ホオズキのモザイクおよびえそ症状に対するタバコ微斑モザイクウイルスおよびトマトモザイクウイルス弱毒株の発病抑制効果

米田 恵美^{†1)}・石松 敏樹¹⁾・富高 保弘²⁾

(¹⁾大分県農林水産研究指導センター農業研究部花きグループ・²⁾農研機構・九州沖縄農業研究センター)

Cross protection effect of attenuated strains of tomato mosaic virus and tobacco mild green mosaic virus against mosaic and necrosis diseases of Chinese Lantern plants (*Physalis alkekengi* L. var. *franchetii* M). Emi Yoneda^{†1)}, Toshiki Ishimatsu¹⁾, Yasuhiro Tomitaka²⁾ (¹Oita Prefectural Agriculture, Forestry and Fisheries Research Center, Agricultural Research Division, Floriculture Group, Beppu, Oita 874-0844, Japan. ²NARO Kyushu Okinawa Agricultural Research Center, Koshi, Kumamoto 861-1192, Japan)

大分県のホオズキにおいて、タバコ微斑モザイクウイルス (tobacco mild green mosaic virus, TMGMV) およびトマトモザイクウイルス (tomato mosaic virus, ToMV) の感染によるモザイク症状やえそ症状が発生し、甚大な被害を与えている。そこで本研究では、それら2種のウイルスの弱毒ウイルスによる発病抑制効果を検討した。TMGMV 弱毒株 (TMGMV-No.4) あるいは ToMV 弱毒株 (ToMV-L₁₁A) を単独あるいは混合して苗に接種し、ウイルス非汚染圃場および汚染圃場で慣行に従って栽培した。TMGMV-No.4 あるいは ToMV-L₁₁A 接種株は、健全株と比較して生育がやや劣るが、汚染圃場における無接種株と比較するとほぼ同等であることが明らかとなった。さらに、TMGMV 汚染圃場では、無接種株の発病率25.9~100% に対し、TMGMV-No.4 は0~56.7%、両ウイルス汚染圃場では、無接種株の発病率11.8~100% に対し、両弱毒株混合接種株は0~23.3% であった。また、弱毒接種株の品質を評価したところ、無接種株に比べて優品以上の割合が増加することが明らかとなった。

Keywords : *Physalis alkekengi*, tobacco mild green mosaic virus, tomato mosaic virus

緒 言

ホオズキ (*Physalis alkekengi* L. var. *franchetii*) は、ナス科ホオズキ属に分類され、我が国では古くからお盆時期を中心として夏の風物詩として親しまれてきた花きである。ホオズキは種子繁殖または地下茎による栄養繁殖のいずれかによって栽培されるが、形質維持の観点から栄養繁殖による栽培が主流となっている。

大分県では、ホオズキは重要な花き園芸品目であり、平成28年に生産面積15.7ha、年間約100万本を出荷している。高品質なホオズキは、赤く熟した大きながくが連続して付いていること、がくの赤みを際立たせる

ため、上部の葉が健全な状態で残っていることが条件であり、大分産ホオズキとして市場から高い評価を得ている。しかしながら、近年、葉やがくにモザイク症状やえそ症状を呈する病害が発生し、甚大な被害を被っている。筆者らは本病の病原ウイルスについて調査したところ、それらの症状はタバコ微斑モザイクウイルス (tobacco mild green mosaic virus, TMGMV) およびトマトモザイクウイルス (tomato mosaic virus, ToMV) が単独あるいは重複感染することによって引き起こされていることを明らかにした (米田ら, 2017)。

ウイルス病の防除方法のひとつとして、弱毒ウイルスによる防除方法が知られている。我が国では古くから弱毒ウイルスに関する研究が精力的に行われ、トマトのモザイク病に対する弱毒ウイルス株 (ToMV-L₁₁A) など、様々なウイルス種で弱毒株が作出され、

