学会賞受賞者講演

南部日本で発生する植物ウイルス病の診断と遺伝子解析に関する研究[†]

岩井 久*

IWAI, H.*: Studies on the diagnosis and genomic analysis of the plant viral diseases which occur in southern Japan

九州南端から台湾北東にかけて位置する南西諸島は年平均気温が 23°C で、果樹類や特用作物の種類が豊富であるが、大陸や東南アジアに比較的近く、媒介者の種類が多いことなどから、新病害を含む種々の植物病が盛んに報告されている。

演者らはこれまでに、南九州本土、大隅諸島、奄美群島を中心に植物病の診断と遺伝子解析を行ってきたが、中でも特に頻繁に見られるのがアブラムシで媒介されるポティウイルス (potyvirus) である。

ポティウイルス属 (*Potyvirus*) はポティウイルス科 (*Potyviridae*) を構成する 8 属のひとつでジャガイモ Y ウイルス (*Potato virus Y*; PVY) をタイプ種とする長さ 680～900 nm のひも状の (+)ssRNA ゲノムウイルスの集団である。ゲノムは ORF 1 個で、5' 端にゲノム結合タンパク質 (VPg)、3' 端にポリ A 配列 (poly(A)) をもつ。外被タンパク質 (CP) は 1 種で、特有の封入体を形成し、アブラムシで伝搬する。複製様式は、ゲノム (+)ssRNA より翻訳された RNA 複製酵素タンパク質によって (-)ssRNA が転写され、これより複製された (+)ssRNA が子孫ゲノムとなる。発現様式は、ゲノム全長の (+)ssRNA から 1 個の巨大なポリプロテイン (PP) が翻訳され、ウイルス由来のプロテアーゼにより切断の後、個々のウイルスタンパク質、すなわち 5' 端側より、P1 (P1 プロテアーゼ)、HC-Pro (虫媒介助タンパク質)、P3 (機能不明タンパク質)、CI (円筒状封入体タンパク質)、VPg、Pro (NIa プロテアーゼ)、Nib (RNA 複製酵素)、CP などが発現する (難波, 2015)。ここでは、これまでに演者らが行ってきたポティウイルスに関する研究成果のうち、南九州において特徴的なものをいくつか紹介する。

1. グラジオラスから得られたインゲンマメ黄斑モザイクウイルス (*Bean yellow mosaic virus*; BYMV) の諸性質

沖永良部島と薩摩半島の山川町、開聞町は全国でも有数の切花用グラジオラスの生産地であったが、1995 年頃より、ウイルス性とみられるモザイク症状が多発し、色割れを生じることから、品質低下の一因となった。また山川町や開聞町はソラマメの産地としても知られており、両圃場が混在している。そしてグラジオラスの栽培圃場に隣接するソラマメ圃場でもモザイク症状が認められていた。一方で、沖永良部島を含む南西諸島や九州本土南西岸には我が国へグラジオラスが導入された初期 (一説には江戸時代といわれる) の品種が帰化し、広範囲にわたり自生している (逸出種)。その逸出種には葉に軽微な症状があるが花の症状は無い。電顕観察や血清試験の結果、これら全てに、ポティウイルス属の BYMV が高頻度に検出された。ポティウイルスはアブラムシ伝搬するので、ソラマメとグラジオラスの栽培圃場間あるいは栽培種と逸出種間でのウイルスの移動があるのか、あるいは同じ系統が感染しているのかななどの疑問が上がった。

ウイルス株を *Chenopodium quinoa* によって単病斑分離する時点で、明らかに壊疽斑点を示す株と退緑斑点を示す株があり、これら両病原型の宿主範囲は大きく異なった (和田ら, 2000; Wada *et al.*, 2000)。先に Sasaya *et al.* (1998) は、多くのインゲン品種に BYMV を機械接種し比較検討した結果、本金時、ケンタッキーワンダー、マスターピース、トップクロップの 4 品種の反応によって 4 つの病原型に判別する方法を考案した。本試験においても、Sasaya *et al.* の判別法を適用した結果、グラジオラスに感染する BYMV は病原型 I と IV に分けられ、ソラマメを宿主とする II 型やエンド

[†] 平成 29 年 4 月 26 日 平成 29 年度大会で行われた学会賞受賞者講演の要旨の和文版

* 鹿児島大学農学部 Faculty of Agriculture, Kagoshima University, Kagoshima 890-0065, Japan

