

## 진딧물 전반 딸기 바이러스 발생조사 및 딸기모틀바이러스의 계통분석

## Incidence of Aphid-Transmitted Strawberry Viruses in Korea and Phylogenetic Analysis of Korean Isolates of Strawberry Mottle Virus

**\*Corresponding author**

Tel: +82-63-238-6323

Fax: +82-63-238-6305

E-mail: sjkwon2448@korea.kr

ORCID

<https://orcid.org/0000-0002-7127-3634>권선정\*  · 윤정범 · 조인숙 · 유주연 · 권태룡

농촌진흥청 국립원예특작과학원 원예특작환경과

**Sun-Jung Kwon\*** , **Jung-Beom Yoon, In-Sook Cho, Ju-Yeon Yoon, and Tae-Ryong Kwon***Horticultural and Herbal Crop Environment Division, National Institute of Horticultural and Herbal Science, RDA, Wanju 55365, Korea*

Among more than 30 viruses infecting strawberry, aphid-transmitted viruses including *Strawberry mild yellow edge virus* (SMYEV), *Strawberry mottle virus* (SMoV), *Strawberry crinkle virus* (SCV), and *Strawberry vein banding virus* (SVBV) have been considered as the most economically important viruses of strawberry in the world. To determine the incidence of these four viruses in major Korean strawberry cultivars, field surveys were conducted in major production areas during 2018–2019. In our surveys, SMYEV and SMoV were detected with low infection rates of 0.7% and 1.3%, respectively, whereas SCV and SVBV were not detected. No obvious symptoms were observed in the strawberry plants infected by SMYEV or SMoV. Since no sequences of SMoV Korean isolates have been reported, we initially determined nucleotide sequence of the 3' untranslated region (UTR) of seven SMoV isolates obtained during the surveys. The 3' UTR sequences (782 nt) of seven Korean isolates were phylogenetically compared with those of the previously reported SMoV isolates. Phylogenetic analysis revealed that most Korean isolates are closely related to Canadian isolates and only little evolutionary differentiation occurred among the Koreans isolates. This might be due to the low incidence of SMoV in strawberry in Korea.

**Keywords:** Aphid-transmitted strawberry virus, Incidence, Phylogenetic analysis, Strawberry mottle virus

Received November 2, 2019

Revised November 27, 2019

Accepted November 27, 2019

딸기(*Fragaria* spp.)는 장미과에 속하는 다년생 식물로 전 세계적으로 20여 종(species)과 수많은 교배종(hybrids) 및 품종(cultivars)이 존재한다. 재배종 딸기인 *Fragaria* × *ananassa*는 *F. virginiana* (북아메리카 유래)와 *F. chiloensis* (남아메리카 유래)의 교배종으로 1750년대 유럽에서 유래되어 지금까지 전 세계적으로 가장 많이 재배되고 있으며 딸기 육종의 기

본형으로 이용되고 있다(Martin과 Tzanetakis, 2006; Staudt, 1962). 국내에 딸기(*F.* × *ananassa*)가 도입된 것은 1900년대 초기로 2000년대 초반까지 주로 일본 품종이 재배되었으나 1990년 후반 이후 국내 육성 품종 개발이 활발히 이루어져 현재 국산 딸기 품종의 보급률은 93% 이상을 차지하고 있다.

딸기는 영양번식에 의해 다년생으로 재배되므로 바이러스에 감염될 경우 바이러스가 축적되어 생육 및 수량에 영향을 받을 수 있다. 딸기에 발생한다고 보고된 바이러스는 약 30여 종이며 그 중 *Strawberry mild yellow edge virus* (SMYEV, genus *Potexvirus*), *Strawberry mottle virus* (SMoV, family *Seco-*

**Research in Plant Disease**

pISSN 1598-2262, eISSN 2233-9191

[www.online-rpd.org](http://www.online-rpd.org)

