総 説

本邦における人獣共通オンコセルカ症： その起因種と媒介ブユ種

高岡 宏行*

マラヤ大学理学部生物科学研究所（クアラルンプール 50603 マレーシア）

（受領：2015年3月17日；掲載決定：2015年4月25日）

Zoonotic onchocerciasis in Japan: its causative *Onchocerca* species and vector black fly species

Hiroyuki TAKAOKA*

*Institute of Biological Sciences, Faculty of Science, University of Malaya
(Kuala Lumpur 50603, Malaysia)*

* Corresponding author's E-mail address: takaoka@oita-u.ac.jp

(Received: 17 March 2015; Accepted: 25 April 2015)

Abstract: Information on zoonotic *Onchocerca* species and their black fly vectors is reviewed in relation to zoonotic onchocerciasis in Japan. Ten *Onchocerca* species are known in five kinds of ungulates in Japan: *O. cervicalis* in horse (*Equus caballus*); *O. gibsoni*, *O. gutturosa*, *O. lienalis* and *O. sp.* in cattle (*Bos taurus*); *O. suzukii* and *O. skrjabini* in Japanese serow (*Capricornis crispus*); *O. eberhardi* and *O. skrjabini* in Japanese deer (*Cervus nippon*); *O. dewittei japonica* and *O. takaokai* in wild boar (*Sus scrota*). *Onchocerca dewittei japonica* was determined as a causative agent of all 10 human cases of zoonotic onchocerciasis that occurred in Japan. *Simulium bidentatum* was found to be a natural vector of *O. dewittei japonica*. Five other black fly species, *S. arakawae*, *S. japonicum*, *S. oitanum*, *S. quinquestriatum* and *S. rufibasis*, were implicated as potential vectors of *O. dewittei japonica*. Natural vectors of other *Onchocerca* species were *S. bidentatum* for *O. takaokai*; *S. arakawae*, *S. daisense* and *S. kyushuense* for *O. lienalis*; *S. arakawae*, *S. bidentatum*, *S. daisense* and *S. oitanum* for *O. sp.*, and potential vectors were *S. arakawae* and *S. oitanum* for *O. takaokai*; *S. arakawae*, *bidentatum* and *S. oitanum* for both *O. eberhardi* and *O. skrjabini*.

Key words: *Onchocerca*, zoonotic onchocerciasis, black fly, vector, causative agent

はじめに

ブユはハエ目に属し、雌成虫が吸血するため、人や家畜に被害をもたらす重要な衛生昆虫として知られている。ブユの生活史は、卵、幼虫、蛹、成虫の4期からなり、成虫以外は汚染されていない大小様々な流水系に生息する。ブユの分布は、幼虫、蛹の発育に適した河川を有する環境であれば、世界の熱帯地域から寒帯地域まで、また低地から高地まで広くみられる。ブユの吸血が人とその営みに与える影響は地域によって異なるが、観光業の低下、家畜の死、原虫や糸状虫などの媒介による人や家畜への病気の感染などが報告されている（Adler et al. 2004）。ブユの人への影響で最も知られているのは、アフリカや中南米に分布し、糸状虫の一種であるヒト回旋糸状虫 *Onchocerca volvulus*（Leukart）を起因種とする人オンコセルカ症 human onchocerciasis（アフリカの流行地では、河川盲目症 river blindness と呼ばれる）で、世界保健機関などによる防圧計画が西アフリカのボルタ河流域で開始された1970年代のはじめには約1,800万人の感染者がいてと推定され、流行地域の住民にとっては健康上だけでなく社会

経済的にも大きな負担となっていた（Crosskey 1990）。

従来、我が国を含めアジアには、このようなブユ媒介性の重要な感染症は知られていなかったため、疾病媒介者としてのブユの研究はほとんどされていなかった。この状況を一変させたのは、1987年に大分で見つかった動物寄生性オンコセルカによる人体感染症例である（Beaver et al. 1989; Hashimoto et al. 1990）。これは、我が国、そしてアジア地域としても初めての症例として注目された。

筆者らは、大分で報告された最初の人体症例をきっかけとして、その起因種と媒介昆虫の調査を進め、これまで、牛寄生性オンコセルカ種とその媒介ブユに関して得られた幾つかの新知見を報告してきた。これらの知見は総説にまとめられた（高岡1999）。

その後、2000年に大分において第3の症例が発生し（Takaoka et al. 2001）、その起因種がイノシシ寄生性のオンコセルカであることが判明したのを契機に、イノシシやニホンジカなどの野生動物のオンコセルカに研究の重点が移り、さらに、人体症例の起因種の同定や自然感染調査におけるブユ体内の糸状虫幼虫の同定にDNA解析が導入されるなど、新

しい展開をみるなかで、さらに多くの新知見が得られた。

本総説の内容は、人獣共通オンコセルカ症、家畜と野生動物のオンコセルカ種、それらの媒介ブユ種、まとめ、から構成される。家畜のオンコセルカおよびその媒介ブユ種については前回の総説の内容と大部分は重複するが、この点予めご理解をお願いしたい。

人獣共通オンコセルカ症

人獣共通オンコセルカ症 zoonotic onchocerciasis は、我が国で最初の症例が報告される以前は、カナダ (Ali-Khan 1977)、スイス (Siegenthaler and Gubler 1965)、ウクライナ (Azarova et al. 1965)、米国 (Beaver et al. 1974) から各々 1 例の計 4 例の報告しかなく、世界的に広く見られるが、稀な病気であると考えられてきた。我が国では、さらに 1995 年に大分で第 2 の症例がみつかり (Takaoka et al. 1996)、21 世紀になったあとも、大分で 4 例 (このうち 1 例は福岡県在住者で大分の病院にて診断、感染場所は特定されていない)、広島で 3 例、島根で 1 例発生しているので、合計 10 例を数える (Fukuda et al. 2015; Takaoka et al. 2001, 2004, 2005; Uni et al. 2010, 2015a; Ishizawa et al. 2015)。国外でも 10 数例が追加報告され [アルバニア 1 例 (Pampiglione et al. 2001)、イラン 1 例 (Mowlavi et al. 2014)、オーストリア 1 例 (Koehsler et al. 2007)、ハンガリー 1 例 (Sallo et al. 2005)、クウェート 1 例 (Hira et al. 2008)、チュニジア 1 例 (Otranto et al. 2012)、カナダ 1 例 (Lai et al. 2014)、トルコ 3 例 (Ilhan et al. 2013; Otranto et al. 2011, 2012)、米国 5 例 (Biswas and Yassin 2013; Bur et al. 1998; Eberhard et al. 2012, 2013; Wright et al. 2002)], 新たな感染症として研究が進められている。

