

풋고추 접목시스템에서 Tobamovirus 감염에 의한 접수 고사

최국선* · 조점덕 · 정봉남 · 조인숙 · 최승국

농촌진흥청 국립원예특작과학원 원예특작환경과

Cause of the Scion Death in Green Pepper Grafting System by a Tobamovirus

Gug-Seoun Choi*, Jeom-Deog Cho, Bong-Nam Chung, In-Sook Cho and Sung-Kook Choi

Horticulture & Herbal Environmental Division, National Institute of Horticultural & Herbal Science, RDA, Suwon 441-440, Korea

(Received on April 18, 2011; Revised on May 17, 2011; Accepted on June 2, 2011)

This experiment was attempted to investigate a cause of the scion death in green pepper grafting system. A tobamovirus particle examined in the rootstock of the sample but not in the scion showing necrosis. The virus isolated from the rootstock was identified as *Pepper mild mottle virus* (PMMoV), pepper tobamovirus pathotype P1.2. (PMMoV-2), by nucleotide sequence analysis and host plant reaction. The virus isolate infected systematically in 6 commercial rootstock varieties using for green pepper grafting seedling production. Green pepper varieties 'Long green mart' and 'Daechan' represented resistance to the virus showing local lesions only on the inoculated leaves and 'Manitda' was systematically infected. In the experiment with grafting 'Long green mart' or 'Daechan' onto the those rootstocks, the upper leaves of the scions first showed vein necrosis and wilt symptoms 7 days after inoculation with PMMoV-2 on the cotyledon of the rootstock, following to the scion stem necrosis and then only the scion death. The virus was detected in the rootstock but not in the scion. However, 'Manitda' of susceptible variety in the grafting system showed mottle symptom on the leaves of the scion but not necrosis on the plant. PMMoV-3 isolate, pepper tobamovirus pathotype P1.2.3, did not cause the scion death in the grafting system. All of the varieties were susceptible to PMMoV-3. These results suggest that the scion death is caused by infecting with pepper tobamovirus pathotype P1.2. in the green pepper grafting system combined with the susceptible rootstock and the resistance scion to the virus pathotype.

Keywords : Grafting, Green pepper, Pathotype, Resistance, Tobamovirus

서 론

고추(*Capsicum annuum* L.)는 약 49,000 ha에서 124,000 톤을 생산하는 우리나라에서 가장 중요한 채소작물이다(농림수산식품부, 2009). 국내 고추에 발생하는 병원체 57 종류 중 바이러스는 15종이 기록되어 있다(한국식물병리학회, 2009). 고추에 발생하는 주요 바이러스병의 종류는 *Cucumber mosaic virus*(CMV), *Broad bean wilt virus 2* (BBWV 2), *Pepper mottle virus*(PepMoV), *Tobacco mild green mosaic virus*(TMGMV), *Pepper mild mottle virus*

(PMMoV), *Tomato spotted wilt virus*(TSWV) 등이 있으며(조 등, 2007; Choi 등, 2005), 이들 바이러스는 고추의 수량과 품질의 저하 요인으로 작용하고 있다. PMMoV와 TMGMV는 *Tobamovirus*에 속하며, 종자·토양·접촉전염 바이러스로 고추 감수성 품종에 감염되면 신속하게 확산된다. 고추의 계통 또는 품종에 따라 *Tobamovirus*에 대하여 저항성 발현, 즉 감염부위에 과민감 반응인 국부병반을 형성하는 저항성 유전자 표현형을 L¹, L², L³ 및 L⁴로 구분하였고, 이들 저항성 유전자를 극복할 수 있는 능력에 따라 *Tobamovirus*의 병원성을 P₀, P₁, P_{1.2} 및 P_{1.2.3}으로 분류하였다(Boukema, 1984; Rast, 1988). 국내의 *Tobamovirus*에 대한 고추 저항성 품종의 육종은 이들 저항성 표현형과 병원성 분류체계에 따라 저항성 품종을 선발하고 있다.

*Corresponding author

Phone) +82-31-290-6234, Fax) +82-31-290-6259

Email) choigs@korea.kr

최근 국내에서는 시설 풋고추 재배지역에서 고추 연작에 따른 역병 발생이 증가함에 따라, 역병 저항성 대목을 이용한 고추 접목묘 재배가 증가 추세에 있다. 또한 몇몇 고추 재배 품종은 *Tobamovirus*에 대한 저항성 품종이 육종되어 시판되고 있다. 하지만, 어린 고추 접목묘에서 접수 고사 증상이 나타나 본 연구에서는 이 원인을 구명하고자 하였다.

