

特集：果樹病原体の病原性検定法

カンキツウイルス病の病原性検定法

 農研機構 果樹研究所 ^{みや}宮 ^た田 ^{しん}伸 ^{いち}一*

はじめに

カンキツのウイルス病は20種類ほど知られているが、我が国のカンキツ栽培上大きな問題となるウイルスは、カンキツトリステザウイルス (*Citrus tristeza virus*, CTV)、温州萎縮ウイルス (*Satsuma dwarf virus*, SDV)、リンゴステムグルーピングウイルス (*Apple stem grooving virus*, ASGV) である。

CTVが感染すると幹や枝にステムピッチング症状を引き起こし、またシードリングイエロズ系統では葉が黄化し、いずれも樹勢を著しく低下させる。1930年代に南米でダイダイ(サワーオレンジ)台木を用いていたスイートオレンジが本ウイルスによって壊滅的な被害を受けた事例など、世界的にカンキツ栽培に最も被害をもたらしているウイルスである。アジアでは古くからCTVが存在するため抵抗性のカラタチなどを台木として使っており、また我が国の主要カンキツであるウンシユウミカンにはCTVに耐性を持っており被害が顕在化しない。そのためかえて全国的に本ウイルスがまん延している。そこで他の罹病性カンキツを園内や地域に導入する際には、隣接するカンキツ園においてCTVの強毒系統が存在するかどうか注意する必要がある。

SDVは温州萎縮病を引き起こす。ウンシユウミカンに感染すると葉が小型化し、また舟形やさじ型に変形して叢生し、枝がいじけて樹勢が低下する、などの症状を示す。イヨカンやハッサク等中晩生カンキツでは舟形葉は生じないが、黄化や生育不良が見られる。現在では、カンキツモザイクウイルス (*Citrus mosaic virus*, CiMV)、ネーブル斑葉ウイルス (*Navel orange infectious mottling virus*, NIMV)、ヒュウガナツウイルス (*Hyuganatsu virus*, HV)、ナツミカン萎縮ウイルス (*Natsudaidai dwarf virus*, NDV) 等、病原性や抗原性の異なるいくつかの系統が知られている。主に接ぎ木により感染するが土壌伝染もするため、発症樹は伐採に加えて抜根する必要があり、発症樹跡に再植することはできな

い。病樹跡と健全樹の間に溝を掘ったり、抜根跡地の土壌消毒や入れ替えを行う必要がある。

ASGVは接木部異常症(カラタチ台木との接ぎ木部に異常が起こる)を引き起こす。かつてはカンキツタリーフウイルス (*Citrus tatter leaf virus*, CTLV) と呼ばれていたが、リンゴの高接病の病原の一つであるASGVと同種であるため、現在ではASGVと呼ばれる。かつて中国から導入されたボンカンやタンカンがカラタチ台木に親和性がなく接ぎ木がうまくいかなかったのは、ASGVの影響だと考えられている。

このほかにカンキツベインエネーションウイルス (*Citrus vein enation virus*, CVEV) など数種類のウイルスの発生が報告されているが、経済的な被害は少ない。本稿においては、主要なウイルスであるCTV、SDV、ASGVの病原性検定法を中心に解説し、マイナーなウイルスについても若干言及しておく。

I 共通事項

どのカンキツウイルスの病原性を検定する場合もカンキツ実生苗か接ぎ木苗を用いるのが基本である。これまでカンキツウイルスで種子伝染する例が知られていないため実生苗はウイルスフリーと考えてよい。接ぎ木苗を作製する場合は、ウイルスフリーであることを確認した穂木を実生苗に接ぎ木して作製する。苗木の育成には、アブラムシ類などの昆虫の侵入を防ぐための目の細かい網室や網戸のある保温可能なガラス温室や人工気象室を使用する。ミカンクロアブラムシ、ワタアブラムシなどはCTVの媒介虫であるので特に注意が必要である。またハダニ、ホコリダニ、サビダニ、カイガラムシ、コナジラミなどは生育上の障害となるため、初期発生時に市販の有効薬剤で防除する。

