

げっ歯類のリンパ球性脈絡髄膜炎ウイルス (LCMV)

高木利一¹

大沢一貴²

¹ 日本エスエルシー株式会社 バイオテクニカルセンター 品質管理部

² 長崎大学大学院 医歯薬学総合研究科 比較動物医学分野

要 約

リンパ球性脈絡髄膜炎ウイルス (Lymphocytic choriomeningitis virus, LCMV) は、アレナウイルス科に属しマウスを自然宿主とする人獣共通感染性のウイルスで、1933年に初めてアメリカで分離され、これまでに日本や欧米などで感染した動物やヒトが確認されている。LCMVは、現在も免疫学研究の進展に貢献している一方で、動物飼育者や研究者などのヒトに対しては病原性や致死性もあることから、実験動物分野においては排除されるべき病原体と考えられている。日本国内の実験動物における感染報告例は稀なものの、2005年には輸入後に交配維持されていた野生由来の近交系マウスで汚染が確認された事例がある。本稿では、垂直感染したマウス個体は、免疫寛容に陥り抗体検出が困難とされること、帝王切開を実施してもウイルスを排除できないリスクを伴うこと、ヒトもウイルス感受性動物であることなどを考慮すると、実験動物施設において適切な導入時検疫および定期的モニタリングを行い、マウスコロニー内に絶対に持ち込ませない、拡散させないように注意を払う必要があることを概説する。

(実験動物ニュース 2023 Vol. 72 No. 2, p.84-89)

1. ウイルス

リンパ球性脈絡髄膜炎ウイルス (Lymphocytic choriomeningitis virus, LCMV) は、アレナウイルス科 (Arenaviridae) に属する。アレナウイルス科は、かつてアレナウイルス属 (*Arenavirus*) の1属であったが、現在は宿主により4属に大別され、哺乳類を宿主とするマムアレナウイルス属 (*Mammarenavirus*)、宿主が魚類のアンテナウイルス属 (*Antennavirus*)、および宿主がヘビ類のハートマニウイルス属とレプトアレナウイルス属 (*Hartmanivirus*, *Reptarenavirus*) に分けられている [17, 28]。本科の名称はウイルス粒子に宿主細胞由来のリボソームが取り込まれそれが砂粒状に見えるので、ラテン語の砂粒 (*Arenouse*) に由来し名付けられ、ウイルスは直径40~200 nmの球形または不定形でエンベロープを有する。

マムアレナウイルス属に分類される LCMV のゲノムは、線状一本鎖で二分節状のアンピセンス RNA で、3.4 kb からなる S-RNA と 7.2 kb からなる L-RNA の2分節から構成され、各分節には各2つの ORF が存在する。すなわち、S-RNA にはヌクレオカプシドタンパク質と糖タンパク質、L-RNA には RNA 依存性 RNA ポリメラーゼと zinc フィンガータンパク質がコードされている。

2. 宿主および感受性動物

マムアレナウイルス属は、LCMV やラッサウイルスなどの旧世界アレナウイルス、ならびにフニンウイルス、グアナリトウイルス、サビアウイルス、マチュポウイルスなどの新世界アレナウイルスの2群に大別され、概ね各ウイルスは固有のげっ歯類を自然宿主としている [29]。LCMV の自然宿主はハツカネズミ (*Mus musculus*) で、感受性動物としてはヒト、ハムスターやモルモット等のげっ歯類、イヌ、ブタならびにサル類など多くの動物種が知られている。

3. ウイルス分離

LCMV は、1933年に Armstrong らによってセントルイス脳炎と診断された患者から最初に分離され、マウスからは1935年に Traub により分離された [2, 25]。その後も、ヒトの脳脊髄液や移植臓器、マウモセットの肝臓あるいは野生のネズミなどからウイルス分離され、これまでに30以上の LCMV 株が報告されている [9, 16]。日本国内においては、1937年に笠原らによりウイルスが分離され [11]、その後も大阪港のハツカネズミから1990年に分離された OQ 株、フランスから輸入したマウスから2005年に

