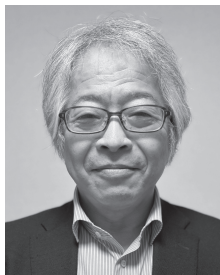


— 知っておきたい感染症 (Ⅸ) —

牛 疫

國保健浩[†] (農業・食品産業技術総合研究機構 動物衛生研究部門/
WOAH 牛疫国際参照研究室)



1 はじめに

牛疫 (Rinderpest) はパラミクソウイルス (*Paramyxoviridae*) 科のモルビリウイルス (*Morbillivirus*) 属に分類される牛疫ウイルス (Rinderpest virus) による反芻獣の急性の熱性感染症である。牛疫ウイルスは致死性がきわめて高く、感染後2~5日程度で沈鬱、食欲廃絶、40度超の高熱、鼻汁、目やに、口腔粘膜の壊死や糜爛ならびに激しい水溶性 (後に粘液性ないし出血性) の下痢を呈して、実に95%もの個体を死に至らしめるため cattle plague (牛のペスト (死に至らしめるもの)) とも呼ばれる (図1)。牛疫ウイルスは、人の麻疹 (はしか) ウイルスや犬のジステンパーウイルスなどの祖先とみなされており、伝播力が著しく強く、感染個体との直接的あるいは血液、分泌物、排泄物等を介した間接的な接触により集団内で急速に拡散して甚大な被害をもたらす。そのため国際獣疫事務局 (WOAH) は本病をリスト疾病に指定して国際的な監視活動の対象としており、国内でも家畜伝染病予防法において最重要の家畜伝染病に定められている。

2 牛疫ウイルス

牛疫ウイルスはモノネガウイルス目 (*Mononegavirales*) に属するウイルスの1種で、約16キロ塩基長の単鎖のマイナス鎖RNAをゲノムに持つ。前述のとおり、反芻獣、特に牛、水牛、ヤク、アンテロープ等に強い病原性を示し、感染によりそのほとんどが致死的な転帰をたどる。プローライトらによって開発された弱毒株であるRBOK株 (後述) が代表株とされる。ゲノム配列の違いによりケニアで分離された lineage1 (アフリカ系統1)、スーダンで分離された lineage2 (アフリカ系統2) 及びアジアで分離された lineage3 (アジア系統) の3

つの系統に区分されるが (図3)^{*1}、血清学的には単一で、牛疫に対する抗血清はウイルスへの親和性に違いはあるもののいずれの株に対しても中和活性を示す。牛疫ウイルスのゲノムは構造タンパク質であるN (核酸結合タンパク質)、M (マトリックスタンパク質)、H (ヘماغルチニン)、F (融合タンパク質)、P (リン酸化タンパク質)、L (RNA合成酵素) をコードし、またP遺伝子内の異なる読み枠により非構造タンパク質であるV及びCタンパク質がコードされる (図2)。H、Fタンパク質はエンベロープ上に存在し、Hタンパク質が標的細胞への吸着を、Fタンパク質がウイルス依存性の細胞融合を仲介する。Hタンパク質はエンベロープ上で2量体を形成し、標的細胞膜上に存在するCD150分子 (別名 signaling lymphocyte activation molecule : SLAM) に結合する [1]。よってHタンパク質のCD150結合部位に親和性を有する抗体はウイルスを中和する能力が高い。

3 牛疫の歴史

牛疫の起源は古く、エジプトで出土した紀元前20世紀頃に記されたパピルスにもすでに牛疫とみなされる記述が残されている [2]。実のところ、前述の麻疹ウイルスや犬ジステンパーウイルスの祖先だとされる^{*2}。牛疫ウイルスの発祥は西アジアから中東にかかる地域だと考

*1: 近年公開データベースに登録されたゲノムの塩基配列情報に基づいて牛疫ウイルスの遺伝子型を分類すると、成書によるこのような分類とはやや異なったクラスター分類も可能である (未掲載)。

*2: 麻疹ウイルスは、約1万年前に牛の祖先であるオーロックス (*Bos primigenius*) が家畜化された南西アジアにおいて人への感染性を獲得した牛疫ウイルスから枝分かれたものと考えられているが、最近のゲノム解析では、この分岐は11から12世紀頃と比較的最近になって生じたとする説もある [6]。

[†] 連絡責任者: 國保健浩 (農業・食品産業技術総合研究機構 動物衛生研究部門)

