ピーマン青枯病抵抗性育種における抵抗性評価と台木用品種の育成

世見由香里^{1a}・杉田 亘¹・藺牟田真作¹・黒木利美¹・木下哲次^{2b}・長田龍太郎^{1*}¹ 宮崎県総合農業試験場 880-0212 宮崎市佐土原町下那珂² 宮崎県東臼杵農林振興局 883-0106 日向市東郷町山陰辛Evaluation of Resistance to Bacterial Wilt and Breeding of a New Resistant Rootstock Cultivar in *Capsicum annuum* L.Yukari Semi^{1a}, Toru Sugita¹, Shinsaku Imuta¹, Toshimi Kurogi¹, Tetsuji Kinoshita^{2b} and Ryutaro Nagata^{1*}¹Miyazaki Agricultural Research Institute, Sadowara, Miyazaki 880-0212²Miyazaki Higashiusuki Agricultural Community Development Bureau, Hyuuga, Miyazaki 883-0106

Abstract

Bacterial wilt, which is a serious problem for Solanaceae crops, is caused by *Ralstonia solanacearum* (Smith, 1896) Yabuuchi et al. 1995. To protect against this disease, planting a resistant cultivar and using biological pest control have been considered effective. However, because the trait of resistance to bacterial wilt is assumed to be influenced by multiple genes, selective breeding of the resistant cultivar is very difficult. Therefore, we attempted to breed a new rootstock cultivar with resistance to pepper bacterial wilt disease. First we carried out inoculating test to the resistant line (MZC-180) and six newly inbred potential lines (Shikou Nos. 1–6). Inoculation test with *R. solanacearum* race 2-d showed MZC-180 and its six breeding lines possessed obviously higher resistance to the disease than the sweet pepper cultivar used for comparison. Furthermore, MZC-180 and Shikou Nos. 3, 4, 5 and 6 showed higher resistance than the resistant rootstock cultivar of sweet pepper ‘Daisuke’. On inoculation tests with five strains of the disease, MZC-180 and Shikou Nos. 3, 4, 5 and 6 also showed higher resistance than ‘Daisuke’ to all strains. In comparison with several Solanaceous plants, MZC-180 and Shikou No. 3 showed higher resistance than all the other tested plants.

Key Words : anther culture, doubled haploid, *Ralstonia solanacearum***キーワード** : 青枯病菌, 倍加半数体, 葯培養

緒 言

青枯病はナス科植物にとって深刻な土壌病害であり、200 種以上の植物に感染することが知られている。本病原菌は土壌深層部にまで分布し、一度汚染された土壌から病原菌を完全に除去することは極めて困難であるとされる(岡部, 1969)。これまで青枯病の防除には、土壌消毒剤として臭化メチルが用いられてきた。しかし、2005 年以降には臭化メチルが原則として全廃となり、青枯病菌に対する効果の高い防除方法は確立されていない。現在はピーマンのモザイクウイルス病への施用が認められている臭化メチ

ルについても、2013 年には全廃となる。このため、生物学的防除、化学的防除および物理的防除といった総合防除を取り入れた対策が緊急の課題となっている。本病に対する防除法では、生物学的防除の一つである抵抗性品種の導入が、ナス科作物においては有効な方法であると考えられている(Monma ら, 1997)。しかし、トウガラシ属植物における青枯病抵抗性は、複数の量的形質遺伝子座(QTL)によって支配されると推定されている(Lafortune・Beramis, 2005; 世見ら, 2006; 杉田ら, 2008; 津呂ら, 2007)。一般的に、複数の遺伝子座が関与している形質を保有する品種の育成は困難であり、現在のところ青枯病抵抗性を有する有効な栽培用品種は育成されていない。青枯病に対する対策として抵抗性台木の導入が求められるが、抵抗性を有するピーマンの台木用品種は少なく、抵抗性の評価に関する知見は乏しい。そこで、本研究ではピーマンの台木用品種を育成する目的で、ジーンバンクより導入したLS2341(木下ら, 2004; Mimura ら, 2009)由来の青枯病抵抗性素材 MZC-180 およびMZC-180を用いた抵抗性系統の育成と抵抗性の評価を行った。

2009 年 2 月 6 日 受付. 2010 年 2 月 8 日 受理.

