



煙草モザイク病バイラスの病原性と抗元性との関係

宮本, 雄一

(Citation)

兵庫農科大学研究報告. 農学編, 2(1):63-68

(Issue Date)

1955-12

(Resource Type)

departmental bulletin paper

(Version)

Version of Record

(JaLCD0I)

<https://doi.org/10.24546/81006497>

(URL)

<https://hdl.handle.net/20.500.14094/81006497>



煙草モザイク病ウイルスの病原性と抗原性との関係

宮 本 雄 一

Relation between the Pathogenicity and Antigenicity of Tobacco Mosaic Virus.

Yuichi MIYAMOTO

The writer has investigated the relation between the pathogenicity and antigenicity of tobacco mosaic virus (TMV) making use of some physical treatments (X-ray, ultraviolet light, high temperature, ultra-short waves, alternating current and direct current).

The virus preparation used in this work was the aqueous suspension of TMV which had been purified by BAWDEN's procedure. The pH of the virus preparations was 6.0~6.2. The antiserum used was prepared by injecting rabbits with the purified TMV. The infectivity of the treated TMV was tested by the so-called half-leaf method on the leaves of *Nicotiana glutinosa* plants. In serological tests of TMV, the precipitin reaction was used. The mean wave-length of X-ray used was 0.4 Å, and the wave-length of ultraviolet light employed was 2537 Å. The frequencies of the ultra-short waves (wave-length: 5.0 m) and alternating current used in this work were 60 megacycles per second and 50 cycles per second, respectively.

The non-infective preparations of TMV which had been inactivated by X-ray and ultraviolet radiations always proved to be serologically active (Tables 1 and 2). It was moreover found, in the X-ray radiation, that the serological activities of irradiated preparations increased while the infectivity decreased (Table 1). The serological activity of TMV irradiated by ultraviolet light was completely lost when the doses of ultraviolet radiations were increased to more than 13×10^5 μ W, while the precipitin reaction of TMV irradiated with doses of $2.6 \sim 6.5 \times 10^5$ μ W became intensified as compared with the control. On the other hand, the survival curves of TMV irradiated by X-ray and ultraviolet light were shown by simple exponential curves. Consequently, these results seem to agree with the view that the inactivation of virus by ionizing radiation and ultraviolet light are caused by the absorption of a single ionization or a single ultraviolet quantum.

The results of exposure of TMV to ultra-short waves resembled those of heat treatment of the virus (Tables 3 and 4), the infectivity of TMV being retained when heated at 80 °C for 10 minutes in either case. The serological reaction of the virus was demonstrated even when heated at 90 °C or 95 °C for 10 minutes in either experiment. In precipitin tests, however, the precipitates produced in the preparations exposed to temperatures above 80 °C, being fine and not flocculent are apparently different from those induced by lower temperatures. The results of treatment of the virus with alternating current were similar to those of exposure of the virus to ultra-short waves or high temperatures (Table 5). The infectivity of TMV, however, was lost at temperatures higher than 70 °C, and it seems that the virus may have been subject to some electrolytic effect. In the treatment of TMV with direct current, the infectivity and serological activity of the virus were completely destroyed even at temperature of 60 °C for 10 minutes (Table 6). This finding may indicate the probability that the effect of direct current upon TMV is attributable to the action of electrolysis regardless of the rising temperature.

I 緒 言

煙草モザイク病ウイルス（以下TMVと略称する）は精製すれば蛋白質の結晶となるが、なお強い病原性を有し、同時にこれを動物に注射すれば強力な抗体を含む免疫血清が得られる。なおTMVは種々の物理化学的処理によつて病原性を失うことが知られている。その際、放射線或は或種の薬剤の処理によつて不活性化されたウイルスが、無処理の活性ウイルスとその血清学的或は物理学的性質については殆ど変りがないことがある。

他方に於て、近年数種のウイルスに対する電磁波の作用が研究され、電子顕微鏡の分解能の向上に伴うウイルス粒子の構造の研究と相俟つてウイルスの本体解明への足がかりとされている。

