総説

ビブリオ病

石丸克也^{1*}・中井敏博²

(2017年7月25日受付)

Vibriosis of Fish and Shellfish in Japan

Katsuya Ishimaru^{1*} and Toshihiro Nakai²

¹Aquaculture Research Institute, Kindai University, Wakayama 649-2211, Japan

²Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University,
Hiroshima 739-8528, Japan

(Received July 25, 2017)

ABSTRACT—Vibriosis is the general term for diseases caused by bacteria belonging to the genus *Vibrio*. “Red-pest” of eels caused by *Vibrio anguillarum* is the first description of fish vibriosis, and 14 *Vibrio* species have been known as the etiological agent of aquatic organisms. Vibrios are basically halophilic and distributed widely in ocean, and the disease occurs mainly in marine cultured fish and shellfish worldwide, except for some infections in freshwater cultured salmonids and ayu. The disease also has posed severe problems in hatchery-produced larvae and juveniles. In this review, we briefly outline vibriosis particularly important for Japanese aquaculture.

ビブリオ病はビブリオ属細菌による感染症の総称であり、魚介類では *Vibrio anguillarum* 感染症や細菌性腸管白濁症など種々の個別疾病を包含する（日本魚病学会, 2015）。ビブリオ属細菌は好塩性であり、多様な菌種が海洋環境中に広く多く存在する他、海産魚介類では消化管内細菌叢の主要な構成要素となっている。ビブリオ属

はコレラ菌や腸炎ビブリオなどの重要な医学細菌を含む。魚介類の病原体として世界的に14種のビブリオ属細菌（以下、ビブリオ菌と呼称）が知られているが（Austin and Austin, 2007；澤辺, 2010）、本稿では日本での魚介類の増養殖においてこれまで問題となってきた主なビブリオ菌とその感染症について概説する（Table 1）。

Table 1. Major fish/shellfish-pathogenic *Vibrio* species reported in Japan

Pathogen	Disease	Host	Notes
<i>Vibrio alginolyticus</i>	vibriosis	marine fish and shellfish	
<i>V. anguillarum</i>	vibriosis	ayu, salmonids (freshwater) eel, marine fish and shellfish	major serovars: J-O-1, J-O-3
<i>V. cholerae</i>	NAG-vibriosis	ayu	serovar non-O1; human pathogen
<i>V. harveyi</i>	vibriosis	marine fish and shellfish	synonym; <i>V. carchariae</i> , <i>V. trachuri</i>
<i>V. ichthyenteri</i>	bacterial enteritis	Japanese flounder larvae	intestinal tract infection
<i>V. ordalii</i>	vibriosis	ayu, salmonids (freshwater) eel, marine fish and shellfish	
<i>V. parahaemolyticus</i>	vibriosis	marine fish and shellfish	human pathogen
<i>V. penaeicida</i>	vibriosis	kuruma prawn	restricted to Japan
<i>V. vulnificus</i>	vibriosis	eel, ayu, marine fish and shellfish	mainly biogroup 2; human pathogen

¹ 近畿大学水産研究所

² 広島大学大学院生物圏科学研究科

* Corresponding author

E-mail: ishimaru@kindaisuiken.jp

歴 史

ヨーロッパ沿岸域の天然ウナギに“Red Pest”なる病気が18世紀から知られており、これが魚類ビブリオ病 (*Vibrio anguillarum* 感染症) の最初の記載と言われている。養殖における *V. anguillarum* 感染症は、1950年代になって欧米の海面養殖サケ・マス類で報告されるようになり、わが国においても同時期に淡水養殖のマス類で問題となり始めた。*V. anguillarum* の宿主域は淡水魚、海産魚を問わず広いが、中でもアユは強い感受性を持つことから、1970年代に入ってアユのビブリオ病は全国の養殖場で大きな問題となった (城, 2015)。1988年にサケ科魚類とアユの *V. anguillarum* 感染症に対するワクチンがわが国初の水産用ワクチンとして認可されたが、ワクチン市販化の少し前から流行は下火となり、その後は発生はほとんど見られなくなった。*V. anguillarum* と極めて近縁な *V. ordalii* による感染症も1970年代半ばから日本の養殖ニジマス (大西・室賀, 1976)、また米国の養殖ギンザケで発生するようになった。本病はその後アユやクロソイなどでも報告されている。

