

タバココナジラミバイオタイプQの簡易識別法

—日本のバイオタイプ研究の幕開けとその背景—

九州沖縄農業研究センター ^{うえ}上 ^だ田 ^{しげ}重 ^{のり}文

はじめに

タバココナジラミ sweetpotato whitefly (*Bemisia tabaci* GENNADIUS) は、世界各地の熱帯、亜熱帯を中心とする広い地域に様々な植物を宿主として分布している。各地域には、生態的に異なる個体群（以下土着個体群）が多数分布しており、寄主植物は少なくとも74科500種以上といわれている。また、様々な野菜類や園芸植物に寄生する害虫としてのみならず、トマト黄化葉巻ウイルス (*Tomato yellow leaf curl virus*, TYLCV) が属するジェミニウイルス科ベゴモウイルス属の媒介昆虫としても広く知られている。日本でのコナジラミ媒介性のウイルス病の記載は古く、万葉集に記されているヒヨドリバナの葉脈透化を詠ったもので、このことは世界最古の植物ウイルス病の記載として世界的にも有名である。また、日本を含む極東アジア地域を起源地としている多年草植物のスイカズラが特定のベゴモウイルスに感染することにより、鮮やかな葉脈黄化症状を呈する。この葉脈黄化病徴を呈するスイカズラは、19世紀ごろより園芸植物として珍重され、東アジアから西洋に植物苗の貿易が行われた。これらの例のようにタバココナジラミとタバココナジラミによって伝搬される植物ウイルスは、古くから人間の営みと密接な存在であったことが推測できる。

タバココナジラミには、形態学的手法によって分類同定することが極めて難しいバイオタイプ（あるいはレース）と呼ばれている種内個体群が存在する。筆者は、2004年に国内各地からタバココナジラミを採集し、バイオタイプ同定法の一つであるミトコンドリアシトクロームオキシダーゼI (mtCOI) 遺伝子領域の塩基配列解析法を用いて、国内に生息する個体群のバイオタイプを調査した。

すると、供試したサンプル内にバイオタイプB（シルバーリーフコナジラミ）ではない個体群が複数存在することに気づいた。その個体群は、インターネットや関連する文献の調査から、当時、地中海沿岸諸国でピリプロ

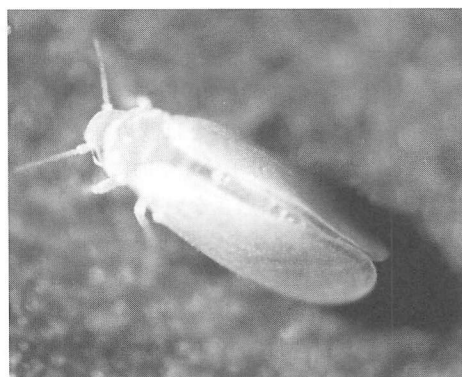


図-1 タバココナジラミバイオタイプQ (*Bemisia tabaci* Q biotype)

キシフェンやネオニコチノイド系の薬剤に対する感受性が低いタバココナジラミ個体群 *B. tabaci* Q biotype（タバココナジラミバイオタイプQ）であることが判明した（図-1）。バイオタイプQに関する知見は、直ちに九州、広島県および（独）農研機構の虫害関係者らに連絡するとともに、2005年2月の第70回九州病害虫研究会（大分市）で報告した。また、バイオタイプBとバイオタイプQを簡易に識別する方法が必要になるため、本方法を考案し上記関係者に情報提供した。その後、「バイオタイプQ」は新しい農業用語として国内に広く認知され、2年余の間に国内に広く生息分布していることが確認された。同時に、ナス科、ウリ科作物をはじめとする施設栽培にとって効果的な防除法の確立が急務となった。

本稿では、本識別法が生まれた背景となったバイオタイプQの発生確認に至った国内外のタバココナジラミの系譜、バイオタイプの分類学に関して筆者なりに解説させていただきたい。