人オンコセルカ症が糸状虫の雌成虫が産みだした無数の仔虫によって引き起こされる皮膚症状や眼症状などを主症状とするのに比べ、人獣共通オンコセルカ症では、成虫が単独で寄生し仔虫を産むに至らない場合が多いので、症状は成虫寄生部位に限られ、一般的に軽い。我が国の症例では、側頭部 (耳の後方)、手背、手首、指、前胸部、足 (側面) など、普通衣服に覆われていない部位の皮下に形成された腫瘍 (大きさ: 長径 1 cm から 3 cm) が主症状で、痛みや発疹を伴った例も報告されている。国外の症例では、同様な皮下腫瘍のほか、成虫が眼やその周辺に侵入し、その結果として生じたとされる結膜炎などの眼症状も報告されている (Otranto et al. 2012; Mowlavi et al. 2014)。

人獣共通オンコセルカ症の診断は、摘出した腫瘍の病理標本内にみられる成虫の断面を観察し、形態的に同定できる場合もあるが、たいていの場合は難しい。最近では、DNA 解析をもちいた分子診断が実際に有効であることが示されている (Fukuda et al. 2011)。

人獣共通オンコセルカ症の起因種は、欧米では従来、牛寄生性の *Onchocerca gutturosa* Neumann または馬寄生性の *Onchocerca cervicalis* (Stiles) ではないかとの報告が多いが、最近では、シカ寄生性の *Onchocerca jakutensis* (Gubonov) や犬寄生性の *Onchocerca lupi* Rodonaja が起因種として同定されている (Koehsler et al. 2007; Sréter et al. 2002; Otranto et al. 2011, 2012; Eberhard et al. 2013)。後者が起因種の症例では、成虫が眼に侵入したり、その周辺の皮下に寄生し、眼の症状のもとになっており、眼性オンコセルカ症 ocular onchocerciasis と呼ばれている (Otranto et al. 2012; Mowlavi et al. 2014)。我が国

の症例とは起因種と症状の点で異なる。我が国の第 1 および第 2 の人体症例では、当初、起因種は牛の *O. gutturosa* ではないかと報告されていたが、後述するように、第 3 の症例の起因種としてイノシシからみつかった新亜種 *Onchocerca dewittei japonica* Uni, Bain & Takaoka が同定されたのを機に訂正された。

本症の媒介者については、後で述べるように、我が国の大分においてキアシツメトゲブユ *Simulium bidentatum* (Shiraki) が報告されている (Fukuda et al. 2010b) 以外は、まだ不明である。

家畜のオンコセルカ種

オンコセルカ *Onchocerca* は、線形動物綱旋尾線虫目の糸状虫上科に含まれる糸状虫 *filaria* の属名の一つで、回旋糸状虫ともよばれる。世界で 33 種 (1981 年に Bain がまとめた 24 種にそれ以後記載された 9 種を加算) が知られ、人を終宿主とするヒト回旋糸状虫 *O. volvulus* と犬やオオカミなどを終宿主とする *O. lupi* を除き、家畜や野生の有蹄類が終宿主である。オンコセルカの生活史・伝播には媒介者を必要とするが、これまで分かっている約 10 種のオンコセルカについてみる限りでは、吸血昆虫のブユまたはヌカカが媒介者である。

我が国の馬、牛に寄生するオンコセルカおよびその媒介者についての研究は 1950 年代の中頃までは行われてきたが、その後はほとんど行われていない。既存の報告のなかには再検討を要するものも含まれていたため、今日の知見に照らし合わせて考察を加えた。

我が国では、明治の中頃から、馬の皮膚病“夏癬”の病因学的研究のなかで、北海道や東北産の馬の頸軛帯にオンコセルカが寄生していることが知られるようになり、虫種名としては *Onchocerca reticulata* Diesing が一般に用いられていた。板垣・一ノ瀬 (1930) は、本邦産の馬におけるオンコセルカの寄生部位が *O. reticulata* について欧州で観察されている寄生部位 (前肢の腱や靱帯) とは違うことから本種の同定に疑問を抱き、成虫標本の形態を詳細に観察した上で、我が国の馬に寄生している種は *O. cervicalis* であると報告した。その後、佐藤ら (1954) も青森県産の馬に *O. cervicalis* の寄生を報告している。Bain (1975) による *O. reticulata* および *O. cervicalis* の詳細な再記載と比較するかぎりでは、上記の 2 つの論文の記載と図は間違いなく *O. cervicalis* と思われる。

一方、我が国の牛からは *Onchocerca gibsoni* (Cleland & Johnston) が東京の屠場にて国産牛から 1 例報告されている (板垣 1954)。この報告には詳しい記載や図がないので十分な検討はできないが、虫体が被検牛の皮下に形成された腫瘍中に発見されているので、本種であることは間違いないと思われる。本種はアジアおよびオーストラリアの牛に普通に認められるが、我が国ではその後の記録はない。

さらに、牛の皮膚病“コセ”または“ワヒ”の病因に関連して、*O. gutturosa* が鳥取県の牛から報告された (佐藤ら 1954)。これは成虫と仔虫の形態に基づいて同定されたものである。この報告の 1 年前に、牛の皮膚には 2 型の仔虫 (X 型、Y 型と呼称されている) がいることを新見・河野 (1953) が発表している。X 型は尾部を強く巻いているが、Y 型では尾部を巻いていない。また、X 型は Y 型に比し体長が短い (0.110–0.140 mm 対 0.195–0.210 mm)。佐藤ら (1954) および河野・新見 (1954) の論文では、この両型とも *O. gutturosa*

の仔虫と同定されている。彼等は、Y型からX型に時間とともに変化するものと解釈した。その後、欧米では*O. gutturosa*との異同が問題になっていた*Onchocerca lienalis* Stilesが独立種として区別されるようになったが (Bain et al. 1978; Eberhard 1979), 我が国ではこの問題は検討されずにきた。ちなみに欧米では、両種の仔虫は尾部を巻いていないY型である。また、成虫の寄生部位が前者では頸韌帯であるのに対し、後者では胃・脾臓結合部韌帯と異なる。さらに、皮膚中の仔虫の分布も種特異的で、前者では頸部および肩部、後者では下腹部、特に臍の周辺に多い。

筆者らは、前述したように、動物寄生性オンコセルカの人体症例の感染の仕組みを調査する中で、大分の牛舎で採集したブユを解剖して2型の仔虫と3期の第3期幼虫を見いだした (Takaoka and Bain 1990)。仔虫は、新見・河野 (1953) の2型と同じである。第3期幼虫は、体長の長い方から、Type I (1.075–1.380 mm) (*Onchocerca* sp. として扱われた)、Type II (0.870–0.950 mm) (*O. gutturosa* と仮に同定) およびType III (0.450–0.530 mm) (*O. lienalis* と同定) と称された。仔虫ではX, Yの2型を区別し、尾部を強く巻いていないY型はさらに*O. lienalis* と*O. gutturosa*に分けられた。尾部を強く巻くX型は両種とは異なる別種と考えられた。同じ頃、大分の屠場において牛の皮膚からX, Y両型の仔虫が見いだされ、牛の頸部および臍周辺の皮膚から得られたY型の仔虫がそれぞれ*O. gutturosa*および*O. lienalis*とみなされた (高岡1997)。X型仔虫は頸部および腹部いずれからも見いだされ、蛹から羽化させたキアシツメトゲブユの成虫に実験的に感染させた結果、体長がもっとも長い第3期幼虫 (Type I) に発育することが証明された (Takaoka 1990)。

