

トマト黄化葉巻病と媒介コナジラミ、 防除法を巡る研究情勢と問題点

本 多 健 一 郎

独立行政法人 農業・生物系特定産業技術研究機構野菜茶業研究所

Recent Progress on Tomato Yellow Leaf Curl and its Vector Whitefly Researches

Ken-ichiro HONDA

National Agriculture and Bio-oriented Research Organization

National Institute of Vegetable and Tea Science

キーワード：トマト，トマト黄化葉巻病，ウイルス病，TYLCV，媒介コナジラミ，タバココナジラミ

1 はじめに

トマトの黄化葉巻症状は 1939～40 年頃イスラエルで最初に報告され、これまでに地中海沿岸諸国，アフリカ，オーストラリア，アジア，中米，北米など世界各地で発生している。この病害はコナジラミが媒介するベゴモウイルスによって引き起こされ，発病初期には新葉が葉緑から退緑しながら葉巻症状となり，後に葉脈間が黄化して縮葉となる。病勢が進行すると，頂部が叢生し株全体が萎縮する（図 1）。なお，発病前に着果した果実は正常に発育するが，発病後は開花しても結実しないことが多い。

日本では，*Tobacco leaf curl Japan virus* (TbLCJV：ベゴモウイルス) を病原とするトマト黄化萎縮病が近畿地方の露地栽培トマトで 1940 年代から発生していたが¹⁾，その発生頻度は低く分布も局所的であった。しかし，



図 1 トマト黄化葉巻症状（トマト黄化葉巻病）

1996 年にイスラエル原産の *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV：ベゴモウイルス) を病原とするトマト黄化葉巻病が長崎県と愛知県，静岡県で同時に発見され^{2,3)}，その後施設栽培トマトの生産地で急速に発生が拡大した。2005 年 12 月現在，TYLCV によるトマト黄化葉巻病の発生が報告された地域は西南日本を中心に 23 府県となり，今後さらに分布拡大と被害の増加が懸念されている。

2 病原ウイルス

トマトの黄化葉巻症状（Tomato yellow leaf curl あるいは Tomato leaf curl）を引き起こす病原ウイルスは中近東，南アジア，アフリカを中心に 10 種類以上報告されており，いずれもジェミニウイルス科（*Geminiviridae*）ベゴモウイルス属（*Begomovirus*）に分類される。ベゴモウイルスは 1 種類もしくは 2 種類の環状 1 本鎖 DNA をゲノムとして有し（図 2），粒子形態は約 20 × 30nm の双球状である。

これらのウイルスには，これまで Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) あるいは Tomato leaf curl virus (ToLCV) といった互いに良く似た名称が使われていたため，ウイルス種間の違いや類縁関係がわかりにくかった。

近年各ウイルスゲノムの全塩基配列が明らかにされつつあり，ゲノムの塩基配列情報に基づいたベゴモウイルスの再分類が進められている。こうした検討の結果，トマト黄化葉巻症状を引き起こすベゴモウイルスはアジア

産とアフリカ産の2グループに大別され、イスラエルなど地中海沿岸で発生しているウイルス群と中国やタイなどで発生しているウイルス群は互いに類縁関係が離れていることがわかった。表1には、Fauquet ら⁴⁾ の分類に基

づくトマト黄化葉巻症状の主な病原ウイルスを示した。ここでは、ベゴモウイルスの種を分ける基準として全塩基配列の相同性を重視しており、DNA-A の塩基配列相同性が89%未満のものを別種と判定している。この考え方はウイルスの国際的な分類基準を定めた ICTV8 次報告書⁵⁾ にも踏襲されている。