재료 및 방법

바이러스. 고추 등 가지과 작물에서 분리하여 국립원예특작과학원에서 보존하고 있는 *Tobacco mosaic virus* (TMV), *Tomato mosaic virus*(ToMV), *Tobacco mild green mosaic virus*(TMGMV), *Pepper mild mottle virus*(PMMoV)의 분리주들을 *Nicotiana glutinosa*에서 국부병반을 분리한 후, *N. benthamiana*에 증식하여 바이러스 접종원으로 이용하였다. 바이러스 접종은 carborandom을 이용하여 즙액 접종을 하였다. 이들 *Tobamovirus*의 pathotype 식별을 위하여 국부병반 저항성을 표현하는 L 유전자형의 고추 계통인 *Capsicum annuum* Tisana 등에 인위적으로 접종하여 바이러스 분리주별 병원성을 구별하였다(Boukema, 1984; Rast, 1988). 또한 고추에서 분리한 병원성을 달리하는 PMMoV-P2와 -P3 분리주의 외피단백질유전자 영역에 대하여 염기서열을 결정하고 아미노산 배열의 차이를 상호 비교하였다.

바이러스 진단. 고추에 바이러스의 감염여부는 dip 방법으로 전자현미경(Carl Zeiss 906, 독일)에서 바이러스의 입자 관찰, *N. glutinosa*를 이용한 생물검정 및 RT-PCR로 수행하였다. PMMoV의 검출을 위한 RT-PCR의 primer 제작은 GeneBank Database를 이용하여 외피단백질유전자의

공통 영역이 일부 포함한 580 bp의 DNA가 합성할 수 있는 프라이머 PMMoS580(5'-AGAAGCTCGGAGTCATCGGA-3') 및 PMMoR580(5'-ACTACGAGTTATCGTACTCG-3')을 제작하였다. RT-PCR 조건은 42°C 60 min → 94°C 10 min → 35 cycles(94°C 1 min → 54°C 1 min → 72°C 1 min 30 sec) → 72°C 10 min으로 실시한 후, 1.2% agarose gel 전기영동으로 목적 DNA 합성유무를 확인하였다. 시료의 전체 RNA 추출은 액체질소를 이용하여 마쇄한 후, RNeasy Mini Kit(Qiagen, 미국)를 사용하였다.

고추 접목시스템. 고추 대목과 접수 품종에 대한 PMMoV pathotype P1.2와 P1.2.3의 저항성 여부는 이들 바이러스 분리주를 각각 식물체에 접종여 단지 접종엽에 국부병반을 형성하는 것을 저항성, 상엽으로 이행할 경우를 감수성으로 표기하였다. 대상 고추 대목은 '미팅', '탄탄', '코네시안햇', '안성맞춤', 'PR 파워' 및 '카타구루마'이었으며, 사용된 접수 품종은 '마니파', '롱그린맛', '강력태양', '대찬고추'였다. 고추 대목과 접수 품종의 본엽 4-5엽기에 접목을 하였다. 접목 7-10일 후에 대목의 자엽에 바이러스를 접종하여 접수에서 증상 반응을 관찰하였다. 또한 감수성 대목-저항성 품종-감수성 품종의 순서로 삼중 접목을 하여 P1.2를 감수성 대목의 자엽에 접종하여 증상 발현을 조사하였다. 온실 온도 조건은 동계 25±3°C, 하계 30±5°C의 2 조건에서 실시하였다. 이 시험구들의 접수 잎은 전자현미경 검정과, RT-PCR 및 *N. glutinosa*를 이용한 생물검정으로 바이러스의 존재 또는 생물활성 검정을 하였다.