これらの結果を要約すると、大分の牛にはこれまで我が国で報告されていた*O. gutturosa*に新たに*O. lienalis*と*O. sp.*の2種を加えた3種が寄生していることになる。ただ、大分の牛からは成虫が検出されたのは*O. gutturosa*のみである。ここで佐藤ら (1954) および河野・新見 (1954) の論文を再読し、付されたオンコセルカの雌成虫 (牛の頸韌帯部から見いだされた虫体) の写真や図を見ると、角皮に環状に走る明瞭な隆起脈が見られ、また神経輪の部位で体幅が少し膨隆しているなどの特徴から、これは間違いなく*O. gutturosa*であることが確認できる。一方、仔虫については、新見・河野 (1953) がX型も*O. gutturosa*とした点は訂正されなくてはならないが、Y型において*O. gutturosa*と*O. lienalis*とを区別していない点は、両種の異同がまだ議論されていた当時としては止むを得ないと思われる。両種の仔虫を形態的に鑑別するのは現在でも容易ではない。

野生動物のオンコセルカ種

我が国では、家畜の馬、牛以外の野生動物に寄生するオンコセルカ種に関しては、Suzuki et al. (1982) が岐阜県において日本固有種であるニホンカモシカ (ウシ科) から2種を報告したのが初めてである。この2種のオンコセルカのうち1種は欧州のアカシカとトナカイから報告されている*Onchocerca skrjabini* Rukhlyadevと同定され、2種目は新種*Onchocerca suzukii* Yagi, Bain & Shohoとして記載された (Yagi et al. 1994)。*O. skrjabini*は多くのオンコセルカ種と同様に雌成虫の角皮に明瞭な隆起脈を有するが、その末端は分岐することは稀である (Suzuki et al. 1997)。この点、隆起脈の末

端がしばしば分岐している*O. gutturosa*とは異なる。また*O. skrjabini*の大きな特徴の一つは、仔虫 (子宮前方形から取り出した標本) が0.372–0.423 mm×0.010–0.014 mmと例外的に大きいことである。一方、*O. suzukii*は系統的に古いグループに属する。本種は、雌成虫の角皮に環状に取り巻く隆起脈がないのが特徴である。Uni et al. (1998) は山形県のニホンカモシカにも両種の寄生を確認し、さらに*O. suzukii*の雌成虫の子宮内に初めて本種の仔虫を見だし、それが尾部を強く巻くX型であることを示した。この結果をもとに一時は、牛から報告された*O. sp.*と*O. suzukii*とは同一種であろうと推測されたが (Uni et al. 1998)、この推測のちに実施されたDNA解析により否定され、両者は別種であることが判明した (Fukuda et al. 2010b)。

我が国のニホンジカからは*O. skrjabini*と新種*Onchocerca eberhardi* Uni & Bainが寄生することが報告された (Uni et al. 2007)。*O. eberhardi*の第3期幼虫は他種に比べて0.380–0.425 mmと短い (Fukuda et al. 2008)。

2001年に大分県における第3の症例が報告され (Takaoka et al. 2001)、組織中に見いだされた虫が前の二つの症例と異なり雄成虫であったことから、起因種が想定していた*O. gutturosa*ではないことがわかった。その雄成虫は、Bain et al. (1977) によりマレーシアのイノシシから記載された*Onchocerca dewittei* Bain, Ramachandran, Petter & Makによく似た特徴をもっていた。大分のイノシシの調査でオンコセルカ種が高い割合で寄生していることわかり、得られた雌雄成虫の標本とバリの自然史博物館に保管してある*O. dewittei*の標本との詳細な形態比較の結果、雌成虫の角皮上の隆起脈の間隔がかなり長いという特徴などをもとに、本種は新亜種*O. dewittei japonica*として記載された (Uni et al. 2001)。前の二つの症例の起因種は*O. gutturosa*とされていたが、再検討の結果、*O. dewittei japonica*と訂正された (Takaoka et al. 2001, 2004)。*O. dewittei japonica*は、その後大分で発生した第4、第5、第6の症例、および中国地方の広島3例、島根の1例でも起因種になっている (Takaoka et al. 2004, 2005; Uni et al. 2010, 2015a; Fukuda et al. 2011, 2015; Ishizawa et al. 2015)。

その後、イノシシには*O. dewittei japonica*とは仔虫の長さで異なる別種の存在が示唆され、感染実験およびDNA解析でも別種の可能性が高まった (Fukuda et al. 2008, 2010a)。そして2011年に、大分のイノシシからこのオンコセルカ種の雌成虫が発見され、新種*Onchocerca takaokai* Uni, Fukuda & Bainとして記載された (Uni et al. 2015b)。本種も*O. suzukii*の雌成虫と同様、角皮に環状に取り巻く隆起脈を欠くが、体幅が小さいので*O. suzukii*とは区別される。

家畜のオンコセルカの媒介ブユ種

我が国の馬に寄生する*O. cervicalis*の媒介者は不明である。これまで、上野ら (1956) により東京都下小平町において採集されたヌカカ10数種類が解剖され未同定の幼線虫が見いだされているが、オンコセルカの幼虫は得られていない。また、細谷ら (1956) は、青森県および福島県において馬に飛来したブユ4種を解剖し幼線虫を見だし、それがオンコセルカの幼虫である可能性に触れている。この論文に掲載されている写真をみるかぎりでは、問題の幼虫は、その大きさおよび形態から糸状虫ではなく別の線虫に属するものである。本種は、英国では2種のヌカカ、*Culicoides nubeculosus* Meigen

および *Culicoides variipennis* (Coquillett), によって (Steward 1934; Mellor 1975), また仏でも前者によって (Bain and Petit 1978) 媒介されることが報告されている。

牛のオンコセルカの媒介種については, 細谷ら (1956) が鳥取県において調査を行い, ブユ4種とヌカカ2種を解剖しているが, オンコセルカ幼虫は見いだされていない。高岡ら (1977) は鹿児島県において牛舎で捕獲したブユ数種を解剖したが, すべて陰性であった。我が国の牛寄生性オンコセルカ幼虫と思われる自然感染は, 筆者らが大部分において調べたブユから見いだしたのが最初である (Takaoka et al. 1989)。牛寄生性オンコセルカ4種のうち *O. gibsoni* をのぞく3種とおもわれる第3期幼虫 (前述した Type I, Type II, Type III) が大部分の2種のブユから見つかっている (Takaoka and Bain 1990; Takaoka 1994)。すなわち Type II (*O. gutturosa* と仮に同定) および Type III (*O. lienalis* と同定) の媒介種として, 各々キアシツメトゲブユおよびヒメアシマダラブユ *Simulium arakawae* Matsumura が報告されている。この2種のブユはさらに Type I (*O. sp.*) の媒介にも関与しているが, 前者が主媒介者である。また熊本, 岩手の2県における調査では, *O. sp.* と *O. lienalis* の第3期幼虫である Type I と Type III の自然感染が明らかにされた (Takaoka 1994; Takaoka et al. 1992)。熊本ではキュウシュウヤマブユ *Simulium kyushuense* Takaoka が, 岩手ではダイセンヤマブユ *Simulium daisense* (Takahasi) が *O. lienalis* の媒介者として新たに加えられた。岩手ではさらにダイセンヤマブユとオオイタツメトゲブユ *Simulium oitanum* (Shiraki) が *O. sp.* の媒介に関わっていることが示された。筆者らは, 山口, 福岡, 鹿児島, 静岡の4県においても調査を行ったが, 山口のキアシツメトゲブユから *O. gutturosa* と思われる第3期幼虫 (Type II) が見いだされた以外は, すべて陰性であった (未発表)。