1977年から数年間、琵琶湖周辺で天然および養殖アユに *V. cholerae* の感染症が発生した。原因菌は血清型がコレラの原因となる O1 型と異なることから *V. cholerae* non-O1 またはナグビブリオ (non-agglutinable [NAG] vibrio) と呼称されている (Muroga et al., 1979)。その後、1987年から1991年にかけて関東以西の広域で天然アユに再び流行した。この天然アユでの流行では、琵琶湖産種苗の放流により原因菌が拡散したことが推測されている (Kiiyukia et al., 1992)。本菌はコレラ毒素を産生しないためヒトにコレラを起こすことは無く、医学・行政上もコレラの原因菌とはされないが、食中毒を起こしうることから食品衛生上の問題となる。

淡水域でのもう一つのビブリオ病として、*V. anguillarum* とは異なる疾病が1970年代半ばに徳島県下のウナギ養殖場で発生した (Nishibuchi et al., 1979)。その後、原因菌がヒトの病原体として知られている *V. vulnificus* に一致することが明らかにされ、また、ヒト由来株とウナギ由来株は病原性や血清型に違いが認められることから、前者を biogroup 1、後者を biogroup 2 として区別された (Tison et al., 1982)。諸外国の海産魚からその後 biogroup 2 のみならず biogroup 1 も分離される一方、biogroup 2 によるヒト感染例も報告され、本菌は人魚共通病原体として重要視されている (Sanjuan et al., 2011)。

世界的に見るとビブリオ病は海産魚の病気である。上述の国内淡水養殖での事例は病原体と感染症が1対1に対応する正統感染症と見なしうが、海水養殖ではやや様相が異なり日和見感染症候群としての性格が強い。

1960年代以降、国内で養殖・蓄養されていたブリを始めとする種々の海産魚でもビブリオ病の発生が報告されている。これには *V. anguillarum* 以外の菌種に起因する事例が少なくなく、症状や発症状況などからブリの潰瘍病やマダイの低温性ビブリオ病などとしてある程度類型化されているものの、原因菌に関する分類学的検討は進んでいない。*V. anguillarum*, *V. alginolyticus*, *V. parahaemolyticus* などに同定されたものもあるが、該当する既知種が無く *Vibrio* sp. に留められているものもある。さらに、同様の病態を示していても事例によって原因となる菌種が異なることも知られており、特に高水温期にはその傾向が顕著とされている。著者らの和歌山県での過去20年間の魚病診断では、*V. harveyi* とその近縁種からなる *Vibrio* core group が起因菌となることが多く、また同一魚群内でも個体によって感染菌種が異なる場合もしばしば見られる*。

ブリに限って言えば、夏季の幼稚魚に血清型 J-O-3 の *V. anguillarum* 感染が多発し、被害も大きいことから独立した疾病として扱われるが、それ以外は環境の急変や他の感染症、網交換などのストレス負荷後に頻発する点を考え合わせると、海産魚のビブリオ病は日和見感染の集合と見ることが出来る。一方で、漁場によっては夏季のブリ幼稚魚でも *V. anguillarum* の分離頻度は極めて低く、日和見感染という枠組みの中で、それぞれの環境における潜在的病原菌の相違を反映しているとも考えられる。さらにビブリオ属以外の菌種が原因となることも少なくあり、海水養殖で多発するビブリオ病は、「ビブリオ菌を含む多様な環境常在菌の日和見感染症候群」として扱うべきであろう。その際、上述のブリの *V. anguillarum* 感染症のように、特定の菌群に起因する特徴的な症状を持つことになれば、日和見感染症候群に属する独立した疾病として認識されることとなる。近年問題となっている重篤な眼球炎を主症状とするカンパチの *V. harveyi* 感染症 (南ら, 2016) もこれに当たる。これを、「物理的損傷を感染門戸とした顕著な眼球の損傷を伴う *V. harveyi* の特定菌株群の感染症」として捉えれば、マアジのビブリオ病 (Iwamoto et al., 1995) やフィリピン人のサバヒーの脂瞼・眼球白濁症 (Muroga et al., 1984) をこれに含めることができる。