筆者は純化せるTMVに物理的処理を行つてTMVの病原性と抗原性との離反を試み、この点から両者の関係について検討を加えた。

実験は筆者が北海道大学農学部植物病理学教室に在つた際に同教室に於て行つた。本実験中X線照射、電氣的処理には夫々北大医学部放射線医学教室河村文夫講師、

北大応用電気研究所福岡醇一助教授の協力を得た。記して深厚なる謝意を表する。なお終始有益な助言と多大の便宜とを与えられた北大農学部植物病理学教室富士貞吉教授、村山大記助教授、又本稿を草するに当り種々の便宜を賜わった兵庫農科大学植物病理学教室山本和太郎教授に対して夫々厚く感謝の意を表する。

II 実験材料及び実験方法

供試バイラスは純化せる TMV であり、純化は BAW-DEN³¹⁾の方法に従った。即ち TMV を感染させた煙草苗の磨砕汁液に対する硫酸アンモニウム添加による沈澱、及び稀薄塩酸添加による等電点に於けるバイラスの沈澱と遠心分離とを交互に反覆して精製した。更に流水及び蒸溜水中で24時間透析した後蒸溜水を加えて最初の磨砕汁液量と同量にし、これを TMV 原液とした。精製過程より推定したこの原液中の TMV 蛋白濃度は凡そ 0.2 % であり、実験には TMV 原液と10倍稀釈液(推定濃度: 0.02 %)とを用いた。これら TMV 溶液の pH は 6.0~6.2 であつた。

使用した TMV 抗血清は純化 TMV を注射した家兎から得られた。即ち上記 TMV 原液を家兎 1 頭につき 2 cc ずつを3, 4 日間隔で耳周縁静脈内へ注入し、11回の注射終了後部分採血を行つて免疫の力価を確認し、10日後に全採血を行い血清を分離して氷室内に凍結保存した。

各種の処理を終えた試料を夫々蒸溜水で4倍に稀釈した後病原性と抗原性のテストに使用した。病原性は *Nicotiana glutinosa* に対する半葉法による接種試験で調べ、抗原性のテストには沈降反応^{5,6,7)}を用いた。沈降反応には内径0.8cm、長さ8cmの小試験管を用い、これに予め所要の2倍の濃度に稀釈した抗血清を0.5 cc ずつ入れておき、次いで処理した TMV 溶液を0.5 cc ずつ注入して混合した。抗血清の稀釈はすべて0.85%の食塩水で行つた。混合した試験管を直ちに37°Cの温湯中に入れ、2時間浸漬した後沈澱の有無を記録した。更にそのまま低温室内に放置し混合してから20時間目に再び結果を調べた。

処理はX線、紫外線、高温、高周波、低周波電流及び直流電流で行つたが、これらの処理条件及び方法を略記すれば次の通りである。

(1) X線照射³¹⁾では、直径5cmのベトリ皿に2, 3 mmの厚さに TMV 溶液を入れ管球焦点から液面迄の距離を5 cmにして照射した。使用したX線の平均波長は0.4 Å、X線強度は2400r/min 及び1600r/min であつた。照射は14~20°Cの室温下で行われ、X線管球は内部に水道水が導入され常に強制冷却されていたので照射による試料の温度上昇は殆ど認められなかつた。

(2) 紫外線照射²⁶⁾には低圧水銀燈の15W殺菌ランプを用いた。殺菌線の波長は2537 Å であり、この放射線強度を $\mu\text{W}/\text{min}/\text{cm}^2$ であらわし処理の際の距離及び時間により計算した。照射に当り、TMV 溶液を2, 3 mmの厚さに入れた内径9cmのベトリ皿を振動器に載せランプの管軸の方向に振動しつつ照射した。なお長時間照射の場合は蒸発による溶液の減少が甚だしいので予めベトリ皿の壁に印を付けておき蒸溜水を滴下した。

