

BEZIEHUNGEN ZWISCHEN HYDROPHOBIZITÄT, HÄMAGGLUTINATION UND ADHÄRENZMECHANISMEN VON *STREPTOCOCCUS SUIIS*

Siti Isrina Oktavia Salasia* und Christoph Lämmle**

ABSTRAKT

Streptococcus suis hat eine besondere Bedeutung als Infektionserreger bei Schwein, anderen Tieren und auch beim Menschen. Die untersuchten Streptokokkenkulturen der vorliegenden Arbeit konnten aufgrund kultureller, biochemischer und serologischer Untersuchungen als *Streptococcus suis* identifiziert werden. Die Serotypisierung der Kulturen gelang mit 28 verschiedenen monospezifischen Typenantisera. Die innerhalb der *S. suis*-Kulturen feststellbaren Typenantigene waren überwiegend den Serotypen 2, 1/2 und 1 zuzuordnen. Das Vorkommen der Typenantigenmikrokapsel stand in direkter Beziehung zu Oberflächenladungen der Kulturen. Die Oberflächenhydrophobizität konnte im Hexadecanadhärenztest festgestellt werden. *S. suis*-Kulturen mit hydrophoben Oberflächeneigenschaften agglutinierten Erythrozyten vom Mensch, Schwein und Kaninchen. Die Beziehungen zwischen Hydrophobizität, Hämagglutination und adhätierenden Eigenschaften der Kulturen konnte mit 3 Zellmodellen gezeigt werden. *S. suis*-Kulturen, die eine Hämagglutination zeigten, wiesen eine deutliche Adhärenz an HeLa-Zellen, an Epithelzellen und an Lungenmakrophagen vom Kaninchen

* Lab. Patologi Klinik, Fakultas Kedokteran Hewan, Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta

** Institut für Bakteriologie und Immunologie, Fachbereich Veterinärmedizin, Justus-Liebig-Universität Gießen, Deutschland

auf. Nicht hämagglutinierende hydrophob reagierende Kulturen waren nur an Epithelzellen und an Lungenmakrophagen nachweisbar. Die hydrophile Kulturen zeigte keine vergleichbare Adhärenz an 3 Zellmodellen.

Nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit stellt die Oberflächenhydrophobizität neben dem hämagglutinierenden Adhäsion einen zweiten Adhäsionsmechanismus von *S. suis* dar und könnte eine Voraussetzung für das intrazelluläre Überleben von *S. suis* in Makrophagen sein.

RELATIONSHIP BETWEEN SURFACE HYDROPHOBICITY, HAEMAGGLUTINATION AND ADHERENCE MECHANISM OF *STREPTOCOCCUS SUIIS*

ABSTRACT

Streptococcus suis is well known as the causative agent of disease in various animal including pigs and human. The streptococcal cultures isolated from pigs and human have been characterized and identified biochemically and serologically as *Streptococcus suis*. The cultures could be serotyped with 28 different monospecific antisera. The result of this study indicated that the predominant antigen types of the *S. suis* cultures belonged to serotypes 2, 1/2, 1. The occurrence of the type specific microcapsule appeared to be related with the surface hydrophobicity of the bacteria. The surface hydrophobicity could be demonstrated by hexadecan adherence tests. The *S. suis* cultures with hydrophobic surface agglutinated erythrocytes of humans, pigs and rabbits. The relationship between surface hydrophobicity, haemagglutinating and adherence properties of cultures could be demonstrated with 3 cell models. The haemagglutinating cultures adhered in high number to HeLa cells, epithelial cells and to alveolar macrophages from rabbits. The non haemagglutinating cultures with hydrophobic surfaces adhered only to epithelial cells and to alveolar macrophages. *S. suis* cultures with hydrophilic surfaces showed no comparable reaction with 3 cell models.

The result showed that *S. suis* cultures have 2 different adherence mechanisms. The surface hydrophobicity, additionally to the haemagglutinating adhesin, seemed to be a second adherence mechanism of this bacterial species. This could be a prerequisite for the intracellular survival of *S. suis* in macrophages.