ウを宿主とする III 型と区別できた (和田ら, 2000). またこれら 4 病原型は CP 遺伝子の塩基配列においてもはっきりと区別できるクレードを形成し, 一方で 3'-UTR (非翻訳領域) の配列に基づく I 型と III 型が同じクレードを構成するものの, ソラマメ感染株とは区別できた (Wada *et al.*, 2000). 以上の結果により, グラジオラス感染株とソラマメ感染株はまったく異なる病原型であり, 圃場間で相互伝搬していないことが明らかになった. また逸出種と栽培種の間での野外でのウイルスの移動は明らかにできなかったが, 栽培種では I 型と IV 型が混合感染している場合が多かったのに対し, 逸出種は例外なくいずれかが単独感染していた. 栽培種と逸出種の病徴の違いについては, 混合感染によって病徴が激しくなるのか, あるいは両宿主の遺伝的な違いに関係するのかが課題として残った.

2. 南さつま市で見つかったトウガラシ斑紋ウイルス (*Pepper mottle virus*; PepMoV)

1998 年に南さつま市でハウス栽培ピーマンに葉のモザイクや萎縮, 果実の奇形等の症状が見られた. 電顕でポティウイルス様粒子を認め, モモアカアブラムシによる非永続伝搬を確認した. 純化ウイルスの CP 遺伝子から推定したアミノ酸配列や 3'-UTR が, カリフォルニアやフロリダの PepMoV と高い相同性を示したので, 宿主範囲は多少異なったが, 日本初記載の PepMoV であると判断した (Ogawa *et al.*, 2003). その後現在まで日本では見つかっていないが, 韓国では *Cucumber mosaic virus* に次いで全国的な被害が出ている (Choi *et al.*, 2005). 栽培植物の違いが大きく関わっていると考えられる.

3. トケイソウ東アジアウイルス (*East Asian passiflora virus*; EAPV) に関する研究① (記載と分布)

鹿児島県農業試験場 (現農業開発総合センター) 大島支場によると, 1986 年頃に奄美大島南部の瀬戸内町で栽培されるパッションフルーツに, 葉のモザイクや萎縮症状ならびに果実の奇形や硬化症状が認められていた.

演者らは原因ウイルスを精製し, 病徴や電顕学的所見ならびに血清学的関係により, オーストラリアで古くから記載されている *Passionfruit woodiness virus* (PWV) (Macnight, 1953) の 1 系統と考え, 本邦初記載の PWV-AO 系統として報告した (Iwai *et al.*, 1996). ただ CP のアミノ酸配列の相同性は PWV 系統に対し 76~77% である一方で, *Soybean mosaic virus* に対して 75% であり (Iwai *et al.*, 1997), PWV の 1 系統とするには多少疑問があったが, この時期, ゲノム配列に基づく分類体系が十分に確立されていなかったため

他の性質を優先した. 家兎を用いて抗血清を作成し, DAS-ELISA (酵素結合抗体法) によって奄美大島での発生分布を調査したところ, 1992 年には南部の 1 町 2 村に止まっていたが, 1997 年には全島に広がっていた (岩井・尾松, 2002). また 1997 年に名瀬市の農家圃場に無病苗を定植し暴露試験を行ったところ, 浜風と同じ向きに感染株が扇状に広がることを確認でき, アブラムシ伝染の可能性が示唆された (岩井・尾松, 2002). 次に同圃場に黄色水盤を設置し圃場内に飛翔するアブラムシを捕獲し, 比較的多かった 8 種類に対し伝搬試験を行った. その結果, 有翅・無翅共に高率に伝搬したのはノゲシフクレアブラムシ (*Hyperomyzus carduellinus*) であった (Omatsu *et al.*, 2004). ノゲシ類は九州ではごく普通の周年雑草であり, パッションフルーツの圃場内外に繁茂している. 一方で, アブラムシ類は通常パッションフルーツ自体にはコロニーをつくらないとされてきたが, 筆者らの観察では 4 月下旬~5 月中旬にかけての短期間, 有翅・無翅虫の着生を認めた. よって, 晩春に近在のノゲシ類から飛来し短期間着生するノゲシフクレアブラムシの日和見的な探り吸汁が, 感染樹からの伝搬を起すものと考えた (Omatsu *et al.*, 2004). また, ノゲシ類からは RT-PCR (後述) によってまれに増幅断片を認めることがあったものの, 増幅量が非常に低かったため, 全身感染による中間宿主には成り得ていないと考えた.