1 検定植物および実生苗・接ぎ木苗の選び方

基本的には検定対象となるカンキツ品種の実生苗・接ぎ木苗を用いて接種試験を行い、その品種に対するウイルスの病原性を判定するが、感受性のより高い検定植物を用いるほうが効率的な場合もある。実生苗を用いる場合は、珠心胚実生苗が得られる多胚性のもの(表-1)が反復試験を行うために適している。ダイダイ(サワーオレンジ)、ユズ、メキシカンライム等では実生苗をその

Diagnosctic Methods for Determining Pathogenicity of Citrus Viruses in Japan. By Shin-ichi MYATA

(キーワード:カンキツウイルス, 病原性検定, 接ぎ木接種)

* 現所属: 農林水産省 消費・安全局 植物防疫課

表-1 検定用実生苗として用いやすい多胚性カンキツ

名称	学名	補足
ユズ	<i>Citrus junos</i> hort ex. Tanaka	実生苗, 台木として用いる
ダイダイ (サワーオレンジ)	<i>Citrus aurantium</i> L.	実生苗のまま用いる
メキシカンライム	<i>Citrus aurantifolia</i> Swingle	実生苗, 穂木として用いる
ラフレモン	<i>Citrus jambhiri</i> Lush.	台木として用いる
カラタチ	<i>Poncirus trifoliata</i> (L.) Raf.	台木として用いる

表-2 検定用の単胚性カンキツ

名称	学名
エトログシトロン	<i>Citrus medica</i> var <i>ethrog</i> Engl.
イヨカン	<i>Citrus iyo</i> hort ex. Tanaka
ナルト	<i>Citrus medioglobosa</i> hort ex. Tanaka
ウンシュウミカン	<i>Citrus unshiu</i> Marc.

まま使用する場合が多い。一方、接ぎ木苗作成用の台木にはラフレモン、カラタチ等が適している。ダイダイ、ユズ、カラタチは果実が市場に出回っており比較的入手しやすいが、ラフレモンやメキシカンライムは試験研究機関などの保存樹から果実を入手する。エトログシトロン、イヨカン、ナルト、ウンシュウミカン等単胚性のもの(表-2)では雑種実生苗になってしまうため、母樹から穂木をとり台木に接ぎ木して検定用に用いる。エトログシトロンなどを自根苗として育てたい場合は、挿し木によって増殖することもできる。

2 実生苗の育て方

果実より採集した種子はよく水洗した後、硫酸8-ヒドロキシキノリン1%溶液に30分間浸漬して消毒し、一晚自然乾燥する。乾燥させすぎると発芽率が大きく下がってしまう。その後、ビニール袋などに入れ冷暗所(4℃)で保存すると約1年間は発芽率の高い種子を使用できる。なおカンキツの種子発芽には低温処理による休眠打破は不要である。

小型の鉢にパーミキュライト:黒土(育苗用培養土など)を1:1に混合した土を入れ、そこに5~10個の種子を蒔き2cmほど覆土して温室において発芽させる。発芽した実生苗が5cmほどに育ち、本葉が2~4枚程度出たところで生育のよいものを選び、1本ずつ水はけの良い土(鹿沼土や砂を混ぜる)に、深型ポットへ植え替えて生育させる。また苗の生育にともない大きめの深

型ポットに植え替える。

接ぎ木検定に使いやすいよう、枝を剪定して一本仕立てにする。その際、地際から10cm以上の部位を接ぎ木や接種実験に使用するため、常に側枝となる芽を摘むようにしておくことや、適宜樹高が30~50cm程度になるよう切り戻すことがポイントである。カンキツの種類や生育状況にもよるが、半年から一年ほどで主幹部が5mm以上に育った実生苗が準備できる。

実生苗の育成には高温のほうが適しているため、検定用のガラス温室とは別棟で、冬季には加温できるのが望ましい。夏季の強い陽射しや高温乾燥によって新芽や新梢がダメージを受けて枯れこんでしまうことがあるため、特に灌水に注意し、寒冷紗も適宜活用する。生育中の追肥は速効性の固形肥料が適しており、夏季の高温時に速効性化学肥料を多用すると根を傷めてしまう。