日和見感染としてのビブリオ病は、免疫が未発達な仔稚魚を扱う種苗生産でも大きな問題となる (室賀, 1995)。初期飼育では、ワムシからアルテミアへの餌料転換時に多発する腹部膨満症など、消化管内の局所感染がしばしばおこる。生物餌料への栄養強化の普及に伴い発生頻度は減少したが、散発的な発生は続いている。腹部膨満症の原因菌としては *V. alginolyticus* を始めとする *Vibrio* core

* 石丸ら, 平成13年度日本水産学会春季大会講演要旨集, p. 98.

group が比較的多く見られるが、ビブリオ以外の菌による事例も多い。類似の疾病として、*V. ichthyenteri* を原因とするヒラメ仔魚の細菌性腸管白濁症がある (村田, 1987; Ishimaru et al., 1996)。これらは原因菌だけでなく外観的な症状も異なるが、発症の背景や対策を考える上では同一疾病として捉えても差し支えない。

海産魚ではビブリオ菌が二次感染体となることも多い。特に問題となるのがマダイである。生産効率を上げるため、本来春に産卵するマダイを晩秋から冬季に早期採卵して厳冬期に沖出しする結果、滑走細菌症を誘発する。*Tenacibaculum maritimum* 感染によって損傷した体表が侵入門戸となって *V. anguillarum* を始めとする種々の細菌の二次感染を招く (木村・楠田, 1983)。

ビブリオ病は様々な海産無脊椎動物でも発生し、甲殻類や貝類の増養殖過程で問題となっている (Muroga, 2001)。起因菌種は *Vibrio core group* を始めとして多岐に亘るが、国内の養殖で大きな問題となったのはクルマエビの *V. penaeicida* 感染症である (高橋ら, 1985; Ishimaru et al., 1995)。ほぼ日本に固有の風土病といえ、その限定的な分布の背景は不明である。世界的には、最近、*V. parahaemolyticus* を原因とする急性肝臓壊死症 (AHPND) がクルマエビ類に流行している。

病 原 体

ビブリオ属は近年多数の新種が記載され、2009年の時点で70種を越える大きな属となっている (澤辺, 2010)。種名未定であった水生生物関連の菌株群も所属の確定が進み、一部は新属に分割されている (List of prokaryotic names with standing in nomenclature. <http://www.bacterio.net/vibrio.html>)。サケ科魚類の病原菌として記載された *V. salmonicida* が *Aliivibrio salmonicida* とされたように、さらに属の細分化が進む場合、基準種 *V. cholerae* から系統的に遠い魚類病原菌種の多くはビブリオ属でなくなる可能性が高い。ビブリオ属に共通する形質として、「染色体が大小2本に分かれ、グラム陰性の極鞭毛を持つやや湾曲した短桿菌で (Fig. 1)、通性嫌気性でグルコースを発酵的に分解し、オキシダーゼ陽性、

Fig. 1. *Vibrio cholerae* non-O1 (=NAG vibrio) PS-7701 isolated from diseased ayu.

増殖に Na^+ イオンを要求する」などがあげられる。主要な魚類病原菌種については表現形質や血清型に関する研究が進んでいるが、海産魚から分離される多様な菌株群についてはその実態が不明瞭なまま残されている。魚類病原ビブリオ菌のうち、*V. parahaemolyticus*, *V. vulnificus* や *V. cholerae* non-O1 は37°Cで活発に増殖でき、ヒトに食中毒あるいは感染症を引き起こすことが知られている (Austin, 2010)。

全ゲノム配列については、既に *V. anguillarum* 等の魚介類病原株を含む20種以上のビブリオについて報告されており (Genome information by organism, NCBI. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/?term=vibrio>)、今後の詳細な比較解析の基盤が整いつつある。

診 断 法

ビブリオ病の症状は一般的な細菌感染症の範疇に留まり、外観的には体表の出血、糜爛や潰瘍、腸への感染にともなう肛門発赤や腹部膨満がしばしば見られる。ヒラメ仔魚の腸管白濁症のような特徴的症状を除き (Fig. 2)、診断の指標となるビブリオ病固有の症状といえるものは無い。Fig. 3 に体表のスレ等を特徴とするカンパチの *V. anguillarum* 感染病魚を示した。診断の成否は検体の選択

Fig. 2. Bacterial enteritis of Japanese flounder larvae (Photograph provided by Dr. O. Murata). Upper left (normal): the pale orange-colored intestine with live feed (brine shrimp). Lower right (diseased): the opaque intestine without feed.