〒187-0022 小平市上水本町6-20-1 ☎042-321-1466 FAX 042-325-5122

E-mail: kokuho.takehiro756@naro.go.jp



図1 牛疫の臨床症状
沈うつ及び水様性下痢（左），膿性鼻汁及び流涎（右）。（原図：農研機構動物衛生部門）

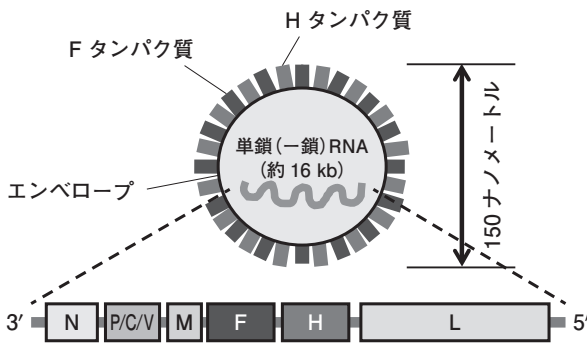


図2 牛疫ウイルスの模式図と遺伝子の構成
N：核酸タンパク質
H：HA タンパク質
F：融合タンパク質
M：マトリックスタンパク質
P：リン酸化タンパク質
L：RNA 合成酵素

えられるが、近世までには北部アフリカに拡散，定着し，そこから欧州へ再三にわたる侵入を繰り返して人々の生活に大きな影響を与えてきた。18世紀の欧州での大流行では2億頭以上の牛が失われたと言われるが，この時代における牛の喪失は牛肉や乳，牛皮といった食料や畜産物の欠乏を招くのみならず，農業あるいは（しばしば戦争物資の）運輸の主たる担い手である使役牛の喪失を意味し，耕種農業全体に及ぶ生産の落ち込みや物流の停滞を通じて各地で飢饉を引き起こした。その後，牛疫はサハラ以南のアフリカ南部に侵入してアフリカ大陸一帯に常在するところとなった。一方，牛疫はロシアを東進して極東地域にまで達するとともに，中央アジアで分岐して南進し，南アジア，東南アジアへも広がった*3 [3]。

日本では1638年に国内初となる牛疫（寛永牛疫（1638））が記録されているが，それ以来，大小さまざまな発生（寛文牛疫（1672）など）があったようである [4]。とりわけ明治維新（1868）以後の大衆の食生

活の変化によって不足した牛を大陸から輸入する動きが加速し，1872年以降，ほぼ毎年のように発生を見るところとなった。

4 防疫のあゆみ

家畜衛生の歴史—すなわち近代獣医学の歴史における牛疫の寄与はきわめて大きく，筆者としては本誌読者に興味ある話題であるものと信じるが，これまでの本誌「知っておきたい…」の論考とはやや趣を異にする点をご容赦願いたい。近代獣医学の発展において牛疫が果たした役割の第一として，フランス，リヨン及びパリにおける世界初の獣医学学校の設立（1762，1766）が挙げられる。上述のとおり，当時欧州は牛疫の大流行の只中にあり，この対策として専門人材の養成のための教育機関が設置された。第二に，本病の防疫を担う国際的な協力体制の構築や法制度の整備が挙げられる。1863年には牛疫の防疫対策を協議する国際獣医学会議*4が設立され，また1866年には，世界で初めて家畜衛生を専門とする政府機関が英国で設置され，獣医学の社会実装への道が開かれた。

これらの努力もあって，欧州では暫くの間牛疫の被害が収束していたが，1920年にインドからベルギー（アントワープ港）経由でブラジルへと運ばれる予定の牛が牛疫を発生し，さらに経由地で同じ畜舎に係留されていた牛群でも甚大な被害が発生したことにより，家畜の生

*3：牛疫の広がり，食用や使役用としての日常的な牛や水牛の利用によるもののほか，取引あるいは富の象徴として収奪や戦時における遠征への帯同といった活動によることも大きい。

*4：現在の世界獣医師会大会の前身。1995年の第25回大会に続き，2026年4月には東京で第41回大会が開催される予定。（<https://www.wvac2026-tokyo.com/index.html>参照）