後日, Fukuda et al. (2008) は, イノシシの皮膚から得られた *O. dewittei japonica* および *O. takaokai* の仔虫を用いてブユ成虫に実験的に感染させた結果, 発育した両者の第3期幼虫は, 大きさや形態では互いに似ており, さらに Takaoka and Bain (1990) が以前に報告していた Type II と区別が困難であった。Fukuda et al. (2010b) は, さらに野外で採集したキアシツメトゲブユの雌成虫から, *O. sp.* (type A として報告されている) の他, *O. dewittei japonica* と *O. takaokai* の第3期幼虫を報告した。大分と山口の牛舎で採集されたキアシツメトゲブユから見つかった第3期幼虫 (Type II) は *O. gutturosa* ではなく, イノシシ寄生の *O. dewittei japonica* または *O. takaokai* であった可能性も出てきた。このような現状から判断して, キアシツメトゲブユが *O. gutturosa* の媒介者であると断定するのは難しく, 今後さらに検討する必要がある。

筆者らは, 大分と熊本では牛舎で採集したヌカカ8種も解剖したが, オンコセルカの幼虫は得られなかった (Takaoka et al. 1995)。ただ, 大分で採集したニワトリヌカカ *Culicoides arakawae* Arakawa から *O. lienalis* の第3期幼虫に酷似した糸状虫の幼虫が得られている点は付記しておきたい。この幼虫は第1期幼虫の形態や酸性フォスファターゼの活性部位が異なることから別のグループの糸状虫であることが分かった。ニワトリヌカカは, 牛舎で多数採集されても牛を吸血している個体はほとんどみられない。本種は本来鳥吸血性であることから, 見いだされた幼虫は鳥寄生性の糸状虫と思われる。

O. gutturosa および *O. lienalis* の媒介者に関しては, 国外で

も古い論文は両種を区別していないものもあり, 注意して読む必要がある。論文に記されている仔虫の寄生部位や第3期幼虫の大きさなどを指標にして, いずれの種について扱っているのか整理してみた。

Dohnal et al. (1990) はドイツにおいて *O. gutturosa* および *O. lienalis* を明らかに区別し, 各々, ヌカカの一種 *C. nubeculosus* およびブユの一種 *Simulium ornatum* Meigen が媒介可能種であることを感染実験で示した。また, *O. gutturosa* であることが明確に分かっている文献としては Bain (1979) と Mikhailyuk (1967) の二つしかない。前者は実験感染によりヌカカの一種 *C. nubeculosus* が媒介者になりうることを示した。また, 後者はウクライナにおいてブユの一種 *Simulium erythrocephalum* De Geer を媒介種として報告している。El-Sinnary and Hussein (1980) は, スーダンにおいてヌカカの一種 *Culicoides kingi* Austen で実験感染を行い, 本種幼虫の発育を報告している。第3期幼虫の大きさなどのデータは示されていないが, 仔虫を牛の肩部から得ているので *O. gutturosa* であったと思われる。Mwaiko (1981) は, タンザニアにおいて実験的に感染させたブユの一種 *Simulium vorax* Pomeroy の体内で *O. gutturosa* の発育を報告しているが, 第3期幼虫の平均の体長が 0.521 mm と短いので, 他の種の可能性が高い。

一方, *O. lienalis* であることが明確な論文としては, ウクライナにおいてブユの一種 *Simulium reptans* (Linnaeus) を媒介者として報告した Mikhailyuk (1967) と米国においてやはりブユの一種 *Simulium jenningsi* Malloch を報告した Lok et al. (1983) がある。英国, オーストリアおよびデンマークでブユの一種 *S. ornatum* が *O. gutturosa* の媒介者として報告されているが (Steward 1937; Eichler 1971; Supperer 1952; Kolstrup 1975), ここで扱われているオンコセルカ種は *O. gutturosa* ではなく明らかに *O. lienalis* である。今後これらの論文を引用する場合は注意する必要がある。

牛寄生性の *O. gibsoni* については, 我が国では, 本寄生虫の感染状況と同様に, 媒介者についても調べられていない。海外における本種の媒介種はヌカカ類で, マレーシアでは *Culicoides orientalis* Macfie, *Culicoides oxystoma* Kieffer, *Culicoides pungens* de Meijere, *Culicoides shortti* Smith & Swaminath が, オーストラリアでは *Lasiohelea townsvillensis* (Taylor) が, 各々, Buckley (1938) および Ottley and Moorhouse (1980) によって報告されている。

野生動物のオンコセルカの媒介ブユ種

我が国の野生動物に寄生するオンコセルカ種の媒介者については, 人獣共通オンコセルカ症の伝播との関連から研究が進められてきた。Fukuda et al. (2010b) は, 大分において野外で採集したブユ雌成虫を解剖し, 検出された第3期幼虫の形態的特徴とDNA解析の結果に基づいて, キアシツメトゲブユがイノシシの *O. dewittei japonica* および *O. takaokai*, の自然媒介者であることを初めて明らかにした。さらに, イノシシの皮膚から回収した仔虫をブユ成虫に感染させ, 第3期幼虫まで発育させることによって, 他の5種のブユ (ヒメアシマダラブユ, アシマダラブユ *Simulium japonicum* Matsumura, オオイタツメトゲブユ, ゴスジシラキブユ *Simulium quinquestriatum* (Shiraki), アカクラアシマダラブユ *Simulium rufibasis* Brunetti) も *O. dewittei japonica* を媒介する可能性があることも明らかにした (Fukuda et al. 2008)。Fukuda et al.