(3) 高温処理の場合³¹⁾は TMV 溶液を両端にゴム栓をしたガラス細管に入れ、所定の温度に保持された温湯中に入れて処理した後流水中で冷却した。

(4) 使用した高周波は波長5.0m(周波数: 60メガサイクル)の超短波である。処理に際し、極板の間に内径1.9cm、壁の厚さ0.2cmの正立方体のガラス容器をはさみその中に TMV 溶液を入れて照射した。照射中は常に極板の端子電圧を測定し電界強度(electric field intensity)を算出した。なお常にガラス容器内に長さ9cm、直径0.3 cmのアルコール寒暖計を挿入して上昇温度を測定した。処理を終えた試料は直ちに流水中に浸漬して冷却した。

(5) 実験に用いた低周波電流は50サイクルの商用交流であり、研磨せる鉄板を上記のガラス容器の相対する内壁に密着せしめこれに電圧を加えて処理を行つた。

(6) 直流の処理も交流の場合と全く同様な方法で行われた。交流、直流何れの処理の場合も高周波処理の場合と同様に電界強度及び試料の温度上昇を測定し、処理後直ちに冷却した。

III 実験結果

(1) X線照射の影響を要約して示せば第1表の通りである。全実験を通じて、X線照射による試料の温度上昇或は沈澱物の現出は全く認められなかつた。第1表に於ける抗原性のテストは抗血清濃度1/16~1/1024で行つた中の一部を示したものである。なお活性 TMV の残存率の対数を一方にとり、他方にX線照射線量をとつて半対数グラフを作ると、これらは単純な直線となりこれから所要の TMV 障害量を得るに要する照射線量を読みとることが出来た。

(2) 紫外線照射では種々の角度から実験を行つたが、X線照射の場合と比較するのに適当なものを選び第2表に示した。抗原性は抗血清濃度1/100~1/1600の中の一部が示されている。活性 TMV の残存曲線はX線照射の場合と同様に指数函数曲線となつた。なお他の実験に於て、極めて大量の紫外線²⁶⁾($13.0 \times 10^6 \mu\text{W}$ 以上)を照射すれば抗原性も失われた。抗原性が完全に失われる寸前に抗原性の増強現象が認められその中心は $5.2 \times 10^6 \mu\text{W}$ にあつた。なおその際、試料中に灰褐色の沈澱が多少認め

Table 1. Effects of X-ray radiation upon the pathogenicity and antigenicity of TMV.

TMV	Dosage ($\times 10^4$ r)	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40	Control
0.2%	Pathogenicity* (% of survival)	*** 72.6	*** 51.8	*** 98.9	*** 50.6	73.1	57.7	37.3	23.6	21.1	11.7	
	Antigenicity** (antiserum : 1/256)	+	+	++	++	++	++	++	++	++	++	+
0.02%	Pathogenicity* (% of survival)	13.9	2.0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Antigenicity** (antiserum : 1/1024)	-	+	+	++	++	++	++	++	++	++	-

* The infectivity was tested by the half-leaf method using *N. glutinosa* as assay plants.

** Results of precipitin reaction were read after 2 hrs. in a water-bath at 37 °C and after 20 hrs. at room temperature. + signs indicate the grade of precipitation. - signs indicate that there is no precipitation. Dilution of antiserum shows the final concentration.

***The experimental errors shown in Table 1 are mostly attributed to the high concentration of TMV, the activity of which was tested by half-leaf method.

Table 2. Effects of ultraviolet radiation upon the pathogenicity and antigenicity of TMV.

TMV	Dosage ($\times 10^3 \mu W$)	3	6	9	12	15	18	21	Control
0.2%	Pathogenicity* (% of survival)	19.0	8.2	2.6	1.3	0.4	0.2	0	
	Antigenicity** (antiserum : 1/200)	++	++	++	++	++	++	++	++
0.02%	Pathogenicity* (% of survival)	10.7	1.9	0	0	0	0	0	
	Antigenicity** (antiserum : 1/800)	±	±	±	+	+	+	+	+

*, ** See the footnotes of Table 1.