日本で発生している TYLCV のうち、静岡県および愛知県の分離株は、イスラエル産 TYLCV マイルド株 (TYLCV-Mld) との相同性が全塩基配列レベルで98%ときわめて高かった⁶⁾。一方、長崎県の分離株は TYLCV マイルド株とは92%、TYLCV イスラエル株とは98%の相同性が認められ、長崎株は TYLCV イスラエル株とほぼ同じウイルスと考えられた³⁾。さらに2004年に高知で発生が確認された土佐分離株も TYLCV イスラエル株に属するが、長崎株とはやや塩基配列が異なる遺伝子型であった⁷⁾。これまで日本の周辺国ではアフリカ産ベゴモウイルスの発生は報告されておらず、東アジアでは日本にだけ異なるタイプのベゴモウイルスが海外から持ち込まれ、トマト黄化葉巻病の流行を引き起こしたと考えられる⁸⁾。なお、TYLCV イスラエル株は激症型、TYLCV マイルド株はマイルド型と呼ばれることもあるが、病徴の発現にはトマトの品種や感染時期の影響もあるため、発病株の症状のみから病原ウイルスの系統を区別するこ

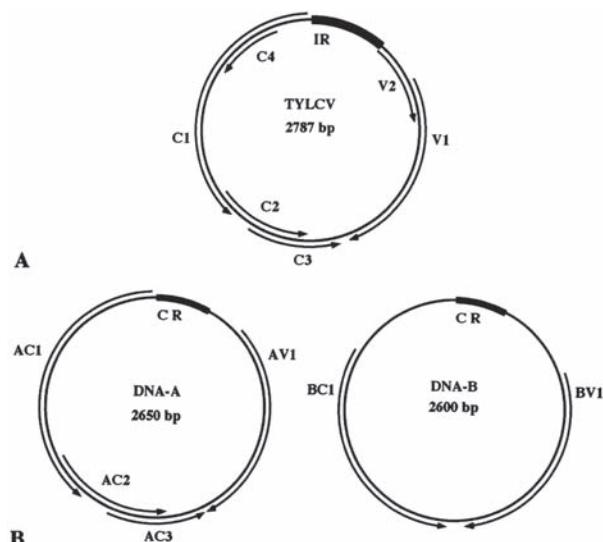


図2 タバコナジラミが媒介するベゴモウイルスの構造模式図
Aは1種類の遺伝子のみを持つタイプ (monopartite), Bは2種類の遺伝子 (DNA-A と DNA-B) を持つタイプ (bipartite) である。Aタイプのウイルスとして TYLCV を例示した³⁷⁾。

表1 トマトに黄化葉巻症状を引き起こす主な旧世界産ベゴモウイルス
(Fauquet ら, 2003) より抜粋

種 名	略号	分離株が得られた国名
アジア産グループ (インド, 東アジア)		
<i>Tobacco leaf curl Japan virus</i>	; TbLCJV	日本
<i>Tomato leaf curl Bangalore virus</i>	; ToLCBV	インド
<i>Tomato leaf curl Bangladesh virus</i>	; ToLCBDV	バングラデシュ
<i>Tomato leaf curl Gujarat virus</i>	; ToLCGV	インド
<i>Tomato leaf curl Karnakata virus</i>	; ToLCBV	インド
<i>Tomato leaf curl Laos virus</i>	; ToLCLV	ラオス
<i>Tomato leaf curl New Delhi virus</i>	; ToLCNDV	インド
<i>Tomato leaf curl Sri Lanka virus</i>	; ToLCSLV	スリランカ
<i>Tomato leaf curl Taiwan virus</i>	; ToLCTWV	台湾
<i>Tomato leaf curl Vietnam virus</i>	; ToLCVV	ベトナム
<i>Tomato yellow leaf curl China virus</i>	; TYLCCNV	中国
<i>Tomato yellow leaf curl Thailand virus</i>	; TYLCTHV	タイ
アフリカ産グループ (地中海沿岸地方, オーストラリア*を含む)		
<i>Tomato leaf curl virus</i> ; ToLCV		オーストラリア
<i>Tomato yellow leaf curl Gezira virus</i>	; TYLCGV	スーダン
<i>Tomato yellow leaf curl Malaga virus</i>	; TYLCMaV	スペイン
<i>Tomato yellow leaf curl Sardinia virus</i>	; TYLCSV	イタリア, スペイン
<i>Tomato yellow leaf curl virus</i>	; TYLCV	イスラエル, サウジアラビア, スペイン, ポルトガル, キューバ, ドミニカ, 日本
<i>Tomato yellow leaf curl virus</i>	; TYLCV-IR	イラン
<i>Tomato yellow leaf curl virus</i>	; TYLCV-IR	イラン
<i>Tomato yellow leaf curl virus</i>	; TYLCV-Mld	イスラエル, 日本
<i>Tomato yellow leaf curl virus</i>	; TYLCV-SD	スーダン

ウイルスの系統樹は、以下の web サイトを参考にした。

Fauquet, C.M. et al. Updated revised proposal for naming geminiviruses.

