

抗植物ウイルス剤の最近の研究

元社団法人日本植物防疫協会研究所 おお しま のぶ ゆき
大 島 信 行

はじめに

下村氏 (1984) によると、植物ウイルスの増殖を阻害する物質の研究は、1950 年ごろから、1953~'54 年をピークとして、多くの物質のスクリーニングが行われ、論文も発表されたが、1960 年の後半にはこのような論文の発表は激減した。植物防疫協会では、1973 年抗植物ウイルス剤研究会が発足し、1989 迄続けられたが、登録の段階まで行ったのは、感染阻害剤のレンテミンと KR-070 くらいであった。後述の DHT についても、見里、黄氏らによって紹介され、試験されたが、十分な検討はされなかった。

最近ではほとんど抗植物ウイルス剤の話聞かない。わずかに、ウイルス感染植物を、ウイルス・フリーにしたい時に、補助的に薬剤が使用されているようである。圃場で使用されるのは感染阻害剤で、ウイルス増殖阻害物質は使用されていない。これは実用的な増殖阻害がほとんど不可能視され、研究も行われなかったためであろう。そのため、最近では従来の間接的な防除法に加えて、弱毒ウイルスや、植物ウイルス遺伝子を組込んだ形質転換植物の抵抗性利用も行われるようになり、進歩はあったが、それだけ、薬剤防除の研究は遠のいたように思われる。

HANSEN (1988) は今まで、化学療法が成功しなかったのは、ウイルス感染過程の阻害や、接種葉でのウイルス濃度を抑えるような化合物と、全身感染している植物のウイルスの複製を防ぐ真の治療剤との相異について、十分な理解がなされなかったためだろうと述べ、厳密な意味では“Plant virus chemotherapy”とは、化学的方法で、感染株から、ウイルス・フリー株を生産することとしている。

一方、人間や動物の抗ウイルス剤の研究は盛んになり、実際の医療に使用されるものは少ないようであるが、多くの化学薬剤が発表され、それらは、ウイルスの増殖過程における、細胞吸着、侵入、脱外被、増殖などの色々な段階をターゲットとして研究されている (Streissle et al., 1985)。

本稿では、抗植物ウイルス剤の研究を精力的に行って

いるドイツの G. SCHUSTER らの最近の研究を中心に、植物ウイルスの化学治療剤について述べる (表-1)。この稿を草するにあたり、Dr. SCHUSTER から多くの別刷を恵送され、また、国内の各方面の研究者の方々から、関連論文の紹介をいただいたことに対して、感謝の意を表する。

I DHT (2, 4-dioxohexahydro-1, 3, 5-triazine= 5 azadihydrouracil)

DHT は SCHUSTER et al. (1979) によって開発され、今迄に抗植物ウイルス剤として発表された唯一の実用的薬剤であろう (図-1)。

(1) DHT の一般的性質 DHT はジャガイモ X ウイルス (PVX) に全身感染したサムスタバコのウイルス濃度を減じ、水溶性で薬害も少なく、動物に毒性がない。DHT は PVX に最も効果があるが、PVY, PVA, TMV 及び CMV 感染植物のウイルス濃度も減ずる (SCHUSTER et al., 1979)。in vitro でウイルス粒子にはほとんど作用しない (SCHUSTER and WETZLER, 1981)。DHT 処理サムスタバコでは、TMV-RNA への³²Pの取り込みは有意に減少するが、寄主 RNA への取り込みはわずかしかな影響を受けない。また、DHT は寄主 RNA の合成や含量には影響が少ない (SCHUSTER et al., 1979, SCHU-