られた。

(3) 高温処理は電氣的處理の結果と比較するのを主な目的として行われた。この結果を要約表示したのが第3表である。抗原性は抗血清濃度 1/16~1/256 で行つた中の一部である。85°C以上の温度に曝された試料による沈降反応では、生ずる沈澱が通常の羊毛状沈澱とは異り粉末状であつた。なおその頃から試料に白濁が見られるので、血清反応を行う前に10,000r.p.m. 30分の遠沈を行つて白色沈澱を除くと、沈降反応に於ける沈澱量は多少減少するがやはり特異的に抗血清と反応して沈澱した。³¹⁾

(4) 超短波處理の結果を要約して第4表に示した。抗血清の濃度は高温處理の場合と同様である。試料の白濁及び沈降反応に於ける沈澱の性質も高温處理の場合と大体同様であつた。

(5) 交流電流の影響を第5表に要約表示した。抗原性は抗血清濃度 1/100~1/1600 で行つた中的一部分である。試料の白濁及び血清反応に於ける沈澱の性質は高温處理の場合と同様であつた。³¹⁾

(6) 直流處理の結果を要約して第6表に示した。抗原性の抗血清濃度は交流處理の場合と同様である。³¹⁾

IV 考察及び結論

バイラスが種々の物理化学的處理によつてその病原性を失ふことは古くから報告されているが、不活性化をひき起す過程については未だ明瞭な解釈がない。バイラスが蛋白質より成ることが判明して以来この病原蛋白質の分析化学的研究が多くの者によりなされ、特に変異を起したバイラス、或は物理化学的處理によつて部分的に不活性化したバイラスの分析が行われている。同時に又、これら變化を受けたバイラスの形態が電子顕微鏡によつて闡明されつつある。^{10,11,12,13,14,30)} 他方に於て、バイラス蛋白に或種の物理化学的處理を加えて病原性を剥奪した後に於てもその抗原性或は結晶性は變化を受けないことが知^{3,8,12,13,14,19,26,28,29,30,33,35)} られ、バイラスの抗原性と結晶性との關係はその各々と病原性との關係よりも一層密接であることが示された。従つてこれらの性質をも破壊する為にはバイラス粒子の破壊或は、少くとも病原性の破壊以上の本質的變化を粒子に与えることが必要と思われる。TMVに対してはX線、紫外線、超音波、フォルムアルデハイド、過酸化水素、亜硝酸、硝酸ウラニウム等の處理がこのバイラスの抗原性或は結晶性を破壊せずに感染力のみを奪ひ得ることが知られている。³²⁾

筆者は純化するTMVの同一試料に対してX線、紫外線、²⁶⁾ 高温、³¹⁾ 高周波、³¹⁾ 低周波電流及び直流電流等の處理を

Table 3. Effects of high temperatures upon the pathogenicity and antigenicity of TMV (ca. 0.2%).

Results	Temperature (in 10 min.)	80°C	85°C	90°C	95°C	Control
Grade of turbidity of treated preparation		+	++	++	++	-
Pathogenicity* (% of survival)		3.5	0	0	0	
Antigenicity** (antiserum : 1/128)		+	*** ++	*** ++	*** ++	++

*,** See the footnotes of Table 1. *** These precipitates were fine and not flocculent as in the other cases.

Table 4. Effects of ultra-short waves (wave-length : 5.0m) upon the pathogenicity and antigenicity of TMV (ca. 0.2%).

Results	Temperature (in 10 min.)	60°C	70°C	80°C	90°C	95°C	Control
Electric field intensity (V/cm)		56~91	91~110	64~100	91~100	91~100	
Grade of turbidity of irradiated preparation		-	+	++	++	++	-
Pathogenicity* (% of survival)		90.1	98.9	5.0	0	0	
Antigenicity** (antiserum : 1/128)		++	++	+	±	*** +	++

*,** See the footnotes of Table 1. *** These precipitates were fine and not flocculent as in the other cases.

Table 5. Effects of alternating current (frequency : 50 c/s) upon the pathogenicity and antigenicity of TMV (ca. 0.02%).