本報告の一部は、平成 20 年度第 71 回九州農業研究発表会において発表した。本研究は、「農林水産省新たな農林水産政策を推進する実用技術開発事業(業績番号: 18047)」の助成により行われた。

* Corresponding author. E-mail: nagata-ryutaroh@pref.miyazaki.lg.jp

^a現在: 宮崎県東臼杵農林振興局^b現在: 宮崎県児湯農林振興局

材料および方法

第1図および第1表に青枯病抵抗性素材育成の来歴と交配親系統における各種病害抵抗性を示した。青枯病抵抗性素材としては、強度抵抗性を有するLS2341の選抜自殖固定系統MZC-180を用いた。交配用育種素材としてはSugitaら(2004)が報告している倍加半数体系統DMDH144およびDMDH146ならびにK9-11(Sugitaら, 2004)を種子親とし、MZC-180とのF₁の薬培養による倍加半数体系統KLDH152およびKLDH71を用いた。試交1号および2号は、DMDH144およびDMDH146をそれぞれ種子親として用い、MZC-180を花粉親として育成した。試交3号および4号は、試交2号の薬培養による倍加半数体系統MZC-391を種子親として用い、MZC-180およびKLDH152を花粉親として育成した。試交5号および6号は、KLDH71を種子親として用い、MZC-180およびKLDH152を花粉親として育成した。

育苗には、縦33 cm、横44 cm、深さ8 cmの播種トレイを使用し、1トレイ当たり7品種・系統を各々12粒の条播きとした。培土は、市販培土(ポット床土2号、菱東肥料)を使用した。温室の夜間の最低温度は18°Cで、本葉が4～5枚展開する3～4週間を育苗期間とした。

接種方法は、断根かん注接種法の幼苗検定法(宇梶ら, 1975)を参考にした。方法は、育苗した植物体の地際部にある胚軸の両側から1 cmの地点の表土をカッターナイフで深く筋状に切り込みを入れ、断根を確認後、調整した菌液を切れ込みを入れた1列につき25 mLずつかん注した。青枯病菌の調整は以下のとおりである。方法は、菌株をTZC培地(堀田・土屋, 2002; Kelman, 1954)に置床し、30°Cで48時間培養した。出現した白色流動性の単コロニーを釣菌し、PS液体培地(堀田・土屋, 2002)にて120 rpm、30°Cで48時間往復振とう培養し、蒸留水で菌濃度を 2.0×10^8 cfu・

mL⁻¹に調製した。接種後は均一に灌水を行い、地温管理のため、農電園芸マット(0.9 m×1.8 m、筑波電気)に農電子サーモ(ND-710、筑波電気)を接続し、地温は常時30°Cを保持するように設定した。また、接種検定はガラス温室内でを行い、最低気温を30°Cに設定した。

発病調査については、接種14日後に植物体の病徴の観察を以下に行った。発病の程度を5段階に分類し、発病程度0: 外部病徴が認められない、発病程度1: 1葉が部分的に萎凋、発病程度2: 2～3葉が萎凋、発病程度3: 大部分が萎凋、発病程度4: 枯死として、Matsunaga・Monma(1999)およびMonmaら(1997)の方法に基づき発病指数および罹病率を以下の式により算出した。

$$\text{発病指数} = \frac{\sum (\text{発病程度} \times \text{各発病程度の植物体数})}{(\text{植物体総数})}$$

$$\text{罹病率}(\%) = \frac{(\text{罹病した植物体数})}{(\text{植物体総数})} \times 100$$

以下、発病指数をDI、罹病率をPD(%)と表す。

1. 供試した青枯病菌株の分類(実験1)

青枯病菌接種検定に用いた菌株として、宮崎県内で採取された2-d菌株、西諸県菌株、台助菌株、高知県農業技術センターより分譲を受けた高知菌株およびトマトより分離した宮崎菌株を用いた。これらの菌株のbiovarはHayward

第1表 試交1～6号の種子親および花粉親の病害抵抗性^a

系統名	交配組み合わせ	
	種子親	花粉親
試交1号	L ³ , 疫病抵抗性	青枯病抵抗性
試交2号	L ³ , 疫病抵抗性	青枯病抵抗性
試交3号	L ³ , 疫病抵抗性, 青枯病抵抗性	青枯病抵抗性
試交4号	L ³ , 疫病抵抗性, 青枯病抵抗性	青枯病抵抗性
試交5号	L ³ , 青枯病抵抗性	青枯病抵抗性
試交6号	L ³ , 青枯病抵抗性	青枯病抵抗性