(2008)は、同様な手法を用いて、イノシシの*O. takaokai*については、ヒメアシマダラブユとオオイタツメトゲブユの2種が、ニホンカモシカの*O. eberhardi*および*O. skrjabini*についても、これらの2種にキアシツメトゲブユを加えた3種のブユが媒介可能種であることも示した。ドイツにおいては、*O. skrjabini*は2種のブユ、*S. ornatum*と*Prosimulium nigripes* Enderlein, に媒介されることが報告されている (Schulz-Key and Wenk 1981)。

ニホンカモシカの*O. suzukii*の媒介者についてはまだ不明であるが、飯川ら (2010) および佐藤ら (2010) は、野外で採集したアシマダラブユとオオブユの一種*Prosimulium* sp. から*O. suzukii*に特異的なミトコンドリアCOI遺伝子配列を検出し、これら2種のブユの伝播への関与を示唆している。彼らは、これら2種のブユとクロオオブユ*Twinnia japonensis* Rubtsov から*O. skrjabini*に特異的な遺伝子配列も検出している。

ま と め

新興感染症としての人獣共通オンコセルカ症について紹介し、我が国における本症の起因種および媒介者の調査を展開するなかで、動物寄生性オンコセルカ種とその媒介者について報告された最近の知見をまとめた。

オンコセルカの種類としては、家畜では、従来から報告されている馬の*O. cervicalis*, 牛の*O. gibsoni*, *O. gutturosa*に加え、*O. lienalis*と未記載種の*O. sp.* が寄生していることが分かった。野生動物では、ニホンカモシカに寄生する*O. suzukii*, *O. skrjabini*の2種のほかに、イノシシから*O. dewittei japonica*と*O. takaokai*が新亜種および新種として、ニホンジカから*O. eberhardi*が新種として記載された。*O. skrjabini*はニホンジカからも記録された。世界で報告されているオンコセルカの種数が33種であるのに対し、*O. gibsoni*を除いても9種が分布していることは、我が国のオンコセルカ相が予想以上に多様性に富んでいると言えよう。これらのいずれの種もブユを介して人に感染の可能性があると考えられるが、そのなかで、今のところ、イノシシの*O. dewittei japonica*だけが我が国の人獣共通オンコセルカ症の起因種となっていることは特筆される。各種成虫の形態的特徴を比較した結果はTakaoka et al. (2004) に示されている。将来、同様な人体症例が発生した場合に、腫瘍組織から摘出した虫体あるいは組織切片内の虫の断面像の同定の際に役立つと思われる。

媒介者については、大分において、キアシツメトゲブユが*O. dewittei japonica*の自然媒介者であることが明らかにされた。このブユは、同じくイノシシ寄生の*O. takaokai*のほか、牛の*O. sp.* も媒介する。さらに、このブユ種以外にも、少なくとも7種のブユが牛寄生性の*O. lienalis*, *O. sp.*, およびニホンカモシカの*O. skrjabini*, *O. eberhardi*のいずれかの媒介に係わっていることが示唆された。このような媒介者の特定は、伝播機構の解明や感染を未然に防ぐ上で重要である。

*O. dewittei japonica*以外のオンコセルカ種については、まだ人体感染の例は報告されていない。しかし、これら寄生虫の宿主動物は、北海道を除いて広く分布しており、また、媒介可能なブユ種のほとんどが人吸血性で、全国に広く分布していることを考慮すると、*O. dewittei japonica*以外のオンコセルカ種を起因種とする人獣共通オンコセルカ症もいつ、どこで発生しても不思議ではないことがわかる。人獣共通オンコセ

ルカ症は、過去にすでに発生していたが、見過ごされたり、犬糸状虫*Dirofilaria immitis* (Leidy) などの類似寄生虫による疾患と誤診されてきた可能性も考えられる。

オンコセルカ幼虫のブユ体内での発育は気温が摂氏17度以上を必要条件とするので (Takaoka et al. 1982), 人への感染は晩春 (あるいは初夏) から秋の間に起きると予想される。この期間にブユに吸血されないようにすることが感染を防ぐ上で大切である。

地域毎の家畜、野生動物におけるオンコセルカの寄生状況および媒介昆虫に関する情報は、感染が生じた場合の起因種の同定に役立つだけでなく、これら寄生虫の人への感染の予防対策を講じる上でも重要と思われる。

欧米で犬の*O. lupi*が人獣共通オンコセルカ症の起因種として同定され、眼症状を引き起こすことで注目を集めている。彼の地から我が国に輸入される犬が感染していた場合は、我が国でも感染が広がる恐れがあるので今後注意しておく必要がある。

人獣共通オンコセルカ症は、当初は九州の大分県だけに限定された“大分の風土病”とみられていたが、今世紀に入つてすでに4例が中国地方 (広島と島根) で報告された。今後は、大分以外の地域においても人獣共通オンコセルカ症への関心が高まり、本症および媒介ブユの研究もさらに進展するものと期待される。

謝 辞

今から28年前に、一枚の病理スライド標本中の寄生虫断面像から始まった筆者らの人獣共通オンコセルカ症研究の歩みを振り返るとき、紆余曲折を経ながらも、多くの新知見が得られ、本症の実態解明に大きく近づくことができたことに、この共同研究に携わってきた者の一人として深い感慨をおぼえる。これらの成果は多くの方々の御協力の賜物である。この共同研究を推進し、成功に導いたすべての共同研究者ならびに御支援をいただいた多くの協力者に謝意を表したい。特に、人体症例起因種の形態による同定、野生動物におけるオンコセルカ種の探索、分類、同定については宇仁茂彦博士 (元大阪市立大学、現マラヤ大学) ならびに故Odile Bain 博士 (フランス自然史博物館) の、また人体症例起因種の分子同定および媒介ブユ種の決定では福田昌子博士 (大分大学) の貢献が大きかったことを記しておきたい。馬場稔博士 (元大分大学、現北九州自然史博物館)、大塚靖博士 (元大分大学、現鹿児島大学)、青木千春さん (大分大学)、尾方枝さん (大分大学) は、オンコセルカ探索のための家畜、野生動物の検体の入手、オンコセルカ幼虫の自然感染調査に関連したブユ成虫の採集、飼育、解剖、さらに見いだされた幼虫の形態観察、計測、DNA解析に尽力された。各位の地道な努力なしにはどの成果も得られなかったと思う。Odile Bain 博士は、線虫、特に糸状虫の分類学的世界的な研究者であるが、残念なことに2012年10月16日に他界された。博士の途切れることのない適切な御指導と励ましがなければ、我が国の人獣共通オンコセルカ症の研究はこれほどの進展は見なかったと思う。博士の研究に注がれた熱い情熱に思いを巡らし、賜った御厚意に感謝し、改めて心から哀悼の意を表したい。

