

# 土壌伝染性ウイルス病対策技術開発への取り組み

津田新哉

独立行政法人 農業・生物系特定産業技術研究機構中央農業総合研究センター

## An Approach for Development of Environment-Friendly Techniques to Control Soil-Borne Viral Diseases

Shinya TSUDA

National Agriculture and Bio-oriented Research Organization  
National Agricultural Research Center

キーワード：土壌伝染，ウイルス，臭化メチル，ピーマン，モザイク病，環境保全型病害防除技術

### 1 はじめに

我が国における野菜生産では、同一作物の周年栽培、栽培様式の多様化等により多種多様な病害虫が常時発生している。そのような状況の中で、それら病害虫の発生を制御するために、栽培期間中に多種類の化学農薬が多数回散布され、環境への負荷あるいは食品の安全性が著しく危惧されている。我が国で生産される生鮮野菜を海外からの輸入品に負けないものとして維持発展させていくためには、安全・安心で新鮮な生産物を消費者に提供していく必要があり、そのために化学農薬への過度の依存から脱却した環境保全型病害虫防除技術の開発が極めて重要である。

しかしながら、施設栽培において常時発生している病害虫、とりわけ土壌伝染性ウイルス病を制御するためには、土壌くん蒸剤の一種、臭化メチル剤による土壌消毒が最も効果的であり、その適用範囲の広さと効果の安定性、さらに作業性の良さなどの観点から農業現場の末端まで広く普及してきた。しかし、1992年、モントリオール議定書締約国会合により、臭化メチルはオゾン層を破壊する物質として指定され、2005年には不可欠用途や検疫用途を除き先進国では全廃されることが決定された。我が国では、現在のところ施設野菜（キュウリ、メロン、スイカ、ピーマン、シシトウ）で発生する土壌伝染性ウイルス病対策として、2007年まで不可欠用途（特例措置）での限られた数量が使用許可されているのみである。2008年以降での許可は、本年行われる国際審査の決議を待たなければならない。このように、不可欠用途での本剤の利用は一時的なものであり、いずれ近い将来には完全に姿を消していく技術であると思われる。そのような状況になっても対応できるよう、安定した防除

効果、広い有効範囲、多くの作型に適応した土壌伝染性ウイルス病害防除技術、とりわけ環境保全型の新規防除技術の開発は喫緊の課題である。

### 2 土壌伝染性ウイルス病

我が国の野菜生産圃場における主要な土壌伝染性ウイルス病は、施設野菜生産ではトウガラシ・ピーマン（シシトウを含む）でのトウガラシマイルドモットルウイルス（PMMoV）によるモザイク病、キュウリ、メロン、スイカなどのウリ科で発生するキュウリ緑斑モザイクウイルス（CGMMV）による緑斑モザイク病やメロンえそ斑点ウイルス（MNSV）によるえそ斑点病などが挙げられる。また、露地野菜生産では、レタスでのミラフィオリレタスビッグベインウイルス（MLBVV）、レタスビッグベイン随伴ウイルス（LBVaV）、野菜ではないがテンサイでのビートえそ性葉脈黄化ウイルス（BNYVV）が挙げられ、チューリップで甚大な被害を与えているチューリップ微斑モザイクウイルス（TMMMV）やチューリップ条斑ウイルス（TuSV）も土壌伝染性である（表1）。

タバコモザイクウイルス（TMV）と同属のPMMoVおよびCGMMVによる土壌伝染は、苗を本圃に定植する際に発生する根表面にできる傷口から侵入・感染する、いわゆる物理的な接触感染であることが知られている。一方、ここで挙げたその他のウイルス（MNSV、MLBVV、LBVaV、BNYVV、TMMMV、TuSV）は、土壌中に広く生息する絶対寄生菌である糸状菌（*Olpidium* 属菌、あるいは *Polymyxa* 属菌）により媒介される生物的伝染である。

