

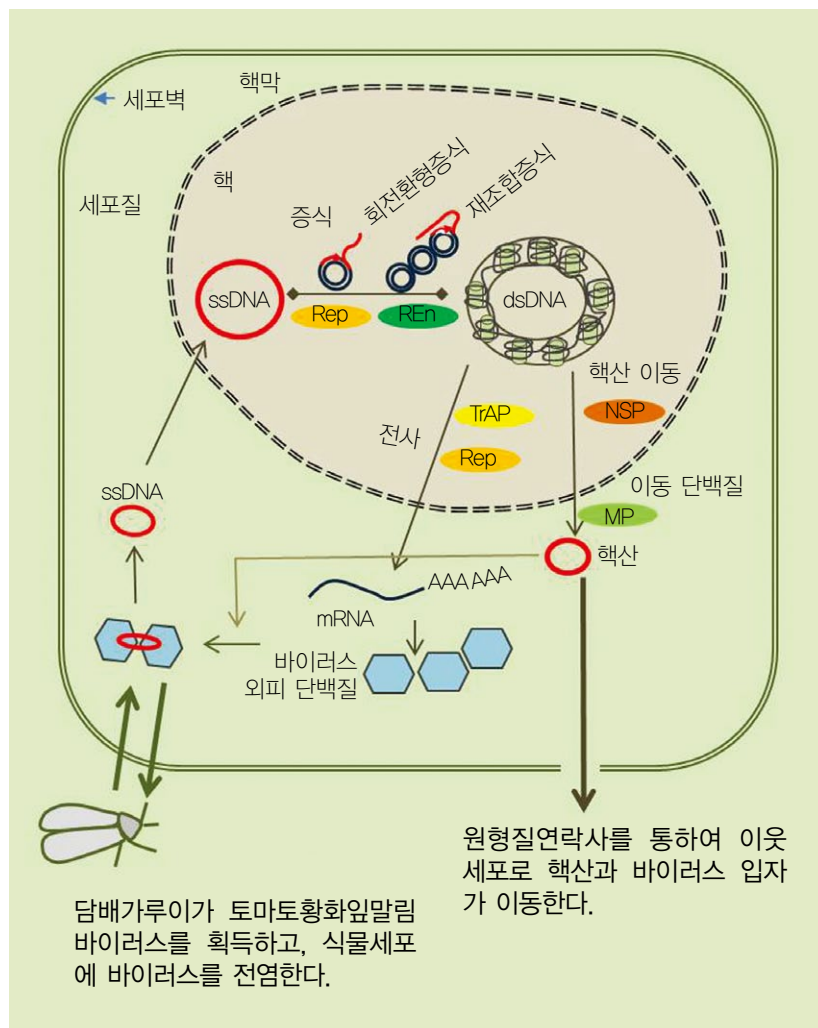


토마토황화잎말림바이러스(TYLCV) 전염과 확산 특성

김정수, 최홍수
이석찬, 이관석
김지광

1. 식물 세포 내 증식과 탈출
2. 식물 감염 세포 미세구조
3. 담배가루이 침샘 세포의 바이러스 분포
4. 담배가루이 체내의 바이러스 순환
5. 담배가루이의 세계 이동
6. 담배가루이 계통과 바이러스 전염
7. 담배가루이 생활사
8. 담배가루이 충체 간 바이러스 전염
9. 바이러스와 담배가루이 상관 전염
10. 바이러스 종자전염과 담배가루이 상관 전염
11. 담배가루이와 온실가루이 형태 비교

1. 식물 세포 내 증식과 탈출 과정



토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)는 디옥시리보핵산(DNA)을 갖고 있어 식물 세포에 감염되면 세포질에서 증식하지 않고 핵 내에서 바이러스의 핵산이 증식한다.

기주식물 세포내로 들어온 바이러스 입자는 외피 단백질을 벗고 내부의 핵산이 노출되고 이어서 핵 내부로 들어간다. 핵 내부로 핵산이 들어가거나 세포질로 나오기 위해서는 단백질(NSP)의 도움이 있어야 이동할 수 있다. 세포질에서 NSP 단백질은 바이러스 핵산(ssDNA) 복합체를 만들고 단백질의 긴 튜브(MPB)를 따라 이동하여 세포 사이의 통로인 원형질연락사(plasmodesmata)를 이용하여 건전한 이웃 세포로 이동한다.

