

高知県の露地栽培トウガラシに発生するウイルス病 第1報 検出されるウイルスの種類と性質

竹内繁治・古谷眞二・亀谷満朗*
(高知県農業技術センター・* 山口大学農学部)

Virus diseases of pepper, *Capsicum annuum* L., cultivated at open fields in Kochi Prefecture

1. Properties of the viruses detected from pepper plants

By Shigeharu TAKEUCHI, Shinji KOTANI and Mitsuro KAMEYA-IWAKI*

(Kochi Agricultural Research Center, Nankoku, Kochi 783, Japan ; *Faculty of Agriculture, Yamaguchi University)

緒 言

高知県では中山間地を中心に、シシトウガラシやピーマンなどのトウガラシ (*Capsicum annuum* L.) が水田や桑園の転換作物として露地栽培され、これらの地域の重要な作物の1つとなっている。露地栽培トウガラシにはウイルス病がしばしば発生し、収量や品質の低下を招くことから、安定生産の阻害要因となっている。我が国のトウガラシに発生するウイルス病については、すでに多くの報告があるが、圃場での発生実態についての記述は少ない。本県においてもこれまで詳細な調査は行われておらず、ウイルス病の発生実態には不明の点が多かった。そこで、高知県内の露地栽培トウガラシに発生するウイルス病について発生調査を行い、病原ウイルスの種類とその性質および圃場での発生状況を明らかにした。

本研究を行うにあたり、農林水産省北海道農業試験場の本田要八郎博士からキュウリモザイクウイルス (CMV) のY系統およびトウガラシ系統の標準ウイルス株ならびに検定植物の種子を分譲していただいた。ここに記して深く感謝の意を表する。

材料および方法

1. 試料の採集

1990年から1992年の6月から9月に、高知県内の露地栽培トウガラシ (ピーマンおよびシシトウガラシ) の主産地において、ウイルス病様の症状を

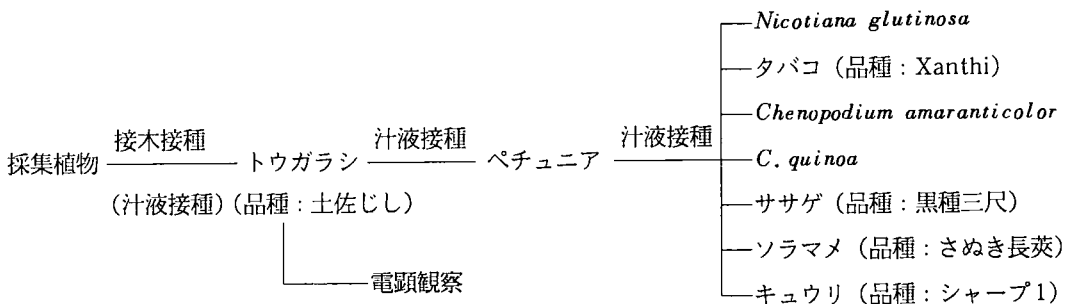
呈した株を採集し、一部を -85°C で凍結保存したうえで、以下の試験に供した。

2. 病原ウイルスの検出

1) 判別植物に対する接種

1990年は現地にて採集した病植物をタバコ (品種: Bright yellow) などに接種し、病徴を現したタバコの上位葉を判別植物への接種源とした。判別植物には *Nicotiana glutinosa*, *Chenopodium amaranticolor*, ササゲ (品種: 黒種三尺), ソラマメ (品種: 早生長莢), トウガラシ (品種: 青トウ) を用いた。