臭化メチル剤は、施設栽培における土壌伝染性ウイル

表1 我が国の主な土壌伝染性植物ウイルス一覧

| ウイルス属名               | ウイルス種名 <sup>a)</sup> (略称)                   | 媒介方法  |
|----------------------|---|-------|
| <i>Tobamovirus</i>   | タバコモザイクウイルス (TMV)                           | 接触伝搬  |
|                      | トマトモザイクウイルス (ToMV)                          | 接触伝搬  |
|                      | トウガラシマイルドモットルウイルス (PMMoV)                   | 接触伝搬  |
|                      | キュウリ緑斑モザイクウイルス (CGMMV)                      | 接触伝搬  |
| <i>Carmovirus</i>    | メロンえそ斑点ウイルス (MNSV)                          | 土壌菌伝搬 |
| <i>Carmovirus</i>    | エンドウ茎えそウイルス (PSNV)                          | 土壌菌伝搬 |
| <i>Necrovirus</i>    | トルコギキョウえそウイルス (LNV)                         | 土壌菌伝搬 |
| <i>Necrovirus</i>    | タバコネクロシスウイルス (TNV)                          | 土壌菌伝搬 |
| <i>Ophiovirus</i>    | ミラフィオリレタスビッグベインウイルス (MLBVV)                 | 土壌菌伝搬 |
|                      | チューリップ微斑モザイクウイルス (TMMMV)                    | 土壌菌伝搬 |
| 所属未定                 | <i>Lettuce ring necrosis virus</i> (LRNV)   | 土壌菌伝搬 |
|                      | チューリップ条斑ウイルス (TuSV)                         | 土壌菌伝搬 |
| <i>Varicosavirus</i> | レタスビッグベイン随伴ウイルス (LBVaV)<br>(タバコ矮化ウイルス)      | 土壌菌伝搬 |
| <i>Bymovirus</i>     | オオムギマイルドモザイクウイルス (BaMMV)                    | 土壌菌伝搬 |
|                      | オオムギ縞萎縮ウイルス (BaYMV)                         | 土壌菌伝搬 |
|                      | イネえそモザイクウイルス (RNMV)                         | 土壌菌伝搬 |
|                      | コムギ縞萎縮ウイルス (WYMV)                           | 土壌菌伝搬 |
| <i>Furovirus</i>     | ムギ類萎縮ウイルス (SBWMV)                           | 土壌菌伝搬 |
| <i>Benyvirus</i>     | ビートえそ性葉脈黄化ウイルス (BNYVV)                      | 土壌菌伝搬 |
|                      | <i>Beat soil-borne mosaic virus</i> (BSBMV) | 土壌菌伝搬 |
| <i>Pomovirus</i>     | ジャガイモモップトップウイルス (PMTV)                      | 土壌菌伝搬 |

a) ウイルス名が日本語は我が国で発生しているもの

ス病防除の特効薬として苗定植前の土壌くん蒸に広く利用されてきた。本剤使用によるウイルス病防除技術に代わる同等の効果を発揮する防除技術は、今のところ見あたらない。クロルピクリン・D-Dくん蒸剤やヨウ化メチルクん蒸剤などを利用した化学的防除法の開発も進められているが、下位葉縁が褐変する葉害を生じることがまれにあることから、この回避策を検討しなければならない。

一方、化学農薬のみに頼る防除法は、本来励行しなければならない作業を失念させてしまうことがある。従来の耕種的防除法である、健全な苗・資材・器具の使用と圃場の浄化や栽培方法・肥培管理の改善、あるいは抵抗性品種の利用などを再確認する必要がある。また、近年普及してきた熱水・蒸気による土壌消毒処理に代表される物理的防除法を取り入れた栽培プログラムを実施することも、土壌伝染性ウイルス病の発生頻度を抑える試みとして重要である。私たちは、ピーマンに発生するPMMoVを対象として、ポスト臭化メチルを視野に入れた環境保全型病害管理技術の開発に着手している。その取り組みについて紹介したい。

### 3 PMMoVによるピーマンモザイク病の総合防除への取り組み

トバモウイルス属のPMMoVは、ピーマンやトウガラシにモザイク病を引き起こす重要ウイルスである。本ウイルスに感染したピーマンやトウガラシは、葉に凹凸を伴う明瞭なモザイク症状を示し生育が抑制される。また、