3 接ぎ木苗の作成と育て方

接ぎ木苗を作成するために、まずは台木の実生苗を準備する。その後、地際から10~20cmほどの接種用の部位を残した上部に腹接ぎ(図-1)や芽接ぎ(図-2)等によって検定用カンキツを接ぎ木し、その直上部で台木を切り詰める。その後、穂木の新梢のみを生育させ、台木からの新芽・新梢はすべて取り除く。

台木の主幹部が5mm以上あれば接ぎ木は可能になる。準備するものとして、砥石(荒砥, 中砥, 仕上げ砥), 接ぎ木ナイフ(切り出しナイフ, 切り接ぎ用), 芽接ぎナイフ(芽接ぎ用), 接ぎ木テープ(塩化ビニール製, 幅10~20mmほど), 消毒液(1%次亜塩素酸ナトリウム水溶液や1%水酸化ナトリウム・1%ホルマリン水溶液)が必要である。

接ぎ木ナイフの切れ味が非常に重要なためよく研いでおく。まず腹接ぎ(一芽腹接ぎ)では図-1のように穂木を切り出し、口に含んだり濡らしたティッシュや布にくるむ等して乾燥を防ぐ。穂木には充実した芽が含まれていることが必要である。次に台木に切れ込みを入れ、穂木を挿入する。このときに穂木と台木それぞれの形成層が合うようにするが、穂木と台木の太さや切り出し面の大きさが異なるときは、片側の形成層が合えばよい。穂木と台木がずれないように接ぎ木テープを巻き、完全に覆うように固定する。台木の切断面にはチオファネートメチルペースト剤(商品名 トップジンMペースト)や接ぎロウを塗っておく。接ぎ木テープに半透明のものを使用すると穂木の樹皮の色を見て活着状況を知ることができ、おおよそ10~20日以上活着していれば成功率が高い。接ぎ木テープは確実に活着するまで取らないようにし、また接ぎ穂の芽もやはり確実に活着するまで伸ば

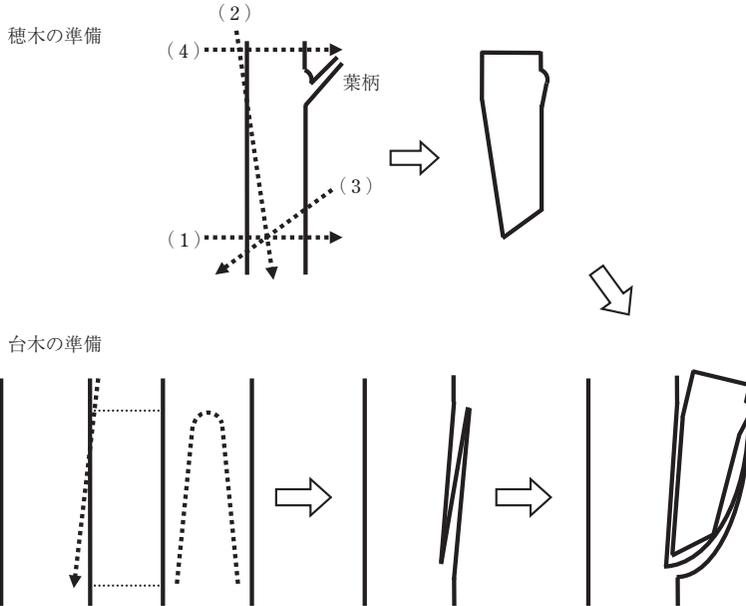


図-1 腹接ぎにおける穂木と台木の切り方
 穂木の切り出しは(1)～(4)の順に行うが、特に(2)のときに凹型にそらないよう注意する。
 穂木を台木の切れ込みに、それぞれの形成層が合うように挿入し、接ぎ木テープで乾燥しないように巻く。