最後に、永年ご指導を賜った恩師の多田功九州大学名誉教授に心から感謝し、この小文を奉げたい。

文 献

- Adler, P. H., Currie, D. C. and Wood, D. M. 2004. The Black Flies (Simuliidae) of North America. xv+941 pp., Cornell University Press, Ithaca, New York, USA.
- Ali-Khan, Z. 1977. Tissue pathology and comparative microanatomy of *Onchocerca* from a resident of Ontario and other enzootic *Onchocerca* species from Canada and the USA. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 71: 469–482.
- Azarova, N. S., Miretskij, O. Y. and Sonin, M. D. 1965. The first discovered case of nematode parasitism in the USSR in a human being (genus *Onchocerca* Diesing, 1841). *Meditinskaya Parazitologiya i Parazitarnie Bolezni, USSR*, 34: 156–158, (in Russian).
- Bain, O. 1975. Redescription de cinq especes d'*Onchocerca*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 50: 763–788.
- Bain, O. 1979. Transmission d'*Onchocerca* bovine, *Onchocerca gutturosa*, par *Culicoides*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 54: 483–488.
- Bain, O. 1981. Le genre *Onchocerca*: hypotheses sur evolution et cle dichotomique des especes. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 56: 503–526.
- Bain, O., Ramachandran, C. P., Petter, F. and Mak, J. W. 1977. Description d'*Onchocerca dewittei* n. sp. (Filarioidea) chez *Sus scrofa* en Malaisie. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 52: 471–479.
- Bain, O. and Petit, G. 1978. Redescription du stade infestant d'*Onchocerca cervicalis* R. et H., 1910. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 53: 315–318.
- Bain, O., Petit, G. and Poulain, B. 1978. Validite des deux especes *Onchocerca lienalis* et *O. gutturosa* chez les Bovins. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 53: 421–430.
- Beaver, P. C., Horner, G. S. and Bilos, J. Z. 1974. Zoonotic onchocerciasis in a resident of Illinois and observations on the identification of *Onchocerca* species. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 23: 595–607.
- Beaver, P. C., Yoshimura, H., Takayasu, S., Hashimoto, H. and Little, M. D. 1989. Zoonotic *Onchocerca* in a Japanese child. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 40: 298–300.
- Biswas, A. and Yassin, M. H. 2013. An unexpected cause of eye irritation: a case of zoonotic ocular onchocerciasis. *Case Reports in Infectious Diseases*, doi:10.1155/2013/504749.
- Buckley, J. J. C. 1938. On *Culicoides* as a vector of *Onchocerca gibsoni* (Cleland & Johnston, 1910). *J. Helminthol.*, 16: 121–158.
- Burr, W. E. Jr., Brown, M. F. and Eberhard, M. L. 1998. Zoonotic *Onchocerca* (Nematoda: Filarioidea) in the cornea of a Colorado resident. *Ophthalmology*, 105: 1494–1497.
- Crosskey, R. W. 1990. The Natural History of Blackflies. ix + 711 pp., John Wiley & Sons Inc., Chichester, England.
- Dohnal, J., Blinn, J., Wahl, G. and Schulz-Key, H. 1990. Distribution of microfilariae of *Onchocerca lienalis* and *Onchocerca gutturosa* in the skin of cattle in Germany and their development in *Simulium ornatum* and *Culicoides nubeculosus* following artificial infestation. *Vet. Parasitol.*, 36: 325–332.
- Eberhard, M. L. 1979. Studies on the *Onchocerca* (Nematoda: Filarioidea) found in cattle in the United States. I. Systematics of *O. gutturosa* and *O. lienalis* with a description of *O. stilesi* sp. n. *J. Parasitol.*, 65: 379–388.
- Eberhard, M. L., Sims, A. C., Bishop, H. S., Mathison, B. A. and Hoffman, R. S. 2012. Ocular zoonotic *Onchocerca* infection in a resident of Oregon. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 87: 1073–1075.
- Eberhard, M. L., Ostovar, G. A., Chundu, K., Hobohm, D., Feiz-Erfan, I., Mathison, B. A., Bishop, H. S. and Cantey, P. T. 2013. Zoonotic *Onchocerca lupi* infection in a 22-month-old child in Arizona: first report in the United States and a review of the literature. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 88: 601–605.
- Eichler, D. A. 1971. Studies on *Onchocerca gutturosa* (Neumann, 1910) and its development in *Simulium ornatum* (Meigen, 1818). II. Behaviour of *S. ornatum* in relation to the transmission of *O. gutturosa*. *J. Helminthol.*, 45: 259–270.
- El-Sinnary, K. and Hussein, H. S. 1980. *Culicoides kingi* Austen: a vector of *Onchocerca gutturosa* (Neumann, 1910) in the Sudan. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 74: 655–656.
- Fukuda, M., Otsuka, Y., Uni, S., Bain, O. and Takaoka, H. 2010a. Genetic evidence for the presence of two species of *Onchocerca* from the wild boar in Japan. *Parasite*, 17: 33–37.
- Fukuda, M., Otsuka, Y., Uni, S., Bain, O. and Takaoka, H. 2010b. Molecular identification of infective larvae of three species of *Onchocerca* found in wild-caught females of *Simulium bidentatum* in Japan. *Parasite*, 17: 39–45.
- Fukuda, M., Otsuka, Y., Uni, S., Boda, T., Daisaku, H., Hasegawa, H., Takaoka, H. and Bain, O. 2011. Zoonotic onchocerciasis in Hiroshima, Japan, and molecular analysis of a paraffin section of the agent for a reliable identification. *Parasite*, 18: 185–188.
- Fukuda, M., Takaoka, H., Uni, S. and Bain, O. 2008. Infective larvae of five *Onchocerca* species from experimentally infected *Simulium* species in an area of zoonotic onchocerciasis in Japan. *Parasite*, 15: 111–119.
- Fukuda, M., Uni, S., Otsuka, Y., Eshita, Y., Nakatani, J., Ihara, K., Yoshikawa, Y., Goto, M., Fujiwara, S., Ramli, R., Sofian Azirun, M. and Takaoka, H. 2015. New case of zoonotic onchocercosis in northern Kyushu, Japan. *Parasitol. Int.*, under review.
- Hashimoto, H., Murakami, I., Fujiwara, S., Takayasu, S., Takaoka, H., Uga, S., Akao, N., Kondo, K. and Yoshimura, Y. 1990. A human case of zoonotic onchocerciasis in Japan. *J. Dermatol.*, 17: 52–55.
- Hira, P. R., Al-Buloushi, A., Khalid, N., Iqbal, J., Bain, O. and Eberhard, M. L. 2008. Zoonotic filariasis in the Arabian Peninsula: autochthonous onchocerciasis and dirofilariasis. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 79: 739–741.
- 細谷英夫, 玉井吉郎, 鮭川誠二. 1956. ワヒ病及び夏癬流行地から採集した蚋並びに糠蚊の体内に認められたミクロフィラリアについて. 東京獣医畜産学雑誌, 7: 7–13.
- Ilhan, H. D., Yaman, A., Morishima, Y., Sugiyama, H., Muto, M., Yamasaki, H., Hasegawa, H., Lebe, B. and Bajin, M. S. 2013. *Onchocerca lupi* infection in Turkey: A unique case of a rare human parasite. *Acta Parasitol.*, 58: 384–388.
- 飯川理永, 佐藤雪太, 原田沙希, 松本 淳, 野上貞雄, 肴倉孝明, 村田浩一, 高岡宏行, 湯川真嘉. 2010. 白馬乗鞍岳および御嶽山のブユにおけるフィラリア保有状況と分子系統. 獣医寄生虫学会誌, 9 (1): 64.
- Ishizawa, H., Kato, S., Nishimura, H., Tanaka, R., Fukuda, M., Takaoka, H. and Tsutsumi, Y. 2015. Zoonotic onchocerciasis. *Pathol. Int.* (Letter to Editor) 2015, 1–3 (doi:10.1111/pin.12258)
- 板垣四郎. 1954. 糸状虫の研究を顧みて. 麻布大研究報, 1: 1–10.
- 板垣四郎, 一ノ瀬幸三. 1930. 馬の頸靱帯に寄生する頸部オンコセルカ *Onchocerca cervicalis* Reilliet et Henry, 1910 に就いて. 中央獣医学会雑誌, 11: 893–907.
- Koehsler, M., Soleiman, A., Aspöck, H., Auer, H. and Walochnik, J. 2007. *Onchocerca jakutensis* filariasis in humans. *Emerg. Infect. Dis.*, 13: 1749–1752.
- Kolstrup, N. 1975. *Onchocerca gutturosa* in Danish cattle: prevalence, geographic distribution and host-vector relationship. *Acta Vet. Scand.*, 16: 1–13.
- 河野猪三郎, 新見大四郎. 1954. 牛のコセ又はワヒ病に関する研究 I. 日本の牛に分布する一般 *Filaria* の調査. 鹿児島大学農学部学術報告, 3: 137–150.
- Lai, J. H., Walsh, N. M. G., Pritt, B. S., Sloan, L., Gibson, L. E., Desormeau, L. and Haldane, D. J. M. 2014. Cutaneous manifestations of a zoonotic *Onchocerca* species in an adult male acquired in Nova Scotia: report of a case and review of the literature. *J. Clin. Microbiol.*, 52: 1768–1770.
- Lok, J. B., Cupp, E. W. and Bernardo, M. J. 1983. *Simulium jenningsi* (Diptera: Simuliidae): a vector of *Onchocerca lienalis* Stiles (Nematoda: Filarioidea) in New York. *Am. J. Vet. Res.*, 44: 2355–