果実の果皮が黄化したり奇形果が発生し、商品価値を著しく損なう。PMMoVによるモザイク病は、1972年に尾崎らにより報告されて以来<sup>1)</sup>、日本各地で発生が確認されている<sup>2,3,4,5,6,7)</sup>。

PMMoVは非常に安定なウイルスで、あらゆる場面で感染性を長期間保持している。さらに、接触伝染力が強く管理作業等で株から株へ容易に伝染するため、連作地域では本病が慢性的に発生し、経済的被害を与え続けている。PMMoVの一次伝染は主として種子伝染と土壌伝染による。種子伝染は70°C、3日間の乾熱種子消毒により効果的に抑制できることが判明している<sup>4)</sup>。本病に対しては、臭化メチル剤に代わる土壌くん蒸剤が開発されておらず、代替技術の確立は喫緊の課題である。

このような状況の中、農林水産省ではPMMoVによるピーマンモザイク病の総合防除技術を確立するため、「土壌消毒用臭化メチルの代替技術の開発に関する研究(平成8~10年:地球環境プロ)」および「臭化メチル全廃に対応するための病害虫制御の緊急技術開発(平成13~15年;IPMプロ)」プロジェクトが推進されてきた。本プロジェクトでは、土壌の熱水消毒によるトバモウイルス不活性化技術の開発、土壌中のウイルス検出技術と圃場診断法の開発、土壌伝染遮断技術の開発、汚染根不熟促進技術の開発、弱毒ウイルスの開発が行われた。

### 4 土壌からのウイルス検出法の確立

種子伝染を除きPMMoVの一次伝染源は汚染土壌とされており、適切な防除法を選択するためには圃場のウイ

ルス汚染程度を把握することが重要である。従来の土壌中のウイルス検出方法は、緩衝液による土壌の抽出液をタバコ等の検定植物に接種して、病斑数を測定する生物検定法であった。しかしながら、検定植物の育苗場所の確保や操作の煩雑性など、多数の試料を検定するには不向きである。一方、酵素結合抗体法 (ELISA) は、コストも比較的安く、迅速かつ大量の試料を同時に検定できる。土壌中のウイルス検出法として、簡便な間接 ELISA 法が既に開発されているが<sup>8)</sup>、非特異反応が出やすいことが指摘されている。

我々は、特異性の高い二重抗体サンドイッチ法 (DAS-ELISA 法) による土壌からの高感度ウイルス検出法を検討した。その結果、リン酸緩衝液に 2% スキムミルクと 0.05% Tween 20 を添加した土壌の抽出液を用いることにより、非特異的な反応を抑えウイルスを効率よく検出することに成功した<sup>9)</sup>。今回確立した方法により、茨城県内のピーマン圃場から採取した土壌中の PMMoV 検出を試みたところ、モザイク病発生圃場の全ての土壌において測定値 ( $A_{405}$ ) が 0.1 以上であったのに対し、未発生圃場の土壌は 0.1 以下であった (図 1)。全国各地の主要ピーマン栽培圃場から採取した土壌からもほぼ同様な