図-1 PVX (ringspot 系統) 発病後、DHT (1%) 液を噴霧して、新梢の病徴を消失したトマト (右)、左側は対照。

表1 抗植物ウイルス剤の最近の報告例

薬 剤 名	対象ウイルス	文献 No
DHT (2,4-dioxohexahydro-1,3,5-triazine=5 azahydrouacil)	i) PVX, PVY, PVA (Il. red) TMV, CMV.	(10)
	ii) PNRV, 注射で処理.	(2)
	iii) イチゴ StMV, STCV, 芽先培養	(6)
DA - DHT (1,5- diacety 1-2,4-dioxohexahydro - 1,3,5 - triazine)	PVX, PVY, ToMV. Il.red:TMV, TRV. symp dimin:PLRV	(26)
PCPH (N - phenyl - N'-(4- carbonylphenyl)-urea)	PVX.	(9)
N'-phenyl-N'-aryl-thiourea	PVX.	(18)
alkyl-alkyl 置換 thioureas	PVX.	(19)
alkyl-aryl 置換 thioureas	PVX.	(19)
thiourea, urea などで置換された α -benzylthiocarbonylimino 化合物	PVX, TMV (Il.red.).	(28)
2,5 置換 1,3,4-thiadiazoles	PVX, TMV (Il. red.).	(22)
2,4,5 置換 1,3-oxazoles	PVX, TMV (Il. red.).	(23)
guanidine 化合物	PVX, TMV, BMV.	(16)
5-FOA (5-fluoroortic acid)	PVX	(27)
DHPA (9-(2,3- dihydroxypropyl)adenine)	PVX	(29)
DHPA ((s)-9-(2,4- dihydroxypropyl)adenine)	TMV, CCMV	
AHPA-MP (3-(adenin-9-yl)-2-hydroxypropanic acid 2-methylpropylester)	PVX	(29)
Lodderomyces elongispora	PVX	(35)
IMET H 128 酵母リビド抽出物 alkan monosulfonates (AMS, "Emulgator E 30")	PVX, TMV	(25)
置換された vinylthiocyanates	PVX	(31)
Ribavirin (= Virazole; 1-ribofuranosyl-1,2,4-triazole-3-carboxamide)	i) PVX, CMV, TMV, BMV.	(15)
	ii) TMV, CCMV	(4)
	iii) AcLSpV, AStG, GRM, TWNV, PVX, Y, M, S, CMV, TSpWV	(5)
	iv) CyMV, OdRV, プロトコル培養	(1)
Adenine arabinoside	TMV, CCMV	(4)
BAMM Q (2,3-bis-(acetylmercaptomethyl)-guanosaline)	TMV, CCMV	(4)
5-azacytidine	TMV, CCMV	(4)
Tiazofurin (2- β -D-ribofuranosylthiazole-4-carboxamide)	TSpWV	(5)

(略号) TMV: タバコモザイクウイルス, PVX, PVY, PVA, PVM, PVS, PLRV: ジャガイモ X, Y, A, M, S 及び葉巻ウイルス, BMV: ブロームモザイクウイルス, CMV: キュウリモザイク

クウイルス, ToMV: トマトモザイクウイルス, TRV: タバコ輪点ウイルス, CCMV: Cowpea chlorotic mottle virus, TSpWV: トマト黄化えそウイルス, ACLSpV: Apple chlorotic leaf spot virus, AStG: Apple stem grooving, GRM: Prunus の green ring mottle, TWNV: トマト White necrosis virus, CyMV: Cymbidium mosaic virus, OdRV: Odontoglossum ringspot virus, PNRV: Prunus necrotic ringspot virus, Il. red.: 局部病斑数減少, symp.dimin.: 発病株減少, *: 液剤噴霧または芽先培養などに使用, ウイルスフリー化. 特に説明のないものはすべて, 液剤として, 噴霧処理, またはリーフディスク培養で処理されウイルス濃度を減じた.

