

わが国の野生動物に分布する *Bartonella* と その遺伝子系統

佐藤真伍[†] 壁谷英則 丸山総一

*日本大学生物資源科学部 (〒252-0880 藤沢市亀井野 1866)

Prevalence of *Bartonella* Species in Wildlife in Japan and the Genetic Lineage of the Isolates

Shingo SATO[†], Hidenori KABEYA and Soichi MARUYAMA

*Department of Veterinary Medicine, College of Bioresource Sciences, Nihon University, 1866 Kameino, Fujisawa, 252-0880, Japan

近年、諸外国では野生動物が感染源と思われる人獣共通感染症が次々と発生している。2002年に新種のコロナウイルスを原因とする重症急性呼吸器症候群 (Severe Acute Respiratory Syndrome : SARS) が中国南部の広東省で発生し、欧米や東南アジアにまで感染が拡大した。発生当初、SARSの感染源はハクビシンとされていた [1] が、現在ではキクガシラコウモリの仲間が SARS コロナウイルスの自然宿主として考えられている [2]。2013年には、日本と同様に狂犬病清浄国とされていた台湾でイタチアナグマの狂犬病が発生し、大きな話題となった [3]。米国では、アライグマ、キツネ、コウモリなどの野生動物が狂犬病の重要な媒介動物となっており、実際に野生動物を感染源とした狂犬病患者が報告されている [4]。わが国では、野生動物を感染源とする人獣共通感染症として、野兎病が古くから知られている。1926年に医師の大原八郎によって野兎病患者がわが国で初めて報告されて以降、千葉県や東北地方を中心に散発している。2008年には、野兎の剥皮や喫食等が原因で5名の患者が発生した [5]。このように、国内外を問わず、野生動物は各種人獣共通感染症の感染源として、公衆衛生上重要であると考えられる。

Bartonella は、1909年にAlberto Bartonによりペルーの風土病であるカリオン病の患者から初めて分離され、その菌は後に *B. bacilliformis* と命名された [6]。

第一次・第二次世界大戦時には、*B. quintana* を原因とする塹壕熱 (別名：五日熱) が兵士間に流行したが、現在では都市型塹壕熱として欧米 [7] や日本 [8] などの都市部に生活する路上生活者に感染が確認されている。1950年には、フランス人医師 Robert Debré が猫ひっかき病 (Cat-Scratch Disease : CSD) を初めて報告している [6]。その後、本症の原因は長い間不明であったが、1992年に Koehler ら [9] が CSD の一病態である細菌性血管腫を発症した AIDS 患者から *B. henselae* を分離したことが契機となって、本菌種が CSD の原因菌であることが明らかとなった。1994年に、猫が *B. henselae* の自然宿主であることが明らかとなり [10]、CSD は猫を感染源とする身近な人獣共通感染症として認識されるようになった。現在では、猫のみならず、ライオン、チーター [11]、ピューマ、ボブキャット [12] といった野生の猫科動物においても *B. henselae* の分布が確認されている。

近年では、さまざまな野生動物を自然宿主とする *B. alsatica* [13]、*B. grahamii* [14]、*B. rochalimae* [15]、*B. washoensis* [16, 17]、*B. vinsonii* subsp. *arupensis* [18, 19]、*B. vinsonii* subsp. *berkhoffii* [20, 21] 等によるバルトネラ症が海外で報告されている。しかしながら、わが国の野生動物が保菌する *Bartonella*、特に病原性 *Bartonella* については十分に解明されていない。

[†] 連絡責任者：佐藤真伍 (日本大学生物資源科学部獣医学科獣医公衆衛生学研究室)

〒252-0880 藤沢市亀井野 1866 ☎・FAX 0466-84-3600 E-mail : sato.shingo@nihon-u.ac.jp

[†] Correspondence to : Shingo SATO (Laboratory of Veterinary Public Health, Department of Veterinary Medicine, College of Bioresource Sciences, Nihon University)

1866 Kameino, Fujisawa, 252-0880, Japan

TEL・FAX 0466-84-3600 E-mail : sato.shingo@nihon-u.ac.jp

表1 人に対して病原性を有する *Bartonella* とその自然宿主

菌種	主要な自然宿主 (学名)	人に対する病原性
<i>B. alsatica</i>	アナウサギ (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	心内膜炎
<i>B. ancashensis</i>	人 (<i>Homo sapiense</i>)	ペルー疣病様の病状
<i>B. bacilliformis</i>	人 (<i>Homo sapiense</i>)	カリオン病
<i>B. clarridgeiae</i>	猫 (<i>Felis catus</i>)	猫ひっかき病
<i>B. elizabethae</i>	ドブネズミ (<i>Rattus norvegicus</i>)	心内膜炎
<i>B. grahamii</i>	ネズミ科 (<i>Apodemus</i> 属, <i>Myodes</i> 属など)	視神経網膜炎
<i>B. henselae</i>	猫科 (<i>Felis catus</i> , <i>Panthera leo</i> など)	猫ひっかき病
<i>B. koehlerae</i>	猫 (<i>Felis catus</i>)	心内膜炎
<i>B. quintana</i>	人 (<i>Homo sapiense</i>)	壺壕熱
<i>B. rochalimae</i>	アライグマ (<i>Procyon lotor</i>), ハイイロギツネ (<i>Urocyon cinereoargenteus</i>), コヨーテ (<i>Canis latrans</i>)	関節炎, 脾腫, 発熱
<i>B. vinsonii</i> subsp. <i>arupensis</i>	シロアシマウス (<i>Peromyscus leucopus</i>)	心内膜炎
<i>B. vinsonii</i> subsp. <i>berkhoffii</i>	コヨーテ (<i>Canis latrans</i>), 犬 (<i>Canis familiaris</i>)	心内膜炎
<i>B. melophagi</i> *	ヒツジ (<i>Ovis aries</i>)	関節炎, 発熱
<i>B. washoensis</i> *	リス (<i>Cynomys</i> 属, <i>Uroditellus</i> 属など)	心筋炎, 髄膜炎
<i>B. tamiae</i> *	不明	筋肉痛, 発熱