**Table 1.** List of primers used to detect four aphid-transmitted strawberry viruses

Virus	Primer	Sequence (5'→3')	Reference or GenBank database	Gene	Size (bp)
SMYEV	CF	ACAATCGCCCTGGTCAGTAATTCC	Kwon et al. (2018)	CP	729
	CR	TGGAGCTGGGTAGAAGAAGTGAGA			
SMoV	3UF	CGACAGTTCTCTATGTAGGACACC	AJ311875 <sup>a</sup> , AJ311876 <sup>b</sup> , KU177218 <sup>a</sup> , KU177219 <sup>b</sup> , KU200454 <sup>b</sup> , KU200457 <sup>b</sup> , KU200459 <sup>b</sup> , KU200461 <sup>b</sup>	3' UTR	782
	3UR	CATCTATCTAAAGTTAAGTCTACA			
SCV	RdF	ATATCCGGATTTGAGAACA	AY250986, AY331389, AY331386, AY331390, AY331385, AY331387, AY331388	RdRp	527
	RdR	CCTAACATTGGTGGCAGAC			
SVBV	CF	AGAGAAAGACTCGAACAATG	HE681085, KT250632, MH894295, X97304, KR080547, KP311681, KX950836, KX787430	CP	959
	CR	CCATATTGTGTTCCGGTGA			

SMYEV, *Strawberry mild yellow edge virus*; SMoV, *Strawberry mottle virus*; UTR, untranslated region; SCV, *Strawberry crinkle virus*; RdRp, RNA-dependent RNA polymerase; SVBV, *Strawberry vein banding virus*; CP, coat protein.

<sup>a</sup>For RNA1.

<sup>b</sup>For RNA2.

viridae, genus not assigned), *Strawberry crinkle virus* (SCV, genus *Cytorhabdovirus*), *Strawberry vein banding virus* (SVBV, genus *Caulimovirus*)가 경제적으로 가장 중요한 바이러스로 알려져 있다(Fránová, 2001; Martin과 Tzanetakis, 2006; Mellor와 Krczal, 1987; Spiegel과 Martin, 1998). 이들 바이러스는 모두 진딧물에 의해 전파되는 바이러스로 딸기 품종 및 바이러스 계통(strain)에 따라 병원성에 차이가 있지만 *F. vesca* (야생딸기)나 *F. virginiana*와 같은 감수성 품종의 경우 과실의 향을 떨어뜨리고 색 발현이 잘 되지 않으며 러너(runner) 생산을 저하시킨다고 보고되고 있다(Frazier, 1974; Freeman과 Mellor, 1962; Horn과 Carver, 1962). 한편, 재배 딸기(*F. × ananassa*)의 육성품종 대부분은 바이러스에 내성(tolerant)이 있다고 알려져 있어 단일감염에서는 병징을 동반하지 않거나 피해가 약하지만 2종 이상의 바이러스가 복합감염이 될 경우 딸기 수량을 급격히 저하시키고 퇴화를 유도한다(Spiegel과 Martin, 1998). 이러한 이유로 딸기 재배 시 바이러스를 매개하는 진딧물 방제는 매우 중요하다. 딸기 바이러스를 전파하는 대표적인 진딧물은 *Chaetosiphon fragaefolii*로 SMYEV, SCV, SVBV는 *Chaetosiphon* spp.에 의해서만 전파되는 반면, SMoV의 경우 *Chaetosiphon* spp.와 *Aphis gossypii* (목화진딧물)에 의해 전파된다(Krczal, 1982; Martin과 Tzanetakis, 2006). 국내의 경우 2007–2008년에 딸기 바이러스 병 조사가 이루어진 바 있으나(Choi 등, 2009), 국내 육성 품종이 널리 보급된 이후 딸기 포장에서 바이러스병 조사가 이루어진 바 없어 본 연구에서 딸기에 가장 문제가 되는 진딧물 전반

딸기 바이러스 4종(SMYEV, SMoV, SCV, SVBV)을 대상으로 딸기 주요 재배지역(진주, 논산, 고성, 함양, 순창, 평창, 강릉)과 국내 육성 주요 재배 품종(매향, 설향, 금실, 신타, 무하, 장하, 고하, 죽향)을 대상으로 바이러스병 발생 여부를 조사하였다.

