

わが国における植物寄生フシダニに関する最近の話題

東京大学大学院農学生命科学研究科 ^{やま}山 ^{した}下 ^{しゅう}修 ^{いち}一

はじめに

植物には各種の病気がある。筆者らは広く病原学的研究を行っているが、これらの過程で、いくつかの病原未詳のモザイクタイプおよびてんぐ巣(萎黄叢生)タイプの病害が認められた。これらについては、関係分野の多大な努力にかかわらず長年病原は不明であった。

モザイクタイプ病害としては、キク紋々病が1960年代より全国的に問題となった。本病は当初ウイルス病と推定されたが予想に反しフシダニ(eriophyid mite)が病原であることが1979年に知られた(土居ら, 1979; 大沢ら, 1979)。また、当大学構内に植栽されているナワシログミに以前よりてんぐ巣病が認められ、これについてファイトプラズマ(マイコプラズマ様微生物)を含め各種の病原を探索してきたが、病原は未詳であった。しかし、本病にもフシダニが見いだされ(山下ら, 1980)、これが起因すると思われた。これらを契機に、長年病原が未詳であった一連のいくつかのモザイクおよびてんぐ巣タイプの病害でもフシダニが検出され、これらもフシダニが病原と推定された(山下ら, 1980, 1988, 1989, 1993, 1996)。これらの結果より、フシダニによる新たな病害の存在が明らかとなった。

フシダニは植物ウイルスの媒介者としても働き、植物ウイルス学上も重要なもの(SLYKHUIS, 1965, 1969)である。わが国では、最近見いだされた新種ウイルスを含め、2種のフシダニ伝搬性ウイルスが知られている。

フシダニは、節足動物門のクモ形綱(Arachnida)に属する微小な動物で、フシダニ上科(Eriophyoidae)に分類され、ダニ類ではハダニに次いで植物では被害が大きく、国内外とも重要な害虫とされている(JEPPSON, 1975; 上遠野, 1993, 1996)。植物寄生フシダニは一般にサビや虫えい、毛せんを生じ、古くから植物病理学分野でも検討され、日本有用植物病名目録によると、果樹類や広葉樹などを中心にピロード病、もうせん病など10余種が収録されている(日本植物病理学会, 1983, 1984, 1990, 1993)。

Current Problems on Eriophyid Mites in Japan: Their Injurious Diseases and Transmitted Viruses. By Shuichi YAMASHITA

(キーワード: フシダニ, フシダニ病害, フシダニ伝搬ウイルス)

本論文は、わが国において当初ウイルスあるいはファイトプラズマ病と推定されていた二つのタイプの病害に起因するフシダニとともに、フシダニ伝搬性ウイルスについて近況を述べたものである。本研究に当たっては、土居養二、亀谷満明、大沢高志、上遠野富士夫博士など多数の方のお世話になった。ここに記し、関係者に厚く深謝申し上げる。

I フシダニによるモザイクおよびてんぐ巣病

1 モザイクタイプ病

(1) キク紋々病(chrysanthemum mottle)