*新種として提唱されている *Bartonella* を示す。

本総説では、われわれの研究成果に基づき明らかとなった日本の野生動物に分布する *Bartonella* とその遺伝子系統や媒介節足動物 (ベクター) について解説する。

1 *Bartonella* の細菌学的特徴と自然宿主

Bartonella は、 α -プロテオバクテリア綱リゾビアル目バルトネラ科バルトネラ属の1科1属の細菌で、現在までに、33種3亜種の *Bartonella* が報告されている。近年、菌種登録されていないが、人に病原性を有する *Bartonella* 種も報告されており、少なくとも14種2亜種は、人に病原性を有すると考えられている (表1) [22, 23]。 *Bartonella* は、グラム陰性の多形性短桿菌の形態を示し、菌体の大きさは1~2 \times 0.5~0.7 μ mである。多くの菌種には鞭毛がないが、*B. bacilliformis* [24] や *B. schoenbuchensis* [25] など数種が鞭毛を保有する。 *Bartonella* は哺乳動物の血管内皮細胞に感染し、増殖した後、赤血球内に移行して持続感染する [26]。これまでに、猫—猫間の *B. henselae* の伝播にはネコノミ、人—人間の *B. quintana* の伝播にはコロモジラミ等の吸血性節足動物が関与することが明らかとなっている [27]。

Bartonella の生化学性状による同定は困難で、おもにクエン酸合成酵素遺伝子 (*gltA*) 領域及びRNAポリメラーゼ β サブユニットをコードする遺伝子 (*rpoB*) 領域等の塩基配列の相同性解析に基づいて行われる。La Scolaら [28] は、分離株と *Bartonella* 標準株を比較し、*gltA* 領域において96.0%、*rpoB* 領域において95.4%の相同性値を下回った場合、その株は新たな *Bartonella* 種であると定義している。

2 日本のげっ歯目に分布する *Bartonella* とそのベクター

イギリスのヨーロッパヤチネズミやキタハタネズミなどから *Bartonella* が分離されて以来 [29]、世界各地のさまざまな野鼠が *Bartonella* を保菌していることが報告されるようになった。人の視神経網膜炎の原因となる *B. grahamii* [14] が、欧米、ロシア、中国などの野鼠から検出されている。また、心内膜炎患者から分離された *B. elizabethae* [30] がアメリカ大陸のドブネズミ等に分布している。さらに、欧米や東南アジアのクマネズミやドブネズミには *B. tribocorum*, *B. phoceensis*, *B. rattimassiliensis* が、北欧やイギリスのハタネズミやヤチネズミには *B. taylorii* がそれぞれ分布しているが、これらの菌種の人に対する病原性は不明である。われわれは、全国12自治体の郊外あるいは雑居ビルなどの市街地に生息するげっ歯目から *Bartonella* の分離を試みた [31]。げっ歯目全体の *Bartonella* 保菌率は25.7% (176/685) で、種ごとに保菌率は、アカネズミでは60.3% (135/224)、ヒメネズミでは54.3% (19/35) と高かった。一方、市街地のクマネズミ258匹及びドブネズミ85匹からはまったく *Bartonella* は分離されなかったのに対し、郊外のクマネズミの46.2% (18/39) から *Bartonella* が分離された。野鼠の種ごとの保有菌種をみると、アカネズミやヒメネズミでは *B. grahamii*、クマネズミでは *B. tribocorum*, *B. rattimassiliensis*, *B. phoceensis*、エゾヤチネズミでは *B. taylorii* がそれぞれ優勢であった。これらの成績から、わが国のアカネズミやヒメネズミには、世界各地の野鼠と同様に、人の視神経網膜炎の原因となる *B. grahamii* が分布していることが明らかとなった。また、アカネズミとヒメ

ネズミは、既存種とは異なる固有の遺伝子系統の株を保有することも明らかにし、それぞれ *B. silvatica*, *B. japonica* として新種登録した [32].

北海道の郊外で捕獲した野鼠には、3種のネズミノミ (*Ctenophthalmus congener truncus*, *Neopsylla sasai* 及び *Hystrichopsylla microti*) が寄生しており、その40.0% (16/40) から *Bartonella* DNAが検出された。このうち、アカネズミに寄生していた *C. c. truncus* からは *B. grahamii* と *B. taylorii* が、*N. sasai* からは *B. grahamii* のみが、エゾヤチネズミに寄生していた *C. c. truncus* からは *B. taylorii* のみがそれぞれ検出された。わが国のアカネズミは *B. grahamii*, エゾヤチネズミは *B. taylorii* のおもな自然宿主であり [31], *C. c. truncus* あるいは *N. sasai* はアカネズミにおける *B. grahamii* の、*C. c. truncus* はエゾヤチネズミにおける *B. taylorii* のベクターである可能性が示された [33].