토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)의 이동은 두 종류 단백질(MPB와 NSP)의 상호작용에 의하여 일어난다. MPB 단백질은 식물 바이러스 중에서 가장 잘 알려진 담배모자이크바이러스(TMV)의 이동 단백질(30KD movement protein)과 동일한 역할을 한다.

토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)의 핵산 증식은 우선 겹가닥의 핵산인 dsDNA를 만들고 이어서 단일 가닥 핵산 ssDNA를 만든다. 이렇게 만들어진 핵산은 세포질로 이동한 후 세포질의 리보솜에서 만들어진 외피단백질(coat protein, CP)과 서로 결합하여 완전한 바이러스 입자를 만든다.

핵산과 외피 단백질과 결합한 바이러스 입자는 세포 원형질막으로 이동하고 융합 유출되며(budding) 또한 세포 사이의 통로인

원형질연락사를 통하여 건전한 이웃 세포로 이동하여 감염을 지속한다.

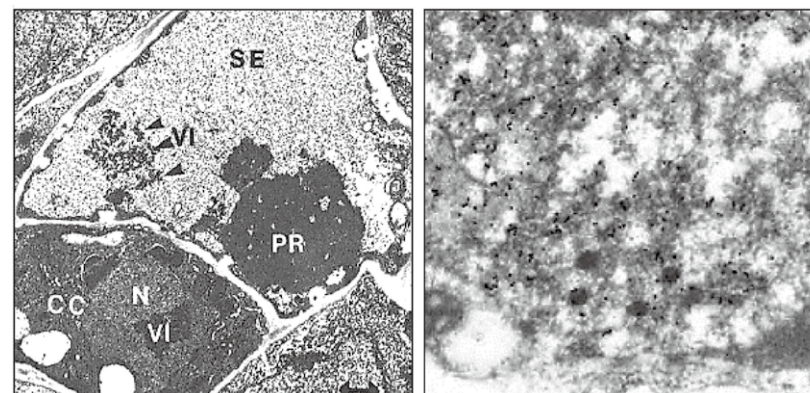
매개충인 담배가루이는 식물체에서 즙액을 빨아먹을 때 바이러스 입자를 총체 내부로 획득하고 체내에서 소화관과 혈액을 거쳐 침샘에 도착하고 나면 바이러스 입자를 건전한 식물체로 전염 시키므로 순환형이며 증식형 바이러스라고 한다.

2. 식물 감염 세포 미세구조

디옥시리보핵산(DNA)을 갖는 바이러스 들은 핵 내에서 원형 반지(ring) 모양의 봉입체(inclusion body)를 만들며 여기서 바이러스 핵산이 증식하고 세포질 내에서는 원형에서 부정형의 소포를 만든다.

바이러스의 증식은 도관부의 체관 세포에서 흔히 일어나는데 이러한 세포학적 특성으로 인하여 영양분의 이동 기능을 저하시키기 때문에 도관부의 퇴락, 괴저 증상이 나타난다.

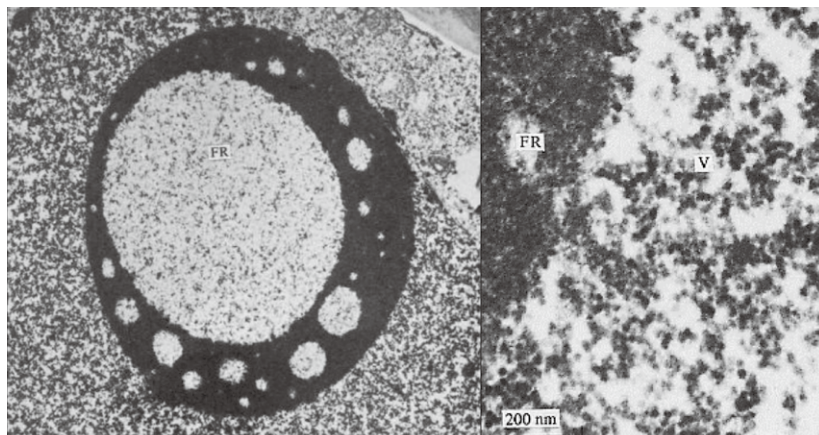
바이러스의 식물체 분포는 면역전자현미경으로 검경하여 보면 체관 유세포, 반세포, 엽육 세포의 모든 부분에 모두 존재하는 것으로 알려져 있다.