<http://www.danforthcenter.org/iltab/geminiviridae/naming/howtoname.html>



図3 国内でトマト黄化葉巻病の発生が報告された地域と確認されたTYLCV分離株（2005年12月現在）

とはできない。

日本で確認された4種類のTYLCV分離株およびそれと相同なウイルス株の発生分布を、図3に示した。TYLCVマイルド株（静岡株あるいは愛知株）の分布は東海地方および関東地方の一部と中国地方の一部に、TYLCVイスラエル株（長崎株あるいは土佐株）の分布は九州のほか、四国、中国、紀伊半島と関東地方の一部にそれぞれ飛び離れていることがわかり、媒介虫の移動よりも感染苗の人為的な移動による分布拡大が起きていることをうかがわせる。

3 媒介コナジラミ

トマト黄化葉巻症状の病原ウイルス（ベゴモウイルス）は、タバココナジラミ *Bemisia tabaci*（図4）によって永続的に媒介される。

タバココナジラミは形態的に区別できる特徴が乏しいため、過去に世界各地で様々な植物から採集された多くのコナジラミ個体群が、単一の「タバココナジラミ」として整理・記載された。このため、タバココナジラミは世界中に分布し、おびただしい数の作物を加害する「大害虫」として扱われている。しかし、タバココナジラミには寄主植物の異なる寄主レースや形態以外の生物学的特徴が異なる数多くのバイオタイプが知られており、なかでも北米産のバイオタイプAと世界各地に分布を広げているバイオタイプBの間には、生化学的な特徴、遺伝子解析による特徴、寄主植物に与える生理障害の有無、個体群間の交雑能力などで大きな差異が存在する。このため Bellows ら⁹⁾ は両者が種のレベルで異なっていると、バイオタイプBを別種シルバーリーフコナジ



図4 タバココナジラミのバイオタイプB（成虫）

ラミ *Bemisia argentifolii* として記載した。

現時点では、タバココナジラミは潜在種（cryptic species）であるシルバーリーフコナジラミを含めて、数多くのバイオタイプからなる種複合（species complex）として扱われている¹⁰⁾。

Perring¹⁰⁾ は近年の遺伝子解析の成果をふまえて、これまでに報告されたバイオタイプのグループ化を試みた（表2）。データが不十分あるいは相互に矛盾しているため今回のグループ化に含まれなかったバイオタイプも多く残されている。また同じグループ内にまとめられながら地理的に大きく離れたバイオタイプも存在しており、今後さらに検討が必要である。

De Barro ら¹¹⁾ はミトコンドリア CO1 とリボソーム ITS1 遺伝子の配列データを解析し、世界各地のタバココナジラミがアジア、バリ、オーストラリア、半サハラ・アフリカ、地中海・小アジア・アフリカ、新世界という6種類の主要なレース（遺伝的に判別可能だが形態的に差異が認められないグループ）と、いずれのレースにも関係づけられないアジア地域の多数の遺伝子型に分けられることを示した。

日本では、従来からスイカズラ、サツマイモ等に生息するタバココナジラミ在来系統が本州以西に分布することが知られていたが¹²⁾、1989年にタバココナジラミのバイオタイプB（シルバーリーフコナジラミ）が海外から侵入し、国内各地で野菜や花卉を加害するようになった^{13,14)}。また、沖縄県石垣島には、本州の在来系統とはアイソザイムのバンドパターンやミトコンドリア 16S rRNA の塩基配列が異なる別のタバココナジラミ在来系統が分布している^{15,16)}。

隣国である韓国にも、バイオタイプBが近年侵入したが、在来のタバココナジラミ（非B系統）も分布している。

Lee と De Barro¹⁶⁾ が行ったミトコンドリア 16S rRNA の塩基配列の系統解析によれば、本州以西に分布する在来系統のタバココナジラミは、韓国の非B系統のタバココナジラミ（寄主植物ダイズ）と近縁であり、Perring¹⁰⁾