Results	Temperature (in 10 min.)	60°C	70°C	80°C	90°C	Control
Electric field intensity (V/cm)		105~110	100~110	121~131	131~157	
Grade of turbidity of treated preparation		-	-	±	+	-
Pathogenicity* (% of survival)		47.3	1.3	0	0	
Antigenicity** (antiserum : 1/400)		++	+	*** +	*** +	+

*,** See the footnotes of Table 1. *** These precipitates were fine and not flocculent as in the other cases.

Table 6. Effects of direct current upon the pathogenicity and antigenicity of TMV (ca. 0.02%).

Results	Temperature (in 10 min.)	60°C	70°C	80°C	90°C	Control
Electric field intensity (V/cm)		157~184	152~173	136~157	126~157	
Grade of turbidity of treated preparation		-	-	±	±	-
Pathogenicity* (% of survival)		0	0	0	0	
Antigenicity** (antiserum : 1/400)		-	-	-	-	+

*,** See the footnotes of Table 1.

行い、これらの結果に基づいてTMVの病原性と抗原性との関係を研究した。筆者の知れる所では、バイラスに対するX線等の放射線、紫外線及び高温処理等の影響については多くの研究があるが、超短波、交流或は直流処理に関するものは全く見当らない。ただ宮本等³²⁾による馬鈴薯バイラスの高周波処理の研究があるのみである。

X線照射或はその他の所謂 ionizing radiation によるバイラスの不活性化は加水分解と酸化作用によるといわれている。近年、ある研究者達はこの場合の不活性化は個々のバイラス粒子が single ionization 或は single cluster of ionization を受けることにより起り得るとの

見解を示した。なお抗原性はこれらの処理に対しては病原性よりも安定であることが2,3のバイラスについて認められている。他方紫外線照射に關しても、single ultraviolet quantum の吸収が個々のバイラス粒子の不活性化をひき起し得るとする者がある。又バイラスの病原性を奪う程度の紫外線照射では抗原性は失われないことも報告されている。高温処理によるバイラスの不活性化は古くから多くのバイラスについて研究されているが、抗原性に対する影響はバイラスの種類或は研究者により結果が同一でない。^{3,9,10,21,31,32)}

本実験の結果を見るに、X線及び紫外線照射によつて

不活性化されたTMVは無処理のものと同様に強い血清反応を示した(第1, 第2表)。更にX線照射を行ったものでは病原性を失ったTMVが単に抗元性を維持しているだけでなく、反って活性ウイルスが未だ多少残っている試料、或は無処理のものよりも強い沈降反応を示した(第1表)。紫外線照射で病原性を喪失したTMVの抗元性は、大量の線量を照射することにより終には破壊されたが、その寸前に抗元性の増強現象が認められた。²⁶⁾しかしX線の場合明瞭ではなかつた。なおX線、紫外線何れの場合に於てもTMVの障害曲線は指数函数曲線となり、共にTMVがX線の single ionization 或は紫外線の single ultraviolet quantum の吸収により不活性化されることが確認された。^{26, 29, 33)}これを要するに、これらの電磁波で処理すればTMVは放射線学の所謂 hit theory (target theory)の説く所に従って不活性化する。他方抗元性は、これらの処理によつて短小粒子が増加し従つて抗体と反応する表面積も増加する為に抗元性が強まるものと考えられる。

実験結果に示されている様に、単なる高温処理を行った試料及び超短波照射を受けた試料は病原性、抗元性何れのテストに於ても殆ど同様な結果を示した(第3, 第4表)。即ち、両者共試料の温度上昇が80°C以内に於てのみ病原性が認められたが、抗元性は95°Cの温度に曝されたものにも依然認められた。しかし病原性喪失後の試料による沈降反応での沈澱は通常の綿状沈澱とは異り粉末状沈澱であつた。この異常沈澱は一見、白濁した試料の自然の沈澱に似ているが、処理後の遠沈(10,000 r.p.m. 30分)によつても殆ど影響を受けず抗血清と特異的^{4, 3, 30)}に反応した。この詳細については既に報告した。従来の研究によれば熱処理による病原性と抗元性との離反はトマト萎縮病や煙草壞疽等のウイルスに認められているが、TMVや馬鈴薯Xウイルスには認められて居らず病原性よりも多少遅れて抗元性が失われるだけである。しかし日高等はTMVの熱処理の結果として病原性の減少とは反対に抗元性が増進すると報告している。筆者の実験では、熱処理による病原性喪失後のTMVの抗元性は依然として認められ沈降反応では異常な粉末状沈澱となるが、病原性の減少に反して増進するという現象は全く認められなかつた。TMVに対する超短波の影響については、宮本等^{27, 31)}の馬鈴薯ウイルスに対する波長30m乃至9.8cmの高周波処理の実験結果をも併せて考えて、現在使用されているcm波以上の波長の超短波ではウイルスを選択的に加熱不活性化することは極めて困難であり、単なる熱処理の域を出ないものと思われる。