SE sieve element 체관
CC companion cell 체관 이웃 세포
PR p-protein 체관 단백질
N nucleus 핵
VI viral inclusion 바이러스 봉입체

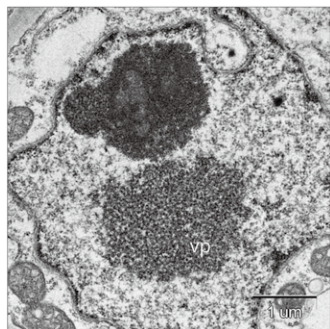
면역전자현미경 검경에 의한 핵 내의 금입자 분포는 바이러스의 존재와 동일하다.

Lee, H.J. et al. 2010. Mol. Cells 30: 467-476.
Medina et al. 2006. J. of plant Pathology 88:299-308.



Russo 등이 1980년에 보고한 토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)가 감염된 체관세포에서 핵 내에 반지모양의 봉입체를 만들고(좌), 이 미세구조에서 바이러스 입자가 증식하며 주변에 쌍구형의 바이러스 입자를 관찰할 수 있다(우).

우리나라에 발생하는 토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)에 감염된 토마토의 체관 세포에서는 원형의 구조를 관찰할 수 없었

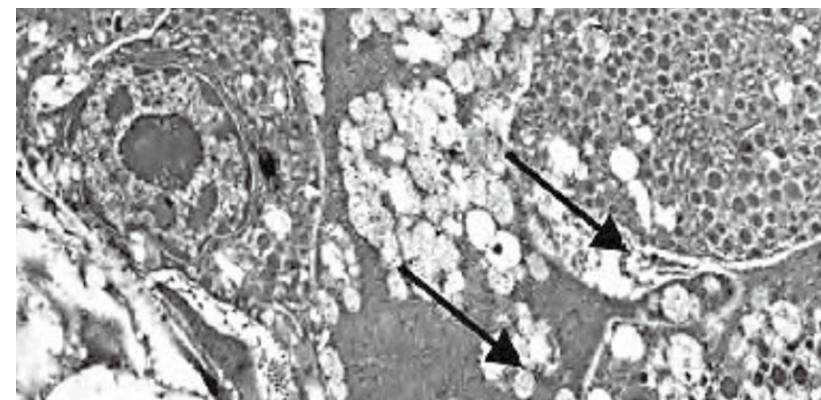


으나, 핵 내에 바이러스 입자(VP) 집단의 형태를 볼 수 있으며 또한 쌍으로 이루어진 형태를 띠고 있어 앞으로 세포학적 고찰이 필요하다. 바이러스 입자 집단(VP) 위의 전자밀도가 높은 것은 핵 인이며, 바이러스 유사 입자 집단은 전자밀도가 상대적으로 낮다.

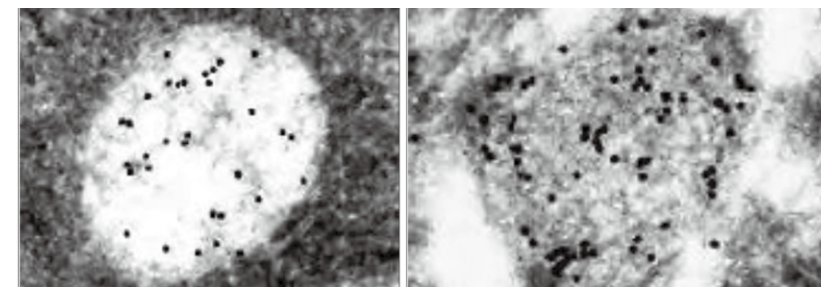
Russo, M. et al. 1980. J. gen. Virol 49, 209-213

3. 담배가루이 침샘 세포의 바이러스 분포

침샘 세포의 내부에는 바이러스 입자가 분포하지 않으나 침샘에서 침이 만들어 진 후 유출된 침 방울에 바이러스가 다량으로 분포한다. 따라서 침샘 내부에서 증식은 일어나지 않는 것으로 보인다. 내부 공생균의 바이러스 증식 이동 협조 단백질인 GroEL 분포와 바이러스 분포와 일치하지 않은 것으로 보아 GroEL은 바이러스가 담배가루이 혈액의 헤모림프에서 분해되는 것을 방지하는 것으로 보인다.