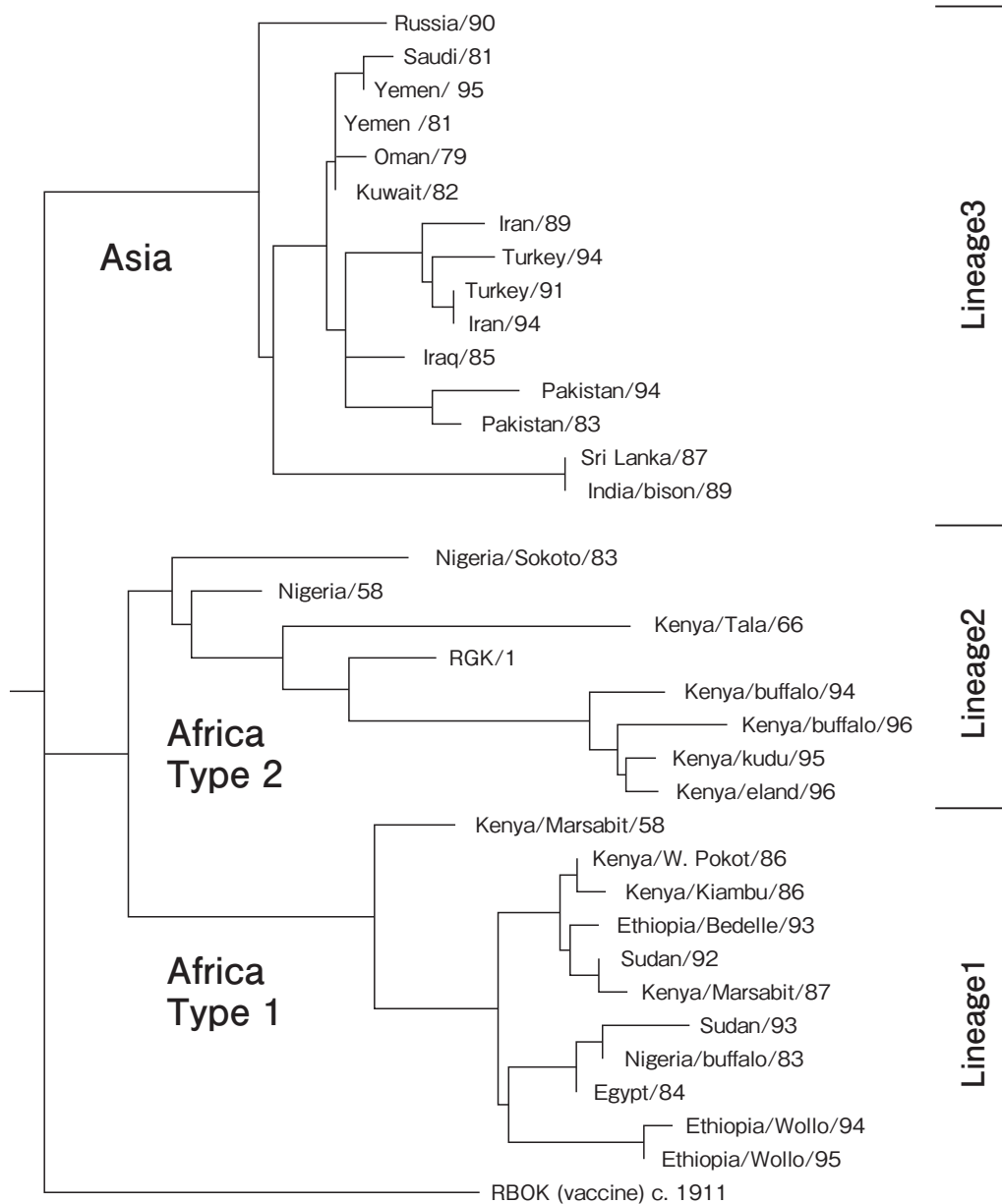


図3 牛疫ウイルスの系統
Barret T. et al, Vet. Rec. (1998) から引用・加筆

体輸送における牛疫対策が貿易上の課題として顕在化した。これを受けて、国際的な家畜の貿易における衛生基準の設定とその監視を行う機関として国際獣疫事務所 (OIE, 現在の国際獣疫事務局: WOA) が設立された (1924)。この牛疫発生事案も物流の広域化, 国際化における家畜衛生の位置づけにおいて牛疫という病気が果たした役割の一つとすることができよう。

一方、日本国内でも大陸からの生体牛の輸入ルートが開かれたことにより、牛疫の防疫を念頭に置いた家畜衛生施策が矢継ぎ早に打ち出されている。その主なものだけでも、

- ・牛疫予防法布告 (1871); 太政官による国内初の家畜衛生法令の発布

- ・日本における獣医学教育の始まり (1878)
- ・農商務省設置 (1881)
- ・獣医師免許規則交付, 大日本獣医会発足 (1885)
- ・疫牛処分仮条例 (1886)
- ・農商務省農事試験場獣疫調査室設置 (1892)
- ・獣疫予防法制定 (1896)
- ・長崎港輸入獣類検疫所設置 (1897): 農林水産省動物検疫所の前身
- ・台湾屏東市での牛疫抗血清製造開始 (1905)
- ・下関条約における二重家畜検疫制度開始 (1909)
- ・朝鮮総督府釜山牛疫血清製造所設立 (1911)
- ・牛疫不活化ワクチン開発 (1917)
- ・農商務省獣疫調査所発足 (1921): 農研機構動物衛

