

plum pox virus (プラムポックスウイルス) の 国内における発生

東京大学大学院
前島 健作・萱野 佑典・姫野 未紗子
濱本 宏・山次 康幸・難波 成任

はじめに

plum pox virus (PPV) は、サクラ属 (*Prunus* 属) の果樹類に甚大な被害をもたらす最重要ウイルスの一つである。PPV による病害は plum pox 病または sharka 病と呼ばれ、葉や果実に輪紋、斑紋を生じるほか、奇形果、早期落果、果肉の変質といった病徴を果実に引き起こし、商品価値が著しく損なわれることから問題となった。アブラムシにより非永続的に伝搬されるほか、接ぎ木により伝染し、感染植物の流通や移動が遠隔地への拡大の原因となる。また、感染しても病徴が現れるまで数年を要する場合もあり、高感度な検出法による早期診断が防除上重要である。PPV は、東欧を中心にまん延しており、近年、南北アメリカやアジアにおいても侵入が確認されるなど、世界中に拡大している。日本でも以前から侵入が警戒され検疫の対象となっているが (長尾・西尾, 1982), これまで発生報告はなかった。

2008年, 東京大学植物病院[®]は東京都青梅市のウメについて, 東京都農林総合研究センターより病害診断の依頼を受け, 調査の結果, PPV の感染を確認した。PPV のウメにおける発生は, これまで世界的にも例のないものであった。その後行われた, 農林水産省 (以下農水省) の調査によると, 2009年6月現在, PPV は青梅市以外でも東京都内の複数の地域でウメから検出されており, 並行して全国調査も進んでいる。もし PPV の分布が東京都以外にも拡大していれば, 日本におけるサクラ属の果樹生産は潜在的な危機に直面していることになる。

本稿では, 我が国における PPV 発生の経緯と現状を述べるとともに, 各国の発生状況や病徴, 被害, ウイルスの系統, 宿主範囲, 伝染環, 検出・診断法および防除事例について概説したい。

なお, 本ウイルスの和名はまだ正式に提案されていないが, 学術誌に論文を投稿するうえ「ウメ輪紋ウイルス」を提案する予定であり, 本稿では英名 plum pox virus

(PPV) および plum pox 病と表記する。

I 我が国における発生の経緯と現状

東京都青梅市で, 1990年代からウメ (*Prunus mume*) の葉に退緑斑紋・輪紋症状が発生し, 樹勢低下などが指摘されていたが, 収量への影響は明らかでなく, 原因不明のため有効な防除手段がなかった。2000年代には市内の複数の園地に発生が拡大したため, 東京都農業試験場 (現 東京都農林総合研究センター, 以下東京都) により調査されたが, 菌類・細菌は分離されず, ウイルス検定でも陰性であった。また, 生理病の可能性も低いことから原因不明とされた。その後も同様な症状が拡大し続けたため, 生産者の不安が高まっていた。

2008年7月, 東京都より東京大学植物病院[®]に, 本件について診断依頼があり, 調べた結果, 菌類や細菌の感染は確認されなかったが, 電子顕微鏡観察により, ひも状ウイルス様粒子が確認され, ウイルス感染が疑われた。その後, 同年9月および2009年3月に現地調査を行ったところ, 青梅市の複数の園地で, ‘南高’, ‘梅郷’, ‘白加賀’, ‘小向’, ‘甲州最小’などの品種の葉に斑紋および輪紋症状が認められた。この症状は, 国内未報告の PPV に感染したセイヨウスモモ (プルーン; *P. domestica*) の葉の症状と酷似していた。また, 花卉には斑入り症状 (color breaking) が認められ, 感染したモモ (*P. persica*) の示す症状と酷似していた。

そこで, PPV の外被タンパク質 (CP) 領域に特異的なプライマー (WETZEL et al., 1992) により RT-PCR を行ったところ, PPV の CP 領域の塩基配列と 99% 以上の相同性を示す DNA が増幅された。また, 血清学的検定法でも PPV 陽性であった。

2009年3月17日, 東京大学植物病院[®]は, 青梅市のウメに PPV が感染していると結論し, 東京都に報告した。翌日, 東京都は農水省へ PPV の発生を報告した。農水省と東京都は3月および4月に青梅市において緊急調査を実施し, 青梅市における PPV の発生を再確認した。4月8日, 以上の経緯を踏まえ, 我が国における PPV の初発生が三者により同時発表された。