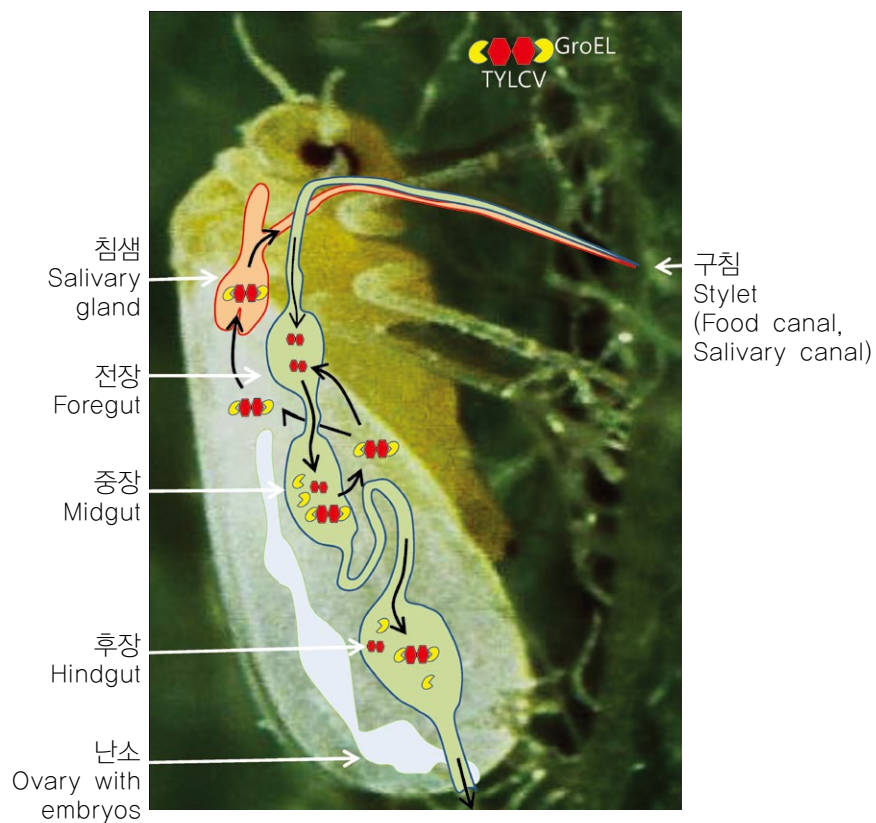
담배가루이의 바이러스 감염 침샘 세포



위 사진의 왼쪽 화살표의 확대, 면역 금입자가 다량 분포

위 사진의 오른쪽 화살표의 확대, 면역 금입자가 다량 분포

4. 담배가루이 체내의 바이러스 순환



담배가루이가 식물체에서 음식을 먹기 위해서는 먼저 구침을 식물체에 삽입한다. 이때에 식물체 즙액과 함께 바이러스가 담배가루이의 소화관인 전장(foregut)로 이동한다. 전장에 도착한 바이러스는 소화기관을 따라서 중장(midgut)으로 이동하는데 이때에

담배가루이의 장내에 공생하는 세균의 바이러스 이동을 도와주는 대분자 단백질인 GroEL과 결합한다. 이 단백질과 함께 바이러스의 외피 단백질은 담배가루이 중장에 존재하는 소화 효소에 의하여 변성이 되지 않도록 하므로 바이러스 입자가 분해되지 않고 담배가루이 체내에서 유지 보존이 가능하다.

담배가루이 공생세균의 GroEL 단백질은 바이러스 입자가 중장 표피의 미세융모(microvilli) 세포의 원형질막을 통과할 수 있도록 도움을 주는 역할을 한다. GroEL 단백질과 짝 지어진 바이러스 입자는 중장과 후장 내에서 존재하고 혈관 내부로 이동한다.

혈관 내로 들어온 GroEL 단백질과 결합하여 짝 지어진 바이러스 입자는 침샘으로 자연스럽게 이동하며 혈관으로 이동하지 못한 바이러스 입자들은 항문을 통하여 체외로 배출된다.

침샘으로 이동한 짝지어진 바이러스 입자들은 침샘에서 유리되는 침 방울에서 증식하며 석여지고, 담배가루이가 식물체에서 섭식을 할 때에 침과 함께 식물체로 바이러스가 전이되고 식물세포는 바이러스에 감염된다.