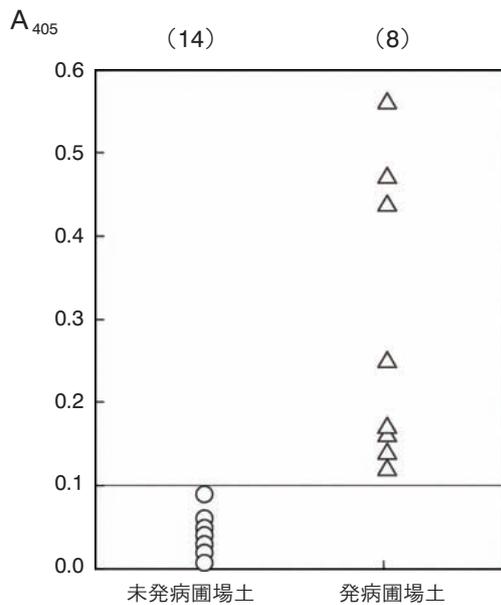


図 1 ピーマン栽培圃場における PMMoV の土壌汚染度調査  
上記 ( ) 内は、調査圃場数を示す。

結果が得られた。よって、本法はピーマン圃場の土壌中におけるウイルス病汚染程度の定植前圃場診断技術として利用できることが示された。

## 5 抵抗性品種の利用による防除

ピーマンやトウガラシが属するカプシカム属には、トバモウイルスに対して抵抗性を示す  $L$  遺伝子を保有している野生種が知られている。それらは、 $L^1, L^2, L^3, L^4$  の 4 つの異なる遺伝子が同一の遺伝子座において対立遺伝子的な遺伝様式を示すとされている<sup>10)</sup>。また、これら 4 つの  $L$  遺伝子に対応するように、トバモウイルスは  $P_0$  型、 $P_1$  型、 $P_{1,2}$  型、 $P_{1,2,3}$  型と分けられる 4 種類の病原型を有している (表 2)。 $L$  遺伝子群による抵抗性反応の特徴は、それら 4 遺伝子が階層的なことである。例えば、 $L^2$  遺伝子を打破する  $P_{1,2}$  型トバモウイルスは同時に  $L^1$  遺伝子を打破するため、一度抵抗性が破られると  $L^2$  遺伝子より下層の抵抗性遺伝子を保有する品種では、ウイルス感染の拡大を止められない。現在では、 $L^3$  遺伝子を導入した品種の普及が進んでいるが、全国的にそれを打破するウイルス系統の発生も報告されており<sup>11)</sup>、栽培圃場での  $L^3$  遺伝子打破系統ウイルスの蔓延化が危惧されている。このため、 $L^3$  遺伝子を打破するウイルス系統に対して抵抗性を示す  $L^4$  遺伝子保有ピーマン品種の栽培は、 $L^4$  遺伝子打破系統ウイルスを発生させないためにもウイルス甚発生地域で 1 作型での作付等、圃場土壌中のウイルス濃度を下げることのクリーニングクロープとしての利用に限定し、決して連作などをしないような栽培上の工夫が必要である。

## 6 弱毒ウイルスによる生物防除

弱毒ウイルスを利用した生物防除法は、環境保全型農業を実践する上で、さらに抵抗性品種に対する打破系統ウイルスが発生している現状では非常に期待される技術である。従来、PMMoV 強毒株に対して 4 種類の弱毒ウイルス株が作出されているが<sup>12,13,14,15)</sup>、栽培条件によってはモザイク症状が現れ、生育に影響が出る場合がある<sup>16)</sup>。これらの弱毒ウイルス株は、 $L^3$  遺伝子を持つピーマン品種ではウイルス処理部分にえそ斑が生じ全身移行

表 2 カプシカム属が有するトバモウイルス抵抗性

| カプシカム属種名                             | 遺伝子型        | トバモウイルス病原型           |                   |                            |                               |
|--------------------------------------|-------------|----------------------|-------------------|----------------------------|-------------------------------|
|                                      |             | $P_0$<br>(TMV, ToMV) | $P_1$<br>(PaMMoV) | $P_{1,2}$ (S)<br>(PMMoV-J) | $P_{1,2,3}$ (I)<br>(PMMoV-Ij) |
| <i>C. annuum</i> cv. Early Calwonder | $L^+ / L^+$ | S                    | S                 | S                          | S                             |
| <i>C. annuum</i> cv. Bruinsma Wonder | $L^1 / L^1$ | R                    | S                 | S                          | S                             |
| <i>C. frutescens</i> cv. Tabasco     | $L^2 / L^2$ | R                    | R                 | S                          | S                             |
| <i>C. chinense</i> PI 159236         | $L^3 / L^3$ | R                    | R                 | R                          | S                             |
| <i>C. chacoense</i> PI 260429        | $L^4 / L^4$ | R                    | R                 | R                          | R                             |

S: 全身感染 R: 局部感染で非全身感染 (抵抗性)