[†] yoneda-emi@pref.oita.lg.jp

強毒ウイルスに対する干渉効果が報告されている（亀谷ら, 1992；後藤・根本, 1971；Sayama et al. 1993）。最近では、ズッキーニ黄斑モザイクウイルス（zucchini yellow mosaic virus）によるキュウリのモザイク病に対するワクチン（商品名キュービオ）やトウガラシ微斑ウイルス（pepper mild mottle virus, PMMoV）によるピーマンモザイク病に対するワクチンが開発され、利用されている（小坂ら, 2007；Kosaka et al. 2006；Ogai et al. 2010）。

そこで、本研究ではホオズキに感染する TMGMV および ToMV の弱毒株を用いて、モザイク症状およびえそ症状の抑制効果を調査した。

なお、本研究は農林水産業・食品産業科学技術研究推進事業「数種弱毒ウイルスを用いたホオズキのウイルス病総合防除対策技術の構築（27023C）」により実施した。

材料および方法

1. ホオズキ系統および弱毒ウイルス

試験には大分在来大実系統ホオズキを用いた。弱毒ウイルスは、国立研究開発法人農業・食品産業技術研究機構が亜硝酸処理によって作出した TMGMV-No.4 および既報の ToMV-L₁₁A（後藤・根本, 1971）を用いた。

2. 弱毒ウイルスの接種

接種源として、TMGMV-No.4あるいは ToMV-L₁₁A が感染した *Nicotiana benthamiana* を 0.05M のリン酸緩衝液で摩砕した粗汁液を用いた。初めに、ホオズキ種子を乾熱滅菌処理し（70℃, 96時間）、市販の培養土を装填したセルトレイに播種した。本葉 2 枚展開期に、それぞれの弱毒株の粗汁液を、カーボランダム（600メッシュ）を用いて機械接種し、TMGMV-No.4 感染株および ToMV-L₁₁A 感染株を作製した。また、2 種ウイルスの粗汁液を等量混和して上記と同様に接種し、TMGMV-No.4 および ToMV-L₁₁A 感染株（以下、弱毒 MIX 株）を作製した。弱毒株を接種したホオズキをプランター（30L）に定植し、親株として栽培した。

3. 生育評価

試験は、大分県別府市の大分県農林水産研究指導センター農業研究部花きグループ内ビニルハウスの非汚染土壌で 2016～2017 年の 2 年間実施した。施肥量は慣行に準じ、N1.5, P₂O₅ 1.0, K₂O 1.3kg/a とした。各試験区間には畦畔板（セキスイ畦畔板（波形）、積水フィルム株式会社）を埋設し、根の接触を避けた。

2016 年は、各弱毒ウイルスを 2015 年 9 月にホオズキ親株に機械接種して得られた地下茎を苗として 3～8 月、4～8 月の 2 回実施した。試験区は TMGMV-No.4, ToMV-L₁₁A, 無接種とし、各区 20 株 2 反復とした。2017 年は、各弱毒ウイルスを定植苗に機械接種し、4～8 月に実施した。試験区は TMGMV-No.4, ToMV-L₁₁A, 弱毒 MIX, 無接種とし、各区 12 株 3 反復とした。調査はいずれも収穫時の 8 月に実施した。

4. 防除効果試験および品質評価

1) TMGMV 汚染圃場における弱毒株の防除効果

(1) 場内試験

試験は、試験場内ビニルハウスで、前述の生育評価試験と同様の栽培法で 2017 年に実施した。

大分県のウイルス発生状況に準じ、TMGMV 汚染圃場を作製した。ウイルスは、大分県のホオズキから分離した TMGMV 強毒株を使用した。汚染土は、TMGMV を機械接種したホオズキの茎葉を細断し、2017 年 2 月下旬に 0.6kg/m² を土壌混和して作製した。その汚染土壌に、各弱毒ウイルスを接種した苗を 4 月に定植した。その後、予備試験において土壌伝染によるウイルスの感染圧が低かったため、それを補うため、ホオズキの草丈が約 10cm、本葉 4～5 枚展開時に、TMGMV 純化粒子（10μg/ml）を機械接種した。試験区は TMGMV-No.4, ToMV-L₁₁A, 無接種とし、各区 14 株 3 反復とした。切り花品質およびウイルス症状の発生調査は収穫時の 8 月に実施した。