一方、1991年および1992年には第1図に示した手順で接種試験を行った。すなわち、現地圃場で採集した植物を接穂としてトウガラシ (品種: 土佐じし) の幼苗に接木接種し、病徴を現した台木の腋芽を接種源としてペチュニアに汁液接種した。次に、このペチュニアの接種葉または上位葉を接種源として、*N. glutinosa*, タバコ (品種: Xanthi), *C. amaranticolor*, *C. quinoa*, ササゲ (品種: 黒種三尺), ソラマメ (品種: さぬき長莢) およびキュウリ (品種: シャープ1) に汁液接種した。接木接種において、接穂が活着しなかった場合は、凍結保存した試料を接種源としてトウガラシ幼苗に汁液接種し、病徴を現した上位葉をペチュニアへの接種源とした。供試植物はいずれもガラス温室内で育苗し、汁液接種は0.1Mリン酸緩衝液 (pH7.0) を用いたカーボランダム法で行った。



第1図 トウガラシからのウイルス検出手順

2) 電子顕微鏡観察

1990年は現地で採集した病葉を材料とし、2%リンタングステン酸 (PTA, pH6.5) を用いたDN法によって観察した。また、1991年および1992年は接種によって感染したトウガラシの病葉汁液を1%グルタルアルデヒドを用いてグリッド上で固定した後、2%PTAで電子染色して観察した。

3. 病原ウイルスの性質

1) キュウリモザイクウイルス (CMV) の性質

(1) 数種植物の反応

1991年および1992年に検出されたCMVをタバコ (品種: Xanthi nc) で増殖して供試した。接種はアズキ (品種: 水原在来99号), エンドウ (品種: 三十日絹莢または仏国大莢), ヒョウタン (品種: 大兵丹) およびシロウリ (品種: さぬき白瓜または桂大白瓜) に行い、およそ3週間病徴を観察した。

(2) 血清学的性質

トウガラシから検出され、数種植物の反応が異なった2種類のCMVについて、*C. quinoa* を用いた単一局部病斑分離を行い、2つの分離株を得た。この2分離株をタバコ (品種: Xanthi nc) で増殖し、Takanami (1981) の方法に準じて精製した。この精製ウイルスを20~21日間隔で3回、Freund's complete adjuvantとともに家兎に筋肉注射し、最終免疫の約1ヵ月後に全採血を行って抗血清を得た。本抗血清を用い、ゲル内二重拡散法によって血清反応を行った。ゲルの組成は10mMリン酸緩衝液 (pH7.5), 2.5mMEDTA, 0.05% アジ化ナトリウム, 0.8% アガロースとした。抗原には、タバコ (品種: Xanthi nc) で増殖したCMVをクロロホルムによる清澄化処理と1回の超遠心 (100,

000g, 90分) で濃縮して用いた。対照ウイルスは北海道農試から分譲されたCMV-Y系統 (Y血清型) およびCMV-トウガラシ系統 (P血清型) を用いた。

3) タバコモザイクウイルス (TMV) の性質

(1) 数種植物の反応

1990年から1992年に検出されたTMVをタバコ (品種: Xanthi) で増殖して数種植物に接種し、およそ3週間病徴を観察した。1990年にはタバコ (品種: Bright yellow), トマト (品種: 福寿2号) およびピーマン (品種: エース) を供試し、1991年および1992年にはタバコ (品種: Bright yellow) または *N. sylvestris*, トマト (品種: 大型福寿), トウガラシ (品種: ししほまれ) を用いた。また、1990年に採集した試料について *N. glutinosa* による単一局部病斑分離を行い、得られたウイルスを分離株Sとした。本分離株をトマト6品種およびトウガラシ6品種に接種し、病徴を観察するとともに、*N. glutinosa*, タバコ (品種: Xanthi nc), *C. amaranticolor* に戻し接種を行って感染の有無を確認した。なお、比較のためにTMV普通系統、トマト系統およびトウガラシ系統 (いずれも当研究室保存株) を同様に接種した。

(2) 血清学的性質

分離株Sについて、ゲル内二重拡散法によって血清学的性質を検討した。ゲルの組成は20mMリン酸緩衝液 (pH7.2), 0.01% アジ化ナトリウム, 0.8% アガロースとし、抗原にはクロロホルムによる清澄化処理と4回の分画遠心 (130,000g, 90分と9,000g, 10分) によって精製したウイルスを用いた。また、対照として農業研究センター・ウイルス病診断研究室保存のTMV普通系統, トマト系統,