東京大学植物病院[®]では, 青梅市内の複数地域で採取

Outbreak of plum pox virus in Japan. By Kensaku MAEJIMA, Yusuke KAYANO, Misako HIMENO, Hiroshi HAMAMOTO, Yasuyuki YAMAJI and Shigetou NAMBA

(キーワード: plum pox virus, ウメ, ウイルス, アブラムシ)

された PPV 分離株についてゲノムを解析し、この PPV が、近年世界的に発生が拡大している PPV-D 系統であることを明らかにした。5 月には、農水省、東京都とともにウメ結果期の調査を行ったところ、果実の奇形や表面の輪紋が認められた。

農水省では、PPV の発生範囲の特定と病気の封じ込めに向け、東京都の協力のもと青梅市を中心に PPV の発生分布を調査するとともに、ウメ、モモ、スモモ等の生産地を中心に全国的な発生調査を開始した。東京都では、都内西部の複数地域に発生しており、ウメ以外の植物にも感染が確認されている。調査結果に基づいて、我が国における PPV の防除指針が策定される。

II 世界における plum pox 病

1 歴史

plum pox (sharka) 病は、1915 年ごろ、ブルガリアのセイヨウスモモにその発生が認められ、果実表面にあばた状の斑紋が出ることから、ATANASOFF はこの病気を「Шарка по сливата (ブルガリア語) (= pox of plum) と命名し、学術誌に報告した (1932)。以後 sharka 病と呼ばれた (LEVY et al., 2000 ; NÉMETH, 1986)。PPV は、東欧を中心に拡大し、1980 年代には、欧州全域のほかトルコ、エジプトでも発生、90 年代以降、南米、北米、アジアでも発生した。

2 病徴

主に葉や果実に生じ、時に花にも生じる。果実の被害は特に深刻で、成熟前の落果や、輪紋、斑紋、奇形、果肉の変質をもたらす、商品価値を著しく損なう (NÉMETH, 1986)。葉には退緑性の斑紋や輪紋が春先に認められ最後まで残るが、気温上昇後に展開した葉では消えることもある。感染して発病するまで数年の潜伏期間を要し、樹体内のウイルス分布は不均一である (GLASA and CANDRESSE, 2005)。他のウイルスとの共感染により症状が激化する (GLASA and CANDRESSE, 2005 ; LLÁCER and CAMBRA, 2006)。病徴の激しさは、植物種、品種、ウイルスの系統、環境条件により異なる (LEVY et al., 2000 ; GLASA and CANDRESSE, 2005 ; LLÁCER and CAMBRA, 2006)。

3 被害

果実の病徴や成熟前の落果により、セイヨウスモモでは 80 ~ 100% の減収となる (HADIDI et al., 1998)。また、果実重・糖度・アントシアニン含量の低下や酸味上昇により (NÉMETH, 1986)、加工用でも品質低下となる (LLÁCER and CAMBRA, 2006)。

世界の被害総額は、過去 30 年で 1.4 兆円を超える。年間損失額はセイヨウスモモで約 250 億円 (150 万 t)、

アンズ (*P. armeniaca*) で約 170 億円 (60 万 t)、モモで約 40 億円 (16 万 t)、ニホンスモモ (*P. salicina*) で約 8 億円 (1 万 8,000 t) とされる (CAMBRA et al., 2006 a)。

III 病原ウイルスの性状

PPV は、*Potyvirus* 属のウイルスで分子量約 37 kDa の CP と単一のプラス一本鎖 RNA のゲノムからなる、幅約 15 nm、長さ約 700 nm のひも状粒子である。

(1) 系統

PPV は血清学的特性と分子系統学的関係に基づき、M, D, Rec, C, W, EA, T, の 7 系統に分類される。主要な系統は、M, D, Rec である。

① PPV-M 系統：南欧および東欧に発生し、ギリシャのモモより分離された Marcus 株を中心に構成される。アブラムシにより高率で媒介されるため、感染拡大が早い (KAMENOVA and MILUSHEVA, 2005)。