交流でTMV溶液を処理すれば、超短波照射或は熱処理の場合と殆ど同様な結果を示すが、病原性は処理によ

る温度上昇が70°Cでわづかに認められるのみで80°C以上では全く認められない(第5表)。他方、直流で処理した試料を用いたテストでは、その温度上昇が60°Cに於て既に病原性、抗元性は共に失われていた(第6表)。交流処理に於てウイルスの不活性化温度が超短波処理或は熱処理の場合よりも低いことから、この低周波電流による影響の中には熱作用の外に電気分解の作用も含まれている様に思われる。直流は温度上昇には全く無関係に電気分解作用のみによりTMV蛋白のもつ病原性、抗元性を破壊したものと想像される。交流にも多少の電気分解作用があり、直流は最もその傾向が大である事実を併せ考えると、これらの解釈は妥当と思われる。

結局、これらの事実から次の様な結論に達した。X線照射によりTMVの抗元性は、病原性の漸減とは反対に反って強くなる傾向を示す。紫外線を照射すれば、病原性の喪失後も永く抗元性は安定であるが、X線照射の場合の様な顕著な抗元性の増強は認められない。大量の紫外線々量を照射すれば抗元性も失われるが、完全に破壊される寸前にやはり抗元性の増強が認められる。なおX線、紫外線共に、照射によるTMVの病原性の障害曲線は指数函数曲線となる。これらの事実は、TMVの病原性はウイルス粒子の single ionization 或は single ultraviolet quantum の吸収によつて不活性化されるが、抗元性はTMV粒子が多少破碎されても失われず反ってウイルス粒子の表面積の増加により増進されることを示すものと思われる。他方、熱処理或は高周波処理は共にTMV粒子を凝固変性させる為に、その病原性及び抗元性に対する影響はX線、紫外線のそれと自ら異り、TMVの抗元性は病原性よりも熱に対する抵抗力が強い為に病原性喪失後も不活性化されにくいと解釈するのが妥当であろう。低周波電流は病原性及び抗元性に対して熱影響以外に多少の電気分解作用を示し、直流は上昇温度には無関係にその電気分解作用により病原性、抗元性を破壊するものと考えられる。電気的作用は、高周波、低周波更に直流となるに従つて、それらの有する主な作用が熱作用から電気分解作用へと移行することが知られている。本実験の結果から見て、ウイルスの病原性、抗元性に対しても全く同様にこの事実を適用しうる様に思われる。

V 摘 要

純化したTMVをX線、紫外線、高温、高周波、低周波電流及び直流にて処理し、これに基いてTMVの病原性と抗元性との関係を研究した。

X線照射により抗元性は、病原性の漸減とは反対に反って強くなる傾向を示した。紫外線の場合は前者程顕著

ではないがやはり類似の現象を認めた。X線、紫外線共に、照射による病原性の障害曲線は指数函数曲線となつた。これらの事実から、TMVの病原性はバイラス粒子の single ionization 或は single ultraviolet quantum の吸収により不活性化するが、抗元性はバイラス粒子が多少破碎されても失われず抗体と反応する表面積の増加により反つて増進するものと解釈される。