しないため干渉効果を発揮することができない。現在普及しているピーマン品種には、ほとんど $L^3$ 遺伝子が交雑育種により導入されているため、本技術は適用できない。最近、 $L^3$ 遺伝子保有ピーマン品種で増殖できるPMMoV遺伝子が明らかとなった<sup>11)</sup>。また、本ウイルスの弱毒性に関わる遺伝子もおおよそ特定された<sup>17)</sup>。これらの知見を基盤として、既存弱毒株の弱毒性に関与する遺伝子変異、さらに $L^3$ 遺伝子保有ピーマン品種で増殖できる遺伝子変異を組み合わせた弱毒候補株の作出が試みられた<sup>18)</sup>。この株は、温室内ポット試験では既存弱毒株と比べさらに病徴が弱く、干渉効果も認められている<sup>19)</sup>。今後、有望な弱毒株を作出する新手法として注目される技術開発である。

## 7 土壤伝染を抑える技術

### 7.1 ピートモス成型ポットを利用した土壤伝染抑制

PMMoVによるモザイク病は移植直後に発病した場合、その後の生育抑制が大きく、20~50%の減収となる。

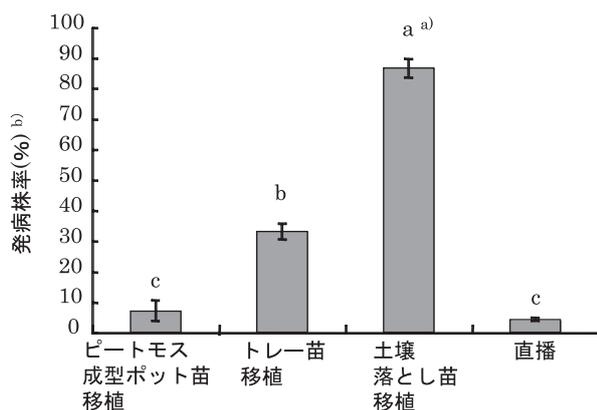


図2 PMMoV汚染土へのピーマン苗の異なる移植法とその後のモザイク病発病株率

- a) 異なる文字は, Turkey 検定により, 1%水準で有意差があることを表す  
b) 発病株率は3反復の平均



図3 異なる移植法による PMMoV 汚染土へのピーマン苗移植後の生育状況  
(左: トレー苗移植, 中央: ピートモス成型ポット苗移植, 右: 土壌落とし苗移植)

寒天培地を用いたモデル試験により, PMMoVの土壤伝染は移植時に生じる根の傷口からの感染が主原因と考えられたため<sup>20)</sup>, 数種の異なる移植法によるウイルス発病株率の違いを調査した。ポット苗から土をふるい落とし根が剥き出しの状態での汚染土に移植(土壌落とし苗移植)した場合, 約80%の発病株率を示した。しかし, ピートモス成型ポットで育苗した苗をそのポットごと汚染土に移植(ピートモス成型ポット苗移植)した場合は0~14%の発病株率に抑えられ, 十分な発病抑制効果が確認された(図2, 3)<sup>21)</sup>。このことは, 移植作業時に生じた根面上の微少な傷からウイルスが侵入・感染するという理論を傍証しており, 圃場現場における実際の定植作業においても苗の根が直接汚染土に触れないよう根圏を保護することが重要であることを実証している。今後, 実用化にあたってコストや利便性を考慮して, ピートモス成型ポット以外の保護資材の検索・利用も検討すべきであろう。

### 7.2 熱水(蒸気)土壤消毒によるウイルスの不活性化

熱水または蒸気土壤消毒法は, 臭化メチル剤利用土壤消毒法に代わる技術として様々な病害虫に対して防除効果が確認されている。そこで, 熱水土壤消毒法についてトバモウイルス病に対する防除効果を検討した。各種トバモウイルスの罹病植物をガーゼに包み異なる深さに埋め込み, 透明ポリフィルムで覆った土壤表面に95°Cの熱水(200 liter/m<sup>2</sup>)を散水した。処理5日後に各深さに埋め込んだ試料を取り出し, 生物検定法によりウイルス活性を測定した。その結果, 土壤温度が90°C以上に上昇した深さ5~10cmでは何れの試料中のウイルスも不活性化したが, 15cm以下の深さに埋めたウイルスはその活性は低下したものの依然として感染性を保持していた。これらのことから, 90°C以上の土壤温度が確保できる比較的表層であれば, 本法はウイルスを確実に不活性化し, トバモウイルス病の防除に有効であると考えられた<sup>22)</sup>。