HUBUNGAN ANTARA HIDROFOBISITAS, HEMAGGLUTINASI DAN MEKANISME PELEKATAN *STREPTOCOCCUS SUIIS*

ABSTRAK

Streptococcus suis telah dikenal sebagai penyebab infeksi penyakit pada berbagai hewan termasuk babi dan manusia. Kultur streptokokal isolat dari babi dan manusia telah dikarakterisasi dan diidentifikasi secara biokemik dan serologik sebagai *Streptococcus suis*. Penentuan serotipe dapat dilakukan dengan menggunakan 28 macam antiserum monospesifik. Hasil penelitian ini menunjukkan kebanyakan kultur *S. suis* bereaksi dengan tipe antigen 2, 1/2 dan 1. Penampilan tipe antigen mikrokapsel dari kultur *S. suis* nampak mempunyai kaitan dengan sifat hidrofobik permukaan. Sifat hidrofobitas tersebut dapat ditentukan dengan menggunakan tes hexadecan. Kultur *S. suis* yang mempunyai permukaan hidrofob mengagglutinati eritrosit manusia, babi dan kelinci. Hubungan antara hidrofobitas, hemagglutinati dan sifat pelekatan bakteri pada sel telah ditunjukkan melalui 3 sel model. Kultur *S. suis* yang mempunyai sifat mengagglutinati eritrosit terbukti melekat dengan nyata pada sel-sel HeLa, sel-sel epitel dan sel-sel makrofag alveolar dari kelinci. Pada kultur yang mempunyai sifat hidrofob dan tidak mengagglutinati eritrosit telah dibuktikan melekat hanya pada sel-sel epitel dan sel-sel makrofag. Sedangkan pada kultur yang mempunyai sifat hidrofil tidak menunjukkan adanya pelekatan pada ke tiga sel model.

Dari hasil penelitian ini telah dibuktikan adanya dua mekanisme pelekatan yang berbeda dari *S. suis*. Hidrofobitas permukaan bakteri disamping adhesin hemagglutinin mempunyai peranan sebagai mekanis-

me pelekatan yang kedua dari *S. suis* dan dapat digunakan sebagai persyaratan untuk pertahanan hidup bakteri didalam makrofag.

EINLEITUNG

Streptococcus suis hat eine besondere Bedeutung als Infektionserreger beim Schwein. *S. suis* kann darüberhinaus auch bei anderen Tierarten und auch bei Infektionen des Menschen isoliert werden. Als Infektionen des Menschen wurden unter anderem Arthritiden, Meningitiden und auch Septikämien beschrieben (Arends und Zanen 1988). Als besonders infektionsgefährdet erwiesen sich Personen, die häufig mit Schweinen oder Schweinefleisch in Berührung waren (Clifton-Hadley 1983).

S. suis wurde in älterer Literatur innerhalb der serologischen Lancefield Gruppen R, S und T geführt (De Moor, 1963). Windsor und Elliott (1975) benannten R und S Streptokokken als *S. suis* Serotyp 2 und 1. In den letzten Jahren konnten darüberhinaus zahlreiche weitere Serotypen innerhalb der Spezies *S. suis* festgestellt werden (Perch et al. 1983, Gottschalk et al. 1989, Gottschalk et al. 1991).

Ziel der vorliegenden Untersuchungen war es, zunächst ein Typisierungssystem für *S. suis* zu erstellen. Im weiteren war es von Interesse, Beziehungen zwischen Serotyp, Oberflächenhydrophobizität der Kulturen, hämagglutinierenden und adhärenenden Eigenschaften von *S. suis* aufzuzeigen.

MATERIAL UND METHODEN

Die biochemische Charakterisierung und Serotypisierung der Kulturen erfolgte wie beschrieben (Estoe pangestie und Lämmler, 1993). Im weiteren wurden mit Hilfe des Hexadecanadhärenztests die Oberflächenhydrophobizität von *S. suis* sowie hämagglutinierende Eigenschaften der Kulturen untersucht (Wibawan und Lämmler, 1991, Wibawan et al. 1993, Salasia et al. 1994).

