

輸入検疫中のオランダ産ジャガイモから 分離された Tobacco vein necrosis virus*

西 尾 健・木 村 茂

横浜植物防疫所業務部国際第二課

Tobacco Veinal Necrosis Virus Detected from Imported Dutch Potatoes. Takeshi NISHIO and Shigeru KIMURA (Second Import Section, Yokohama Plant Protection Station) *Res. Bull. Pl. Prot. Japan* 15: 1-8 (1978).

Abstract: A virus was isolated from symptomless potato var. Prominent from Holland in 1974. By mechanical inoculation, the virus caused systemic infection and a characteristic vein necrosis on *Nicotiana tabacum* var. White Burley, Bright Yellow and Samsun. Potatoes (5 varieties) and *Physalis floridana* were systemically infected without causing local lesions. Petunia was systemically infected and showed necrotic local lesions. *Chenopodium quinoa* and *Lycium chinense* showed no systemic infection but chlorotic or necrotic lesions on the inoculated leaves. The virus produced clear necrotic spots on the detached leaves of *Solanum demissum* 'A-6' after the inoculation. On the contrary, *Datura stramonium*, *Gomphrena globosa*, *Chenopodium amaranticolor* and *Capsicum annum* were not infected with the virus.

The virus could easily be transmitted by the green peach aphid *Myzus persicae*. Thermal inactivation point of the virus in extracted juice was 55~60°C, for 10 min., dilution end point was 10^{-6} ~ 10^{-7} , and longevity *in vitro* at room temperature was over 55 days. Leaf dip and purified preparations contained filamentous particles averaging 760×12 nm. Partially purified virus positively reached to the potato virus Y (PVY) antiserum. Pinwheel inclusion bodies were observed in cytoplasm of infected tobacco plant cells. Cross-protection of the virus against PVY ordinary strain was not complete in tobacco. From these results, the virus was identified as tobacco vein necrosis virus, a strain of PVY. Comparative studies on several characters between this virus and PVY-T which had been isolated by Tomaru (1972) in Kagawa Prefecture, revealed that the former might be identical with or closely related to the latter. By using electron microscopy, disorders of the chloroplasts were observed in the tobacco leaf cells infected with the newly isolated virus as well as in those infected with PVY-T. However, PVY ordinary strain was not observed to cause such disorders.

ま え が き

1974年、横浜植物防疫所大和隔離圃場で隔離検疫中、オランダ産の外観健全なジャガイモ (品種、Prominent) の汁液を、タバコ (White Burley) に接種したところ、激しい葉脈えそ症状を示したものが、同品種15個体中の3個体に発見された。White Burleyは、Potato virus X (PVX) と Potato virus Y (PVY) との混合感染によって葉脈えそ症状を表わすので、まず、PVXの検出を試みたが、検出できなかった。さらに調査の結果、PVYの一系統 (えそ系統) である Tobacco vein necrosis virus (TVNV) が分離されたので、ここに報告する。

* 本報告の概要は、昭和50年度日本植物病理学会大会 (1975) において発表した。

PVYのえそ系統は、はじめ SMITH and DENNIS (1940) によって、タバコから分離された。その後、ブラジルでも分離され (NOBREGA and SILBERSCHMIT, 1944)、又 PVY と血清関係のあることも証明された (BAWDEN and KASSANIS, 1951)。その後、主にヨーロッパ諸国でこの系統のウイルスが分離されている。この系統のウイルスは、分離された国によって、各種の呼称をもっており、その性質にも若干の差があるが、MARTYN (1968) は、PVYの系統の一つとして、Tobacco vein necrosis virus (BAWDEN and KASSANIS, 1951) をあげ、その Synonym として、他の数種ウイルス名をあげている。我々も、この見解にもとずき、このウイルスを Tobacco vein necrosis virus と呼びたい。

我国では、都丸らが PVY の各種の系統を分離してい

るが、1971年に香川県下でタバコおよびジャガイモから分離された PVY-T は、Tobacco vein necrosis virus に酷似していると述べている (都丸, 1972)。このため、今回分離したウイルスと、この PVY-T との比較試験もあわせ実施した。