第1表 トウガラシから検出されたウイルスの粒子の形態と判別植物の反応

粒子の形態	判別植物の反応														検出ウイルス
	<i>Nicotiana glutinosa</i>		タバコ (Bright yellow または Xanthi) ^{a)}		<i>Chenopodium amaranticolor</i>		<i>C. quinoa</i>		ササゲ (黒種三尺)		ソラマメ (早生長莢 または さめき長莢)		キュウリ (シャープ1)		
	接種葉	上葉	接種葉	上位葉	接種葉	上位葉	接種葉	上位葉	接種葉	上位葉	接種葉	上位葉	接種葉	上位葉	
球状	- ^{b)}	M (mal)	-	M (mal)	NS	-	NS	-	NS	-	NS	-	-	M	CMV
棒状	NS	-	- (ns)	M (N)	NS (cs)	-	NS (cs)	-	-	-	-	-	-	-	TMV
球状	-	-	-	-	CS (mal)	CS (mal)	CS (mal)	CS (mal)	NS	-	- (NS)	M	-	-	BBWV

a) () 内は品種名。

b) - : 無病徴, M : モザイク, NS : えそ斑点, CS : 退緑斑点, mal : 奇形, () 内はときにまたは品種によって現れる反応を示す。

第2表 ウイルス病様症状を呈したトウガラシから検出されたウイルスと種類別検出数

感染ウイルス	検出数		
	1990年	1991年	1992年
CMV	6	27	55
TMV	1	8	5
BBWV	0	1	3
CMV+BBWV	0	1	3
-	5	24	19
合計	12	61	85

トウガラシ系統およびU系統の純化ウイルスを用いた。抗血清は同研究室保有のTMV各系統に対するものを使用した。

結 果

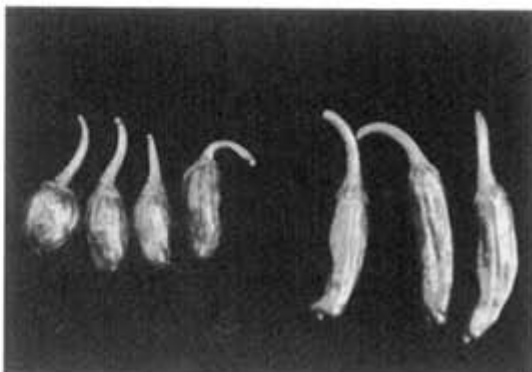
1. トウガラシから検出されたウイルス

高知県の露地栽培トウガラシから検出されたウイルスは、粒子の形態および判別植物の反応から第1表に示したように3種類に類別された。第1のウイルスは粒子が球状で、*N. glutinosa*、タバコおよびキュウリにモザイクが認められたことからCMVと判定した。第2のウイルスは粒子が棒状で、タバコにのみ全身病徴が観察されたことからTMVと判定した。第3のウイルスは粒子が球状で、*C. amaranticolor*、*C. quinoa* およびソラマメに全身病徴が観察されたことからソラマメウイルストウ

ルス (BBWV) と判定した。これらのうち、最も高頻度に検出されたのはCMVであり、TMVおよびBBWVの検出数は少なかった。また、同一植物からCMVとBBWVが重複して検出されたこともあった (第2表)。

2. 各ウイルスに感染したトウガラシの圃場における病徴

CMV単独感染株の病徴は多様であり、葉にモザイク、退緑斑点、えそ斑点あるいは輪紋、葉脈透化などが認められたほか、糸莢、茎および果梗のえそなども観察された。また、シシトウガラシにおいては、果実にも激しいモザイクや奇形が認められた (第2図)。一方、TMV感染株の病徴はこれよりも軽く、葉にモザイクやえそ斑点がみられたが、果実にモザイクなどの病徴が認められることは稀であった。