生研究部門の前身

- ・旧家畜伝染病予防法、牛疫不活化ワクチン製造開始 (1922)
- ・台湾台北市総督府獣疫血清製造所新設 (1924)
- ・日本獣医協会発足 (1948)：1951年に日本獣医師会に改称
- ・家畜伝染病予防法 (1951) 現行法

(以上、引用文献 [4] 及び [5] から抜粋)

国内初の家畜衛生法令である太政官令 (1871) では、すでに当時から現在の防疫対策の基礎となる摘発淘汰や死体の焼却処分、移動禁止措置を義務付けており、さらには家畜検疫^{*5}を推奨する旨が明記されるなど、牛疫をモデルに家畜防疫対策の原型が構築されていたことが分かる。

5 牛疫の予防技術の開発

これまで述べてきたように牛疫は世界の獣医学にとって“1丁目1番地”ともいえる疾病であり、この疾病に対する予防法の開発は日本のみならず世界的にもきわめて優先度の高い研究対象であった。18世紀末にはジェンナーにより天然痘に対する“ワクチン”の概念が提唱されていたが (1796)、これを実用化したり、この概念を他の疾病の予防に応用したりするまでには至っていない。他方、19世紀後半にはベーリング、エールリッヒ、北里らにより血清療法が開発され、牛疫についても抗血清を注射することで一定期間牛疫ウイルスの感染や発症を予防できることが示されたのを受けて、前項で触れた朝鮮総督府釜山牛疫血清製造所において牛疫抗血清の大量生産が開始され、野外での利用が図られた [7]。ただし、抗血清の製造では、ドナー牛への牛疫ウイルス、すなわち抗原の接種が問題となった。牛にウイルス (この時代は分離したウイルスではなく、感染個体から採取した組織乳剤や血液など) を接種すると、接種牛は短期間に発症し死亡してしまうため、十分な抗体を誘導することができない。そこで先のベーリングとエールリッヒは、抗原 (この場合はジフテリア毒素) と抗体とを混和して (あるいは別経路から) 同時に接種することで毒素の毒性を抑えつつ接種した個体に抗体を誘導する方法を見出し、やがて牛疫ウイルスと抗血清の同時接種—共同接種法に応用された [8]。これにより抗血清の製造技術は一応の完成を見たものの、多数の牛を用いて大量の予防液を製造する必要があり、かつその効果の持続期間も

*5：現在、家畜や畜産物の輸出入においては輸出国側と輸入国側双方で検疫を実施するのが標準的な手続きであり、「二重検疫」と呼ばれる。この原型は、日韓併合期に主に牛疫の侵入防止の観点から韓国側と日本側で検疫を行ったことによるが、この時期は双方が日本の管轄下にあつたため厳密な意味では「貿易」には当たらない。

短いことから^{*6}、効率的な予防技術と言えるレベルには達していなかった。

同じ頃、パスツールによって長期間放置した病原体 (この場合はパスツレラ菌) が弱毒化し、これを鶏に接種しても死に至らないこと、さらにこの鶏に強毒菌を接種しても耐過することが示され (1897)、“ワクチン”の開発とその実用化に向けた科学的なアプローチが示された (パスツールは次いで炭疽菌 (1881) や狂犬病ウイルスの弱毒化 (1885) にも成功している)。

これら一連の成果を受け、当時朝鮮総督府釜山牛疫血清製造所の主任技官 (後に所長) であった蠣崎は有機溶媒 (グリセリン、後にトルエンに変更) で不活化した世界初の牛疫ワクチンを開発し [9]、その実用化に成功した (1917)。このワクチンは有効性や免疫力の持続期間の点で従来の抗血清による予防法に優るものの、その製造の過程で牛の体内で毒力の強いウイルスを高い力価で増殖させる必要があるため、共同接種法などを駆使した不安定で難易度の高い製造工程からは逃れられなかった。