TVNV は、PVY 普通系統に比べ、畑での伝搬の速度が速く、ジャガイモの生産に際して、より危険なウイルスであるといわれている (BEEMSTER and ROZENDAAL, 1972)。事実、ヨーロッパにおいては、1951年最初にドイツに侵入して以後約10年で、大部分の中部ヨーロッパ諸国に広まったこと (KLINKOWSKI and SCHMELZER, 1960) を見ても、その伝搬力の強さをうかがい知ることができる。このため、この TVNV の侵入に十分な注意を払うとともに、今のところ香川県の一部に分布する PVY-T の分布拡大にも注意を払う必要があると考える。

なお、本報告をおこなうに際し、終始親切な御指導をいただいた当所松澤美文技官、PVY-T 系統を分譲下さった専売公社中央研究所の都丸敬一博士、ジャガイモを分譲下さった長崎県総合農林試験場愛野馬鈴薯支場の井上平技師、および Virus free ジャガイモを分譲下さった農林省婦恋馬鈴薯原々種農場の堀尾英弘技官に心よりお礼申しあげる。

材料および方法

1. 材 料

ウイルスを分離したジャガイモは、オランダから輸入されたジャガイモシスト線虫抵抗性品種の Prominent で、生育中は全く無病徴であった。タバコ (White Burley) への汁液接種ならびに A-6 検定でウイルスが検出され、このタバコの上葉を、さらにタバコ (White Burley) に接種し、PVX 抗血清およびセンニチコウを利用し、PVX の存在しないことを確認した後、各種植物への接種源とした。比較のため、PVY-T、および神奈川県下のジャガイモ (男しゃく) より分離した PVY 普通系統と思われるウイルス (以下、PVY-O と呼ぶ) とを用いて、各種試験を実施した。

2. 接種方法

各種植物への汁液接種には、よく病徴のでたタバコ (White Burley) 葉に、0.1% チオグリコール酸を含む 0.05% KCN 溶液を、4~5 倍重量加えて磨砕したものをを用いた。カーボランダムは、あらかじめ植物に振りかけた。

全身感染したかどうかは、接種後1ヶ月以上経過した各種植物の上葉を、タバコの White Burley に接種し、

本ウイルスおよび PVY-T では Vein clearing と葉脈えそ、PVY-O では Vein clearing が表われるかどうか調査して、決定した。

モモアカアブラムシによる接種には、ダイコン上で継代増殖した虫を、2時間絶食させて用いた。

3. 電子顕微鏡観察

純化ウイルス試料および病植物からのウイルス粒子の観察には、2% リンタングステン酸を用いたネガティブ染色法によった。病植物の超薄切片は、罹病葉組織細片を、2~4% グルタルアルデヒドで1時間、その後1% オスミウム酸で2~3時間二重固定後、エタノールで脱水し、エポキシ樹脂に包埋し、Potter-Blum MT-2 B ウルトラミクロトームを用いて作成した。切片は、酢酸ウラニール、クエン酸鉛で二重染色後、日立 HU-12 型電子顕微鏡を用いて観察した。

実験結果

1. 汁液接種試験結果

ナス科植物24種を含む5科31種植物に本ウイルス、PVY-T および PVY-O を汁液接種した。その結果は、第1表のとおりである。

タバコの White Burley, Bright Yellow, Samsun 品種には、特徴ある病徴を表わした。接種7~10日目ごろに上葉に Vein clearing が表われ、その後、葉全体が黄化し始めるとともに、この Vein clearing がえそに変わり、第1図のように網目状のえそが葉面全体にひろがった。なかでも、主脈のえそは、葉を裏面から見るとはっきりと確認できる。

高温時には、Vein clearing を現わした後えそが葉脈にとどまらず、葉間組織にもひろがり、葉が枯れ上る様な激しいショック症状を示すことがあった。葉柄、茎にもえそが入った。感染後期には、第2図に見られるように上葉に黄色斑点あるいはえそ斑点を作った。

接種時期によっては、接種10日目ごろに局部病斑 (Chlorotic spot) を作ることもあった。PVY-T も本ウイルスと同様の症状であった。ただ、高温時には、本ウイルスの方が激しい症状であった。PVY-O では、えそは現われず Vein clearing および Vein banding を現わした。