I バイオタイプとは何か

世界的にタバココナジラミが重要害虫として問題化したのは、バイオタイプBが最初である。日本では、バイオタイプBの侵入発生後、これをシルバーリーフコナジラミと呼ぶことで日本の土着個体群、あるいはオンシツコナジラミ (*Trialeurodes vaporariorum*) と区別し

The Dawn of Researches on *Bemisia tabaci* Q biotype in Japan and its Simple Detection. By Shigenori UEDA

（キーワード：タバココナジラミ、バイオタイプQ、バイオタイプB、シルバーリーフコナジラミ、トマト黄化葉巻病, TYLCV)

てきた。また、バイオタイプBに対して、1994年に*B. argentifolii*という別種名が提案され、日本でもこの学名が多く用いられた(BELLOWS, 1994)。

しかし、シルバーリーフコナジラミの語源となったバイオタイプBがスカッシュの白化症(SSL, squash silverleaf disorder symptoms)を発症させる特徴も、実際には別個体群(バイオタイプMs)でも発症することが近年になって確認されている。また、世界各地のタバココナジラミ個体群を網羅的に用いた系統解析結果では、バイオタイプBは独立した種とは認め難いことが判明している。したがって、分子分類学的には、アフリカ起源の土着個体群の一つに過ぎないと見なされ、現在は*B. tabaci* B biotypeと記載する記述が一般的になっている。そこで、筆者なりに整理した「バイオタイプ」のコンセプトをここに解説する。

種タバココナジラミは、1950年代ごろより、既に生物学的に様々な性質の差異が存在することが報告されており、「レース(race)」,「生態学的なバイオタイプ(ecological biotype)」, 遺伝的・生物学的に多様な個体群を含む多様な特徴を有する「種複合体(species complex)」という表現がされている(BIRD and MARAMOROSCH, 1978)。

COST and BROWN (1991)は、アメリカ大陸外来個体群(B biotype)は、アメリカ大陸土着の個体群(A biotype)と比較しても形態学的な識別は極めて難しいとしている。しかし、多犯性、高い増殖能を有すること、特定の農薬に対し抵抗性を有すること、ウリ科植物にSSLを発症させること、エステラーゼパターンが異なることなどから、この外来個体群を土着個体群(A biotype)と区別する目的で、B biotypeの名称を提唱した。こうして「バイオタイプ」と称する現在一般的に用いられている種内分類は始まったのであるが、現在の国際的に一般的な概念をまとめると以下ようになる。

(1) 生物的特性

- ・寄主範囲(単, 多食性など), 地理・環境条件的な特性(生息地域・寄主が極めて限られているなど)
- ・交雑, F2集団の性比, 増殖率
- ・ウイルス媒介能・親和性の差異
- ・農薬に対する抵抗性, 分散距離の長短など

(2) 分子生物学的特性

- ・mtCOI, ribosomal intergenic transcribed spacer 1 (ITS1), RAPDなど分子生物学的手法を用いた系統分類学的解析あるいは系統地理学的分布に基づく明らかな遺伝的相違 divergent
- ・第一次寄生菌の有無など

タバココナジラミのバイオタイプは、現在少なくとも24とも40以上ともいわれる。世界に分布する土着個体群は、それぞれに特有の生物的、遺伝的特徴を有していると推測されており、その中の一つの個体群にバイオタイプBやバイオタイプQも含まれる。

II タバココナジラミバイオタイプB (シルバーリーフコナジラミ)

バイオタイプBの起源地は、東アフリカのサヘル地域(スーダン, エチオピア, エリトリア, ウガンダ地域)であると分子分類学的解析から推定されている。この地域から、1970年ごろにイスラエルに侵入し、SSLを発症させた。バイオタイプBは、北アメリカ大陸の土着個体群である*B. tabaci* A biotype(バイオタイプA)とは異なり、SSLを発症させることから、シルバーリーフコナジラミ(silverleaf whitefly)という名称が使われた(BROWN et al., 1995; PERRING, 2001)バイオタイプBは、世界各地で生息していた土着個体群に比べて、寄主にできる植物種の範囲が広く、かつピレスロイド系薬剤などに対する感受性が低いなどの有利な生物的特性をもっている。また、1980～90年にかけて、地中海沿岸のヨーロッパ諸国へ拡がり、さらにアメリカ、カリブ海諸国、日本を含むアジアなど全世界に急速に広まった。