分離された M 株ないし BRC 株が知られている [10, 35, 36]。

4. バイオセーフティレベル (BSL)・アニマルバイオセーフティレベル (ABSL)

LCMV は、日本国内の多くの施設において BSL2 に分類され、動物感染実験の場合 ABSL3 として扱う機関が多いと推察される。米国 CDC/NIH の Biosafety in Microbiological and Biomedical Laboratories, 6th Edition においては、取扱い状況によって細分化されている [30]。原則としては BSL2, ヒト以外の霊長類で致死性が明らかな株、エアロゾル発生リスクが高い場合や高濃度使用の場合、感染した移植用腫瘍、野外分離株ならびにヒト症例の臨床材料を操作する場合については BSL3, マウスの脳で継代されたウイルス株を用いたマウス感染実験は ABSL2, ハムスターの感染実験は ABSL3 と実験内容に応じて細分化されている。他方で WHO が公表している Laboratory Biosafety Manual, 4th Edition では、リスク評価を基に経済的に実現かつ持続可能な施設の状況に応じた安全対策と危険性のバランスがとれるよう、個々の状況や優先順位に即した判断が求められている [34]。日本国内においても各機関あるいは実験者は、これらガイドラインやマニュアルを参考に微生物を安全に取扱うための設備機器および個人用防護具などを整備し、適切に運用するシステムを構築するとよいであろう。

5. 検査方法

検査方法には、抗体検査や遺伝子検査のほか、ウイルス培養検査や Mouse/Hamster Antibody Production (MAP/HAP) テストがある。抗体検査については、日本国内では ICLAS モニタリングセンターあるいはジャクソン・ラボラトリー・ジャパンに、海外では IDEXX Laboratories などに委託することができる。ジャクソン・ラボラトリー・ジャパンあるいは IDEXX Laboratories は、少量の血液で検査可能なため、遺伝子組換え動物など希少な動物の場合においても安楽死処分せず直接その個体を検査することができる。また、米国 Biotech Trading Partners 社からは、8 ウェルストリッププレートの ELISA キットが販売され、少検体数の検査から効率的かつ経済的に検査することができる。日本国内においては、バキュロウイルス組換え LCMV 抗原を用いた ELISA 法が確立されているが、現在までに検査キットの市販には至っていないようである [23]。抗体産生が微弱な場合、遺伝子検査に頼らざるを得ないであろう。複数の機関で解析・設計されたプライマーを用いた RT-PCR 法が報告されているが、LCMV 株間の塩基配列

の相同性はそれほど高くなく、どのウイルス株でも検出可能なユニバーサルプライマーの設計は極めて困難と考えられる [10, 21]。

ウイルス培養検査や MAP/HAP テストは、検査期間が長く感度がやや低い欠点はあるものの陽性信頼度が高く優れたウイルス検出方法といえる。すなわち、脾臓、腎臓ないし肺の 10% 臓器乳剤を培養細胞 (Vero 細胞, BHK 細胞または L 細胞) に播種しウイルスの有無を確認する、あるいはマウスやハムスターの腹腔に接種し抗体価上昇の有無を検査する。また、LCMV は日米欧の医薬品規制調和国際会議のガイドライン (ICH-Q5A (R1)) に基づきヒト又は動物細胞株を用いた医薬品製造などにおいて混入すべきでないウイルスの 1 つとして定められ、これに基づきウイルス否定試験が実施されている [31, 32, 33]。ウイルス培養検査や MAP/HAP テストはいずれも古典的な方法ではあるが、使用する RT-PCR 検査の LCMV 検出スペクトルの内か外か不確実な場合、信頼度の高い検査方法は極めて限られる。その点で、ウイルス RNA を高感度に検出可能な方法が開発されることが期待されているともいえる。

6. ヒトの臨床症状

ヒトでの LCMV 感染例では、無症状の場合も多いが、発症した場合は発熱、頭痛、筋肉痛、あるいは倦怠感を伴うインフルエンザ様症状を示す。また、妊娠中の感染では、流産や新生児の先天性水頭症、脈絡網膜炎、精神障害を起こすことがある。臓器移植ドナーの LCMV 感染に起因するレシピエントの死亡例が複数報告されているが、臓器移植を除きヒト-ヒト水平感染の報告はないようである。免疫抑制状態に誘導する場合は重篤になる傾向にあり、今後わが国でも注意を払うべきであろう [9, 16]。