(2) 現地試験

試験は、TMGMV 発生圃場で 2016～2017 年に実施した。各試験区間には幅約 1m の緩衝帯を設けた。2016 年は、各弱毒ウイルスを 2015 年 9 月にホオズキ親株に機械接種し、その地下茎を苗として 4～8 月に実施した。2017 年は、各弱毒ウイルスを定植苗に機械接種し、4～8 月に実施した。試験区は 2 か年とも TMGMV-No.4, ToMV-L₁₁A および無接種とし、2016 年は各区 6 株 3 反復、2017 年は各区 20 株 3 反復とした。調査は場内試験に準じ、いずれも収穫時の 8 月に実施した。

2) TMGMV および ToMV 汚染圃場における弱毒ウイルスの防除効果

(1) 場内試験

試験は、試験場内ビニルハウスで、2017 年に前述の生育評価試験と同様の栽培法で実施した。大分県のウイルス発生状況に準じ、TMGMV と ToMV の汚染圃場を作製した。ウイルスは、大分県のホオズキから分離した TMGMV および ToMV 強毒株を使用した。

汚染土は、TMGMV と ToMV を混合して機械接種したホオズキの茎葉を細断し、2017年2月下旬に0.45kg/m²を土壌混和することで作製した。その汚染土壌に、各弱毒ウイルスを接種した苗を4月に定植した。その後、予備試験において土壌伝染によるウイルスの接種圧が低かったため、それを補うため、草丈約10cm、本葉4～5枚展開時に純化した各強毒ウイルスを混合（最終濃度各10μg/ml）して機械接種した。試験区は、TMGMV-No.4, ToMV-L₁₁A, 弱毒 MIX および無接種とし、各区12株3反復とした。切り花品質およびウイルス症状の発生調査は収穫時の8月に実施した。

(2) 現地試験

試験は、TMGMV と ToMV の両ウイルスが検出された圃場で2017年に実施した。各弱毒ウイルスを定植苗に機械接種し、4～8月に実施した。各試験区間には幅約1mの緩衝帯を設けた。試験区は TMGMV-

No.4, ToMV-L₁₁A, 弱毒 MIX および無接種とし、各区6～9株3反復とした。調査は場内試験に準じ、収穫時の8月に実施した。

3) 品質評価

上記試験1) および2) の現地試験の収穫物について、大分県内の出荷規格（JA 花き販売対策協議会・全国農業協同組合連合会大分県本部・大分県作成）に準じ、特秀品、秀品、優品、A・B品、規格外に分類して品質評価を実施した。

結 果

1. 生育評価

2016年および2017年に試験場内の非汚染土壌で実施した生育評価の結果を第1表に示した。2016年3～8月、4～8月の2回実施した試験の結果、無接種区と比較して TMGMV-No.4区は最大がく幅、茎径がやや

第1表 非汚染土壌における弱毒株接種ホオズキの生育評価

処理区	切花長 (cm)	頂果下長さ (cm)	最下節長さ (cm)	着果節数 (節)	着果数 (個)	完着数 (個)	切花重 (g)	最大がく長 (mm)	最大がく幅 (mm)	茎径 (mm)	平均節間長 (cm)	欠果数 (個)
2016年 ^{a)}												
無接種	116.2 a	87.2 a	17.3 a	14.8 a	12.0 a	10.7 a	212.0 b	59.0 a	67.7 b	11.3 b	4.6 a	3.9 a
TMGMV-No.4	115.5 a	89.3 a	23.1 b	13.6 a	11.9 a	10.6 a	199.5 a	56.7 a	63.9 a	10.6 a	4.6 a	2.7 a
ToMV-L ₁₁ A	114.0 a	85.8 a	16.1 a	15.3 a	12.5 a	11.0 a	222.3 ab	59.0 a	67.5 b	11.0 ab	4.6 a	3.8 a
2017年												
無接種	113.3 a	92.9 a	24.1 b	15.6 a	11.4 a	9.5 a	204.1 a	75.2 a	64.3 a	9.3 a	4.4 a	5.2 a
TMGMV-No.4	111.4 a	87.1 a	17.3 a	16.0 a	12.3 ab	11.7 b	185.1 a	73.2 a	65.6 a	9.2 a	4.4 a	4.7 a
ToMV-L ₁₁ A	110.1 a	85.4 a	16.1 a	16.0 a	12.8 ab	11.7 b	210.5 a	75.7 a	66.0 a	9.9 a	4.4 a	4.2 a
MIX ^{b)}	109.2 a	90.8 a	16.9 a	16.6 a	14.7 b	13.1 b	200.2 a	76.9 a	65.4 a	9.1 a	4.5 a	3.0 a