この問題を解決すべく、当時この製造所に在籍していた中村は異種動物を用いた弱毒馴化株の作製に取り組み、最終的にウサギの体内で300代以上 (最終的には100代以上) 継代することで、遂に十分な弱毒化が図られたウイルス株 (L株またはNakamura III株) の樹立に成功した (1938)^{*7} [10]。このウイルスを用いた生ワクチンは太平洋戦争の時代を挟んで中国、韓国をはじめとする東アジアやカンボジア、ラオスなどの東南アジア諸国でも広く利用され、これらの地域における牛疫の根絶に目覚ましい貢献を果たした。また戦後には国連食糧農業機関 (FAO) によりこのワクチンがエジプト、タイ、インド、ケニア、パキスタン、エチオピアなどの国々にも提供され、本病の防疫に活躍した。ただし、このウサギに馴化したL株は牛疫ウイルスに高い感受性を示す品種 (黒毛和牛や韓国黄牛など) には依然として病原性を示したことから^{*8}、中村はこのL株をさらに鶏卵 (鶏胚) に馴化させ、高度に弱毒化されたウイルス株を作出した [11]。この技法は戦後日本 (家畜衛生試験場 (現農研機構動物衛生研究部門) 赤穂支所) で再現され、LA赤穂株 (1953) として実用化されるに至った [12]。現在、この株はサル由来の培養細胞株 (VERO細胞) に馴化され [13]、高い安全性と有効性を備えた牛疫ワクチンとしてWOAHが策定する基準書 (WOAH マニユ

*6：牛1頭当たり100～200mlの血清を接種すると、1～2週間予防効果が得られたと言われる。

*7：中村先生は1975年に他界されたが、これらの貢献に対してFAOから感謝状と記念メダルが贈呈された (2011)。
<https://nibs.or.jp/english/background/index.html>

*8：牛疫高感受性の和牛や韓牛にはL株と抗血清の共同接種が継続されていた。



図4 農研機構動物衛生研究部門が製造する牛疫LA赤穂株ワクチン（国内備蓄用）
（原図：農研機構動物衛生部門）

アル [14]) に記載されるとともに、農研機構動物衛生研究部門による定期的なワクチン製造に用いられており、国内のみならず海外での再発に備えて備蓄が継続されている (図4) [15].

期を同じくして、海外でも英国を中心に牛疫の予防に向けた研究が行われ、抗血清の接種や共同接種法を用いた予防法^{*9}あるいはホルマリンやフェノールなどの不活化剤を用いた不活化ワクチンの開発が進められた。インドではエドワーズによりヤギで600代以上継代することで土着の牛に対する病原性が抑えられたワクチン株が樹立され (1928)、積極的な利用が図られた。また、アフリカでもケニアで分離された強毒のKabete O株をヤギで継代することでゼブ牛に対する病原性の低下した馴化株が作出され、アフリカ全域で利用されるに至ったが、西欧種に対する毒力は依然として消失しておらず、欧州では利用できなかった。

次いで、英国のプロークライトらがKabete O株を牛の腎由来の初代培養で70代継代することにより、病原性のきわめて低い馴化株 (RBOK株) の樹立に成功した (1962)^{*10} [16]。この株を利用して製造する細胞培養牛疫ワクチン (TCRV) は西洋種の牛に対しても発熱などの症状を引き起こすことなく免疫力を付与することが明らかになり、防疫の切り札として普及した。さらに1990年頃には、米国のマリナーらにより、牛腎由来の初代培養に加えてアフリカミドリザル由来の細胞株 (VERO細胞) での馴化ならびに常温保管を可能とするための乾燥凍結ワクチンの開発が試みられ、アフリカや中東といった高温地域での利用に適した製品が実用化さ

*9：共同接種法は当時最も効果的な能動免疫付与技術として牛の予防にも利用されたが、接種牛はキャリアとなって未接種牛にウイルスを伝播するため、厳密な隔離飼育が必要であった。

