

野生ニホンカモシカにおけるパラポックスウイルス感染症

猪島 康雄[†]

岐阜大学応用生物科学部 (〒501-1193 岐阜市柳戸1-1)

(2013年3月18日受付・2013年6月24日受理)

Parapoxvirus Infection in Wild Japanese Serows (*Capricornis crispus*)Yasuo INOSHIMA[†]

Laboratory of Food and Environmental Hygiene, Cooperative Department of Veterinary Medicine, Gifu University, 1-1 Yanagido, Gifu, 501-1193, Japan

はじめに

ニホンカモシカ *Capricornis crispus* (以下「カモシカ」と略) のパラポックスウイルス感染症は各地で散発的に報告されている。2010年の口蹄疫発生時に、偶蹄類の野生動物、イノシシ、ニホンジカ、カモシカに口蹄疫が伝播する危険性が指摘された。幸いにも野生動物への感染は報告されなかったが、この時カモシカのパラポックスウイルス感染症が口蹄疫と疑われた事例があった。それぞれの地域の獣医師により適確にパラポックスウイルス感染症と診断されたが、発症したカモシカを初めて見た人が慌てて家畜保健衛生所や県庁に相談した事例も見受けられた。口蹄疫発生時には初動防疫が重要であることからこの行為自体はきわめて模範的であり、今後も口蹄疫を疑う症状を示した偶蹄動物を発見した場合にはためらわずに相談すべきである。しかし一方で、カモシカのパラポックスウイルス感染症について、よく知らない獣医師がいることも明らかとなった。本稿では、カモシカのパラポックスウイルス感染症について理解を深められるように、これまでのわれわれのウイルス学的研究成果を中心に解説する。なお、すでに発表されている病理組織学的解析に関する論文や総説 [1-7] も合わせて参考にしていただきたい。

ニホンカモシカ

カモシカは日本固有種として知られ、シカ科 Family

*cervidae*ではなく、ウシ科 Family *bovidae*に属し、スマトラカモシカ、タイワンカモシカとともに *Capricornis* 属に属す [8]。かつて良質の毛皮や肉を得るために捕獲され生息数が減少したことから、昭和9年(1934)に天然記念物に指定された。特別天然記念物に指定された昭和30年(1955)には推定3,000頭まで減少したが、捕獲が禁止されたことに加え、明治38年(1905)には天敵のニホンオオカミが絶滅していたこと [9]、拡大造林政策によって全国に生み出された植林地がカモシカの良好な餌場となったことなどから、1970年代後半には75,000から90,000頭に、1980年代には99,000から102,000頭まで増え、次第に植林地や畑地での食害が大きな問題となった [8, 10, 11] (環境省, 特定鳥獣保護管理計画作成のためのガイドライン(カモシカ編)(2010))。そのため、昭和54年(1979)から、それまでの種指定から、地域を限った天然記念物として方針転換されるとともに、個体数調整が始まった。カモシカは天然記念物であるため、死亡個体が発見されたときには自治体の教育委員会を通じて文化庁に「滅失届」の提出が義務づけられている。個体数調整として捕獲された個体についても同様に滅失届を提出することから、パラポックスウイルス感染症を含めて、個体情報の記録が数多く残るきっかけになったと思われる。

環境省生物多様性センターの2003年の分布調査では、北海道、茨城、千葉、大阪、兵庫、鳥取、島根、岡山、広島、山口、香川、福岡、佐賀、長崎、及び沖縄県を除

[†] 連絡責任者: 猪島康雄 (岐阜大学応用生物科学部共同獣医学科食品・環境衛生学研究室)

〒501-1193 岐阜市柳戸1-1 ☎058-293-2863 FAX 058-293-2840 E-mail: inoshima@gifu-u.ac.jp

[†] Correspondence to: Yasuo INOSHIMA (Laboratory of Food and Environmental Hygiene, Cooperative Department of Veterinary Medicine, Gifu University)

1-1 Yanagido, Gifu, 501-1193, Japan

TEL + 81-58-293-2863 FAX + 81-58-293-2840 E-mail: inoshima@gifu-u.ac.jp

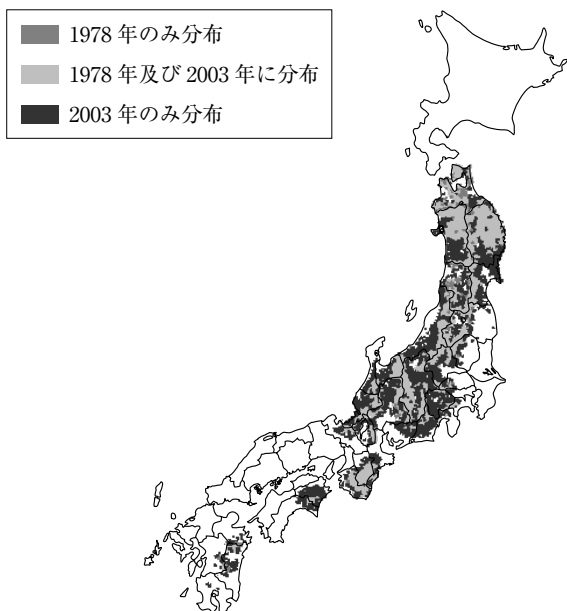


図1 ニホンカモシカの分布

環境省自然環境局生物多様性センター，第6回自然環境保全基礎調査 種の多様性調査 哺乳類分布調査報告書，2004の成果から許可を得て使用（環生多発第1304264号）．生息するいずれの都府県においても分布域は拡大している．