a) 3～8月、4～8月の2回実施の平均。

b) TMGMV-No.4およびToMV-L₁₁Aを重複感染させた株を用いた。

c) 表中のアルファベットは異文字間で有意差有り (Tukey-HSD $P<0.05$)。

第2表 TMGMV あるいは TMGMV・ToMV 汚染圃場における弱毒株接種ホオズキの生育評価

処理区	切花長 (cm)	頂果下長さ (cm)	最下節長さ (cm)	着果数 (個)	完着数 (個)	最大がく長 (mm)	最大がく幅 (mm)	茎径 (mm)
TMGMV 汚染圃場								
無接種	119.2 ab	85.1 a	16.7 a	9.5 a	8.9 a	63.4 a	58.4 a	8.2 a
TMGMV-No.4	120.0 b	86.2 a	14.1 a	10.4 a	9.6 a	66.9 a	58.9 a	9.0 b
ToMV-L ₁₁ A	112.3 a	79.6 a	14.4 a	9.1 a	8.6 a	63.4 a	58.2 a	8.1 a
TMGMV・ToMV 汚染圃場								
無接種	120.1 a	79.6 a	— ^{b)}	—	—	65.4 a	57.7 a	7.7 a
TMGMV-No.4	117.8 a	81.8 a	—	—	—	66.6 a	54.3 a	8.3 a
ToMV-L ₁₁ A	121.4 a	84.2 a	—	—	—	63.4 a	57.2 a	7.6 a
MIX ^{a)}	120.1 a	86.6 a	—	—	—	61.2 a	55.0 a	8.0 a

a) ToMV-L₁₁A および TMGMV-No.4を重複感染させた株を用いた。

b) データ非取得。

c) 表中のアルファベットは異文字間で有意差有り (Tukey-HSD $P<0.05$)。

細く、切花重が軽かった。ToMV-L₁₁A 区では統計的な差はなかった。2017年の試験では、無接種区と比較して弱毒ウイルス接種区は最下節が短く、完着数が多かった。また、MIX 区は着果数が多かった。

2017年に実施したウイルス汚染圃場における場内試験の結果を第2表に示した。TMGMV 汚染圃場においては、TMGMV-No.4区は無接種区と比較して茎径が太く、ToMV-L₁₁A 区と比較して切花長が長かった。その他の項目は統計的な差はなかった。

TMGMV と ToMV の汚染圃場においては、無処理区と比較して有意な差はなかった。

2. TMGMV 汚染圃場における弱毒株の発病抑制効果

1) 場内試験

場内の TMGMV 汚染圃場で実施した試験の結果を第3表上段に示した。無接種区の上位葉におけるモザイク症状発生株率は100%であったが、TMGMV-No.4区は56.7%、ToMV-L₁₁A 区は70%であった。また、TMGMV-No.4区では、上位葉のえそ症状株が1株(3.3%)発生した。がくにはモザイクおよびえそ症状は確認されなかった。

2) 現地試験

2016年に試験を実施した TMGMV 発生現地圃場では、全ての試験区でモザイクやえそ症状は確認されな

かった(データ省略)。2017年に2016年と同一圃場で実施した結果を第3表下段に示した。上位葉のえそ症状発生株率は、無接種区は25.9%、ToMV-L₁₁A 区は11.7%であったが、TMGMV-No.4区にはモザイクおよびえそ症状は確認されなかった。また、いずれの試験区においても、がくにモザイクおよびえそ症状は確認されなかった。