② PPV-D 系統：西欧および地中海沿岸地域のアンズやセイヨウスモモに発生。フランスのアンズより分離された Dideron 株を中心に構成される。スペインではニホンスモモで発生、近年、南米・北米のモモ、中国のアンズに発生し、世界規模で分布が拡大。今回我が国で確認された PPV も本系統である。アブラムシ伝搬能は M 系統ほど高くない (KAMENOVA and MILUSHEVA, 2005)。

③ PPV-Rec 系統：東欧を中心に発生するが、近年パキスタンやカナダにも発生している。D 系統と M 系統の組換えにより生じた。CP は M 系統と相同性が高く、血清学的診断で M 系統と間違われやすい (GLASA et al., 2004)。

(2) 宿主範囲

①自然宿主：系統により異なるが、木本・草本を問わず広い。サクラ属植物では、セイヨウスモモ (ATANASOFF, 1932)、ニホンスモモ (LLÁCER and CAMBRA, 1986)、オウトウ (*P. avium*) (CRESCENZI et al., 1995)、サンカオウトウ (KALASHYAN et al., 1994)、アンズ (ATANASOFF, 1935)、モモ (NÉMETH, 1963)、アーモンド (*P. dulcis*) (PRIBÉK et al., 2001) 等に自然感染が確認された。ほかに庭木や野生種を含め 17 種のサクラ属植物、サクラ属以外に 14 科の植物に自然感染が確認されている (表-1)。ウメが自然宿主として確認されたのはこれが初めてである。

②実験的に感染する植物：PPV の宿主範囲は広く、アブラムシ接種・接ぎ木接種・機械接種によりサクラ属植物を含む多くの植物に感染する (表-2)。ウメも接ぎ木接種 (HAMMORF, 1975) やアブラムシ接種 (DAMSTEEGT et al., 2007) により実験的に感染し、葉に退緑斑紋を生

表-1 自然宿主

バラ科：セイヨウスモモ、アンズ、モモ、ネクタリン、ニホンスモモ、オウトウ、サンカオウトウ、ウメ^{a)}、アーモンド、ベニバスモモ、ニワウメ、ニワザクラ、オヒヨウモモ、アメリカスモモ、スピノサスモモ、ダムソンプラム、ブラックチェリー、プリレアナプラム アブラナ科：ナズナ、キレハイヌガラシ キキョウ科：ハタザオキキョウ キク科：セイヨウタンポポ、ヒヤクニチソウ、セイヨウトゲアザミ、トゲチシャ、アフリカキンセンカ キンボウゲ科：ミヤマキンボウゲ、イトキツネノボタン ゴマハノグサ科：フラサバソウ シソ科：ホトケノザ、オドリコソウ、ヒメオドリコソウ タデ科：ナガバギシギシ ナス科：ナガバクコ、イヌホオズキ ナデシコ科：シラタマソウ ニシキギ科：セイヨウマユミ ヒルガオ科：セイヨウヒルガオ マメ科：シロツメクサ、ムラサキツメクサ、コメツブウマゴヤシ、シロバナルーピン、セイヨウエビラハギ ムラサキ科：イヌムラサキ モクセイ科：セイヨウイボタ

^{a)} ウメは、今回が世界初の自然発生の例となる。

じる。サクラの一種ソメイヨシノ (*Prunus x yedoensis*) は、これまで PPV に感染しないとされてきたが (HAMDFOR, 1975; NÉMETH, 1986)、接ぎ木で感染し、植物体のウイルス濃度は高い (DAMSTEEGT et al., 2007)。

IV 伝染環

1 接ぎ木伝染

接ぎ木や挿し木により伝染する。海外では、感染植物の移動が PPV 拡大の要因とされ、我が国でもサクラ属果樹の隔離検疫が行われてきた (長尾・西尾, 1982)。

2 虫媒伝染

①媒介虫：アブラムシにより非永続的に伝搬され、その感染拡大は緩やかであるが、春や秋には有翅成虫となるため、拡大速度が上がる。媒介能のあるアブラムシは、日本に少なくとも 16 種以上存在しており (表-3)、マメアブラムシ (*Aphis craccivora*) などサクラ属植物に寄生しないアブラムシも媒介可能である。また、感染果実からも実験的にアブラムシ伝搬する (LABONNE and QUIOT, 2001; GILDOW et al., 2004)。