いた都府県でカモシカの生息が確認され，1978年の調査と比べ2003年では分布域が1.7倍に拡大している（環境省自然環境局生物多様性センター，第6回自然環境保全基礎調査 種の多様性調査 哺乳類分布調査報告書（2004））（図1）．

症 状

カモシカのパラポックスウイルス感染症は，羊や山羊と同様に，伝染性膿疱性皮膚炎とも呼ばれる．症状は主に，口唇，眼瞼周囲，口腔内，耳介や外部生殖器，蹄間等に赤色丘疹，結節，び爛，痂皮を形成し，ときに結節はカリフラワー状に盛り上がり，膿瘍，潰瘍まで進行する（図2）．これらは牛や羊，山羊と同様であるが，カモシカではより重度となる傾向がある．その原因として，テリトリーマーキングや繁殖行動 [8, 12] のため，眼窩下洞腺からの分泌液を木などにこすりつける際に皮膚を傷つけ，ウイルスに感染しやすくなり，発症後に細菌や昆虫（ウジ）などの二次感染が起こりやすくなることが考えられる．また，パラポックスウイルスが産生する蛋白の一つである血管内皮増殖因子（vascular endothelial growth factor : VEGF）に対する感受性が，牛や羊，山羊よりもカモシカの方が高いこと [13] も症状を悪化させる一因として考えられる．

口唇周辺，あるいは口腔内の病変により採食困難となり衰弱する個体が多く見られ，蹄間部の病変により歩行困難となり衰弱する個体や，肺炎の併発，細菌や寄生



図2 パラポックスウイルス感染症に罹患したニホンカモシカ

虫，昆虫の感染により重症化し，死亡する個体も見られる [3, 14, 15]．病変部の皮膚あるいは粘膜が肥厚し，組織学的には，有棘細胞の高度な増生と空胞変性，毛細血管の新生，炎症細胞の浸潤が観察され，細胞質内に好酸性封入体が観察される [1]．牛や羊，山羊など家畜のパラポックスウイルス感染症では，舌や歯齦，口唇の丘疹部の皮膚が剝離し，臨床的に口蹄疫と鑑別が困難なこともあり，しばしば口蹄疫の病性鑑定が実施される [16]．野生のカモシカにおいては，二次感染などで膿瘍，潰瘍に進行し，重症化し衰弱するまで人目につくことは少ないため，列車衝突を含めた交通事故以外で，皮膚や粘膜の剝離に限局した症状のカモシカを見る機会は少ない．

なお，カモシカではこれまで口蹄疫の発生がないことから，カモシカが口蹄疫ウイルスに感染したときの症状は不明である．羊や山羊では，牛や豚の口蹄疫で典型的な，発熱，流涎（牛），水疱，び爛，跛行（豚）などの症状が不明瞭なことや，症状をほとんど示さないことがあるため，臨床症状による確認が困難である [17]．2001年イギリスで発生した口蹄疫では，臨床症状の確認が困難な感染羊が大量に国内を移動していたことから感染が拡大し，約650万頭の家畜が殺処分された [17-19] (Foot and Mouth Disease 2001 : Lessons to be Learned Inquiry Report (2002), <http://webarchive.nationalarchives.gov.uk/20100807034701/http://archive.cabinetoffice.gov.uk/fmd/>)．カモシカが口蹄疫ウイルスに感染した場合，発熱とともに，舌，口唇，及び歯齦部などに水疱やび爛などの症状を示すことが予想できるが，羊や山羊と同様に症状が不明瞭となることも強く考えられる．そのため本稿では，カモシカの口蹄疫の症状については，間違った先入観を与え，そのことにより発生の確認が遅れる危険性を考慮し，予想だけに頼った解説は避ける．重要なことは前述のように口蹄疫を疑うときにはただちに関係機関へ相談することである．家畜の口蹄疫の症状については，2010

年の国内発生時の写真や、和文の優れた総説等 [17, 18, 20] (村上洋介: 口蹄疫ウイルスとその病性について, 山口獣医学雑誌, 24, 1-26 (1997)) を参考にしていきたい。

