# *Capsicum* 属植物に発生するトバモウイルスと品種の抵抗性

高知県農業振興部環境農業推進課　竹内繁治（たけうち しげはる）
高知県農業技術センター　澤田博正（さわだ ひろまさ）

## はじめに

中南米原産の *Capsicum* 属植物は，生食用および香辛料として世界各地で利用される重要な作物である。日本では，辛みのない中長形の緑色ピーマン，ベル型で赤や黄色等の色彩豊かな果色をもつカラーピーマン，そして小型円筒形のシシトウガラシ（シシトウ）などが生食用として栽培されている。2007年には国内の年間総生産量が149,600 tにのぼり，我々の食生活に欠くことのできない緑黄色野菜となっている。

*Capsicum* 属植物には様々な病害が発生するが，特にウイルスによる病害は防除が困難なことから，安定生産の阻害要因の一つとなっている。なかでも，トバモウイルス*による病害は，各地で広く発生し，その被害も甚大である。トバモウイルスの粒子は，他の植物ウイルスと比較して物理化学的に非常に安定している。そのため，ウイルス学や分子生物学の研究材料として利用され，この分野の進歩に貢献してきた。一方，農業場面では，整枝や収穫等の管理作業で容易に伝染するほか，種子伝染や土壌伝染によっても被害が拡大していくため，極めて防除が困難なウイルスとして恐れられている。

我が国では，トバモウイルスによる被害を回避するため，これまでに種子消毒や土壌消毒の実施，抗ウイルス剤や弱毒ウイルスの開発と利用，抵抗性品種の育成等に取り組んできた。なかでも抵抗性品種の利用は，生産者に特別な労力負担を強いることなく，確実な防除効果が期待できる防除の切り札と考えられ，精力的に品種育成が進められた結果，様々な品種が実用化されてきた。ところが，実際には新しい抵抗性品種が導入された数年後に，その品種を侵す新しいトバモウイルスが出現するという現象が繰り返されており，抵抗性品種だけに依存した防除体系の脆弱さが指摘されている。

本稿では，我が国の *Capsicum* 属植物に発生するトバモウイルスの種類と特徴，抵抗性品種とトバモウイルスとの関係，植物の抵抗性遺伝子の特徴等について，高知県での試験成績を中心に紹介したい。なお，本稿で紹介する研究成果の大部分は，高知大学農学部と高知県農業技術センターとの共同研究として，奥野哲郎博士（現在京都大学），曳地康史博士，木場章範博士，浜田博之博士（現在中央農業総合研究センター），松元克俊博士のご指導とご協力のもとに得られたものである。

## I　*Capsicum* 属植物に発生するトバモウイルス

### 1　日本の *Capsicum* 属植物に発生するトバモウイルスの種類

日本植物病理学会編集の日本植物病名目録によると，現在日本国内で *Capsicum* 属植物に自然感染することが確認されているトバモウイルスは，*Tobacco mosaic virus*（TMV），*Tomato mosaic virus*（ToMV），*Pepper mild mottle virus*（PMMoV），*Tobacco mild green mosaic virus*（TMGMV），*Paprika mild mottle virus*（PaMMV）の5種類である。このうち，TMV，ToMV，PMMoV，TMGMVは，かつてTMVの普通系統，トマト系統，トウガラシ系統およびU系統と呼ばれていたウイルスである。現在では，国際的な分類の見直しとウイルス名の統一作業の中で，同じウイルスの系統ではなく，それぞれ別種として取り扱うのが妥当とみなされ，上記の名称で呼ばれている。PaMMVはTMV pepper strain P11として知られていたウイルスである（Rast, 1982；Garcia-Luque et al., 1993）。日本での発生確認は2000年のことで，5種の中では最も新しく見つかった（Hamada et al., 2003）。

### 2　*Capsicum* 属植物のトバモウイルス抵抗性遺伝子とトバモウイルスの病原型

トバモウイルスを *Capsicum* 属植物の病原体として考える場合には，先に述べたウイルス学的分類よりも，宿主の抵抗性との相互関係に基づいた分類が便利である。*Capsicum* 属植物で見いだされているトバモウイルス抵抗性遺伝子は，*L* 遺伝子と *Hk* 遺伝子（Sawada et al.,