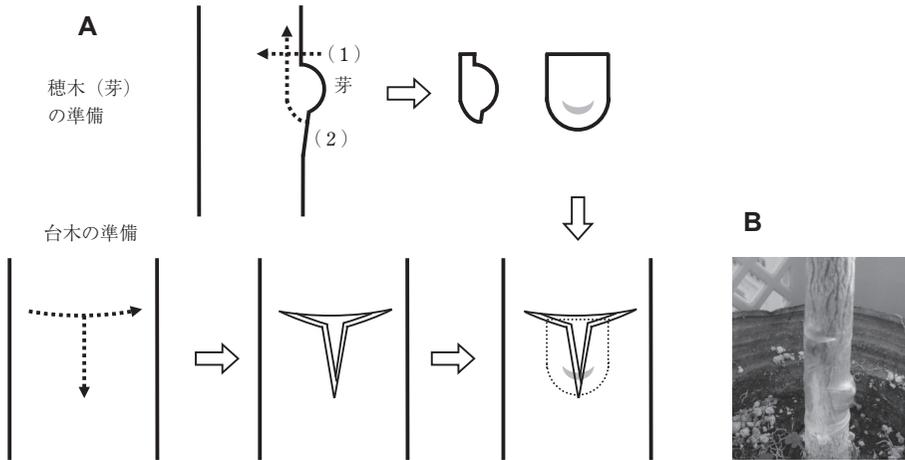


図-2 芽接ぎにおける穂木と台木の切り方
 A：穂木の芽は周辺部とともに、樹皮部分からえぐるように切りだす。台木は樹皮だけに切れ目をつけて開くようにし、芽を挿入して埋め込む。「工」の字に切れ目を入れると樹皮を広げやすいため、芽の挿入もしやすい。
 B：ユズ実生苗へ芽接ぎ接種(2箇所)をした様子。

さないほうがよい。なお灌水の際に接ぎ木部に水がかからないように根元に冠水する。

芽接ぎでは図-2のように穂木の充実した芽の周辺組織(樹皮のみ)を一辺5~10mmぐらいの大ききでそぐように切り出し、切断面が乾燥しないように濡らしたティッシュなどの上においておく。台木の樹皮にT字、もしくは「工」の字に芽接ぎナイフや切り出しナイフで切れ込みを入れ、その部分の樹皮にヘラなどを差し込んで持ち上げ、切り出した芽を埋め込むようにし、接ぎ木テープを巻いて止める。台木と穂木の太さを揃える必要がなく、芽と台木の形成層を容易に合わせることができるとして、活着の成功率が高い。

接ぎ木苗の作成には台木が活動中の時期が最も望ましい。ラフレモンのように一年中使いやすいものもあるが、カラタチを使用する場合には春先から初夏にかけてが望ましい。特に芽接ぎの場合、樹皮内側の形成層がきれいに木部組織からはがれることが必要である。また、穂木を採穂用植物より採取するときは、そのまますぐに接ぎ木に使用することもできるが、一晩ほど低温条件で保存したほうが活着率が高くなるようである。

4 接ぎ木接種

検定用カンキツ植物に検定したい植物組織(被験組織)を接ぎ木することでウイルスを接種し、検定用植物上にあらわれる症状からウイルス病を検定する。腹接ぎ・芽接ぎのいずれでもよく、また被験組織に芽がなくてもよいが、感染樹体内でウイルス濃度が不均一なことがあるためできるだけ複数箇所から取るようにする。接種植物の根元から10~20cmほどの部位に2~3個の被験組織を接ぎ木する。接種実験に際し、陽性・陰性コントロールを必ず用意し、陽性コントロールには常に同じ系統

を接種する。

実生苗への接種では新梢にあらわれる症状を観察するため、新梢が発生しやすいよう剪定を繰り返す。CTVのように枝のピッチングを観察する際には、古い枝を残しておいて観察する。また接ぎ木苗を使う際は検定用植物と同時に接いでもよい。

接ぎ木接種のあとは新梢の発育を促進するためにガラス温室で生育させ、冬季は加温できるのが望ましいが、逆に夏季などには高温になりすぎるとウイルス濃度が下がってしまい、無毒化されてしまうこともあるため注意する。人工気象室などが使用できる場合は、昼25℃、夜20℃ぐらいで生育するのがよい。またアブラムシなどの媒介虫が温室に侵入しないように気をつけ、また枝を切るときには剪定鋏の消毒を行う。なお果樹では、接ぎ木が活着しなくてもウイルスだけ伝染することもあるため、一度、接ぎ木接種に用いた検定用植物は他の用途に再利用しない。