3 ニホンジカに分布する *Bartonella* とそのベクター

フランスのノロジカ [34] や米国のエルク [35] からは *B. capreoli*, ドイツのノロジカから *B. schoenbuchensis* [25], さらに米国のミュールジカ等からは、牛を自然宿主とする *B. bovis* がそれぞれ分離されている [36]. いずれの菌種も人に対する病原性は不明であるが、近年、羊を宿主とする *B. melophagi* に感染し、発熱、筋肉痛、関節炎等を呈した患者が米国で報告された [37]. これより、偶蹄目由来の *Bartonella* の中でも、人に病原性を有する菌種が存在する可能性がある。われわれは、日本の鹿について *Bartonella* の分布状況を検討した [38]. 野生鹿の61.8% (34/55) から *Bartonella* が分離されたのに対し、飼養鹿からまったく分離されなかった。鹿の捕獲地域別の保菌率は、北海道では50% (9/18), 奈良県では75% (12/16), 和歌山県では61.9% (13/21) と、鹿は生息地域にかかわらず、高率に *Bartonella* を保菌していることが明らかとなった。エゾジカや一部のホンシュウジカの株は、欧米の野生鹿が保菌する *B. capreoli* と近縁であったことから、本菌種は欧米や日本の鹿に広く分布していると推定される。さらに、ホンシュウジカは、欧州の鹿が保菌している *B. schoenbuchensis* と異なる2種を保菌していることも明らかとなった。今後、四国・中国・九州地方等のまだ検討していない地域のニホンジカについても、その保菌率や保有菌種を明らかにする必要があると思われる。

検討した野生鹿には、ヒメシカシラミバエやマダニ類の寄生が多く認められた。一方、飼養鹿の24頭にはイベルメクチン製剤が投与されており、これら吸血性節足動物は確認されなかった。これより、わが国の鹿間の *Bartonella* の伝播には、シラミバエあるいはマダニがきわめて重要な役割を果たしていると考えられた。欧米



図1 野生のホンシュウジカから採取したヒメシカシラミバエ (*Lipoptena fortisetosa*)

吸血後の成虫を表す。腹部内に血液様の貯留物が確認できる。(左横スケール: 1目盛り当たり1mm)

では、シカシラミバエはアカジカ、ノロジカ、ムース等に高率に寄生しており、鹿に *Bartonella* を伝播する有力なベクターであると考えられている [39-41]. われわれは、採取したヒメシカシラミバエ (*Lipoptena fortisetosa*: 図1) やマダニ類から *Bartonella* の分離と虫体内における本菌の局在を細菌学的・免疫組織化学的に検討することで、わが国の鹿における *Bartonella* のベクターの解明を進めている。

4 わが国の野生食肉目に分布する *Bartonella*

これまで、食肉目が保有する病原性 *Bartonella* として、猫ではCSDの原因菌である *B. henselae* [10] や *B. clarridgeiae* [42], 人に心内膜炎を引き起こす *B. koehlerae* [43], 犬では人に心内膜炎を引き起こす *B. vinsonii* subsp. *berkhoffii* [44] がそれぞれ報告されている。近年では、米国のコヨーテから *B. vinsonii* subsp. *berkhoffii* [45], さらに同国のアライグマやハイロギツネからは、人に脾腫や関節炎等を引き起こす *B. rochalimae* [46, 47] がそれぞれ分離され、野生の食肉目動物もバルトネラ症の重要な感染源として注目されるようになった。わが国の陸生野生食肉目として、犬亜目の犬科 (タヌキ, キツネ), クマ科 (ツキノワグマ, ヒグマ), イタチ科 (ニホンアナグマ, テン, イタチ, オコジョ) 及びアライグマ科 (アライグマ) と猫亜目の猫科 (ツシマヤマネコ, イリオモテヤマネコ), マングース科 (マングース) 及びジャコウネコ科 (ハクビシン) の計7科が分布している。われわれは、和歌山県で捕獲されたタヌキ171頭, ニホンアナグマ15頭, テン8頭と北海道・千葉県・和歌山県で捕獲されたアライグマ977頭の *Bartonella* 保有状況を検討した [48]. ニホンアナグマ1頭とテン1頭からそれぞれ *Bartonella* が分