3. TMGMV および ToMV 汚染圃場における弱毒株の発病抑制効果

1) 場内試験

場内の TMGMV および ToMV 汚染圃場で実施した試験の結果を第4表上段に示した。本試験では、無接種区の上位葉におけるモザイク症状発生株率は100%であったが、TMGMV-No.4区は30%、ToMV-L₁₁A 区は66.7%、弱毒 MIX 区は23.3%であった。いずれの試験区においてもがくにモザイクやえそ症状は確認されなかった。

2) 現地試験

TMGMV および ToMV 発生圃場で実施した結果を第4表下段に示した。2017年は、上位葉のえそ症状発生株率は、無接種区では16.7%であったが、TMGMV-No.4区は47.4%、ToMV-L₁₁A 区は80.8%で、弱毒 MIX 区にはモザイクやえそ症状は確認されなかった。また、ToMV-L₁₁A 区でがくにえそ症状が15.4%発生した。

第3表 TMGMV 汚染圃場における弱毒ウイルス接種株の防除効果

処理区	株数 ^{a)}	上位葉		がく	
		モザイク ^{b)}	えそ ^{c)}	モザイク	えそ
場内試験					
無接種	29 ^{d)}	100%	0%	0%	0%
TMGMV-No. 4	30	56.7%	3.3%	0%	0%
ToMV-L ₁₁ A	30	70%	0%	0%	0%
現地試験					
2016 年 ^{a)}					
無接種	18	0%	0%	0%	0%
TMGMV-No. 4	18	0%	0%	0%	0%
ToMV-L ₁₁ A	18	0%	0%	0%	0%
2017 年 ^{b)}					
無接種	58	0%	25.9%	0%	0%
TMGMV-No. 4	58	0%	0%	0%	0%
ToMV-L ₁₁ A	60	0%	11.7%	0%	0%

a) 場内試験は、1区あたり10株を調査した。

b) モザイクには退緑斑点を含む。

c) えそには白斑、葉枯れを含む。

d) 弱毒ウイルスが検出された株のデータは除外した。

e) 試験区は2016年7月25日、試験区外は2016年7月15日調査。

f) 試験区は2017年8月8日、試験区外は2017年7月3日調査。

2018年は、上位葉のウイルス様症状発生株率は、無接種区では12.9%であったが、弱毒 MIX 区は3.2%であった。がくのえそ症状は、無接種区では3.6%であったが、弱毒 MIX 区では1.4%であった。

4. 品質評価

TMGMV 発生現地圃場、TMGMV および ToMV 発生現地圃場で試験したホオズキの切り花品質について調査した結果を第1図に示した。TMGMV 発生圃場では、上位等級率は ToMV-L₁₁A 区が高かった。優品以上の割合は、無接種区は73.3%, TMGMV-No.4区は96.7%, ToMV-L₁₁A 区は70%であった。TMGMV および ToMV 発生圃場では、秀品以上の上位等級率は無接種区と比較して弱毒接種区が高かった。

考 察

大分県のホオズキにおけるウイルス病の発生実態調査によって、病原ウイルスは TMGMV および ToMV の2種で、TMGMV 発生圃場と TMGMV および ToMV 発生圃場が認められることが明らかとなっている(米田ら, 2017)。そこで、本研究では、それら2種のウイルスの弱毒株を用いて発病抑制効果を検討したところ、いずれの弱毒株も高い発病抑制効果を示すことが明らかとなった。