表2 Perring (2001) により提示されたタバココナジラミ種複合のグループ化

グループ名	分布	バイオタイプ名	グループ化の根拠と生物学的特徴
グループ 1	新世界 (北米, 中米, 南米)	A, C, N, R	リボソーム DNA の ITS 領域およびミトコンドリア DNA の CO1 領域の相同性により, これら新世界のバイオタイプは同一集団に分類される。
グループ 2	世界各地	B (<i>B. argentifolii</i>)	カボチャ葉の白化症状やトマト果実の着色異常はこのバイオタイプ B のみが引き起こす。他のバイオタイプとの間で様々なレベルの生殖不適合が認められるが, 世界各地に生息するバイオタイプ B 間では交配可能。エステラーゼバンドパターン, 遺伝子解析などの結果, 北米のバイオタイプ A と B の間には種レベルにふさわしい差異が存在すると判断され, 別種 <i>B. argentifolii</i> Bellows and Perring として記載された。
グループ 3	西アフリカ・スペイン	E, S	ベニン (西アフリカ) の <i>Asystasia gangetica</i> (ガングエティカ: キツネノマゴ科) から採集されたバイオタイプ E は, アロザイム解析や遺伝子解析によりスペインのサツマイモ属 <i>Ipomea</i> から採集されたバイオタイプ S が近縁とされ, 他のバイオタイプとは異なる集団に分類される。
グループ 4	インド	H	ケララ州 (インド) でスイカから採集された個体群はカボチャの白化症状を引き起こさないことが確認されている。遺伝子解析の結果, 他のどのバイオタイプとも異なる集団に分類される。
グループ 5	アフリカ・スペイン	L, Q, J, ? (エジプト)	バイオタイプ L はスーダンでワタから採集され, カボチャの白化症状は引き起こさない。ミトコンドリア DNA の 16S および CO1 領域の解析によれば, バイオタイプ L はバイオタイプ A, B, E, H と区別される。リボソーム DNA の ITS 領域の解析では, エジプトの <i>Lantana camara</i> (シチヘンゲ: クマツヅラ科) から採集された個体群 (バイオタイプ名なし), スペインのトマトから採集されたバイオタイプ Q, ナイジェリアのササゲから採集されたバイオタイプ J と同一集団に分類される。
グループ 6	トルコ, 中国, 韓国	M, ? (海南島), ? (韓国)	トルコでワタから採集されたバイオタイプ M は, バイオタイプ B, K, D とは交配せず, カボチャの白化症状を引き起こさない。リボソーム DNA の ITS 領域を使った系統解析で, 海南島の個体群 (バイオタイプ名なし) と韓国の個体群 (バイオタイプ名なし) と同じ集団に分類される。
グループ 7	オーストラリア	AN	クイーンズランド南部とダーウィンでワタから採集されたバイオタイプ AN はオーストラリア土着の個体群と考えられ, リボソーム DNA の ITS1 領域を使用した系統解析で, 世界の他のバイオタイプとは別集団に分類される。バイオタイプ AN とバイオタイプ B の交雑個体と見なされるエステラーゼバンドパターンを持つ個体が発見されているが, 交配実験によって妊性を持つ子孫は得られていない。

が提示したグループ 6 (表 2) に属すると推定される。台湾には, 1990 年にバイオタイプ B が侵入したが, 在来のタバココナジラミも分布しており, バイオタイプ AN とバイオタイプ Nauru が報告されている¹⁷⁾。

最近, 上田¹⁸⁾ によってタバココナジラミのバイオタイプ Q が日本に侵入し, 九州地域を中心に分布を拡大していることが明らかにされた。バイオタイプ Q は, かつてイベリア半島南部に局在的に分布していたが, 近年分布を広げ, イタリアやイスラエル, 中国でも発生が報告されている^{19,20,21)}。イスラエルでは, バイオタイプ Q の個体群で殺虫剤ピリプロキシフェンに対する抵抗性が高度に発達していることが明らかになり, 一方同時に採集されたバイオタイプ B はピリプロキシフェンに感受性であった。タバココナジラミの異なるバイオタイプ間では交雑が起きないかまれであるため^{22,23)}, ピリプロキシフェン散布による淘汰圧の下で殺虫剤抵抗性に関して遺伝的に異なる系統の選抜が起きた可能性がある。