*10：プロークライト先生のこの功績に対して1999年にFAOからWorld Food Prizeが授与されている。

れた [17]。このワクチンは37℃で8カ月間以上、56℃で10日間以上安定して力価を維持することから、ワールドチェーン外での有効期限は30日に設定された。

6 牛疫の撲滅への道のり

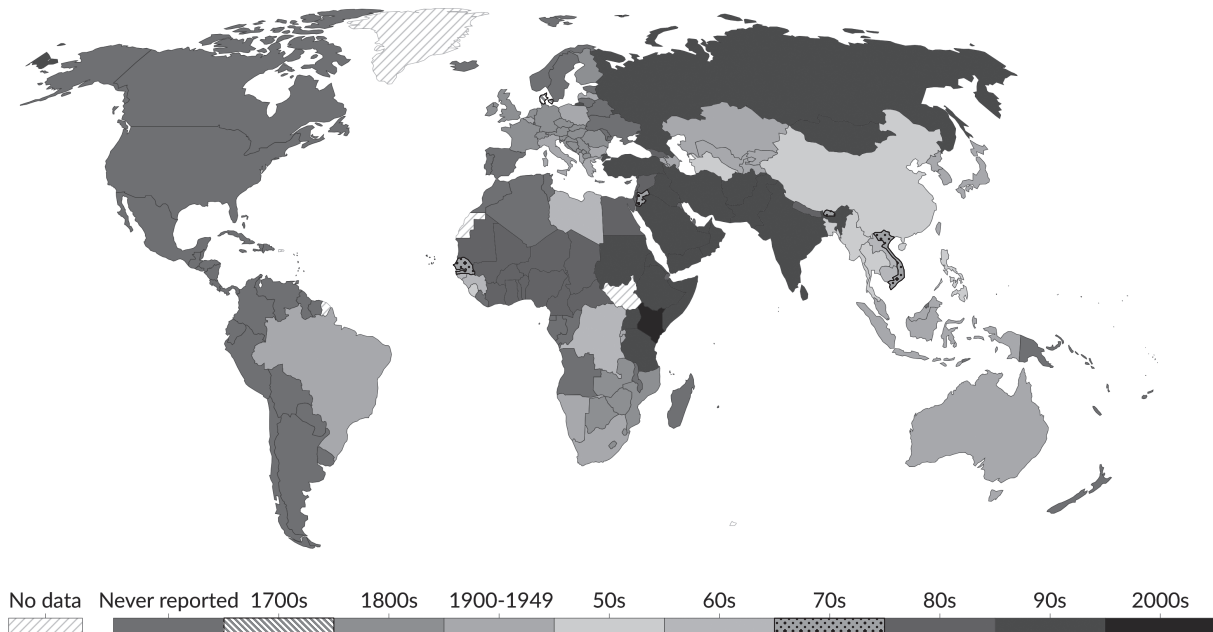
日本では、前述の蠣崎ワクチン (不活化ワクチン) の実用化や各種法令の整備、動物検疫制度の拡充などにより1922年の発生を最後に牛疫は清浄化された。東アジアならびに東南アジアにおける牛疫も蠣崎ならびに中村両ワクチンの普及や摘発淘汰の厳格な運用などにより、1950年代後半までにはおおむね撲滅された。一方、ロシア革命 (1917) 後の旧ソビエト社会主義共和国連邦 (旧ソ連) 圏内においても牛疫はおおむね撲滅されていたものの、1989年以降、旧ソ連時代に開発された弱毒牛疫ワクチン K37/70株の病原性復帰と疑われる牛疫の発生がジョージア (1989)、モンゴル (1992) 及びアムール川流域 (1998) で3例確認されている。これらの事案の発生により、後述する牛疫撲滅計画の最終段階においてワクチン接種を確実に中止することの重要性が理解された [18]。

西アジアや中東、アフリカでも本病に対する防疫が散発的には試みられたものの、多国間で協力が図られた撲滅キャンペーンの実現は1960年代まで俟つこととなった。1961年に開催されたアフリカ多国間会議においてJoint Project (JP) 15と銘打たれた牛疫撲滅計画が採択され、1962年から1969年まですべての牛を対象に年1回、3年連続の接種を目標としたワクチン接種キャンペーンが実施された。このプロジェクトでは1965年頃までに牛疫の顕著な減少が見られ、1969年までにはスーダンを除く、参加22カ国中21カ国で発生が見られなくなった。このため各国はたちどころにワクチン接種やサーベイランスを中止してしまい、それまでの努力が無に帰すことになった。JP15終了後にはサハラ以南を中心に発生数が再度増加に転じ、1980年代初頭には計画の再開を望む声が高まったため、1986年から第2次計画となる汎アフリカ牛疫キャンペーン (PARC計画; 1998年まで、1999年からはPACE計画に移行) が再開された。PARC計画の初期にはすでに多数の地域でRBOKワクチンの製造が行われていたが、品質の良否によりその効果に大きなバラつきが見られたため、アフリカ連合は新たに公的な第三者によるワクチンの品質管理を行う機関 (AU-PANVAC) を設立した。これは後年の牛疫ワクチンキャンペーン成功の重要な鍵となつたとされている。

1990年頃には、上述のマリナーらによる凍結乾燥製剤の開発に続いて、英国パーブライト研究所のアンダーソンらにより競合血清ELISA法 (1991) が確立され [19]、ワクチンの効果検証や野外株の流行監視を目的として利

Year of the last reported rinderpest case

Rinderpest, also known as cattle plague, was a disease that infected ruminant animals, primarily cattle and buffalo. The last outbreak was recorded in Kenya in 2001 and the disease was officially declared eradicated in 2011.