**국내 육성 딸기 품종의 진딧물 전반 딸기 바이러스 발생조사.**

4종의 진딧물 전반 딸기 바이러스를 진단하기 위해 먼저 각 바이러스의 특이 프라이머를 제작하였다. 정확한 진단을 위해 GenBank database를 이용하여 각 바이러스의 다양한 분리주(isolate)의 염기서열을 비교하여 가장 보존이 잘 되어있는 각 바이러스별 유전자 염기서열을 바탕으로 프라이머를 제작하였다(Table 1). 2018년–2019년까지 딸기 재배 농가 및 원묘장에서 이상 증상을 보이는 잎 시료와 무병징 시료를 무작위로 채집하여 총 918점(매향 322점, 설향 183점, 금실 169점, 신타 42점, 무하88점, 장하 51점, 기타[고하, 죽향] 63점)에 대해 기존 방법과 동일하게 핵산을 추출하고 유전자 진단을 실시하였다(Kwon 등, 2018). 진단 결과 채집 지역에 따른 유의성은 없었으며 SMYEV가 매향, 설향, 금실에서 각각 0.9%, 0.5%, 0.6%, SMoV가 매향, 설향, 금실, 신타에서 각각 0.3%, 1.0%, 1.1%, 2.4%의 발생률로 검출되었고 SCV와 SVBV는 어떤 품종에서도 검출되지 않았다(Table 2). 한편, 바이러스가 검출된 시료에서 뚜렷한 바이러스 증상은 발견되지 않았고 한 시료에서 2종이 함께 검출된 복합감염 시료는 없었다(data not shown). 국내 육성 딸기에서 SMYEV에 대한 특성 및 국내 분리주의 유전자 분석은 최근에 보고된 반면(Cho 등, 2011; Kwon 등, 2018), SMoV에 대한 국내

**Table 2.** Incidence of four aphid-transmitted strawberry viruses in major Korean cultivars during 2018–2019

Virus	<i>Fragaria ananassa</i> cv.						
	Maehyang	Seolhyang	Geumsil	Santa	Mooha	Jangha	Others <sup>a</sup>
SMYEV	3/322	1/183	1/169	0/42	0/88	0/51	0/63
SMoV	1/322	2/183	2/169	1/42	0/88	0/51	0/63
SCV	0/322	0/183	0/169	0/42	0/88	0/51	0/63
SVBV	0/322	0/183	0/169	0/42	0/88	0/51	0/63

SMYEV, *Strawberry mild yellow edge virus*; SMoV, *Strawberry mottle virus*; SCV, *Strawberry crinkle virus*; SVBV, *Strawberry vein banding virus*.

<sup>a</sup>Strawberry cultivar Goha and Jukhyang.

분리주에 유전적 분석은 이뤄진 바 없어 증폭산물에 대한 염기서열 분석을 추가로 진행하였다.

**SMoV 국내 분리주의 3' untranslated region (UTR) 염기서열의 유전학적 특성 및 계통 분석.** 매향, 설향, 금실, 싘타에서 분리된 총 6개의 SMoV 3' UTR 증폭산물은 Kwon 등 (2018)의 방법과 동일하게 염기서열을 분석하고 GenBank에 등록하였다: MaeH (MN520311), SH-P (MN520312), SH-S (MN520313), GS-G (MN520309), GS-S (MN520310), ST (MN520314). 6개의 국내 분리주와 함께 SMoV 감염주로 확보하고 있는 미홍 품종(MH)도 분석에 함께 포함시켰다(Table 3). 7개의 국내 분리주와 기존에 보고된 분리주 1134 RNA1과 RNA2의 3' UTR 782 nt 서열을 ClustalX 프로그램을 이용해 비교 분석했다(Table 3). 그 결과, 7개의 국내 분리주 모두 공통적으로 분리주 1134에 비해 염기가 3개(TCT, at position 672–675) 더 많았으며 ST-P 분리주는 하나의 염기(C, at position 312)가 더 있는 것을 알 수 있었다. 분리주 1134의 RNA1과 2의 비교에서 SMoV의 3' UTR은 RNA1과 RNA2 간에 큰 차이가 없는 것을 확인하였다. 한편, 3' 말단에 poly A tail을 가지는 바이러스의 특징인 polyadenylation signal (AATAAA motif)이 3' 말단의 상단 174염기에 위치하는 것을 확인하였다(Fig. 1). SMoV는 전세계적으로 딸기(*Fragaria* spp.)에서 다양한 분리주들이 보고되어 있는 반면(Bhagwat 등, 2016; Thompson과 Jelkmann, 2003; Thompson 등, 2002; Yang 등, 2007) 국내 분리주에 대한 염기서열 등록은 본 연구를 통해 처음 보고되었다. 국내 분리주의 분자계통학적 위치를 분석하기 위해 GenBank에 등록된 다양한 SMoV 분리주(Table 3)의 3' UTR 염기서열을 수집하여 maximum likelihood 분석 방식을 이용한 계통분석을 실시하였다. Phylogenetic tree 작성 결과, 국내 분리주 대부분은 캐나다 분리주와 근연관계가

