タバコモザイクウイルス・トウガラシ系統の 弱毒ウイルス作出とその利用

後藤忠則*・飯塚典男*・小餅昭二**

Tadanori Goto*, Norio Iizuka* and Shoji Komochi** : Selection
and Utilization of an Attenuated Isolate of Pepper Strain
of Tobacco Mosaic Virus

Abstract

An attenuated virus isolate named Pa18 was successfully selected from the pepper plants in which the parent isolate P6 of tobacco mosaic virus pepper strain (TMV-P) has been inoculated and subjected to the subsequent heat treatment according to Holmes. The attenuated isolate Pa18 induced very mild symptoms on sweet pepper plants, and completely protected the plants from the infection by the parent isolate (P6) if the former was inoculated 10 days before the inoculation of the latter. The isolate Pa18, however, did not completely protect the plants from infection by tomato strain, yellow mosaic strain or another strain of TMV. The symptoms on sweet pepper caused by the isolated Pa18 remained mild throughout the growth period of the plant. The host range of the isolate Pa18 was found to be identical to that of the parent isolate (P6) which is infectious to 24 plant species belonging to 5 families. These host plants excepting *Nicotiana megalosiphon*, *N. benthamiana* and *Physalis floridana* failed to show symptoms or developed only faint mottling. Practical utilization of Pa18 for the control of the mosaic disease of sweet pepper was evaluated in the field. The growth of the plants infected with Pa18 was quite similar to that of the uninoculated control, while the growth of P6-infected plants was considerably poorer than that of Pa18-infected plants. The yield of the plants inoculated with TMV-P (P6) decreased as much as 36% of the uninoculated control, while that of Pa18-infected plants was almost the same as that of the uninoculated control. The yield of the plants inoculated with Pa18 and challenged by P6 decreased about 18% of that of the uninoculated plants, whereas the yield of the Pa18-infected plants increased 21.6% over that of plants inoculated with P6. In addition, the inoculation of the isolate Pa18 resulted in the suppression of mosaic symptoms on the fruit caused by the isolate P6. These results indicate that the attenuated isolate Pa18 may be effectively utilized for the control of mosaic disease caused by TMV-P in pepper plants.

(Received October 20, 1983)

Key Words: attenuated tobacco mosaic virus, control, sweet pepper.

緒 言

トウガラシやピーマンのモザイク病は、わが国では古くから知られ、その病原ウイルスは数種類に及ぶことが報告されている⁹⁾。そのうち、タバコモザイクウ

イルス (TMV) によるモザイク病は、1940年に中田・滝本¹²⁾ によって最初に報告され、以来多くの報告がある^{1, 6, 10, 13, 14, 19, 22)}。とくに、TMV-トマト系統や普通系統に抵抗性であるピーマンにモザイク症状を生ずる新系統が近年各地で発生し、大きな被害をもたらして

* 北海道農業試験場 Hokkaido National Agricultural Experiment Station, Hitsujigaoka, Toyohira-ku, Sapporo 061-01, Japan

** 野菜試験場 Vegetable and Ornamental Crops Research Station Kusawa, Ano-cho, Age-gun, Mie 514-23, Japan

いる。

この系統は、1980年に長井らによって TMV トウガラシ系統 (TMV-P) と命名され、その後、諸性質が詳細に報告されている¹¹⁾。これは1972年に尾崎ら¹⁶⁾が報告したウイルスと同種類とみなされるが、さらに後藤ら³⁾も北海道における本系統の発生を1981年に報告した。現在、本系統は全国的に発生が認められ、ピーマンの生産の大きな障害となっている。

TMV によるモザイク病は、汚染種子や土壌などが伝染源となり、さらに農作業によって容易に伝播するため、その防除は極めて困難であったが、大島ら¹⁵⁾は1965年に、TMV によるトマトのモザイク病防除に植物ウイルス系統間にみられる干渉作用を利用し、弱毒ウイルスによって高い防除効果をあげた。