キク(*Chrysanthemum morifolium*)はわが国の主要な多年性花きで、これに明りょうなモザイクや輪紋を生じる紋々病(口絵写真①)と称される病害が1960年代より中国地方で認められ、その後、静岡、愛知などの主産地を含め、東京、千葉、神奈川、埼玉など広く発生することが知られ、大きな問題となった。本病はハウス、露地栽培されている各種のキク品種で周期的に認められ、症状よりウイルス病と推定され、関係者により接種(汁液、接木、虫媒)試験、電顕観察などが検討されたが、病原と思われるウイルスは検出できなかった。しかし、本病は罹病キクの接触や空気で伝染するとの成果をもとに、罹病葉を多少乾燥させて実体顕微鏡で詳細に検鏡したところ、調査病株のほとんどから特にそれらの新葉裏面より白色～淡黄色のウジムシ状のフシダニが検出された(土居, 1979; 大沢ら, 1979)。実体顕微鏡下で針で取ったフシダニを健全キク株当たり1~10頭放飼(以下、直接放飼法という)、あるいはフシダニ寄生を確認した病葉を切り取りこれを健全キク株上に放飼する簡易法(以下、切り葉法という)で試験を行ったところ、本病はいずれの方法でも容易に病徴が再現された。直接放飼法では1頭/株でも発病した。本病はフシダニの風や病葉の接触による伝搬でも高率に発病した。本病に対しては、ポリナクチン・BPMC乳剤、ピリダベンフロアブル剤、マンネブ剤、その他各種の薬剤で防除効果が認められている(加藤ら, 1982; 根本, 1981; 大沢, 1982; 大沢ら, 1983; 田中・小林, 1994)。ウイルス病ならば薬剤による治癒効果は期待できない。したがって、本病はフシダニが直接に起因する病害で、これには

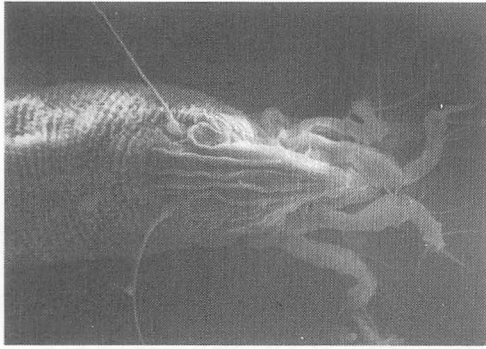


図-1 キクモンサビダニの走査電顕写真

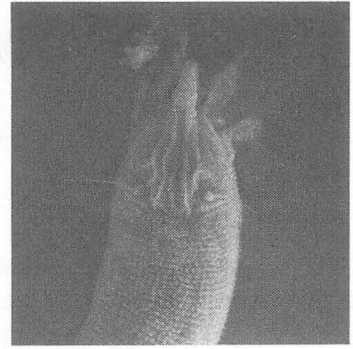


図-2 イチジクモンサビダニの走査電顕写真

本ダニの毒素が関与するものと思われた。本ダニ(図-1)は背板に条線が認められ、後体部には円錐状のこぶを有する70~80の環節を示し、その数は背面が多く、生殖口蓋はハート型で、羽毛爪は6対で、新種の *Paraphytopus kikus* Chine と命名され、その和名はキクモンフシダニ (*chrysanthemum mottle mite*) と新称(根本ら, 1980; 根本, 1981)された。

(2) イチジクモザイク病 (*figus mottle*)

イチジク (*Ficus carica*) は落葉果樹で、葉に明りようなモザイクあるいは輪紋を生じる病害(口絵写真②)が、東京、神奈川、千葉、埼玉で認められ、また大阪ではかなり重要な病害とされ、本病はかなり広く分布すると思われた(中曽根・草刈, 1991; 根本ら, 1980; 根本, 1981; 柴尾ら, 1994, 1995)。罹病株の新葉裏面を検鏡すると、淡黄色のウジムシ状のフシダニが、供試したいずれの株からも検出された。本ダニが多数寄生する病葉を健全イチジク葉上に結びつけて切り葉法で接種すると、その暴露枝の新葉に翌春にモザイク症状が生じ、そこから同様なフシダニが検出された。本病に対してはピリタベン水剤やケルセン乳剤に防除効果があるという(中曽根・草刈, 1991; 柴尾ら, 1994, 1995)。したがって、本病もフシダニによる直接害と推定された。フシダニには背板に条線が認められ、後体部には円筒状のこぶを有する55~75の環節を示し、生殖口蓋はハート型で8~10本の肋を有し、羽毛爪は5対であった(図-2)。本ダニは世界各国に分布する *Aceria ficus* COFFE と同定され、和名はイチジクモンサビダニ (*figus mottle mite*) と新称された。*A. ficus* は fig mosaic virus の媒介者として知られているが、本ウイルスについては性状は全く未詳である。なお、イチジクからは時に *Carlavirus* とされるひも状ウイルスが検出されることがあるが、その検出状況よりこれが本稿のモザイク病の病原とは考えにくい。