STER・BYHAN, 1981). PVX 感染タバコの同化産物への¹⁴CO₂の取り込みの減少は DHT で回復する。また, PVX 感染によるフリーアミノ酸のパターンの変化が DHT 処理で正常に戻る (SCHUSTER et al., 1984 a). DHT 噴霧でジャガイモのウイルス発病株が減り, 塊茎数や重量が増加する。対照区には DHT とチッソ含量が同等のチッソを含む肥料を用いたので, DHT そのものの肥効ではないという (SCHUSTER and HANZSCH, 1981)。

DHT は植物体内で比較的ゆっくりした変化の過程を経て, 抗植物ウイルス活性をもつ塩基類似物質になるので, 比較的高濃度でも, 植物が耐えうると考えられている。DHT のこのような変換は, 動物や人間では行われないようで, このために動物には害を与えないと考えられる (SCHUSTER, 1986)。(PVY, PVA: ジャガイモ Y ウイルス, ジャガイモ A ウイルス, CMV: キュウリモザイクウイルス)。

(2) DHT の植物体内における吸収, 移動及び存続 [6-¹⁴C]-DHT を用いた実験で, サムスタタバコ葉に DHT をつけると, 24 時間後に 37% が, 植物体内にとりこまれ, 処理葉より, 茎の上位にある葉は, 放射能の 20.9%, 下位の葉, 茎及び根は夫々 18.7, 26.7 及び 19.8% で, DHT は処理葉から, 上, 下両方向に移動できることが分る。根からはよく吸収されるが, 表皮はバリアーとなる。また, 根と葉から注射すると, 140 ppm~190 ppm の DHT は 2~3 週間後に, 葉の中で検出の限界に達する (BYHAN et al., 1981)。

(3) 土壌と DHT の関係 DHT の土壌への吸着は土壌の種類によって異なり, 腐植質や粘土礦物の多い土壌には強く吸着する。DHT の活性成分の吸着は水分の飽和度により, また腐植の多い土壌では DHT の浸透が制限される (LIEBERT and SCHUSTER, 1980 a)。土壌中の DHT の残留期間は短く, 数日中に大部分が減少する。また, 高腐植土では低腐植土よりはるかに早く分解する。オートクレーブ殺菌土では分解が遅いので, DHT の活性成分の分解には土壌微生物の関与が考えられる

(LIEBERT and SCHUSTER, 1980 b)。

(4) DHT のウイルス増殖阻害様式 サムスタバコ葉に PVX を $22 \pm 3^\circ\text{C}$ で接種すると、DHT は PVX 接種 8 時間以内なら、ウイルス合成を 100% 阻害し、その後は阻害作用が低下する。また、ウイルス増殖を同調させるために、 5°C 、5 日間おいてから、 $22 \pm 3^\circ\text{C}$ に移し、DHT で処理すると、直後の処理で、PVX は 73% 阻害されたが、時間がたつと、阻害度は急激に低下する。この阻害のタイムコースは、2-thiouracil の阻害様式と似ている。また、DHT を PVX 接種タバコリーフディスクに浸透させ、液に浮遊させて、2 時間以内に uracil を加えると、DHT の作用は完全に止まる。これは DHT が uracil の類似物質として作用することを示している。しかし、2-thiouracil の作用は uracil によって、ただ、部分的にしか打ち消されない点が DHT と異なる (SCHUSTER and ARENHÖVEL, 1984)。

(5) DHT の剤形 径 0.25~0.5, 0.5~1.0 及び 1.0~2.5 mm の顆粒 (いずれも 5, 10 及び 20% の DHT を含む) が、PVX とタバコの組合せで試験された。いずれも効果があり、土壌施与後 3 か月有効で、噴霧より手間が省け、抗植物ウイルス剤治療を著しく進歩させた (SCHUSTER and KRAMER, 1982)。

(6) DHT によるウイルス・フリー植物の作出 BOGUSCH et al. (1985) は DHT の注射で *Prunus necrotic ringspot virus* 感染スイート・チェリーとサワー・チェリーを治療している。また、KONDAKOVA and SCHUSTER (1991) は DHT 0.2 mg/l 液を加えた培養基で、芽先培養を行い、イチゴの strawberry mottle virus と strawberry crinkle rhabdovirus を治療した。