^aL³はPepper mild mottle virusのP_{1,2}に対する抵抗性L³因子を表す

第1図 試交1～6号の育成系譜

MZC-180はLS2341由来選抜系統

灰色部分は在来固定系統間の交雑F₁個体を表す

実線は交配を表し、矢印は薬培養を表す

(1964) および堀田・土屋 (2002) の報告に基づき調査した。方法として, biovar 検定用基礎培地と糖アルコール (マンニトール, ソルビトールおよびダルシトール) ならびに二糖類 (ラクトース, マルトースおよびセロビオース) を各々混合し, 菌接種 28 日後に酸産生能の違いにより分類した。また, Phylotype については Villa ら (2005) の報告に基づき, 病原性関連遺伝子 (*hrpB*, *endoglucanase*) の塩基配列情報を比較することにより分類した。

2. 抵抗性素材間の抵抗性の差異 (実験 2)

青枯病菌 2-d 菌株を用い, 青枯病強度抵抗性を有する系統 LS2341 から選抜した自殖固定系統 MZC-180 と, 育成した青枯病抵抗性系統試交 1 ~ 6 号の 6 系統について抵抗性の評価を行った。なお, 対照品種・系統として, K9-11, F₁ (K9-11 × MZC-180) および青枯病抵抗性台木用品種 ‘台助’, ならびに栽培用品種 ‘ベルホマレ’, ‘京鈴’, ‘緑星’, ‘京ゆたか’ および ‘カリフォルニア・ワンダー’ を用いた。試験区は 4 反復とし, 接種は播種 27 日後に行い, 4 回の DI および PD (%) 値の平均で評価を行った。

3. 各青枯病菌株に対する抵抗性の差異 (実験 3)

2-d 菌株, 西諸県菌株, 台助菌株, 高知菌株および宮崎菌株を用いて, MZC-180 および試交 1 ~ 6 号の 6 系統について抵抗性評価を行った。対照品種・系統として実験 2 で示した品種・系統を用いた。試験区は 2 反復とし, 接種は播種 21 ~ 23 日後に行い, 2 回の DI 値の平均で評価を行った。

4. 他のナス属植物との抵抗性の比較 (実験 4)

育成した抵抗性素材と他のナス属植物との青枯病抵抗性の比較を行った。供試菌株は 2-d 菌株および宮崎菌株の 2

種類を用いた。供試材料は, トウガラシ属植物として MZC-180, 試交 3 号, ピーマン青枯病抵抗性台木用品種である ‘台助’ および罹病性系統 K9-11 を用いた。ナス属植物としては, ナスの青枯病抵抗性検定用基準系統である ‘トルバムビガー’, ツノナス, 赤なすおよび ‘千両二号’, 青枯病抵抗性の台木用品種である ‘台太郎’ を用いた。また, トマト青枯病抵抗性台木用品種 ‘LS89’, ‘ボランチ’ および罹病性栽培用品種 ‘大型福寿’ を用いた。播種 28 日後に直径 9 cm の育苗ポットに定植し, 播種 40 日後に接種した。発病調査は, 実験に用いた各品種系統の病徴が判別可能な接種 4 週間後に行った。

結 果

1. 供試した青枯病菌株の分類 (実験 1)

biovar については, 2-d 菌株, 台助菌株および宮崎菌株はすべての糖アルコールおよび二糖類で酸を産出したため biovar 3 に, 西諸県菌株および高知菌株はすべての糖アルコールで酸を産出し, 二糖類で酸を産出しなかったため biovar 4 に分類された (第 2, 3 表)。

また, Phylotype については, 全菌株とも Phylotype I のアジア系統であると推定された (第 3 表)。

2. 抵抗性素材間の抵抗性の差異 (実験 2)

供試した各品種・系統の DI 値において, MZC-180, F₁ および試交 1 ~ 6 号の 6 系統のいずれも栽培用品種である ‘ベルホマレ’, ‘京鈴’, ‘京ゆたか’ および ‘カリフォルニア・ワンダー’ よりも低い値を示し, 青枯病抵抗性であると推定された (第 2 図)。ピーマンの青枯病抵抗性台木用品