결과 및 고찰

***Tobamovirus*의 pathotype 구별.** 고추 등 가지과 작물

Table 1. Responses on the indicator plants mechanically inoculated with tobamovirus isolates and differentiation of their pathotypes

Indicator plants ^a	Tobamovirus isolates				
	TMV	ToMV	TMGMV	PMMoV-P2	PMMoV-P3
<i>Nicotiana glutinosa</i>	LL/- ^b	LL/-	LL/-	LL/-	LL/-
<i>Capsicum annuum</i> Tisana	LL/-	LL/-	-/Mo	-/Mo	-/Mo
<i>C. frutescens</i> Tabasco	LL/-	LL/-	LL/-	-/Mo	-/Mo
<i>C. baccatum</i> PI 260549	LL/-	LL/-	LL/-	-/Mo	-/Mo
<i>C. chinense</i> PI 159236	LL/-	LL/-	LL/-	LL/-	-/Mo
<i>C. chacoense</i> PI260429	LL/-	LL/-	LL/-	LL/-	LL/-
Tobamovirus pathotype ^c	P0	P0	P1	P1.2	P1.2.3

^aThe plants were observed for 30 days after mechanical inoculation.

^bInoculated leaf/upper leaf, LL: local lesion, Mo: mottle, -: no symptom.

^cTobamovirus isolates were subgrouped into pathotypes according to their reactions on a set of differential *Capsicum* spp. (Gilardi *et al.*, 1999; Rast, 1979).

에서 분리하여 국립원예특작과학원에서 보존하고 있는 Tobacco mosaic virus(TMV), Tomato mosaic virus(ToMV), Tobacco mild green mosaic virus(TMGMV), Pepper mild mottle virus(PMMoV)의 분리주에 대한 지표식물의 검정 결과, *N. glutinosa*에서는 모두 국부병반을 형성하였고 Tobamovirus의 pathotype 구별 방법(Rast, 1988)인 고추류의 접종 반응에 따라 4종의 pathotype으로 구분이 가능하였다(Table 1). TMV와 ToMV는 *Capsicum annuum* Tisana, *C. frutescens* Tabasco, *C. baccatum* PI 260549, *C. chinense* PI 159236, *C. chacoense* PI260429는 접종엽에 단지 국부병반을 형성하였고, 상엽에는 감염이 되지 않는 pathotype P0였다. TMGMV는 *C. annuum* Tisana에 전신 감염이 확인이 되었으나, 나머지 지표식물에는 국부병반을 형성하는 pathotype P1로 확인되었다. 고추에서 분리한 PMMoV-P2 분리주는 *C. annuum* Tisana, *C. frutescens* Tabasco 및 *C. baccatum* PI 260549에서는 접종 상엽에 모틀증상이 발현되었으나, *C. chinense* PI 159236와 *C. chacoense* PI260429에서는 국부병반을 형성하는 pathotype P1.2에 속하는 분리주로 확인되었다. 고추 분리주 PMMoV-P3는 *C. chacoense* PI260429에서만 국부병반을 형성하였고 다른 판별식물에서 국부병반을 형성하여 pathotype P1.2.3으로 분류할 수 있었다. 이 실험에서 Tobamovirus pathotype은 P0, P1, P1.2 및 P1.2.3으로 4종이 구별되었다. 고추에서 분리한 PMMoV-P2(pathotype P1.2)와 -P3(pathotype P1.2.3)에 대한 외피단백질 유전자 영역의 아미노산 배열 분석을 한 결과, 이들 분리주의 아미노산은 157개로 구성되었으며, 이들 중 3개의 아미노산(14번 F→L, 44번 K→T, 51번 G→D)의 차이가 있었다(Fig. 1). 고추에서 Tobamovirus에 대한 저항성 표현을 하는 L 유전자의 존재 유무에 따라 과민감반응이 나타나며, 바이러스의 침입부위에 작은 반점을 형성한다(Gilardi 등, 1999; Rast, 1979). 이 과민감반응은 바이러스의 외피단백질유전자의 구조적 요인이 작용할 것이라고 하였다(Culver, 2002). 이 연구에서 P1.2와 P1.2.3의 외피단백질유전자 영역에서 아미노산 3개 차이가 있음이 확인되었으나, 이들이 pathotype

에 직접 관련성 여부는 mutant 감염성 클론 작성 등으로 금후 분석이 이루어져야 할 것이다.