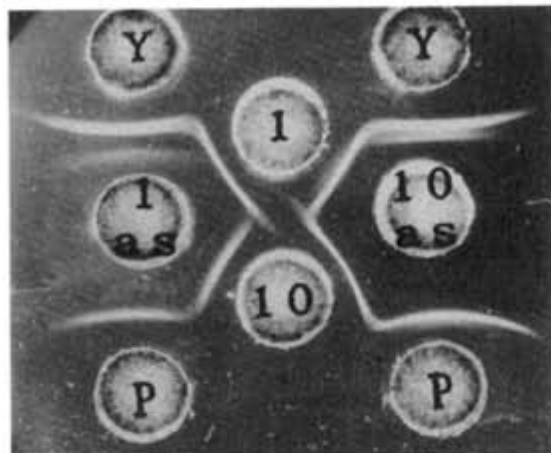
第2図 CMVに感染したシシトウガラシの果実 左：罹病株の果実, 右：健全株の果実。

BBWV 単独感染株の病徴はさらに軽く、葉に軽いモザイクが認められただけで、果実には病徴が認められなかった。CMVとBBWVが重複して感染した株の病徴は、CMV 単独感染株の病徴とほぼ同様であった。

3. CMVの性質

トウガラシから検出されたCMVはアズキ、エンドウ、ヒョウタンおよびシロウリの反応によって、大きく2つのグループに分かれた。すなわち、アズキは無病徴、エンドウは局部病斑のみを生じ、ヒョウタンとシロウリには全身病徴を生じるもの（グループA）と、アズキとエンドウには全身病徴を生じ、ヒョウタンとシロウリには全身病徴を生じないもの（グループB）が存在した。なお、前者の一部にはエンドウで全身病徴またはヒョウタンで無病徴の試料があった。

グループAの代表的な試料から分離したウイルスを分離株1、同様にグループBの代表的な試料から分離したウイルスを分離株10とし、これらに対



第3図 シントウガラシから分離したCMVのゲル内二重拡散法による血清反応

1: 分離株1, 10: 分離株10, Y: CMV-Y系統, P: CMV トウガラシ系統, 1as: 分離株1に対する抗血清, 10as: 分離株10に対する抗血清。

第3表 数種植物の反応が異なるCMVの血清型および年次別検出数

供試植物の反応				血清型	検出数	
アズキ (水原在来99号) ^{a)}	エンドウ (仏国大英)	ヒョウタン (大兵丹)	シロウリ (さめき白瓜, 桂大白瓜)		1991年	1992年
- ^{b)}	L (S)	S	S	Y	23	47
S	S	-	-	P	4	11

a) () 内は品種名。

b) S: 全身病徴, L: 局部病斑, -: 無病徴, () 内はときに現われる病徴。

する抗血清を作製した。分離株1と分離株10に対する抗血清の力価は、重層法でそれぞれ2,048倍と1,024倍であった。本抗血清を用い、ゲル内二重拡散法によって両分離株の血清学的関係を検討したところ、分離株1と分離株10の沈降帯の間にはスパーが形成された。また、分離株1の沈降帯はCMV-Y系統の沈降帯と、分離株10の沈降帯はCMVトウガラシ系統の沈降帯と完全に融合し、分離株1の血清型はY型、分離株10の血清型はP型であることが明らかになった（第3図）。次に、1991年および1992年に検出された他のCMVについて、同様に血清型を調べた。その結果、植物の反応が異なった両グループは血清学的にも異なり、グループAの血清型はすべてY型、グループBの血清型はすべて

P型であった（第3表）。検出頻度はY型の方が常に高かったが、P型も毎年検出された。また、圃場別にみると同一圃場において両血清型が混在していた場合もあった（第4表）。