アメリカでの初めてのタバココナジラミの記録は、1800年代後半に残されている。その後、1981年ごろアメリカ南西部やメキシコでバイオタイプAによるワタやウリ科植物の被害が局地的に発生した記録が残されている。しかし、1986年にバイオタイプBが侵入し発生するまでは、タバココナジラミが重要害虫であるという認識は希薄であった。フロリダでの初発生後、瞬く間にテキサス、アリゾナ等南部地域へ拡大し、SSLやトマトの着色異常症、コナジラミが排泄した甘露で発生するワタやダイズのすす病など、深刻な農業被害が発生した。

日本では、1989年愛知県下で初めてバイオタイプBの発生が確認された(大戸, 1990)。バイオタイプBは、タバココナジラミの国内新系統として、寄生したカボチャの白化症やトマトの着色異常症など海外と同様の問題を発生させた。その後、バイオタイプBによる直接的な農業被害は、新規薬剤や天敵利用などによる防除法の開発とその普及するに従い減少した。しかし、1996年九州と東海地方にTYLCVによるトマト黄化葉巻病が発生し、それ以降バイオタイプBはTYLCVの媒介昆虫として再び問題化した。近年、九州・沖縄から関東地方までトマト黄化葉巻病が発生するようになった。各地域の気候や作型など栽培法に応じたバイオタイプBに対す

る様々な防除対策が検討されている最中に、バイオタイプ Q 問題が新たに発生した。

III バイオタイプ Q

バイオタイプ Q の起源は、イベリア半島のスペインアルメリア地方と推測されている。

スペインでのタバココナジラミは 1943 年に初記録が残されている。この地域は、3 万 ha 以上の施設を有するヨーロッパでも有数の大園芸産地である。1993 年以降、バイオタイプ B の侵入により、主要な作物であるトマトやトウガラシ、ウリ科作物に対する吸汁害や黄化葉巻病などのウイルス被害が深刻化していたため、ネオニコチノイド系薬剤に依存した防除を行った。ところが、1994 年ごろから、明らかにその効果が低下しはじめた。これが、バイオタイプ B とは異なる (non-B) 個体群 (*B. tabaci* Q biotype) が地域的に優占種となりつつあるというバイオタイプ Q に関する世界で最初の報告である (GUIRAO et al., 1997; NAUEN et al., 2002)。

バイオタイプ Q の生物学的な特徴を以下に記述する。バイオタイプ Q は、バイオタイプ B 同様に寄生範囲が広い。しかし、トマトを用いた実験条件下ではバイオタイプ B に比べて増殖能力が若干劣る (PASCUAL et al., 2004)。バイオタイプ Q は、バイオタイプ B には効果があるジプロキシフェンやネオニコチノイド系の薬剤に対して感受性が低い (NAUEN et al., 2002; HOROWITZ et al., 2005)。

したがって、上記の薬剤が使用された圃場では、バイオタイプ B は淘汰され、一方、バイオタイプ Q が残存し優占種となった。その結果、1980 ~ 90 年代にバイオタイプ B の分布域が全世界に拡大したときと同様に、バイオタイプ Q はイベリア半島から地中海諸国に急速に拡がり、さらに世界中に拡大していったと推測されている。バイオタイプ Q は、スペイン、カナリア諸島、イタリア、ギリシャ、モロッコ、アルジェリア、トルコ、イスラエル、チュニジア、エジプト等の地中海沿岸地域、またそれ以外では、中国 (2003 年採集の個体群から確認)、日本 (2004)、アメリカ合衆国 (2004)、韓国 (2004)、メキシコ (2005)、グアテマラ (2005) 等の国や地域で既に確認されており、その分布地域は年々拡大している。日本では、筆者らが 2004 年に西日本各地よりサンプリングした個体群について、ミトコンドリアシトクロームオキシダーゼ (mtCOI) 遺伝子領域を用いて分子系統解析を行い調査した。その結果、国内個体群中の 4 個体群 (三原 (広島)、大口、宮之城 (鹿児島)、西合志 (熊本)) が Q biotype (バイオタイプ Q) であるこ