가장 가까운 반면 SH-P의 경우 유럽 및 이란 분리주와 근연관계를 형성하는 것을 알 수 있었다. 또한 염기서열의 진화적 측면에서 SMoV의 발생이 많은 유럽과 캐나다 분리주의 경우에는 국내 분리주와 비교했을 때 염기서열진화의 분화가 더 많이 진행된 것에 비해 국내 분리주는 모두 진화적으로 분화가 되지 않았음을 확인할 수 있었다(Fig. 2). 이러한 결과로 미루어 볼 때 국내에서는 SMoV 발생이 많지 않아 바이러스의 변이가 일어날 확률이 적고 감염된 모주로부터 영양번식에 의해 검출되고 있는 것으로 추측된다.

**국내 딸기 농가의 진딧물 발생 종 동정.** 국내 딸기의 SMoV 감염과 진딧물 전염 관계를 파악하기 위해 국내 딸기 농가의 주요 발생 진딧물 종을 동정하였다. 순창과 진주, 함양 딸기농가에서 농가별로 20마리씩 진딧물을 채집하여 DNA barcoding 방법(Lee 등, 2011)에 따라 cytochrome c oxidase subunit I의 염기서열을 분석한 결과, 84%가 목화진딧물로 나타났고 16%는 *Aphis cf. rostella*가 발생하는 것으로 조사되었다(data not shown). 주요 딸기진딧물로 알려진 *Chaetosiphon* spp.는 발견되지 않았다. 딸기 재배 특성상 농가별로 정기적인 방제 처리로 인해 많은 수의 진딧물을 채집하기에는 제한이 있었다는 점을 감안하여도 국내에서 딸기 바이러스의 주요 진딧물(*Chaetosiphon* spp.)은 크게 문제가 되지 않는 것으로 보여지지만 SMoV의 경우 목화진딧물로도 전반이 되기 때문에 주의가 필요해 보인다.

본 연구를 통해, 국내에서 재배되는 주요 딸기 품종의 진딧물 전반 바이러스 감염률은 1% 내외(SMYEV, 0.7%; SMoV, 1.3%)로 조사되었고, 바이러스 감염에 따른 생육 저하나 뚜렷한 병징은 관찰되지 않았다. SMoV 국내 분리주 7개에 대한 염기서열 및 유전학적 계통분석을 통해 국내 SMoV 분리주는 진화적으로 분화가 많지 않음을 확인하였다. 진딧물 종 분석