第4表 トウガラシ栽培圃場におけるCMV各血清型の分布

年次	CMV発生圃場数	血清型別発生圃場数		
		Y型	P型	混在
1991	23	21 (91.3) ^{a)}	3 (13.0)	1 (4.3)
1992	46	36 (78.3)	13 (28.3)	3 (6.5)

a) () 内の数字は発生圃場率(%)。

圃場で観察された病徴と検出されたCMVの血清型の関係を見ると、葉のえそ発生程度の点で、P型がY型よりもやや軽い傾向が認められたが、その他はほぼ同様であり、CMVの血清型と病徴との間には一定の関係は認められなかった(第5表)。また、分離株1および分離株10をトウガラシ19品種(または系統)、*C. chinense* および *C. pubescens* に接種し、病徴を比較したところ、圃場での観察結果と同様に両者の病徴に明らかな差は認められなかった(第6表)。

第5表 CMVの血清型とトウガラシの病徴

病 徴	血清型別発現株数	
	Y型(82株)	P型(24株)
葉のモザイク	60(73.2) ^{a)}	19(79.2)
葉の退緑斑点	9(11.0)	2(8.3)
葉のえそ斑点(輪点)	20(24.4)	0(0)
糸 葉	9(11.0)	7(29.2)
葉の黄化	11(13.4)	4(16.7)
茎 えそ	43(52.4)	4(16.7)

a) ()内の数字は発現株率(%)。

第6表 CMV分離株の数種トウガラシ類における病徴

供試植物名	品種・系統名	病 徴	
		分離株1(Y型)	分離株10(P型)
<i>Capsicum annuum</i> (トウガラシ)	ししほまれ	M ^{a)}	M
	伏見甘長	M	M
	大獅子	M	VC
	南京早椒	M	M
	柿子	M	M
	平安栄光	M	M
	埼玉	m	M
	十市改良	M	M
	ハンガリアン	M	M
	伊勢	M	M
	タカノツメ	M	M
	メリマック・ワンダー	M	M
	三重みどり	M	M
	アマトン	M	M
	キャッシュ	M	M
	高園1号	M	M
	ピーマン育成系統	m	M
	LS279	M	M
	PI159236	M	M
<i>C. chinense</i>	PI315008	M,N	M,N
<i>C. pubescens</i>	LS649	M,N	M,N

a) M: 激しいモザイク, m: 軽微なモザイク, VC: 葉脈透化, N: えそ。

4. TMVの性質

トウガラシから検出されたTMVは、タバコ(または *N. sylvestris*)、トマトおよびトウガラシの反応によって、大きく3つのグループに類別できた。

すなわち、①タバコおよびトマトに全身病徴を生じるが、トウガラシには局部病斑のみを生じるもの、②タバコには局部病斑のみを生じ、トマトは無病徴でトウガラシに全身病徴を生じるものおよび③タ

バコに局部病斑または全身えそを生じ、トマトは無病徴でシシトウガラシに局部病斑のみを生じるものが存在した(第7表)。これらのうち、③のグループの代表的な試料(9009)から分離した分離株Sについて、トマトおよびトウガラシの数品種に対する寄生性を検討した。結果は第8表に示したように、トマトでは全ての品種で感染が認められなかった。一方、トウガラシのうちTMV感受性品種である「土佐じし」では全身感染が認められたが、TMV普通系統およびトマト系統に対して抵抗性の「トサヒメ」、「オリジナル」、「新さきがけ」、「土佐ひかりD」および「ししほまれ」では、接種葉にえそ斑点を生じるのみで全身感染はみられなかった。

次に、本ウイルスとTMVの数系統との血清学的関係をゲル内二重拡散法で調べた。その結果、本ウイルスはTMV-U系統と血清学的に一致することが明らかになった(第4図)。

考 察

わが国のトウガラシに発生し、モザイクなどの病徴を生じるウイルスとして、TMV(中田・滝元, 1940)、CMV(奥山ら, 1957)、ジャガイモYウイ

ルス(宮本ら, 1964)、BBWV(井本ら, 1970)、キク微斑ウイルス(井本ら, 1970)、トマト黄化えそウイルス(坂本・松尾, 1975)、アルファルファモザイクウイルス(後藤・土崎, 1980)、ジャガイモXウイルス(櫛間ら, 1991)が報告されている。今回、高知県で露地栽培されているトウガラシについて行った調査では、CMV、TMVおよびBBWVの3種の発生が確認され、他のウイルスは検出されなかった。このうち、CMVは検出率が高いうえ、多くの場合病徴が激しく、果実の品質に及ぼす影響も大きいことから、本県の露地栽培トウガラシにおいては、最も重要なウイルスであると考えられた。