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

In den vorliegenden Untersuchungen wurden *S. suis*-Isolate von Schwein und Mensch biochemisch und serologisch charakterisiert und identifiziert. Die *S. suis*-Kulturen zeigten überwiegend eine positive Amylase-, Salicin- und Trehalosereaktion bei gleichzeitig negativer Voges-Proskauer-Reaktion und fehlendem Wachstum in Flüssigmedium in Gegenwart von 6,5% NaCl. Alle weiteren biochemischen Reaktionen wiesen ein weitestgehend einheitliches Bild der *S. suis*-Isolate von Schwein und Mensch auf (Tabelle 1). Diese Ergebnisse entsprachen im wesentlichen den Ergebnissen von Estoe pangestie und Lämmler (1993) und Tarradas et al. (1994).

Aufgrund neuerer Untersuchungen läßt sich *S. suis* mittlerweile in 28 bzw. 29 verschiedene Serovare oder Serotypen unterteilen (Gottschalk et al. 1989, Gottschalk et al. 1991). In den vorliegenden Untersuchungen wurden Kaninchen mit den Serotyp-Referenzkulturen immunisiert und nach Erhalt der Antiseren, dort wo Kreuzreaktionen auftraten, mit den entsprechenden kreuzreagierenden heterologen Stämmen absorbiert. Nach Absorption konnten 28 monospezifische Antiseren zur weiteren Typisierung eingesetzt werden. Die Ablösung der Typenantigene der *S. suis*-Kulturen erfolgte durch Autoklavieren bzw. durch Formamidbehandlung der Bakterien (Estoe pangestie und Lämmler, 1993). Die Serotypisierung mit spezifischen Antiseren gegen die Kapseltypen 1 bis 28 ergab hauptsächlich die klassischen Serotypen 1, 2 und 1/2, die den bisherigen Lancefield Gruppen R und S bzw. RS entsprachen. Einige der Kulturen ließen sich auch innerhalb der neu beschriebenen Serotypen einordnen. Trotz der großen Zahl an Typenantigenreferenzkulturen waren einige *S. suis*-Kulturen nicht typisierbar (Tabelle 2).

S. suis Serotyp 2 kommt eine besondere Bedeutung als Zoonoseerreger zu. Die Ansteckung des Menschen scheint in erster Linie durch direkten Kontakt mit Schweinen und davon hergestellten Produkten zu erfolgen. Über die Isolierung von *S. suis* Serotyp 2 bei Infektionen des Menschen wurde schon vermehrt berichtet. *S. suis*-Kulturen vom Serotyp 2 konnten bei Fällen von Arthritiden, Meningitiden, Septikämien und Endokarditiden als Erreger nachgewiesen werden (Arends und Zanen 1988). Die vermehrte Isolierung von *S. suis*-Serotyp 2 bei erkrankten Schweinen könnte von epidemiologischer Bedeutung bei Infektionen des Menschen sein.

Tabelle 1. Biochemische Eigenschaften der *S. suis*-Kulturen

Biochemische Eigenschaften zur vorläufigen Identifizierung	<i>S. suis</i> isoliert von	
	Schwein (n=58)	Mensch (n=4)
Amylase	58 (100) ¹	4 (100)
Salicin	55 (95)	4 (100)
Wachstum in THB+6,5% NaCl	0 (0)	0 (0)
Trehalose	56 (97)	4 (100)
Voges-Proskauer	3 (5)	0 (0)
Weitere biochemische Eigenschaften		
Arabinose	0 (0)	0 (0)
Argininhydrolyse	58 (100)	4 (100)
Äsculin	46 (79)	3 (75)
Glucose	58 (100)	4 (100)
Inulin	50 (86)	4 (100)
Lactose	55 (95)	3 (75)
Maltose	57 (98)	4 (100)
Mannit	0 (0)	1 (25)
Saccharose	57 (98)	4 (100)
Sorbit	0 (0)	0 (0)

n = Zahl der Kulturen

¹ = Zahl der positiven Kulturen (%)

Zur weiteren Abklärung der Zusammenhänge zwischen Serotyp und Oberflächenladung der Kulturen kam der Hexadecanadhärenztest zur Anwendung (Wibawan und Lämmner, 1992). Hierbei werden die Bakterien zwischen einer wässrigen Phase und einer Hexadecanphase aufgetrennt. Haben die Bakterien hydrophobe Eigenschaften, adhären sie an das Hexadecan und sind in der wässrigen Phase

Tabelle 2. Verteilung der Typenantigene innerhalb der *S. suis*-Kulturen, ermittelt durch Immundiffusion und Koagglutination.