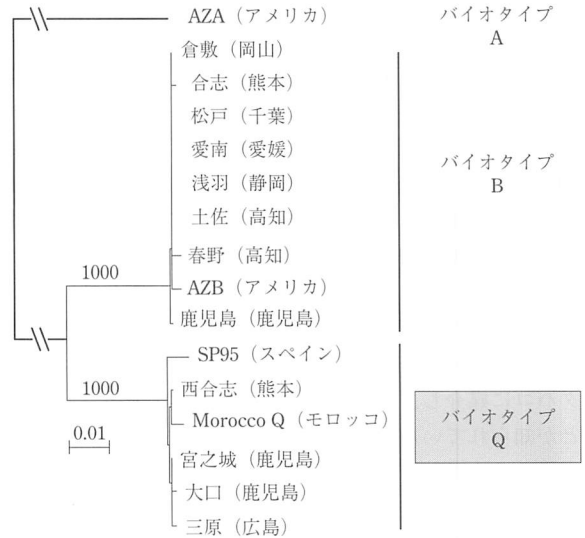


図-2 タバココナジラミバイオタイプ Q 個体群の確認
mtCOI 遺伝子配列を用いた系統樹 (NJ 法). 括弧内
は採集地の県 (国) 名を記す。

とを初めて確認した (上田, 2005; UEDA et al., 2005; 2006; 図-2)。

この結果をうけて、宮崎、熊本県で調査が実施され、バイオタイプ Q が両県内に広く分布し、一部のネオニコチノイド剤に対する感受性が低下していることが薬剤感受性検定試験から明らかにされた (樋口ら, 2005; 松浦, 2006)。2005 年以降、宮崎県を皮切りに、宮城県以南の各県から特殊報が発令されており、2007 年 2 月現在で 35 県で確認されている。

熊本県など九州地方の平野部のトマト栽培地域などでは、かつてバイオタイプ B がオンシツコナジラミに代わり優占していたが、現在ではバイオタイプ Q に置き換わっている地域が多い。しかし、東日本や中山間地では、バイオタイプ B やオンシツコナジラミが優勢な地域も多く残存することから、各地域の過去の薬剤使用履歴や気候風土、栽培条件などがバイオタイプ Q とバイオタイプ B、およびオンシツコナジラミ間の競争に大きく影響している可能性が示唆されている。

IV 日本土着のタバココナジラミ

日本のタバココナジラミに関する正式な記載は、*B. lonicerae* TAKAHASHI, 1957 が最初と思われる。学名の *lonicerae* とは、寄主であるスイカズラ (*Lonicera japonica*) に由来し、スイカズラコナジラミと呼ばれていた。スイカズラは、日本 (本州、四国、九州)、朝鮮半島、中国などの雑木林に生える永年性の雑草である。この土

着個体群は、ダイズ、サツマイモやスイカズラなどにも寄生し、野外越冬可能な個体群としてその存在が報告されていた(宮武, 1980)。また、トマト黄化萎縮病の病原ウイルスを自然感染宿主であるスイカズラから伝搬する媒介昆虫であることが知られている。LEE and DE BARRO (2000) は、日本産個体群の ITS1 領域の塩基配列を解析した結果、日本にはバイオタイプ B に属する個体群以外に遺伝的に異なる四国由来の個体群と石垣島由来の個体群の 2 個体群が存在することを示唆していた。