7. マウスに関する知見

1) マウスの感染様式

LCMV の自然宿主であるマウスの脳内に実験的にウイルスを接種した場合に、いわゆるリンパ球性脈絡髄膜炎を惹起し、接種後約 1 週間で立毛、円背、間代性痙攣を起こし死亡する。また、マウスの場合、水平感染では抗体産生を認め多くは無症状に推移するが、垂直感染の場合は抗体が産生されにくい免疫寛容状態となり、持続感染して唾液や尿中にウイルスを排出するといわれている。

2) 野生動物の抗 LCMV 抗体

これまでに、アメリカ大陸、ヨーロッパ大陸あるいは中国大陸など複数の地域で抗体保有動物の存在が確認されており、抗 LCMV 抗体保有率は、ガボン

(2019～2020年)で2.25%，バルバドス(2019年)で3.0%，コロンビア(2010～2011年)で10.0%，スペイン(2003～2006年)で3.8%，イタリア(2002～2006年)で8.3%，イギリス(2004年)で4.2%，アルゼンチン(1998～2003年)で9.4%などの報告がある[5, 7, 8, 15, 18, 20, 26]。日本国内でも、森田らにより1984～1987年に国内固有種であるアカネズミ(*Apodemus speciosus*)から静岡県および千葉県で一例ずつ(0.3%および0.7%)低抗体価であるものの確認されている。また、森田らにより1990年に横浜港、1991年に大阪港に生息する野生マウスの抗体調査が行われ(7.0～25.9%)、1998～2001年には吉川らにより名古屋港(6.1%)や神戸港(30.0%)でも行われている[13, 14]。複数匹の陽性を確認できた地域は、海外と直接交流のある限られた港湾地区での調査であり、また20年以上前に捕獲した動物のデータであるため、近年における日本国内全般の抗体保有野生ネズミの分布状況については不明である。

3) 実験動物施設における感染例

実験動物分野におけるLCMV感染例については、1986年に佐藤らにより抗体検査が行われ、マウス(SPFを含む)やシリアンハムスターなどで2～6%の抗体保有率であることが確認されている[19]。直近の感染報告例は、2005年に理化学研究所がフランスのパスツール研究所より導入した野生由来の近交系マウスにおける感染である[10, 35]。帝王切開を経てこれらマウスを導入したものの、垂直感染したLCMVをコロニーから排除できなかったとされている。免疫機能の不完全な新生子期にLCMVが感染した場合、免疫寛容状態をマウスに引き起こすことが知られており、パスツール研究所でも8年間に渡り発見されなかったのも抗体産生が微弱であったためと推察される。これらを踏まえると、LCMVがマウスコロニーに侵淫した場合、血清学的に検出することはそれほど容易ではない可能性がある。現在、日本国内の主要な実験動物生産業者におけるLCMV検査は、血清検査あるいはPCR検査を年4回実施して

いる。また、ICLASモニタリングセンターは、大学、研究所および製薬企業などから依頼された血清検査結果を公にしている。これらの検査で過去10年間における抗LCMV抗体あるいはウイルスゲノム陽性例は確認されていないとされており、日本国内の施設にLCMV感染マウスが存在する可能性は低いと考えられる。しかしながら、海外においては野生マウスやヒトのLCMV感染が報告されているため[1, 3, 8, 24, 26]、遺伝子組換えマウスなど海外から動物を導入するにあたっては、施設内へウイルスを拡散させないよう十分な検疫体制が必要であると考えられる。

4) 日本国内分離株の特徴(マウス病原性・組織持続性)