本研究において、TMGMV-No.4あるいは ToMV-

L₁₁A を接種したホオズキを非汚染圃場で栽培した場合、年度によって差はあるものの無接種株と比較して、完着数は多いが、切花重、最大がく幅、茎径等の切り花品質が劣る傾向があることが明らかとなった。一方、それら弱毒ウイルスを接種したホオズキをウイルス汚染圃場で栽培したところ、無接種株と同等あるいは項目によっては無接種と同等以上の値を示した。三浦ら(1988)は、タバコモザイクウイルスのP系統を用いてピーマンのモザイク病の防除効果を評価したところ、本研究と同様に弱毒ウイルス接種区の草丈は強毒ウイルス接種区と比較すると優れるが、無接種区と比較すると劣ることを報告した。これらの現象は弱毒ウイルスによる副作用と考えられる。

ウイルス汚染圃場における弱毒株の発病抑制試験のうち、場内試験の弱毒株接種区では、上位葉におけるモザイク症状が高率に認められた。これは、弱毒株接種株を定植したのち、ウイルスを機械接種により接種したため、圃場における土壌伝染よりも感染圧が高くなったことによると考えられた。しかしながら、このような条件下においても、弱毒株接種株は、無接種株と比較して発病率が低減した(第3表)。この結果は、TMGMV-No.4および ToMV-L₁₁A がホオズキにおいて干渉効果を示すことを表していると考えられる。

本研究ではさらに、大分県のホオズキでは

第4表 TMGMV・ToMV 汚染圃場における弱毒ウイルス接種株の防除効果

処理区	株数 ^{a)}	上位葉		がく	
		モザイク ^{b)}	えそ ^{c)}	モザイク	えそ
場内試験					
無接種	29 ^{d)}	100%	0%	0%	0%
TMGMV-No. 4	30	30%	0%	0%	0%
ToMV-L ₁₁ A	30	66. 7%	0%	0%	0%
MIX ^{e)}	30	23. 3%	0%	0%	0%
現地試験					
2017 年					
無接種	18	0%	16. 7%	0%	0%
TMGMV-No. 4	19	0%	47. 4%	0%	0%
ToMV-L ₁₁ A	26	0%	80. 8%	0%	15. 4%
MIX ^{e)}	22	0%	0%	0%	0%
2018 年					
無接種	280	1. 1%	11. 8%	0%	3. 6%
MIX ^{e)}	280	0%	3. 2%	0%	1. 4%

a) 場内試験は、1区あたり10株を調査した。

b) モザイクには退緑斑点を含む。

c) えそには白斑、葉枯れを含む。

d) 弱毒ウイルスが検出された株のデータは除外した。

e) ToMV-L₁₁A および TMGMV-No.4を重複感染させた株を用いた。

TMGMV および ToMV が単独発生または混発しているとの発生実態調査結果 (米田ら, 2017) に基づき, TMGMV 単独汚染圃場において各弱毒株を単独で利用した場合, TMGMV・ToMV 混合汚染圃場において, それぞれの弱毒株を単独で利用した場合および混合して利用した場合の防除効果を評価した。その結果, TMGMV 汚染圃場では, TMGMV-No.4 を導入した場合に上位葉のえそ症状に対して高い防除効果を示したが, ToMV-L₁₁A は防除効果が劣った (第3表)。また, TMGMV および ToMV 汚染圃場では, TMGMV-No.4 および ToMV-L₁₁A を混合して導入した場合に高い防除効果を示したが, TMGMV-No.4 あるいは ToMV-L₁₁A を単独で用いた場合には防除効果が低かった (第4表)。トバモウイルス属に分類されるウイルス種間では, 不完全な干渉効果を示すことが明らかとなっている (Aguilar et al., 2000)。本研究においても同様に, ウイルスと弱毒株の種が一致した場合に高い防除効果が認められ, 異種間では干渉効果が不完全であることが示された。そのため, 2 種ウイルスが発生している圃場では, 2 種類の弱毒株を混合して利用することによって, 両ウイルスに対して高い防除効果を示すと考えられた。

本研究において, 弱毒株接種株がホオズキの品質に与える影響を評価したところ, ウイルスに対応する弱毒株を接種した場合に, 無接種区と比較して弱毒株接種区では優品以上の割合が増加することが明らかとなった (第1図)。Ogai et al. (2013) は, ピーマンのモザイク病に対する防除手段として PMMoV の弱毒