II DHT 以外の化合物

以下の SCHUSTER らの研究した化合物は特記する以外はサムスタバコの液剤噴霧処理で試験されており、ジャガイモに関する試験は同一塊茎からとった芽を処理区と対照区に分けて試験している。

(1) DA-DHT DHT を二つの acetyl group で置換し、1, 5-diacetyl-2, 4-dioxohexahydro-1, 3, 5-triazine (DA-DHT) を作った。DHT より PVX その他のウイルスに高い増殖阻害効果を示し、ジャガイモ葉巻ウイルス (PLRV) にも効くが、DHT より高濃度が必要である (SCHUSTER, 1987 b)。

(2) N-phenyl-N'-(4-carboxyphenyl)-urea (PCPH) PVX の増殖を減少させる。トマトの PVX と TMV 混合感染の被害を軽減し、DHT+PCPH 処理で、ジャガイモウイルスの被害を防ぐのに DHT 単独処理よ

り効果がある (REHNIG and SCHUSTER, 1982)。

(3) N'置換 N-phenyl-N'-aryl-thioureas (TUs) と関連化合物 N'-phenyl group が carboxyl group で ortho, meta あるいは para の位置で置換された化合物は PVX の二次感染葉でかなりの増殖阻害効果がある。その他、ortho や meta の位置の塩素による置換、また、meta の位置の dimethylamino group による置換などで、高い増殖阻害効果がみられた (SCHUSTER and VASSILEV, 1983)。

(4) alkyl-alkyl 及び alkyl-aryl 置換 thioureas (TUs) ($\text{R}_1\text{HN}-\overset{\text{S}}{\underset{\text{||}}{\text{C}}}-\text{N}'\text{HR}_2$) 30 数種の化合物が検討され

た。PVX の濃度を血清で調べたところ、6 種が接種葉で、他の 6 種は二次感染葉で有意にウイルス濃度を減少させた (いずれも 50% 以上)。これらに少量の DHT を加えると更に効果が増した。特に、次のものは抗植物ウイルス剤として将来性があり、単独でも接種葉、二次感染葉両方に効果があり、DHT との相乗効果大きい。N-carboxymethyl-N'-phenyl TU, N-cyano-S-methyl-iso-N'-m-tolyl TU, 及び N-allyl-N'-m-chloro-methoxyphenyl TU (SCHUSTER and VASSILEV, 1985)。

(5) thiourea, urea など で置換した α -benzylthiocarbonylimino 化合物 thiourea や urea のほか、更に alkan group で他の位置を置換した 8 化合物が検討され、何れも PVX に対し高い抗植物ウイルス活性を示した。また、あるものは N. グルチノーザの TMV の病斑を減少させた。ジャガイモで顆粒状 DHT を施与して、更に 2-benzylthio-2-methylpropanalthiosemicarbazone 液を噴霧すると、対照区の 16% まで、ウイルス発病株を減ずる (SCHUSTER et al., 1988)。

(6) 2, 5-置換 1, 3, 4-thiadiazoles (TDAs) 17 の化合物が検討されたが、特に次のものに高い PVX 増殖阻害効果が認められた、2-anilino-5-adamantyl-TDA, 2-anilino-5-(4'-pyridyl)-TDA, 2-benzyl-amino-5-(2'-hydroxyphenyl)-TDA, 2-anilino-5-methyl-TDA 及び 2-anilino-5-benzyl-TDA。また、あるものは TMV 及びタバコ輪点ウイルスの局部病斑数を減ずる効果がある。DHT とは強い相乗効果がある (SCHUSTER et al., 1984)。

(7) 2, 4, 5-置換 1, 3-oxazoles 99 種の 2, 4 置換及び 5 置換 1, 3-oxazoles が検討され、18 種に PVX 増殖阻害効果が認められた。特に PVX 2 次感染葉での増殖阻害が m-guanidino-acetophenone-(4, 5-diphenyl-oxazole-2-yl-hydrazon)-hydrochloride で示された。また、多くのものが、単独では効果が殆んどない場合でも、DHT と一緒に用いると強い効果が現われた。また、上記