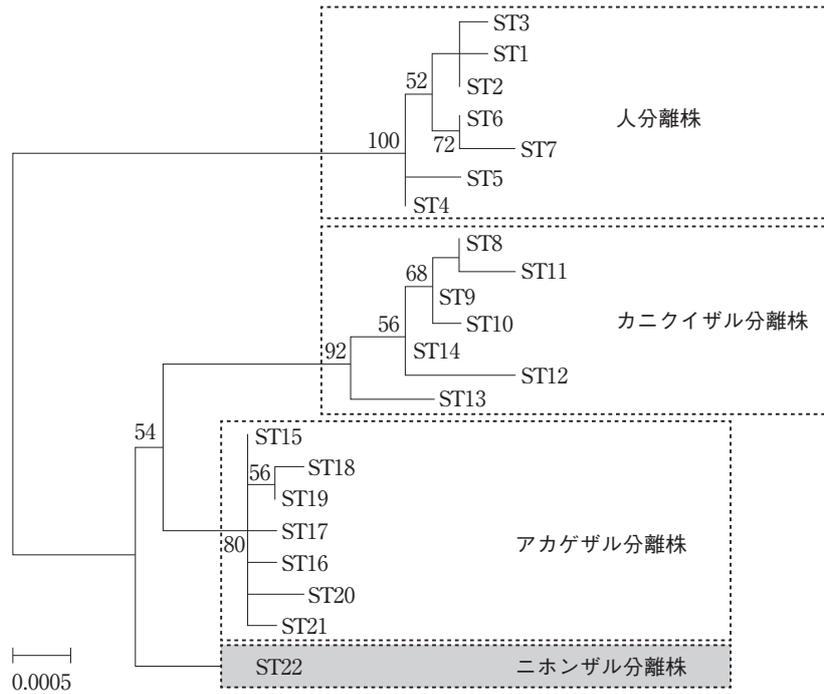


図2 人及びカニクイザル、アカゲザル、ニホンザル由来 *B. quintana* 株を用いた遺伝子系統解析

ST1～7は人, ST8～14はカニクイザル, ST15～21はアカゲザル, ST22はニホンザルからそれぞれ分離した *B. quintana* 株を表す. 系統樹は, MLST法に用いた9つのハウスキーキング遺伝子の塩基配列を基に, 最尤法によって描出した. ブートストラップ解析は1,000回行い, 50%より高かった場合のみ本数値を記載した.

離された. 一方, タヌキやアライグマからは *Bartonella* はまったく分離されなかった. ニホンアナグマ分離株の遺伝子性状は, ヨーロッパアナグマから検出された *Bartonella* DNA ときわめて類似し, また既存の *Bartonella* 種とは異なる種である可能性が示されたことから, 欧州や日本のアナグマには, 固有の *Bartonella* 種が分布していると考えられた. 一方, テンから分離された株は, 人の心筋炎 [16] や髄膜炎 [17] の原因菌である *B. washoensis* に近縁な *Bartonella* であることが明らかとなった. 本菌種の自然宿主はジリスであるが, わが国にはジリスは生息していない. *B. washoensis* 類縁菌がわが国のテンから分離された要因やニホンアナグマやテンに *Bartonella* を伝播するベクターの解明は今後の課題であろう.

千葉県・神奈川県で捕獲されたハクビシンの2.0% (1/50), 沖縄県で捕獲されたマングースの15.9% (10/63) からそれぞれCSDの原因菌である *B. henselae* が分離された [49]. 9つの遺伝子間領域の塩基配列で型別する Multi-Spacer Typing (MST) 法によって, マングース・ハクビシン分離株と日本の猫並びにCSD患者由来株を比較したところ, マングース分離株には日本の猫やCSD患者由来株と同一のMST型 (MST14) の株が存在した. わが国のマングースは, 平成17年度

に特定外来生物に指定されて以来, 積極的に捕獲・駆除されている. 人は捕獲作業等でマングースと接触し, 受傷する可能性もあることから, マングースを感染源とするCSDの発生にも留意すべきである. 2頭のマングースと沖縄県の猫から分離された *B. henselae* 株は, 新規のMST58に型別された. 沖縄県のマングースには, *B. henselae* のベクターであるネコノミ [50] や *Ixodes* 属のマダニ類 [51] も寄生していることから, *B. henselae* はネコノミによって猫とマングースの間を水平伝播している可能性が考えられる. 一方, ハクビシン分離株はMST59で, 日本を含め欧米諸国のCSD患者及びネコ分離株のいずれとも一致しなかった. しかしながら, 高知県では, 2001年にハクビシンによる引っかき傷が原因で発症したCSDが報告されている [52]. 本事例では, 患者から *B. henselae* の分離は行われなかったため, 原因菌のMST型は不明である. 今後, ハクビシンにおける *B. henselae* の全国的な分布状況と遺伝子性状並びに, そのベクターについても検討すべきであろう.

5 野生のニホンザルに分布する *Bartonella*

ベトナムから米国に輸入された研究用のカニクイザル [53], 中国で研究用に飼育していたアカゲザルやカニクイザル [54] から壱塚熱の原因菌である *B. quintana*

表2 わが国の野生動物に分布する *Bartonella* と推定されるベクター

野生動物		分離された <i>Bartonella</i>		推定されるベクター	
目	種	菌種名*	人に対する病原性		
げっ歯目	アカネズミ	<i>B. grahamii</i>	視神経網膜炎	ネズミノミ (<i>C. c. truncus</i> あるいは <i>N. sasai</i>)	
		<i>B. silvatica</i>	不明	不明	
		(<i>B. taylorii</i> , <i>B. tribocorum</i> , <i>B. japonica</i>)	不明	不明	
	ヒメネズミ	<i>B. grahamii</i>	視神経網膜炎	不明	
		<i>B. japonica</i>	不明	不明	
		(<i>B. tribocorum</i> , <i>B. silvatica</i>)	不明	不明	
	エゾヤチネズミ	<i>B. taylorii</i>	不明	ネズミノミ (<i>C. c. trauncus</i>)	
	オキナワハツカネズミ	ND	—	—	
	クマネズミ	<i>B. tribocorum</i>	不明	不明	
		<i>B. rattimassiliensis</i>	不明	不明	
<i>B. phoceensis</i>		不明	不明		
ドブネズミ	ND	—	—		
偶蹄目	エゾジカ	<i>B. capreoli</i>	不明	不明	
	ホンシュウジカ	<i>B. capreoli</i> <i>Bartonella</i> spp.	不明 不明	ヒメシカシラミバエ?	
食肉目	犬亜目	ニホンアナグマ	<i>Bartonella</i> sp.	不明	
		テン	<i>B. washoensis</i> -like bacterium	心筋炎・髄膜炎?	
	猫亜目	マンゲース	<i>B. henselae</i>	猫ひっかき病	ネコノミ?
		ハクビシン	<i>B. henselae</i>	猫ひっかき病	不明
霊長目	ニホンザル	<i>B. quintana</i>	壘壕熱	不明	