スイカズラを寄主とする土着個体群は、スイカズラに感染している土着のペゴモウイルスを散発的にトマトやタバコに媒介し、トマト黄化萎縮病などを発生させることが知られていた。

アメリカでは、アメリカの土着個体群(バイオタイプ A)が、バイオタイプ B の侵入後、その生態的地位を奪われた。競争の結果、アリゾナ州ではワタなどの圃場内や自然下では、バイオタイプ A を採集することは極めて困難になってしまったそうである。国内個体群についての調査を開始した当初は、日本の土着個体群もバイオタイプ A と同様な状態ではないかと大いに危惧していた。しかしながら、最近までの調査から判断する限り、土着個体群は、おそらくスイカズラを中心に生活史を形成していたことが功を奏して、バイオタイプ B との競争関係が生じないため、依然として各地で生息していることが判明してきた。

筆者らは、土着個体群について、mtCOI を用いて分子分類学的解析を行っているが、この個体群はタバコナジラミ種複合体内でも固有の遺伝子型グループを形成することが判明している。これは、極東アジアが起源のスイカズラという特徴的な越年寄主に適応して進化(分化)してきた可能性が高いことが原因と推測される。そこで、筆者らは、主に日本(本州、四国、九州)のスイカズラ分布地域に生息する個体群をスイカズラ (*L. japonica*) の学名に由来して、*B. tabaci* JpL biotype (バイオタイプ JpL) と呼ぶことを国内外で提案した(UEDA et al., 2006)。

V バイオタイプ Q の簡易識別法

タバコナジラミのバイオタイプの識別は、4 齢幼虫を用いた形態学的な分類法では極めて難しい(ROSELL et al., 1997)。このことから、エステラーゼバンドパターンによる生化学的手法が、バイオタイプ A とバイオタイプ B の識別には利用された。その後、RAPD-PCR, AFLP 等の分子生物学的な方法が取り入れられ、近年は、mtCOI や ITS1 の塩基配列の解読による遺伝子診断法が

最も信頼性の高く、簡便な方法として利用されている。こうした分子遺伝学的な方法は、タバコナジラミの分類に限ったことではなく、分子レベルでの系統進化的な解析が可能であることから、多くの生物種の進化や遺伝学研究現場で汎用されている。

しかし、塩基配列の解読のためにはシーケンサーなどの設備、それに少なくとも 3 日程度の時間と労力およびそれらの費用を要するため、県独自や農業現場での生息域調査のための同定作業には適さない。そこで、より簡略化できる方法として、バイオタイプに特異的な制限酵素部位切断による PCR-RFLP 法によるバイオタイプ Q の簡易識別法を考案し、ファイル「biotypeB-Q 識別法.ppt」を関係者に配布した。本方法については、九病虫研究会報掲載論文に詳細をまとめたので、それを参照していただきたい(上田, 2006)。

筆者が国内由来のサンプルより解読したバイオタイプ Q とバイオタイプ B 個体群の mtCOI の塩基配列は、当時、データベース(DDBJ/EMBL/GenBank)に海外から登録されていた配列とそれぞれ 99% 以上の相補性が確認されていた。そこで、海外各地から登録されているバイオタイプ Q とバイオタイプ B の信頼性の高い mtCOI 配列をデータベースから検索し、自身で解読した国内個体群を加えて、バイオタイプ Q とバイオタイプ B にそれぞれ固有の制限酵素部位を探索した。見いだされた複数の制限酵素部位の中でアガロースゲル電気泳動により、明白に切断が確認しやすい分子量に切断される部位、かつ、制限酵素として比較的安価で経験的に切断効率(中・高塩濃度緩衝液条件下で短時間切断される)が高い制限酵素を選択し、実際に供試した(図-3)。

[方法の概要]