Tobamovirus pathotype P1.2와 P1.2.3 반응. 고추 접목묘의 대목으로 사용되고 있는 시판 품종과 고추 품종에 PMMoV의 2종 pathotype인 P2(P1.2)와 P3(P1.2.3)를 각각 고추에 접종하여 바이러스의 감염여부를 전자현미경 검정과 *N. glutinosa*로 생물검정을 하였다(Table 2). 고추 대목 품종 ‘미팅’, ‘탄탄’, ‘코네시안햇’, ‘안성맞춤’, ‘PR 파워’, ‘카타구루마’는 2종의 pathotype에 모두 접종엽의 상엽에 바이러스 입자가 검출되어 전신감염이 확인되었다. 감염된 고추 대목의 잎은 약한 모틀 증상을 나타냈다. 한편, 고추 품종 ‘마니파’는 이들 2종의 pathotype에 대하여 전신감염으로 감수성이었다. ‘롱그린맛’은 P1.2에 저항성을 발현하였으나, P1.2.3에 전신감염되는 저항성을 보였다. ‘강력태양’과 ‘대찬고추’는 P1.2와 P1.2.3에 대하여 접종엽에만 국부병반을 형성하고 상엽으로 이행되지 않는 저항성을 발현하였다. Tobamovirus에 대한 고추의 저항성 유전자를 L¹, L², L³, L⁴로 구분하여 보고하

Table 2. Detection of tobamovirus on commercial cultivars and rootstocks of *Capsicum annuum* mechanically inoculated with PMMoV- P1.2(P2) and P1.2.3(P3)

<i>Capsicum annuum</i>	PMMoV-pathotypes	
	P1.2	P1.2.3
Commercial cultivars		
Manidda	+/+ ^a	+/+
Longgreenmat	+/-	+/+
Gangluctayang	+/-	+/-
Daechan	+/-	+/-
Rootstocks		
Meeting	+/+	+/+
Tantan	+/+	+/+
Konecianhat	+/+	+/+
Ansungmatchum	+/+	+/+
PR power	+/+	+/+
Kataguruma	+/+	+/+

^aTobamovirus particle was detected by electron microscopy and biological test was done with *Nicotiana glutinosa*. Inoculated/upper leaf, +; positive, -; negative.

```

P1.2  MAYTVSSANQLVYFGSVWADPLELQNLCTSA LGNQFQTQQARTKVQQQFSGVWKT IPTATVRFPAT
P1.2.3 -----L-----T-----D-----

P1.2  GFKVFRYNAVLDSLVSALLGAFDTRNRI IEVENPQNPTTAETLDATRRVDDATVAIRASISNLMNE
P1.2.3 -----

P1.2  LVRGTGMYNQALFESASGLTWATTP 157aa
P1.2.3 -----
    
```

Fig. 1. Comparison of coat protein sequence between Pepper mild mottle virus pathotype P1.2 and P1.2.3, isolated in *Capsicum annuum*.

Table 3. Response on the scion of the green pepper grafting system mechanically inoculated with PMMoV-P1.2 and P1.2.3. on the cotyledons of the rootstocks

Scion / rootstock	Reactions of tobamovirus pathotypes	
	P1.2	P1.2.3
Longgreenmat / Konecianhat	TN (-) ^a	Mo (+)
Longgreenmat / Tantan	TN (-)	Mo (+)
Daechan / Konecianhat	TN (-)	FL (-)
Daechan / Tantan	TN (-)	FL (-)
Manidda / Meeting	Mo (+)	Mo (+)
Manidda / Kataguruma	Mo (+)	Mo (+)
Gangluctayang / Meeting	FL (-)	FL (-)
Gangluctayang / Kataguruma	FL (-)	FL (-)

^aThe tobamovirus pathotypes were inoculated in the grafting plants growing at 25±3°C. Parentheses represent detection of Tobamovirus particles by electron microscopy. TN; top necrosis, Mo; mottle, FL; fallen leaves, +; detection of the virus particles, -; no.

였다(Gilardi 등, 1999; Rast, 1979). 이 실험에서 사용한 ‘롱그린맛’은 L3, ‘강력태양’과 ‘대찬고추’는 L4 유전자가 존재하여 저항성을 표현하는 것으로 판단된다.