本研究は、TMV-P の弱毒ウイルスの作出および TMV-P によるピーマンのモザイク病防除への利用を試みたもので、その結果をここに報告する。

本研究の遂行に当たり、有益な示唆とご指導を頂いた当场病理昆虫部長一戸 稔博士、植物ウイルス研究所 (現農業研究センター) 土崎常男博士ならびにご協力を頂いた当研究室藤沢一郎博士 (現野菜試験場)、吉田幸二氏に深謝の意を表する。

材料および方法

供試ウイルス ピーマン品種「東京ししとう」から分離された P6 株 (TMV トウガラシ系統)³⁾ を材料に弱毒ウイルスの作出を試みた。各種実験には P6 株のほか、P2 株 (トウガラシとトマトの両系統の性質を有する)³⁾、P12 株 (トマト系統)³⁾ および PY 株 (黄斑系統)³⁾ を供試した。

供試植物 弱毒ウイルスの作出および各種実験には、主としてトウガラシ品種「札幌大長」およびピーマン品種「緑王」と「東京ししとう」を用いた。

接種方法 病葉に生体重の10倍量の 0.1 M りん酸緩衝液 (pH 7.0) を加え磨砕搾汁した粗汁液をカーボランダム法により供試植物の子葉に接種した。

弱毒ウイルスの作出法 本葉5～6葉期の「東京ししとう」の茎部に分離株 P6 を接種し、水洗後、水を満たした三角フラスコにたて、Holmes³⁾の方法に従って35℃の定温器中で15日間処理した。処理後、ウイルス接種部位を切り取り、生体重の100倍量のりん酸緩衝液を加えて磨砕搾汁し、カーボランダム法により *Nicotiana glutinosa* の葉に接種した。3～4日後、*N. glutinosa* の葉に生じたえそ斑点のうち、小型のも

のを選び、1個ずつ切り抜いて、スライドグラス上で少量のりん酸緩衝液を加えてすりつぶし、それぞれを「東京ししとう」の幼苗に接種し20～30日間病徴を観察した。

弱毒ウイルスの干渉効果 作出された弱毒ウイルスを子葉期の「東京ししとう」に接種し、7～20日後に2次ウイルスとして P2, P6, P12 および PY 株を本葉に接種し、病徴を観察した。

弱毒ウイルスの安定性の検討 作出された弱毒ウイルスの安定性を調べるため、弱毒ウイルスを *N. glutinosa* に接種し、生じたえそ斑点を切り取り、磨砕後、子葉期の「東京ししとう」に接種して病徴を経時的に観察した。対照として強毒ウイルス P6 株も同様の方法で接種して比較した。

また、弱毒ウイルスを接種した「札幌大長」、「緑王」および「東京ししとう」の各10株を圃場に植え、3か月間病徴を観察した。

防除試験 供試ピーマン品種「エース」は、1982年4月1日に播種し、4月19日に鉢上げ、6月10日本圃に定植した。本圃の施肥量は10アール当たり窒素25 kg、りん酸 24 kg、加里 21 kg、堆肥 2,000 kg であった。試験は弱毒ウイルス接種区、強毒ウイルス接種区、弱毒および強毒ウイルス重複接種区、無接種区の4区とし、1区10株、3反復とした。弱毒ウイルスはピーマンの本葉が展開し始めた4月21日に接種、強毒ウイルスはさらに20日後の5月11日に接種した。

病徴は、無病徴株を0、病徴を現わした株には強さに応じて1から5までの指数を与え、10日間隔で全株を調査した。

実験結果

弱毒ウイルスの作出

熱処理した分離株 P6 を接種した *N. glutinosa* から436個のえそ斑点を切り取って個々に検定したが、そのうち223個から得たウイルスは「東京ししとう」に明瞭なモザイクを現わし、また20個からはやや軽い症状を現わすウイルスが得られた。しかし、その他の193個のえそ斑点を接種した「東京ししとう」は無病徴または極めて軽い斑紋を現わし、これらの「東京ししとう」からウイルスを分離した結果、軽微な病徴を現わす6分離株が得られた。