* 括弧内には、まれに分離された菌種を記載した。

ND: Not detected

が分離されている。アカゲザル由来の *B. quintana* 株の全ゲノム配列は、人由来の *B. quintana* 株ときわめて類似していた [55] ことから、人と同様にサルも本菌種の宿主である可能性が示された。しかしながら、飼育下のサルは人と接触する機会もあることから、偶発的に人からサルへ *B. quintana* が感染した可能性も考えられる。われわれは、青森県、山形県及び和歌山県の野生ニホンザルにおける *Bartonella* の保有状況を検討した [56]。その結果、野生ニホンザルの 13.3% (6/45) から *B. quintana* が分離された。陽性のニホンザルは、高い菌血症状態 ($>10^3$ CFU/ml) を示していたものの、異常な所見は確認されなかった。これより、野生のサルも人と同様に *B. quintana* の自然宿主であると考えられた。9つのハウスキーピング遺伝子領域の塩基配列を用いて型別する Multi-Locus Sequence Typing (MLST) 法でニホンザル分離株を解析したところ、その Sequence Type (ST) はすべて ST22 であった。欧米の壘壕熱患者から分離した *B. quintana* の ST は ST1~7 [57]、中国で飼育されていたカニクイザルとアカゲザルから分離した *B. quintana* は、それぞれ ST8~14 と ST15~21 と報告されている [54]。これらの成績か

ら、野生のニホンザルは遺伝的に均一な ST22 の *B. quintana* を保菌している可能性が示唆された。さらに、患者及びサル分離株を用いた系統解析では、*B. quintana* は人あるいはサルの種類ごとに独立した系統に分類された (図2)。このことから、*B. quintana* は宿主である人及びサルと共進化しているものと考えられた [57]。

B. quintana は、コロモジラミによって人から人へ伝播されるが、現在、サルにおける *B. quintana* のベクターは不明である。野生のニホンザルには、サルジラミやハラビロサルジラミが寄生している [58] ことから、これらのシラミが *B. quintana* のベクターである可能性についても検討する必要がある。

6 総 括

日本の野生哺乳類はさまざまな *Bartonella* 種を保菌していることが明らかとなった (表2)。特に、アカネズミやヒメネズミは視神経網膜炎の原因菌である *B. grahamii* を、テンは心筋炎や髄膜炎の原因菌である *B. washoensis* に近縁な *Bartonella* を、ハクビシンやマンゲースは CSD の原因菌である *B. henselae* を、さ

らにニホンザルは壱塚熱の原因菌である *B. quintana* をそれぞれ保菌していることが明らかとなった。また、ニホンジカやニホンアナグマには新種と思われる *Bartonella* が分布していることも明らかになった。われわれの生活環境周辺で野生動物が増加している事実から、野生動物が保有する *Bartonella* の人に対する病原性や病原巣としての野生動物の役割を解明することが急務の課題であると思われる。