Fig. 3. Greater amberjack infected with *V. anguillarum* showing erosion and haemorrhage of the skin (Photograph provided by Dr. T. Minami).

Fig. 4. Colony of *V. anguillarum* PT-24 cultured on nutrient agar (25°C, 48 h).

に大きく左右されるため、特に海産魚の診断に当たっては、対象魚群全体の状況を反映した新鮮な材料の入手が重要である。検査手法の詳細は既存の成書に譲るとして、細菌感染症であることの確認と原因菌の同定が必要となる。*V. anguillarum* は培養の早い時期には透明感の強い独特のコロニーを形成するが (Fig. 4)、一般的にはコロニー形態による種の判別は難しい。*vibrio-static agent* (O/129) に対する感受性はビブリオ属の判定に有用である。しかし、薬剤耐性株の中には非感受性を示すものがあるので注意を要する。主要な魚介類病原菌種については診断用抗血清や PCR 法を用いて迅速確実に種レベルまで同定が可能である。なお、汎用的な手法として普及している 16S rRNA 遺伝子の塩基配列解析はビブリオ属の種判別には不适当とされている (Pascual et al., 2010)。

治療を目的とした診断の場合、ビブリオ病に対して承認された抗菌剤を使用するためには、種レベルでの同定は必須ではないとしてもビブリオ菌であることの確認が必要となる。日和見感染原因菌については、TCBS 等の選択培地での発育能により簡易的にビブリオ菌に同定されることが多い。治療薬の選択には原因菌を培養して感受性試験を行う必要がある。ほとんどの魚介類病原性ビブリオ菌では分離培養から始めても 1～2 日で結果が得られる。急を要する場合は病魚の腎臓等を直接平板培地に塗抹し、感受性試験ディスクをのせて検査することで所要時間を短縮できる。複数の菌株が混在する場合などでは本来有効な薬剤を見落とすリスクに注意し、必要であれば通常の感受性試験も併用する。

防除・予防・治療

前述のように淡水環境でのビブリオ病の発生は多くはないが、 Na^+ イオン要求性がないため淡水適応が可能なナグビブリオでは、保菌状態にある種苗の放流による菌の拡散防止に努めることが基本対策である。養殖アユの

Fig. 5. *V. anguillarum* cells on a hemorrhagic skin lesion of moribund ayu.

V. anguillarum 感染ではその感染経路が依然として不明なため防疫の観点からの対策はない。なお、時間の経過とともに感染アユの体表に菌が大量に出現することから (Fig. 5)、特に摂餌の際におけるような魚体の接触が菌の伝播を効率的にしていると考えられる (Kanno et al., 1990)。海産魚においてもこのような接触伝播が主要な伝播様式であるかもしれない。

ビブリオ病の予防法としては、*V. anguillarum* 感染症に対するワクチンがアユ、サケ科魚類およびブリ属魚類で国内承認されている。*V. anguillarum* には主要な 2 つの血清型 (J-O-1 型, J-O-3 型) が知られており (絵面ら, 1980)、アユおよびサケ科魚類には淡水養殖で主に問題となる J-O-1 型の浸漬ワクチンが用いられる。このワクチンは、共通抗原を持つ *V. ordalii* に対しても有効である。ブリ属魚類では、海産魚での感染が多い J-O-3 型の注射ワクチンが開発され、他の感染症との混合 (多価) ワクチンとして市販されている (農林水産省 消費・安全局畜水産安全管理課, 2017)。一般的には、ビブリオ病は対応する不活化ワクチンにより容易に予防できると考えられる。しかし、日和見感染としてのビブリオ病については潜在的病原菌を限定できないため、特異免疫に頼る予防は困難となる。様々な誘発要因を個別に排除することによって発症を避けることが基本対策であることは言うまでもないが、現在の養殖技術は長年の研鑽によって確立されてきたものであり、経済的な制約が強い中での大幅な改善は容易ではない。

ビブリオ病治療のための水産用医薬品としては、ズキ目、ニシン目およびフグ目に対して 8 種類の抗菌剤が承認されているが (2017 年 1 月 31 日現在)、対象魚種別に見ると使用可能な抗菌剤は 1～5 種類に限られる (農林水産省 消費・安全局畜水産安全管理課, 2017)。近年の抗菌剤の使用量の減少に伴って耐性菌の分離頻度は