(3) シバ葉巻モザイク病 (*zoysia leaf curl mosaic*)
ノシバ (*Zoysia japonica*) およびコウライシバ (*Z. matrella*) は多年性イネ科植物で、広く植栽あるいは自生する。両者は類似した葉巻モザイク症状を生じ、新葉に白色~黄色斑、モザイクを生じ、また葉緑が内側に葉巻あるいは葉先が葉巻部に留まりアーチ状となり展開不良を示すことが多い(口絵写真③)(山下ら, 1989, 1993, 1996)。本病は集団的に発生すると病株の葉先が黄化するため、坪状黄化として認められた。ノシバでは秋田、栃木、茨城、千葉、東京、神奈川、山梨、長野、大阪、兵庫、コウライシバでは埼玉、千葉、東京、京都で認められた。ノシバでは神奈川、山梨、長野では山野あるいは路傍などに野生する株からも検出され、わが国には広く従来より分布すると思われた。典型的な罹病ノシバ、コウライシバ葉を軽く乾燥させるとフシダニが供試したすべての株で検出され、またこれらは葉巻部あるいは未展開葉を針で開放することで多数認められた。これらより、フシダニは乾燥しにくいこれらの部位で生息あるいは越冬するものと思われた。本病についても通常行われる手法ではウイルスは検出されなかった。本病はフシダニ個体を移植する直接法あるいは寄生葉を放飼する切り葉法で容易に病徴が再現され、ケルセン乳剤、アセフェート剤などいくつかの薬剤により防除効果が認められ、またフシダニの生息部位を除去した地下茎を栄養繁殖すると葉巻モザイクは生じなかった。よって、本病もフシダニによる直接害と推定された。本フシダニは淡黄色~白色のウジムシ状で、背板に条線が認められ、後体部にだ円型のこぶを有する60~80の環節を示し、生殖口蓋はハート型で、羽毛爪は6対であった(図-3)。ノシバとコウライシバの同様な病気とフシダニは、1986年にアメリカにおいて日本および韓国から導入された *Zoysia* 類で既に記載(BAKER et al., 1986)されており、同フシダニを *A. zoysia* BAKER, KONO and O'NEILL と同定

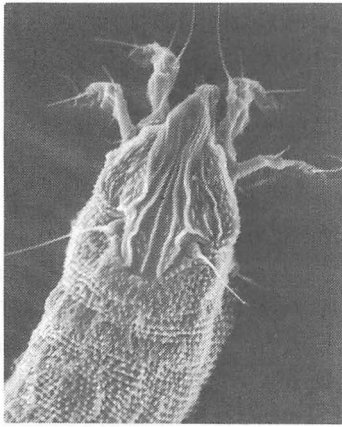


図-3 シバハマキフシダニの走査電顕写真

し、その和名をシバハマキフシダニとし、病名を葉巻モザイク病とした。

(4) シキミ紋々病 (*Illucium mottle*)