貴重な各野生動物種の試料を提供していただいた和歌山県田辺市ふるさと自然公園センター 鈴木和男氏に深謝する。

引用文献

- [1] Guan Y, Zheng BJ, He YQ, Liu XL, Zhuang ZX, Cheung CL, Luo SW, Li PH, Zhang LJ, Guan YJ, Butt KM, Wong KL, Chan KW, Lim W, Shortridge KF, Yuen KY, Peiris SM, Poon LM : Isolation and characterization of viruses related to the SARS coronavirus from animals in Southern China, *Science*, 302, 276-278 (2003)
- [2] Lau SK, Woo PC, Li KS, Huang Y, Tsoi HW, Wong BH, Wong SS, Leung SY, Chan KH, Yuen KY : Severe acute respiratory syndrome coronavirus-like virus in Chinese horseshoe bats, *Proc Natl Acad Sci U.S.A.*, 102, 14040-14045 (2005)
- [3] Chiou HY, Hsieh CH, Jeng CR, Chan FT, Wang HY, Pang VF : Molecular characterization of cryptically circulating rabies virus from ferret badgers, Taiwan, *Emerg Infect Dis*, 20, 790-798 (2014)
- [4] Monroe BP, Yager P, Blanton J, Birhane MG, Wadhwa A, Orciari L, Petersen B, Wallace R : Rabies surveillance in the United States during 2014, *J Am Vet Med Assoc*, 248, 777-788 (2016)
- [5] Fujita O, Hotta A, Uda A, Yamamoto Y, Fujita H, Shinya F, Asano A, Morinaga S, Tanabayashi K, Yamada A : Identification of the source of *Francisella tularensis* infection by Multiple-locus variable-number tandem repeat analysis, *Jpn J Infect Dis*, 66, 543-545 (2013)
- [6] Maurin M, Birtles R, Raoult D : Current knowledge of *Bartonella* species, *Eur J Clin Microbiol Infect Dis*, 16, 487-506 (1997)
- [7] Foucault C, Brouqui P, Raoult D : *Bartonella quintana* characteristics and clinical management, *Emerg Infect Dis*, 12, 217-223 (2006)
- [8] Seki N, Sasaki T, Sawabe K, Matsuoka M, Arakawa Y, Marui E, Kobayashi M : Epidemiological studies on *Bartonella quintana* infections among homeless people in Tokyo, Japan, *Jpn J Infect Dis*, 59, 31-35 (2006)
- [9] Koehler JE, Quinn FD, Berger TG, LeBoit PE, Tappero JW : Isolation of *Rochalimaea* species from cutaneous and osseous lesions of bacillary angiomatosis, *N Engl J Med*, 327, 1625-1631 (1992)
- [10] Koehler JE, Glaser CA, Tappero JW : *Rochalimaea henselae* infection. A new zoonosis with the domestic cat as reservoir, *JAMA*, 271, 531-535 (1994)
- [11] Molia S, Chomel BB, Kasten RW, Leutenegger CM, Steele BR, Marker L, Martenson JS, Keet DF, Bengis RG, Peterson RP, Munson L, O'Brien SJ : Prevalence of *Bartonella* infection in wild African lions (*Panthera leo*) and cheetahs (*Acinonyx jubatus*), *Vet Microbiol*, 100, 31-41 (2004)
- [12] Chomel BB, Molia S, Kasten RW, Borgo GM, Stuckey MJ, Maruyama S, Chang CC, Haddad N, Koehler JE : Isolation of *Bartonella henselae* and two new *Bartonella* subspecies, *Bartonella koehlerae* subspecies *boulousii* subsp. nov. and *Bartonella koehlerae* subspecies *bothieri* subsp. nov. from free-ranging Californian mountain lions and bobcats, *PLoS One*, 11, e0148299 (2016)
- [13] Raoult D, Roblot F, Rolain JM, Besnier JM, Loulergue J, Bastides F, Choutet P : First isolation of *Bartonella alsatica* from a valve of a patient with endocarditis, *J Clin Microbiol*, 44, 278-279 (2006)
- [14] Kerkhoff FT, Bergmans AM, van Der Zee A, Rothova A : Demonstration of *Bartonella grahamii* DNA in ocular fluids of a patient with neuroretinitis, *J Clin Microbiol*, 37, 4034-4038 (1999)
- [15] Eremeeva ME, Gerns HL, Lydy SL, Goo JS, Ryan ET, Mathew SS, Ferraro MJ, Holden JM, Nicholson WL, Dasch GA, Koehler JE : Bacteremia, fever, and splenomegaly caused by a newly recognized *Bartonella* species, *N Engl J Med*, 356, 2381-2387 (2007)
- [16] Kosoy M, Murray M, Gilmore RD Jr, Bai Y, Gage KL : *Bartonella* strains from ground squirrels are identical to *Bartonella washoensis* isolated from a human patient, *J Clin Microbiol*, 41, 645-650 (2003)
- [17] Probert W, Louie JK, Tucker JR, Longoria R, Hogue R, Moler S, Graves M, Palmer HJ, Cassady J, Fritz CL : Meningitis due to a "*Bartonella washoensis*"-like human pathogen, *J Clin Microbiol*, 47, 2332-2335 (2009)
- [18] Fenollar F, Sire S, Raoult D : *Bartonella vinsonii* subsp. *arupensis* as an agent of blood culture-negative endocarditis in a human, *J Clin Microbiol*, 43, 945-947 (2005)
- [19] Bai Y, Kosoy MY, Diaz MH, Winchell J, Baggett H, Maloney SA, Boonmar S, Bhengsri S, Sawatwong P, Peruski LF : *Bartonella vinsonii* subsp. *arupensis* in humans, Thailand, *Emerg Infect Dis*, 18, 989-991 (2012)
- [20] Chang C, Yamamoto K, Chomel BB, Kasten RW, Simpson DC, Smith CR, Kramer VL : Seroepidemiology of *Bartonella vinsonii* subsp. *berkhoffii* infection in California coyotes, 1994-1998, *Emerg Infect Dis*, 5, 711-715 (1999)
- [21] Roux V, Eykyn SJ, Wyllie S, Raoult D : *Bartonella vinsonii* subsp. *berkhoffii* as an agent of afebrile blood culture-negative endocarditis in a human, *J Clin Microbiol*, 38, 1698-1700 (2000)
- [22] Chomel BB, Kasten RW : Bartonellosis, an increasingly recognized zoonosis, *J Appl Microbiol*, 109, 743-750 (2010)
- [23] Mullins KE, Hang J, Jiang J, Leguia M, Kasper MR, Ventosilla P, Maguina C, Jarman RG, Blazes D, Rich-