今回トウガラシから検出されたCMVの多くは、ヒョウタンやシロウリに全身感染したことから、小室(1972)によるラゲナリア属系統群に属すると考えられた。ヒョウタンやシロウリに全身病徴を生じなかったものは、小室の分類基準では普通系統群に属すると思われるが、アズキのCMV抵抗性品種「水原在来99号」に全身感染したことから、後藤ら(1981)によるトウガラシ系統と同一と考えられた。

トウガラシに発生するCMVでは、血清型が異なる株の存在が報告されているが(尾崎ら, 1980; 後

第7表トウガラシから検出されたTMVに対する数種植物の反応

年次	試料番号	供 試 植 物 の 反 応		
		タバコ (<i>Bright yellow</i>) ^{a)} または <i>Nicotiana glauca</i>	トマト(大型福寿 または福寿2号)	トウガラシ(ししほまれ またはエース)
1990	9009	L→S ^{b)}	—	L
	9104	S	S	L
	9105	S	S	L
	9106	S	S	L
1991	9107	S	S	L
	9108	S	S	L
	9138	L	—	L
	9140	L	—	L
	9156	L	—	S
	9201	S	S	L
	9240	L	—	S
1992	9251	L	—	L
	9252	L	—	L
	9276	L	—	L

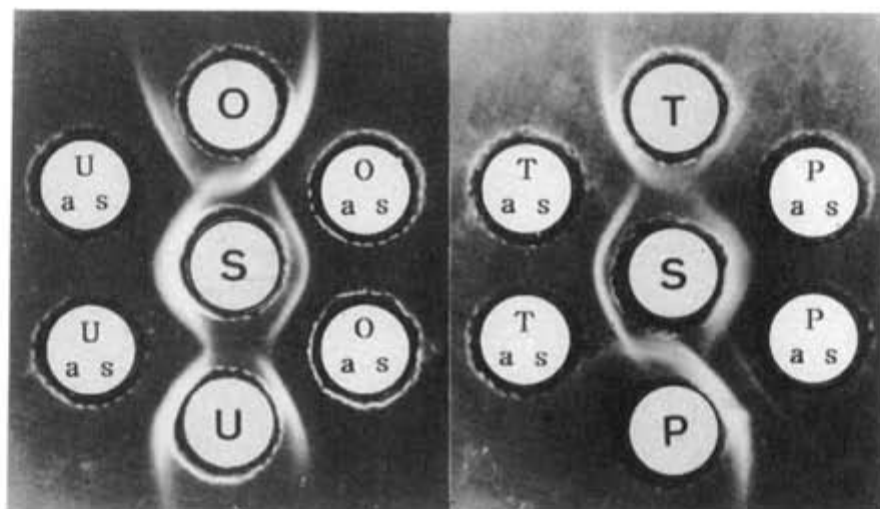
a) () 内は品種名。

b) S: 全身病徴, L: 局部病斑, —: 無病徴。

第8表 TMV分離Sおよび既存系統のトマトとトウガラシに対する寄生性

植物名(品種名)	病 徴 (戻し接種)							
	分離株S		普通系統		トマト系統		トウガラシ系統	
	接種葉	上位葉	接種葉	上位葉	接種葉	上位葉	接種葉	上位葉
トマト (大型福寿)	- (-) ¹⁾	- (-)	- (+)	M	- (+)	M	- (-)	- (-)
(瑞 栄)	- (-)	- (-)	- (+)	- (-)	- (+)	- (-)	- (-)	- (-)
(強力麗玉)	- (-)	- (-)	- (+)	M	- (+)	M	- (-)	- (-)
(木熟麗玉)	- (-)	- (-)	- (+)	M	- (+)	M	- (-)	- (-)
(強力五光)	- (-)	- (-)	- (+)	M	- (+)	M	- (-)	- (-)
(高知ファースト)	- (-)	- (-)	- (+)	M	- (+)	M	- (-)	- (-)
トウガラシ								
(トサヒメ)	NS	- (-)	NS	- (-)	NS	- (-)	- (+)	M
(オリジナル)	NS	- (-)	NS	- (-)	NS	- (-)	- (+)	M
(新さきがけ)	NS	- (-)	NS	- (-)	NS	- (-)	- (+)	M
(土佐ひかりD)	NS	- (-)	NS	- (-)	NS	- (-)	- (+)	M
(土佐じし)	- (+)	M	- (+)	M	- (+)	- (+)	- (+)	M
(ししほまれ)	NS	- (-)	NS	- (-)	NS	- (-)	- (+)	M

a) - : 無病徴, NS : えそ斑点, M : モザイク.