4 タバココナジラミのバイオタイプとウイルス媒介能力

TbLCJV が病原ウイルスであるトマト黄化萎縮病は,

在来系統のタバココナジラミによって媒介されるが¹⁾, 1996 年に海外から侵入した TYLCV は, 1989 年に同じく海外から侵入したタバココナジラミのバイオタイプ B (シルバーリーフコナジラミ) によって媒介され, 日本国内での分布を拡大している^{2,3,24)}。ベゴモウイルスの種類とタバココナジラミのバイオタイプ間の媒介親和性については, まだ十分に調査されていないが, バイオタイプによって媒介されるベゴモウイルスの種類が異なる場合があるものの, コナジラミとウイルスを獲得・接種する寄主植物との親和性の方がより重要であると言われて²⁵⁾。

Jiang ら²⁶⁾ によれば, タバココナジラミのバイオタイプ Q はバイオタイプ B (シルバーリーフコナジラミ) と同様な広い寄主植物選好性とウイルス媒介能力を有しており, 今後日本国内で新たな TYLCV 媒介虫となつてトマト黄化萎縮病の流行を引き起こす危険性が高い。既に九州ではバイオタイプ Q が広範囲に分布しており, 事実上 TYLCV の媒介虫になっていると考えられる。また, これまで発生が稀であったトマト黄化萎縮病の発生事例も各地で増加しているため, バイオタイプ Q による土着のベゴモウイルス媒介にも警戒する必要がある。

5 タバココナジラミによる TYLCV の媒介条件

野菜茶業研究所で行った実験（北村ら，未発表）では，罹病トマト株からタバココナジラミ（バイオタイプ B）成虫がウイルスを獲得し無病トマト苗に感染させるためには，6 時間の獲得吸汁では足りず，24 時間の獲得吸汁が必要であった（感染株率 75%）。また，3 日間獲得吸汁を行ったコナジラミ成虫を無病トマト苗に接種吸汁させた場合，最短 15 分の吸汁で感染株が生じた（感染株率 20%）。接種吸汁時間が長くなるにつれて感染株率も増加し，24 時間接種吸汁させた場合は 60～83% の感染株率となった。また Pico ら²⁷⁾によれば，供試するコナジラミとウイルス系統の組み合わせによっては獲得吸汁時間 15～30 分，潜伏期間 21～24 時間の後，15～30 分の接種時間でウイルス媒介が可能であるという。従って，タバココナジラミ成虫がウイルスを保毒するためには一定時間が必要であるが，一旦保毒虫となった場合，新たなトマト株での接種吸汁によるウイルス感染は速やかに起こると予想される。

なお，TYLCV はコナジラミの吸汁と接ぎ木によって伝染するが，種子からは伝染しない。Ghanim ら²⁸⁾は TYLCV を保毒したタバココナジラミ（バイオタイプ B）成虫が次世代にウイルスを経卵伝染すると報告したが，善ら²⁹⁾および北村ら³⁰⁾の調査では，日本で発生しているタバココナジラミ（バイオタイプ B）と TYLCV の組み合わせによる経卵伝染は確認されなかった。バイオタイプ Q による経卵伝染については不明であり，今後調査が必要である。

6 野外における TYLCV のウイルス源

TYLCV の感染植物として，トルコギキョウ，インゲン，ピーマン，タバコ，ウシハコベ，エノキグサなどの農作物，雑草類が報告されている^{8,31)}。しかし，こうした調査で各種の植物からウイルスが検出されても，感染植物からコナジラミによって再度ウイルスが媒介されるかどうか（すなわちこれらの植物がウイルス源となるのかどうか）は明らかでなく，今後ウイルス源となる危険性を定量的に評価する必要がある。TYLCV の感染が報告された植物の中には，タバココナジラミがほとんど寄生しないものもある。また，静岡県で発生している TYLCV マイルド株（静岡株と愛知株）については，集中的な野外調査にもかかわらずトマト以外の感染植物は発見されていない²⁴⁾。