原 因

パラポックスウイルス *parapoxvirus* の感染を原因とする。パラポックスウイルスは、1分子の直鎖状2本鎖DNAをゲノムとし、ウイルスの中で最も大きいポックスウイルス科 *Poxviridae*、コルドポックスウイルス亜科 *Chordopoxvirinae*、パラポックスウイルス属 *Genus Parapoxvirus* に分類される [21, 22]。パラポックスウイルス属には、牛丘疹性口炎ウイルス *Bovine papular stomatitis virus*、偽牛痘ウイルス *Pseudocowpox virus*、オーフウイルス *Orf virus*、アカシカパラポックスウイルス *Parapoxvirus of red deer in New Zealand* の4種のウイルスが知られているが [21, 22]、カモシカのパラポックスウイルス感染症の原因となるのは、羊や山羊に感染するオーフウイルスが主であり、ときに牛丘疹性口炎ウイルスを原因とすることもある [23, 24]。いずれのウイルスが感染しても症状に違いはない。なお、パラポックスウイルス感染症は、発症部位と発症動物により、それぞれの病名と、その病名を元にしたウイルス名が名付けられたが、近年の遺伝学的解析により、病名と原因ウイルスは必ずしも一致しないことが明らかとなっている [23, 25, 26]。すなわち、牛の乳頭に発症した偽牛痘から牛丘疹性口炎ウイルスが分離されることもあり、牛丘疹性口炎からオーフウイルスが分離されることもある。

伝 播 経 路

口唇や眼瞼周囲に発症したカモシカが、上述のようにテリトリーマーキングや繁殖行動で発症部や痂皮をこすりつけた木などには、感染性のパラポックスウイルスが付着している。パラポックスウイルスは強い環境抵抗性を有しており、野外で長期間感染性が保持されている [27] ことから、発症部の直接接触の他に、発症部や痂皮が付着した木などからも間接的に感染が成立する。飼育下のカモシカでは、病変部を焼烙し、施設内に石灰を散布することで感染拡大を防止した例がある (池上, 私信)。

感染症拡大の推移

電子顕微鏡によるウイルス粒子の観察とウイルス分離により、カモシカにおけるパラポックスウイルス感染症を初めて確定診断したのは、昭和51年(1976)秋田県大平山系で発生した症例である (熊谷ら, 第87回日本獣医学会 (1979))。確定診断はされていないが、それ以前にもパラポックスウイルス感染症の記録はあり、最も古いものは昭和48年(1973)岩手県岩泉地区で保護された

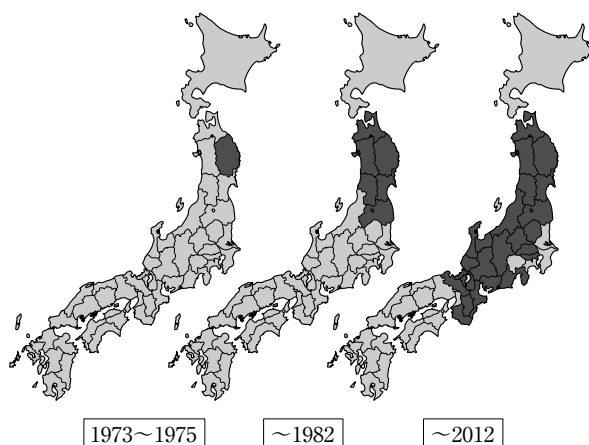


図3 ニホンカモシカにおけるパラポックスウイルス感染症拡大の推移

左：1973年岩手県のカモシカで初めて報告された。
中：1982年までに青森，秋田，山形，宮城，及び福島県でも感染カモシカが確認された。
右：2012年までに感染は京都府，和歌山県まで確認された。

個体についての増井の記述である [28]。宮城県八木山動物園に保護された雄の発症個体から同居の5頭に次々と感染した、と記述されている。同じ昭和48年(1973)には、岩手県の滅失届にパラポックスウイルス感染症が疑われる2頭が記録されている (池田, 科学研究費報告書 (61134049) (1987))。その後、東北地方一帯に広がり、やがて関東や中部地方に感染は拡大した。岐阜県でのELISAによる抗体調査では、1981～1982年冬期及び1982～1983年冬期の2シーズンに調べた153検体はすべて陰性だった。ところが、1983～1984年の189検体からは1検体で抗体陽性、1984～1985年の237検体では一気に75検体(32%)が抗体陽性となり、この地域で感染が急速に拡大したことが示唆される [29]。1984～1985年冬期に岐阜県内で個体数調整のため捕獲された402頭のうち、155頭(39%)はパラポックスウイルス感染症を発症していた [30]。2013年6月現在までにパラポックスウイルス感染症の発生報告は、各種の調査報告や報道などにより京都府まで広がっていることが確認されている (図3)。

診 断

病原診断：カモシカのパラポックスウイルス感染症は、その特徴的な症状から肉眼的に診断されることが最も多い。確定診断を行うためには、ウイルス分離、病理組織学的検索により細胞質内封入体の観察、免疫組織化学的染色によるパラポックスウイルス抗原の検出、電子顕微鏡観察による特徴的なウイルス粒子の観察が行われる。牛や羊由来の初代精巢、肺、皮膚、筋細胞等を用いて罹患カモシカからウイルスの分離に成功している