5 草本植物への接種とカンキツへの戻し接種

カンキツからカンキツへの機械接種(汁液接種)はうまくいかないため、草本植物を介してカンキツへ戻し接種する。まずカンキツの春の新梢の未展開葉の磨砕汁液をカーボランダム法によって草本植物へ接種する。次に草本植物を同様に磨砕しカーボランダム法や主幹部への切りつけ法によって検定用カンキツ植物に接種する。切りつけ法ではウイルスを含む汁液など接ぎ木ナイフに塗布し、主幹部の樹皮に数十回切りつける(図-3)。また樹皮に「コ」の字型に切れ目を入れて部分的に持ち上げ、樹皮内部に精製ウイルス画分を塗布する方法(パークフラップ接種)もある(図-3)。いずれも接種部位を接ぎ木テープで覆って乾燥を防ぎ、接ぎ木接種のときと同様

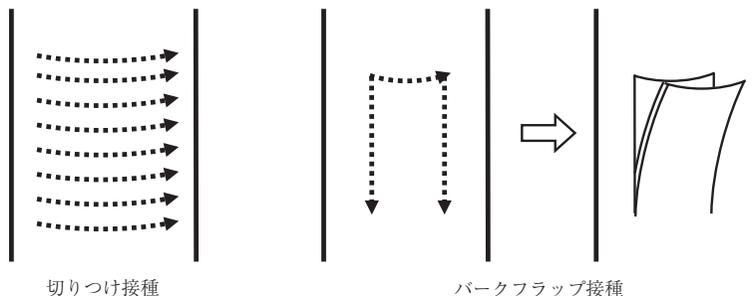


図-3 カンキツへの戻し機械接種

切りつけ接種のときは1~2mm間隔で切りつけ、10回切りつけるたびにウイルス汁液を再塗布する。

パークフラップ接種では縦に2~3cmほど樹皮を開くことができ、その内側に汁液を塗布する。

特に精製ウイルス画分を含むショ糖溶液などは粘性が高いため接種しやすい。

に生育させて、新梢にあらわれる症状を観察する。

II CTVの病原性検定法

CTVには病原性の異なる系統があり、ステムピッチティング (SP) 系統、シードリングイエローズ (SY) 系統と呼ばれている。ダイダイを用いるとSY系統は強い症状をあらわしSP系統では無症状である。いずれの症状も軽程度な弱毒系統も存在し、干渉作用を利用したウイルスワクチンとして我が国ではM-16A系統などが利用されている。

1 実生苗を用いたステムピッチング検定法

ステムピッチティング症状 (SP 反応) とは枝や幹の木質部に溝ができる症状である (図-4)。メキシカンライムやユズに接種したのち新梢を伸ばし、約半年～1年後の枝の樹皮をむいて観察する (新梢には症状が出ない)。水分流動の盛んな時期には樹皮をむきやすいが、症状が激しいときなどはむきにくいので、オートクレーブや煮沸処理を行うとよい。10～20 cm 程度の枝を複数本観察し、溝の数や深さ等から発症度や強毒性を判定する (図-4)。

2 実生苗を用いたシードリングイエローズ検定法

SY 系統はダイダイに激しい症状を示し根の枯死と深い関係があるため、必ず実生苗を用いる。接ぎ木接種後、2～6 か月で萎縮・葉の黄化等の症状があらわれるかどうかを観察する。なおダイダイではSP反応は出ない。ナツダイダイやグレープフルーツの実生苗ではSY反応だけでなくSP反応も示すので注意する。

3 血清学的手法 (ELISA 法やイムノクロマトグラフィー) による検定法

市販のELISAキットにより高感度な検定を行うことができる。生育中の枝先端部より下位の展開葉や枝の樹皮、葉柄、中肋 (主脈) 等が検定に適している。イムノクロマトグラフィー用のストリップが市販されており (Agdia 社, 図-5)、磨砕バッファーなども揃っていること、特殊な器具などが不要なことから初心者にも判定が



