

—人と動物の共通感染症の最新情報 (XVI)—

カンピロバクター感染症

中馬猛久[†] (鹿児島大学共同獣医学部教授)

1 はじめに

カンピロバクターという語からイメージされるものは、多くの人たちにとって食中毒であろう。1980年代に食中毒の原因病原体として食中毒統計に取り上げられて以降、細菌学的そして疫学的研究の進展とともにカンピロバクター食中毒の社会的認識が高まってきた。それに伴い、食中毒年間発生件数と発症人数の報告が増加し続け、現在では細菌性食中毒の範疇に限れば他の細菌を原因とする事例を大きく引き離し最も多発する食中毒となっている。逆の見方をすれば、カンピロバクター食中毒は未だに制御するに至っていないということが出来る。

カンピロバクター食中毒の原因となる菌種は、主に *Campylobacter jejuni* で、時に *C. coli* もあることはよく知られるようになり、多くの公衆衛生・食品衛生・食肉衛生関係者などによって研究され両菌種に関する総説は英文・和文ともによくみかける。一般市民を対象とした雑誌やパンフレットなどを用いた啓蒙活動によってカンピロバクターという語は社会的にも徐々に認知されるようになってきたようである。

しかしながら、対象を食中毒から人獣共通感染症という括りに広げると、その病原菌として *C. jejuni*, *C. coli* 以外のカンピロバクター属菌があり、それらの情報量は決して十分とは言えない。分離培養技術の進展ととともに多くのカンピロバクター属菌が動物や人の症例から報告されている一方で、遺伝子レベルでの同定やゲノム解析の発達により、これまでカンピロバクター属とされていた菌が別の属へ分類されるようになった例もある。

本稿では、歴史を振り返りながら現時点におけるカンピロバクター属菌の人獣共通感染症原因菌としての位置付けを試みたいと思う。

2 菌の分類

カンピロバクター属菌は2004年時点で、17菌種6亜種3生物型から構成されていた [1]。2014年時点にな

ると、カンピロバクター属は26種、9亜種と報告されている [2]。本稿執筆時は31菌種で、そのうちの6菌種が13亜種に分かれている状況であるが、近年、新菌種が続々と報告されている。

カンピロバクター属という分類名は *Vibrio fetus* を *Campylobacter fetus* に改名した1973年に設立され [3]、カンピロバクター科、カンピロバクター目、クラスイブシロプロテオバクテリア、及びプロテオバクテリア門に属する。カンピロバクター科は、カンピロバクター属、ヘリコバクター属、ウォリネラ属の分類改定が行われた1991年に新しく設立されており、同時にアルコバクター属も新設されている [4]。

3 人と動物からの分離状況

(1) *Campylobacter fetus*ア *C. fetus* subse. *fetus*

1906年イギリスの獣医師 John Mcfadyean と Stewart Stockman が牛と羊の流行流産の調査時に、羊の子宮粘液中に現在の *C. fetus* subsp. *fetus* に当たる菌を検出したとする報告書が存在する。この報告書はイギリス国立公文書館 (ロンドン旧女王陛下記録資料保管所 HMSO : Her Majesty's Stationary Office) にあり、2006年に Skirrow [5] が、この報告書を引用して *Campylobacter* 属菌に相当する菌の初めての分離について詳細を記述している。1919年にアメリカの Smith ら [6] が牛流産胎仔から *Vibrio* 属菌に似たらせん状の菌を分離して *Vibrio fetus* と命名した。また、1927年に同様な菌を *Spirillum fetus* と名付けている。1947年、*V. fetus* が人の敗血症性流産の原因であると報告され人獣共通感染症であることが明らかとなった。その後、人の症例報告が多数続き、*V. fetus* は主に衰弱した宿主で発生する日和見な病原体であると考えられてきた [7, 8]。1973年になって Veron ら [3] が *Campylobacter* 属を新設し、*Campylobacter fetus* との名称に変更された。病原菌として古い歴

[†] 連絡責任者：中馬猛久 (鹿児島大学共同獣医学部)

〒 890-0065 鹿児島市郡元 1-21-24

☎・FAX 099-285-8734 E-mail: chuma@vet.kagoshima-u.ac.jp

史があるものの *C. fetus* の人への感染源及び感染経路は明らかになっていない。動物では牛、羊、山羊の糞便から分離されるが、家禽や豚は保菌動物とみなされていない [8]。