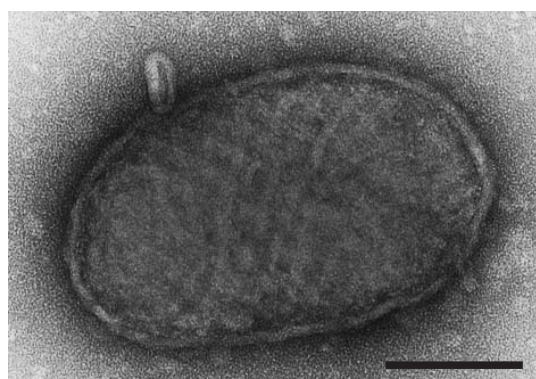
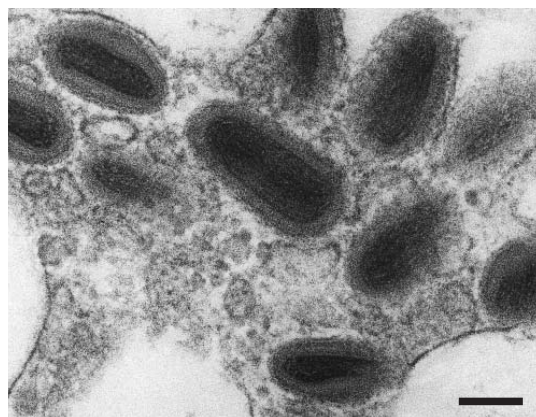


図4 パラボックスウイルスの電子顕微鏡像
上：ウイルス感染羊胎児肺細胞内にパラボックスウイルス粒子が多数認められる。
(透過型電子顕微鏡像, Bar = 100nm)
下：ウイルス感染細胞の培養上清中ウイルス粒子。
(透過型電子顕微鏡像, ネガティブ染色 Bar = 100nm)



図5 疥癬に罹患したニホンカモシカ

表1 ニホンカモシカのパラボックスウイルス感染症と疥癬との比較

| 病名 | パラボックスウイルス感染症 (伝染性膿疱性皮膚炎) | 疥癬 |
|--------|---|---|
| 原因 | パラボックスウイルス (主にオーフウイルス, まれに牛丘疹性口炎ウイルス) | ヒゼンダニ (<i>Chorioptes</i> 属, <i>Sarcoptes</i> 属) |
| 主な症状 | 赤色丘疹, 結節, び爛, 痂皮, 膿瘍, 潰瘍 (水疱, 流涎はほとんど見られない) 重症例では大型のカリフラワー状結節 | 脱毛, 削皮, 皮膚の肥厚・角化, 痂皮 重症例では角化した皮膚が広範囲に象皮様化 |
| 主な発症部位 | 口腔, 舌, 歯齦, 口唇, 眼周囲, 乳房, 外陰部, 蹄間 | 頭部, 腹部, 背部, 脚部 |

[24, 29, 31-34] が, 困難なことが多い。病変部組織乳剤は濃度が濃いと細胞障害性を示すので, 100~10,000倍に希釈及びろ過した乳剤を細胞に接種し, 分離に成功すると明瞭なCPEが確認できる。パラボックスウイルスは他のボックスウイルスと形態的に異なり, 電子顕微鏡により特徴的な卵形ないしは楕円形(220~300×140~170nm), 竹籠状のウイルス粒子が観察される(図4)。病変部組織から抽出したDNAを用いて, パラボックスウイルス属共通プライマーによるPCR [35]により簡便に遺伝子診断が可能である。PCR産物の制限酵素切断パターン(PCR-RFLP)による感染パラボックスウイルスの分類が可能だが [23], 塩基配列の置換により典型的なパターンを示さない株の存在が国内外で報告されている [36, 37] (佐織ら, 平成21年度日本産業動物獣医学会(近畿)(2009))。

血清診断: カモシカの抗体検査には, 寒天ゲル内沈降試験 [38], 及び二次抗体の代わりにプロテインA, あるいはA/Gを用いたELISA [29, 39]が行われる。パラボックスウイルス属のウイルスはそれぞれ血清学的に

交差するため, 感染ウイルスを明確に識別することはできないが, ウイルスと抗体がホモの系ではヘテロの系より抗体価が高くなる [40, 41]。

近年, 一部の地域では二種のヒゼンダニ (*Chorioptes* 属と *Sarcoptes* 属) のうちのどちらか一方, あるいは両方の感染による疥癬がカモシカで蔓延している。疥癬はタヌキやイノシシなどの野生動物でも蔓延している。パラボックスウイルス感染症と異なり, 疥癬は本州のカモシカだけでなく九州のカモシカにも見られる [42-47]。広範囲に脱毛し, 感染部位の皮膚が角化を伴い著しく増殖肥厚し, 痂皮を形成, 肥厚部位に亀裂が生じ象皮様化した重度の疥癬のカモシカも観察される(図5)が, パラボックスウイルス感染症の症状とは異なる(表1)。パラボックスウイルスとヒゼンダニが重感染していることもある [42]。パラボックスウイルス感染症と疥癬が区別されずに「皮膚病」とだけ記録されている滅失届もある。