---

Characteristics of Tobamoviruses Infecting *Capsicum* Crops and Resistance of the Crops.　By Shigeharu Takeuchi and Hiromasa Sawada

（キーワード：トバモウイルス，ピーマン，トウガラシ，病原型，抵抗性）

* タバコモザイクウイルスをタイプとするウイルスの総称．ウイルス粒子は円筒形，棒状，1本鎖RNAよりなる．（新編 植物ウイルス学．養賢堂，都丸敬一，1988）

2005）であるが，これまで抵抗性品種の育成に利用されてきたのは主に *L* 遺伝子である。*L* 遺伝子は同一遺伝子座に座上する 5 種類の対立遺伝子からなっており，それぞれ $L^1$，$L^{1a}$，$L^2$，$L^3$ および $L^4$ と名づけられている（Boukema, 1980 ; 1984 ; Sawada et al., 2004）。一方，トバモウイルスは各 *L* 遺伝子を保有する植物に全身感染するか局部感染するかによって $P_0$ 型，$P_1$ 型，$P_{1,2}$ 型，$P_{1,2,3}$ 型および $P_{1,2,3,4}$ 型の五つの病原型に分類される（Rast, 1988 ; Genda et al., 2007）。*L* 遺伝子による抵抗性は階層的になっており，$L^1$ 遺伝子は $P_0$ 型に対してのみ抵抗性を示す。$L^{1a}$ 遺伝子は $P_0$ 型に加え，条件付きで $P_1$ 型にも抵抗性を示す。同様に，$L^2$ 遺伝子は $P_0$ 型と $P_1$ 型に対して，$L^3$ 遺伝子は $P_0$ 型，$P_1$ 型および $P_{1,2}$ 型に対して，$L^4$ 遺伝子は $P_0$ 型，$P_1$ 型，$P_{1,2}$ 型および $P_{1,2,3}$ 型に対して抵抗性を示す（表−1）。日本国内に発生するトバモウイルスの病原型は表−2 のとおりで，TMV，ToMV および TMGMV はいずれも $P_0$ 型に，PaMMV は $P_1$ 型に分類される。また，PMMoV は同じ種の中に $P_{1,2}$ 型，$P_{1,2,3}$ 型および $P_{1,2,3,4}$ 型の 3 種類の病原型が存在することが知られている。

*L* 遺伝子による抵抗性を誘導するウイルス側の因子は外被タンパク質であり，$L^3$ 遺伝子または $L^4$ 遺伝子による抵抗性は，PMMoV の外被タンパク質遺伝子の 1 塩基置換に基づく 1 または 2 アミノ酸置換によって打破されることが明らかにされている（Berzal−Herranz et al., 1995 ; de la Cruz et al., 1997 ; Tsuda et al., 1998 ; Genda et al., 2007）。

**表−1**　*Capsicum* 属植物の抵抗性遺伝子とトバモウイルスの病原型

| 抵抗性遺伝子 | 病原型 | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | $P_0$ | $P_1$ | $P_{1,2}$ | $P_{1,2,3}$ | $P_{1,2,3,4}$ |
| $L^+$ | S | S | S | S | S |
| $L^1$ | L | S | S | S | S |
| $L^{1a}$ | L | S（L） | S | S | S |
| $L^2$ | L | L | S | S | S |
| $L^3$ | L | L | L | S | S |
| $L^4$ | L | L | L | L | S |

S：全身感染，L：局部感染．（　）はホモの植物が 24℃以下の温度条件に保たれた場合の反応．

**表−2**　病原型に基づいたトバモウイルスの分類

| 病原型 | トバモウイルス |
|---|---|
| $P_0$ | *Tobacco mosaic virus*（TMV）<br>*Tomato mosaic virus*（ToMV）<br>*Tobacco mild green mosaic virus*（TMGMV） |
| $P_1$ | *Paprika mild mottle virus*（PaMMV） |
| $P_{1,2}$<br>$P_{1,2,3}$<br>$P_{1,2,3,4}$ | *Pepper mild mottle virus*（PMMoV） |