低下しつつあるものの、承認された成分すべてに耐性が見られる事例は依然として発生しており、対応に苦慮することになる。複数菌株の混合感染では、株ごとに耐性が異なり全株に共通して有効な薬剤が存在しない場合もある。薬剤選択に当たっては、対象魚群内の感染状況や各株の病原性・毒力を考慮しなければならない。しかし、必要な情報を得ることは困難であるため、使用する薬剤の判断に迷う状況は少なくない。経済的な観点からは、薬剤の使用で想定される被害軽減と所要コストを勘案し、あえて投薬しないという選択もありうる。周辺への感染拡大リスク等も考慮した総合的な判断が必要である。さらに、薬剤耐性菌の出現リスクに対する社会的要請に配慮し、可能な限り薬剤の使用を避ける努力も求められている。

ビブリオ病に対する薬剤の投与法は、ニシン目の一部に対する薬浴を除き経口法に限られる。しかし、経口投与法の最大の問題は、罹病魚では摂餌能が低下するため薬剤を含む飼料を必要量摂食できないことである。著者らの経験では、摂餌誘引剤の添加はあまり効果が見られない。さらに、ビブリオ病で頻繁に見られる腸への感染により、摂食しても体内への薬剤吸収が阻害される事例も見受けられる。大きな被害が出ていなくとも、感染が進行する前の早期に治療を開始するという基本的な対処が重要である。

種苗生産における仔稚魚期の消化管感染については、生体防御能が未熟な時期でもあり魚側からのアプローチは難しい。生物餌料や飼育環境中の微生物叢を制御する試みもなされているが、実用レベルには至っていない。

最近の研究動向・残された課題

多くの重要疾病の対策が進んだ結果、特に海水養殖で低病原性菌による日和見的な感染症の重要性が増している。管理作業や出荷を計画的に行えないなど、間接的な被害も含めると累積被害額は莫大なものとなる。感染の中心となるのは *V. harveyi* とその類縁菌種であるが、血清型が多岐に亘るため、ワクチンによる型特異的な予防には困難が予想される。起因菌の構成やそれぞれの被害状況などの実態を明らかにして防除対象をある程度絞り込むことができれば、実用的な多価ワクチンを構築することは可能であろう。また、ゲノム情報の蓄積や分子疫学的手法の発展などにより、種（分類群）を越えて共通する病原因子の探索が現実的となってきた。少数の防御抗原を組み合わせた汎用ワクチンの開発につながるだけでなく、漁場の発病リスクを評価するためのツールとなることが期待される。当面の課題としては、発症後の効果的な治療法の検討があげられる。現状では承認抗菌剤の経口投与にほぼ限られているが、易感染性宿主で発生することもあって十分な効果は期待できない。薬剤治療自

体の適否や薬剤選択に対する適切な判断基準を設定するとともに、発病魚群に対する効果的な投与法の確立が求められている。最近、*V. anguillarum*, *V. parahaemolyticus* (AHPND 原因菌), *V. harveyi* などの溶菌ファージに関する報告も多く出されており、化学療法に加えてファージ療法も今後検討すべき課題となろう (Nakai, 2010; Richars, 2014)。