現時点で確実に野外での TYLCV のウイルス源となっていることが確認されている植物は，栽培施設周辺に放置された野良生えのトマトと家庭菜園の無防除トマトである。

7 TYLCV の伝染環

タバココナジラミ（バイオタイプ B）は冬季に野外でほとんど死滅し，野外の罹病トマトも枯死するため，トマトなどの栽培施設が TYLCV と媒介コナジラミの主たる越冬場所になっている。

春になって気温の上昇とともに越冬したコナジラミは施設内で増殖し，TYLCV 罹病株が存在した場合は施設内の他の株にウイルスを媒介する。こうした過程を繰り返すことにより，施設内の罹病株率とコナジラミの保毒率は高まる。

施設内のコナジラミ密度が高まるにつれて，施設から野外へ脱出する保毒コナジラミも増加し，初夏にトマト栽培を終了する際には，何も対策をとらない場合，多量の保毒コナジラミ成虫が野外に放出され，野良生えのトマトや家庭菜園のトマトに TYLCV を媒介することになる。ウイルスに感染した野良生えトマトや家庭菜園トマトは新たなウイルス源となり，そこで发育・吸汁したコナジラミが保毒虫となって，夏から秋にかけて定植された施設トマトに TYLCV を媒介する。トマト周年栽培地帯における TYLCV の伝染環（模式図）を図 5 に示した。

8 ウイルス源の除去と施設への侵入防止等による被害の軽減

タバココナジラミ（バイオタイプ B）は夏季には多くの種類の寄主植物で育ち，これら罹病トマト以外の植物で发育した個体は TYLCV を持たない無毒虫である。熊本県の調査によれば，雑草地で捕獲されたコナジラミ成虫はすべて無毒虫であり，発病トマトの栽培施設内で捕獲された個体のみが保毒虫であった³²⁾。野菜茶業研究所が 2004 年に三重県北部のトマト栽培地帯で行った調査では，夏から秋にかけて野外に設置したトマト苗で捕獲されたコナジラミ成虫の保毒率は，全体で 10～15% 以下という低い値であった³³⁾。

大部分が無毒虫である野外コナジラミ個体群を殺虫剤散布などによって徹底防除しても，保毒虫に対する防除効果は低い。保毒虫の発生源である罹病した野良生えトマトの除去や家庭菜園トマトでの防除を行って保毒虫そのものを減らす方が防除効果は高い。また，トマト栽培終了時に作物が完全に枯死するまで施設を閉鎖し，保毒コナジラミの脱出を防止すれば，病原ウイルスの野外への放出量を低下させる効果がある。

施設開口部への防虫ネット展張や紫外線除去フィルムの使用による保毒虫侵入の防止，定植時の粒剤の施用等を組み合わせることによって，トマト黄化葉巻病の発生を効果的に抑制できることが示された^{34,35)}。加えて，黄色粘着板によるコナジラミ成虫の捕殺や適時殺虫剤散布，春のコナジラミ増殖を防止するための殺虫剤施用あるいは生物農薬（天敵）の利用など，各種防除手段を組

み合わせて施設内外での保毒虫とウイルス量を減少させることが、黄化葉巻病の流行防止につながると言えよう。

現在知られているトマト黄化葉巻病抵抗性品種では、ウイルス濃度が低下し病徴は抑制されるものの、ウイルスの感染が阻止されるわけではない³⁶⁾。従ってこうした抵抗性品種を不用意に導入してコナジラミ防除を怠った場合には、新たなウイルス源を供給する危険性もあるので注意が必要である。今後非罹病性品種（免疫性品種）の開発を進めるとともに、ウイルス感染性の抵抗性品種も黄化葉巻病対策の一手段として適切に位置づけ、地域の実情に応じた総合的な防除体系を組み立てる必要がある。

近年世界各地で発生が拡大しているトマト黄化葉巻症状の病原ウイルスと媒介コナジラミについて最新の知見を紹介した。日本で黄化葉巻症状を引き起こすウイルスには、*Tobacco leaf curl Japan virus* (TbLCJV) と *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV) がある。TYLCV は 1996 年に日本で初めて発見され、ウイルス株の原産地はイスラエルであると判明した。同ウイルスは同じく 1989 年に海外から侵入したタバココナジラミのバイオタイプ B (中東地域原産) によって永続的に媒介される。タバコ