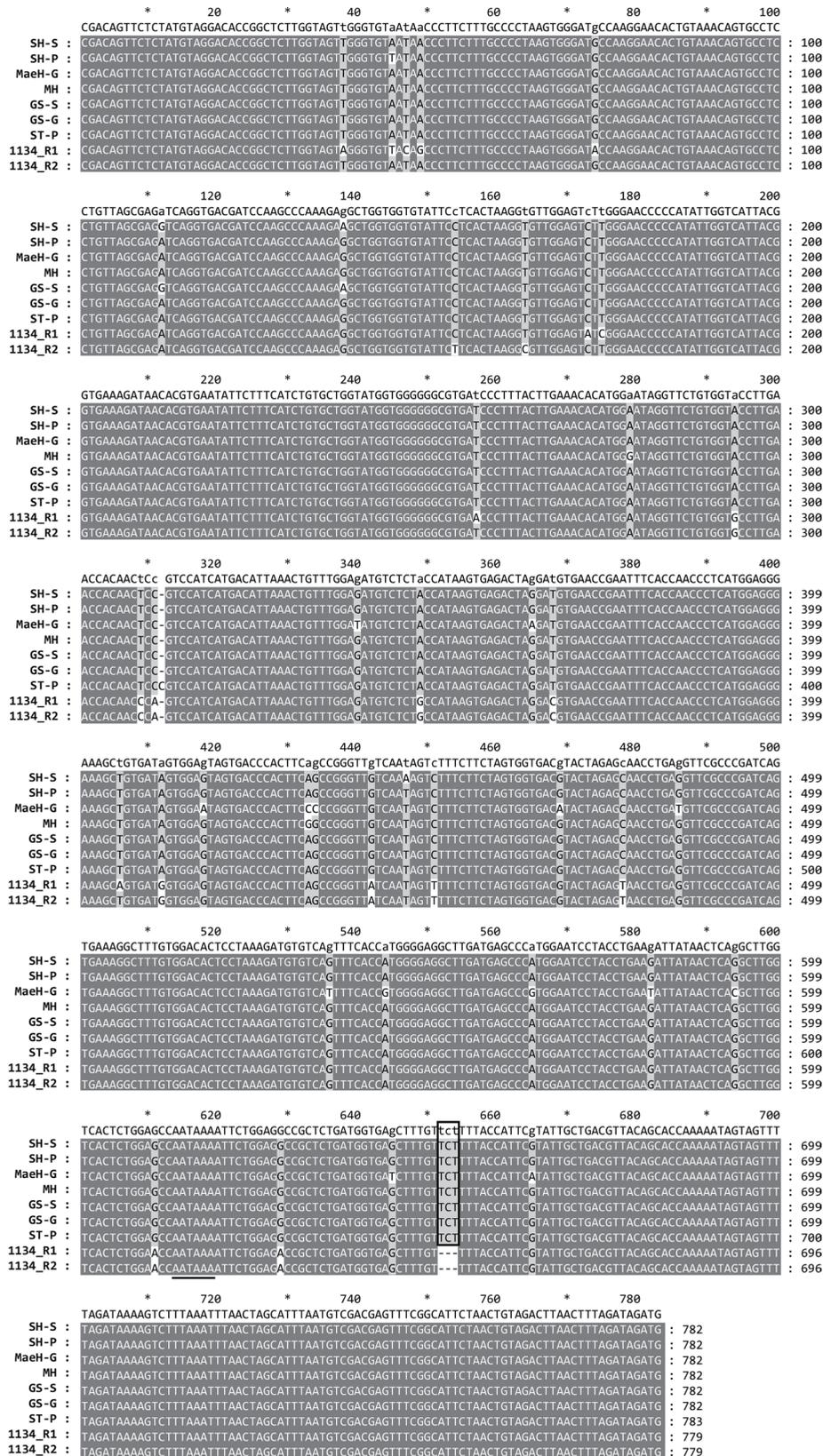
**Table 3.** Information of SMOV isolates analyzed in this study