②伝染源：罹病果樹、サクラ属の庭木、街路樹、野生植物が感染源となる (GLASA and CANDRESSE, 2005)。伝染源となる雑草の報告はまだないが (LLÁCER, 2006)、自然感染したサクラ属以外の木本植物や多年生雑草の例が報告されており (表-1)、アブラムシにより実験的に雑草からモモへ伝染することが確認されている (van OOSTEN, 1970; MANACHINI et al., 2007)。多年生の雑草が伝染源となっている可能性がある (MANACHINI et al., 2007)。

表-2 実験的に感染する植物

バラ科：ノモモ、オカメザクラ、フジザクラ、セイヨウバクチノキ、マンシュウアンズ、エゾノウワミズザクラ、オオヤマザクラ、モウコアンズ、ヒガンザクラ、ユスラウメ、ソメイヨシノ アカザ科：キノア、コアカザ、アリタソウ、ミナトアカザ アサ科：ホップ アブラナ科：シロイヌナズナ、コショウソウ キク科：ヤグルマギク、ハナワギク、フランスギク、キンケイギク、ハルシャギク、ベニニガナ、アレチポロギク、ネバリノポロギク、ノポロギク キンボウゲ科：トゲミノキツネノボタン、イボミキンボウゲ、タガラシ クマツツラ科：クマツツラ ケシ科：ヒナゲシ、ケシ ゴマハノグサ科：オオイヌノフグリ、タチイヌノフグリ、ツタバウンラン、トレニア、ケジギタリス セリ科：ホワイトレースフラワートケイソウ科：クサトケイソウ ナス科：トマト、タバコ、ペチュニア、センナリホオズキ、シマホオズキ、アカミノイヌホオズキ、オオセンナリ、ヒヨス ナデシコ科：ハコベ、ムギセンノウ、ツルコザクラ ヒユ科：センニチコウ、ノゲイトウ、ウモウゲイトウ マメ科：エンドウマメ、カラスノエンドウ、ヘアリーベッチ、キバナハウチワマメ、シロバナシナガワハギ、コシナガワハギ、アメリカツノクサネム、クサフジ、グアーマメ ムラサキ科：ルリヂシャ、ヒレハリソウ

表-3 媒介能が確認されているアブラムシ^{a)}

モモアカアブラムシ、ユキヤナギアブラムシ、ワタアブラムシ、モモコフキアブラムシ、ムギクビレアブラムシ、ムギワラギクオマルアブラムシ、カワリコブアブラムシ、ホップイボアブラムシ、マメアブラムシ、マメクロアブラムシ、キツタクロアブラムシ、アザミオマルアブラムシ、オオバコアブラムシ、ムギウスイロアブラムシ、ノゲシヒゲナガアブラムシ、ミカンクロアブラムシ

^{a)} モモ、スモモ、ウメを加害するアブラムシはゴシックで示した (宗林, 2008)。

V 検出・診断法

1 生物検定

生物検定は検定植物を利用した次のような検定法が行われていたが (NÉMETH, 1986)、検定に時間を要し、植物の維持・管理に手間がかかり、経験を要する。

①木本植物 (接ぎ木接種検定) : *Prunus persica* cv. GF305 は、6 ~ 48 日で葉に葉脈透化や奇形が現れる。

②草本植物 (汁液接種検定) : *Chenopodium foetidum* では、4 ~ 11 日で接種葉に黄色斑や壊死斑を生じる。

2 抗原抗体反応による検定

① ELISA : PPV 検出用の ELISA 法確立の後 (DUNEZ, 1977)、1980 年代に製品化され、全系統に反応するモノクローナル抗体も作出された (CAMBRA et al., 1994)。ELISA には相応の装備と技術・経験が必要であり、検定には 1 ~ 2 日を要する。特に最後の吸光度測定にはプレートリーダーが必須であり、最低限の設備でも 150 万円程度、自動化すれば 500 万円はかかる。一度装備が揃え