(1) 虫体からの核酸抽出

- ① 1.5 ml チューブ内で虫体をベッスルまたはチップ先を用いて 30 μ l の磨砕バッファー(50 mM Tris-HCl, pH7.0, 100 mM NaCl, 10 mM EDTA, 1% SDS)を加えてよく磨砕する。
- ② 170 μ l の磨砕バッファーを加えてかくはん後、100 μ l TE 飽和フェノール、100 μ l のクロロホルム・イソアミルアルコール(24:1)を各々加えた後、3 分間激しくかくはんする。
- ③ 室温で 3 分間 12,000 回転遠心処理後、上清を回収する(約 180 μ l)。
- ④ 上清の 1/10 量の 3 M 酢酸ナトリウム溶液、3 倍量の 99% エタノールを加えてかくはん後、20 分間 -30℃ で静置する。

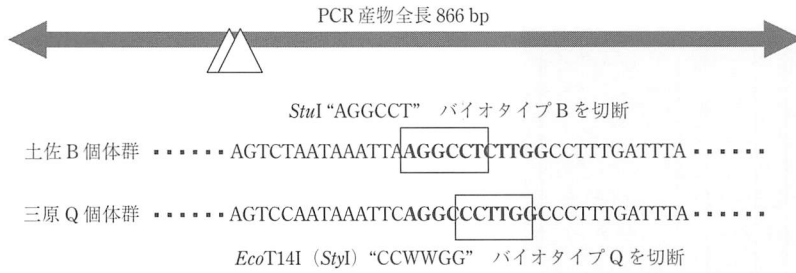


図-3 識別法に利用した mtCOI 配列内のバイオタイプ Q 特異的制限酵素部位

⑤ 4℃で5分間 14,000 回転遠心処理後、沈殿物を回収し 70% エタノールで洗浄および減圧乾燥後、滅菌蒸留水 (30 μ l) で懸濁する。

(2) PCR 反応用プライマーと条件

C1-J-2195 MTD-10 (5' TTGATTTTTTGGTCATC-CAGA AGT3')

L2-N-3014 MTD-12 (5' TCCAATGCACTAATCT-GCCAT ATTA3')

96℃, 3 分間後, 96℃ 30 秒, 52℃ 30 秒, 72℃ 1 分, 30 サイクル, 72℃ 5 分, 1 サイクル (FROHLICH et al., 1999; http://whiteflytax.biosci.arizona.edu/molecular_id/index.htm)

(3) 制限酵素 *EcoT14I* (*StyI*) または *StuI* 処理

① PCR 反応溶液 (5 μ l) に 10 倍濃度制限酵素バッファー (2 μ l), 制限酵素 (0.5 μ l), 滅菌蒸留水 (12.5 μ l) を加え懸濁後, 37℃で1時間反応する。

② 反応後, 1% アガロースゲル電気泳動で DNA 断片長を確認する。

上記のプライマーを用いて mtCOI 領域を PCR すると, 塩基配列からの計算上いずれも 866 bp の増幅断片が得られる。制限酵素 *EcoT14I* (*StyI*), *StuI* を用いて各 PCR 増幅断片を消化すると, 供試サンプルがバイオタイプ Q に由来する個体群は, *EcoT14I* (*StyI*) のみで 555 bp と 311 bp の 2 断片に切断される。一方, バイオタイプ B に由来する個体群は, *StuI* のみで 560 bp と 306 bp の 2 断片に切断される (図-4)。

PCR は筆者の場合 *Ex Taq* polymerase (Takara) を用いた。虫体からの核酸抽出法についても, 本方法に必ずしも従う必要は全くなく, 簡易法や各試験機関で従来用いている方法, 酵素を用いて条件設定を整えれば十分代用できる。ちなみに, 本核酸抽出法で抽出したコナジラミ由来の核酸溶液は, 例えば TYLCV 保毒虫率調査のための鋳型核酸としても使用できる。