Isolate	Host <sup>a</sup>	Year	Country	Accession No.	Reference
MH	<i>F. × ananassa</i> cv. Mihong	2017	Korea	MG418837	Present study
MaeH	<i>F. × ananassa</i> cv. Maehyang	2018	Korea	MN520311	Present study
SH-P	<i>F. × ananassa</i> cv. Seolhyang	2018	Korea	MN520312	Present study
ST	<i>F. × ananassa</i> cv. Santa	2018	Korea	MN520314	Present study
GS-G	<i>F. × ananassa</i> cv. Geumsil	2018	Korea	MN520309	Present study
GS-S	<i>F. × ananassa</i> cv. Geumsil	2019	Korea	MN520310	Present study
SH-S	<i>F. × ananassa</i> cv. Seolhyang	2019	Korea	MN520313	Present study
1134	<i>F. vesca</i>	1987	Netherland	AJ311876	Thompson et al. (2002)
197-3A	<i>F. × ananassa</i>	1989	Czech Republic	AJ496589	Thompson and Jelkmann (2003)
197-3B	<i>F. vesca</i> UC4	1989	Czech Republic	AJ496590	Thompson and Jelkmann (2003)
1141	<i>F. vesca</i> UC5	1987	Netherland	AJ496581	Thompson and Jelkmann (2003)
1166	<i>F. vesca</i> UC5	1987	Netherland	AJ496582	Thompson and Jelkmann (2003)
1265	<i>F. vesca</i> UC5	1987	Netherland	AJ496584	Thompson and Jelkmann (2003)
1266	<i>F. vesca</i> UC5	1987	Netherland	AJ496585	Thompson and Jelkmann (2003)
1278	<i>F. vesca</i> UC5	1987	Netherland	AJ496586	Thompson and Jelkmann (2003)
1280	<i>F. vesca</i> UC5	1987	Netherland	AJ496587	Thompson and Jelkmann (2003)
1509-4	<i>F. vesca</i> UC5	1999	Poland	AJ496588	Thompson and Jelkmann (2003)
1248	<i>F. virginiana</i>	1999	Poland	AJ496583	Thompson and Jelkmann (2003)
3CH	<i>F. chiloensis</i>	2001	Chile	AJ496591	Thompson and Jelkmann (2003)
CN1	<i>F. × ananassa</i> cv. Hokowase	2005	China	AY919307	Yang et al. (2007)
NSper3	<i>F. × ananassa</i>	2013	Canada	KU200457	Bhagwat et al. (2016)
NSper17	<i>F. × ananassa</i>	2013	Canada	KU200459	Bhagwat et al. (2016)
NSper51	<i>F. × ananassa</i>	2013	Canada	KU200461	Bhagwat et al. (2016)
NB926	<i>F. × ananassa</i>	2014	Canada	KU200454	Bhagwat et al. (2016)
Ontario	<i>F. × ananassa</i>	2014	Canada	KU177219	Bhagwat et al. (2016)
AG	<i>F. × ananassa</i>	2018	Iran	MK303324	Unpublished
K3	<i>F. × ananassa</i>	2018	Iran	MK303320	Unpublished
K9	<i>F. × ananassa</i>	2018	Iran	MK303322	Unpublished
SQA	<i>F. × ananassa</i>	2018	Iran	MK303323	Unpublished
SS2	<i>F. × ananassa</i>	2018	Iran	MK303321	Unpublished

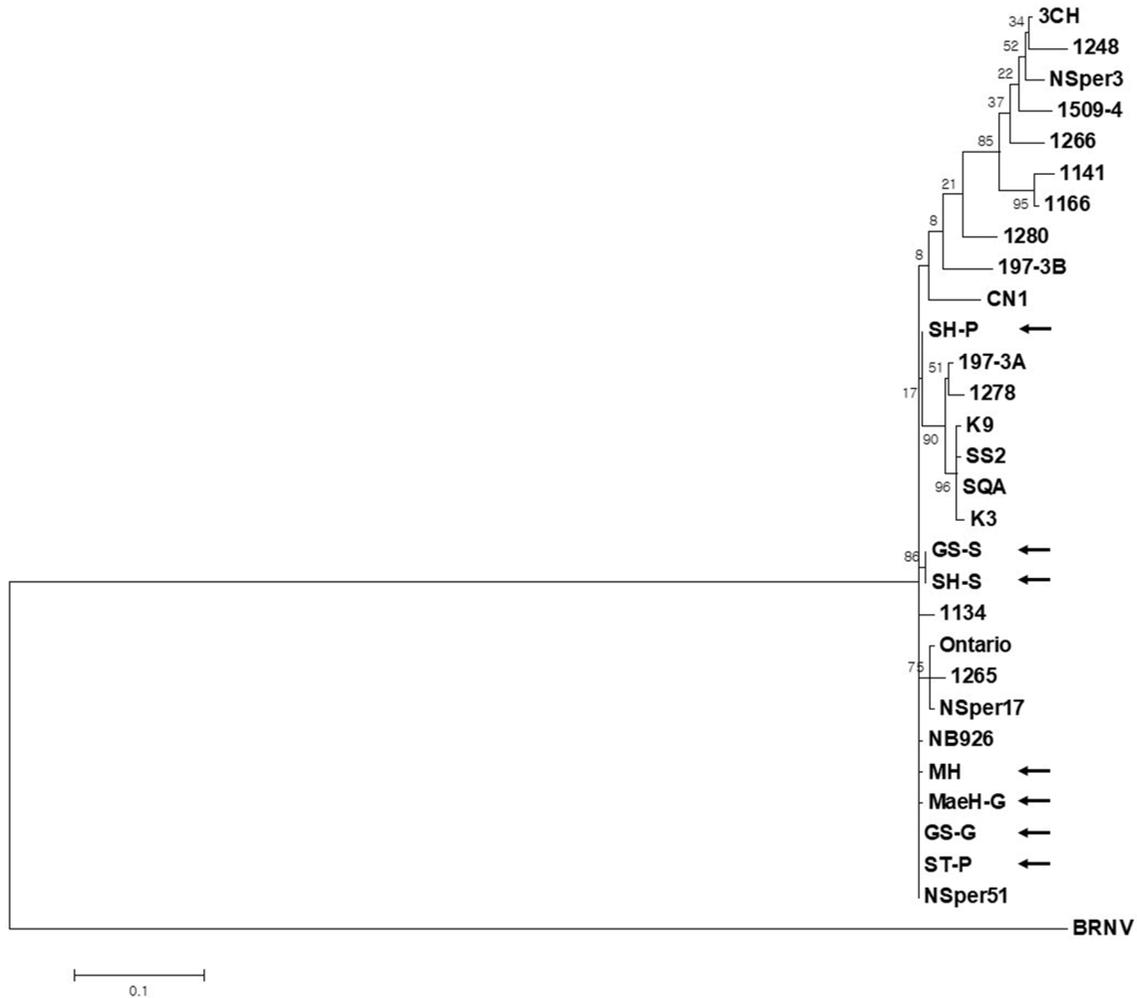
<sup>a</sup>Host description: species or indicator plant (UC4, *F. vesca* and *Fragaria virginiana* hybrid; UC5, *F. vesca*, *F. chiloensis*, and *F. virginiana* hybrid).