ば、1検体当たりの検定費用は廉価であるが、プレートウォッシャーを導入するなど自動化するとバックグラウンドが高く、データのブレも生じがちになる。

②イムノクロマトグラフィー法：ニトロセルロース製の短冊の一端（サンプル側）に金コロイド標識抗体をスポットし、中央部に捕捉抗体を線状にプリントしたものである。サンプル側を検体抽出液に浸すと、毛細管現象により検体が上方に移動し、検体中の抗原と標識抗体が結合ののち、上昇して捕捉抗体に高密度で結合して金コロイド線を目視で確認できる。従来のELISAより簡便・迅速（数分以内）で検出でき、感度は同等でバックグラウンドがなく目視判定が容易であり、特別な装置も不要である。したがって、現場での診断も可能である（DANKS and BARKER, 2000）。PPVでは、Bioreba社からキットが販売されているが、今回発生したD系統と系統学的に離れたW系統の抗体を用いているほか、非常に高価であった。

東京大学植物病院[®]では、我が国で検出されたPPVのゲノム情報から、遺伝子組換えにより高純度の外被タンパク質を合成し、これに対する抗体を作出した。この抗体を利用して、イムノクロマトグラフィー法による簡便・迅速・高感度なPPV検出キットを開発した。このキットはD系統に対して最適化されたキットである。従来品と異なり、擬陽性が出にくく、凍結保存試料からも検出できる。このキットは従来品の1/3以下の価格で、7月末に発売された（(株)ニッポンジーン）。

3 分子生物学的検定

PPVのゲノム解析により、遺伝子診断が可能となった。ELISAの5,000倍と言われる高感度のRT-PCR法（WETZEL et al., 1992）のほか、さらに高感度のリアルタイムRT-PCR法（SCHNEIDER et al., 2004）、RT-LAMP法（VARGA and JAMES, 2006）、検出・系統判別が可能なマイクロアレイ法（PASQUINI et al., 2008）等が開発されている。しかし、いずれも複雑な技術と高価な試薬や機器を要し、簡易なキットはこれまでなかった。

東京大学植物病院[®]では、我が国で検出されたPPVのゲノム情報を基にRT-LAMP法による診断キットを開発した。簡便・迅速・高感度で、現時点で最も信頼性が高く、特に他の検出法で偽陽性の場合に確定することができる。我が国の検疫業務で、PPVを対象に現在行われている4種類のプライマーを用いた方式に対して、2種類のループプライマーをさらに加えた方式で、感度と特異性を大幅に向上させ、検定に要する時間も、従来の1/2～1/3である30分に短縮された。RNA精製などの複雑な技術や高額機器を必要とせず、爪楊枝で葉・花

などの病斑部のほか、葉柄・果実や枝などを突いて組織汁液を反応液の入ったチューブ中でかき回して溶かし出すだけでよい。反応は、このチューブを家庭用電気ポット（60～65℃）に浮かべればよい（8月より販売、eGenomeOrder）。

イムノクロマトグラフィー法とRT-LAMP法の組み合わせは現在最も廉価・簡便・迅速・高感度で信頼性が高く、取りこぼしもないため正確な病樹の判定に最適である。

4 ウイルス系統の判別

*Prunus tomentosa*の反応によりD系統とM系統を判別できる生物検定法がある（DAMSTEEGT et al., 1997）。系統判別できるモノクローナル抗体を利用した抗原抗体反応による検定法もある（CAMBRA et al., 2006 b）。分子生物学的検定法としては、系統特異的プライマーによるRT-PCR法（CANDRESSE et al., 1995）がある。生物検定法以外の検定法では大半がCP領域を標的にしており、組換え系統（Rec, T）に対しては、最終的系統判別に全ゲノム解読が必要である。

VI 防 除

1 海外における防除事例

PPVは被害甚大であり、海外では行政支援のもと防除対策が行われている。PPVの発生が確認されると、大規模な発生調査が実施され、ウイルス検定と感染樹および周辺の宿主植物が徹底的かつ継続的に除去・処分される。また、媒介虫駆除や苗木・穂木などの移動規制により、PPVのまん延防止・根絶がはかられる。