また, 本方法により稀な例ではあるが, non-B, non-Q の外来個体群を確認することも可能である (図-5)。

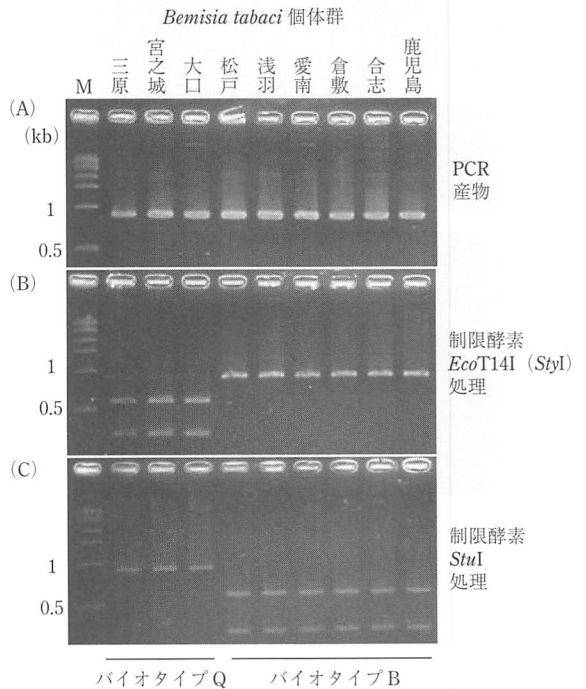


図-4 バイオタイプ Q 簡易識別法 (上田, 2006)

2006 年春に採集された伊勢崎市のナス個体群は, 分子系統解析した結果, フランス領レユニオン島から報告されている個体群 (non-B (B2)) に極めて近い個体群であることが判明した。また, これまでに解析した本州および九州産のスイカズラが越冬宿主と考えられる土着個体群 (バイオタイプ JpL) の mtCOI の PCR 断片内には, *EcoT14I*, *StuI* 両制限酵素部位は確認されていないため, バイオタイプ JpL 個体群は両制限酵素では切断されない (図-5)。

これらの例のように, 本識別法は, 単にバイオタイプ Q を識別するだけでなく, バイオタイプ Q や B を含んだ多サンプル内から, 異なる個体群の存在を簡易に見つけ出す手法としても有効であることが筆者自身の経験と

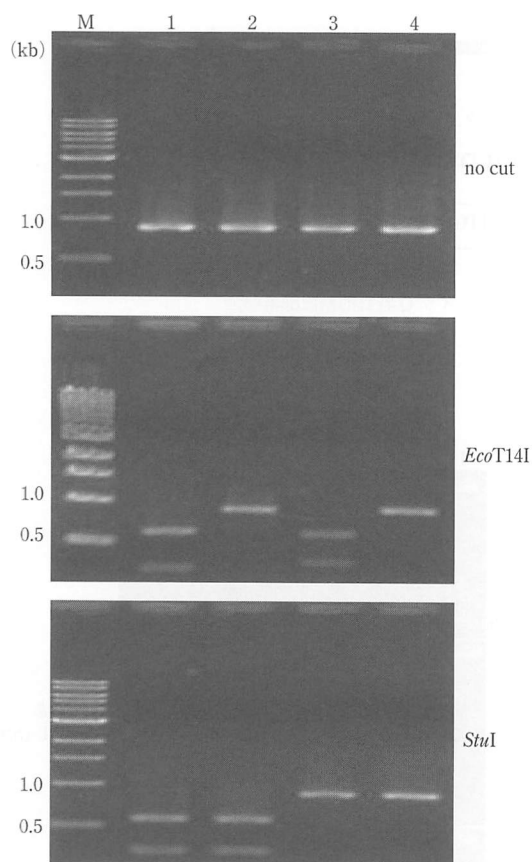


図-5 簡易識別法による個体群のバイオタイプ判別例
Lane 1: 2006年伊勢崎ナス個体群 (non-B),
Lane 2: バイオタイプ Q, Lane 3: バイオタイプ B,
Lane 4: バイオタイプ JpL (日本土着).