マウスにおけるLCMVの致死率は、感染細胞の表面に存在するウイルスエピトープペプチドと宿主MHCクラスI分子の複合体を認識する細胞傷害性T細胞によって引き起こされる組織損傷に起因すると報告されている[4, 6, 27]。そこで、国内分離のOQ株およびBRC株、ならびに米国分離のWE株におけるマウスに対する病原性を確認するため、DBA/1J(H-2^q)、BALB/c(H-2^d)およびC57BL/6(H-2^b)マウスに10⁴ TCID₅₀(50% Tissue Culture Infectious Dose)を腹腔内接種したところ、OQ株とWE株を感染させたマウスはいずれも立毛や衰弱が認められ、死亡個体の確認されたマウス系統もあった。一方でBRC株感染マウスはいずれの系統においても無症状で、他2株で高い致死率を示したDBA/1Jマウスにおいても臨床徴候や致死性を示さなかったことから、BRC株はマウスに対して低病原性または非病原性の株であることが示唆された(表1)[22, 36]。さらに、BRC株感染C57BL/6マウスの主要臓器における経時的なウイルスゲノム量をリアルタイムRT-PCR法を用いて確認したところ、感染後3か月でも肺や肺胞液にウイルスゲノムRNAが持続的に存在していることが確認された(図1)[22]。このことから、宿主とウイルス株の組合せによっては、ウイルスが尿だけでなく呼吸器系から持続的に排泄される可能性を考慮する必要があるのかもしれない。

表1 ウイルス接種4週後におけるマウス生存率

系統 株	DBA/1J (H-2 ^q)	BALB/c (H-2 ^d)	C57BL/6 (H-2 ^b)
OQ	0% (0/6)*	83% (5/6)	100% (5/5)
BRC	100% (6/6)	100% (6/6)	100% (5/5)
WE	0% (0/6)	100% (6/6)	100% (5/5)

3週齢雌のマウス3系統(DBA/1J, BALB/cおよびC57BL/6)の5～6匹に、ウイルス3株(OQ, BRCおよびWE)を10⁴ TCID₅₀腹腔内接種した。

*: 括弧内は(生存匹数/接種匹数)

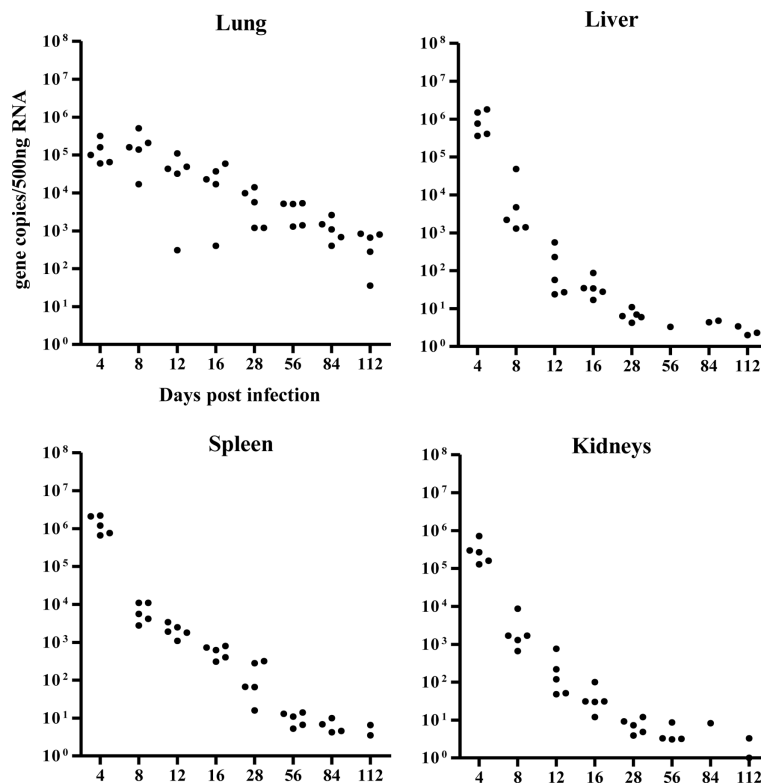


図1 BRC株感染C57BL/6マウスの接種4～112日後における組織中のウイルスゲノム量
3週齢雌のC57BL/6マウス5匹にBRC株を 10^4 TCID₅₀腹腔内接種し、接種4、8、12、16、28、56、84および112日後に肺、肝臓、脾臓、腎臓を採取し、各組織におけるtotal RNA 500 ng中のウイルスゲノム量についてOne step Real Time RT-PCR法を用いて定量した。