イ *C. fetus* subsp. *venerealis*

1959年フランスの Florent により *Vibrio fetus* subsp. *venerealis* として本菌が報告されたのち、1973年に *C. fetus* subsp. *venerealis* と属名が変更された [3]。本菌は *C. fetus* subsp. *fetus* と同様に牛の糞便及び腸管内から検出されるが、特に牛の生殖器に高度に適応しており散発的な流産に関連している [9]。 *C. fetus* subsp. *fetus* ほど人の症例は多くない。

ウ *C. fetus* subsp. *testudinum*

2014年にウミガメ、トカゲ、さまざまな爬虫類から分離された *C. fetus* を解析した結果、異なる分類学的グループの菌株が現れ、亜種として *C. fetus* subsp. *testudinum* と名付けられた。人の菌血症から分離された株の中にもこのグループに入るものが認められている [10]。

(2) *C. sputorum* subsp. *sputorum* と *C. sputorum* subsp. *bubulus*

1914年 Tunicliff [11] が人気管支炎の症例かららせん状の菌を分離したのが最初とされ、1940年に Prevot がこれを嫌気性のビブリオとして報告し、*Vibrio sputorum* と命名している [12]。1953年、Florent が *Vibrio bubulus* を分離し、1965年、Loesche ら [13] は、人の口腔から分離されたらせん菌を subsp. *sputorum* と subsp. *bubulus* に分けた。1973年、*Campylobacter* 属新設に伴い、それぞれ *C. sputorum* subsp. *sputorum*、*C. sputorum* subsp. *bubulus* と改称された [3]。

C. sputorum subsp. *sputorum* は人の口腔内の共生細菌と考えられており健康な人の糞便からも分離されることがある。人の下痢症や膿瘍から分離されることがあるが病原的意義は不明である。牛、豚、羊などからも検出されることがあり歴史的には古い菌であるが詳細はわかっていない。*C. sputorum* subsp. *bubulus* は牛の生殖器から分離されることがあるが、人への病原性はないものと考えられている。なお、1981年 Lawson らは新しい亜種として *C. sputorum* subsp. *mucosalis* を提唱したが、この亜種は1985年に *C. mucosalis* と改称され新しい種として独立した [14]。

(3) *C. jejuni*

ア *C. jejuni* subsp. *jejuni*

1931年 Jones ら [15] が下痢を呈する仔牛の糞便かららせん状の菌を分離し、*Vibrio jejuni* と命

名した。1973年に前述のとおり新しい属が設けられ *Campylobacter jejuni* となる [3]。この時期に前後して人の糞便からの菌分離報告が出始め、1977年の Skirrow [16] による選択培地の報告後、多くの研究室で菌分離が可能となり人の病原体として認識されるようになった。牛の腸管のみならず肝臓に生息していることがある。鶏の腸管内にも高頻度で生息していることが知られており解体過程で鶏肉を汚染することから食品衛生上大きな問題となっている。

イ *C. jejuni* subsp. *doylei*

1988年 Steele ら [17] によって報告されたもので、胃腸炎を呈する人から分離されている。現時点では動物からは分離されていない。

(4) *C. coli*

1948年 Doyle [18] が豚赤痢の研究中に分離したらせん状の菌を *Vibrio coli* と命名した。1973年新属新設時に *Campylobacter coli* となった [3]。主に豚の腸管内に生息する菌であるが、家禽からも分離される。また、牛、羊、山羊、犬などからも分離されることがある。

人で食中毒を引き起こすことがあるが、*C. jejuni* を原因とする食中毒事例数と比較すると本菌種での事例数は少ない。なお、1995年に豚の増殖性腸炎から分離され新種として報告された *C. hyoilei* [19] は1997年に Vandamme ら [20] によって *C. coli* と同一菌種であると認定されている。

(5) *C. mucosalis*

本菌は、1975年 Lawson ら [21] によって豚からの分離が報告された時点では *C. sputorum* subsp. *mucosalis* という名称の亜種とされていたが、1985年 Roop ら [14] によって種に格上げされた。本菌は健康な豚からは分離されないが、壊死性腸炎、局所性回腸炎、及び増殖性出血性中毒症などの豚腸粘膜病変部から多数分離されることが知られている [22]。同定技術が確立していない時代において人の症例も散見されるが信頼性が低かったのかもしれない [23]。近年は人からの分離例は報告されていない。