Data source: World Organisation for Animal Health and Food and Agriculture Organization of the United Nations (2022)
OurWorldinData.org/eradication-of-diseases | CC BY

図5 世界における牛疫の根絶

出典：World Organisation for Animal Health and Food and Agriculture Organization of the United Nations (2022)
- processed by Our World in Data.

用が開始された。これらの技術開発やワクチン接種体制、診断体制の進展を受けて、FAOは世界的な牛疫の根絶に向けた世界牛疫根絶計画（Global Rinderpest Eradication Programme：GREP）を策定し、1994年から開始した。

この計画では、JP15計画の反省を活かして、

- 1) リスクグループに対する集中的なワクチン接種とそれ以外の対象家畜へのワクチン接種の中止
- 2) リスクグループと非リスクグループの隔離（緩衝帯の設置）
- 3) モニタリングの徹底による流行状況の把握と清浄化地域での速やかなワクチン接種の中止

などが対策の核とされ、国境周辺を往来する遊牧民をリスクグループとみなしている [20]。

1996年にはFAOの疫学グループが重点監視対象地域として、

- 1) ロシア・モンゴル・中国・極東地域
- 2) インド・パキスタン・アフガニスタン
- 3) イラン・イラク・トルコ周辺国
- 4) サウジアラビア・イエメン
- 5) エチオピア北部

6) スーダン南部（現南スーダン）・エチオピア・ウガンダ・ケニア

7) ケニア・ソマリア・ケニア周辺国

を選定し、1998年からこれらの地域に重点化した第3期GREPが開始された。

また同様の計画が西アジア牛疫撲滅計画（WARECアラビア半島版及び中東版）、南アジア牛疫撲滅計画（SAREC）として開始された。この間、アフリカではスーダン（1993）・ケニア（1994）・エチオピア（1995）で、中東ではサウジアラビア（1995）・オマーン（1996）・イラク（1996）・イエメン（1997）で、また中央～南アジアではインド（1995）・アフガニスタン（1997）で複数の発生が確認されているが、2001年にケニアで発生したアフリカ水牛の感染例を最後に、現在まで牛疫の発生は確認されていない（図5）。

この最終発生から10年を経た2011年にFAOとWOAHは自然界からの牛疫ウイルスの根絶を宣言し [21]、GREPはその役目を終えることとなった。これをもって牛疫は天然痘に続き人類が根絶に成功した2つ目の感染症となった。その後FAOとWOAHは専門家を招集して牛疫の不測の再発に備えた国際的な緊急事対応

計画(Global Rinderpest Action Plan : GRAP, 2018)を策定するとともに、緊急時の病性鑑定及びワクチンの製造・備蓄を担う機関を認定した [22]。GRAPでは、これらの機関との連携のもと、現在世界中に遍在する牛疫ウイルス株の破棄と集約、牛疫ウイルス所持機関 (Rinderpest Holding Facility : RHF) の査察・認定制度の運用、緊急時国際ワクチン備蓄施設の整備、畜産関係者に対する継続的な注意喚起などを通じて、牛疫撲滅後の世界の清浄性の維持への貢献と連携が謳われている。筆者が所属する農研機構動物衛生研究部門も、このGRAPにおいて WOAAH 牛疫国際参照研究室ならびに RHF として緊急時の牛疫の鑑定や要請に基づく海外への備蓄ワクチンの提供の任務を負っている。

7 おわりに

2011年のFAOとWOAHによる根絶宣言をもって、有史以前から続いてきた人々と牛疫との闘いはひとまずの区切りを迎えた。この成果は、牛疫という疾病を切り口として獣医学ならびに家畜衛生の発展に携わってきた数多くの先人達によるものであるが、その中で日本あるいは日本人が果たしてきた少なからぬ貢献には畏敬の念を禁じ得ない。しかし、牛疫は自然環境の中で“見えなくなった”だけであり、地球上から完全に消滅したわけではない。そのため、前項で述べたようにFAOやWOAHを中心にGRAPが策定、推進され、“牛疫なき世界”を当たり前のように維持し、次世代に引き継いで行くための努力が日々図られている。われわれ動物衛生研究部門も国際的な牛疫診断施設あるいは国際向け備蓄ワクチンの製造、保管施設としての業務を通じて微力ながらこのような国際活動に協力していきたいと考える。