8. 今後の展望

海外においては野生マウスから、あるいは野生マウスを起因とする繁殖生産マウスおよびその動物飼育者から抗LCMV抗体が確認されている [5, 7, 8, 12, 15, 18, 20]。また、LCMV感染によるヒトの先天性疾患の可能性も報告されている [3, 24]。一方、日本国内では野生マウスのLCMV感染はそれほど調査されておらず、実験動物施設における陽性報告はない。しかしながら、2005年に日本国内のマウスから分離された事実は、今後もLCMVの持続感染動物への警戒は不可欠であることを示唆している。動物の授受が頻繁に行われている現状を顧みると、ほとんどの施設で事故経験のないLCMVなどのげっ歯類の人類共通感染性病原体の検索は決して疎かにしてはならない。LCMVの場合、持続感染系が一旦成立すると通常の微生物モニタリングによる抗体検出が困難となり、コロニーからのウイルス排除が後手に回り被害が甚大となりかねない。それには、コロニー内にLCMVを絶対に持ち込まないための細心の導入時検疫体制ならびに定期的なモニタリング検査に加え、適確に判断できる「管理者」の育成が肝要といえる。

参考文献

1. Alburkat H, Jääskeläinen AJ, Barakat AM, Hasony HJ, Sironen T, Al-Hello H, Smura T, Vapalahti O. 2020. Lymphocytic Choriomeningitis Virus Infections and Seroprevalence, Southern Iraq. *Emerg Infect Dis.* 26: 3002–3006.
2. Armstrong C, Lillie R D. 1934. Experimental lymphocytic choriomeningitis of encephalitis epidemic. *Public Health Rep.* 49: 1019–1027.
3. Ansari N, Demmler-Harrison G, Coats DK, Paysse EA. 2021. Severe congenital chorioretinitis caused by congenital lymphocytic choriomeningitis virus infection. *Am J Ophthalmol Case Rep.* 22: 101094.
4. Barthold, S.W. and Smith, A.L. 2007. Lymphocytic choriomeningitis virus. pp. 179–213. In: *The Mouse in Biomedical Research*, 2nd ed Vol. 2. (Fox, J.G., Barthold, S.W., Davisson, M.T., Newcomer, C.E., Quimby, F.W. and Smith, A.L., eds.), Academic Press, New York.
5. Becker SD, Bennett M, Stewart JP, Hurst JL. 2007. Serological survey of virus infection among wild house mice (*Mus domesticus*) in the UK. *Lab Anim.* 41: 229–238.