(6) *C. ureolyticus*

1978年 Jackson ら [24] により当初は *Bacteroides ureolyticus* として報告された。表層壊死または壊性病変から *B. ureolyticus* が分離されているが、本菌が感染部位から純培養状に分離されることはなく、他の菌が病因に関与している可能性があることが示唆されている [25]。また、人の生殖器から頻繁に分離され健康な正常菌叢の一部であると考えられていた [26]。2010年に

なってようやく再分類され、*Campylobacter ureolyticus* と名称変更された [27]. 人の下痢便から頻繁に分離検出されるにもかかわらず健康者からも同様に分離されることから、*C. ureolyticus* と下痢性疾患との関連は確立するに至っていない [28]. 動物では、健康馬の子宮内膜から *B. ureolyticus* としての分離報告がある [29].

(7) *C. gracilis*

1981年に Tanner ら [30] によって歯肉炎及び歯周炎の患者から分離され、当初は *Bacteroides gracilis* と命名されている。しかしながら、健康な部位でも同様のレベルの *C. gracilis* が検出され疾患とは無関係であることも示唆されている [31]. *B. gracilis* から *C. gracilis* へ分類が変更されたのは 1995 年のことである [32].

(8) *C. concisus*

1981年 Tanner ら [30] が人の歯周病から *Bacteroides gracilis*, *Wolinella recta* とともに分離した。人の歯肉炎、歯周炎との関連性は明らかになっていないが [33], バレット食道及び食道腺癌の発生には寄与することが示唆されている [34]. 近年では、人の炎症性腸疾患 (IBD) との関連性も示唆されている [33]. 動物では、犬や猫の口腔に存在することが知られているが、動物での疾病との関連は確認されていない。

(9) *C. rectus*

1981年 Tanner ら [30] が歯周病患者から分離した。当初の名称は *Wolinella recta* であったが、1991年の再分類時に *Campylobacter rectus* と名称変更された [35]. それ以来、歯周溝、舌、頬粘膜、唾液を含む口腔のさまざまな場所から分離され [36, 37], 本菌と歯周病との関連も多く報告されている [31, 38, 39]. 本菌が歯肉組織における炎症の刺激剤として機能することが示唆されている [40]. 動物では犬から分離されているが疾病との関連性は確認されていない。

(10) *C. lari* subsp. *lari* と *C. lari* subsp. *concheus*

1983年 Benjamin ら [41] が 42°C で発育するナリジクス酸耐性らせん状菌を人の糞便から分離報告した。当初の名称は *C. laridis* であったが、1990年に von Graevenitz [42] により *C. lari* と改められている。カモメから分離されることがよく知られており、野鳥や家禽からも分離されることがある。ごくまれに人の下痢症患者より分離されることがある。2009年には Debruyne ら [43] が人と貝類から分離された *C. lari* 様の菌の再分類を行い、*C. lari* subsp. *lari* と *C. lari* subsp. *concheus* の2つの亜種にわけた。

(11) *C. upsaliensis*

1983年に Sandstedt ら [44] がスウェーデンのウプサラにある動物病院に通院する犬の糞便からカタラーゼ陰性のカンピロバクターを分離報告した。1985年、Steele ら [45] は、人の糞便から分離される同様な菌を報告した。正式に菌種名として *Campylobacter upsaliensis* が認められたのは 1991 年である [46]. 本菌が人の細菌性腸内病原体として関係しているという報告は多数ある。慢性下痢症の犬から *C. upsaliensis* が分離された報告 [47] があるが、動物では多くの場合症状はみられないと考えられている。

(12) *C. curvus*

1984年に Tanner ら [48] が嫌気性の短らせん菌を人から分離し、当初 *Wolinella curva* と命名した。1991年 Vandamme ら [35] による分類改定の際に *C. curvus* と改称されている。人の症例はきわめてまれで小児患者の下痢便からの *C. curvus* 分離率は 0.05% (2/4122) と報告されている [49]. 犬からも分離されているが病原性は明らかでない。

(13) *C. hyointestinalis* subsp. *hypointestinalis* と *C. hyointestinalis* subsp. *lawsonii*

1985年 Gebhart ら [50] が、豚の増殖性腸炎、牛糞便、ハムスター腸管内かららせん菌を分離し、*C. hyointestinalis* と命名した。人の下痢症からも分離されることがある。1995年に On ら [51] が DNA の相同性による解析を行い、豚の胃から分離される菌を *C. hyointestinalis* subsp. *laosonii* と命名し独立させて亜種とした。本亜種の人と動物に対する病原性は確認されていない。

(14) *C. helveticus*

1992年、Stanley ら [52] が犬と猫の糞便から *C. helveticus* を分離した。動物における臨床的重要性については結論がでていない。人に病原性があると考えられている *C. upsaliensis* と遺伝学的に近縁であることがわかっているが、本菌種の人への感染症例報告は今のところない [53].