第 2 表 供試した青枯病菌 5 菌株の酸産出特性による biovar² の分類

添加糖の種類		2-d 菌株	西諸県菌株	台助菌株	高知菌株	宮崎菌株
糖アルコール	マンニトール	+	+	+	+	+
	ソルビトール	+	+	+	+	+
	ダルシトール	+	+	+	+	+
二糖類	ラクトース	+	–	+	–	+
	マルトース	+	–	+	–	+
	セロビオース	+	–	+	–	+
biovar		3	4	3	4	3

²+ は酸の産出有り, – は酸の産出無しを表す

糖アルコールの酸産出 –, 二糖類の酸産出 – は biovar 1 型

糖アルコールの酸産出 –, 二糖類の酸産出 + は biovar 2 型

糖アルコールの酸産出 +, 二糖類の酸産出 + は biovar 3 型

糖アルコールの酸産出 +, 二糖類の酸産出 – は biovar 4 型

糖アルコールでマンニトールのみ酸産出 +, 二糖類の酸産出 + は biovar 5 型を示す

第 3 表 供試した青枯病菌 5 菌株の来歴, biovar および Phylotype

菌株名	分離源	分離地域	biovar	Phylotype
2-d 菌株	<i>Capsicum annuum</i>	宮崎県 国富町	3	I
西諸県菌株	<i>Capsicum annuum</i>	宮崎県 えびの市	4	I
台助菌株	<i>Capsicum annuum</i>	宮崎県 国富町	3	I
高知菌株	<i>Capsicum annuum</i>	高知県 香美市	4	I
宮崎菌株	<i>Solanum lycopersicum</i>	宮崎県 宮崎市	3	I

種‘台助’と比較して、MZC-180 および試交3～6号の4系統は同等あるいは同等以上の低い数値を示し、強度の抵抗性系統であると推定された。さらに、PD(%)値からも同様の傾向が認められた。

3. 各青枯病菌株に対する抵抗性の差異(実験3)

発生場所の異なる青枯病菌株(第3表)を用いたDI値の調査では、供試した5菌株とも発病に強弱の差はみられ

第2図 トウガラシ属植物各品種・系統における青枯病発病指数および罹病率

DIは発病指数を表す DI: 0 = 無病徴～4 = 枯死, PD(%)は罹病率を表す

MZC-180は青枯病抵抗性系統, F₁はK9-11とMZC-180との雑種第1世代, K9-11は青枯病罹病性系統, ‘台助’は青枯病抵抗性台木用品種

‘ベルホマレ’, ‘緑星’, ‘京鈴’, ‘京ゆたか’および‘カリフォルニア・ワンダー’は青枯病罹病性品種を示す

第3図 トウガラシ属植物各品種・系統における複数の青枯病菌株に対する抵抗性

DIは発病指数を表す DI: 0 = 無病徴～4 = 枯死

MZC-180は青枯病抵抗性系統, F₁はK9-11とMZC-180との雑種第1世代, K9-11は青枯病罹病性系統, ‘台助’は青枯病抵抗性台木用品種

‘ベルホマレ’, ‘緑星’, ‘京鈴’, ‘京ゆたか’および‘カリフォルニア・ワンダー’は青枯病罹病性品種を示す

たが、すべての供試品種・系統において同様の発病の傾向を示した。供試品種・系統中、MZC-180 および試交3～6号の4系統は、すべての菌株に対して台木用品種である‘台助’よりも低い値を示し、強度の青枯病抵抗性であると推定された(第3図)。また、実験2と同様に、供試した‘ベルホマレ’, ‘緑星’, ‘京鈴’, ‘京ゆたか’および‘カリフォルニア・ワンダー’よりも顕著に強い抵抗性を有することも認められた。なお、試交1および2号の2系統は、‘台助’よりも高いDI値を示し、弱い青枯病抵抗性を有すると考えられた。

4. 他のナス属植物との抵抗性の比較(実験4)