- 1) 尾崎武司・小島博文・井上忠男, 1976. ワタコナジラミで媒介されるトマトの新病害「黄化萎縮病」. 植物防疫 30: 458-462
- 2) 加藤公彦, 1999. トマトの新しいウイルス TYLCV の発生. 植物防疫 53: 308-311
- 3) 大貫正俊, 2000. トマト黄化葉巻病. 農業および園芸 75: 108-113

- 4) Fauquet, C. M., D. M. Bisaro, R. W. Briddon, J. K. Brown, B. D. Harrison, E. P. Rybicki, D. C. Stenger and J. Stanley. 2003. Revision of taxonomic criteria for species demarcation in the *Geminiviridae*, and an updated list of *Begomovirus* species. *Arch. Virol.* 148: 405-421
- 5) Fauquet, C. M., M. A. Mayo, J. Maniloff, U. Desselberger and L. A. Ball. 2005. *Virus Taxonomy: Classification and Nomenclature of Viruses*; Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. Elsevier Academic Press. 1259pp
- 6) Kato, K., M. Onuki, S. Fuji and K. Hanada. 1998. The first occurrence of *Tomato yellow leaf curl virus* in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) in Japan. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 64: 552-559
- 7) 上田重文. 2005a. トマト黄化葉巻ウイルスと 2004 年の発生事例から見たトマト黄化葉巻病. 今月の農業 49 (2) : 20-23
- 8) 上田重文. 2004. トマト黄化葉巻ウイルス病 トマト黄化葉巻ウイルス病の現在及び新系統発生の可能性. 植物ウイルス病研究会レポート 7: 101-109
- 9) Bellows Jr., T. S., T. M. Perring, R. J. Gill and D. H. Headrick. 1994. Description of a species of *Bemisia* (Homoptera: Aleyrodidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 87: 195-206
- 10) Perring, T.P. 2001. The *Bemisia tabaci* species complex. *Crop Protection* 20: 725-737
- 11) De Barro, P. J., J. W. H. Trueman and D. R. Frohlich. 2005. *Bemisia argentinifolia* as a race of *B. tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae): the molecular genetic differentiation of *B. tabaci* populations around the world. *Bull. Entomol. Res.* 95: 193-203
- 12) 宮武頼夫. 1980. 日本産コナジラミ類総目録. *Rostria* 32: 291-330
- 13) 松井正春. 1993. タバココナジラミの最近における発生と防除. *植物防疫* 47: 118-119
- 14) 松井正春. 1995. タバココナジラミ新系統 (仮称: シルバーリーフコナジラミ) の発生とその防除対策. *植物防疫* 49: 111-114
- 15) 大泰司誠・岡田忠虎. 1996. タバココナジラミの防除に関する研究. 生理, 生態の解明. 農林水産技術会議事務局. 研究成果 311: 8-24
- 16) Lee, M.L. and P.J. De Barro. 2000. Characterization of different biotypes of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera; Aleyrodidae) in South Korea based on 16S ribosomal RNA sequences. *Korean J. Entomol.* 30: 125-130
- 17) Ko, C.C., S. C. Chang and C. C. Hu. 2005. Survey of the whitefly status and their transmission of plant viruses in Taiwan. *Proc. International Seminar on Whitefly Management and Control Strategy*. ARI Taiwan. 109-131
- 18) 上田重文. 2005b. シルバーリーフコナジラミの biotype 及びタバコ葉巻ウイルスに対する媒介能. 九病虫研究会報 51: 123
- 19) Horowitz, A.R., I. Denholm, K. Gorman, J. L. Cenis, S. Kotsedalov and I. Ishaaya. 2003. Biotype Q of *Bemisia tabaci* identified in Israel. *Phytoparasitica* 31: 94-98
- 20) Rauch, N. and Nauen, R. 2003. Identification of biochemical markers linked to neonicotinoid cross resistance in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 54: 165-176