この中からもっとも症状の軽い1分離株を選び、さらに熱処理を4回反復して、温室内で「東京ししとう」に接種し病徴を観察したところ、Pa 18 と名付けた株

Table 1. Symptoms of *Capsicum annuum* L. caused by the attenuated isolate (Pa18) or virulent isolate (P6) of TMV

Virus isolate	Sweet pepper (cv. Ryokuo)		Sweet pepper (cv. Tokyo Shishito)		Hot pepper (cv. Sapporo Onaga)	
	Local	Systemic	Local	Systemic	Local	Systemic
Pa18	—	m	—	m	—	m
P6	cs	M, St	cs	M, St	cs	M, St
Uninoculated	—	—	—	—	—	—

—: no symptoms, cs: chlorotic spot, m: mild mottling, M: severe mosaic, St: stunting

Table 2. Symptoms of sweet pepper plants caused by single lesion isolates obtained from *Nicotiana glutinosa* inoculated with the attenuated isolate (Pa18) or the virulent isolate (P6) of TMV-P

Days after inoculation	Pa18			P6			Uninoculated
	—	m	M	—	m	M	—
0	276 ^{a)}			80			
10	276			3		77	40
20	146	130		3		77	40
30	40(32) ^{b)}	236		3(3)		77	40(40)

—: no symptoms, m: mild mottling, M: severe mosaic

a) Number of plants with each type of symptoms.

b) Number of uninfected plants in parentheses.

が最も安定した弱毒株とみなされた (Plate I—1~3 参照)。

弱毒ウイルスのトウガラシとピーマンにおける病徴

作出された弱毒ウイルス (Pa18) および原株 (P6) を「札幌大長」, 「緑王」および「東京ししとう」に接種し病徴を比較した結果は Table 1 に示した。

強毒株 P6 の接種植物はいずれも接種葉に退緑斑点を生じた。全身葉では初め退緑を示し, 葉脈透化につづいて凹凸を伴った明瞭なモザイク症状を現わし, 株は萎縮した。これに対し弱毒株 Pa18 はトウガラシやピーマンの葉にわずかに凹凸を伴った極く軽い斑紋を示した。

弱毒ウイルスの干渉効果

強毒ウイルス (P6) に対する弱毒ウイルス (Pa18) の干渉効果を「東京ししとう」で検討したが, Pa18 株接種 1 週間後に P6 株を接種した場合は干渉効果は完全ではなく, 10~14 日後に P6 株を接種すると完全な干渉効果を示した。しかし, P2, P12 および PY の各分離株を 2 次ウイルスとして重複接種した株にはやや強い斑紋が現われ, 干渉効果は完全ではなかった。

弱毒ウイルス Pa18 の安定性

弱毒株 Pa18 を接種した *N. glutinosa* から 276 個,

同じく強毒株 P6 から 80 個のえそ斑点を切り取ってピーマンに接種し, 温室内で病徴の推移を観察した結果を Table 2 に示した。弱毒株 Pa18 を接種したすべてのピーマンは, 上葉に軽い斑紋を示すかまたは無病徴で, 接種 30 日後でも明瞭な症状を現わすことがなかった。これに対し, 強毒株 P6 を接種した植物は, いずれも明瞭なモザイク症状を現わした。

圃場で病徴の変化を観察した結果は Table 3 のとおりである。強毒株 P6 を接種したピーマンは接種 7 日後に全株発病したのに対し, 弱毒株 Pa18 を接種した株は時に葉に軽い凹凸のある軽微な斑紋を生じるのみで, 病徴調査の期間中に強い症状を現わす株は認められず, 前述の温室試験と同様に弱毒株 Pa18 の高い安定性が確認された。なお, 強毒株では定植後, 一時的に病徴の弱まる株も認められたが, 接種 37 日後の 7 月 10 日には全株が葉に明瞭な斑紋を現わし, 株は萎縮した。