シキミ (*Illucium anisatum*) は宗教の用途に用いられる常緑広葉樹で、野生あるいは栽培されているが、これに明りょうな輪紋、モザイクとともにえそ〜えそ輪紋を生じる紋々病(口絵写真④)と称される病害が1970年代よりわが国各地で認められた。筆者も神奈川、静岡、山梨、長野、和歌山県で本病を認めた。現地では苗床の幼苗から成木まで認められ、また圃場全面が罹病している場合もあった。本病についてはウイルスやウイロイドなどについて詳細に調べたが、それらは検出できなかった。フシダニの可能性を推定して病原調査を依頼された送付材料について検鏡したが、フシダニは長年認めることはできなかった。しかし、神奈川県のある地域での追跡調査で、5~6月に多くの病株を採集していねいに検鏡したところ、光沢を失い、多少えそを生じた新葉の裏面に淡黄色のウジムシ状のフシダニが多数検出された。明りょうな病斑を示す成葉ではほとんど検出できなかったので、フシダニの検出には時期、葉位などに注意する必要がある。これらの検出事情は他のフシダニ病害でも基本的には同様であり、留意を要する。挿木あるいは実生で育成した健全なシキミ苗にフシダニが多数生息している葉を取り、切り葉法で放飼すると翌春の新葉に病徴が再現された。一方、現地で採集した病株を当大学構内で保存、あるいはアセフェート剤を定期的に処理することで病徴が治癒する例が認められた。これらより、本病もフシダニの直接害によるものと推定された。そこで、本病を標記のように称し、フシダニをシキミモンサビダニ (*Illucium mottle mite*) と称することを提案したい。本フシダニは発生植物、分布などから新種の可能

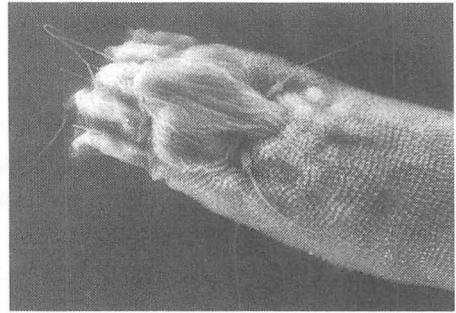


図-4 ナワシログミフシダニの走査電顕写真

性もあるが、その同定は今後を待ちたい。なお、一部のシキミからは cucumber mosaic virus が検出されたとの報告(福本・前野, 1994)もあるが、筆者らはこれまでにウイルスは検出していない。

2 てんぐ巣タイプ病害

(1) ナワシログミてんぐ巣病 (*Elaeagnus witches' broom*)

ナワシログミ (*Elaeagnus pungens*) は、緑化あるいは果樹として植栽される常緑樹である。本樹に小枝が叢生して明りょうなてんぐ巣症状を示す病害が当大学構内で1960年代より知られていたが、本病は新梢に顕著で、発達するとこぶし大となり、古くなると乾固し枯死した(口絵写真⑤)(山下ら, 1980)。本病については当研究室で長年病原探索を続けてきたが、ウイルス、細菌、ファイトプラズマ、菌類などは検出できなかった。そこで、てんぐ巣病部を精査したところフシダニが見いだされ、これらは萌芽部内に主に生息していると思われる、それらの萌芽部の鱗片を針先で開くと多数のフシダニが認められた。鱗片部に潜んでいるフシダニは軟弱で、乾燥あるいは針先で触れることで容易に死滅した。フシダニが多数生息することを確認した罹病枝を、健全なナワシログミの枝に結びつけて病徴再現試験を行ったところ、翌年暴露した枝の新梢に局部的にてんぐ巣病徴が再現された。海外では、bud mites などのフシダニによる萎黄叢生病が知られていることから、本病はフシダニによる直接害と推定された。本病の治癒試験は特に試みていないが、罹病部を強剪定し、殺ダニ剤などを散布すれば防除可能と思われる。フシダニは白色~淡黄色のウジムシ状で、背板に条線が認められ、後体部に50~55の環節を示し、羽毛爪は5対であった(図-4)。本フシダニは形状より *Aceria* 属に近いものと思われるが、最終的な同定は今後を待ちたい。

(2) シイノキ類てんぐ巣病 (*Castanopsis witches' broom*)