①米国の事例：1999年、ペンシルバニア州でモモにPPV-D系統が発生し、ELISAとRT-PCR法により特定された発生地一帯が「隔離地域」に指定され、核果類果樹の新たな定植と持ち出しが禁止された。隔離地域は複数ブロックに分割され、ウイルス検定が実施された。ウイルスが確認されたブロック内のサクラ属の果樹・街路樹・庭木はすべて除去され、PPVの根絶対策が実施された。過去3年間にPPVが検出された地域およびその半径11.5 km内での苗木の育成・生産が禁止された。その後、3年以上PPVが検出されなかった地域のみ隔離地域の指定が解除され、州の大半の隔離地域で根絶が達成された（ALBRIGHT et al., 2007）。

②カナダの事例：2000年、ネクタリンに発生し、大規模な発生調査が実施された。感染地域が検疫区域に指定され、PPV発生率の基準値を設け、それを超えた区域では全樹が除去された。3年以上PPVが検出されないことが根絶の条件とされ、2008年には1地域を除き根絶が確認されている（THOMPSON, 2006; CFIA, 2008）。

2 防除費用

防除費用は莫大である。スペインでは1989年以降約90億円をかけPPVの根絶計画を実施しており、230万本の木を除去した。カナダでは2001年以降約60億円をかけ3百万本の木をDAS-ELISA検定し、26.4万本の木を除去した。米国では2001年以降40億円以上をかけ19万本の木を除去している (CAMBRA et al., 2006 a)。

3 防除に向けた研究事例

抵抗性品種の利用は最も有効な手段の一つである。セイヨウスモモやアンズでは品種の交配により、抵抗性品種の育成が進められている (KARAYIANNIS, 2006; HARTMANN and NEUMÜLLER, 2006)。モモでは、ノモモ (*P. davidiana*) の抵抗性を利用した育種が試みられている (DECROOCQ et al., 2005)。

従来育種の時間節約と、限られた遺伝資源を補うため、遺伝子組換え技術を利用した抵抗性品種の作出も試みられている。最も実用化に近い例がセイヨウスモモにPPVのCP遺伝子を形質転換により導入した組換え体‘C5’である (SCORZA et al., 1994)。この組換え体は、PTGS (転写後ジーンサイレンシング) によりPPV増殖を抑制し、高い抵抗性を安定的に示す。また、交配によって他の品種にも抵抗性を付与できる。‘C5’は15年以上に及ぶ研究を経て、‘HoneySweet’の品種名で、米国で認可が待たれている (SCORZA et al., 2007)。

弱毒ウイルスを用いた干渉効果による抵抗性付与も有望である。弱毒株 (mild strain) を一次接種した感受性モモに強毒株 (sever strain) をアブラムシにより二次接種すると、病徴が軽減される (KERLAN et al., 1980)。

おわりに

我が国では約30年前、温州ミカンの1系統である‘宮本早生’が穂木の増殖過程でカンキツモザイクウイルス (citrus mosaic virus) に汚染され、全国で5万3,000本の苗木を検定、陽性を示した30%を焼却処分するという大業の経験がある (山口, 1982)。PPVはアブラムシにより媒介され、宿主範囲が非常に広く、世界中で発生していることから、人の感染症で最近話題となっている新型インフルエンザのように、果樹におけるパンデミック (汎発流行) 性ウイルスともいえる。一部地域で発生しただけでも、根絶にかかる労力・費用は莫大であり、母樹の汚染は是非とも避ける必要がある。

PPVに関する知見は、我が国では皆無である。今後、防除方針を策定のうえで、海外の知見は参考になるが、依存過多は危険である。特に、宿主範囲を含む疫学的知見には不明な点が多く、我が国独自の研究を推進すること