弱毒ウイルスによる各種植物の病徴

弱毒株 Pa18 と強毒株 P6 をそれぞれ 8 科 34 種の植物に接種して病徴を比較した。その結果, Table 4 に示すとおり Pa18 は 5 科 24 種に感染性を示した。ピーマンのほか, タバコ (*Samsun*), *N. sylvestris*, *N. de-*

Table 3. Symptoms on *Capsicum annuum* L. inoculated with the attenuated isolate (Pa18) or the virulent isolate (P6) of TMV-P

Cultivar	Virus isolate	Date of observation						
		Jun. 30	Jul. 10	Jul. 20	Jul. 30	Aug. 9	Aug. 19	Aug. 29
Ryokuo	Pa18 ^{b)}	0	0	0	0	0	0	0
	P6 ^{c)}	9 ^{a)}	10	10	10	10	10	10
	Uninoculated	0	0	0	0	0	0	0
Tokyo Shishito	Pa18	0	0	0	0	0	0	0
	P6	8	10	10	10	10	10	10
	Uninoculated	0	0	0	0	0	0	0
Sapporo Onaga	Pa18	0	0	0	0	0	0	0
	P6	8	10	10	10	10	10	10
	Uninoculated	0	0	0	0	0	0	0

a) Number of plants with severe mosaic symptoms out of 10 inoculated plants.

b) Date of inoculation was April 21.

c) Date of inoculation was May 11.

Table 4. Susceptible and insusceptible plants to the attenuated isolate Pa18 of TMV-P

Susceptible plant species

Capsicum annuum (Ryokuo, Sapporo Onaga, Tokyo Shishito), *Solanum melongena**, *S. nigrum*, *Nicotiana tabacum* (Ambalema*, Bright Yellow*, Samsun, White Burley*, Xanthi-nc*), *N. glutinosa**, *N. sylvestris**, *N. debneyi*, *N. megalosiphon*, *N. benthamiana*, *N. clevelandii*, *N. rustica*, *Petunia hybrida*, *Physalis floridana*, *P. alkekengi* var. *franchetii**, *Datura stramonium**, *Nicandra physaloides**, *Spinacia oleracea**, *Chenopodium amaranticolor**, *Gomphrena globosa**, *Amaranthus retroflexus**, *Celosia cristata**, *Plantago asiatica**, *Tetragonia expansa**

Insusceptible plant species

Lycopersicon esculentum (Fukuju No. 2, Hikari, Horyu), *Nicotiana glauca*, *Vigna sesquipedalis*, *Pisum sativum*, *Vicia faba*, *Phaseolus vulgaris*, *Glycine max*, *Beta vulgaris* var. *cicla*, *Sesamum indicum*, *Cucumis sativus*, *Cucurbita moschata*

Asterisk(*) indicates local infection

bneyi, ペチュニア, イヌホウズキなどは全身感染したが、いずれも P6 株による病徴よりも明らかに軽微であった。

一方, *N. megalosiphon*, *N. benthamiana* および *Physalis floridana* は比較的明瞭なモザイク症状を呈し, センニチコウ, アオビユ, オオバコは接種葉からウイルスが回収されたが全身感染せず, またトマトやカブは感染しなかった。

弱毒ウイルス Pa18 による防除試験

1) 葉の病徴 各試験区毎の病徴の推移は Fig. 1 に示したとおりである。

強毒株 P6 接種区のピーマンは明らかなモザイク症状を現わして株は萎縮し, 6月9日の調査ですでに病

徴指数が最高に達したが, 弱毒株 Pa18 接種区では軽いモザイク症状を現わしただけであった。また弱毒株 Pa18 と強毒株 P6 との重複接種区でもピーマンは明瞭な病徴を現わさず, Pa18 株単独接種区と同様な経過をたどった。無接種区では8月下旬から強毒ウイルスの自然感染株がわずかに認められた。