<i>S. suis</i> isoliert von	n	Serotyp
Schwein (n=58)	13 ¹	1
	22	2
	7	1/2
	1	3
	2	4
	1	10
	3	22
	1	26
	8	NT
	Mensch (n=4)	4

NT = Nicht typisierbar

n = Zahl der Kulturen

¹ = Zahl der Kulturen mit dem jeweiligen Serotyp

weniger oder nicht mehr nachweisbar. Im Gegensatz dazu sind Bakterien mit mehr hydrophilen Oberflächeneigenschaften in der wässrigen Phase auffindbar. Bei der Untersuchung der *S. suis* Isolate von Schwein und Mensch zeigte sich, daß die überwiegende Zahl der Kulturen eher hydrophile Oberflächeneigenschaften aufwies. Bei einigen *S. suis*-Kulturen waren hydrophobe Oberflächeneigenschaften nachweisbar. Dies erwies sich als unabhängig von dem jeweiligen Serotyp der Kulturen. Oberflächenproteine, wie der Clumping-Faktor, das fibronectinbindende Protein und auch das Protein A von *Staphylococcus aureus*, schienen für die Oberflächenhydrophobizität dieser Spezies von Bedeutung zu sein (Kuusela 1978, Johnson und Wadström 1984). Über die für die Hydrophobizität von *S. suis* verantwortlichen Proteine liegen bislang noch keine Informationen vor.

Nach den Untersuchungen von Gottschalk et al. (1990) wiesen alle untersuchten *S. suis*-Kulturen hydrophile Oberflächeneigenschaften auf. Diese Untersuchungen wurde mit dem Salzaggregationstest durchgeführt. Die Unterschiede dieser Untersuchung mit den vorliegenden Ergebnissen könnte auf eine größere Empfindlichkeit des Hexadecanadhärenztests gegenüber dem Salzaggregationstest zurückzuführen sein.

In vorausgegangenen Studien wiesen einige *S. suis*-Kulturen hydrophobe Oberflächeneigenschaften auf und agglutinierten gleichzeitig Erythrozyten unterschiedlicher Herkunft. Diese Hämagglutination korrelierte mit adhätierenden Eigenschaften der Kulturen an HeLa-Zellen (Lämmler et al. 1993). Nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchungen führten einige Kulturen mit hydrophoben Oberflächeneigenschaften gleichzeitig zu einer Agglutination von Erythrozyten von Mensch, Schwein und Kaninchen. Einige Kulturen zeigten allerdings hydrophobe Oberflächeneigenschaften ohne eine gleichzeitige Hämagglutinationsreaktion. Hydrophil reagierende Kulturen zeigten ebenso keine Hämagglutinationsreaktion. Die Beziehung zwischen Hydrophobizität, Hämagglutination und adhätierenden Eigenschaften der Kulturen konnte in HeLa-Zelladhärenzversuchen gezeigt werden. Ausgewählte *S. suis*-Kulturen, die eine Hämagglutination zeigten, wiesen eine deutliche Adhärenz an HeLa-Zellen auf. Kulturen ohne Hämagglutinin, unabhängig ob die Kulturen hydrophob oder hydrophil waren, zeigten keine vergleichbare Adhärenz (Tabelle 3, Abb.1 und 2). Eine Beziehung zwischen Hämagglutination und adhätierenden Eigenschaften von *S. suis* wurde auch von Haataja et al. (1993) beschrieben. Diese Autoren wiesen nach, daß Galactose eine wichtige Bedeutung für die Adhärenz von *S. suis* an Pharyngealepithelzellen hatte.