ジャガイモでは、品種により若干の差があるが、各品種で共通して認められることは、接種葉は無病徴で、後、全身感染し、Mosaic、茎えそ (第3図)、葉脈えそ、えそ斑点、下葉の早期落葉 (第4図) などの病徴を現わしたことである。なかでも、下葉の早期落葉が目立った。PVY-T は、本ウイルスに似た症状であった。一方、

第1表 3種ウィルスの各種植物での病徴

植 物	病		徴
	本 ウ イ ル ス	PVY-T	PVY-O
<i>Nicotiana tabacum</i>			
var. White Burley	LL,VC,VN,NS*	LL,VC,VN,NS*	VC,VB*
Bright Yellow	LL,VC,VN,NS*	LL,VC,VN,NS*	VC,VB*
Samsun	LL,VC,VN,NS*	LL,VC,VN,NS*	Mot*
Geudertheimer	VY*	VY*	VY*
Virgin A mutant	—	—	—
TI 1406	—	—	—
<i>N. clevelandii</i>	VC,M,St 枯*	VC,M,(St)*	(VC),M*
<i>N. glutinosa</i>	Mot*	Mot*	VC.Mot*
<i>N. rustica</i>	Mot*	Mot*	Mot*
<i>N. sylvestris</i>	VY,VB,Mot*		
<i>N. glauca</i>	—		
<i>Solanum tuberosum</i>			
タチバナ (PVX 保毒)	SN,M,VN,LD,St*	SN,M,LD,VN*	LL,SN,M,VN,NS*
シマバラ (")	(SN),M,LD,St*	(SN),LD,M*	LL,M,GS,St*
農林1号 (Virus free)	(SN),(VN),LD*	(SN),VN,(NS)LD*	LL,SN(VN)(NS)(LD)*
農林1号実生	(SN)(VN)(NS)LD*	(SN)(VN)NS(LD)*	LL,SN(VN)(NS)LD*
タルマエ実生	(SN),VN,NS,LD*	SN,VN,NS,(LD)*	SN,VN,NS,GS,LD*
<i>Solanum demissum</i> 'A-6'	LL	LL	LL
<i>Physalis floridana</i>	M,LD,St*	M,LD,St*	LL,VC,M,St*
Petunia	LL,VC,M*	LL,VC,M*	VC,M*
Tomato	Mot*	Mot*	Mot*
<i>Lycium Chinense</i>	LL	LL	LL
トウガラシ タカノツメ	—	—	M*
<i>Datura tatura</i>	—	—	—
<i>D. stramonium</i>	—	—	—
<i>Chenopodium quinoa</i>	(LL)**	—	LL
<i>C. amaranticolor</i>	—	—	LL
フダンソウ	—	—	—
センニチコウ	—	—	—
キュウリ	—	—	—
サ サ ゲ	—	—	—
インゲン	—	—	—

〔注〕 LL: Local lesion, VC: Vein Clearing, VN: Vein Necrosis, VB: Vein Banding, NS: Necrotic Spot, Mot: Mottle, VY: Vein Yellow, M: Mosaic, St: Stunt, SN: Stem Necrosis, GS: Green Spot, LD: 早期下葉落葉, 枯: 早期枯死, (): 不明りような病徴

*: 上葉からウイルスが回収されたもの, ** 接種葉からウイルスが回収されたもの

空白: テストしなかったもの

PVY-O は、接種葉に Necrotic spot または Green ring spot などの局部病斑を作った後、全身感染し、本ウイルスと同様の病徴を現わしたが、茎えそが他の2種ウイルスにくらべ目立った。Virus free の農林1号での反応を比較してみると、本ウイルスでは、茎えそがあまり目立たないが、下葉の早期落葉が顕著であった。葉脈のえそは、脈間組織には拡がらないで、葉脈に沿って点々と

出て、葉の表側からは見えにくい。一方、PVY-O は、茎えそが目立ち、葉脈のえそは脈間組織に拡がり、葉の表側からもえそがよく見えるようになった。PVY-T は、本ウイルスと PVY-O の中間的な症状を呈した。

Physalis floridana では、局部病斑を作らず、Mosaic, Stunt 症状を現わした。PVY-T も同様であった。PVY-O は、局部病斑 (Necrotic spot) を作った後、Mosaic,