2) 果実の病徴 P6 株を接種したピーマンの果実には, 盛夏期を過ぎてから明瞭なモザイク症状が認められ, その発生率は8月23日で55.0%, 9月24日では74.8%であった。これに対して, Pa18株を接種した区では, 8月23日の発病果実は全くなり, 9月23日で Pa18 株単独区で4.2%, Pa18 と P6 株重複区で8.7%のモザイク症状の果実が認められた。無接種区でも強

Fig. 1. Change in the symptoms on sweet pepper plants inoculated with the attenuated (Pa18) and/or virulent (P6) strains of TMV-P. Degree of plant symptoms was indicated by indices from 0 to 5 based on the average of 30 plants.

毒ウイルスの自然感染でモザイク症状の果実がわずかに認められた。

3) 生育調査 6月9日(定植前日)および10月15日(収穫終了時)に草丈、茎太および生体重を調べた結果は Table 5 のとおりである。

強毒株 P6 接種区では定植時にすでに草丈および葉数において弱毒株 Pa18 接種区との間に有意差がみられたが、弱毒株 Pa18 接種区、Pa18 と P6 株重複接種区および無接種区の3区の間では有意差がなかった。収穫終了時では強毒株 P6 接種区は無接種区に比べて草丈が14.2%、生体重が35.8%減少したが、弱毒株 Pa18 接種区および Pa18 と P6 株重複接種区では、草丈、生体重とも無接種区よりもやや減少した程度で有意差はなかった。開花期は各区とも差がなかった(Plate I—4~6 参照)。

4) 収量 7月6日から10月12日まで収穫を行なった。便宜上、7月31日までを前期収量、8月1日から8月31日までを中期収量、9月1日から収穫終了までを後期収量とし、その結果を Table 6 に示した。

全収量についてみると、P6 株接種区は無接種区に比べ個数、重量とも著しく劣り、全果実重では35.9%減収した。収穫期別では中、後期の果実重量が著しく劣った。これに対し、弱毒株 Pa18 接種区は無接種区よりも果実個数、収量がわずかに劣る程度で有意差はなかった。Pa18 と P6株との重複接種区における果実個数および収量は、収穫前期では無接種区とほぼ同等

Table 5. Growth of sweet pepper plants inoculated with the attenuated isolate Pa18 of TMV-P

Treatment	Jun. 9			Oct. 15	
	Plant height (cm)	Stem thickness (mm)	No. of leaves	Plant height (cm)	Fresh plant weight (g)
Pa18	15.1 a*	4.39 a	11.5 a	58.4 a	398 a
Pa18+P6	15.8 a	4.36 a	11.5 a	58.7 a	412 a
P6	12.9 b	4.21 a	11.0 b	52.6 b	289 b
Uninoculated	16.2 a	4.68 a	11.7 a	61.3 a	450 a

*: Means within a column followed by the same letter indicate non-significant difference at 5% level according to Duncan's multiple range test.

Table 6. Yield of sweet pepper plants inoculated with the attenuated isolate Pa18 of TMV-P

Treatment	Jul.		Aug.		Sep. and Oct.		Total	
	Number*	Weight* (kg)	Number	Weight (kg)	Number	Weight (kg)	Number	Weight (kg)
Pa18	47.0 a**	1.95 a	166.3 a	6.36 a	128.6 a	5.21 a	342.0 a	13.52 a
Pa18+P6	45.3 a	1.82 a	143.3 b	5.38 b	120.7 ab	4.66 bc	309.3 b	11.86 b
P6	37.0 b	1.44 b	100.0 c	3.87 c	102.3 b	3.99 c	239.3 c	9.30 c
Uninoculated	48.7 a	2.00 a	176.3 a	7.00 a	140.0 a	5.51 a	365.0 a	14.51 a

*: Mean of 10 plants

** : Means within a column followed by the same letter indicate non-significant difference at 5% level.

であったが、中期および後期ではやや劣り、全収量では約18%減少した。しかし、P6 株による減収を明らかに抑制し、強毒株 P6 接種よりは21.6%の増収、果実個数では22.6%増加した。