文 献

- Austin, B. (2010): Vibrios as causal agents of zoonoses. *Vet. Microbiol.*, **140**, 310–317.
- Austin, B. and D. A. Austin (2007): Bacterial Fish Pathogens—Diseases of Farmed and Wild Fish 4th ed., Praxis Publishing, UK, 552 p.
- 絵面良男・田島研一・吉水 守・木村喬久 (1980): 魚類 *Vibrio* 属病原菌の分類学的ならびに血清学的検討. 魚病研究, **14**, 167–179.
- Ishimaru, K., M. Akagawa-Matsushita and K. Muroga (1995): *Vibrio penaeicida* sp. nov., a pathogen of kuruma prawns (*Penaeus japonicus*). *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **45**, 134–138.
- Ishimaru, K., M. Akagawa-Matsushita and K. Muroga (1996): *Vibrio ichthyenteri* sp. nov., a pathogen of Japanese flounder (*Paralichthys olivaceus*) larvae. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, **46**, 155–159.
- Iwamoto, Y., Y. Suzuki, A. Kurita, Y. Watanabe, T. Shimizu, H. Ohgami and Y. Yanagihara (1995): *Vibrio trachuri* sp. nov., a new species isolated from diseased Japanese horse mackerel. *Microbiol. Immunol.*, **39**, 831–837.
- 城 泰彦 (2015): アユ 日本魚病学会50周年記念シンポジウム「魚病問題 過去・現在・未来」. 魚病研究, **50**, 134–136.
- Kanno, T., T. Nakai and K. Muroga (1990): Scanning electron microscopy on the skin surface of ayu *Plecoglossus altivelis* infected with *Vibrio anguillarum*. *Dis. Aquat. Organ.*, **8**, 73–75.
- Kiyukia, C., A. Nakajima, T. Nakai, K. Muroga, H. Kawakami and H. Hashimoto (1992): *Vibrio cholerae* non-O1 isolated from ayu fish (*Plecoglossus altivelis*) in Japan. *Appl. Environ. Microbiol.*, **58**, 3078–3082.
- 木村 創・楠田理一 (1983): 養殖マダイの滑走細菌症における菌交代現象. 日本水産学会誌, **49**, 1553–1559.
- 南 隆之・岩田一夫・嶋原佳子・湯浅 啓 (2016): 養殖カンパチで発生している *Vibrio harveyi* 感染症. 魚病研究, **51**, 1–7.
- 村田 修 (1987): ヒラメの伝染性腸管白濁症. 魚病研究, **22**, 59–61.
- 室賀清邦 (1995): 海産魚介類の仔稚におけるウイルス性および細菌性疾病. 魚病研究, **30**, 71–85.
- Muroga, K. (2001): Viral and bacterial diseases of marine fish and shellfish in Japanese hatcheries. *Aquaculture*, **202**, 23–44.
- Muroga, K., G. Lio-Po, C. Pitogo and R. Imada (1984): *Vibrio* sp. isolated from milkfish (*Chanos chanos*) with opaque eyes. *Fish Pathol.*, **19**, 81–87.
- Muroga, K., S. Takahashi, H. Yamanoi and M. Nishibuchi (1979): Non-cholera vibrio isolated from diseased ayu. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **45**, 829–834.
- Nakai, T. (2010): Application of bacteriophages for control of infectious diseases in aquaculture. In “Bacteriophages in

- the control of food- and waterborne pathogens” (ed. by P. M. Sabour and M. W. Griffiths). ASM Press, Washington, DC, pp. 257–272.
- 日本魚病学会 (2015) : 選定された魚病名 (2015年改訂), 魚病研究, **50**, 218–230.
- Nishibuchi, M., K. Muroga, R. J. Seidler and J. L. Fryer (1979): Pathogenic *Vibrio* isolated from cultured eels – IV. Deoxyribonucleic acid studies. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **45**, 1469–1473.
- 農林水産省 消費・安全局 畜水産安全管理課 (2017) : 水産用医薬品の使用について (第30報), 農林水産省, 32 p.
- 大西圭二・室賀清邦 (1976) : 養殖ニジマスのビブリオ病の一原因菌 – I. 生化学的性状. 魚病研究, **11**, 159–165.
- Pascual, J., M. C. Macian, D. R. Arahal, E. Garay and M. J. Pujalte (2010): Multilocus sequence analysis of the central clade of the genus *Vibrio* by using the 16S rRNA, *recA*, *pyrH*, *rpoD*, *gyrB*, *rctB* and *toxR* genes. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **60**, 154–165.
- Richards, G. P. (2014): Bacteriophage remediation of bacterial pathogens in aquaculture – a review of the technology. *Bacteriophage*, **4**, e975540.
- Sanjuan, E., F. Gonzalez-Candelas and C. Amaro (2011): Polyphyletic origin of *Vibrio vulnificus* biotype 2 as revealed by sequence-based analysis. *Appl. Environ. Microbiol.*, **77**, 688–695.
- 澤辺智雄 (2010) : ビブリオの多様性と進化. 日本細菌学雑誌, **65**, 333–342.
- 高橋幸則・下山泰正・桃山和夫 (1985) : 養殖クルマエビから分離された *Vibrio* 属細菌の病原性ならびに性状. 日本水産学会誌, **51**, 721–730.
- Tison, D. L., M. Nishibuchi, J. Greenwood and R. J. Seidler (1982): *Vibrio vulnificus* biogroup 2: New biogroup pathogenic for eels. *Appl. Environ. Microbiol.*, **44**, 640–646.