2種類の供試菌株を用い、他のナス属植物との抵抗性の

第4図 トウガラシ属植物とナス属植物における青枯病抵抗性の比較

DIは発病指数を表す DI: 0 = 無病徴～4 = 枯死

K9-11はトウガラシ属の青枯病罹病性系統, MZC-180はトウガラシ属の青枯病抵抗性系統, ‘台助’はトウガラシ属の青枯病抵抗性台木用品種

‘トルバムビガー’, ツノナス, 赤なすおよび‘千両二号’はナスの青枯病抵抗性検定用基準系統

‘台太郎’はナスの青枯病抵抗性台木用品種

‘LS89’および‘ボランチ’はトマトの青枯病抵抗性台木用品種

‘大型福寿’はトマトの罹病性栽培用品種を示す

比較を行った結果、DI 値は MZC-180 および試交 3 号において、他のナス属植物よりも低い値を示し、強い青枯病抵抗性が認められた（第 4 図）。

考 察

青枯病菌は、ナス属植物において 5 つの菌群に類別され、菌群によっては感染する植物の種の違いが報告されている（尾崎・木村，1989，1992）。しかし、ピーマンでは青枯病の菌群によって感染する種が異なる報告はされていない。本研究で用いた青枯病菌 5 菌株は、biovar による分類では 2 タイプに分類され、Phylotype による分類では 1 タイプに分類された。5 菌株を用いた接種においても品種・系統ごとに発病に強弱の差は認められたが、いずれの菌株も同様の感染傾向を示し、菌株により感染する品種・系統が異なる現象は認められなかった。また、MZC-180 は供試したすべての菌株に対して強い抵抗性を示し、MZC-180 を育種素材とする試交 3～6 号の 4 系統についても同様に強い抵抗性を示したことから、MZC-180 の青枯病抵抗性育種素材としての有用性が認められた。

試交 1～6 号の 6 系統および F_1 (K9-11 × MZC-180) の青枯病抵抗性では試交 1 号、試交 2 号および F_1 で試交 3～6 号より弱い抵抗性が認められた。これは、試交 3～6 号の種子親、花粉親とも MZC-180 由来の倍加半数体系統および MZC-180 であり、これら 4 系統の青枯病抵抗性因子は複数個存在する抵抗性領域（杉田ら，2008）の一部がホモ接合型であると考えられた。そのため、接種検定において常に安定した抵抗性を示したと推察された。一方、試交 1 および 2 号の種子親である DMDH144，DMDH146 の育種素材である K9-11 および AC2258（Matsunaga・Monma，1999；山川ら，1979）ならびに F_1 の種子親である K9-11 は青枯病に対して罹病性であり、抵抗性は花粉親である MZC-180 に由来するため、青枯病抵抗性因子はヘテロ接合型となり、抵抗性の発現が弱いと推察された。Lafortune・Beramis（2005）はヘテロ接合型の材料を接種検定した場合に、個体間差が大きく安定した抵抗性が認められないことを示唆している。本試験においてもヘテロ接合型と推定される試交 1 および 2 号は、ホモ接合型と推定される試交 3～6 号よりも弱い抵抗性を示した。以上の結果から、安定した青枯病抵抗性を表すためには、試交 3～6 号のように青枯病抵抗性領域の一部がホモ接合型であることが望ましいと考えられた。

また、試交 3 号は他のナス属植物の青枯病抵抗性系統と比較して、抵抗性が最も強かったことから、ピーマンにおける有望な青枯病抵抗性台木用品種になり得ると考えられた。

以上の結果に基づいて、強度の青枯病抵抗性を有する試交 3 号を‘みやざき台木 2 号’として 2007 年 12 月に品種登録出願（‘みやざき台木 2 号’；出願番号 21834）を行っ

た。‘みやざき台木 2 号’を用い、栽培用品種を穂木とした接ぎ木栽培試験においても、対照品種である‘台助’に接ぎ木した区と比較して、生育が良好で収量は同等以上の結果が得られた（蘭牟田ら，2008）。本研究により、ピーマンの青枯病抵抗性台木用品種‘みやざき台木 2 号’の利用は、青枯病の多発地帯における被害の軽減や収量の安定に有用であることが示唆された。

摘 要

ナス科作物にとって深刻な土壌病害である青枯病抵抗性の台木品種の育成を試み、抵抗性を有する MZC-180 系統および育成系統（試交 1～6 号）に接種検定を行い、抵抗性の評価について検討を行った。青枯病菌 2-d 菌株を用いた接種検定では、MZC-180 および育成系統試交 1～6 号の 6 系統は、供試したピーマンの栽培品種より顕著に強い抵抗性を有していることが認められた。ピーマン台木用品種である‘台助’との比較では、MZC-180 および試交 3～6 号はより強い抵抗性を示した。また、青枯病菌 5 株を用いた接種検定では、MZC-180 および試交 3～6 号は‘台助’や他のナス科植物と比較して強い抵抗性を示した。