6. Botten, J.W. and Kotturi, M.F. 2007. Adaptive immunity to Lymphocytic choriomeningitis virus: new insights into antigenic determinants. *Future Virol.* 2: 495–508.
7. Castellar A, Guevara M, Rodas JD, Londoño AF, Arroyave E, Díaz FJ, Levis S, Blanco PJ. 2017. First evidence of lymphocytic choriomeningitis virus (Arenavirus) infection in *Mus musculus* rodents captured in the urban area of the municipality of Sincelejo, Sucre, Colombia. *Biomedica.* 37: 75–85.
8. Douglas KO, Cayol C, Forbes KM, Samuels TA, Vapalahti O, Sironen T, Gittens-St Hilaire M. 2021. Serological Evidence of Multiple Zoonotic Viral Infections among Wild Rodents in Barbados. *Pathogens.* 10: 663.
9. Fischer SA, Graham MB, Kuehnert MJ, Kotton CN, Srinivasan A, Marty FM, Comer JA, Guarner J, Paddock CD, DeMeo DL, Shieh WJ, Erickson BR, Bandy U, DeMaria A Jr, Davis JP, Delmonico FL, Pavlin B, Likos A, Vincent MJ, Sealy TK, Goldsmith CS, Jernigan DB, Rollin PE, Packard MM, Patel M, Rowland C, Helfand RF, Nichol ST, Fishman JA, Ksiazek T, Zaki SR. 2006. Transmission of lymphocytic choriomeningitis virus by organ transplantation. *N. Engl. J. Med.* 354: 2235–2249.
10. Ike F, Bourgade F, Ohsawa K, Sato H, Morikawa S, Saijo M, Kurane I, Takimoto K, Yamada YK, Jaubert J, Berard M, Nakata H, Hiraiwa N, Mekada K, Takakura A, Itoh T, Obata Y, Yoshiki A, Montagnetelli X. 2007. Lymphocytic choriomeningitis infection undetected by dirty-bedding sentinel monitoring and revealed after embryo transfer of an inbred strain derived from wild mice. *Comp. Med.* 57: 272–281.
11. Kasahara S, Hamano R, Yamada R, Tsubaki S. 1937. Choriomeningitis virus isolated in the course of experimental studies on endemic encephalitis. *Tras. Soc. Pathol. Jpn.* 27: 581–585.
12. Knust B, Ströher U, Edison L, Albariño CG, Lovejoy J, Armeanu E, House J, Cory D, Horton C, Fowler KL, Austin J, Poe J, Humbaugh KE, Guerrero L, Campbell S, Gibbons A, Reed Z, Cannon D, Manning C, Petersen B, Metcalf D, Marsh B, Nichol ST, Rollin PE. 2014. Lymphocytic choriomeningitis virus in employees and mice at multipremises feeder-rodent operation, United States, 2012. *Emerg Infect Dis.* 20: 240–247.
13. Morita C, Matsuura Y, Fujii H, Joh K, Baba K, Kato M, Hisada M. 1991. Isolation of lymphocytic choriomeningitis virus from wild house mice (*Mus musculus*) in Osaka port, Japan. *J. Vet. Med. Sci.* 53: 889–892.
14. Morita C, Matsuura Y, Kawashima E, Takahashi S, Kawaguchi J, Iida S, Yamanaka T, Jitsukawa W. 1991. Seroepidemiological survey of lymphocytic choriomeningitis virus in wild house mouse (*Mus musculus*) in Yokohama port, Japan. *J. Vet. Med. Sci.* 53: 219–222.
15. Ledesma J, Fedele CG, Carro F, Lledó L, Sánchez-Seco MP, Tenorio A, Soriguer RC, Saz JV, Domínguez G, Rosas MF, Barandika JF, Gegúndez MI. 2009. Independent lineage of lymphocytic choriomeningitis virus in wood mice (*Apodemus sylvaticus*), Spain. *Emerg. Infect. Dis.* 15: 1677–1680.
16. Paddock C, Ksiazek T, Comer JA, Rollin P, Nichol S, Shieh WJ, Guarner J, Goldsmith C, Greer P, Srinivasan A, Jernigan D, Kehl S, Graham M, Zaki S. 2005. Pathology of fatal lymphocytic choriomeningitis virus infection in multiple organ transplant recipients from a common donor. *Mod. Pathol.* 18: 263A–264A.
17. Radoshitzky SR, Buchmeier MJ, Charrel RN, Clegg JCS, Gonzalez J-PJ, Günther S, Hepojoki J, Kuhn JH, Lukashevich IS, Romanowski V, Salvato MS, Sironi M, Stenglein MD, de la Torre JC, ICTV Report Consortium. 2019. ICTV Virus Taxonomy Profile: Arenaviridae. *J Gen Virol.* 100: 1200–1201.
18. Riera L, Castillo E, Del Carmen Saavedra M, Priotto J, Sottosanti J, Polop J, Ambrosio AM. 2005. Serological study of the lymphochoriomeningitis virus (LCMV) in an inner city of Argentina. *J Med Virol.* 76: 285–289.
19. Sato H, Miyata H. 1986. Detection of lymphocytic choriomeningitis virus antibody in colonies of laboratory animals in Japan. *Exp. Anim.* 35: 189–192.
20. Tagliapietra V, Rosà R, Hauffe HC, Laakkonen J, Voutilainen L, Vapalahti O, Vaheri A, Henttonen H, Rizzoli A. 2009. Spatial and temporal dynamics of lymphocytic choriomeningitis virus in wild rodents, northern Italy. *Emerg. Infect. Dis.* 15: 1019–1025.
21. Takagi T, Ohsawa M, Morita C, Sato H, Ohsawa K. Genomic analysis and pathogenic characteristics of lymphocytic choriomeningitis virus strains isolated in Japan. 2012. *Comp Med.* 62: 185–192.
22. Takagi T, Ohsawa M, Yamanaka H, Matsuda N, Sato H, Ohsawa K. 2017. Difference of two new LCMV strains in lethality and viral genome load in tissues. *Exp Anim.* 66: 199–208.
23. Takimoto K, Taharaguchi M, Morikawa S, Ike F, Yamada YK. 2008. Detection of the antibody to lymphocytic choriomeningitis virus in sera of laboratory rodents infected with viruses of laboratory and newly isolated strains by ELISA using purified recombinant nucleoprotein. *Exp. Anim.* 57: 357–365.
24. Tevaearai F, Moser L, Pomar L. 2022. Prenatal Dia-