(15) *C. showae*

1993年に Etoh ら [54] により健康な人の歯垢から分離された。疾病との関連性は見つかっていない [55].

(16) *C. hominis*

1998年 Lawson ら [56] により健康な人の糞便から分離された。疾病との関連性は見つかっていない [55].

(17) *C. lanienae*

2000年 Logan ら [57] によって、スイスの食肉処理場労働者における衛生調査中に健康な人の糞便から分離された。遺伝子レベルでの解析により *C. hyointestinalis* subsp. *hyointestinalis*, *C. fetus* 及び *C. mucosalis* と近縁であることがわかっている。人においては腸炎から本菌が分離された報告がある [58]。動物からは、多くの国で豚やイノシシから分離されておりわが国でも分離例がある [59, 60]。

(18) *C. insulaenigrae*

2004年 Foster ら [61] によってアザラシの直腸スワブとネズミイルカの屍体小腸から分離された。特徴的な性状として42℃での非発育が挙げられる。2007年に、発熱、下痢、敗血症を呈した人症例から本菌が分離された報告例がある [62]。

(19) *C. canadensis*

2007年に捕獲されたアメリカシロヅル (*Grus americana*) のクロアカスワブから Inglis ら [63] によって分離された。人及び動物への病原性はまったくわかっていない。

(20) *C. avium*

2009年 Rossi ら [64] により分離報告された。馬尿酸加水分解陽性カンピロバクターとしてプロイラーと七面鳥の盲腸内容物から分離されている。まだ人からは分離されておらず、動物に対する病原性も確認されていない。

(21) *C. cuniculorum*

2009年 Zanoni ら [65] によってアナウサギ (*Oryctolagus cuniculus*) の盲腸内容物から分離された。16S rRNA 遺伝子の比較解析により *C. helveticus* と近縁であることが明らかになっている。人及び動物への病原性はまったくわかっていない。

(22) *C. peloridis*

2009年 Debruyne ら [66] によって人の糞便と貝類から分離された。菌はセファロチン (32mg/l) を含む培地では発育しない。人及び動物での病原性は明らかでない。

(23) *C. subantarcticus*

1996年に亜南極地域南ジョージア諸島バード島の野鳥とペンギンの糞便スワブかららせん状微好気性菌株が得られ、当初 *C. lari* かと思われたが蛋白及び増幅断片長多型 (AFLP) 分析によって2010年に新種と認識さ

れた [67]。分離された野鳥として、灰色頭アホウドリ (*Diomedea chrysostoma*) から、クロマグロアホウドリ (*Diomedea melanophris*)、ジェンツーペンギン (*Pygoscelis papua*) が挙げられている。

(24) *C. volucris*

2010年スウェーデンのユリカモメ (*Larus ridibundus*) における調査中にカンピロバクターが分離され当初 *C. lari* として同定された。AFLP, SDS-PAGE 分 16S rRNA 及び hsp60 遺伝子配列分析, DNA-DNA ハイブリダイゼーションによって新種と確認された [68]。韓国で真性赤血球増加症とアルコール性肝硬変を伴う免疫不全患者において *C. volucris* 菌血症の症例が報告されている [69]。

(25) *C. corcagiensis*

2014年捕獲されたシシオザル (*Macaca silenus*) の糞便から Koziel ら [70] によって分離された。当初、ウレアーゼ試験陽性であったことなどから *C. ureolyticus* と考えられたが、16S rRNA 及び hsp60 遺伝子配列とマトリックス支援レーザー脱離/イオン化飛行時間 (MALDI-TOF) プロファイルに基づき新種と提案された。人及び動物への病原性はまったくわかっていない。

(26) *C. iguaniorum*

2015年 Gilbert ら [71] が爬虫類のサンプリング中にトカゲとカメ (chelonian) から分離した。16S rRNA 配列分析により、これらの株は *C. fetus* 及び *C. hyointestinalis* と近縁であることが明らかになっている。現時点では爬虫類のみが宿主である。