の oxazole を用い、ジャガイモの試験を行ったところ、DHT と一緒に用いることにより、高い相乗効果があり、発病株を減じ、増収となった。また、いくつかの oxazoles は N-グルチノーズの TMV の局部病斑を減ずる (SCHUSTER and ULBRICHT, 1985)。

(8) guanidine 化合物 (GDs) 27 の GDs が検討され、置換分を多くもっている GDs より、少ないものの方が、PVX 二次感染葉で増殖阻害効果があった。PVX に高い増殖阻害効果をもつ GD-nitrate, N-cyano-GD 及び guanyl urea sulfate は TMV の増殖阻害効果もあった。また、N-cyano-GD と GD-carbamate は brome mosaic virus (BMV) のオオムギ (*Hordeum vulgare*) における濃度を減じた (SCHUSTER, 1982)。DHT を N-cyano-GD と一緒に用いると個々に用いるより PLRV の発病株を減らす。PVY や PVA の発病も DHT+N-cyano-GD 処理で減少する。N-cyano-GD, acetyl-GD 及び N, N', N"-triamino-GD などと DHT を加えた試験で、ジャガイモのウイルス発病株を減らし、それに比例して塊茎重が増加する (SCHUSTER, 1983)。

(9) pyrimidine 塩基前駆体の類似物質 dihydroorotic acid hydrazide (DHOH) は PVX の増殖阻害効果がないが、5-fluoroorotic acid (5-FOA) は完全に増殖を阻害する。5-fluorouracil (5-FU) は阻害効果が弱い。5-FOA は 5-azadihydrouracil (5-ADHU=DMT) (uracil catabolite 類似物質) と同様に、ウイルス感染の初期段階を阻害する (SCHUSTER et al., 1987)。

(10) 9-(2,3-dihydroxypropyl) adenine 及び 3-(adenin-9-yl)-2-hydroxypropanic acid 2-methyl-propylester PVX の複製を顕著に抑える。後者の方が効果が高い。両化合物のウイルス阻害のタイム・コースは cycloheximide と同様である (SCHUSTER and HOLÝ, 1988)。

(11) *Lodderomyces elongisporus* IMET H 128 酵母のリピド抽出物 この物質、そのアセトン可溶性分画及び脂肪酸の分画は PVX の感染葉と二次感染葉の濃度を減ずる (VOIGT et al., 1985)。

(12) 膜脂質類似物質、特に alkan monosulfonates (AMS, "Emulgator E 30") について AMS は PVX や TMV の接種葉や二次感染葉での濃度を減ずる。また、局部病斑を生ずる寄主の病斑数を減じ、ウイルス粒子の活性を *in vitro* で減ずる。効果は AMS の alkan chain の長さや濃度に依存する。AMS は顆粒状のものも作られており、ジャガイモのウイルス発病株を減じ、増収をもたらす。顆粒状の AMS+DHT 処理で発病株は一段と減少する。AMS は DHT のほか guanidine, thiourea など

の化合物、ribavirin などとも相乗効果がある (SCHUSTER, 1987 a)。

(13) 置換された vinylthiocyanates PVX をもとの化合物 potassium thiocyanate よりよく阻害する (SCHUSTER and SCHULZE, 1991)。

(14) Ribavirin (=Virazole; 1- β -D-ribofuranosyl-1, 2, 4-triazole-3-carboxamide) この動物の抗ウイルス剤 (後述) の抗植物ウイルス性は SCHUSTER によって、1976 年に報告されたが (SCHUSTER, 1988), その後、DHT と一緒に用いることにより、単独で用いるより、PVX, CMV, TMV 及び BMV などに高い増殖阻害作用を示すことを報告した (SCHUSTER, 1982)。