Die Bedeutung der Oberflächenhydrophobizität für das Adhärenzverhalten von *S. suis* konnte im weiteren mit 3 ausgewählten *S. suis*-Kulturen untersucht werden. Die Kulturen waren von R. Higgins und M. Gottschalk (Department of Pathology and Microbiology, School of Veterinary Medicine, University of Montreal, Qu-bec, St-Hyacinthe, Canada) zur Verfügung gestellt worden. Gottschalk et al. (1992) gelang es durch wiederholtes Kultivieren in Gegenwart von typenspezifischem Antiserum die *S. suis*-Mutanten M42 und M2 einer bekapselten *S. suis*-Ausgangskultur (89-1591) herzustellen. Die

Mutanten unterschieden sich unter anderem durch eine fehlende Bekapselung bzw. Typisierbarkeit der Kultur M2, das Fehlen eines spezifischen Zellwandproteins (44 kDa) und auch in der Mäusepathogenität beider Mutanten (Gottschalk et al. 1992). Die Ergebnisse der vorliegende Untersuchungen konnten diese Typisierungsergebnisse bestätigen. Nach den Angaben von Gottschalk et al. (1992) ergaben elektronenmikroskopische Untersuchungen eine fehlende Bekapselung der Mutante M2 und eine "irreguläre" Bekapselung der Mutante M42. Der Verlust an Kapselmateriale zeigte sich nach den vorliegenden Ergebnissen zum einen in einer Zunahme der Oberflächenhydrophobizität der Kulturen. Besonders hervorzuheben ist dabei, daß die "irregulär" bekapselte Mutante M42 mittlere Hydrophobizitätswerte und die nicht bekapselte Mutante M2 hohe Hydrophobizitätswerte zeigte (Tabelle 4). Eine vergleichbare Beziehung zwischen der Oberflächenhydrophobizität von bekapselten und nicht bekapselten B-Streptokokkenkulturen wurde von Wibawan und Lämmler (1991, 1992) beschrieben.

Tabelle 3. Beziehung zwischen Hydrophobizität, Hämagglutination und Adhärenz von 11 ausgesuchten *S. suis*-Kulturen an HeLa-Zellen.

<i>S. suis</i> isoliert von	n	% Hydrophobizität	Hämagglutination	Adhärenz an HeLa-Zellen
Schwein	3	87 ¹ (82 - 92)	+	621 ¹ (342 - 811)
	4	20 (9 - 26)	-	7 (2 - 14)
Mensch	4	23 (22 - 24)	-	5 (3 - 8)

n = Zahl der Kulturen

¹ = Mittelwert (4 separate Untersuchungen) der Adhärenz der untersuchten Kulturen (Bakterien/20 HeLa-Zellen)

() = niedrigster und höchster Wert

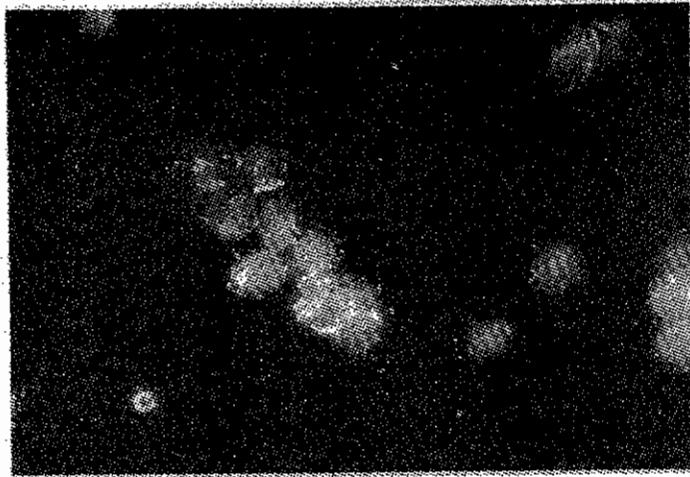


Abbildung 1: Typische HeLa-Zelladhärenz der *S. suis*-Kultur 177.



Abbildung 2: HeLa-Zellen ohne adhärerende Bakterien.

Tabelle 4. Beziehungen zwischen Hydrophobizität und Adhärenz von 3 ausgesuchten *S. suis*-Kulturen an Epithelzellen, Makrophagen und an HeLa-Zellen.