家畜との関係

家畜では, 牛, 水牛の牛丘疹性口炎, 緬山羊及び特用

表2 パラボックスウイルス Iwate 株との比較

| 宿主 | 株名 | 県 | 年 | 置換数(比較した アミノ酸残基数) | | | A32L 遺伝子型 |
|----------|-----------|-----|------|----------------------|---------------|--------------|--------------|
| | | | | エンベ ロープ (184) | VEGF (137) | VIR (183) | |
| 羊 | Iwate | 岩手 | 1970 | — | — | — | Taiping型 |
| カモ シカ | S-1 | 岐阜 | 1985 | 0 | 1 | 0 | Taiping型 |
| | Matsumoto | 長野 | 1999 | 0 | 0 | 0 | Taiping型 |
| | R-1 | 富山 | 1999 | 0 | 1 | 0 | Taiping型 |
| | Suzuran | 岐阜 | 1999 | 0 | 1 | 0 | Taiping型 |
| | GHF | 岐阜 | 1999 | 0 | 1 | 0 | Taiping型 |
| | Iwamura | 岐阜 | 1999 | 0 | 1 | 0 | Taiping型 |
| | Kohriyama | 福島 | 2000 | 0 | 0 | 0 | Taiping型 |
| | Aichi | 愛知 | 2000 | 0 | 1 | 0 | Taiping型 |
| | GE | 岐阜 | 2007 | 0 | 1 | 0 | Taiping型 |
| | IJS081 | 石川 | 2008 | 0 | 2 | 0 | Taiping型 |
| 羊 | Ena | 岐阜 | 1999 | 0 | 1 | 0 | Taiping型 |
| | HIS | 北海道 | 2004 | 0 | 43 | 2 | Taiping型 |

家畜の鹿（野生の鹿は除く）の伝染性膿疱性皮膚炎が、家畜伝染病予防法の監視伝染病（届出伝染病）に指定されているパラボックスウイルス感染症である。その他にも牛、水牛の偽牛痘もパラボックスウイルス感染症として知られている。カモシカのパラボックスウイルス感染症は、実験的に牛や山羊 [48]、及び羊 [2, 49] に感染するため、放牧場等を介してカモシカと牛や羊との間でパラボックスウイルス伝播の可能性が指摘されていた。しかし、カモシカが頻りに現れる放牧場と現れない放牧場での牛の抗体陽性率に有意差はなく、特定の放牧場飼育歴のある牛で抗体陽性率が高いことから [40]（佐織ら、平成21年度日本産業動物獣医学会（近畿）（2009））、少なくともカモシカから牛へのパラボックスウイルス伝播のリスクは低いと考えられる。

家畜からカモシカへの感染を考えると、1973年岩手県でのカモシカのパラボックスウイルス感染症の初報告以前の1970年、岩手県では羊の伝染性膿疱性皮膚炎が発生した（熊谷ら、第71回日本獣医学会（1971））。発症カモシカから近年分離されたパラボックスウイルスの構造蛋白をコードするエンベロープ遺伝子、非構造蛋白をコードするVEGF 遺伝子、VIR 遺伝子それぞれのアミノ酸配列、及びA32L 遺伝子による型別 [50] は、30年以上前の1970年発症羊から分離されたウイルス株と、きわめて類似していた [33]（表2）。パラボックスウイルスのゲノムサイズは130～150kbpと非常に大きく [21, 22]、これらの比較はそのうちのきわめてわずかな領域に限定したものであるが、1970年の羊に感染していたウイルス株、あるいはその近縁のパラボックスウイルスが当時カモシカに伝播し、それが全国のカモシカに蔓延した可能性も考えられる。



図6 パラボックスウイルス感染による人の指の結節
牛との濃厚接触後に感染し発症した「搾乳者結節」。
25歳の健康な女性。
Werchniak AE, et al, Milker's nodule in a
healthy young woman, J Am Acad Dermatol, 49,
910-911 (2003)
Fig.1より許可を得て転載 (3143581486332).
Copyright Elsevier.

ニホンジカとの関係

ニホンジカは全国で大幅に個体数が増加し、牛や羊が飼育されている放牧場や農場にも頻りに出現している。カモシカと生息域が各地でオーバーラップしているにも関わらず、2013年6月現在までパラボックスウイルス感染を疑う報告はない。青森、岩手、宮城、群馬、及び兵庫県の野生ニホンジカ血清105検体を用いたわれわれの抗体検査では、少なくとも1999年までは抗体陽性のニホンジカは検出されていない [38, 39]。兵庫県の野生ニホンジカ血清10検体を用いた2008年の佐織らの抗体検査でも全頭陰性だった（佐織ら、平成21年度日本産業動物獣医学会（近畿）（2009））。これらのことから、ニホンジカは国内に存在するパラボックスウイルス（牛丘疹性口炎ウイルス、偽牛痘ウイルス、オーフウイルス）に対する感受性が低いと考えられる。しかし、アカシカパラボックスウイルスに対する感受性は不明である。