결과 주요 딸기 진딧물(*Chaetosiphon* spp.)의 발생도 없으므로 조사되어 진딧물 전반에 의한 감염보다는 영양번식에 의해 전반되어 발생되고 있을 확률이 높을 것으로 추측된다. 국내의 경우, 딸기 품종 육종에 있어서 바이러스 무병묘 생산 체계가 효율적으로 진행되고 있다고 여겨지며, 농가에 보급

후에도 재배관리가 잘 되고 있는 것으로 보여진다. 더 나아가 새로운 딸기 바이러스 및 매개충 종 유입에 대비하고 기존에 보고된 바이러스에 대해서는 딸기 품종별로 병원성 분석에 대한 연구가 더 진행되어야 할 것으로 생각된다.



**Fig. 1.** An alignment of nucleotide sequences of the 3' untranslated region of 7 Korean isolates of *Strawberry mottle virus* and RNA1 and RNA2 of the isolate 1134. Sequences were aligned by ClustalX2. The consensus sequences are shown at the top. For each position, bases in a majority and bases in a minority are shown in the light gray background and white background, respectively. Extra bases only found in the Korean isolates are boxed. Polyadenylation signal (AATAAA motif at position 164–169), is underlined. Accession numbers of the isolates in Table 3.



**Fig. 2.** Phylogenetic analysis of the 3' untranslated region sequences of *Strawberry mottle virus* isolates. The tree was constructed by the maximum likelihood method using MEGA 7 program. Seven Korean isolates are marked with arrows. The numbers on the branches indicate bootstrap percentages based on 1,000 replications (only values >60% are shown). Description and accession numbers of the isolates are shown in Table 3. The *Black raspberry necrosis virus* (BRNV, GenBank accession No. NC008183) was included as an outgroup control.

## 요 약

딸기를 감염하는 30여 종의 바이러스 중 전 세계적으로 가장 많이 발생하는 4종의 바이러스는 *Strawberry mild yellow edge virus* (SMYEV), *Strawberry mottle virus* (SMoV), *Strawberry crinkle virus* (SCV), *Strawberry vein banding virus* (SVBV)로 이들은 모두 진딧물이 전반되며 경제적으로 가장 중요한 바이러스들이다. 2018-2019년까지 국내 주요 딸기 생산지에서 국내 딸기 품종을 대상으로 이들 4종 진딧물 전반 바이러스의 발생조사 실시하였다. 그 결과, 일부 국내 딸기 품종에서 SMYEV와 SMoV가 각각 0.7%와 1.3%의 낮은 감염률로 검출되었으며 SCV와 SVBV는 전혀 검출되지 않았다. 한편, 바이러스 감염 식물에

서 병징은 관찰되지 않았다. 국내에서 SMoV에 대한 염기서열은 보고된 바 없어 SMoV 국내분리주에 대한 3' untranslated region의 염기서열을 결정하고 분석하였다. 기존에 보고된 SMoV 분리주들과의 분자계통학적 유연관계 분석 결과, 대부분의 국내 분리주는 캐나다 분리주와 근연관계가 높은 것으로 나타났다으며 염기서열의 진화적 측면에서 분화가 거의 일어나지 않은 분리주임을 확인하였다.