スダジイ (*Castanopsis sieboldii cuspidata*) は、公園などに広く植栽される広葉樹である。本樹のてんぐ巣病は一部の枝梢が局所的に叢生し、典型的なてんぐ巣症状を生じる(口絵写真⑥)(山下ら, 1980)。本病は東京、埼玉、千葉、神奈川、静岡などで直接確認したが、古くより発生が知られており(白井, 1897)、全国的に広く分布すると思われる。また、本病は熊本、宮崎の山野に自生するアブラジイ、コジイ(ツブラジイ)にも認められた。7県で採集した材料について、罹病枝梢の小葉あるいは多少えそを生じた新梢を軽く乾燥させて検鏡すると供試したすべての株からフシダニが検出された。本病にはウイルス、ファイトプラズマ、その他の病原は認められず、またその発生・分布、特定枝梢の発病様式などからフシダニが病原と推定された。本フシダニは白色～淡黄色のウジムシ状で、*Aceria* 属に近いものと思われるが、その同定は今後を待ちたい(図-5)。本病の防除には罹病部の強剪定をし、殺ダニ剤などを散布することで効果があるものと思われる。

(3) エノキてんぐ巣病 (*Celtis witches' broom*)

エノキ (*Celtis sinensis* var. *japonica*) は落葉広葉樹として公園などに植栽されるが、自生するものも多い。本病は実生から生じた小木から成木に至るまで広く認められ、幹あるいは枝部に新芽がこぶ状に増生しててんぐ巣症状を生じる(口絵写真⑦)(山下ら, 1988)。激甚な場合は小木では枯死した。本病は東京、埼玉、千葉、神奈川で広く認められ、これらの材料を軽く乾燥させると鱗片から這い出したと思われるフシダニが例外なく検出された。フシダニが多数生息する罹病枝を採り、これを

実生健全エノキ苗に結びつけて放飼接種すると、本病は容易に再現され、そこからも同様なフシダニが検出された。本病からはウイルスやファイトプラズマは認められず、本ダニが起因するものと推定された。フシダニは淡黄色のウジムシ状で、背板に条線は認められず、多少凹凸が見られた。後体部には円筒状のこぶを有する60~70の環節が認められ、生殖口蓋はハート型で、羽毛爪は7対であった(図-6)。本フシダニは形状より *Aceria* 属に近いものと思われたが、最終的な同定は今後を待ちたい。なお、エノキにはモザイク症状株からもその病原と思われるフシダニが観察されるが、これとてんぐ巣フシダニの関係はさらに検討を要する。

(4) クロマツてんぐ巣病(芽状てんぐ巣病, 多芽病) (*Pines mite witches' broom*)

クロマツ (*Pines thunbergii*) は、植栽あるいは自生する常緑針葉樹である。本病は古くから知られており(草野, 1904)、わが国には広く分布するものと思われる。本病は一部の枝梢の新芽が増生し多芽状となり(口