第4図 シシトウガラシから分離したTMV(分離株S)のゲル内二重拡散法による血清反応
S: 分離株S, O: 普通系統, U: U系統, T: トマト系統, P: トウガラシ系統, Oas: 普通系統に対する抗血清, Uas: U系統に対する抗血清, Tas: トマト系統に対する抗血清, Pas: トウガラシ系統に対する抗血清.

藤ら, 1981), 今回の調査でも2種類の血清型が確認され, ラゲナリア属系統群と考えられた株はすべてY型, トウガラシ系統と考えられた株はすべてP型であった. 各系統あるいは血清型の検出頻度は, ラゲナリア属系統群-Y血清型が高く, トウガラシ

類に発生するCMVの大部分を占めた. しかし, トウガラシ系統-P血清型も少数ながら毎年検出され, トウガラシ類に広く蔓延しているものと考えられた.

前田・井上(1987, 1990)は, 数種の植物では

CMVの血清型の違いによって病徴が異なることを指摘している。一方、後藤ら(1981)はトウガラシから分離されたCMVトウガラシ系統(P血清型)をトウガラシに接種した際の病徴は、普通系統による病徴と大差ないことを報告している。今回の調査において、圃場で観察されたCMVによる病徴は極めて多様であったため、感染CMVの血清型と病徴の関係について検討した。しかし、両者間に明確な関係は認められなかった。また、今回分離した各血清型のCMVを数種トウガラシ類に接種した場合も、血清型の違いによる病徴の差異は観察されなかった。これらのことから、トウガラシ類においては、CMVの血清型と病徴との間に一定の関係はないものと考えられた。圃場で観察された病徴の多様性の原因として、感染時期や観察時期の違い、あるいはサテライトRNAの影響なども考えられるが、この点については今後さらに検討する必要がある。

TMVは、施設栽培のトウガラシで最も被害が大きいウイルスであるが、今回の調査の結果、露地栽培での発生は少なく、果実の品質に及ぼす影響も小さいことが明らかになった。これは、高知県での主要な品種が乾熱処理によって種子消毒されていることや、露地栽培では連作が少なく、土壌伝染が起りにくいことによるのではないかと考えられる。

検出されたTMVは、数種植物の反応から3群に大別され、既報(小室, 1972; 長井ら, 1981; 長井ら, 1987)との比較から、タバコ(または*N. sylvestris*)およびトマトに全身病徴を生じたグループは普通系統、トウガラシに全身病徴を生じたグループはトウガラシ系統、トウガラシに局部病斑を生じたトマトは無病徴であったグループはU系統であると考えられた。さらに、U系統と考えられた試料の代表株(分離株S)について、トマトとトウガラシに対する寄生性を検討するとともに、血清学的性質を検討したところ、本分離株がU系統に属することが示された。U系統の発生例は、長井ら(1987)によるピーマンでの報告以外には見あたらず、他の作物や地域での発生状況は不明であるが、高知県の露地栽培トウガラシでは高率に検出された。これは、本県の露地栽培トウガラシの大部分がシシトウガラシであり、本系統に感受性の「土佐じし」が広く栽培されていることによると考えられる。一方、接種試験の結果、「ししほまれ」は本系統に対して抵抗性であることが明らかになった。した