III 種々の化合物の研究によって得られた成果

SCHUSTER (1986) は、実際の植物ウイルスの化学治療法のために、三つの異なる方法で研究をはじめ、ジャガイモやタバコのウイルスで次のような成果を得ることが出来たと述べている。

第一は顆粒状 DHT の開発で、1 回の施与で長期間効果を発揮させることが出来るようになった。第二は薬剤の併用で、個々に用いるより少量で効果を発揮できる。例えば、他の抗植物ウイルス剤との併用で DHT は少量で効果を発揮する。第三は新しい抗植物ウイルス剤の発見で、異なる化学的グループから、抗植物ウイルス性のある物質が発見された。興味ある結果が azine structure をもつ、環式や非環式化合物、thiodiazoles, oxazoles 及び isothiosemicarbazones など得られた。これらの多くは一つ以上の抗植物ウイルス活性をもつ因子が一つの化合物に結合している。更に重要なのは、TMV の増殖阻害が、全く新しい考え方で得られたことである。KIHO (1970) その他の研究から膜とウイルス複製の密接な関係が分かっていたので (SCHUSTER, 1988), ウイルス複製時のウイルスと膜との結合を阻害することを試みて、有効な阻害剤が得られた。DHT が TMV にあまり効果を期待されなかったことから、膜脂質類似物質の効果の発見は重要なものと考えられている。

IV Ribavirin によるウイルス・フリー化

Ribavirin は広いスペクトラムをもつ人間や動物の抗ウイルス剤で (SIDWELL et al., 1972), これから色々な類似物質や誘導体が報告されている (STREISSE et al., 1985)。HANSEN (1988) は現在の非常に有効な植物ウイルス増殖阻害剤として、Ribavirin, DHT 及び Tiazofurin をあげ、また、下記の病害の Ribavirin による治療例を表している。Apple chlorotic leaf spot virus, Apple

stem grooving, Green ring mottle (in *Prunus serulata*), PVX, PVY, ジャガイモ M 及び S ウイルス, CMV, トマト黄化えそウイルス, トマト White necrosis ウイルス。また, シンビジウムの *Cymbidium mosaic* ウイルスと *Odontoglossum ringspot* ウイルスの治療報告がある (ALBOUY et al., 1988)。なお, Tiazofurin はトマト黄化えそウイルスの全身移行を妨げる (CANER et al., 1984) が, 他のウイルスに対する効果は不明である (HANSEN, 1988)。

V 動物の抗ウイルス剤の植物ウイルスに対する効果

DAWSON (1984) は動物の抗ウイルス剤 27 種を TMV と Cowpea chlorotic mottle ウイルスについて, タバコとササゲのリーフ・ディスクに接種し, 薬害をタバコ・カルスの生育阻害でみて試験した。そのうち, 14 種が上記植物ウイルスの増殖を阻害したが, 薬害がなかったのは Adenine arabinoside, Ribavirin, DHAP ((s) 9-(2, 4-dihydroxypropyl) adenine), BAMM Q (2, 3-bis-(acetyl mercaptomethyl)-guanosaline, 及び 5-azacytidine, などであった。他のものは, ウイルス阻害濃度で, タバコ・カルスの生育を阻害した。

おわりに

SCHUSTER (1988) は圃場作物のウイルス感染あるいはウイルスによる生育や収量の低下を制圧するための抗植物ウイルス剤の必要条件として, 四つをあげている。(1) 多数の植物ウイルスの増殖に干渉するが, 植物には影響を与えない, (2) 人畜や土中の微生物にも毒性がない, (3) 植物や土中で比較的速やかに分解して, 残留物を残さない, (4) 適当な値段で手に入り, 安価な農作物にも繰返し, 使用できることなどである。そして, これらの条件を満たす薬剤は少なかったと述べている。また, HANSEN (1988) は植物ウイルスの治療剤の基本的性質として, (1) 水溶性, (2) 植物中を少くとも上方に移動できる, (3) 表皮を通過できる, (4) ウイルスを阻害するレベルで, 植物に過度の毒性がないこと, をあげた。彼が最も有効とした前記 3 薬剤はこの性質を具有する。これらの主張は理想であるが, 既述の如く, これらの条件に近い性質の植物ウイルス増殖阻害剤が見つかった以上, 更に改良を加えれば実用的な薬剤も夢ではなく, 植物ウイルスの治療も新しい時代に入ったように思われ