謝 辞 本研究を進めるに当たり、南九州大学の尾崎克己教授、高知大学の曳地康史教授、ならびに九州大学の土屋健一教授にはひとかたならぬお世話になった。また、高知県農業技術センター、宮崎県内の農業改良普及センターの方々には本研究遂行には欠かせない青枯病菌株収集に関して、ご助力を頂いた。さらに、宮崎県総合農業試験場生物工学部の研究補助員の方々には本研究遂行に当たりひとかたならぬお世話になった。ここに感謝の意を表する。

引用文献

- Hayward, A. C. 1964. Characteristics of *Pseudomonas solanacearum*. J. Appl. Bacteriol. 27: 265–277.
- 堀田光生・土屋健一. 2002. 微生物遺伝資源利用マニュアル (12). 青枯病菌 *Ralstonia solanacearum*. p. 1–44. 農業生物資源研究所.
- 蘭牟田真作・杉田 亘・深田直彦・力武 弘・黒木利美・世見由香里・長田龍太郎・渡司照久. 2008. ピーマン接ぎ木栽培に関する研究（第 1 報）抵抗性台木による接ぎ木栽培が生育、収量および病害抵抗性におよぼす影響. 園学研. 7 (別2): 491.
- Kelman, A. 1954. The relationship of pathogenicity of *Pseudomonas solanacearum* to colony appearance on a tetrazolium medium. Phytopathology 44: 693–695.
- 木下哲次・宇藤山裕美・杉田 亘・杉尾昌嗣・轟 篤. 2004. ピーマンの青枯病抵抗性に連鎖する DNA マーカー開発のための材料育成. 園学雑. 73 (別2): 393.
- Lafortune, D. and M. Beramis. 2005. Partial resistance of pepper to bacterial wilt is oligogenic and stable under tropical conditions. Plant Dis. 89: 501–506.

- Matsunaga, H. and S. Monma. 1999. Sources of resistance to bacterial wilt in *Capsicum*. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 68: 753–761.
- Mimura, Y., T. Kageyama, Y. Minamiyama and M. Hirai. 2009. QTL analysis for resistance to *Ralstonia solanacearum* in *Capsicum* accession ‘LS2341’. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 78: 307–313.
- Monma, S., Y. Sakata and H. Matsunaga. 1997. Inheritance and selection efficiency of bacterial wilt in tomato. JARQ 31: 195–204.
- 岡部徳夫. 1969. *Pseudomonas solanacearum* の土壌中における増殖について. 静岡大農研報. 19: 1–29.
- 尾崎克己・木村俊彦. 1989. ナス属植物の青枯病抵抗性検定法. 中国農研報. 4: 103–117.
- 尾崎克己・木村俊彦. 1992. 病原性に基づくナス科野菜青枯病細菌の類別. 中国農研報. 10: 49–58.
- 世見由香里・木下哲次・杉田 亘・尾崎克己・杉尾昌嗣・平原哲朗. 2006. ピーマンの Doubled-Haploid 系統などの青枯病菌接種検定. 園学雑. 75 (別2): 193.
- 杉田 亘・世見由香里・吉本江利・大山暁男・澤田博正・福岡浩之・長田龍太郎. 2008. ピーマン青枯病抵抗性に関する QTL 解析. 園学研. 7 (別1): 148.
- Sugita, T., K. Yamaguchi, Y. Sugimura, R. Nagata, K. Yuji, T. Kinoshita and A. Todoroki. 2004. Development of SCAR markers linked to *L³* gene in *Capsicum*. Breed. Sci. 54: 111–115.
- 津呂正人・南山泰宏・平井正志. 2007. 日本産トウガラシ (*Capsicum annuum* L.) における青枯病抵抗性に関する QTL 解析. 育学研. 9: 111–115.
- 宇梶 広・江塚昭典・駒田 亘. 1975. ナス青枯病抵抗性の幼苗検定法並びに病原細菌のナス品種に対する病原性について. 日植病報. 41: 278.
- Villa, J. E., K. Tsuchiya, M. Horita, M. Natural, N. Opina and M. Hyakumachi. 2005. Phylogenetic relationships of *Ralstonia solanacearum* species complex strains from Asia and other continents based on 16S rDNA, endoglucanase, and *hrpB* gene sequences. J. Gen. Plant Pathol. 71: 39–46.
- 山川邦夫・望月龍也・安井秀夫. 1979. ピーマンの疫病抵抗性素材の検索と抵抗性の遺伝. 野菜試報. A6: 29–37.