が必要である。根絶には、生産者・種苗業者・研究者・行政・農協等の相互理解と協力が必要不可欠である。

引用文献

- ALBRIGHT, D. et al. (2007) : <http://www.ars.usda.gov/SP2UserFiles/Place/00000000/opmp/PlumPox70222.pdf>
- ATANASOFF, D. (1932) : Ann. Univ. Sofia, Fac. Agric. Silv. 11 : 49 ~ 69.
- (1935) : Phytopathol. Zeits. 8 : 259 ~ 284.
- CAMBRA, M. et al. (1994) : OEPP/EPPO Bulletin 24 : 569 ~ 577.
- et al. (2006 a) : ibid. 36 : 202 ~ 204.
- et al. (2006 b) : ibid. 36 : 254 ~ 261.
- CANDRESSE, T. et al. (1995) : Acta Hort. 386 : 357 ~ 369.
- CFIA (2008) : <http://www.inspection.gc.ca/english/plaveg/pestrava/ppv/ppve.shtml>
- CRESCENZI, A. et al. (1995) : Acta Hort. 386 : 219 ~ 225.
- DAMSTEEGT, V. D. et al. (1997) : Plant Disease 81 : 329 ~ 332.
- et al. (2007) : ibid. 91 : 18 ~ 23.
- DANKS, C. and I. BARKER (2000) : OEPP/EPPO Bulletin 30 : 421 ~ 426.
- DECROOCQ, V. et al. (2005) : Mol. Gen. Genomics 272 : 680 ~ 689.
- DUNES, J. (1977) : Ann. de Phytopath. 9 : 219 ~ 221.
- eGenomeOrder : <http://genome.e-mp.jp/>
- GIDOW, F. E. et al. (2004) : Acta Hort. 657 : 207 ~ 211.
- GLASA, M. et al. (2004) : J. Gen. Virol. 85 : 2671 ~ 2681.
- and T. CANDRESSE (2005) : <http://www.dpvweb.net/dpv/showdpv.php?dpvno=410>
- HADIDI, A. et al. (eds.) (1998) : Plant Virus Disease Control, APS Press, St. Paul, MN, p. 616 ~ 628.
- HAMDORF, G. (1975) : Acta Hort. 44 : 155 ~ 162.
- HARTMANN, W. and M. NEUMÜLLER (2006) : OEPP/EPPO Bulletin 36 : 332 ~ 326.
- KALASHYAN, Y. A. et al. (1994) : ibid. 24 : 645 ~ 649.
- KAMENOVA, I. and S. MILUSHEVA (2005) : Biotechnol. Biotechnol. Eq. 22 : 22 ~ 40.
- KARAYIANNIS, I. (2006) : OEPP/EPPO Bulletin 36 : 319 ~ 322.
- KARLAN, C. et al. (1980) : Acta Phytopathologica Academiae Scientiarum Hungaricae 15 : 57 ~ 68.
- LABONNE, G. and J. B. QUOT (2001) : Acta Hort. 550 : 79 ~ 83.
- LEVY, L. et al. (2000) : <http://www.apsnet.org/online/feature/PlumPox/Top.html>
- LLÁCER, G. (2006) : OEPP/EPPO Bulletin 36 : 227 ~ 228.
- and M. CAMBRA (1986) : Plant Disease 70 : 173.
- (2006) : OEPP/EPPO Bulletin 36 : 219 ~ 221.
- MANACHINI, B. et al. (2007) : Entomological Society of America 100 : 1047 ~ 1052.
- 長尾記明・西尾 健 (1982) : 植物防疫 36 : 355 ~ 360.
- NEMETH, M. (1963) : Phytopathol. Medit. 2 : 162 ~ 166.
- ed. (1986) : Viruses, Mycoplasma, and Rickettsia Diseases of Fruit Trees, Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, p. 463 ~ 479.
- (株)ニッポンジェーン : <http://www.nippongene-analysis.com/ppv-fs.htm>
- PASQUINI, G. et al. (2008) : J. Virol. Methods 147 : 118 ~ 126.
- PRIBEK, D. et al. (2001) : Acta Hort. 550 : 91 ~ 95.
- SCHNEIDER, W. L. et al. (2004) : J. Virol. Methods 120 : 97 ~ 105.
- SCORZA, R. et al. (1994) : Plant Cell Reports 14 : 18 ~ 22.
- et al. (2007) : Acta Hort. 738 : 669 ~ 674.
- 宗林正人 (2008) : アブラムシ類の見分け方, 日本植物防疫協会, 東京, 32 pp.
- THOMPSON, D. (2006) : OEPP/EPPO Bulletin 36 : 302 ~ 304.
- van OOSTEN, H. J. (1970) : Netherlands Journal of Plant Pathology 76 : 253 ~ 260.
- VARGA, A. and D. JAMES (2006) : J. Virol. Methods 138 : 184 ~ 190.
- WETZEL, T. et al. (1992) : ibid. 39 : 27 ~ 37.
- 山口 昭 (1982) : 果樹ウイルス病の基礎知識, 農山漁村文化協会, 東京, p. 42 ~ 45.