### 3　*Capsicum* 属植物の品種変遷とトバモウイルスの病原型変遷

日本で *Capsicum* 属植物の抵抗性品種が栽培され始めたのは，1960 年代のことである（会見，1975）。当時の抵抗性品種が保有していた抵抗性遺伝子は，長い間 $L^1$ とも $L^2$ とも言われていたが，正確にはわかっていなかった。実はこれらの品種の大部分がもつ遺伝子は，そのいずれでもなく，後に $L^{1a}$ と名付けられた遺伝子であることが，筆者らの実験によって明らかになったが，その経緯については後述する。

これらの品種は圃場で高い抵抗性を示し，後に PMMoV が発生するまで抵抗性が打破されたという記録が見当たらないことや，この当時ピーマンに発生するトバモウイルスとして，TMV の普通系統またはトマト系統の報告があることなどから（藤枝ら，1970；坂本ら，1971；田中・原，1972），この時点で国内の *Capsicum* 属植物に広く発生していたトバモウイルスは，$P_0$ 型であったと推察される。ところで，後述するように，筆者らの調査で高知県の *Capsicum* 属植物から検出された $P_0$ 型トバモウイルスは，TMV または TMGMV のいずれかに限られ，これまでのところ ToMV は見つかっていない。これら 3 種の $P_0$ 型ウイルスは，*Nicotiana sylvestris* などの $N'$ 遺伝子をもつ植物とトマトに対する寄生性の違いによって識別される（表−3）。$P_0$ 型トバモウイルスが主体であったこの当時，国内に TMGMV が存在したかどうかは大変興味深いが，残念なことに検出されたウイルスのトマトに対する寄生性は調べられていないため，この点は不明である。

これらの抵抗性品種を侵す $P_{1,2}$ 型 PMMoV が国内にまん延し始めたのは，1978 年以降のことである（長井

**表−3**　$P_0$ 型トバモウイルスの *Nicotiana sylvestris* およびトマトに対する寄生性

| ウイルス | *N. sylvestris* | トマト |
|---|---|---|
| TMV | S | S |
| ToMV | L | S |
| TMGMV | L | N |

S：全身感染，L：局部感染，N：非感染．

ら，1981）。これに対して，*C. chinense* に由来する $L^3$ 遺伝子を導入した品種育成が進められ，1990年代になって徐々に栽培が広がった（矢ノ口ら，1993；松本ら，1999）。この当時，既に $L^3$ 遺伝子の抵抗性を打破する $P_{1,2,3}$ 型PMMoVがヨーロッパに存在することが知られていたが（Wetter, 1983），国内でも1995年に茨城県で（津田ら，1996），また96年には高知県で（竹内，2000），相次いで $L^3$ 型品種を侵す $P_{1,2,3}$ 型PMMoVの発生が確認された。そこで今度は，*C. chacoence* に由来する $L^4$ 遺伝子を導入した品種が育成され，$P_{1,2,3}$ 型の防除に苦慮する地域で栽培されるようになった。この時点で，$L^4$ 遺伝子抵抗性を打破するトバモウイルスは，国内はもちろんのこと，国外でも見つかっていなかった。しかし，$L^4$ 遺伝子抵抗性品種の導入とともに，いつかは打破ウイルス株が発生するのではないかということが懸念されていた。そして，とうとう世界初の $L^4$ 遺伝子抵抗性打破ウイルス株，すなわち $P_{1,2,3,4}$ 型PMMoVが，2004年に日本国内で発見された（Genda et al., 2007）。

一方，2000年にはそれまで国内で見つかっていなかった $P_1$ 型のPaMMVが，高知県内で栽培されていたトバモウイルス感受性のカラーピーマンで発見された（Hamada et al., 2003）。

このように，抵抗性品種の導入はそれを侵す新しい病原型のトバモウイルスの出現を招くという現象を繰り返しながら，現在日本国内には *L* 遺伝子との対応で分類されたすべての病原型のトバモウイルスが分布している。