- ards AL : Description of *Bartonella ancashensis* sp. nov., isolated from the blood of two patients with veruga peruana, *Int J Syst Evol Microbiol*, 65, 3339–3343 (2015)
- [24] Lydy SL, Eremeeva ME, Asnis D, Paddock CD, Nicholson WL, Silverman DJ, Dasch GA : Isolation and characterization of *Bartonella bacilliformis* from an expatriate Ecuadorian, *J Clin Microbiol*, 46, 627–637 (2008)
- [25] Dehio C, Lanz C, Pohl R, Behrens P, Bermond D, Piemont Y, Pelz K, Sander A : *Bartonella schoenbuchii* sp. nov., isolated from the blood of wild roe deer, *Int J Syst Evol Microbiol*, 51, 1557–1565 (2001)
- [26] Dehio C : *Bartonella*-host-cell interactions and vascular tumour formation, *Nat Rev Microbiol*, 3, 621–631 (2005)
- [27] Tsai YL, Chang CC, Chunang ST, Chomel BB : *Bartonella* species and their ectoparasites: Selective host adaptation or strain selection between the vector and the mammalian host?, 34, 299–314 (2011)
- [28] La Scola B, Zeaiter Z, Khamis A, Raoult D : Gene-sequence-based criteria for species definition in bacteriology: the *Bartonella* paradigm, *Trends Microbiol*, 11, 318–321 (2003)
- [29] Birtles RJ, Harrison TG, Molyneux DH : *Grahamella* in small woodland mammals in the U.K.: isolation, prevalence and host specificity, *Ann Trop Med Parasitol*, 88, 317–327 (1994)
- [30] Daly JS, Worthington MG, Brenner DJ, Moss CW, Hollis DG, Weyant RS, Steigerwalt AG, Weaver RE, Daneshvar MI, O'Connor SP : *Rochalimaea elizabethae* sp. nov. isolated from a patient with endocarditis, *J Clin Microbiol*, 31, 872–881 (1993)
- [31] Inoue K, Maruyama S, Kabeya H, Yamada N, Ohashi N, Sato Y, Yukawa M, Masuzawa T, Kawamori F, Kadosaka T, Takada N, Fujita H, Kawabata H : Prevalence and genetic diversity of *Bartonella* species isolated from wild rodents in Japan, *Appl Environ Microbiol*, 74, 5086–5092 (2008)
- [32] Inoue K, Kabeya H, Shiratori H, Ueda K, Kosoy MY, Chomel BB, Boulouis HJ, Maruyama S : *Bartonella japonica* sp. nov. and *Bartonella silvatica* sp. nov., isolated from *Apodemus* mice, *Int J Syst Evol Microbiol*, 60, 759–763 (2009)
- [33] Kabeya H, Inoue K, Izumi Y, Morita T, Imai S, Maruyama S : *Bartonella* species in wild rodents and fleas from them in Japan, *J Vet Med Sci*, 73, 1561–1567 (2011)
- [34] Bermond D, Boulouis HJ, Heller R, Van Laere G, Monteil H, Chomel BB, Sander A, Dehio C, Piemont Y : *Bartonella bovis* sp. nov. and *Bartonella capreoli* sp. nov., isolated from European ruminants, *Int J Syst Evol Microbiol*, 52, 383–390 (2002)
- [35] Bai Y, Cross PC, Malania L, Kosoy M : Isolation of *Bartonella capreoli* from elk, *Vet Microbiol*, 148, 329–332 (2010)
- [36] Chang CC, Chomel BB, Kasten RW, Heller RM, Ueno H, Yamamoto K, Bleich VC, Pierce BM, Gonzales BJ, Swift PK, Boyce WM, Jang SS, Boulouis HJ, Piemont Y, Rossolini GM, Riccio ML, Cornaglia G, Pagani L, Lagatolla C, Selan L, Fontana R : *Bartonella* spp. isolated from wild and domestic ruminants in North America, *Emerg Infect Dis*, 6, 306–311 (2000)
- [37] Maggi RG, Kosoy M, Mintzer M, Breitschwerdt EB : Isolation of Candidatus *Bartonella melophagi* from human blood, *Emerg Infect Dis*, 15, 66–68 (2009)
- [38] Sato S, Kabeya H, Yamazaki M, Takeno S, Suzuki K, Kobayashi S, Souma K, Masuko T, Chomel BB, Maruyama S : Prevalence and genetic diversity of *Bartonella* species in sika deer (*Cervus nippon*) in Japan, *Comp Immunol Microbiol Infect Dis*, 35, 575–581 (2012)
- [39] Dehio C, Sauder U, Hiestand R : Isolation of *Bartonella schoenbuchensis* from *Lipoptena cervi*, a blood-sucking arthropod causing deer ked dermatitis, *J Clin Microbiol*, 42, 5320–5323 (2004)
- [40] Halos L, Jamal T, Maillard R, Girard B, Guillot J, Chomel B, Vayssier-Taussat M, Boulouis HJ : Role of Hippoboscidae flies as potential vectors of *Bartonella* spp. infecting wild and domestic ruminants, *Appl Environ Microbiol*, 70, 6302–6305 (2004)
- [41] Duodu S, Madslie K, Hjelm E, Molin Y, Paziewska HA, Harris PD, Colquhoun DJ, Ytrehus B : *Bartonella* infection in deer ked (*Lipoptena cervi*) and moose (*Alces alces*) in Norway, *Appl Environ Microbiol*, 79, 322–327 (2012)
- [42] Kordick DL, Hilyard EJ, Hadfield TL, Wilson KH, Steigerwalt AG, Brenner DJ, Breitschwerdt EB : *Bartonella clarridgeiae*, a newly recognized zoonotic pathogen causing inoculation papules, fever, and lymphadenopathy (cat scratch disease), *J Clin Microbiol*, 35, 1813–1818 (1997)
- [43] Avidor B, Graidy M, Efrat G, Leibowitz C, Shapira G, Schattner A, Zimhony O, Giladi M : *Bartonella koehlerae*, a new cat-associated agent of culture-negative human endocarditis, *J Clin Microbiol*, 42, 3462–3468 (2004)
- [44] Kordick DL, Swaminathan B, Greene CE, Wilson KH, Whitney AM, O'Connor S, Hollis DG, Matar GM, Steigerwalt AG, Malcolm GB, Hayes PS, Hadfield TL, Breitschwerdt EB, Brenner DJ : *Bartonella vinsonii* subsp. *berkhoffii* subsp. nov., isolated from dogs; *Bartonella vinsonii* subsp. *vinsonii*; and emended description of *Bartonella vinsonii*, *Int J Syst Bacteriol*, 46, 704–709 (1996)
- [45] Chang CC, Kasten RW, Chomel BB, Simpson DC, Hew CM, Kordick DL, Heller R, Piemont Y, Breitschwerdt EB : Coyotes (*Canis latrans*) as the reservoir for a human pathogenic *Bartonella* sp.: molecular epidemiology of *Bartonella vinsonii* subsp. *berkhoffii* infection in coyotes from central coastal California, *J Clin Microbiol*, 38, 4193–4200 (2000)
- [46] Henn JB, Chomel BB, Boulouis HJ, Kasten RW, Murray WJ, Bar-Gal GK, King R, Courreau JF, Baneth G : *Bartonella rochalimae* in raccoons, coyotes, and red foxes, *Emerg Infect Dis*, 15, 1984–1987 (2009)
- [47] Henn JB, Gabriel MW, Kasten RW, Brown RN,