熱処理或は高周波処理では共に、病原性喪失後の試料がなお抗血清との反応能力を示したが、この際の沈澱は異常な粉末状沈澱であり、反つて抗元性が増進するという現象は認められなかつた。低周波電流は病原性及び抗元性に対して熱作用の外に多少の電気分解作用を示し、直流は上昇温度には全く無関係にその電気分解作用によつて病原性、抗元性を破壊した。

(植物病理学講座, 昭.30. 5. 14 受領)

引用文献

- 1) ARTHUR, J. M. & J. M. NEWELL: *Amer. Jour. Bot.*, **16**: 338~353, 1929.
- 2) BAWDEN, F. C.: *Plant viruses and virus diseases*. 3rd ed. Waltham, p. 172, 1950.
- 3) —: *Ibid.*, p. 248.
- 4) —: *Ibid.*, p. 253.
- 5) CHESTER, K. S.: *Phytopath.*, **25**: 686~701, 1935.
- 6) —: *Ibid.*, **25**: 702~714, 1935.
- 7) —: *Ibid.*, **27**: 903~912, 1937.
- 8) 富士貞吉: 植物バイラス, 東京, 185~187頁, 1952.
- 9) —, 宮水雄一: *Virus*, **3**: 207~208, 1953.
- 10) —, 四方英四郎: 日・植・病・報, **18**: 61, 1953.
- 11) —, —: *Virus*, **3**: 208, 1953.
- 12) —, —: 日・植・病・報, **19**: 70~71, 1954.
- 13) —, —, 河村文夫: 日・植・病・報, **19**: 176~177, 1955.
- 14) 日高醇, 桐山清: *Virus*, **3**: 39~50, 1953.
- 15) HOLLANDER, A. & B. M. DUGGAR: *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **22**: 19~24, 1936.
- 16) LEA, D. E.: *Actions of radiations on living cells*. London & New York, pp. 100~124, 1947.
- 17) —: *Ibid.*, p. 124.
- 18) — & K. M. SMITH: *Parasitol.*, **34**: 227~237, 1942.
- 19) MALKIEL, S.: *Jour. Immunol.*, **57**: 55~65, 1947.
- 20) 松井千秋: 九大・農・学芸雑誌, **12**: 321~325, 1952.
- 21) MATSUMOTO, T. & K. SOMAZAWA: *Jour. Soc. Trop. Agric.*, **2**: 223~234, 1930.
- 22) MCKINLEY, E. B., R. FISHER & M. HOLDEN: *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, **23**: 408~412, 1926.
- 23) 宮本雄一: 日・植・病・報, **16**: 173, 1952.
- 24) —: 北日本・病虫・研・報, 第4号, 100~101頁, 1953.
- 25) —: 日・植・病・報, **18**: 146, 1954.
- 26) —: *Virus*, **4**: 256~263, 1954.
- 27) —: 北日本・病虫・研・報, 第5号, 103~104頁, 1954.
- 28) —: 日・植・病・報, **18**: 146~147, 1954.
- 29) —: 日・植・病・報, **19**: 70, 1954.
- 30) MIYAMOTO, Y.: 栃内・富士両教授還暦記念論文集, 札幌, 323~331頁, 1955.
- 31) 宮本雄一, 福岡醇一: 北大・農・邦文紀要, **2**(3): 77~85, 1955.
- 32) —, 因藤寿: 日・植・病・報, **15**: 127~130, 1951.
- 33) —, 河村文夫: 日・植・病・報, **19**: 53~57, 1954.
- 34) 大島信行, 若林勝: 日・植・病・報, **15**: 87, 1951.
- 35) POLLARD, E. C.: *The physics of viruses*. New York, pp. 69~102, 1953.
- 36) —: *Ibid.*, pp. 140~142.
- 37) —: *Ibid.*, pp. 146~168.
- 38) PRICE, W. C. & J. W. GOWEN: *Phytopath.*, **27**: 267~282, 1937.
- 39) 四方英四郎: 栃内・富士両教授還暦記念論文集, 札幌, 344~346頁, 1955.
- 40) STANLEY, W. M.: *Science*, **83**: 626~627, 1936.