(27) *C. geochelonis*

2016年、爬虫類におけるカンピロバクター属菌の存在をスクリーニング中に Piccirillo ら [72] によって、西部ヘルマンリクガメ (*Testudo hermanni*) から分離された。特徴的な性状として馬尿酸加水分解陽性、25℃での発育、42℃での非発育などが挙げられる。人及び動物への病原性はまったくわかっていない。

(28) *C. hepaticus*

2016年オーストラリアにおいて点状壊死を呈したレイヤー鶏肝臓から Van ら [73] によって分離された。生化学的性状は *C. jejuni* とほぼ同じであるが、hsp60 遺伝子の相同性が大きく異なる。その後2018年にもアメリカの Gregory ら [74] も同じくレイヤー鶏の点状壊死肝 (Spotty liver disease) から本菌を分離しており、病原性が強く示唆されている。人から分離報告例は

- ease, *Brit Med J*, 2, 9-11 (1977)
- [17] Steele TW, Owen RJ : *Campylobacter jejuni* subsp. *doylei* subsp. nov., a Subspecies of Nitrate-Negative *Campylobacters* Isolated from Human Clinical Specimens, *Int J Syst Bacteriol*, 38, 316-318 (1988)
- [18] Doyle LP : The etiology of swine dysentery, *Am J Vet Res*, 9, 50-51 (1948)
- [19] Alderton MR, Korolik V, Coloe PJ, Dewhirst FE, Paster BJ : *Campylobacter hyoilei* sp. nov., associated with porcine proliferative enteritis, *Int J Syst Bacteriol*, 45, 61-66 (1995)
- [20] Vandamme P, Van Doorn LJ, al Rashid ST, Quint WG, van der Plas J, Chan VL, On SL : *Campylobacter hyoilei* Alderton et al. 1995 and *Campylobacter coli* Véron and Chatelain 1973 are subjective synonyms, *Int J Syst Bacteriol*, 47, 1055-1060 (1997)
- [21] Lawson GHK, Rowland AC, Roberts L : Isolation of *Campylobacter spurorum* subsp. *mucosalis* from the cavity of pigs, *Vet Rec*, 97, 308 (1975)
- [22] Lawson GHK, Rowland AC : Intestinal adenomatosis in the pig: a bacteriological study, *Res Vet Sci*, 17, 331-336 (1974)
- [23] Lastovica A, Le Roux E, Warren R, Klump H : Clinical isolates of *Campylobacter mucosalis*, *J Clin Microbiol*, 31, 2835-2836 (1993)
- [24] Jackson FL, Goodman YE : *Bacteroides ureolyticus*, a New Species to Accommodate Strains Previously Identified as "*Bacteroides corrodens*, Anaerobic", *Int J Syst Bacteriol*, 28, 197-200 (1978)
- [25] Duerden B, Bennet KW, Faulkner J : Isolation of *Bacteroides ureolyticus* (*B corrodens*) from clinical infections, *J Clin Pathol*, 35, 309-312 (1982)
- [26] Bennett KW, Eley A, Woolley PD, Duerden BI : Isolation of *Bacteroides ureolyticus* from the genital tract of men with and without non-gonococcal urethritis, *Eur J Clin Microbiol*, 9, 825-826 (1990)
- [27] Vandamme P, Debruyne L, De Brandt E, Falsen E : Reclassification of *Bacteroides ureolyticus* as *Campylobacter ureolyticus* comb. nov., and emended description of the genus *Campylobacter*, *Int J Syst Evol Micr*, 60, 2016-2022 (2010)
- [28] Collado L, Gutiérrez M, González M, Fernández H : Assessment of the prevalence and diversity of emergent campylobacteria in human stool samples using a combination of traditional and molecular methods, *Diagn Micr Infec Dis*, 75, 434-436 (2013)
- [29] Hariharan H, Richardson G, Horney B, Heaney S, Bryenton J, Moore I : Isolation of *Bacteroides ureolyticus* from the equine endometrium, *J Vet Diagn Invest*, 6, 127-130 (1994)