株を開発し, その防除効果およびピーマン品質への影響を詳細に解析した。その結果, 弱毒株接種区では, 可販果実の数および重量が有意に増加することを明らかにした。本研究においても同様に, 弱毒ウイルス接種区では品質が向上した。したがって, ホオズキにおける弱毒株の利用はモザイク症状等の抑制だけでなく, 経済性も改善できると考えられた。

栄養繁殖性の花き類における弱毒ウイルスの利用は, リンドウモザイク病に対するインゲンマメ黄斑モザイクウイルス (*Bean yellow mosaic virus*, BYMV) の弱毒株の開発 (Uga et al., 2004) や, グラジオラスモザイク病に対する BYMV, キュウリモザイクウイルス (*Cucumber mosaic virus*) の弱毒株の開発 (長岡ら, 2009) が知られ, 有用性が確認されている。本研究は, 筆者らの知る限り栄養繁殖性の花きにおいて, 二種類の弱毒ウイルスを接種し, 品質と防除効果を評価した初めての例である。

引用文献

- Aguilar, I., F. Sánchez and F. Ponz (2000) Different forms of interference between two tobamoviruses in two different hosts. *Plant Pathol.* 49: 659-665.
- 後藤忠則・根本正康 (1971) 弱毒ウイルスによるウイルス病の防除. 北海道農試彙報. 99: 67-76.
- 亀谷満朗・栃原比呂志・花田 薫・鳥越博明 (1992) カボチャモザイクウイルス (WMV-2) の弱毒株作出とその干渉効果. 58: 491-494.
- Kosaka, Y., B. S. Ryang, T. Kobori, H. Shiomi, H.

第1図 ウイルス病発生圃場における試験区別の等級割合。
MIXは, ToMV-L₁₁AおよびTMGMV-No.4を混合して接種した試験区を示す。

- Yasuhara and M. Kataoka (2006) Effectiveness of an attenuated *Zucchini yellow mosaic virus* isolate for cross protecting cucumber. *Plant Dis.* 90: 67-72.
- 小坂能尚・夏秋知英・塩見 寛・安原壽雄 (2007). 弱毒ズッキーニ黄斑モザイクウイルスを用いたウリ科作物ウイルス病の防除方法. 特許第4045358.
- 三浦猛夫・日高 透・川越 仁 (1988) 弱毒ウイルス利用によるピーマンのモザイク病 (TMV-P) 防除. 九病虫研会報 34 : 25-29.
- 長岡栄子 (2009) グラジオラスモザイク病防除に向けた弱毒ウイルス株の開発と実用化. 大阪府立大学博士論文.
- Ogai, O., A. Kanda-Hojo and S. Tsuda (2013) An attenuated isolate of *Pepper mild mottle virus* for cross protection of cultivated green pepper (*Capsicum annuum* L.) carrying the L^3 resistance gene. *Crop Protection* 54: 29-34.
- Ogawa, T., S. Nakamura, M. Sayama and K. Ohshima (2013) Attenuated mutants of *Potato virus Y* necrotic strain produced by nitrous acid treatment and mutagenesis-in-tissue culture methods. *Eur. J. Plant Pathol.* 135: 745-760.
- Sayama, H., T. Sato, M. Kominato, T. Natsuaki and J. M. Kaper (1993) Field testing of satellite-containing attenuated strain of cucumber mosaic virus for tomato protection in Japan. *Phytopathology* 83: 405-410.
- Uga H, Y. O. Kobayashi, K. Hagiwara, Y. Honda and T. Omura (2004) Selection of an attenuated isolate of *Bean yellow mosaic virus* for protection of dwarf gentian plants from viral infection in the field. *J. Gen. Plant Pathol.* 70: 54-60.
- 米田恵美・兒玉 泰・石松敏樹・富高保弘 (2017) 大分県のおオズキにおけるウイルス病の発生実態. 九病虫研会報 63 : 23-29.
- (2018年4月30日受領, 10月15日受理)