考 察

植物ウイルスの系統間にみられる干渉効果を利用した弱毒ウイルスによるウイルス病防除が古く1934年にHolmes⁵⁾によってその可能性が示されて以来、多くの植物で干渉効果を利用したウイルス病防除が試みられた^{4, 7, 9, 15, 17, 18, 20, 21, 23)}。現在、わが国でも大島ら¹⁵⁾によって TMV によるトマトのモザイク病防除法が確立され、弱毒ウイルス株 L₁₁A²⁾ は広く各地で利用されている。このように干渉効果を利用したウイルス病防除は十分可能であるが、この場合、利用しようとする弱毒ウイルスが防除対象とするウイルスに対し高い干渉効果を示し、かつ弱毒ウイルス自体は植物に被害を及ぼさないことが要求される。

本報告で述べた弱毒ウイルス Pa18 株は、Holmes⁵⁾の方法に従い TMV-P である P6 株³⁾より熱処理によって得られたものであるが、この作出された Pa18 株は、温室試験ではトウガラシやピーマンに極く軽い斑紋を現わすにとどまり、また圃場試験でも同様な結果を示し、長期にわたり接種植物に強い症状を現わすことがなく、高い安定性を示した。Pa18 株は TMV-トマト系統など他の系統に対しては干渉効果が完全でなかったが、TMV-P (P6) には完全な干渉効果を示した。このことから、現在全国的に発生が多い TMV-P によって起こるピーマンのモザイク病の防除に十分利用できることが示唆された。

TMV によるピーマンの減収については、小室⁸⁾はトマトの例からみて20~30%またはそれ以上と推定し、長井ら¹¹⁾は約10~15%の減収を報告している。本研究で用いた強毒株 P6 による減収は36%に及んだが、この減収の主因は着果数の減少にあることが明らかである。供試した P6 株は草丈や生体重量などピーマンの生育を著しく抑制し、これが着果数低下の大きな原因と考えられる。

弱毒株 Pa18 接種区の収量は対照の無接種区とほぼ同等で有意差はないが、Pa18 接種後に強毒株 P6 を接種した区ではわずかな減収が認められた。この原因は不明であるが、Pa18 株の干渉効果がやや完全を欠く結果であるかも知れない。しかしそれでも Pa18 株は P6 株による着果数の減少をよく抑え、P6 株単独

区に比べ全重量で21.6%増収した。また P6 株による果実のモザイク症状は最高78.4%に達し、品質を著しく低下させたが、Pa18 株はモザイク果の発生を抑制し、Pa18 と P6 株の重複接種区でもわずかに8.7%の発生にとどまった。

以上のように、本弱毒ウイルス Pa18 株は性質が安定しており、また強毒ウイルスに対する干渉効果が高く、TMV-P によるピーマンのモザイク病防除に有効に利用でき、実用性が高いと考えられた。

摘 要

ピーマン品種「東京ししとう」から分離された TMV-P に属する1分離株(P6)を、Holmesの方法に従って熱処理を繰返し、弱毒ウイルス Pa18 を作出した。弱毒株 Pa18 は、ピーマンに対し軽微な病徴を現わすだけで、かつ強毒株 P6 に対しほぼ完全な干渉効果を示した。この干渉効果は Pa18 株接種10日以後に有効となった。しかし、TMV-トマト系統(P12株)、黄斑系統(PY株)およびトマト系統とトウガラシ系統の中間的な性質を有する P2 株には干渉効果が完全ではなかった。弱毒株 Pa18 によるピーマンの病徴は長期間にわたって微弱であった。また Pa18 株を更に局部病斑法で分離してもピーマンの病徴が異なる分離株は現われず、本弱毒株の性質は安定していた。弱毒株 Pa18 は5科24種の植物に感染し、宿主範囲は強毒株と一致したが、*Nicotiana megalosiphon*, *N. benthamiana* および *Physalis floridana* を除いたいずれの植物も Pa18 株による病徴はきわめて軽微であった。圃場でのピーマンのモザイク病防除への利用を試みた結果、本弱毒株 Pa18 による防除効果は顕著であった。すなわち、強毒株 P6 接種区のピーマンの生育は無接種区よりも著しく劣ったが、弱毒株 Pa18 接種区は無接種区とほぼ同等であった。強毒株 P6 接種区の収量は無接種区よりも約36%減少したが、弱毒株 Pa18 接種区では無接種区とほぼ同等であった。Pa18 と P6 株重複接種区の収量は無接種区より約18%減少したが、強毒株 P6 接種区よりは21.6%も増加した。更に、強毒株 P6 による果実のモザイク症状は外観品質を低下させるが、弱毒株 Pa18 は強毒株 P6 による果実のモザイク症状の発現を著しく抑制した。以上のことから、本研究によって作出された弱毒株 Pa18 は、TMV トウガラシ系統によって起きるピーマンのモザイク病の防除に十分利用が可能で、実用性が高いと考えられた。