人との関係

パラボックスウイルス感染症は、人にも感染する人獣共通感染症である。家畜の病変部などを触ることで感染し、手指に「搾乳者結節」や「ヒトオーフ」と呼ばれる丘疹、結節などを形成する [51, 52]（図6）。ただし、乳牛や乳用の羊及び山羊からだけでなく、肉牛や肉用羊及び山羊からもパラボックスウイルスは人に感染するので、「搾乳者」に限定したものではない。われわれは国内の飼育ゴマフアザラシの「アザラシボックス sealpox（アザラシ痘）」の原因ウイルスが、パラボックスウイルスであることを国内で初めて遺伝学的に明らかにした [53]。アザラシボックスも飼育員や獣医師が作業時に病

変部を触ることで手指に感染し丘疹，結節（人のアザラシボックス）を形成する [54, 55]。カモシカのパラポックスウイルスも人に感染するため，発症したカモシカを取り扱う際には手袋を着用すべきである。手や指に傷がある場合には特に注意が必要である。

最 後 に

以上，カモシカのパラポックスウイルス感染症について感染拡大の推移も含めて解説した。野生動物と家畜や人の間で伝播する感染症は数多く知られており，ニバウイルス感染症や重症急性呼吸器症候群（SARS），重症熱性血小板減少症候群（SFTS）のように未知の感染症が野生動物などの環境中に潜在していることもある。カモシカを含め野生動物における感染症のコントロールは，培養細胞や抗体が市販されていないため，検査手法や対策などが確立されていないことが多く，家畜と同じ手段でコントロールすることは難しい。しかし，感染症モニタリングなどの地道な調査と継続した研究，及び感染症に対して理解を深めることが，野生動物と家畜間の感染症のコントロールだけでなく，人獣共通感染症や未知の動物由来感染症への備えとしても必要であり，そのことにより野生動物や生態系の保全及び管理にも貢献するものと思われる。

滅失届におけるパラポックスウイルス感染症の記録の抽出や，罹患カモシカの情報と写真提供に協力いただいた岩手県教育委員会，群馬県教育委員会，群馬県沼田市教育委員会，群馬県中之条町教育委員会，宮城県八木山動物園，神奈川県自然環境保全センター，東京大学大学院農学生命科学研究科附属秩父演習林，岐阜県環境生活部，及び岐阜県飛騨振興局の皆様，カモシカの全国分布メッシュ比較図を提供していただいた環境省生物多様性センター，電子顕微鏡写真の撮影に協力いただいた花市電子顕微鏡技術研究所高瀬弘嗣氏，疥癬の情報提供に協力いただいた岐阜大学大学院松山亮太博士に深謝する。本研究の一部は，科学研究費補助金，岐阜大学応用生物科学部附属野生動物管理学研究センターの助成による。

引 用 文 献

[1] 溝口俊夫：ニホンカモシカのパラポックスウイルス感染症，*獣医畜産新報*，42，549-552（1989）
 [2] 荻野博明，中林 大，鍋谷政広，星 邦夫，岡沢武夫：新潟県下で発生したニホンカモシカの伝染性膿疱性皮膚炎，*日獣会誌*，49，615-618（1996）
 [3] Okada HM, Okada K, Numakunai S, Ohshima K : Histopathologic studies on mucosal and cutaneous lesions in contagious papular dermatitis of Japanese serow (*Capricornis crispus*), *Jpn J Vet Sci*, 46, 257-264 (1984)
 [4] Okada HM, Okada K, Numakunai S, Ohshima K : Electron microscopy on mucosal and cutaneous lesions in contagious papular dermatitis of Japanese serow (*Capricornis crispus*), *Jpn J Vet Sci*, 46, 297-302 (1984)
 [5] Suzuki Y, Komatsu T, Yamamoto Y, Atoji Y : Pathol-