一方, ウイルス汚染土の上に滅菌土を10cm以上重層して移植した場合, 土壤伝染は起こらなかった<sup>22)</sup>。前述のピートモス成型ポット移植の事例とも併せ, 土壤伝染は移植時の傷によって起こり, その後の根の自然伸張期時には, ウイルス感染は起こらないのであろうと考えられる<sup>20)</sup>。このことから, 比較的表層のウイルスを確実に不活性化できれば, 移植時の土壤伝染を抑えられる可能性がある。最近, 圃場レベルにおける土壤の蒸気消毒によりトバモウイルスの土壤伝染が抑制された例が報告された<sup>23)</sup>。今後, 土壤内病原菌・ウイルス・線虫害等との同時防除を目標として熱水または蒸気消毒技術の利用を積極的に検討していく必要がある。

### 7.3 土壌への有機質資材の添加によるウイルス不活性化の促進

一般にトバモウイルスは安定性が高く、PMMoVについては土壌中の根で6ヶ月以上感染性を保持すると報告されている<sup>4,5)</sup>。また、PMMoV罹病残渣を土壌に混和することで、土壌伝染が容易に起こる<sup>6,21,24)</sup>。このことから、圃場では土壌中の植物残渣に感染性を持つウイルスが長期間残存し、伝染源になっていると推察される。そこで、土壌中植物残渣に含まれるPMMoVの不活性化を積極的に促進するため、種々の有機質資材を土壌に添加してPMMoVの不活性化程度を比較した。その結果、各種資材の中ではセルロース添加によってPMMoVの不活性化が最も促進されることが確認された<sup>25)</sup>。また、培養開始時に抗生物質を添加したところ、セルロースを添加したことによるPMMoV不活性化効果が消失した。よって、セルロース添加によるPMMoVの不活性化促進には、土壌中に生息するセルロースを分解する微生物が重要な役割を果たしていると推察される。

## 8 管理作業によるウイルスの接触・感染阻止技術

トバモウイルスは接触伝染するため、わずかな発病でもその後の管理作業で容易に圃場全体に蔓延する。現在までに、多くの抗ウイルス剤の探索が行われてきた<sup>26)</sup>。そのなかで、シイタケ菌糸体抽出物であるレンテミン(野田食菌工業)またはスキムミルクの葉面散布が、優れたウイルス感染阻止効果を発揮した<sup>4,27,28)</sup>。本剤による感染阻止の作用機構は、薬剤が糊のような働きをしてウイルス粒子が凝集することにより、その後の感染が阻止されると推察された<sup>27)</sup>。現在、レンテミンは抗ウイルス剤として唯一農薬登録されており、作業時の手指・器具消毒および移植・摘芽・誘引などの作業時直前散布により、キュウリ、トマト、ピーマン、タバコおよびシンビジウムに対するトバモウイルスの接触・感染阻止剤として販売されている。

群馬県ではトマトの管理作業時に使用するハサミで接触伝染するトマトかいよう病が問題となっている。本病の伝染を防止するひとつの方法として、収穫用採果ハサミで一旦握った後解放する際にハサミの刃の部分に液体を噴霧する仕組みを持つ「消毒液自動噴霧ハサミ」が開発・利用されるようになった<sup>29)</sup>。そのハサミは、現在市販されている。そこで私たちは、その「消毒液自動噴霧ハサミ」をピーマンの剪定作業等に用いることによりPMMoVの接触伝染阻止効果を検討した。本ハサミの刃先をPMMoV罹病葉粗汁液で汚染させ、レンテミン溶液やスキムミルク溶液により刃先を自動噴霧洗浄後、ピーマン葉に切り込み接種した。無処理区では20株中14~20株が感染したのに対して、消毒液処理区では20株中0~2株に抑えられ、高い接触伝染阻止効果が確認された<sup>30)</sup>。今後は、ウイルス病用処理液と殺菌剤との混合