- 2358.
- Mellor, P. S. 1975. Studies on *Onchocerca cervicalis* Railliet and Henry 1910: V. The development of *Onchocerca cervicalis* larvae in the vectors. *J. Helminthol.*, 49: 33–42.
- Mikhailyuk, A. P. 1967. Study of the biology of the causative agent of cattle onchocerciasis in forest-steppe zone conditions of the Ukrainian SSR. *Veterinariya*, 11: 62–67, (in Russian).
- Mowlavi, G., Farzbod, F., Kheirkhah, A., Mobedi, I., Bowman, D. D. and Naddaf, S. R. 2014. Human ocular onchocerciasis caused by *Onchocerca lupi* (Spirurida, Onchocercidae) in Iran. *J. Helminthol.*, 88: 250–255.
- Mwaiko, G. L. 1981. The development of *Onchocerca gutturosa* Neumann to infective stage in *Simulium vorax* Pomeroy. *Tropenmed. Parasitol.*, 32: 276–277.
- 新見大四郎, 河野猪三郎. 1953. 鹿児島県の牛のコセ病の原因学的研究. 獣医畜産新報, 116: 768–772.
- Otranto, D., Sakru, N., Testini, G., Gürlü, V. P., Yakar, K., Lia, R. P., Dantas-Torres, F. and Bain, O. 2011. Case report: first evidence of human zoonotic infection by *Onchocerca lupi* (Spirurida, Onchocercidae). *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, 84: 55–58.
- Otranto, D., Dantas-Torres, F., Cebeci, Z., Yeniad, B., Buyukbabani, N., Boral, O. B., Gustinelli, A., Mounir, T., Mustafchiev, Y. and Bain, O. 2012. Human ocular filariasis: further evidence on the zoonotic role of *Onchocerca lupi*. *Parasites & Vectors*, 5: 84.
- Ottley, M. L. and Moorhouse, D. E. 1980. Laboratory transmission of *Onchocerca gibsoni* by *Forcipomyia* (*Lasiohelea*) *townsvillensis*. *Aust. Vet. J.*, 56: 559–560.
- Pampiglione, S., Vakalis, N., Lyssimachou, A., Kouppari, G. and Orihel, T. C. 2001. Subconjunctival zoonotic *Onchocerca* in an Albanian man. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 95: 827–832.
- Sallo, F., Eberhard, M. L., Fok, E., Baska, F. and Hatvani, I. 2005. Zoonotic intravitreal *Onchocerca* in Hungary. *Ophthalmology*, 112: 502–504.
- 佐藤孝慈, 林 滋生, 田中 寛. 1954. 牛の皮膚糸状虫 (ワヒ) の病原虫としての *Onchocerca gutturosa* Neumann, 1910 と馬の皮膚糸状虫 (夏癬) の病原虫としての *Onchocerca cervicalis* Railliet et Henry, 1910 に関する研究. 寄生虫学雑誌, 2: 199–206.
- 佐藤雪太, 吉田千紘, 原田沙希, 松本 淳, 野上貞雄, 村田 浩一, 高岡宏行, 湯川真嘉. 2010. 日本アルプスに生息するブコにおけるフィラリア保有状況. 獣医寄生虫学会誌, 8 (2): 110.
- Schulz-Key, H. and Wenk, P. 1981. The transmission of *Onchocerca tarsicola* (Filarioidea: Onchocercidae) by *Odagmia ornata* and *Prosimulium nigripes* (Diptera: Simuliidae). *J. Helminthol.*, 55: 161–166.
- Siegenthaler, R. and Gubler, R. 1965. Paraarticulares Nematodengranulom (einheimische *Onchocerca*). *Schweiz. Med. Wochenschr.*, 95: 1102–1104.
- Sréter, T., Széll, Z., Egyed, Z. and Varga, I. 2002. Subconjunctival zoonotic onchocerciasis in man: aberrant infection with *Onchocerca lupi*? *Ann. Trop. Med. Parasitol.*, 96: 497–502.
- Steward, J. S. 1934. *Onchocerca cervicalis* (Railliet and Henry, 1910) and its development in *Culicoides nubeculosus* Mg. In: University Cambridge Institute of Animal Pathology Third Report (1932–1933). pp. 272–284.
- Steward, J. S. 1937. The occurrence of *Onchocerca gutturosa* Neumann in cattle in England, with an account of its life-history and development in *Simulium ornatum* Mg. *Parasitology*, 29: 212–219.
- Supperer, R. 1952. Über das Vorkommen der Filarie (s. l.) *Onchocerca gutturosa* Neumann in Rindern in Österreich und ihre Entwicklung in der Kriebelmücke *Odagmia ornata* Mg. *Wien. Tierarztl. Monatsschr.*, 39: 173–179.
- Suzuki, Y., Sugimura, Y., Yagi, K., Ohbayashi, M. and Shoho, C. 1982. Onchocerciasis in wild Japanese serows, *Capricornis crispus*. *Jpn. J. Vet. Sci.*, 44: 823–825.
- Suzuki, Y., Uni, S., Komatsu, T., Yamamoto, Y. and Atoji, Y. 1997. Olecranon lesions caused by *Onchocerca skrjabini* in wild Japanese serows (*Capricornis crispus*). *J. Vet. Med. Sci.*, 59: 387–390.
- Takaoka, H. 1990. Development of microfilariae of two bovine *Onchocerca* species in blackflies in Japan. *Jpn. J. Trop. Med. Hyg.*, 18: 183–188.
- Takaoka, H. 1994. Natural vectors of three bovine *Onchocerca* species (Nematoda: Onchocercidae) and their seasonal transmission by three blackfly species (Diptera: Simuliidae) in central Kyushu, Japan. *J. Med. Entomol.*, 31: 404–416.
- 高岡宏行. 1997. 牛オンコセルカ媒介ブコへのこだわり. 大分県獣医師会会報, 8: 3–6.
- 高岡宏行. 1999. 我が国における動物寄生性オンコセルカと媒介昆虫. 衛生動物, 50: 1–8.
- Takaoka, H., Aoki, C., Bain, O., Ogata, K. and Baba, M. 1995. Investigation of *Culicoides* (Diptera: Ceratopogonidae) in relation to the transmission of bovine *Onchocerca* and other filariae in central Kyushu, Japan. *Parasite*, 2: 367–371.
- Takaoka, H., Aoki, C. and Hayakawa, H. 1992. Natural infections of blackflies with larvae of zoonotic *Onchocerca* spp. in northeast Japan. *Jpn. J. Trop. Med. Hyg.*, 20: 1–9.
- Takaoka, H., Baba, M. and Bain, O. 1989. Natural infections of *Simulium bidentatum* (Diptera: Simuliidae) with larvae of *Onchocerca* spp. in relation to a human zoonotic onchocerciasis in Oita, Japan. *Jpn. J. Trop. Med. Hyg.*, 17: 279–284.
- Takaoka, H. and Bain, O. 1990. Infections of blackflies (Diptera: Simuliidae) with three types of zoonotic *Onchocerca* larvae in Oita, Japan. *Jpn. J. Trop. Med. Hyg.*, 18: 1–10.
- Takaoka, H., Bain, O., Tajimi, S., Kashima, K., Nakayama, I., Korenaga, M., Aoki, C. and Otsuka, Y. 1996. Second case of zoonotic *Onchocerca* infection in a resident of Oita in Japan. *Parasite*, 3: 179–182.
- Takaoka, H., Bain, O., Uni, S., Korenaga, M., Kozek, W. J., Shirasaka, C., Aoki, C., Otsuka, Y., Fukuda, M., Eshita, Y. and Daa, T. 2004. Zoonotic onchocerciasis caused by a parasite from wild boar in Oita, Japan: a comprehensive analysis of morphological characteristics of the worms for its diagnosis. *Parasite*, 11: 285–292.
- Takaoka, H., Bain, O., Uni, S., Korenaga, M., Tada, K., Ichikawa, H., Otsuka, Y. and Eshita, Y. 2001. Human infection with *Onchocerca dewittei japonica*, a parasite from wild boar in Oita, Japan. *Parasite*, 8: 261–263.
- 高岡宏行, 野田伸一, 山本 進. 1977. ライトトラップによるブコ成虫の捕集. 衛生動物, 29 (2): 107–115.
- Takaoka, H., Ochoa, J. O., Juarez, E. L. and Hansen, K. M. 1982. Effects of temperature on development of *Onchocerca volvulus* in *Simulium ochraceum*, and longevity of the simuliid vector. *J. Parasitol.*, 68: 478–483.
- Takaoka, H., Yanagi, T., Daa, T., Anzai, S., Aoki, C., Fukuda, M., Uni, S. and Bain, O. 2005. An *Onchocerca* species of wild boar found in the subcutaneous nodule of a resident of Oita, Japan. *Parasitol. Int.*, 54: 91–93.
- 上野 計, 北岡茂男, 石原忠雄, 矢島朝彦. 1956. 東京都下小平町におけるヌカカの種類, 季節的消長及びその寄生線虫について. 衛生動物, 7 (1): 19–26.
- Uni, S., Bain, O., Agatsuma, T., Harada, M., Torii, H., Fukuda, M. and Takaoka, H. 2007. *Onchocerca eberhardi* n. sp. (Nematoda: Filarioidea) from sika deer in Japan; relationships between species parasitic in cervids and bovids in the Holarctic region. *Parasite*, 14: 199–211.
- Uni, S., Bain, O., Takaoka, H., Miyashita, M. and Suzuki, Y. 2001. *Onchocerca dewittei japonica* n. subsp., a common parasite from wild boar in Kyushu Island, Japan. *Parasite*, 8: 215–222.
- Uni, S., Boda, T., Daisaku, K., Ikura, Y., Maruyama, H., Hasegawa, H., Fukuda, M., Takaoka, H. and Bain, O. 2010. Zoonotic filariasis caused by *Onchocerca dewittei japonica* in a resident of