第1~5図

- ① White Burley の葉派えそ
(接種 12 日目)
- ② White Burley の感染後期症状
(接種 43 日目)
- ③ タチバナの茎えそ
- ④ タチバナの症状 左：無接種，
右：接種
- ⑤ *Chenopodium quinoa* の Local
lesion

Stunt 症状を現わした。

ペテニアでは、接種 10 日目ごろに局部病斑 (Necrotic spot) を作り、後、上葉に Vein clearing を現わし全身感染した。PVY-T も同様であったが、PVY-O は局部病斑を作らないで全身感染した。

クコ、及び *Solanum demissum* 'A-6' の切取葉では、3 ウイルスともに局部病斑を作った。

トウガラシ、*Chenopodium amaranticolor* では、本

ウイルスと PVY-T は感染せず、PVY-O のみが感染した。

Chenopodium quinoa では、不安定であるが、時に接種 3 週間目ごろに第 5 図のような不明りような局部病斑 (Chlorotic spot) を作り感染したが、PVY-T は全く感染しなかった。一方、PVY-O は接種 2 週間目ごろに常にはっきりした局部病斑を作った。

Datura stramonium、センニチコウなどには、3 ウ

ウイルスとも全く感染しなかった。

2. アブラムシによる伝搬試験

典型的なえそ症状を現わしているタバコ (White Burley) 上に、モモアカアブラムシを放飼し 2~5 分間吸汁させたのち、下記の健全タバコ 1 株につき 10~15 匹の吸汁虫を移し、24 時間後に殺虫し、その後発病の有無を観察した。

White Burley 2 株、Bright Yellow 6 株を用いたが、接種約 2 週間後に全株が葉脈えそをともなう典型的症状を現わし、本ウイルスは、モモアカアブラムシによって容易に伝搬されることがわかった。

3. 物理的性質

全身感染したタバコ (White Burley) 葉に 3~4 倍量の 0.1 M リン酸緩衝液、pH 7.0 を加え磨砕後、低速遠心し、その上清をもちいて各ウイルスの物理的性質を検討した。結果は、第 2 表のとおりであった。耐熱性、耐希釈性は各ウイルスに大差は認められなかったが、耐保存性は、本ウイルスおよび PVY-T では 55 日以上、PVY-O で 5 日までと大きな差が認められた。

第 2 表 物理的性質

ウイルス	耐熱性*	耐希釈性	耐保存性**
本ウイルス	55~60°C	10 ⁻⁶ ~10 ⁻⁷	55 日以上
PVY-T	55~60°C	10 ⁻⁴ ~10 ⁻⁵	55 日以上
PVY-O	60~65°C	10 ⁻⁵ ~10 ⁻⁶	5~6 日

*: 10 分間処理 **: 室温に放置

4. 交叉免疫試験

本ウイルスと PVY-O との間の干渉効果を、1 試験区につき 3 株のタバコ (White Burley) を用いて検討し

た。1 次ウイルス接種後、約 2 週間たつとそれぞれの典型的な症状を表わすので、この時期以後に、2 次ウイルスを接種し観察を続けた。タバコの症状だけで、重複感染の有無を判断できる場合 (PVY-O を 1 次ウイルスとした時) には、それによったが、タバコの症状だけでは判断できない場合 (PVY-O を 2 次ウイルスとした時) には、2 次ウイルス接種後約 1 ケ月目ごろに、*Physalis floridana* に接種し、接種葉に表われる局部病斑の有無によって、PVY-O の存否を確認し、重複感染しかどうか判断した。

結果は、第 3 表のとおりで、PVY-O を 1 次ウイルスとし、本ウイルスを 2 次ウイルスとしても、又その逆の場合にも、お互いに重複感染し、交叉免疫が完全ではないことがわかった。PVY-T と PVY-O との関係も、本ウイルスの場合と同様であった。

5. 血清反応

感染タバコ葉から、本ウイルスを部分純化し、PVY, PVX, Potato virus M および Potato virus S 抗血清とをスライドグラス上で反応させたところ、PVY 抗血清と凝集反応したが、他の 3 種抗血清とは反応しなかった。

6. ウイルス粒子の形状

感染タバコ葉から、ダイレクト・ネガティブ染色法によりウイルス粒子を観察した。その結果、本ウイルスは長さ約 760 nm、幅約 12 nm のひも状粒子であった。部分純化ウイルスの観察も実施したが、同様のひも状粒子が多数観察された (第 6 図)。