## Ⅱ　高知県におけるトバモウイルスの発生実態と抵抗性遺伝子 $L^{1a}$

### 1　高知県におけるトバモウイルスの発生実態

筆者らは1991年以降，高知県内で栽培中の *Capsicum* 属植物からトバモウイルスを検出し，その種類と病原型を調べた。その結果，感受性品種からは $P_0$ 型のTMVまたはTMGMVと $P_{1,2}$ 型のPMMoVが，$L^{1a}$ 遺伝子をもつ品種からは $P_{1,2}$ 型と $P_{1,2,3}$ 型のPMMoVが，$L^3$ 遺伝子をもつ品種からは $P_{1,2,3}$ 型のPMMoVが検出され，この時点では $P_1$ 型と $P_{1,2,3,4}$ 型は検出されなかった（表−4，5）。$P_{1,2,3}$ 型に分類したウイルス株の中には，$L^3$ 抵抗性品種に全身的なモザイクを引き起こす株のほか，全身的なえそを生じる株が存在した。なお，$P_{1,2,3}$ 型は1996年の調査で初めて $L^3$ 抵抗性品種と $L^{1a}$ 抵抗性品種および遺伝子型不明の品種から検出されたが，このうち $L^3$ 抵抗性以外の品種は，$P_{1,2,3}$ 型が発生した $L^3$ 抵抗性品種と同じビニルハウス内か，同じ生産者が管理する隣接ハウス内で同時期に栽培されていたものに限定されていた。

**表−4**　高知県の *Capsicum* 属植物から分離されたトバモウイルスの病原型

| 遺伝子型 | 品種 | 病原型 | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | $P_0$ | $P_1$ | $P_{1,2}$ | $P_{1,2,3}$ | $P_{1,2,3,4}$ |
| $L^+/L^+$ | 在来 | 12 | 0 | 2 | 0 | 0 |
| | 土佐じし | 7 | 0 | 5 | 0 | 0 |
| $L^+/L^{1a}$ | トサヒメ | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 |
| | 土佐ひかりD | 0 | 0 | 5 | 3 | 0 |
| $L^{1a}/L^+$ | ししほまれ | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 |
| $L^+/L^3$ | みはた1号 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 |
| | みはた2号 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 |
| $L^3/L^{1a}$ | トサヒメR | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 不明 | 11品種 | 1 | 0 | 13 | 2 | 0 |

**表−5**　高知県の *Capsicum* 属植物から分離された $P_0$ 型ウイルス

| TMV | TMGMV |
|---|---|
| 7/20 | 13/20 |

したがって，$L^3$ 抵抗性品種以外から検出された $P_{1,2,3}$ 型PMMoVは，栽培管理作業によって $L^3$ 抵抗性品種から二次的に伝染した可能性が極めて高く，$L^3$ 遺伝子抵抗性品種の導入以前から潜在的に発生していたわけではないと考えている。同様に，感受性品種で見いだされた $P_{1,2}$ 型についても，抵抗性品種が導入される以前から潜在的に発生していたわけではなく，$L^{1a}$ 品種に発生したウイルスが，その後品種の混植などを経て徐々に感受性品種にまん延していったのではないかと考えている。

### 2　高知県に発生する $P_{1,2,3}$ 型トバモウイルスの特徴

第Ⅰ章で述べたように，$P_{1,2,3}$ 型PMMoVの外被タンパク質には，$P_{1,2}$ 型と比較して数箇所のアミノ酸置換が認められ，このうちの1～2箇所の置換によって抵抗性打破という現象が生じる。そこで，高知県で見いだされた $P_{1,2,3}$ 型PMMoVについても，外被タンパク質遺伝子を解析し，既報の $P_{1,2,3}$ 型PMMoVと比較した。その結果，$L^3$ 抵抗性品種にモザイクを引き起こすウイルス株の中には，病徴では全く区別がつかないが，アミノ酸置換の部位が異なる二つのタイプが存在し，一つはイタリアで発見されたウイルス株（PMMoV−I）と，もう一つは茨城県で見いだされたウイルス株（PMMoV−Ij）と全く同じアミノ酸置換をもつことがわかった。また，全