## Conflicts of Interest

No potential conflict of interest relevant to this article was reported.

## Acknowledgments

This research was supported by a grant from the Agenda Program (PJ01186302) funded by Rural Development Administration of Korea.

## References

- Bhagwat, B., Dickison, V., Su, L., Bernardy, M., Wiersma, P. A., Nie, X. et al. 2016. Molecular characterization of divergent strawberry mild yellow edge virus isolates from Eastern Canada. *J. Phytopathol.* 164: 691-696.
- Cho, J.-D., Choi, G.-S., Chung, B.-N., Kim, J.-S. and Choi, H.-S. 2011. Strawberry mild yellow edge potexvirus from strawberry in Korea. *Plant Pathol. J.* 27: 187-190.
- Choi, G.-S., Lee, J.-A., Cho, J.-D., Chung, B.-N., Cho, I.-S. and Kim, J.-S. 2009. Strawberry virus diseases occurring in Korea, 2007-2008. *Res. Plant Dis.* 15: 8-12. (In Korean)
- Fránová, J. 2001. Occurrence of graft-transmissible virus diseases of the strawberry in the Czech Republic. *Acta Virol.* 45: 151-157.
- Frazier, N. W. 1974. Six new strawberry indicator clones evaluated for the detection and diagnosis of twelve graft-transmissible diseases. *Plant Dis. Rep.* 58: 28-31.
- Freeman, J. A. and Mellor, F. C. 1962. Influence of latent viruses on vigor, yield and quality of British Sovereign strawberries. *Can. J. Plant Sci.* 42: 602-610.
- Horn, N. L. and Carver, R. G. 1962. Effect of three viruses on plant production and yields of strawberries. *Plant Dis. Rep.* 46: 762-765.
- Krczal, H. 1982. Investigation on the biology of the strawberry aphid (*Chaetosiphon fragaefolii*), the most important vector of strawberry viruses in West Germany. *Acta Hortic.* 129: 63-68.
- Kwon, S.-J., Cho, I.-S., Yoon, J.-Y. and Choi, G.-S. 2018. Genetic diversity of two isolates in strawberry mild yellow edge virus from Korea. *Res. Plant Dis.* 24: 285-291. (In Korean)
- Lee, W., Kim, H., Lim, J., Choi, H.-R., Kim, Y., Kim, Y.-S. et al. 2011. Barcoding aphids (Hemiptera: Aphididae) of the Korean Peninsula: updating the global data set. *Mol. Ecol. Resour.* 11: 32-37.
- Martin, R. R. and Tzanetakis, I. E. 2006. Characterization and recent advances in detection of strawberry viruses. *Plant Dis.* 90: 384-396.
- Mellor, F. C. and Krczal, H. 1987. Strawberry mottle. In: Virus Disease of Small Fruits, Agricultural Handbook, No. 631, ed. by R. H. Converse, pp. 10-16. United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service, Washington, DC, USA.
- Spiegel, S. and Martin, R. R. 1998. Virus and viruslike diseases. In: Compendium of Strawberry Disease, ed. by J. L. Maas, pp. 62-72. 2nd ed. American Phytopathological Society, St. Paul, MN, USA.
- Staudt, G. 1962. Taxonomic studies in the genus *Fragaria*. Typification of *Fragaria* species known at the time of Linnaeus. *Can. J. Bot.* 40: 869-886.
- Thompson, J. R. and Jelkmann, W. 2003. The detection and variation of Strawberry mottle virus. *Plant Dis.* 87: 385-390.
- Thompson, J. R., Leone, G., Lindner, J. L., Jelkmann, W. and Schoen, C. D. 2002. Characterization and complete nucleotide sequence of Strawberry mottle virus: a tentative member of a new family of bipartite plant picorna-like viruses. *J. Gen. Virol.* 83: 229-239.
- Yang, H., Zhang, Z., Dai, H. and Li, H. 2007. Detection of strawberry mottle virus by RT-PCR. *Acta Hortic.* 764: 127-136.