7. 感染細胞の電子顕微鏡観察

接種約 20 日後の、葉脈えそをおこし、黄化したタバコ (White Burley) 葉の細胞質中には、PVY グループウイ

第 3 表 交叉免疫試験結果

1 次ウイルス	病 徴	2 次ウイルス	2 次ウイルス 接種後の病徴	<i>Physalis floridana</i> への戻し接種
PVY-O	VC	本ウイルス PVY-T 無 接 種	NS. VN (2/3) NS. VN (3/3) VC. VB	* * *
本ウイルス	VC. VN	PVY-O 無 接 種	NS. VN NS. VN	LL (1/3) *
PVY-T	VC. VN	PVY-O 無 接 種	NS. VN NS. VN	LL (2/3) *
無 接 種	—	PVY-O 本ウイルス PVY-T	VC. VB VC. VN. NS VC. VN. NS	* * *

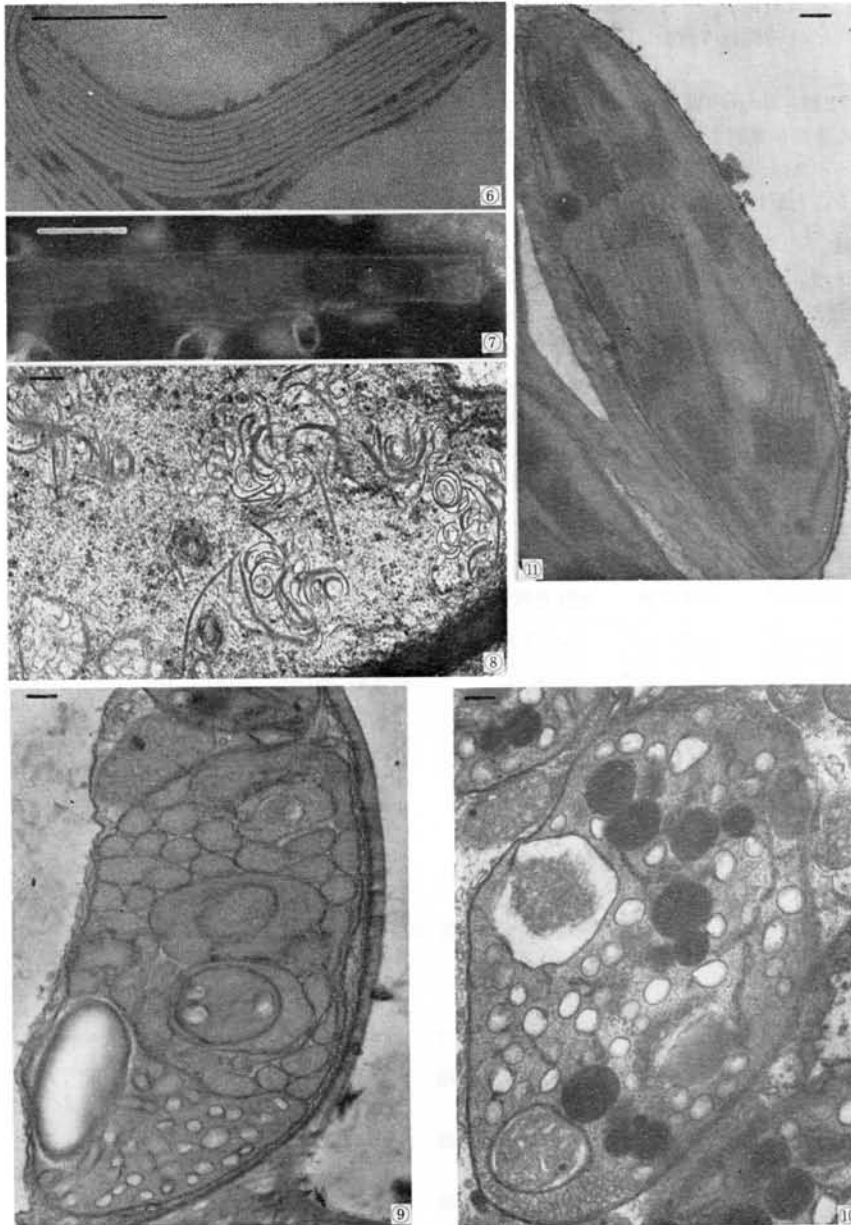
略号は第 1 表と同じ。() 内は、反応個体数/供試個体数、すなわち重複感染個体数/供試個体数。