ogy of interdigital glands in a wild Japanese serow (*Capricornis crispus*) infected with parapoxvirus, *J Vet Med Sci*, 59, 1063-1065 (1997)
 [6] 鈴木義孝：ニホンカモシカのパラポックスウイルス感染症，*獣医畜産新報*，53，839-843（2000）
 [7] 山上哲史，高橋公正，杉山公宏，植松一良，野口泰道，播谷 亮，須藤庸子：東京都下で発生した野生ニホンカモシカのパラポックスウイルス感染症，*日獣会誌*，49，257-259（1996）
 [8] Ochiai K : *Capricornis crispus* (Temminck, 1845), *The Wild Mammals of Japan*, Ohdachi SD, et al eds, 306-309, Shoukadoh Book Sellers, Tokyo (2009)
 [9] 石黒直隆：絶滅した日本のオオカミの遺伝的系統，*日獣会誌*，65，225-231（2012）
 [10] 津田 隆：カモシカ，自然の文化財を訪ねて—特別天然記念物に感動—，津田 隆，2-4，ケー・ユー出版，東京（2004）
 [11] 常田邦彦：カモシカ保護管理の四半世紀 —文化財行政と鳥獣行政—，*哺乳類科学*，47，139-142（2007）
 [12] 鹿股幸喜，伊沢 学：ニホンカモシカめすの発情周期と徴候について，*動物園水族館雑誌*，24，61-63（1982）
 [13] Inoshima Y, Ishiguro N : Molecular and biological characterization of vascular endothelial growth factor of parapoxviruses isolated from wild Japanese serows (*Capricornis crispus*), *Vet Microbiol*, 140, 63-71 (2010)
 [14] 加藤博企，佐藤幸作，石川勇志，高橋勝一，郷内儀雄，谷津邦郎：ニホンカモシカの肺虫症を伴った丘疹性口炎の発症例について，*動物園水族館雑誌*，22，46-50（1980）
 [15] 朴 天鎬，吉田英二，芝原友幸，小山田敏文，吉川博康：化膿性壊死性脳炎を伴ったパラポックスウイルス感染ニホンカモシカの1症例，*日獣会誌*，60，201-204（2007）
 [16] Kanou Y, Inoshima Y, Shibahara T, Ishikawa Y, Kadota K, Ohashi S, Morioka K, Yoshida K, Yamada S : Isolation and characterization of a parapoxvirus from sheep with papular stomatitis, *Jpn Agr Res Quart*, 39, 197-203 (2005)
 [17] 坂本研一：口蹄疫，動物の感染症，明石博臣，大橋和彦，小沼 操，菊地直哉，後藤義孝，高井伸二，宝達 勉編集，第三版，91-92，近代出版，東京（2011）
 [18] 明石博臣：口蹄疫の現状と今後の対策，*ウイルス*，60，249-256（2010）
 [19] 吉田和生，坂本研一：ヨーロッパにおける口蹄疫と日本の対応，*酪農ジャーナル*，54，24-26（2001）
 [20] 福所秋雄：口蹄疫，*獣医感染症カラーアトラス*，見上 彪監修，第2版，435-437，文永堂出版，東京（2006）
 [21] 猪島康雄：ポックスウイルスと感染症，*獣医微生物学*，見上 彪監修，第3版，178-182，文永堂出版，東京（2011）
 [22] Skinner MA, Buller RM, Damon IK, Lefkowitz EJ, McFadden G, McInnes CJ, Mercer AA, Moyer RW, Upton C : *Family Poxviridae*, *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*, King AMQ, et al eds, 291-309, Elsevier, London (2012)
 [23] Inoshima Y, Murakami K, Yokoyama T, Sentsui H : Genetic heterogeneity among parapoxviruses isolated from sheep, cattle and Japanese serows (*Capricornis crispus*), *J Gen Virol*, 82, 1215-1220 (2001)