- [30] Tanner ACR, Badger S, Lai C-H, Listgarten MA, Visconti RA, Socransky SS : *Wolinella* gen. nov., *Wolinella succinogenes* (*Vibrio succinogenes* Wolin et al.) comb. nov., and Description of *Bacteroides gracilis* sp. nov., *Wolinella recta* sp. nov., *Campylobacter concisus* sp. nov., and *Eikenella corrodens* from Humans with Periodontal Disease, *Int J Syst Bacteriol*, 31, 432-445 (1981)
- [31] Macuch PJ, Tanner ACR : *Campylobacter* species in health, gingivitis, and periodontitis, *J Dent Res*, 79, 785-792 (2000)
- [32] Vandamme P, Daneshvar MI, Dewhirst FE, Paster BJ, Kersters K, Goossens H, Moss CW : Chemotaxonomic analyses of *Bacteroides gracilis* and *Bacteroides ureolyticus* and reclassification of *B. gracilis* as *Campylobacter gracilis* comb. nov, *Int J Syst Bacteriol*, 45, 145-152 (1995)
- [33] Liu F, Ma R, Wang Y, Zhang L : The Clinical Importance of *Campylobacter concisus* and Other Human Hosted *Campylobacter* Species, *Front Cell Infect Mi*, 8, 243 (2018)
- [34] Di Pilato V, Freschi G, Ringressi MN, Pallecchi L, Rossolini GM, Bechi P : The esophageal microbiota in health and disease, *Ann NY Acad Sci*, 1381, 21-33 (2016)
- [35] Vandamme P, Falsen E, Rossau R, Hoste B, Segers P, Tytgat R, De Ley J : Revision of *Campylobacter*, *Helicobacter*, and *Wolinella* taxonomy: emendation of generic descriptions and proposal of *Arcobacter* gen. nov., *Int, J Syst Bacteriol*, 41, 88-103 (1991)
- [36] Könönen E, Paju S, Pussinen PJ, Hyvönen M, Di Tella P, Suominen-Taipale L, Knuutila M : Population-based study of salivary carriage of periodontal pathogens in adults, *J Clin Microbiol*, 45, 2446-2451 (2007)
- [37] Cortelli JR, Aquino DR, Cortelli SC, Fernandes CB, de Carvalho-Filho J, Franco GC, Costa FO, Kawai T : Etiological analysis of initial colonization of periodontal pathogens in oral cavity, *J Clin Microbiol*, 46, 1322-1329 (2008)
- [38] Dibart S, Skobe Z, Snapp KR, Socransky SS, Smith CM, Kent R : Identification of bacterial species on or in crevicular epithelial cells from healthy and periodontally diseased patients using DNA-DNA hybridization, *Oral Microbiol Immun*, 13, 30-35 (1998)
- [39] von Troil-Lindén B, Torkko H, Alaluusua S, Jousimies-Somer H, Asikainen S : Salivary levels of suspected periodontal pathogens in relation to periodontal status and treatment, *J Dent Res*, 74, 1789-1795 (1995)
- [40] Dongari-Bagtzoglou AI, Ebersole JL : Production of inflammatory mediators and cytokines by human gingival fibroblasts following bacterial challenge, *J Periodontal Res*, 31, 90-98 (1996)
- [41] Benjamin J, Leaper S, Owen RJ, Skirrow MB : Description of *Campylobacter laridis*, a new species comprising the nalidixic acid resistant thermophilic *Campylobacter* (NARTC) group, *Curr Microbiol*, 8, 231-238 (1983)
- [42] von Graevenitz A : Revised nomenclature of *Campylobacter laridis*, *Enterobacter intermedium*, and "*Flavobacterium branchiophila*", *Int J Syst Bacteriol*, 40, 211 (1990)
- [43] Debruyne L, On SL, De Brandt E, Vandamme P : Novel *Campylobacter lari*-like bacteria from humans and molluscs: description of *Campylobacter peloridis* sp. nov., *Campylobacter lari* subsp. *concheus* subsp. nov. and *Campylobacter lari* subsp. *lari* subsp. nov,