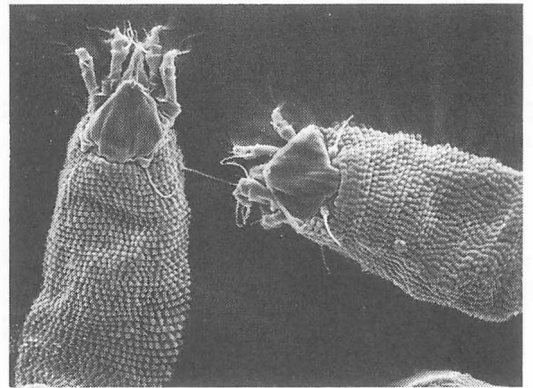


図-6 エノキテングスフシダニの走査電顕写真

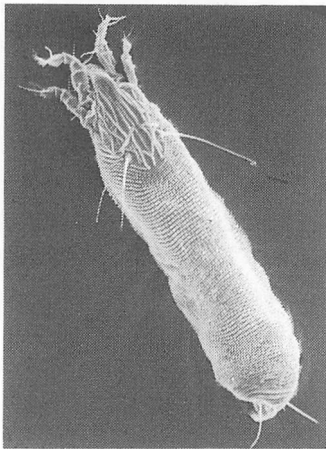


図-5 スダジイテングスフシダニの走査電顕写真

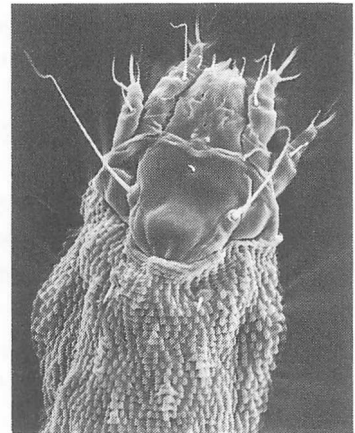


図-7 マツフシダニの走査電顕写真

絵写真⑧), ここでは東京, 千葉の公園で認められた。罹病枝を軽く乾燥させると白色～淡黄色のウジムシ状のフシダニが調べたすべての材料で検出され, 形状より *Trisetacus* 属に近いものと思われた (図-7) (山下ら, 1988)。本病にフシダニが関与することは以前より推定されていたが, 本ダニは *Trisetacus pini* (NALEPA), 和名はマツフシダニとされている。

(5) イヌツゲてんぐ巣病 (*Ilex witches' broom*)

イヌツゲ (*Ilex crenata*) は, 常緑広葉樹で緑化樹として植栽されている。本樹の一部の枝梢が黄化叢生しててんぐ巣症状を示す株が当大学構内の数か所で認められ (口絵写真⑨), 罹病葉より, すべて白色～淡黄色で紡錘状のフシダニが検出された (山下ら, 1980)。本病は日陰で湿潤な株で発生が多い。本フシダニはイヌツゲより見いだされた *Diptacus crenatae* KADONAO (上遠野, 1996) と類似しており, 本虫がてんぐ巣病と関係あるものと思われる。

(6) ツツジてんぐ巣病 (*Rhododendron mite witches' broom*)

ツツジ (*Rhododendron* spp.) は常緑広葉樹として広く植栽されている。本樹で特定の枝梢が叢生したてんぐ巣病が東京都の練馬区と江東区で認められ (口絵写真⑩), 罹病部より淡黄色のウジムシ状のフシダニが検出された。類似病は各地で発生しているといわれる。本病については, 伝染試験や防除試験などは試みていないが, 病徴よりフシダニによる病害の可能性が高い。なお, ツツジ類では *Exobasidium* 菌によるてんぐ巣病が知られているが, 本病とは異なる。

II フシダニ伝搬性ウイルス

フシダニは, 直接害とともに植物ウイルスの媒介者となり, 植物ウイルス学上も看過できない。フシダニ伝搬のウイルスはイネ科やユリ科の单子葉植物および果樹類などの双子葉植物で記載されているが, 後者ではウイルス粒子も未定で詳細は明らかではない。前者では, 特にチュウリップサビダニ (*Aceria tulipae* KEIFER) が重要で, これは世界各国に分布し, wheat curl miteあるいは dry bulb miteとも呼ばれ, wheat streak mosaic virus (WStMV) や wheat spot mosaic virus (WSpMV) を伝搬する。また, ライグラスフシダニ (*Abacarus hystrix* NALEPA) はライグラスモザイクウイルス (ryegrass mosaic virus (RyMV)), Agropyron mosaic virus を伝搬する。従来のフシダニ伝搬性ウイルスは 690~720 x 11~15 nm のひも状で, 細胞質封入体を誘導し, ゲノムは 1 本鎖 RNA である。これらは,

現在 RyMV をタイプ種として *Rymovirus* 属として分類され, 永続的に伝搬される (MURPHY et al., 1995)。本属には brome streak virus, Hordeum mosaic virus, Spartina mottle virus が所属する。一方, 近年タマネギ, ニンニク, シャロット, ラッキョウなどの *Allium* 属植物においてもチュウリップサビダニが伝搬する各種のウイルスが報告されているが, それらには新たなウイルス群に分類される可能性のウイルスも含まれる。わが国には 2 種のフシダニ伝搬性ウイルスが知られているが, それらの主な性状を下記に示す。