고추 접목묘의 반응. 고추 대목에 시판 고추 품종을 접목 10일 후 PMMoV-P1.2와 P1.2.3을 대목의 자엽에 바이러스를 접종하여 접수의 증상과 바이러스의 존재여부를 조사한 결과는 Table 3과 같다. 고추묘 접목시스템에서 P1.2에 저항성을 표현하는 접수로 사용한 ‘롱그린맛’, ‘대찬고추’ 및 ‘강력태양’은 접종 7일 후 잎에 엽맥 괴저 증상을 나타나기 시작하면서 10일 후에는 선단부위부터 고사하거나 또는 낙엽 증상을 나타냈으나, 이 pathotype에 감수성 품종인 ‘마니파’ 접목묘는 고사 및 낙엽증상 없이 약한 모틀 증상만 발현되었다. P1.2.3을 접목묘의 대목에 동일한 방법으로 접종하였을 경우, 이 바이러스에 감수성 품종인 접수 ‘롱그린맛’과 ‘마니파’는 약한 모틀 증상을 보였으나 저항성 품종인 ‘대찬고추’와 ‘강력태양’의 접수는 선단부위가 고사 또는 낙엽증상을 나타냈다. 접수의 선단부위 고사 증상은 줄기의 하향으로 흑갈변 되면서 결국 접수는 고사되지만 접목 부위에서는 고사가 멈추는 특성을 보였다(Fig. 2). 이 실험에서 식물체 생육 온도 조건은 동계 25±3°C이었다. 이들 바이러스가 대목의 자엽에 접종된 고추 접목묘의 접수를 대상으로 전자현미경으로 검정한 결과, 모틀 증상을 나타내는 잎에서만 tobamovirus 입자가 다수 관찰되었으나 줄기고사 또는 낙엽 증상주에서는 바이러스 입자가 관찰되지 않았다. 또한 *N. glutinosa*를 이용한 생물검정에서 국부병반이 형성되지 않았다. 그러나 RT-PCR에서는 모든 접수에서 바이러스의 유전자 검출이 확인되었다. RT-PCR에서 바이러스의 유전자 검출은 CGMMV가 감염된 오이 접목묘의 저항성 대



Fig. 2. A lethal systemic hypersensitive reaction in the rootstocks, green pepper ‘Longgreenmat’ (resistance to P1.2), grafted onto the rootstock of ‘Tantan’ (susceptible to the pathotype) (left) and mild mottle symptom on ‘Manida’ (susceptible to the pathotype) grafted onto ‘Tantan’ (right). The virus was inoculated on the cotyledons of the rootstocks of the green pepper grafting system.

목에서 바이러스 유전자의 검출과 일치한 결과를 보였다(최 등, 2009). 한편 30±5°C 온실조건에서는 접종 처리한 고추 접목묘의 저항성 접수는 25±3°C 조건과 동일하게 선단부위가 괴사되고 감수성 접수는 약한 모자이크 반응이 나타났다. 그러나 30±5°C 조건에서는 2일 늦게 접수의 선단부위 고사증상이 발현되었고, 선단부위 고사 증상주를 포함한 모든 접수에서 바이러스 입자가 검정되었다(자료생략). P1.2에 감수성을 표현하는 ‘탄탄’대목에 저항성 품종인 ‘롱그린맛’을 접목한 후, 이어서 감수성 품종인 ‘마니파’를 접목한 3중 접목묘에 이 바이러스를 ‘탄탄’대목의 자엽에 접종을 하였다. 중간부위에 위치한 저항성 품종인 ‘롱그린맛’의 줄기만 서서히 암갈색으로 변색되면서 고사되었다. 이 품종 위에 접목된 감수성 품종인 ‘마니파’의 잎은 약한 모틀 증상만 발현되고 고사되지는 않았으나, 중간대목인 ‘롱그린맛’의 줄기가 완전히 고사되면서 함께 고사하였다.

따라서 고추 접목묘 선단부위 고사 증상의 원인은 Tobamovirus의 pathotype에 대한 감수성 대목에 저항성 접수를 접목하였을 경우, 이 바이러스가 대목에 감염되면 저항성 접수는 고사 증상이 발생하는 것으로 확인되었다. 이와 같은 원인에 대한 기작은 이 실험에서는 아직 불명확하지만 저항성 식물체에 국부병반을 형성하는 단순 과민감 반응으로만 해석할 수는 없었다. 그 이유로는 과민감 반응을 나타내는 부위에서 바이러스가 전자현미경과 생물검정에서 확인이 되어야 하지만, 25±3°C 조건에서

고추 접수의 고사 병반 부위에서 바이러스가 검출되지 않았다. 또한 접목부위의 접수에 과민감 반응인 국부괴사로 물질 이동통로가 차단되어 선단부위부터 고사되는 것으로만 판단되지 않은 것은 삼중 접목묘에서 중간 접수인 저항성 식물체의 줄기는 고사되지만, 맨 위쪽에 접목되어 있는 감수성 품종은 낙엽 또는 고사 증상이 발생하지 않고 약한 모틀 증상으로 나타나기 때문이다. 고추 접목묘에 대한 접수의 고사 기작 구명을 위하여 바이러스와 식물체 유전자의 상호작용에 대한 분자생물학적 연구로 해석이 이루어져야 될 것이다. 또한 국내 시판 고추대목은 고추 역병에 대한 저항성 위주로 육종되었기 때문에 앞으로는 이들 대목에 대하여 Tobamovirus pathotype에 저항성을 발현하는 복합 저항성 고추대목의 육성이 필요하다는 것을 제시한다.