- 21) Zhang, L.P., Y. J. Zhang, W. J. Zhang, Q. J. Wu, B. Y. Xu and D. Chu. 2005. Analysis of genetic diversity among different geographical populations and determination of biotypes of *Bemisia tabaci* in China. *J. Appl. Entomol.* 129: 121-128
- 22) Bedford, I. D., P. G. Markham, J. K. Brown and R. C. Rosell. 1994. Geminivirus transmission and biological characterization of whitefly (*Bemisia tabaci*) biotypes from different world regions. *Ann. Appl. Biol.* 125: 311-325
- 23) Moya, A., P. Guirao, D. Cifuentes, F. Beitia and J. L. Cenis. 2001. Genetic diversity of Iberian populations of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) based on random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction. *Mol. Ecol.* 10: 891-897
- 24) 芳賀 一・土井 誠. 2002. 静岡県におけるトマト黄化葉巻病の多発要因と防除対策. *植物防疫* 56: 153-156
- 25) Brown, J. K., D. Frohlich and R. Rosell. 1995. The sweetpotato/silverleaf whiteflies: biotypes of *Bemisia tabaci* (Genn.) , or a species complex? *Annu. Rev. Entomol.* 40: 511-534
- 26) Jiang, Y.X., C. de Blas, I. D. Bedford, G. Nombela and M. Muniz. 2004. Short communication. Effect of *Bemisia tabaci* biotype in the transmission of *Tomato yellow leaf curl virus* Sardinia virus (TYLCSV-ES) between tomato and common weeds. *Spanish J. Agric. Res.* 2: 115-119
- 27) Pico, B., M. J. Diez and F. Nuez. 1996. Viral diseases causing the greatest economic losses to the tomato crop. II. The *Tomato yellow leaf curl virus*. *Sci. Hortic.* 67: 151-196
- 28) Ghanim, M., S. Morin, M. Zeidan and H. Czosnek. 1998. Evidence for transovarial transmission of *Tomato yellow leaf curl virus* by its vector, the whitefly *Bemisia tabaci*. *Virology* 240: 295-303
- 29) 善正二郎・古田明子・糸山 享・篠田徹郎・河合 章. 2001. 佐賀県におけるトマト黄化葉巻病の発生経過とその要因について. 九病虫研究会報 47: 25-28
- 30) 北村登史雄・河合 章・善正二郎. 2003. 日本に分布するシルバーリーフコナジラミは TYLCV を経卵伝染しない. 平成 14 年度野菜茶業研究成果情報: 87-88
- 31) 石井貴明・嶽本弘之・上田重文. 2003. トマト黄化葉巻ウイルス (TYLCV) の宿主範囲について. 九病虫研究会報 49: 128
- 32) 長崎県総合農林試験場・福岡県農業総合試験場・熊本県農業研究センター. 2004. トマト黄化葉巻病の病原ウイルス及びシルバーリーフコナジラミの生態解明に基づく環境保全型防除技術の確立. 九州新技術地域実用化研究成果 No.47. 156pp
- 33) 本多健一郎・北村登史雄. 2005. シルバーリーフコナジラミが媒介するトマト黄化葉巻病の感染時期とコナジラミ密度, 保毒率の関係. 第 49 回日本応用動物昆虫学会大会講要. 198

- 34) 小川恭弘 . 2004. 物理的防除法によるコナジラミ類およびトマロ黄化葉巻病の防除効果 . 今月の農業 48 (7) : 58-62
- 35) 小川恭弘・内川敬介・嶽本弘之・石井貴明・行徳 裕・古家 忠・江口武志 . 2004. 植物ウイルス病研究会レポート 7: 111-120
- 36) Lapidot, M., M. Friedmann, M. Pilowsky, R. Ben-Joseph and S. Cohen. 2001. Effect of host plant resistance to *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV) on virus acquisition and transmission by its whitefly vector. *Phytopathology* 91: 1209-1213
- 37) Nakhla, M.K. and D.P. Maxwell. 1998. Epidemiology and Management of Tomato Yellow Leaf Curl Disease. A. Hadidi, R. K. Khetarpal and H. Koganezawa. eds. *Plant Virus Disease Control*. APS Press. 565-583