液を用いることにより、管理作業用「消毒液自動噴霧ハサミ」を使用したウイルス病と接触伝染性細菌病の同時防除が可能と考えられる。

## 9 まとめ

オゾン層を破壊するとされている臭化メチル剤が、2005年以降土壌くん蒸剤として使用できなくなるがPMMoV抵抗性ピーマン品種に対する打破系統ウイルスが全国的に広く発生している現状では、本技術に代わる防除法を開発することは容易ではない。よって、現有の抵抗性品種の利用を軸としながら、本稿で述べた種々の防除技術を組み合わせ、ピーマンモザイク病の発病を抑える総合防除技術のシステム化が肝要と思われる。

### 摘要

我が国で発生する土壌伝染性ウイルス病、特にトウガラシマイルドモットルウイルスによるトウガラシ・ピーマンモザイク病について概説した。本ウイルス病の防除のために利用されてきた臭化メチル剤が2005年に撤廃されたことにより、代替技術が求められている。ピーマン栽培圃場の本ウイルスによる汚染程度を正確に把握する技術、本ウイルス病の抵抗性品種、その品種が持つ抵抗力を持続させる耕種的、あるいは生物的防除法を開発・実用化することにより、本ウイルス病の環境保全型総合防除システムを確立しピーマンの安定生産ラインを確保することが可能となる。

### 引用文献

- 1) 尾崎武司・荒井 滋・高橋 実. 1972. トウガラシから分離されたタバコモザイクウイルスの1系統について. 日植病報. 38: 209
- 2) 後藤英世・花田 薫・板井 隆・佐藤俊次・藤澤一朗. 1993. 大分県のピーマンから検出されたウイルス. 九病虫研会報. 39: 48-51
- 3) 後藤忠則・土崎常男・飯塚典男. 1981. 北海道のトウガラシから分離されたタバコモザイクウイルス. 日植病報. 47: 409-410
- 4) 長井雄治. 1981. タバコ・モザイク・ウイルスに起因するトマトおよびピーマンのモザイク病の防除に関する研究. 千葉農試特報. 9: 1-109
- 5) 長井雄治・竹内妙子・栃原比呂志. 1981. タバコ・モザイク・ウイルス-トウガラシ系によるピーマンのモザイク病. 日植病報. 47: 541-546
- 6) 竹内繁治. 2000. Capsicum属植物におけるトバモウイルス病の発生生態とその防除に関する研究. 高知農技セ特報. 3: 1-53
- 7) 津田新哉・山中雅典・Atiri, G.I.・千葉恒夫・藤澤一朗. 1995. 茨城県神栖町ピーマン栽培地帯のウイルス病発生調査. 関東病虫研報. 42: 79-81

