42**: 5349-5352, 2004.
- 14) Inuma, Y., Hayashidani, H., Kaneko, K., Ogawa, M., Hamasaki, S.: Isolation of *Yersinia enterocolitica* serovar O8 from free-living small rodents in Japan. J. Clin. Microbiol. **30**: 240-242, 1992.
- 15) Inoue, M., Nakashima, H., Ishida, T., Tsubokura, M., Sakazaki, R.: Isolation of *Yersinia pseudotuberculosis* from water. Zbl. Bakt. Hyg. B **186**: 338-343, 1988.
- 16) Inoue, M., Nakashima, H., Ueba, O., Ishida, T., Date, H., Kobashi, S., Takagi, K., Nishu, T., Tsubokura, M.: Community outbreak of *Yersinia pseudotuberculosis*. Microbiol. Immunol. **28**: 883-891, 1984.
- 17) Laukkanen, R., Niskanen, T., Fredriksson-Ahomaa, M., Korkeala, H.: *Yersinia pseudotuberculosis* in pigs and pig houses in Finland. Adv. Exp. Med. Biol. **529**: 371-373, 2003.
- 18) Mallassez, L., Vignal, W.: Tuberculosis zoogéique (forme ou espèce de tuberculose sans bacilles). Arch. Physiologie. **2**: 369-412, 1883.
- 19) Miller, V.L., Falkow, S.: Evidence for two genetic loci in *Yersinia enterocolitica* that can promote invasion of epithelial cells. Infect. Immun. **56**: 1242-1248, 1988.
- 20) Munnich, S. A., Smith, M.J., Weagant, S.D., Feng, P.: *Yersinia*, Foodborne Disease Handbook Vol1: Bacterial pathogens, 471-514, ed Hui, Y.H., Pierson, M.D., and Gorham, J.R., Marcel Dekker, New York, 2001.
- 21) 永野哲司, 清原知子, 鈴木清美, 實方剛, 坪倉操, 大槻公一: 中国および韓国における *Yersinia pseudotuberculosis* の分布. メディアサークル **41**: 31-36, 1996.
- 22) Nakajima, H., Inoue, M., Mori, T., Itoh, K., Arakawa, E., Watanabe, H.: Detection and identification of *Yersinia pseudotuberculosis* and pathogenic *Yersinia enterocolitica* by an improved polymerase chain reaction method. J. Clin. Microbiol. **30**: 2484-2486, 1992.
- 23) Otter, A.: Ovine abortion caused by *Yersinia pseudotuberculosis*. Vet. Rec. **138**: 143-144, 1996.
- 24) Ramamurthy, T., Yoshino, K., Abe, J., Ikeda, N., Takeda, T.: Purification, characterization and cloning of novel variant of the super antigen *Yersinia pseudotuberculosis*-derived mitogen. FEBS Lett. **413**: 174-176, 1997.
- 25) Saisawa, K.: Über die Pseudotuberkulose beim Menschen. Zschr. Hyg. Infektionskr. **73**: 353-354, 1913.
- 26) 佐藤幸一郎: *Yersinia pseudotuberculosis* 感染症の臨床所見および疫学像, 特に泉熱との関連について. 感染症学雑誌 **61**: 746-762, 1987.
- 27) Sato, K., Ouchi, K., Taki, M.: *Yersinia pseudotuberculosis* infection in children, resembling Izumi fever and Kawasaki syndrome. Pediatr. Infect. Dis. **2**: 123-126, 1983.
- 28) Schiemann, D.A.: *Yersinia enterocolitica* and *Yersinia pseudotuberculosis*, Foodborne bacterial pathogens, ed. Doyle, M.P., Marcel Dekker, New York, NY., 601-672, 1989.
- 29) Schubert, S., Rakin, A., Heeseman, J.: The *Yersinia* high-pathogenicity island (HPI): evolutionary and functional aspects. Int. J. Med. Microbiol. **294**: 83-94, 2004.
- 30) Severini, M., Ranucci, D., Miraglia, D., Cenci Goga, B.T.: Pseudotuberculosis in sheep as a concern of veterinary public health. Vet. Res. Commun. **27** Suppl 1: 315-318, 2003.
- 31) Shiozawa, K., Hayashi, M., Akiyama, M., Nishina, T., Nakatsugawa, S., Fukushima, H., Asakawa, Y.: Virulence of *Yersinia pseudotuberculosis* isolated from pork and from the throats of swine. Appl. Environ. Microbiol. **54**: 818-821, 1988.
- 32) Somov, G.P., Martinevsky, I.L.: New facts about pseudotuberculosis in the USSR. Contrib. Microbiol. Immunol. **2**: 214-216, 1973.
- 33) Suzuki, A., Hayashidani, H., Kaneko, K., Ogawa, M.: Isolation of *Yersinia* from wild animals living in suburbs of Tokyo and Yokohama. Contrib. Microbiol. Immunol. **13**: 43-45, 1995.
- 34) Tahir, Y.E., Skurnik, M.: YadA, the multifaceted *Yersinia* adhesin. Int. J. Med. Microbiol. **291**: 209-218, 2001.
- 35) 坪倉操, 永野哲司: 仮性結核菌の血清群と, それに関連するいくつかの何故?, 微生物の世界, 坪倉操, 平棟孝志, 金子賢一編, 養賢堂, 東京, 57-70, 1997.
- 36) 宇根由美, 磯部杏子, 馬場智成, 林谷秀樹, 野村靖夫: リスザルのエルシニア症 (*Yersinia pseudotuberculosis* 感染症). 日本野生動物医学学会雑誌 **8**: 19-26, 2003.
- 37) Wattiau, P., Cornelis, G. R.: Identification of DNA sequences recognized by VirF, the transcriptional activator of the *Yersinia yop* regulon. J. Bacteriol. **176**: 3878-3884, 1994.
- 38) Welsh, R. D., Stair, E.L.: *Yersinia pseudotuberculosis* bovine abortion. J. Vet. Diagn. Invest. **5**: 109-111, 1993.