**表-6**　高知県で分離された $P_{1,2,3}$ 型 PMMoV の外被タンパク質のアミノ酸

| ウイルス株 | $L^3$ 植物の病徴 [a] | アミノ酸の位置 [b] | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 5 | 43 | 50 | 64 | 81 | 138 | 147 |
| 高知　G | M | S | *K* | *G* | A | S | M | A |
| 高知　T | M | *T* | T | D | A | S | *N* | *V* |
| 高知　Oh | SN | S | T | D | *T* | *A* | M | A |
| PMMoV-Ij | M | S | *K* | *G* | A | S | M | A |
| PMMoV-I | M | *T* | T | D | A | S | *N* | *V* |
| PMMoV-J | LL | S | T | D | A | S | M | A |

[a] M：全身モザイク，SN：全身えそ，LL：局部えそ斑点．
[b] 外被タンパク質の N 末端からの位置．イタリックは PMMoV-J 株と異なるアミノ酸，アンダーラインは抵抗性打破に関与する変異．

身的なえそを生じるウイルス株の外被タンパク質には，モザイクを生じるウイルス株とは異なる部位にアミノ酸置換が認められ，この変異によって $L^3$ 遺伝子抵抗性品種に全身的なえそを誘導することが確かめられた（Hamada et al., 2002，表-6）。なお，これとは別の部位に 2 アミノ酸置換を生じた全身えそ誘導株も後に国内で発見されている（Hamada et al., 2007）。

### 3　トバモウイルスの病原型迅速識別法

地域に発生するトバモウイルスの病原型を知ることは，抵抗性品種を利用した防除を実施するうえで最も重要である。トバモウイルスの病原型を識別するためには，抵抗性遺伝子型の異なる一群の判別宿主に接種し，その反応を調べる必要がある。しかし，この方法では植物の準備から結果の判定までに数か月を要し，一度に大量の試料を検定することは困難であるため，簡易な病原型識別技術の開発が望まれていた。そこで，筆者らは PMMoV の外被タンパク質遺伝子内の病原型を決定する 1 塩基置換を RT-PCR によって検出する技術を開発した（Takeuchi et al., 2005）。この方法では，はじめに TMV，ToMV，PMMoV，TMGMV（後には PaMMV も含む）それぞれの外被タンパク質遺伝子領域に特異的なプライマーを用い，RT-PCR を実施する。PMMoV 特異的プライマーによって DNA 断片が増幅された場合には，さらにその病原型を識別するため，増幅断片を希釈して鋳型とし，病原型特異的プライマーを用いた 2 回目の PCR を行う。本法では，病葉だけでなく種子や土壌からもトバモウイルスを検出し，その病原型を識別することが可能である（図-1）。