なお、執筆を終えるにあたり、特に引用の無い記述についてもここに列記しきれない多数の文献や成書を参考にしたことを申し添える。

引用文献

- [1] Baron D : Wild-type Rinderpest virus uses SLAM (CD150) as its receptor, *J Gen Virol*, 86, 1753-1757 (2005)
- [2] Spinage CA : *Cattle Plague: A history*, Kluwer Academic/Plenum Publishers (2003)
- [3] Barret T, Pastoret PP, Taylor WP : *Rinderpest and Peste des Petits Ruminants*, Academic Press (2006)
- [4] 吉田和生 : 牛疫および牛系牛毒釜山系を巡る東アジアの家畜防疫史, *動衛研研究報告*, 114, 69-75 (2008)
- [5] 農研機構動物衛生研究部門創立100周年記念誌 (2021)
- [6] Furuse Y, Suzuki A, Oshitani H : Origin of measles virus : divergence from rinderpest virus between the 11th and 12th centuries, *Virology*, 7, 52-55 (2010)
- [7] 中村稔治 : 一獣疫研究者の歩み, 岩波書店 (1975)
- [8] Gilfoyl D : *Veterinary Research and the African Rinderpest Epizootic: The Cape Colony, 1896-1898*, *J South Afr Stud*, 29, 133-154
- [9] 嶋崎千晴 : 牛疫予防接種ニ関スル実験的研究 (第一報告), *第四次血清製造所年報* (1917)
- [10] 中村稔治 : 家兎ニ於ケル牛疫毒感染ニ就イテ : I. 基礎的実験, *日本獣医学会雑誌*, 6, 371-390 (1938)
- [11] Nakamura J, Miyamoto Y : Avianization of lapinized rinderpest virus, *Am J Vet Res*, 14, 307-317 (1953)
- [12] 古谷武其, 片岡敏明, 倉田一明, 中村 久 : 家兎化鶏胎化牛疫ウイルス赤穂系に関する研究 I 家兎化牛疫ウイルスの鶏胎化, 32, 117-135 (1957)
- [13] Sonoda A : Production of rinderpest tissue culture live vaccine, *Japan Agricultural Research Quarterly*, 17, 191-198 (1983)
- [14] WOAAH : Rinderpest (infection with rinderpest virus), *WOAH Terrestrial Manual*, Chapter 3.1.21, (<https://www.woah.org/en/what-we-do/standards/codes-and-manuals/>) (2018), (accessed 2025-11-25)
- [15] 日本の牛疫ワクチン株が世界標準に, *農研機構プレスリリース* (2016), (https://www.naro.go.jp/publicity_report/press/laboratory/niah/063849.html), (参照 2025-11-25)
- [16] Plowright W, Ferris RD : Studies with rinderpest virus in tissue culture: the use of attenuated culture virus as a vaccine in cattle, *Res Vet Sci*, 3, 172-182 (1962)
- [17] Mariner JC, House JA, Sollod AE, Stem C, van den Ende MC, Mebus CA : Comparison of the effect of various chemical stabilisers and lyophilisation cycles on the thermostability of a Vero cell-adapted rinderpest vaccine, *Vet Microbiol*, 21, 195-209 (1990)
- [18] Roeder P, Mariner J, Kock R, Rinderpest : the veterinary perspective on eradication, *Phil Trans R Soc B*, 368, 20120139 (2013)
- [19] Anderson J, McKay JA, Butcher RN : The use of monoclonal antibodies in competitive ELISA for the detection of antibodies to rinderpest and peste des petits ruminants. In *The sero-monitoring of rinderpest throughout Africa: phase I*, IAEA publication TECDOC-623, 45-53 (1991)
- [20] Roeder P, Rich K : *The Global Effort to Eradicate Rinderpest*, IFPRI Discussion Paper 00923 (2020)
- [21] OIE Resolution 18, Declaration of Global Eradication of Rinderpest and Implementation of Follow-up Measures to Maintain World Freedom from Rinderpest 79thGS, 2011, (https://www.woah.org/fileadmin/Home/eng/Media_Center/docs/pdf/RESO_18_EN.pdf), (accessed 2025-11-25)
- [22] FAO-OIE : *Global Rinderpest Action Plan Post-eradication* (2018), (<https://openknowledge.fao.org/handle/20.500.14283/ca1965en>), (accessed 2025-11-25)