1 ライグラスモザイクウイルス (ryegrass mosaic virus, RyMV)

本ウイルスはモザイク症状を示すライグラスにおいて, 東京, 栃木, 長野の比較的古い牧草地で 1982 年に見いだされ (御子柴ら, 1982), その後神奈川, 千葉, 埼玉, 山口などでも認められている。本ウイルスは汁液接種可能で, 純化・精製され, その構造タンパク質の分析や抗血清が作製 (井上ら, 1993) されている。本ウイルスについては, わが国で最初にライグラスフシダニ (*A. hystrix*) で伝搬されることが証明された (岡野ら, 1990)。グラス類には葉縁葉巻やアーチ状の未展開葉も多く認められるが, シバハマキフシダニと同様にこれらの部位に主に生息すると思われる。

2 ニンニクダニ伝染モザイクウイルス (garlic mite-borne mosaic virus, GMbMV)

本ウイルスは青森で 1992 年に認められ, 当初ニンニクモザイクウイルス (garlic mosaic virus) あるいはリーキエローストライプウイルス (leek yellow stripe virus) と推定された。本ウイルスについてはその後, チュウリップサビダニ (*A. tulipae*) による伝搬, 細胞内所在, 3'側の遺伝子構造 (46 K-CP (28 K)-15 K) の一部が知られていた (YAMASHITA et al., 1996)。本ウイルスはわが国の garlic virus (GV) A, B, C, D (SUMI et al., 1993) あるいはロシアの shallot virus X (ShVX) (KANYUKA et al., 1992) とも近縁と思われる。GMbMV および ShVX は細胞質封入体は認められず, また ShVX は ORF 1~6 を有し, その遺伝子は *Carlavirus* 属や *Potexvirus* 属に似るが, 両属の間間的な構造を示し, 特異的な ORF 4 遺伝子が認められる。これら 3 種のウイルスは新たなウイルス群の可能性もある。*Allium* 属植物ではチュウリップサビダニにより伝搬されるウイルスとして, ヨーロッパで onion mite-borne latent virus (OMbLV) および shallot mite-borne latent virus (SMbLV) (VAN DIJK, 1993; VAN DIJK and VAN DER VLUGT, 1994) が最近知られているが, これ

らは *Rymovirus* と推定されている。チューリップサビダニはわが国でもチューリップの害虫として重要なもの(江原, 1979; 根本ら, 1980; 根本, 1981)であるが、イネ科植物での寄生は明らかではなく、その生態究明が望まれる。

おわりに

以上、筆者らが病原探索の過程で得られたフシダニによるモザイクおよびてんぐ巣タイプの病害について紹介した。これらは当初の推定と異なる病原であった。モザイク性病害では通常のウイルス学的手法ではウイルスは検出できなかった。てんぐ巣病害は全身的病徴を示すが通常特定の枝梢などに発生する例が多い。これらの病害は罹病部を剪定したり、殺虫・殺ダニ剤を処理することで人為的に制御できると思われる。ウイルスやファイトプラズマ様微生物ならば、現在治療できないことから、これらもフシダニ病原の傍証ともなる。フシダニは通常乾燥に弱いので芽、鱗片、葉巻、毛茸、葉脈、気孔(?)など乾燥しにくい部位に生息すると思われる。本稿で示した病害は寄生フシダニの直接害と推定されるが、これにはフシダニの毒素が関与しているものと思われる。これまでに、フシダニの産生毒素についての分析はほとんどなされていない。これらの検討は今後の課題である。

フシダニ伝搬性の植物ウイルスに関する研究は、わが国ではきわめて少ない。また、最近山梨で問題となっているブドウえそ果ウイルス (grapevine berry inner necrosis virus) がブドウハモグリダニ (*Colomerus vitis* PAGENSTECHE) で伝搬されることが知られた(功刀ら, 1997, 私信)。この種のウイルスは現在 Potyviridae 科の *Rymovirus* 属に分類されているが、これに該当しないと思われるウイルスもわが国などで見いだされている。これらのウイルスについては早急な研究推進が期待される。