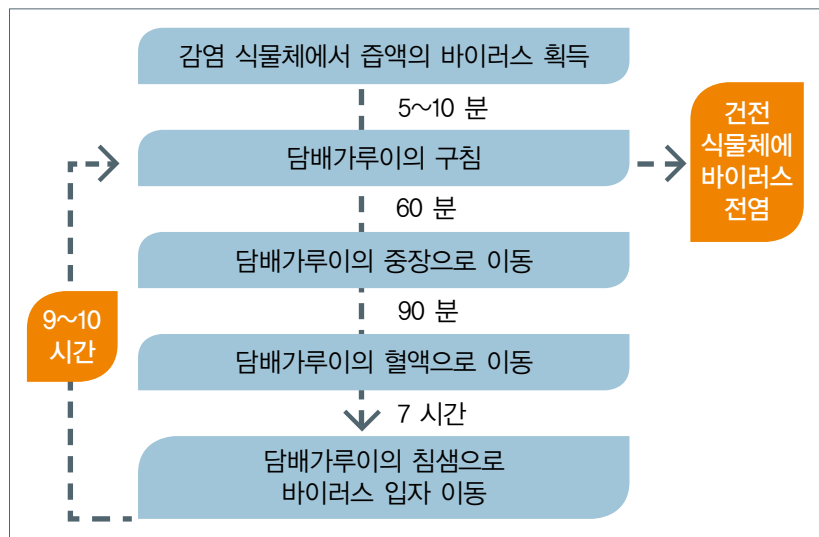
따라서 토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)는 매개충인 담배가루이의 소화관과 혈관을 거쳐서 침샘으로 이동하고 건전한 식물체에서 음식을 섭취할 때 바이러스가 전염된다.

바이러스에 감염된 식물체에 앉은 담배가루이는 구침을 식물체 체관부까지 관통하여서 즙액을 빨아 먹으며, 섭식을 시작하고 5~10분이면 담배가루이 구침을 통하여 바이러스에 감염된다.

담배가루이의 구침을 통하여 체내로 들어오고 이어서 담배가루이의 중장으로 이동하는데 약 60분이면 중장에 존재한다. 중장에 도착한 바이러스는 중장의 표피 세포를 통하여 혈액으로 이동한다.

혈액으로 이동한 바이러스 입자는 구침과 연결된 침샘으로 이동하는데 약 7시간이 지나면 담배가루이 침샘으로 이동하고 바이러스가 전염력을 갖게 된다.

바이러스가 담배가루이 구침을 통하여 획득한 후 9~10 시간 정도 지나면 바이러스를 건전한 식물체로 옮길 수 있다. 바이러스에 감염된 담배가루이는 건전 식물체에 섭식을 시작한 후 5~10분 정도 지나면 바이러스가 전염된다.

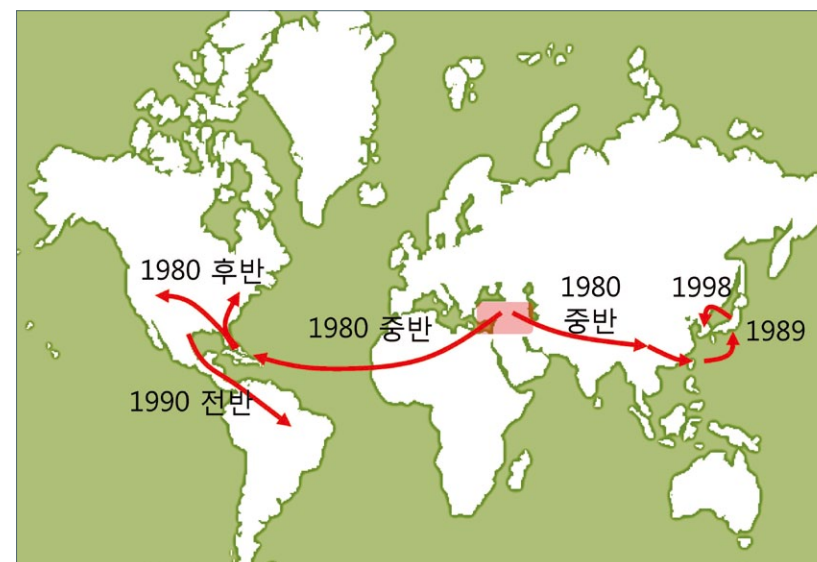


Czosnek, H. et al. 2002. Ann appl. Biol. 140: 215-231.