- Koehler JE, MacDonald KA, Kittleson MD, Thomas WP, Chomel BB : Infective endocarditis in a dog and the phylogenetic relationship of the associated "*Bartonella rochalimae*" strain with isolates from dogs, gray foxes, and a human, *J Clin Microbiol*, 47, 787-790 (2009)
- [48] Sato S, Kabeya H, Miura T, Suzuki K, Bai Y, Kosoy M, Sentsui H, Kariwa H, Maruyama S : Isolation and phylogenetic analysis of *Bartonella* species from wild carnivores of the suborder Caniformia in Japan, *Vet Microbiol*, 161, 130-136 (2012)
- [49] Sato S, Kabeya H, Shigematsu Y, Sentsui H, Une Y, Minami M, Murata K, Ogura G, Maruyama S : Small Indian mongooses and masked palm civets serve as new reservoirs of *Bartonella henselae* and potential sources of infection for humans, *Clin Microbiol Infect*, 19, 1181-1187 (2013)
- [50] 石橋 治, 新妻 淳, 須藤健二, 小倉 剛, 砂川勝徳, 仲田 正 : 沖縄島のジャワマンゲース (*Herpestes javanicus*) におけるノミの寄生状況, *日本野生動物医学学会誌*, 14, 67-72 (2009)
- [51] 石橋 治, 新妻 淳, 三浦彰子, 飯塚信二, 藤田博己, 小倉 剛, 坂下光洋, 我如古創, 砂川勝徳, 仲田 正 : 沖縄島のジャワマンゲースにおけるマダニ類の寄生状況, *日本野生動物医学学会誌*, 14, 51-57 (2009)
- [52] 宮崎聖也, 石井隆之, 的場 俊, 阿波谷敏英, 戸田巖雄 : ハクビシンによる猫ひっかき病の経験, *月刊地域医学*, 15, 564-566 (2001)
- [53] O'Rourke LG, Pitulle C, Hegarty BC, Kraycirik S, Killary KA, Grosenstein P, Brown JW, Breitschwerdt EB : *Bartonella quintana* in cynomolgus monkey (*Macaca fascicularis*), *Emerg Infect Dis*, 11, 1931-1934 (2005)
- [54] Li H, Bai JY, Wang LY, Zeng L, Shi YS, Qiu ZL, Ye HH, Zhang XF, Lu QB, Kosoy M, Liu W, Cao WC : Genetic diversity of *Bartonella quintana* in macaques suggests zoonotic origin of trench fever, *Mol Ecol*, 22, 2118-2127 (2013)
- [55] Li H, Tong Y, Huang Y, Bai J, Yang H, Liu W, Cao W : Complete genome sequence of *Bartonella quintana*, a bacterium isolated from rhesus macaques, *J Bacteriol*, 194, 6347 (2012)
- [56] Sato S, Kabeya H, Yoshino A, Sekine W, Suzuki K, Tamate HB, Yamazaki S, Chomel BB, Maruyama S : Japanese macaques (*Macaca fuscata*) as natural reservoir of *Bartonella quintana*, *Emerg Infect Dis*, 21, 2168-2170 (2015)
- [57] Arvand M, Raoult D, Feil EJ : Multi-locus sequence typing of a geographically and temporally diverse sample of the highly clonal human pathogen *Bartonella quintana*, *PLoS One*, 5, e9765 (2010)
- [58] 里吉亜也子, 蒲谷 肇, 荻原 光, 谷山弘行, 吉澤和徳, 辻 正義, 荻原克郎, 村松康和, 浅川満彦 : 房総半島に生息するニホンザル (*Macaca fuscata*) の寄生虫症および感染症に関する予備調査, *Jpn J Zoo Wildl Med*, 9, 79-83 (2004)
-