わが国にはこれまで50余種のフシダニが知られている(上遠野, 1993, 1996)。フシダニは昆虫とは異なるが、関連する分野も多く、さらに有機的で詳細な研究が

望まれる。

引用文献

- 1) BAKER, E. W. et al. (1986): *Internat. J. Acarol.* 12: 3~6.
- 2) 土居養二ら (1979): *日植病報* 45: 563.
- 3) 江原昭三ら (1979): *植物防疫* 33: 236~240.
- 4) 福本文良・前野昭人 (1994): *関東東山病虫研報* 41: 181~183.
- 5) 井上 興ら (1993): *日植病報* 59: 326.
- 6) JEPSON, L. R. et al. (1975): *Mites injurious to economic plants*. pp. 327-547. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- 7) 上遠野富士夫 (1993): *日本原色植物ダニ図鑑* (江原昭三編), pp. 128~129. 全国農村教育協会, 東京.
- 8) ——— (1996): *植物ダニ学* (江原昭三・真梶徳純編), pp. 204~248. 全国農村教育協会, 東京.
- 9) 加藤喜重郎ら (1982): *愛知農総試研報* 14: 193~204.
- 10) KANYUKA, K. V. et al. (1992): *J. Gen. Virol.* 73: 2553~2560.
- 11) 草野俊助 (1904): *植物学雑誌* 213: 211~212.
- 12) MURPHY, F. et al. eds. (1995): *Virus taxonomy. Classification and nomenclature of viruses*. pp. 586. Springer-Verlag.
- 13) 御子柴義郎ら (1982): *日植病報* 48: 79.
- 14) 中曾根 渡・草刈真一 (1991): *関西病虫研報* 33: 116.
- 15) 根本 久 (1981): *植物防疫* 35: 64~67.
- 16) ———ら (1980): *応動昆* 24: 49~53.
- 17) 日本植物病理学会編 (1983, 1984, 1990, 1993): *日本有用植物病名目録 I~V*. 日本植物防疫協会, 東京.
- 18) 岡野英明ら (1990): *日植病報* 56: 97.
- 19) 大沢高志 (1982): *化学と生物* 20: 772~773.
- 20) ———ら (1979): *日植病報* 45: 563.
- 21) ———ら (1983): *静岡農試研報* 28: 17~24.
- 22) 柴尾 学ら (1994): *関西病虫研報* 36: 47~48.
- 23) ———ら (1995): *同上* 37: 21~22.
- 24) 白井光太郎 (1897): *植物学雑誌* 125: 254.
- 25) SLYKHUIS, J. T. (1965): *Adv. Virus Res.* 11: 97~137.
- 26) ——— (1969): *Mites as vectors of plant viruses. In Viruses, Vectors and Vegetation* (Maramorosch, K. ed.). Interscience Publ. 121~141.
- 27) SUMI, S. et al. (1993): *J. Gen. Virol.* 74: 1879~1885.
- 28) VAN DIJK, P. (1993): *Neth. J. Pl. Path.* 99 Suppl. 2: 1~48.
- 29) ——— and R. A. A. VAN DER VLUGT (1994): *Eur. J. Pl. Pathol.* 100: 269~277.
- 30) 田中 寛・小林章子 (1994): *関西病虫研報* 36: 49~50.
- 31) YAMASHITA, K. et al. (1996): *Ann. Phytopathol. Soc. Japan.* 62: 483~489.
- 32) 山下修一ら (1980): *日植病報* 46: 60.
- 33) ———ら (1988): *同上* 53: 74.
- 34) ———ら (1989): *同上* 55: 124.
- 35) ———ら (1993): *同上* 59: 727.
- 36) ———ら (1996): *芝草研究* 24: 6~13.