* はテストしなかったもの。

ルスに感染した植物細胞内に特異的に存在する (EDWARDSON, 1966), Pinwheel inclusion 等が第8図のごとく観察された。PVY-T, PVY-O でも同様の Pinwheel inclusion 等が観察された。ダイレクト・ネガ

ティブ染色法でも、これら封入体と思われる管状構造物が認められた (第7図)。

又、感染後期の葉脈えそや黄色斑点を現わした葉組中の葉緑体には、ラメラ構造が消失し、ストロマが小さく



第6～11図 ⑥ ウィルス粒子 (部分純化試料) ⑦ 感染タバコ (White Burley) の Dip 試料中に見られる管状構造物 ⑧ 感染細胞の細胞質中に見られる Pinwheel inclusion, Ring などの封入体 ⑨ 変成を受けた異常葉緑体 ⑩ 同左 ⑪ PVY-O 感染細胞中に見られる正常葉緑体
⑧, ⑨, ⑩, ⑪は、いずれもタバコ (White Burley) 葉組織の細胞。bar=200 nm.

分割された様なもの（第9図）、あるいは液胞を多数生じたもの（第10図）等の異常が観察された。この葉緑体の異常は、肉眼的な葉組織の黄化に対応している様に思れる。PVY-T 感染細胞でも、同様の異常が観察されたが、PVY-O 感染細胞では、この様な葉緑体の異常は観察されなかった（第11図）。

考 察

寄主範囲が、ほぼナス科植物に限られること、モモアカアブラムシによって伝搬されること、粒子の形状は約 $760 \times 12 \text{ nm}$ のひも状であること、感染細胞内に Pinwheel inclusion が存在すること、PVY 抗血清と陽性反応することなどより、本ウイルスは Potyvirus group に属し、PVY に近いウイルスの1つであると考えられる。それらのウイルスの中で、タバコに本ウイルスに似たえそ症状を起すものとして、PVY えそ系統および Tobacco etch virus (TEV) がある。この内 TEV は、*Datura stramonium* に感染し、Mottle, Vein banding 等の症状を呈すること、トウガラシにも全身感染すること (SHEPHERD and PURCIFUL, 1971) などの点で、本ウイルスとは異なる。

一方、PVY えそ系統はタバコでの病徴をもとにして、大きく2つのグループに分けられる (SILBERSCHMIDT, 1960)。1つは激しい葉脈のえそを起す系統で、もう1つは、主としてえそ斑点等の症状を起す系統である。

このうちの葉脈えそを起す系統が TVNV で、その特徴は、タバコに激しい葉脈えそをおこすこと、耐保存性が PVY の他の系統に比べ著しく長いこと、アブラムシによって容易に伝搬されること、PVY の他の系統との交叉免疫が完全でないことなどである。本ウイルスはこの特徴によく一致する。又、ペチュニアおよび *Physalis floridana* での病徴も、すでに報告されているこの系統のウイルスの病徴 (KLINKOWSKY and SCHMERTZER, 1957; DE BOKX, 1961) によく一致する。

以上の諸点並びに本ウイルスを分離したジャガイモの原産地が、TVNV の流行地であるオランダであることを加味して、本ウイルスは Tobacco vein necrosis virus であると同定した。

都丸らの PVY-T と、本ウイルスの比較を行ったが、各種植物での反応には、大差は認められなかった。ただ、高温時のタバコの症状、また *Nicotiana glauca* での症状は、本ウイルスの方がより激しかった。ジャガイモの病徴にも差が認められた。又、*Chenopodium quinoa* では、本ウイルスは不明りょうながら局部病斑を作り感染するが、PVY-T は感染しないことも相違点としてあげられる。物理的性質や、超薄切片像もきわめ

て似ており、PVY-T は、本ウイルスに極めて近縁のウイルスであると考えられる。

摘 要

オランダより輸入され、隔離栽培中に外観健全であったジャガイモの品種、Prominent から、タバコ (White Burley) に葉脈えそをおこすウイルスを分離した。