- 8) Takeuchi, S., Hikichi, Y., Kawada, Y., Okuno, T. 2000. Detection of tobamoviruses from soils by non-precoated indirect ELISA. *J. Gen. Plant Pathol.* 66: 153-158
- 9) Ikegashira, Y., Ohki, T., Ichiki, U.T., Higashi, K., Hagiwara, T., Omura, T., Honda, Y., Tsuda, S. 2004. An immunological system for the detection of *pepper mild mottle virus* in soil from green pepper fields. *Plant Dis.* 88: 650-656
- 10) Rast, A.T.B. 1988. Pepper tobamoviruses and pathotypes used in resistance breeding. *Capsicum Newsletter.* 7: 20-23
- 11) Tsuda, S., Kirita, M., Watanabe, Y. 1998. Characterization of a pepper mild mottle tobamovirus strain capable of overcoming the  $L^3$  gene-mediated resistance, distinct from the resistance-breaking Italian isolate. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 11: 327-331
- 12) 後藤英世・板井 隆・佐藤俊次. 1997. タバコモザイクウイルス-トウガラシ系およびキュウリモザイクウイルスによるピーマンモザイク病防除のための弱毒ウイルスの作出とその効果. *大分農技セ研報.* 27: 79-122
- 13) 後藤忠則・飯塚典男・小餅昭二. 1984. 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. *日植病報.* 50: 221-228
- 14) 長井雄治. 1987. タバコモザイクウイルス-トウガラシ系弱毒ウイルス, C-1421 の作出. *日植病報.* 53: 168-174
- 15) 米山伸吾・塚本ひで子. 1986. TMV-P によるピーマンウイルス病の防除 (2) 弱毒ウイルスによる防除効果 (その2). *日植病報.* 52: 562
- 16) 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モザイク病 (TMV-P) 防除. *九病虫研報.* 34: 25-29
- 17) Hagiwara, K., Ichiki, T.U., Ogawa, Y., Omura, T., Tsuda, S. 2002. A single amino acid substitution in 126-kDa protein of *Pepper mild mottle virus* associates with symptom attenuation in pepper; the complete nucleotide sequence of an attenuated strain, C-1421. *Arch.Virol.* 147: 833-840
- 18) 一木珠樹・萩原恭二・内川敬介・津田新哉・大村敏博. 2003. トウガラシマイルドモットルウイルスの弱毒化に関与する変異とそれらの組み合わせによる相乗効果. 第51回日本ウイルス学術集会・総会. アブストラクト. IP235, p285
- 19) 長岡 (中園) 栄子・一木 (植原) 珠樹・大村敏博. 2004. 人工弱毒トウガラシマイルドモットルウイルス TPa18ch の干渉効果. *日植病報.* 70: 238
- 20) 大木健広・津田新哉・本田要八郎. 2003. トウガラシマイルドモットルウイルスの土壌伝染要因の解析. *日植病報.* 69: 334
- 21) 大木健広・津田新哉・本田要八郎. 2003. ピートモス成型ポット移植によるトウガラシマイルドモットルウイルス (PMMoV) の土壌伝染抑制. *関東病虫研報.* 50: 29-32
- 22) Honda, Y., Ohki, T., Mikoshiba, Y., Kobayashi, Y.O. 2004. Trial for inactivation of soil-borne tobamoviruses by soil sterilization with hot water in plastic-film house. *Proceedings of the 15th International Plant Protection Congress, in Beijing.* p 695
- 23) 竹内繁治・川田洋一. *Pepper mild mottle virus* の土壌伝染に対する蒸気消毒の防除効果. 2004. *日植病報.* 70: 238
- 24) Pares, R.D., Gunn, L.V. 1989. The role of non-vectored soil transmission as a primary source of infection by pepper mild mottle and cucumber mosaic viruses in glasshouse-grown capsicum in Australia. *J. Phytopathol.* 126: 353-360
- 25) 岡 紀邦・大木健広・本田要八郎・松本英樹・西尾 隆. 2004. 土壌へのセルロース添加によるトウガラシマイルドモットルウイルスの不活性化促進. *土肥誌.* 75: 673-677
- 26) 下村 徹. 1984. 抗植物ウイルス剤の実用性と研究の現状. *植物防疫.* 38: 316-320
- 27) 日比忠明・本田要八郎・小室康雄. 1981. 数種抗ウイルス性物質の探索. *日植病報.* 44: 394
- 28) 井上 満・青木宏史. 1983. ピーマンの TMV 症状とスキムミルク散布によるその防除. *農業および園芸.* 58: 1158-1162
- 29) 漆原寿彦・原 昌生・小林修武・酒井 宏・白石俊昌. 2002. 消毒液自動噴霧ハサミによるトマトかいよう病の防除. *関東病虫研報.* 49: 39-41
- 30) 本田要八郎・大木健広・久下一彦・細川 健. 2005. 消毒液自動噴霧ハサミを利用したピーマンモザイク病の接触伝染防止. *関東病虫研報.* 51: 176