요 약

풋고추 접목시스템에서 접수 부위의 고사 원인을 구명하기 위하여 본 연구를 시도하였다. 고추 접목묘의 대목 부위에서는 Tobamovirus 입자가 검출되었지만 괴사 증상이 나타난 접수 부위에서는 이 바이러스 입자를 검출할 수 없었다. 대목 부위에서 분리한 바이러스는 염기서열 분석 및 기주식물의 반응으로 고추약한모틀바이러스(*Pepper mild mottle virus*, PMMoV)로 동정되었고, 고추 Tobamovirus pathotype P1.2(PMMoV-2)이었다. PMMoV-2는 고추 접목묘에서 대목으로 이용되고 있는 6 시판 대목 품종에 전신감염되었고, 고추 품종 룡그린맛과 대찬고추에서는 단지 접종엽에만 국부병반인 저항성 반응, 마니파에서는 전신감염을 나타냈다. 고추 대목에 룡그린맛 또는 대찬고추를 접목한 다음, PMMoV-2를 대목의 자엽에 접종하면 7일 후부터 접수의 잎에 엽맥괴사 및 시듦 증상이 나타나면서 결국 접수만 고사되었다. 이 접목시스템에서 바이러스 입자는 접수에서는 검출되지 않았으나 대목에서는 검출되었다. 그러나 PMMoV-2에 감수성 품종인 마니파를

접수로 사용한 접목시스템에서는 접수의 잎에 약한 모틀 증상이 발현되었으나 고사는 되지 않았다. Tobamovirus pathotype P1.2.3인 분리주 PMMoV-3는 이들 고추 접목시스템에서 사용된 모든 대목과 접수에 전신감염이 되었고, 접수에 고사를 일으키지 않았다. 따라서 풋고추 접목묘에서 접수의 고사 원인은 tobamovirus pathotype P1.2에 감수성 고추 대목과 저항성 고추 접수로 조합된 접목 시스템에서 이 바이러스가 대목에 감염되었을 경우이었다.

참고문헌

- 농림수산식품부. 2009. 농림수산식품 주요통계.
- 조점덕, 김정수, 이신호, 최국선, 정봉남. 2007. 우리나라 고추 바이러스 종류, 병징 및 발생 형태. 식물병연구 13: 75-81.
- 최국선, 이진아, 조점덕, 정봉남, 조인숙. 2009. 오이/흑중호박 접목에서 오이녹반모자이크바이러스의 비기주 대목인 흑중호박으로 이동. 식물병연구 15: 68-71.
- 한국식물병리학회. 2009. 한국식물병명목록, 제 5판. 한국식물병리학회 853 pp.
- Boukema, I. W. 1984. Resistance to TMV in *Capsicum chacoense* Hunz. is governed by an allele of the L-locus. *Capsicum Newsletter* 3: 47-48.
- Choi, G. S., Kim, J. H., Lee, D. H., Kim, J. S. and Ryu, K. H. 2005. Occurrence and distribution of viruses infecting pepper in Korea. *Plant Pathol. J.* 2: 258-261.
- Culver, J. N. 2002. Tobacco mosaic virus assembly and disassembly: determinants in pathogenicity and resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 40: 287-308.
- Gilardi, P., Wicke, B., Castillo, S., de la Cruz, A., Serra, M. T. and Garcia-Luque, I. 1999. Resistance in *Capsicum* spp. against the tobamoviruses. In : Recent Research Developments in Virology, ed. by S. G. Pandalai, vol. 1, pp. 547-558. Transworld Research Network, India.
- Rast, A. T. B. 1988. Pepper tobamoviruses and pathotypes used in resistance breeding. *Capsicum Newsletter* 7: 20-23.
- Rast, A. T. B. 1979. Pepper strains of TMV in the Netherlands. *Meded. Fac. Landbou. Rijksuniv. Gent.* 44: 617-622.