がって、「ししほまれ」を用いることで本系統による被害を回避することが可能であり、今後「ししほまれ」の導入が進むとともに、シシトウガラシにおける本系統の発生も少なくなると推察される。

BBWVは、検出率が低く病徴も極めて軽いことから、トウガラシにおいてはほとんど被害を生じないと考えられた。しかし、系統によっては果実に斑入りを生じる例(井本, 1975)もあることから、今後さらに詳細な調査を行う必要があると考えられた。

摘 要

高知県の露地栽培トウガラシに発生するウイルス病について、病原ウイルスの種類を調べたところ、CMV、TMVおよびBBWVの3種が確認された。このうち、CMVの検出率が最も高く、トウガラシの病徴も最も激しかった。CMVは数種植物の反応からラゲナリア属系統群とトウガラシ系統に分類され、それぞれの血清型はY型とP型であった。検出頻度はラゲナリア属系統群-Y血清型が高かった。また、血清型とトウガラシの病徴との間には一定の関係は認められなかった。TMVでは普通系統、トウガラシ系統およびU系統の3系統の発生が確認された。

引 用 文 献

- 後藤忠則・土崎常男(1980): 北海道のトウガラシから分離されたウイルスについて。日植病報, 46: 100(講要)。
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キュウリモザイクウイルスの1系統について。日植病報, 47: 102(講要)。
井本征史(1975): ピーマンのモザイク病に関する研究 第2報 ウイルスの分類と発生分布。広島農試報, 36: 57-66。
井本征史・坂本 庵・栃原比呂志・小室康雄(1970): ピーマンのモザイク株から分離された4種のウイルスについて。日植病報, 36: 185(講要)。
櫛間義幸・三浦猛夫・長田龍太郎(1991): 促成栽培ピーマンの黄化えそ症状から検出されるウイルスについて。九病虫研会報, 37: 51-54。
小室康雄(1972): TMVおよびCMVの系統とその判別法。植物防疫, 26: 293-298。

- 前田孚憲・井上成信 (1987) : キュウリモザイクウイルスの血清型と各種植物に対する病原性との関係. 日植病報, 53 : 420-421 (講要).
- 前田孚憲・井上成信 (1990) : キュウリモザイクウイルスの serotype と各種植物に対する病原性との関連性. 日植病報, 56 : 129 (講要).
- 宮本雄一・宮本セツ・竹内 正・小国昭信 (1964) : トウガラシのウイルス病について (第2報). 兵庫農大研報 (農生編), 6 : 37-42.
- 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.
- 長井雄治・崔 容文・栃原比呂志 (1987) : ピーマンで見出されたタバコモザイクウイルスの新系統, TMV-U. 日植病報, 53 : 540-543.
- 中田覚五郎・滝元清透 (1940) : 蕃椒に現はれたる煙草モザイク病の一輪紋系に就いて. 九大農学芸誌, 9 : 179-189.
- 奥山 哲・小室康雄・明日山秀文 (1957) : トウガラシにモザイクを生ずるキュウリ・モザイク・ウイルスについて. 日植病報, 22 : 40 (講要).
- 尾崎武司・寺見文宏・井上忠男 (1980) : シシトウガラシにおける TMV と CMV の発生状況. 関西病虫害研報, 22 : 31.
- 坂本 庵・松尾綾男 (1975) : ピーマンから分離された 1 ウイルス. 日植病報, 41 : 95 (講要).
- Takanami, Y. (1981) : A striking change in symptoms on cucumber mosaic virus-infected tobacco plants induced by a satellite RNA. Virology, 109 : 120-126.