して実証されている。

おわりに

バイオタイプ Q は、国内では 2007 年 2 月までに宮城県以南の 35 県で確認されている。国内外の農業現場ではバイオタイプ Q に効果のある新規薬剤の開発が待たれている。しかし、一方では新規薬剤の使用は、バイオタイプ B, バイオタイプ Q に続く第 3 の薬剤抵抗性個体群を流行 (pandemic) させる導火線になりうることも忘れてはならない。

また、既にバイオタイプ Q の発生地域が拡大しているアメリカやヨーロッパの一部では、タバコナジラミ

の防除が不十分になることによって、*Begomovirus* 属のウイルスだけでなくタバコナジラミ媒介性の新たな *Crinivirus* 属や *Ipomovirus* 属のウイルス病の大発生が問題になっている。それらの中でも特に、北米や地中海諸国でウリ科作物に大きな被害を発生させている *Squash leaf curl virus*, *Cucurbit leaf curl virus* (*Begomovirus*) や *Cucurbit yellow stunting disorder virus* (*Crinivirus*) は、日本への侵入を大いに警戒する必要があると考える。

バイオタイプ Q が確認された以降のわずかな期間にも、様々な新たな侵入病害虫問題が国内各地で表面化しており、研究開発や侵入防止対策が現状に追いつかない状況になりつつあることも事実である。国内機関に限定することなく、諸外国の国公立機関や企業などと積極的に連携したタバコナジラミなどの微小昆虫に対する生物農薬や物理的資材と薬剤を有効に活用した発生防止・防除技術や検疫技術の共同研究開発が必要な時代に到来していると感じている。

最後に、バイオタイプ Q の国内初確認以降、バイオタイプ Q 発生の問題点を的確に理解し、各地域で迅速に調査を開始し、同定識別、試験研究、生産者への情報提供・指導等に携わった病害虫関係者の皆様に対し、誌面を借りて厚くお礼申しあげる。

引用文献

- 1) BIRD, J. and K. MARAMOROSCH (1977): Adv. Virus Res. 22: 55 ~ 110.
- 2) BELLOW, T. S. (1994): Ann. Entomol. Soc. Am. 87: 195 ~ 206.
- 3) BROWN, J. K. et al. (1995): Ann. Rev. Entomol. 40: 511 ~ 534.
- 4) COSTA, H. S. and J. K. BROWN (1991): Entomol. Exp. Appl. 61: 211 ~ 219.
- 5) FROHLICH, D. R. et al. (1999): Mol. Ecol. 8: 1683 ~ 1691.
- 6) GUIRAO, P. et al. (1997): Bull. Entomol. Res. 87: 587 ~ 593.
- 7) 樋口聡志ら (2005): 第 49 回応動昆要旨: 118 (講要).
- 8) HOROWITZ, A. R. et al. (2005): Arch. Insect Biochem. Physiol. 58: 216 ~ 225.
- 9) LEE, M. L. and P. J. DE BARRO (2000): Korean J. Entomol. 30: 125 ~ 130.
- 10) 松浦 明 (2006): 今月の農業 50(2): 57 ~ 61.
- 11) 宮武頼夫 (1980): Rostris 32: 291 ~ 327.
- 12) NAUEN, R. N. et al. (2002): Pest Manag. Sci. 58: 868 ~ 875.
- 13) 大戸謙二 (1990): 植物防疫 44: 264 ~ 266.
- 14) PASCUAL, S. and C. CALLEJAS (2004): Bull. Entomol. Res. 94: 369 ~ 375.
- 15) PERRING, T. M. (2001): Crop Prot. 20: 725 ~ 737.
- 16) ROSELL, B. C. et al. (1997): Ann. Entomol. Soc. Am. 90: 575 ~ 589.
- 17) 上田重文 (2005): 九病虫研会報 51: 123 (講要).
- 18) ——— (2006): 同上 52: 44 ~ 48.
- 19) UEDA, S. and J. BROWN (2005): IUMS2006: 232-V (講要).
- 20) ——— (2006): Phytoparasitica 34: 405 ~ 411.
- 21) UEDA, S. et al. (2006): 4th International Bemisia Workshop: 25 (講要).