- gnosis of Congenital Lymphocytic Choriomeningitis Virus Infection: A Case Report. *Viruses*. 14: 2586.
25. Traub E. 1935. A filterable virus recovered from white mice. *Science*. 81: 298–299.
 26. Ushijima Y, Abe H, Ozeki T, Ondo GN, Mbadanga MJVM, Bikangui R, Nze-Nkogue C, Akomo-Okoue EF, Ella GWE, Koumba LBM, Nso BCBB, Mintsa-Nguema R, Makouloutou-Nzassi P, Makanga BK, Nguelet FLM, Zadeh VR, Urata S, Mbouna AVN, Massinga-Loembe M, Agnandji ST, Lell B, Yasuda J. 2021. Identification of potential novel hosts and the risk of infection with lymphocytic choriomeningitis virus in humans in Gabon, Central Africa. *Int J Infect Dis*. 105: 452–459.
 27. Zinkernagel, R.M. and Doherty, P.C. 1974. Restriction of in vitro T cell-mediated cytotoxicity in lymphocytic choriomeningitis within a syngeneic or semiallogeneic system. *Nature*. 248: 701–702.
 28. <https://ictv.global/report/chapter/arenaviridae/arenaviridae> (2023年2月28日確認)
 29. <https://ictv.global/report/chapter/arenaviridae/arenaviridae/mammarenavirus> (2023年2月28日確認)
 30. https://www.cdc.gov/labs/pdf/SF__19_308133-A_BMBL6_00-BOOK-WEB-final-3.pdf (2023年2月28日確認)
 31. https://www.maff.go.jp/nval/hourei_tuuti/pdf/100303toriatsukai.pdf (2023年2月28日確認)
 32. <https://www.pmda.go.jp/files/000156380.pdf> (2023年2月28日確認)
 33. <https://www.pmda.go.jp/files/000212850.pdf> (2023年2月28日確認)
 34. <https://www.who.int/publications/item/9789240011311> (2023年2月28日確認)
 35. 池 郁生, Bourgad F, 大沢一貴, 高木利一, 佐藤 浩, 森川 茂, 酒井宏治, 水谷哲也, 西條政幸, 倉根一郎, 滝本一広, 山田靖子, Jaubert J, Berard M, 中田初美, 平岩典子, 目加田和之, 高倉 彰, 伊藤豊志雄, 小幡裕一, 吉木 淳, Montaguteli X. 2010. 輸入マウスに感染していたリンパ球性脈絡髄膜炎ウイルス. *獣医畜産新報*. 63: 205–207.
 36. 高木利一, 大沢牧子, 森田千春, 池 郁生, 佐藤 浩, 大沢一貴. 2009. 国内分離リンパ球性脈絡髄膜炎ウイルス (LCMV) 2株におけるマウス病原性比較. *九州実験動物雑誌*. 25: 37–42.