一方, 奄美大島の劇症株 (AO 系統) とは別に, 1998 年に指宿市で果実に奇形を伴わない軽症株 (IB 系統) が見つかった. 奄美大島株と指宿株の CP のアミノ酸配列は相同性が 83% であり, ICTV (国際ウイルス分類委員会) が正式に定めたポティウイルスの分類基準 (種の境界 80%) (Adams *et al.*, 2005; Berger *et al.*, 2005) に基づくと, 同じ種の別系統と判断できたが, 前述のように PWV とは 80% 未満にとどまっているため, 別種にすべきと判断した. よってこれらウイルスを新種 *East Asian passiflora virus* (EAPV) とすることを ICTV に提案し (Iwai *et al.*, 2006b), 和名は植物ウイルス分類委員会からトケイソウ東アジアウイルスが提案され, 共に認められた. さらに全 PP のアミノ酸配列から, EAPV は PWV や *Cowpea aphid-borne mosaic virus* (CABMV; ブラジルや南アフリカ等でパッションフルーツに奇形果を起す系統がある (Nascimento *et al.*, 2006)) とともに BCMV subgroup に属することを示した (Iwai *et al.*, 2006a). EAPV-AO 系統と IB 系統は宿主範囲 (特にインゲン感染の品種間差異) において相違があり (Iwai *et al.*, 2006b), またゲノムの 5' 端の相同性が低い (Fukamoto *et al.*, 2012b) ことから, この領域が病徴や宿主範囲の違いに関わっていることが推察された. さらに AO 系統と IB 系統に対し, CP 領域上流の N1b 領域

末端配列に基く系統特異的センスプライマーと、poly(A)を含む 3'UTR 末端配列に基く共通アンチセンスプライマーを設計し、RT-PCR による系統特異的検出が可能になった (Fukumoto *et al.*, 2012b).

奄美群島には、亜熱帯果樹の推進をはかるために、県、群島各市町村および農協が参加するトロピカルフルーツ協議会が設けられている。同協議会の協力により、1997 年に、奄美本島の東 30 km の喜界島に ELISA で無毒を確認した株を親株とした健全苗の隔離育苗ハウスを開設し、ここで増殖した挿し木苗を農家に配布することによりウイルス蔓延の防止に努めた (岩井・尾松, 2002)。そして、植栽法は、多年生の「棚づくり」から、密植による 1 年生の「立ち作り」の年 1 回収穫とし、少なくとも集落・字単位で、地域ぐるみでの一斉苗更新を徹底した。その結果、前述の PT-PCR で調査した両系統の分布は、2005~2007 年には AO の単独感染株を奄美本島、指宿市および大隅半島の大崎町で、IB の単独感染株を指宿市、鹿児島市および大隅半島の高山町で、そして混合感染株を指宿市と鹿児島市で認めたが、2008~2010 年の調査では AO を奄美本島 (奄美市住用町と宇検村) のみで認めるまで縮小した (Fukumoto *et al.*, 2012b)。さらに近年、住用町と宇検村の両地域での病徴に違いが認められる。宇検村集団は約 20 年前に分離した株と同じく激しい奇形果を起すが、住用集団はほとんど奇形を起さなくなっている (千秋・岩井, 2016)。CP コード領域と PP コード領域を用いた分子系統解析により、両者は異なる遺伝子集団であることが示され、さらに、中立平衡解析の結果、住用集団は近年突発的に拡散した新しい集団であることが示唆された (Chiaki *et al.*, 2016; Fukumoto *et al.*, 2012a)。つまり住用町の EAPV は奄美大島のパッションフルーツに適応した結果、拡散した集団なのかもしれない。住用集団のゲノム配列には P3 を構成するアミノ酸 (1 箇所) と CP を構成するアミノ酸 (4 箇所) に非同義置換が生じ易い箇所があり、一方の宇検村集団は過去の株と同じ配列を維持している (Chiaki *et al.*, 2016; 千秋・岩井, 2016)。これらゲノム配列と病徴との関係は今後詳細に調べる必要がある。

また、この間、海外では、台湾において 1980 年代より (PWV と報告された) EAPV-AO が一時流行していたが (Chang, 1992)、現在は収束している。一方で近年、EAPV-AO がマレーシアで (Abdullah *et al.*, 2009)、EAPV-IB が韓国で (Hong *et al.*, 2015) 報告されており、東南アジア全体としては現在も流行の兆しがある。また、パッションフルーツに果実奇形を起すポティウイルスとしては、PWV、CABMV および EAPV の他に、近年、ウガンダにおいて Ugandan Passiflora virus が記載されている (Ochwo-Ssemakula *et al.*, 2012)。