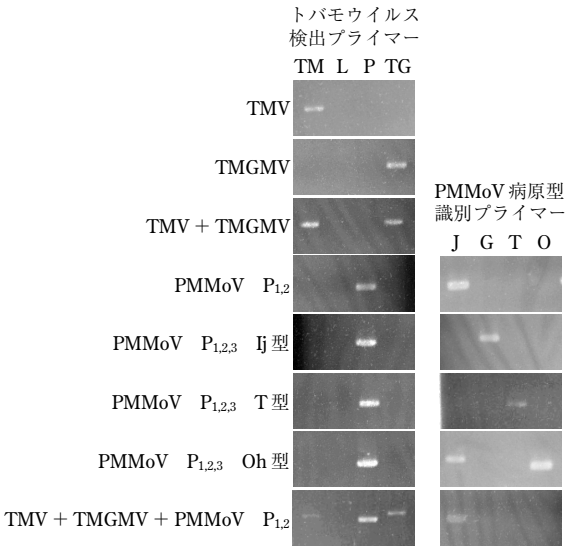


**図-1**　RT-PCR によるトバモウイルスの検出と病原型識別

### 4　*Paprika mild mottle virus* の発生と $L^{1a}$ 遺伝子の発見

上記のウイルス検出・識別技術を用いて，県内に分布するトバモウイルスの病原型を調査する中で，電子顕微鏡観察では大量のトバモウイルス粒子が認められるにもかかわらず，RT-PCR ではいずれのプライマーを用いても全く DNA 断片が増幅されない試料に遭遇した。そこで，病株からウイルスを分離し，判別宿主への接種によって病原型を調べたところ，それまで日本では見つかっていなかった $P_1$ 型であることが明らかになった。そして，外被タンパク質遺伝子の解析結果から，PaMMV であることが確認された（Hamada et al., 2003）。第 I 章で述べたように，1960 年代に日本で栽培され始めたトバモウイルス抵抗性品種の遺伝子が，$L^1$ と $L^2$ のどちらかであるかは全くわかっていなかった。それは，国内に $P_1$ 型のトバモウイルスが存在しなかったため，実験によって確認することが難しかったからである。筆者らは偶然にも $P_1$ 型の PaMMV を手に入れることができたため，早速これら抵抗性品種が保有する遺伝子を明らかにする実験に取りかかった。もし，$L^1$ 遺伝子であれば $P_1$ 型は全身感染してモザイクとなり，$L^2$ 遺伝子であれば，接種葉に局部感染してえそ斑点を生じ，後に落葉するはずである。ところが，驚いたことに実験に用いた品種の大部分は，そのどちらの反応も示さず，接種葉には葉脈えそを生じた後，上位葉に移行して全身的なえそを生じた。すなわち，$L^3$ 遺伝子抵抗性品種が導入される以前に日本で栽培されていたトバモウイルス抵抗性品種の多

くがもつ遺伝子は，$L^1$ でも $L^2$ でもない，それまで全く知られていなかった遺伝子である可能性が示された。

この遺伝子の性質を明らかにするため，本遺伝子をホモにもつ固定系統 MK18－3－1 と $L^1$ ホモの品種 'Verbeterde Glas' の交雑後代を作出し，26℃の条件で PaMMV を接種した際の反応を指標に，遺伝解析を行った。その結果，$F_1$ はすべて全身えそであった。$F_2$ 世代では，全身えそとモザイクが観察され，その比率は3：1であった。$F_1$ と MK18－3－1 の戻し交配第1代（$BC_1$）は，すべて全身えそであった。$F_1$ と 'Verbeterde Glas' の $BC_1$ は，全身えそとモザイクが観察され，その比率は，1：1であった。以上の結果から，MK18－3－1 は $L^1$ 遺伝子をもつ 'Verbeterde Glas' と同様に $P_0$ 型トバモウイルスに対する単一の抵抗性遺伝子をもち，その遺伝子は，$L$ 遺伝子座に存在するか極めて近傍に位置し，かつ $L^1$ 遺伝子に対し優性と考えられた。筆者らは，この遺伝子を $L^{1a}$ と命名した（Sawada et al., 2004）。

### 5　$L^{1a}$ 遺伝子の特徴

$L^{1a}$ 遺伝子の由来は1957年に日本園芸生産研究所が中国から導入した1系統「大棘椒」（おおなつめ）にさかのぼる。この導入種から育成された $F_1$ 品種 'にしき' が1966年に発表され，それ以降に全国で育成されたピーマン品種の多くが $L^{1a}$ 遺伝子を利用している。多くの栽培品種のように $L^{1a}$ 遺伝子をヘテロにもつ植物は，$P_0$ 型のトバモウイルスに対して完全な抵抗性を示すが，$P_1$ 型である PaMMV の感染に対しては不完全な抵抗性を示し，最終的に全身的なえそを生じる。ところが，この遺伝子をホモにもつ植物は，24℃以下の温度条件では PaMMV の感染に対して完全な抵抗性を示すことがわかっている。また，$L$ 遺伝子は一般に28℃以上の温度帯では機能せず，抵抗性が打破される。ところが，$L^{1a}$ 遺伝子をもつ植物は，32℃の高温条件下でも $P_0$ 型に対する抵抗性を発揮でき，温度依存性がないという特性をもつ。$L^3$ あるいは $L^4$ 遺伝子の抵抗性が，これらの遺伝子をもつ品種の導入から短期間のうちに打破されたのに対して，$L^{1a}$ 遺伝子は $P_{1,2}$ 型トバモウイルスが登場するまで比較的長期にわたって安定的に機能してきた事実は，$L^{1a}$ 遺伝子が温度に関係なく安定して機能したことと無縁ではないかもしれない。