る。

引用文献

- 1) ALBOUY, J. et al. (1988) : *Acta Horticulturae* 234 : 413~420.
- 2) BOGUSCH, L. J. et al. (1985) : *Phytopath. Z.* 114 : 189~191.
- 3) BYHAN, O. et al. (1981) : *Biochem. Physiol. Pflanzen* 176 : 577~583.
- 4) DAWSON, W. O. (1984) : *Phytopathology* 74 : 211~213.
- 5) HANSEN, A. J. (1988) : *Applied virology Research* Vol. 1 : 285~299.
- 6) KONDAKOVA, V. and G. SCHUSTER (1991) : *Journal of Phytopathology* 132 : 84~86.
- 7) LIEBERT, A. and ——— (1980a) : *Zbl. Bakt. II* 135 : 636~642.
- 8) ——— (1980b) : *ibid.* 135 : 691~695.
- 9) REHNIG, A. and ——— (1982) : *Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-Naturwiss. Reihe* 31 : 331~340.
- 10) SCHUSTER, G. et al. (1979) : *Acta Virol.* 23 : 412~420.
- 11) ——— and Ch. WETZLER (1981) : *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz* 17 : 367~372.
- 12) ——— and O. BYHAN (1981) : *Biochem. Physiol. Pflanzen* 176 : 286~290.
- 13) ——— and C. HANZSCH (1981) : *Phytopath. Z.* 100 : 226~236.
- 14) ——— and W. KRAMER (1982) : *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz* 18 : 77~87.
- 15) ——— (1982a) : *Phytopath. Z.* 103 : 323~328.
- 16) ——— (1982b) : *ibid.* 103 : 77~86.
- 17) ——— (1983) : *ibid.* 106 : 262~271.
- 18) ——— and G. N. VASSILEV (1983) : *Z. PflKrankh. PflSchutz* 90 : 500~504.
- 19) ——— (1985) : *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz* 21 : 41~51.
- 20) ——— and C. ARENHÖVEL (1984) : *Intervirology* 21 : 134~140.
- 21) ——— et al. (1984a) : *Phytopath. Z.* 111 : 339~348.
- 22) ——— et al. (1984b) : *Z. PflKrankh. PflSchutz* 91 : 569~579.
- 23) ——— and H. ULBRICHT (1985) : *ibid.* 92 : 27~36.
- 24) ——— (1986) : *Acta Phytopathologia et Entomologia Hungarica* 21 : 15~22.
- 25) ——— (1987a) : *Journal of Phytopathology* 118 : 109~122.
- 26) ——— (1987b) : *ibid.* 119 : 262~271.
- 27) ——— et al. (1987) : *Antiviral Research* 7 : 179~184.
- 28) ——— et al. (1988) : *Z. PflKrankh. PflSchutz* 95 : 599~605.
- 29) ——— and A. HOLÝ (1988) : *Antiviral. Research* 9 : 329~334.
- 30) ——— (1988) : *Applied virology Research* 1 : 265~283.
- 31) ——— and B. SCHULZE (1991) : *Z. PflKrankh. PflSchutz* 98 : 250~257.
- 32) 下村 徹 (1984) : *植物防疫* 38 : 316~320.
- 33) SIDWELL, R. W. et al. (1972) : *Science* 177 : 705~706.
- 34) STREISSLE G. et al. (1985) : *Adv. virus Res.* 30 : 83~138.
- 35) VOIGT, B. et al. (1985) : *Acta Biotechnol.* 5 : 313~317.