発症度：0 発症度：20 発症度：60 強毒株

図-4 ユズにおける CTV のステムピッチング症状の例

容易である。

4 遺伝子診断法

CTVは検体カンキツ植物より全RNAを抽出し、RT-PCRによって容易に検定することができる。全世界で様々な系統のゲノム配列が決定されているため、検出用プライマーセットも多数報告されている。我が国ではKANO et al. (1998) によりCTV52-CTV32などが報告されており、またEPPO (European and Mediterranean Plant Protection Organization) が2003年に定めた検定法の一つであるImmunocapture RT-PCR (IC-RT-PCR) 法ではPIN1-PIN2 (OLMOS et al., 1999) などが使用されている。

5 感染性クローンのカンキツへの接種法

海外では、CTVの全ゲノム配列 (約20 kb) から遺伝子組み換え感染性クローンを作成し、*Nicotiana benthamiana* のプロトプラストへのRNA感染を経由してカンキツに戻し接種する手法が開発されている (SATYANARAYANA et al., 2001)。これにより、各CTV系統における病原性とゲノム配列の関係性について研究することができるようになった。当初は *in vitro* 転写によりウイルスゲノム全長のRNAを作成できるベクターを使用していたが、2008年には改良版としてアグロバクテリウム用のシャトルベクターを用いて、*N. benthamiana* にアグロインフィルトレーションして感染させる手法が開発され、プロトプラストを調整するよりも時間的・作業的なコストが軽減されている (私信, 図-6)。CTVゲノム中に外来遺伝子を挿入できることから、カンキツで外来遺伝子を一過性発現できるウイルスベクターとして利用でき、NBT (New Breeding Technology, 遺伝子組換え手法の新技术) への応用など今後の発展が期待される。

III SDVの病原性検定法

CiMV, NDV, NIMV等は粒子形状、血清学的性質、病原性等からSDVの系統と考えられ、発生分布や被害を考慮するとSDVとCiMVが重要である。またSDVはカンキツ園地周辺のサンゴジュやヒメユズリハにも感染

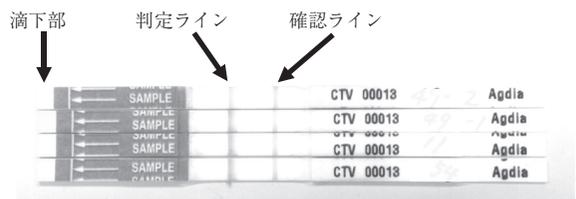


図-5 市販のCTVイムノクロマトグラフィー検定結果の例
4サンプルとも陽性を示している。

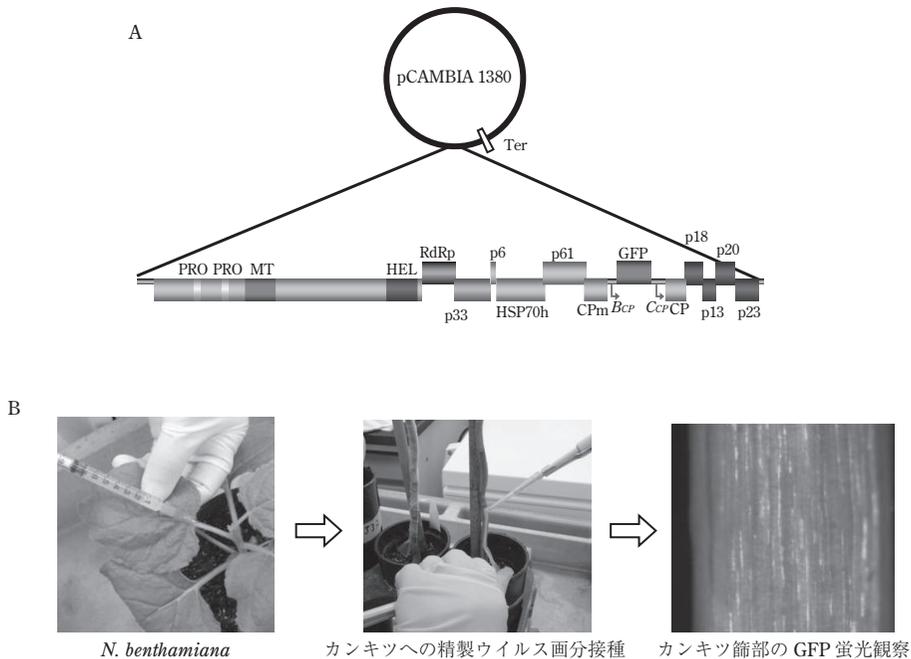


図-6 CTV 感染性クローンを用いたカンキツへの接種法

A: アグロバクテリウムへのシャトルベクター (pCambia1380) を使用した感染性クローンの模式図. CPm, CP 遺伝子間に CP 遺伝子プロモーターを加えた GFP 遺伝子が挿入されている。