本ウイルスは汁液接種試験の結果、タバコ (White Burley, Brigh Yellow, Samsun) に全身感染し、特徴のある葉脈えそを症状を呈した。ジャガイモの5品種、*Physalis floridana* では局部病斑を作らずに全身感染した。ペチュニアでは、局部病斑を作った後、全身感染した。*Chenopodium quinoa*、クコでは、局部病斑を作るだけで全身感染しなかった。*Solanum demissum* 'A-6' の切り取り葉には、はっきりしたえそ斑点を作った。一方、*Datura stramonium*、センニチコウ、*Chenopodium amaranticolor* およびトウガラシなどには、感染しなかった。

モモアカアブラムシによって容易に伝搬された。物理的性質は、タバコの汁液を用いて調べたところ、耐熱性 $55 \sim 60^\circ\text{C}$ 、10 分間、耐希釈性 $10^{-6} \sim 10^{-7}$ 、耐保存性は 55 日以上であった。

ウイルス粒子は、 $760 \times 12 \text{ nm}$ のひも状で、部分純化ウイルスは、PVY 抗血清と陽性反応した、また感染タバコ葉中には、Pinwheel inclusion が観察された。

Potato virus Y 普通系統との干渉効果を、タバコ (White Burley) をもちいて調査したところ、互いに干渉効果は完全ではなかった。

以上のことから、本ウイルスは Potato virus Y の1系統である Tobacco vein necrosis virus であると同定した。

都丸らが、香川県下で分離した PVY-T (都丸, 1972) と比較すると、各種の性質に大差はなく、極めて近縁のウイルスと考えられた。

感染タバコ葉組織の細胞中には、変成を受けた異常葉緑体が認められた。PVY-T 感染細胞でも同様の異常葉緑体が認められたが、PVY 普通系感染細胞では、その様な異常は認められなかった。

引 用 文 献

- BAWDEN, F.C. and B. KASSANIS (1951) Sero-logically related strains of potato virus Y that are not mutually antagonistic in plants. *Ann. Appl. Biol.* **38**: 402-410.
BEEMSTER, A.B.R. and A. ROZENDAAL (1972)

- Potato viruses: properties and symptoms. In Viruses of potato and seed-potato production. J.A. DE BOKX (Ed.) Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen. pp. 115-143.
- DE BOKX, J.A. (1961) Waardplanten van het aadrappel-Y^N-virus. Tijdschr. Plziekt. **67**: 273-277.
- EDWARDSON, J.R. (1966) Electron microscopy of cytoplasmic inclusions in cells infected with rod-shaped viruses. Am. J. Bot. **53**: 359-364.
- KLINKOWSKI, M. and K. SCHMELZER (1957) Beiträge zur Kenntnis des Virus der Tabak-Rippenbräune. Phytopath. Z., **28**: 286-306.
- KLINKOWSKI, M. and K. SCHMELZER (1960) A necrotic type of potato virus Y. Am. Potato J. **37**: 221-228.
- MARTYN, E.B. (Ed.) (1968) *Plant Virus Names*. Phytopathological Papers no. 9, Commw. Mycol. Inst. pp. 84-86.
- NOBREGA, N.R. and K. SILBERSCHMIDT (1944) Sobre uma provavel variante do virus "Y" da batatinha (*Solanum virus 2*. Orton) que tem a peculiaridade de provocar necroses em plantas de fumo. Arq. Inst. Biol. S. Paulo **15**: 307-330 (R.A.M. **24**: 430).
- SHEPHERD, R.J. and D.E. PURCIFULL (1971) Tobacco etch virus, C.M.I./A.A.B. Descriptions of plant viruses No. 55.
- SILBERSCHMIDT K.M. (1960) Types of potato virus Y necrotic to tobacco: History and recent observation. Am. Potato J. **37**: 151-158.
- SMITH, K.M. and R.W.G. DENNIS (1940) Some notes on a suspected variant of *solanum virus 2* (Potato virus Y). Ann. Appl. Biol. **27**: 65-70.
- 都丸敬一 (1972) ジャガイモ Y ウイルスの新しい系統によるタバコ黄斑えそ病の発生とその防除, 葉たばこ研究, **61**: 70-75.