引用文献

1. 古谷真二・山本 馨 (1972). 日植病報 38: 209 (講要).
2. 後藤忠則・根本正康 (1971). 北海道農試彙報 99: 67-76.
3. 後藤忠則・土崎常男・飯塚典男 (1981). 日植病報 47: 409-410 (講要).
4. Grant, T. J. and Costa, A. S. (1951). Phytopathology 41: 114-122.
5. Holmes, F. O. (1934). *Ibid.* 24: 845-873.
6. 井本征史・坂本 庵・栃原比呂志・小室康雄 (1970). 日植病報 36: 185 (講要).
7. 小餅昭二・後藤忠則・大島信行 (1966). 園芸学雑 35: 269-276.
8. 小室康雄 (1973). 誠文堂新光社 pp. 69-80.
9. 久保 進・都丸敬一・木村敏雄・村野久富 (1973). 秦野たばこ試 73: 304-326.
10. 宮本雄一・宮本セツ・竹内 正・小国昭信 (1963). 兵庫農大研報. 農生編 6: 1-12.
11. 長井雄治・竹内妙子・栃原比呂志 (1981). 日植病報 47: 541-546.
12. 中田寛五郎・滝元清透 (1940). 九大農学芸誌 9: 179-189.
13. 西 泰道・西沢正洋 (1959). 九州病虫研報 3: 34-35.
14. 西村典夫 (1962). 植物防疫 16: 509-511.
15. 大島信行・小餅昭二・後藤忠則 (1965). 北海道農試彙報 85: 23-33.
16. 尾崎武司・荒井 滋・高橋 実 (1972). 日植病報 38: 209 (講要).
17. Posnette, A. F. and Todd, J. M. (1955). Ann. appl. Biol. 43: 433-453.
18. Rast, A. Th. B. (1972). Nath. J. Pl. Path. 78: 110-112.
19. 坂本 庵・松本綾男・入江和己・古川治郎 (1972). 兵庫農試研報 19: 81-94.
20. 佐々木 篤 (1973). 農及び園 48: 1584-1587.
21. Simmonds, J. H. (1959). Queensland J. Plant Sci. 16: 371-380.
22. 田中 寛・原 忠彦 (1972). 関西病虫研報 14: 89-90.
23. Welsh, M. F. and May, J. (1973). Can. J. Plant Sci. 53: 137-145.

Explanation of plate

Plate I

Sweet pepper plants inoculated with the attenuated isolate (Pa18) or virulent isolate (P6) of TMV-P.

1. Left : Inoculated with Pa18	Right : Inoculated with P6
2. Left : Healthy plant	Right : Inoculated with Pa18
3. Left : Inoculated with Pa18	Right : Inoculated with P6
4. Left : Healthy plants	Right : Inoculated with Pa18
5. Left : Inoculated with P6	Right : Double inoculation
with Pa18 and P6
6. Left : Healthy plants	Right : Inoculated with P6

Plate I