- [24] Inoshima Y, Murakami K, Wu D, Sentsui H : Characterization of parapoxviruses circulating among wild Japanese serows (*Capricornis crispus*), *Microbiol Immunol*, 46, 583-587 (2002)
- [25] Inoshima Y, Nakane T, Sentsui H : Severe dermatitis on cattle teats caused by bovine papular stomatitis virus, *Vet Rec*, 164, 311-312 (2009)
- [26] Leonard D, Otter A, Everest D, Wood A, McInnes C, Schock A : Unusual bovine papular stomatitis virus infection in a British dairy cow, *Vet Rec*, 164, 65 (2009)
- [27] McKeever DJ, Reid HW : Survival of orf virus under British winter conditions, *Vet Rec*, 118, 613-614 (1986)
- [28] 増井光子 : 野生のニホンカモシカに病気がはやってるようですが, *アニマ*, 50, 88 (1977)
- [29] Suzuki T, Minamoto N, Sugiyama M, Kinjo T, Suzuki Y, Sugimura M, Atoji Y : Isolation and antibody prevalence of a parapoxvirus in wild Japanese serows (*Capricornis crispus*), *J Wildl Dis*, 29, 384-389 (1993)
- [30] Suzuki Y, Sugimura M, Atoji Y, Minamoto N, Kinjo T : Widespread of parapox infection in wild Japanese serows, *Capricornis crispus*, *Jpn J Vet Sci*, 48, 1279-1282 (1986)
- [31] 小木曾正和, 鈴木清示, 糠谷 淳, 芝原友幸, 門田耕一, 猪島康雄, 泉對 博 : 愛知県内で発見された野生ニホンカモシカの伝染性膿疱性皮膚炎, *日獣会誌*, 55, 345-348 (2002)
- [32] 矢田新平, 村上俊明, 小澤 正, 北野 寿 : 石川県における野生ニホンカモシカのバラボックスウイルス感染症の1症例, *野生動物医学雑誌*, 1, 93-97 (1996)
- [33] Inoshima Y, Ito M, Ishiguro N : Spatial and temporal genetic homogeneity of orf viruses infecting Japanese serows (*Capricornis crispus*), *J Vet Med Sci*, 72, 701-707 (2010)
- [34] Ito M, Hayakawa Y, Shintani E, Inoshima Y : Molecular characterization of parapoxviruses from infected Japanese serows (*Capricornis crispus*) in Ishikawa Prefecture, *Jpn J Zoo Wildl Med*, 14, 103-106 (2009)
- [35] Inoshima Y, Morooka A, Sentsui H : Detection and diagnosis of parapoxvirus by the polymerase chain reaction, *J Virol Methods*, 84, 201-208 (2000)
- [36] Dal Pozzo F, Martinelle L, Gallina L, Mast J, Sarradin P, Thiry E, Scagliarini A, Büttner M, Saegerman C : Original findings associated with two cases of bovine papular stomatitis, *J Clin Microbiol*, 49, 4397-4400 (2011)
- [37] Yaegashi G, Sasaki I, Chiba S, Murakami K : Molecular analysis of parapoxvirus detected in eight calves in Japan, *J Vet Med Sci*, (in press)
- [38] Inoshima Y, Yamamoto Y, Takahashi T, Shino M, Katsumi A, Shimizu S, Sentsui H : Serological survey of parapoxvirus infection in wild ruminants in Japan in 1996-9, *Epidemiol Infect*, 126, 153-156 (2001)
- [39] Inoshima Y, Shimizu S, Minamoto N, Hirai K, Sentsui H : Use of protein AG in an enzyme-linked immunosorbent assay for screening for antibodies against parapoxvirus in wild animals in Japan, *Clin Diagn Lab Immunol*, 6, 388-391 (1999)
- [40] Ito M, Murakami T, Hayakawa Y, Shintani E, Inoshima Y : Serological and epidemiological studies of parapoxvirus infection in cattle in Ishikawa Prefecture, *Jpn Agr Res Quart*, 45, 123-127 (2011)
- [41] Rosenbusch RF, Reed DE : Reaction of convalescent bovine antisera with strain-specific antigens of parapoxviruses, *Am J Vet Res*, 44, 875-878 (1983)
- [42] 荒木千尋, 倉持 好, 辻本恒徳, 御領政信, 岡田幸助 : 岩手県において保護・剖検されたニホンカモシカ36例の病理学的観察, *岩手県獣医師会会報*, 32, 45-50 (2006)
- [43] 馬場 稔, 土肥昭夫, 岩本俊孝, 中園敏之 : 九州のニホンカモシカに見られた疥癬, *Med Entomol Zool*, 48, 175 (1997)
- [44] Ogata M, Itagaki H, Wakuri H : A case report of *Chorioptes* mite infestation of a Japanese serow *Capricornis crispus* (Temminck) in Morioka, Iwate Prefecture, Japan, *Bull Azabu Vet Coll*, 2, 223-225 (1977)
- [45] Shibata A, Yachimori S, Morita T, Kanda E, Ike K, Imai S : Chorioptic mange in a wild Japanese serow, *J Wildl Dis*, 39, 437-440 (2003)
- [46] Takahashi M, Nogami S, Misumi H, Matsumoto M, Takahama M, Uchikawa K : Mixed infestation of sarcoptic and chorioptic mange mites in Japanese serow, *Capricornis crispus* Temminck, 1845 in Japan, with a description of *Chorioptes japonensis* sp. nov. (Acari: Psoroptida), *Med Entomol Zool*, 52, 297-306 (2001)
- [47] 安田雅俊, 栗原智昭, 緒方俊輔 : 宮崎県北部におけるカモシカの生息記録の分布の特徴, *哺乳類科学*, 52, 41-45 (2012)
- [48] 岡田洋之, 松川 清, 千早 豊 : ニホンカモシカ (*Capricornis crispus*) の伝染性膿疱性皮膚炎の牛および山羊への伝達実験, *日獣会誌*, 39, 578-581 (1986)
- [49] 柵木利昭, 堀 充陽, 酒井洋樹, 猪島康雄, 柳井徳磨 : 野生ニホンカモシカにおけるバラボックスウイルス感染症 —ヒツジへの伝播の可能性—, *野生動物医学雑誌*, 7, 39-43 (2002)
- [50] Chan KW, Hsu WL, Wang CY, Yang CH, Lin FY, Chulakasian S, Wong ML : Differential diagnosis of orf viruses by a single-step PCR, *J Virol Methods*, 160, 85-89 (2009)
- [51] Knowles DP : *Poxviridae*, Fenner's Veterinary Virology, MacLachlan NJ, Dubovi EJ, eds, 4th ed, 151-165, Academic Press, San Diego (2011)
- [52] Werchniak AE, Herfort OP, Farrell TJ, Connolly KS, Baughman RD : Milker's nodule in a healthy young woman, *J Am Acad Dermatol*, 49, 910-911 (2003)
- [53] Ohno Y, Inoshima Y, Maeda K, Ishiguro N : Molecular analysis of parapoxvirus from a spotted seal *Phoca largha* in Japan, *Dis Aquat Organ*, 97, 11-16 (2011)
- [54] Clark C, McIntyre PG, Evans A, McInnes CJ, Lewis-Jones S : Human sealpox resulting from a seal bite: confirmation that sealpox virus is zoonotic, *Br J Dermatol*, 152, 791-793 (2005)
- [55] Hicks BD, Worthy GAJ : Sealpox in captive grey seals (*Halichoerus grypus*) and their handlers, *J Wildl Dis*, 23, 1-6 (1987)