4. トケイソウ東アジアウイルス (EAPV) に関する研究 ② (感染性と遺伝子の関係)

1992 年に瀬戸内町で採取しハウスで継代した基準株 (EAPV-AO) と 2007 年に宇検村・湯湾地区で採取した株 (EAPV-AO-YW) を比較すると AO-YW 株は AO 株に比べて 5'UTR が 29 塩基長かった。また宿主範囲試験において AO 株はカーボランダム法で *Nicotiana benthamiana* に感染し難いが、AO-YW 株は容易に感染した。

そこで 2 種類の cDNA クローンを構築し感染性を調査した (福元ら, 2011; 福元ら, 2012)。その結果、アグロインフィルトレーション法による接種 (アグロ接種) により、完全長のクローン p35SYW は *N. benthamiana* に対して高い感染性を有し、上位新展開葉に野生株と同様の病徴を示した。しかし、末端の 29 塩基を除いた p35SYWΔ29 は、*N. benthamiana* に対して、トンプスウイルス由来のジーンサイレンシングサプレッサー p19 (これをコードするバイナリーベクター pBIN61:p19 をケンブリッジ大学の Dr. David Baulcombe より入手) の共存下でのみ感染性を示した。しかし、いったん *N. benthamiana* 内で転写・複製した子孫ウイルスは、29 塩基および p19 の存在の有無に関わらず、カーボランダム法による機械接種で同宿主に感染性を示した (この場合子孫ウイルスに変異つまり末端配列の付加などが起きていないことを PCR で確認した)。よって、5'UTR 末端の 29 塩基は、ジーンサイレンシングの抑制あるいは転写に関わるものと考えられた (福元ら, 2012)。さらに、Δ29 に加え 5'UTR の 5' 末端から 5 塩基ずつ欠失させた 4 つのクローン (Δ5, Δ10, Δ15, Δ25) と Δ75 を構築し、アグロ接種による *N. benthamiana* への感染性を調べたところ、Δ5~Δ25 は単独での感染が可能であり、病徴発現に若干の遅れがみられるが、最終的な症状に大きな違いはなかった。またウイルスの蓄積量は、感染初期に低いが、接種 21 日以降は完全長と同等であった。それに対し、Δ29 や Δ75 は、アグロ接種では p19 の存在が必要で、子孫ウイルスは単独で感染可能であったが、病徴発現が遅く、real-time RT-PCR で調べた蓄積量も接種 28 日後まで著しく低かった。これらのことから、EAPV の 5'UTR の 5' 末端 29 塩基は、感染性に必須ではないが、複製や翻訳に重要な配列を含むことが示唆された (福元ら, 2013)。また、EAPV の機械接種が本来容易なトケイソウ科の野生種 *Passiflora foetida* は、アグロ接種では p19 の存在下でも感染しなかったが、*N. benthamiana* で複製した子孫ウイルスを機械接種すると野生株と同じ病徴が再現できた (福元ら, 2012)。これをパッションフルーツに接ぎ木することによって、果実奇形などの病徴を再現した。これらの感染性クローンは今後、EAPV の遺伝子機能解明のツールとして、ウイ

ルス-宿主間相互作用機構の研究,あるいは奇形発現に関与する遺伝子の探索に利用できるものと期待でき,いずれは防除法の確立だけでなくウイルスの有効利用にも繋がるものと考えている。

5. まとめと今後

九州は位置的に大陸や東南アジアに近いことから,侵入病害が多く,また島嶼伝いに新規作物や果樹類が盛んに導入されており,植物ウイルスが潜伏して入ってくる可能性が高い。また温暖化の影響で,以前は南日本のみで栽培されていた亜熱帯性植物が夏季限定もしくは冬季の加温栽培により,日本全国どこでも作付け可能となっている。媒介者の生存域も拡大している。現にパッションフルーツは夏季のグリーンカーテンとしての需要が高く,奄美大島や沖縄などから大量の挿し木苗が全国へ販売されているが,供給が追いつかず品薄状態であるため,少々異常な苗木も搬出される傾向にある。折しも近年,パッションフルーツに奇形果を起す新たなポティウイルスが,秋田,沖縄,鹿児島ではほぼ同時に発生している(犬童ら,2017)。