B: まず播種後 1 か月ほどの *N. benthamiana* にインフィルトレーション法で感染させ, 1~2 か月後に CTV の濃度が高くなったところに感染性ウイルス粒子を精製し, カンキツへパークフリップ法により接種する. GFP の蛍光発現を節部組織 (樹皮内部) や葉脈で観察できるため, 組み換え CTV が感染しているかどうか目視でも確認できる。

していることが報告されており注意が必要である (NAKAZONO-NAGAOKA et al., 2014)。

1 接ぎ木・機械接種による検定法

ウンシュウミカン (ラフレモンやカラタチ台) に接ぎ木接種し, 20~25℃で生育させると舟形葉, 節間短縮の症状が見られる。特に昼夜の温度差が開いているほうが病徴が激しくなる。またシロゴマ (*Sesamun indicum* L.) の本葉が 1~2 対展開したところに汁液接種すると, 接種葉にえそ斑点, 退緑斑点, 上葉にえそ, 奇形が観察できる。

2 血清学的手法による検定法

日本植物防疫協会にて DAS-ELISA 用のポリクローナル血清が入手できる。また草野 (2006) によってモノクローナル抗体を用いた迅速検定法が開発され, イムノクロマトグラフィ検定キット (図-7, 商品名 SDV クロマト, ミズホメディー株式会社) が国内で発売されており容易に入手できる。これには磨砕用のバッファーやソフトラバー製の磨砕チューブが添付されており, 園地などの生

産現場でも簡便かつ高感度に検定が可能である。検定組織には新梢の未展開葉や未硬化葉を用いる。

3 遺伝子診断法

SDV および近縁ウイルスは RT-PCR により高感度に検定できる。プライマーセットについても複数報告されており (Iro et al., 2007; IWANAMI et al., 2010), 2 分節ゲノムの両方の共通配列を用いて One step RT-PCR で 4 系統を検出できる方法も開発されている (SHIMIZU et al., 2011)。またヒメユズリハやサンゴジュでも RT-PCR により高感度な検定が可能である。

IV ASGV の病原性検定法

ASGV では抗原性が大きく異なる系統は知られておらず, また遺伝的変異も比較的小さい。

1 接ぎ木による検定法

接ぎ木部異常症はカラタチやカラタチとの交雑種において発生するので, ラフレモン台のシトレンジ (スイートオレンジ×カラタチ) に接ぎ木接種をすると, 2~3

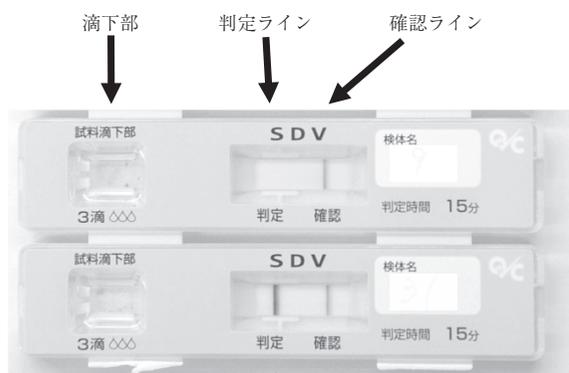


図-7 市販のSDVイムノクロマトグラフィー検定結果の例
上段は陰性サンプル、下段は陽性サンプル。

か月で新葉に退緑斑点や奇形を生じる。さらに継続観察し接ぎ木部の表皮下に筋や肥大を生じる等の症状が現れれば確実であるが、接ぎ木部がなめらかに癒合していないと観察が難しい。またキノア (*Chenopodium quinoa*) に汁液接種すると接種葉に退緑斑点を作った後、上位葉に奇形、えそ等を生じる。