- Int J Syst Evol Micr, 59, 1126–1132 (2009)
- [44] Sandstedt K, Ursing J, Walder M : Thermotolerant campylobacter with no or weak catalase activity isolated from dogs, *Curr Microbiol*, 8, 209–213 (1983)
- [45] Steele TW, Lanser JA, Sangster N : Nitrate-negative *Campylobacter*-like organism, *Lancet*, 1, 394 (1985)
- [46] Anonymous : Validation of the publication of new names and new combinations previously effectively published outside the IJSB, *Int J Syst Bacteriol*, 41, 331 (1991)
- [47] Davies AP, Gebhart CJ, Meri SA : *Campylobacter*-associated chronic diarrhoea in a dog, *J Am Vet Med Assoc*, 184, 469–471 (1984)
- [48] Tanner, ACR, Listgarten MA, Ebersole JL : *Wolinella curva* sp. nov.: “*Vibrio succinogenes*” of human origin, *Int J Syst Bacteriol*, 34, 275–282 (1984)
- [49] Lastovica AJ, le Roux E : Efficient isolation of campylobacteria from stools, *J Clin Microbiol*, 38, 2798–2799 (2000)
- [50] Gebhart CJ, Edmonds P, Ward GE, Kurtz HJ, Brenner DJ : “*Campylobacter hyointestinalis*” sp. nov.: a new species of *Campylobacter* found in the intestines of pigs and other animals, *J Clin Microbiol*, 21, 715–720 (1985)
- [51] On SL, Bloch B, Holmes B, Hoste B, Vandamme P : *Campylobacter hyointestinalis* subsp. *lawsonii* subsp. nov., isolated from the porcine stomach, and an emended description of *Campylobacter hyointestinalis*, *Int J Syst Bacteriol*, 45, 767–774 (1995)
- [52] Stanley J, Burnens AP, Linton D, On SL, Costas M, Owen RJ : *Campylobacter helveticus* sp. nov., a new thermophilic species from domestic animals: characterization, and cloning of a species-specific DNA probe, *J Gen Microbiol*, 138, 2293–2303 (1992)
- [53] Miller WG, Yee E, Bono JL : Complete Genome Sequence of the *Campylobacter helveticus* Type Strain ATCC 51209, *Genome Announcements*, 5, e00398-17 (2017), (online), (<http://mra.asm.org/content/5/21/e00398-17>), (accessed 2019-10-28)
- [54] Etoh Y, Dewhirst FE, Paster BJ, Yamamoto A, Goto N : *Campylobacter showae* sp. nov., isolated from the human oral cavity, *Int J Syst Bacteriol*, 43, 631–639 (1993)
- [55] Man SM, Kaakoush NO, Leach ST, Nahidi L, Lu HK, Norman J, Day AS, Zhang L, Mitchell HM : Host attachment, invasion, and stimulation of proinflammatory cytokines by *Campylobacter concisus* and other non-*Campylobacter jejuni* *Campylobacter* species, *J Infect Dis*, 202, 1855–1865 (2010)
- [56] Lawson AJ, Linton D, Stanley J : 16S rRNA gene sequences of ‘Candidatus *Campylobacter hominis*’, a novel uncultivated species, are found in the gastrointestinal tract of healthy humans, *Microbiology*, 144, 2063–2071 (1998)
- [57] Logan JM, Burnens A, Linton D, Lawson AJ, Stanley J : *Campylobacter lanienae* sp. nov., a new species isolated from workers in an abattoir, *Int J Syst Evol Micr*, 50, 865–872 (2000)
- [58] Lévesque S, Lemay F, Bekal S, Frost EH, Michaud S : First reported case of *Campylobacter lanienae* enteritis in a human, *Jmm Case Reports*, 3, e005045 (2016), (online), (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5330232>), (accessed 2019-10-28)
- [59] Sasaki Y, Fujisawa T, Ogikubo K, Ohzono T, Ishihara K, Takahashi T : Characterization of *Campylobacter lanienae* from pig feces, *J Vet Med Sci*, 65, 129–131 (2003)
- [60] Sasaki Y, Goshima T, Mori T, Murakami M, Haruna M, Ito K, Yamada Y : Prevalence and antimicrobial susceptibility of foodborne bacteria in wild boars (*Sus scrofa*) and wild deer (*Cervus nippon*) in Japan, *Foodborne Pathog Dis*, 10, 985–991 (2013)
- [61] Foster G, Holmes B, Steigerwalt AG, Lawson PA, Thorne P, Byrer DE, Ross HM, Xerry J, Thompson PM, Collins MD : *Campylobacter insulaenigrae* sp. nov., isolated from marine mammals, *Int J Syst Evol Micr*, 54, 2369–2373 (2004)
- [62] Chua K, Gürtler V, Montgomery J, Fraenkel M, Mayall BC, Grayson ML : *Campylobacter insulaenigrae* causing septicaemia and enteritis, *J Med Microbiol*, 56, 1565–1567 (2007)
- [63] Inglis GD, Hoar BM, Whiteside DP, Morck DW : *Campylobacter canadensis* sp. nov., from captive whooping cranes in Canada, *Int J Syst Evol Micr*, 57, 2636–2644 (2007)
- [64] Rossi M, Debruyne L, Zanoni RG, Manfreda G, Revez J, Vandamme P : *Campylobacter avium* sp. nov., a hippurate-positive species isolated from poultry, *Int J Syst Evol Micr*, 59, 2364–2369 (2009)
- [65] Zanoni RG, Debruyne L, Rossi M, Revez J, Vandamme P : *Campylobacter cuniculorum* sp. nov., from rabbits, *Int J Syst Evol Micr*, 59, 1666–1671 (2009)
- [66] Debruyne L, On SL, De Brandt E, Vandamme P : Novel *Campylobacter lari*-like bacteria from humans and molluscs: description of *Campylobacter peloridis* sp. nov., *Campylobacter lari* subsp. *concheus* subsp. nov. and *Campylobacter lari* subsp. *lari* subsp. nov., *Int J Syst Evol Micr*, 59, 1126–1132 (2009)
- [67] Debruyne L, Broman T, Bergström S, Olsen B, On SL, Vandamme P : *Campylobacter subantarcticus* sp. nov., isolated from birds in the sub-Antarctic region, *Int J Syst Evol Micr*, 60, 815–819 (2010)
- [68] Debruyne L, Broman T, Bergström S, Olsen B, On SL, Vandamme P : *Campylobacter volucris* sp. nov., isolated from black-headed gulls (*Larus ridibundus*), *Int J Syst Evol Micr*, 60, 1870–1875 (2010)
- [69] Kweon OJ, Lim YK, Yoo B, Kim HR, Kim TH, Lee MK : First Case Report of *Campylobacter volucris* Bacteremia in an Immunocompromised Patient, *J Clin Microbiol*, 53, 1976–1978 (2015)
- [70] Koziel M, O’Doherty P, Vandamme P, Corcoran GD, Sleator RD, Lucey B : *Campylobacter corcagiensis* sp. nov., isolated from faeces of captive lion-tailed macaques (*Macaca silenus*), *Int J Syst Evol Micr*, 64, 2878–2883 (2014)
- [71] Gilbert MJ, Kik M, Miller WG, Duim B, Wagenaar JA :