<i>S. suis</i> -Kultur	% Hydrophobizität	Adhärenz an Epithelzellen	Adhärenz an Makrophagen	Adhärenz an HeLa-Zellen
89-1591	6	84 ¹	23 ²	24 ³
M42	40	423	207	39
M2	96	1017	574	21

$p < 0.001$

- ¹ = Mittelwert (4 separate Untersuchungen) der Adhärenz der untersuchten Kulturen (Bakterien/50 Epithelzellen)
² = Mittelwert (4 separate Untersuchungen) der Adhärenz der untersuchten Kulturen (Bakterien/20 Makrophagen)
³ = Mittelwert (4 separate Untersuchungen) der Adhärenz der untersuchten Kulturen (Bakterien/20 HeLa-Zellen)

In Adhärenzversuchen mit diesen 3 *S. suis*-Kulturen zeigte sich, daß mit der Zunahme der Oberflächenhydrophobizität eine Zunahme der Adhärenz der Kulturen an Epithelzellen und auch an Makrophagen feststellbar war (Tabelle 4). Diese Ergebnisse korrespondierten erneut mit den Befunden von Wibawan und Lämmler (1991, 1992). Diese Autoren konnte bei Streptokokken der serologischen Gruppe B ebenso eine Beziehung zwischen Oberflächenhydrophobizität und adhärierenden Eigenschaften der Kulturen nachweisen. Ähnlich wie auch von Nealon und Mattingly (1985) für B-Streptokokken beschrieben, könnten die hydrophoben Oberflächenproteine von *S. suis* eine ersten Stufe der Interaktion der Bakterien an Wirtszellen vermitteln. Gottschalk et al. (1991) untersuchten die Adhäsion von *S. suis* an Lungengewebe. Dabei zeigte sich keine Korrelation zwischen der Oberflächenhydrophobizität

und dem Adhärenzvermögen der Kulturen. Alle untersuchten *S. suis*-Kulturen wiesen hydrophile Oberflächeneigenschaften auf. Wie bereits erwähnt, könnte dies auf die Empfindlichkeit der Hydrophobizitätsmessungen zurückzuführen sein. Die Bekapselung schien ebenso keinen entscheidenden Einfluß auf das Adhärenzverhalten an Lungengewebe zu haben. Sowohl bekapselte als auch unbekapselte *S. suis*-Kulturen zeigten nach den Untersuchungen von Gottschalk et al. (1991) ein vergleichbares Adhärenzverhalten. Diese Autoren vermuteten, daß andere, von der Bekapselung unabhängige Mechanismen, für das Adhärenzverhalten verantwortlich waren.

Die Ausgangskultur wie auch beide Mutanten der vorliegenden Untersuchungen wiesen keine Agglutination von Erythrozyten auf. Diese hämagglutinationsnegativen Kulturen zeigten entsprechend auch keine Adhärenz an HeLa-Zellen (Tabelle 4). Das hämagglutinierende Adhäsion scheint somit einen zweiten Adhäsionsmechanismus von *S. suis* darzustellen.

ZUSAMMENFASSUNG

Die untersuchten Streptokokkenkulturen der vorliegenden Arbeit konnten aufgrund biochemischer und serologischer Untersuchungen als *S. suis* identifiziert werden. Die innerhalb der *S. suis*-Kulturen feststellbaren Typenantigene waren überwiegend den Serotypen 2, 1 und 1/2 zuzuordnen. Die Beziehung zwischen Typenantigenmikrokapsel und Oberflächenladungen der Kulturen konnte im Hexadecanadhärenztest festgestellt werden. Einige *S. suis*-Kulturen mit hydrophoben Oberflächeneigenschaften agglutinierten Erythrozyten von Mensch, Schwein und Kaninchen. Diese hämagglutinierenden Kulturen wiesen eine vermehrte Adhärenz an HeLa-Zellen auf. Nicht hämagglutinierende hydrophob reagierende Kulturen wiesen im Gegensatz zu hydrophil reagierenden Kulturen eine vermehrte Adhärenz an Epithelzellen und an Lungenmakrophagen vom Kaninchen auf. Die Beziehung zwischen Bekapselung, Hydrophobizität und adhärenzenden Eigenschaften von *S. suis* konnte im weiteren an 2 Kapselmutanten und einer bekapselten *S. suis*-Ausgangskultur gezeigt werden. Die Oberflächenhydrophobizität stellt neben dem hämagglutinierenden Adhäsion einen zweiten Adhäsionsmechanismus von *S. suis* dar und könnte eine Voraussetzung für das intrazelluläre Überleben von *S. suis* in Makrophagen sein. Die aufgeführten Eigenschaften von *S. suis* ermöglichen eine stammspezifische Charakterisierung einzelner

Kulturen dieser Spezies. Dies könnte eine Bedeutung in epidemiologischen Fragestellungen haben und zum Verständnis der Pathogenen von *S. suis* Infektionen beitragen.