2 血清学的手法 / 遺伝子診断による検定法

日本植物防疫協会から DAS-ELISA 用セットが販売されている。また SDV クロマトキットの改良版として SDV/ASGV を同時に検出可能なイムノクロマトグラフィーキットが(株)ミズホメディーから発売されており、国内で容易に入手できる。

ASGV は RT-PCR により容易に遺伝子診断できる。IC-RT-PCR 法 (下村ら, 2003) や他のウイルス/ウイルスロイドと同時に検出するためのマルチプレックス PCR 法 (Ito et al., 2002) なども報告されている

また感染性クローンも OHIRA ら (1995) によって作成されており、ゲノム配列と病原性の関連性等についての研究も進められている (HIRATA et al., 2010)。

V その他ウイルスの病原性検定法

我が国のカンキツ栽培上、注意すべき主要なウイルス

病について述べてきたが、最後に栽培上の被害がほとんどないマイナーなものについても触れておく。

CVEV はミカンクロアブラムシなどで永続的に伝搬されるため、圃場などに潜在的に広く感染していると考えられている。vein enation (葉裏の葉脈上に生ずる小突起) 症状はメキシカンライム、ユズ、ラフレモン等で現れる。しかし CTV 強毒系統と混合感染しているとライムやユズは検定に使えないため、CVEV のみの検定を行うためにまず被検植物をカラタチ実生苗に接ぎ木接種し CVEV のみを増殖させ、次いでカラタチをユズなどに接ぎ木接種する。なお RT-PCR による遺伝子診断も容易である。

カンキツリーフルゴースウイルス (*Citrus leaf rugose virus*, CLRV) は国内のウンシュウミカンで発生報告があった。インゲン、ササゲ、パチュニア、キノア等への汁液接種によって、接種葉に小型のえそ斑点を多数形成するが上位葉には症状が現れない。カンキツはメキシカンライム、ユーレカレモン等へ接ぎ木接種する。

カンキツ黄色斑葉ウイルス (*Citrus yellow mottle virus*, CYMV) はウンシュウミカンやラフレモン実生苗への接ぎ木接種により、葉脈透化や明瞭な黄色斑紋を示す。

引用文献

- 1) HIRATA, H. et al. (2010): *Virus Research* **152**: 1 ~ 9.
 - 2) ITO, T. et al. (2002): *J. Virol. Methods* **106**: 235 ~ 239.
 - 3) ——— et al. (2007): *J. Gen. Plant Pathol.* **73**: 147 ~ 151.
 - 4) IWANAMI, T. et al. (2010): *JARQ* **44**: 1 ~ 6.
 - 5) KANG, T. et al. (1998): *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* **64**: 270 ~ 275.
 - 6) 草野成夫 (2006): *植物防疫* **60**: 491 ~ 497.
 - 7) NAKAZONO-NAGAOKA, E. et al. (2014): *JARQ* **48**: 419 ~ 424.
 - 8) OHIRA, K. et al. (1995): *J. Gen. Plant Pathol.* **76**: 2305 ~ 2309.
 - 9) OLMOS, A. et al. (1999): *Nuc. Acids Res.* **27**: 1564 ~ 1565.
 - 10) SATYANARAYANA, T. et al. (2001): *Virology* **280**: 87 ~ 96.
 - 11) SHIMIZU, S. et al. (2011): *J. Gen. Plant Pathol.* **77**: 326 ~ 330.
 - 12) 下村克己ら (2003): *福岡県農業総合試験場研究報告* **21**: 87 ~ 91.
- なお、以下の文献はカンキツウイルス病の検定に関する総説として、本稿の執筆にあたり全体的に参考させていただいた。
- 13) 家城洋之 (2003): *果樹研究所研究報告* **2**: 1 ~ 7.
 - 14) IWANAMI, T. et al. (1998): *J. Gen. Virol.* **80**: 793 ~ 797.
 - 15) 加納 健 (1989 a): *植物防疫* **43**: 227 ~ 231.
 - 16) ——— (1989 b): 同上 **43**: 344 ~ 348.