本土最南端にある鹿児島大学の当研究室としては,他大学,県や国の研究機関や門司・那覇植物防疫所などと連携して,海外からの病害の侵入・拡大防止に繋がる教育・研究を続けていく義務があると考えている。

謝辞:一連の研究は,旧鹿児島県農業試験場・普及所,鹿児島県農業開発総合センター・病害虫防除所・農業改良普及センター,農研機構九州沖縄農業研究センターのスタッフの方々,ならびに鹿児島大学の旧農学科,旧園芸学科,現応用植物科学と食環境制御科学コースの先生方,附属農場のスタッフ,そして歴代の学生・院生をはじめ,多くの方々のご協力と支援によって遂行することができました。心よりお礼を申し上げます。植物病理学研究への道を示して頂いた故植原一雄博士と故脇本 哲博士,大学院時代にご指導頂いた上運天 博博士と松山宣明博士,折に触れ激励して下さった故井上忠男博士,井上成信博士,故岩崎真人博士,岩波 徹博士,上田重文博士,大木 理博士,大島一里博士,大貫正俊博士,奥田 充博士,小島 誠博士,近藤秀樹博士,酒井淳一博士,佐古宜道博士,新海 昭博士,故高浪洋一博士,高橋 壮博士,竹下 稔博士,田代暢哉博士,玉田哲男博士,土屋健一博士,故土井養二博士,中野正明博士,夏秋啓子博士,難波成任博士,花田 薫博士,H.R. Pappu 博士,平八重一之博士,比留木忠治博士,藤 晋一博士,古屋成人博士,増田 税博士,諸見里善一博士,山下一夫博士,吉川信幸博士,鹿児島へ着任以来専門的な

立場からご指導頂き現在も励ましてくださっている荒井啓博士,そして学生・院生の指導をはじめいつも支援してくれている中村正幸博士に心より感謝いたします。

引用文献

- Abdullah, N., Ismail, I., Pillai, V., Abdullah, R. and Sharifudin, A. (2009). Nucleotide sequences of the coat protein gene of the Malaysian Passiflora virus and its 3' non-coding region. *Amer. J. Appl. Sci.* 6: 1633-1636.
- Adams, M.J., Antoniw, J.F. and Fauquet, C.M. (2005). Molecular criteria for genus and species discrimination within the family Potyviridae. *Arch. Virol.* 150: 459-479.
- Berger, P.H., Adams, M.J., Brunt, A.A., Hammond, J., Hill, J.H., Jordan, R.L., Kashiwazalci, S., Rybicki, E., Spence, N. and Stenger, D.C. (2005). Family *Potyviridae*. Virus taxonomy 8th report of ICTV. pp. 819-841, Academic Press, Elsevier, London.
- Chang, C.A. (1992). Characterization and comparison of passionfruit mottle virus, a newly recognized potyvirus, with passionfruit woodiness virus. *Phytopathology* 82: 1358-1363.
- Chiaki, Y., Fukumoto, T., Nakamura, M. and Iwai, H. (2016). Population genetics analysis of *East Asian Passiflora virus* on Amami Oshima Island. *Eur. J. Plant Pathol.* 144: 109-120.
- 千秋祐也・岩井 久 (2016). 奄美大島におけるトケイソウ東アジアウイルス. *植物防疫* 70: 726-729.
- Choi, G.S., Kim, J.H., Lee, D.H., Kim, J.S. and Ryu K.H. (2005). Occurrence and distribution of virus infecting pepper in Korea. *Plant Pathol. J.* 21: 258-261.
- 福元智博・中村正幸・千秋祐也・岩井 久 (2011). *East Asian Passiflora virus* Amami-O-shima 株 (EAPV-AO) の感染性 cDNA クローンの構築. *日植病報* 77: 235-236. (講要)
- 福元智博・中村正幸・岩井 久 (2012). *East Asian Passiflora virus* の 5' 非翻訳領域が感染に与える影響について. *日植病報* 78: 233. (講要)
- Fukumoto, T., Nakamura, M., Ohshima, K. and Iwai, H. (2012a). Genetic structure and variability of *East Asian Passiflora virus* population in Amami-O-shima, Japan. *J. Phytopathol.* 160: 404-411.
- Fukumoto, T., Nakamura, M., Rikitake, M. and Iwai, H. (2012b). Molecular characterization and specific detection of two genetically distinguishable strains of *East Asian Passiflora virus* (EAPV) and their distribution in southern Japan. *Virus Genes* 44: 141-148.
- 福元智博・中村正幸・千秋祐也・岩井 久 (2013). トケイソウ東アジアウイルスにおけるゲノムの 5' 末端欠失が感染に与える影響. *日植病報* 79: 220. (講要)
- Hong, S.B., Kwak, H.R., Kim, M.K., Seo, J.K., Shin, J.C., Lee, Y.J., Ko, S.J., Kim, C.S., Ju, H.J. and Choi, H.S. (2015). First report of *East Asian Passiflora virus* on passionfruit in Korea. *Res. Plant Dis.* 21: 151. (Abstr.)
- 犬童奏実・佐藤佑華・中村正幸・リスカ・千秋祐也・澤岬哲也・藤 晋一・岩井 久 (2017). モザイク葉や果実変形を呈するパッションフルーツに感染している新種のポティウイルスについて. *日植病報* 83: 76-77. (講要)
- Iwai, H., Ohmori, T., Kurokawa, Y., Muta, T. and Arai, K. (1996). New record of passionfruit woodiness virus in Japan. *Ann.*