- Campylobacter iguaniorum* sp. nov., isolated from reptiles, Int J Syst Evol Micr, 65, 975–982 (2015)
- [72] Piccirillo A, Niero G, Calleros L, Pérez R, Naya H, Iraola G : *Campylobacter geochelonis* sp. nov. isolated from the western Hermann's tortoise (*Testudo hermanni hermanni*), Int J Syst Evol Micr, 66, 3468–3476 (2016)
- [73] Van TT, Elshagmani E, Gor MC, Scott PC, Moore RJ : *Campylobacter hepaticus* sp. nov., isolated from chickens with spotty liver disease, Int J Syst Evol Micr, 66, 4518–4524 (2016)
- [74] Gregory M, Klein B, Sahin O, Girgis G : Isolation and Characterization of *Campylobacter hepaticus* from layer chickens with spotty liver disease in the United States, Avian Dis, 62, 79–85 (2018)
- [75] Cáceres A, Muñoz I, Iraola G, Díaz-Viraqué F, Collado L : *Campylobacter ornithocola* sp. nov., a novel member of the *Campylobacter lari* group isolated from wild bird faecal samples, Int J Syst Evol Micr, 67, 1643–1649 (2017)
- [76] Gilbert MJ, Miller WG, Leger JS, Chapman MH, Timmerman AJ, Duim B, Foster G, Wagenaar JA : *Campylobacter pinnipediorum* sp. nov., isolated from pinnipeds, comprising *Campylobacter pinnipediorum* subsp. *pinnipediorum* subsp. nov. and *Campylobacter pinnipediorum* subsp. *caledonicus* subsp. nov, Int J Syst Evol Micr, 67, 1961–1968 (2017)
- [77] Gilbert MJ, Zomer AL, Timmerman AJ, Spaninks MP, Rubio-García A, Rossen JW, Duim B, Wagenaar JA : *Campylobacter blaseri* sp. nov., isolated from common seals (*Phoca vitulina*), Int J Syst Evol Micr, 68, 1787–1794 (2018)
- [78] Kaur T, Singh J, Huffman MA, Petrzeková KJ, Taylor NS, Xu S, Dewhirst FE, Paster BJ, Debruyne L, Vandamme P, Fox JG : *Campylobacter troglodytis* sp. nov., isolated from feces of human-habituated wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) in Tanzania, Appl Environ Microb, 77, 2366–2373 (2011)