LITERATURVERZEICHNIS

Arends JP. and Zanen HC. (1988). Meningitis caused by *Streptococcus suis* in humans. Rev. Infect. Dis. 10: 131-137.

Clifton-Hadley FA. (1983). *Streptococcus suis* type 2 infections. Br. Vet. J. 139: 1-5.

De Moor CE. (1963). Septicaemic infections in pigs caused by haemolytic Streptococci of new Lancefield groups designated R, S and T. Antonie v. Leeuwenhoek. J. Microbiol. Serol. 29: 272-280.

Estoepongstie S. and Lämmler Ch. (1993). Distribution of capsular types 1 to 28 and further characteristics of *Streptococcus suis* isolates from various european countries. Zbl. Bakt. 279: 394-403.

Gottschalk M., Higgins R., Jacques M., Mittal KR. and Henrichsen J. (1989). Description of 14 new capsular types of *Streptococcus suis*. J. Clin. Microbiol. 27: 2633-2636.

Gottschalk M., Higgins R., Jacques M., Beaudoin M. and Henrichsen J. (1991). Characterization of six new capsular types (23 through 28) of *Streptococcus suis*. J. Clin. Microbiol. 29: 2590-2594.

Gottschalk M., Petitbois S., Higgins R. and Jacques M. (1991). Adherence of *Streptococcus suis* capsular type 2 to porcine lung sections. Can. J. Vet. Res. 55: 302-304.

Gottschalk M., Higgins R., Jacques M. and Dubreuil M. (1992). Production and characterization of two *Streptococcus suis*

capsular type 2 mutants. *Vet. Microbiol.* 30: 59-71.

Haataja S., Tikkanen T., Liukkonen J., Francois-Gerard C. and Finne J. (1993). Characterization of a novel bacterial adhesion specificity of *Streptococcus suis* recognizing blood group P receptor oligosaccharides. *J. Biol. Chem.* 268: 4311-4317.

Johnson P. and Wadström T. (1984). Cell surface hydrophobicity of *Staphylococcus aureus* measured by the salt aggregation test (SAT). *Curr. Top. Microbiol.* 10: 203-210.

Kuusela, P. (1978). Fibronectin binds to *Staphylococcus aureus*. *Nature* 276: 718-720.

Lämmle Ch., Pramono SU., Wibawan IWT., Salasia SIO. and Estoepangestie S. (1993). Relation between hemagglutination, surface hydrophobicity and adherence properties of *Streptococcus suis*. XII Lancefield International Symposium on Streptococci and Streptococcal Diseases. September 6-10, St.-Petersburg, Russia.

Nealon TJ. and Mattingly SJ. (1984). Role of cellular lipoteichoic acids in mediating adherence of serotype III strains of group B streptococci to human embryonic, fetal and adult epithelial cells. *Infect. Immun.* 43: 523-530.

Perch B., Pederson KB. and Henrichsen J. (1983). Serology of capsulated streptococci pathogenic for pigs: six new serotypes of *Streptococcus suis*. *J. Clin. Microbiol.* 17: 993-996.

Salasia SIO., Lämmle Ch. and Devriese LA (1994). Serotypes and putative virulence markers of *Streptococcus suis* isolates from cats and dogs. *Rev. Vet. Sci.* 57: 259-261.

Tarradas C., Arenas A., Malonado A., Luque I., Miranda A. and Perea A. (1994). Identification of *Streptococcus suis* isolated from

swine: Proposal for biochemical parameters. *J. Clin. Microbiol.* 32: 578-580.

Wibawan IWT., and Lämmle Ch. (1991). Influence of capsular neuraminic acid on properties of streptococci of serological group B. *J. Gen. Microbiol.* 137: 2721-2725.

Wibawan IWT., and Lämmle Ch. (1992). Role of hydrophobic surface proteins in mediating adherence of group B streptococci to epithelial cells. *J. Gen. Microbiol.* 138: 1237-1242.

Windsor R.S. and Elliott S.D. (1975). Streptococcal infection in young pigs. IV. An outbreak of streptococcal meningitis in weaned pigs. *J. Hyg.* 75: 69-75.