- Phytopathol. Soc. Jpn. 62: 459–465.
- Iwai, H., Sakai, J., Hanada, K. and Arai, K. (1997). Nucleotide sequence of the coat protein gene and 3'-noncoding region of the passionfruit woodiness virus-Amami Ohshima isolate. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 63: 475–478.
- 岩井 久・尾松直志 (2002). 我が国のパッションフルーツに発生する *Passionfruit woodiness virus*. 植物防疫 56: 110–113.
- Iwai, H., Terahara, R., Yamashita, Y., Ueda, S. and Nakamura, M. (2006a). Complete nucleotide sequence of the genomic RNA of an Amami-O-shima strain of East Asian Passiflora potyvirus. Arch. Virol. 151: 1457–1460.
- Iwai, H., Yamashita, Y., Nishi, N. and Nakamura, M. (2006b). The potyvirus associated with the dappled fruit of *Passiflora edulis* in Kagoshima prefecture, Japan is the third strain of the proposed new species East Asian Passiflora virus (EAPV) phylogenetically distinguished from strains of *Passion fruit woodiness virus*. Arch. Virol. 151: 811–818.
- McKnight, T. (1953). The woodiness virus of the passion vine. Qd. J. Agric. Sci. 10: 4–35.
- 難波成任 (2015) Potyviridae ポティウイルス科. 植物ウイルス大事典 (日比忠明・大木 理監修). pp. 174–176, 朝倉書店, 東京.
- Nascimento, A.V.S., Santana, E.N., Braz, A.S.K., Alfenas, P.F., Pio-Ribeiro, G., Andrade, G.P., de Carvalho, M.G. and Murilo Zerbini, F. (2006). Cowpea aphid-borne mosaic virus (CABMV) is widespread in passionfruit in Brazil and causes passionfruit woodiness disease. Arch. Virol. 151: 1797–1809.
- Ochwo-Ssemakula, M., Sengooba, T., Hakiza, J.J., Adipala, E., Edema, R., Redinbaugh, M.G., Aritua, V. and Winter, S. (2012). Characterization and distribution of a *Potyvirus* associated with passion fruit woodiness disease in Uganda. Plant Dis. 96: 659–665.
- Ogawa, Y., Hagiwara, K., Iwai, H., Izumi, S. and Arai, K. (2003). First report of *Pepper mottle virus* on *Capsicum annuum* in Japan. J. Gen. Plant Pathol. 69: 348–350.
- Omatsu, N., Iwai, H., Setokuchi, O. and Arai, K. (2004). Immigrating aphid species and their importance as vectors of *Passionfruit woodiness virus* in the fields of Amami Oshima Island, Japan. Mem. Fac. Agr. Kagoshima Univ. 39: 1–5.
- Sasaya, T., Nozu, Y. and Koganezawa, H. (1998). Biological and serological comparisons of bean yellow mosaic virus (BYMV) isolates in Japan. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 64: 24–33.
- 和田行央・岩井 久・尾川宜広・荒井 啓 (2000). 鹿児島県のグラジオラスから得られたインゲンマメ黄斑モザイクウイルス分離株の病原性と血清学的性質. 日植病報 66: 44–48.
- Wada, Y., Iwai, H., Ogawa, Y. and Arai, K. (2000). Comparison of pathogenicity and nucleotide sequences of 3'-terminal regions of Bean yellow mosaic virus isolates from gladiolus. J. Gen. Plant Pathol. 66: 345–352.