## お　わ　り　に

日本では，トバモウイルスの土壌伝染防除のために，臭化メチルによる土壌くん蒸を長年続けてきた。2005年の農業用臭化メチル全廃以降も，有効な代替技術が未開発であったために，不可欠用途としての使用が認められていた。しかし，その不可欠用途についても，2012年使用分を最後に使用申請しないことを決めている。臭化メチルの代替技術として，蒸気土壌消毒の利用（竹内・川田，2007）のほか，弱毒ウイルスや罹病残さの腐熟促進，生分解性ポットの活用などを組み合わせた脱臭化メチル栽培マニュアルの確立に関する研究が精力的に進められている（西・小川，2008）。一方，抵抗性打破ウイルスが発生したとはいえ，その発生地域はまだ限定されており，抵抗性品種を活用できる場面は残されている。$L^4$ 遺伝子抵抗性を打破する $P_{1,2,3,4}$ 型ウイルスが発生し，その抵抗性植物がいまだ発見されていない現状において，新たな抵抗性品種の育成は困難な状況にあることを考えると，現存する抵抗性品種をできるだけ大切に使い，少しでも長持ちさせる必要がある。そのために，発生が予想されるトバモウイルスの病原型を正確に把握し，それに応じた抵抗性品種を適切に選択することが何より大切であろう。

## 引　用　文　献


1）会見照美（1975）：高知県農林業研究ニュース **23**：2.
2）Berzal－Herranz, A. et al.（1995）：Virology **209**：498 ～ 505.
3）Boukema, I. W.（1980）：Euphytica **29**：433 ～ 439.
4）――――（1984）：Capsicum Newsl. **3**：47 ～ 48.
5）de la Cruz, A. et al.（1997）：MPMI **10**：107 ～ 113.
6）藤枝国光ら（1970）：農業および園芸 **45**：1851 ～ 1852.
7）Garcia－Luque, I. et al.（1993）：Arch. Virol. **131**：75 ～ 88.
8）Genda, Y. et al.（2007）：Virology **97**：787 ～ 793.
9）Hamada, H. et al.（2002）：J. Gen. Plant Pathol. **68**：155 ～ 162.
10）――――― et al.（2003）：ibid. **69**：199 ～ 204.
11）――――― et al.（2007）：Virus Genes **34**：205 ～ 214.
12）松本満夫ら（1999）：高知農技セ研報 **8**：47 ～ 52.
13）長井雄治ら（1981）：日植病報 **47**：541 ～ 546.
14）西　八束・小川孝之（2008）：植物防疫 **62**：533 ～ 536.
15）Rast, A. T. B.（1982）：Neth. J. Pl. Path. **88**：163 ～ 169.
16）――――（1988）：Capsicum Newsl. **7**：20 ～ 23.
17）Sawada, H. et al.（2004）：J. Japan. Soc. Hort. Sci. **73**：552 ～ 557.
18）――――― et al.（2005）：ibid. **74**：289 ～ 294.
19）坂本　庵ら（1971）：兵庫農試報 **9**：81 ～ 84.
20）田中　寛・原　忠彦（1972）：関西病害虫研報 **14**：89 ～ 90.
21）竹内繁治（2000）：高知農技セ特報 **3**：1 ～ 53.
22）Takeuchi, S. et al.（2005）：J. Gen. Plant Pathol. **71**：60 ～ 67.
23）竹内繁治・川田洋一（2007）：四国植防 **42**：13 ～ 20.
24）津田新哉ら（1996）：日植病報 **62**：327 ～ 328.
25）Tsuda, S. et al.（1998）：MPMI **11**：327 ～ 331.
26）Wetter, C. et al.（1983）：Phytopathology **74**：405 ～ 410.
27）矢ノ口幸雄ら（1993）：長野中信農試報 **11**：21 ～ 35.