- Hiroshima Prefecture, Honshu, Japan. *Parasitol. Int.*, 59: 477–480.
- Uni, S., Fukuda, M., Agatsuma, T., Bain, O., Otsuka, Y., Nakatani, J., Matsubayashi, M., Harada, M., Omar, H., Ramli, R., Hashim, R., Sofian-Azirun, M. and Takaoka, H. 2015b. *Onchocerca takaokai* n. sp. (Nematoda: Filarioidea) in Japanese wild boar (*Sus scrofa leucomystax*): description and molecular identification of intradermal females. *Parasitol. Int.*, (in press).
- Uni, S., Fukuda, M., Otsuka, Y., Hiramatsu, N., Yokobayashi, K., Takahashi, H., Murata, S., Kusatake, K., Morita, E., Maruyama, H., Hasegawa, H., Shiwaku, K., Ramli, R., Sofian-Azirun, M. and Takaoka, H. 2015a. New zoonotic cases of *Onchocerca dewittei japonica* (Nematoda: Onchocercidae) in Honshu, Japan. *Parasites & Vectors*, 8: 59.
- Uni, S., Suzuki, Y., Chiba, H., Katsumi, A., Takaoka, H. and Bain, O. 1998. An *Onchocerca* species from cattle on Kyushu Island is *O. suzukii*, a transfuge parasite from the Japanese endemic bovid, *Capricornis crispus*. *Jpn. J. Trop. Med. Hyg.* 26: 157–160.
- Wright, R. W., Neafie, R. C., McLean, M. and Markman, A. W. 2002. Zoonotic onchocerciasis of the shoulder. A case report. *J. Bone Jt. Surg.*, 84: 627–629.
- Yagi, K., Bain, O. and Shoho, C. 1994. *Onchocerca suzukii* n. sp. and *O. skrjabini* (= *O. tarsicola*) from a relic bovid, *Capricornis crispus*, in Japan. *Parasite*, 1: 349–356.