5. 담배가루이의 세계 이동

담배가루이는 1889년 그리스에서 처음 발견된 이후, 중북부 아메리카지역으로 확산되었고, 1990년대 전반에 남아메리카로 확산하였다.

우리나라가 속해있는 아시아 지역은 중국은 1980년대 중반, 일본은 1989년, 우리나라는 1998년에 유입되었다. 토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)는 일본과 우리나라의 경우 매개충 유입 후 약 7~10년이 지나서 바이러스가 발생하였다. 따라서 매개충이 존재하거나 발견되면 그 매개충이 전염하는 바이러스의 발생이 된다는 것을 알 수 있다. 살충제 저항성인 담배가루이 Q 타입은 중국에서 2004년, 우리나라와 일본에서 2005년에 발생 하였다.



6. 담배가루이 계통과 바이러스 전염

담배가루이에 의하여 전염하는 식물 바이러스는 약 60여종이며, 구형 바이러스 입자 두 개가 쌍으로 있는 쌍구형 바이러스(Geminivirus)에는 우리나라에서 2008년부터 발생하고 있는 담배황화잎말림바이러스(TYLCV), 토마토황화바이러스(ToCV) 등을 비롯하여, 아직 국내에 발생하지 않는 호박잎말림바이러스(*Squash leaf curl virus*, SLCV), 감자황화모자이크바이러스(*Potato yellow mosaic virus*, PYMV) 등이 있다.

담배가루이는 A계통은 호박잎말림바이러스(SLCV)의 전염률이 90% 정도로 매우 높으며, B계통은 30% 정도로 전염율이 낮으나, 낮은 전염률에도 불구하고 바이러스의 전염과 발생에는 두 계통 모두 중요하다.

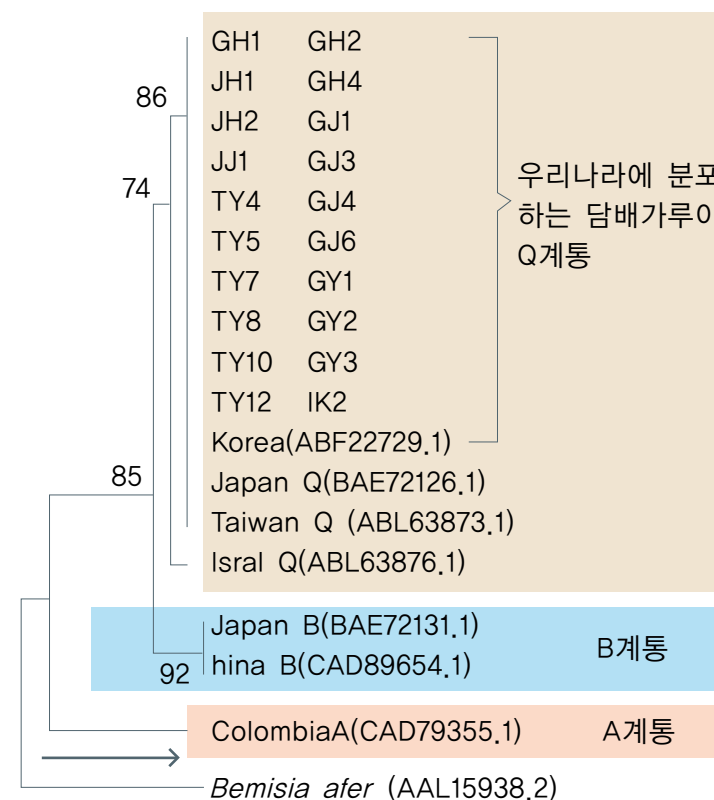
미국에서 처음 발생한 시기인 1978~1985년 경에는 미국 남서부와 소노라(Sonora) 지역에서 자연 발생하고 있는 매개충인 담배가루이 A타입에 의하여 전염하였으나, 1987~1988년경 담배가루이 B타입이 유입되면서 전염률이 낮음에도 불구하고 바이러스의 확산 속도가 빨라졌다.

특히, 담배가루이 B타입은 식물체에서 흡즙하면 직접적인 해충 피해 증상인 식물체 표면의 은색화(silvering)인 충해로 인하여 바이러스 증상과 함께 식물체의 피해가 더욱 심각해 진다.

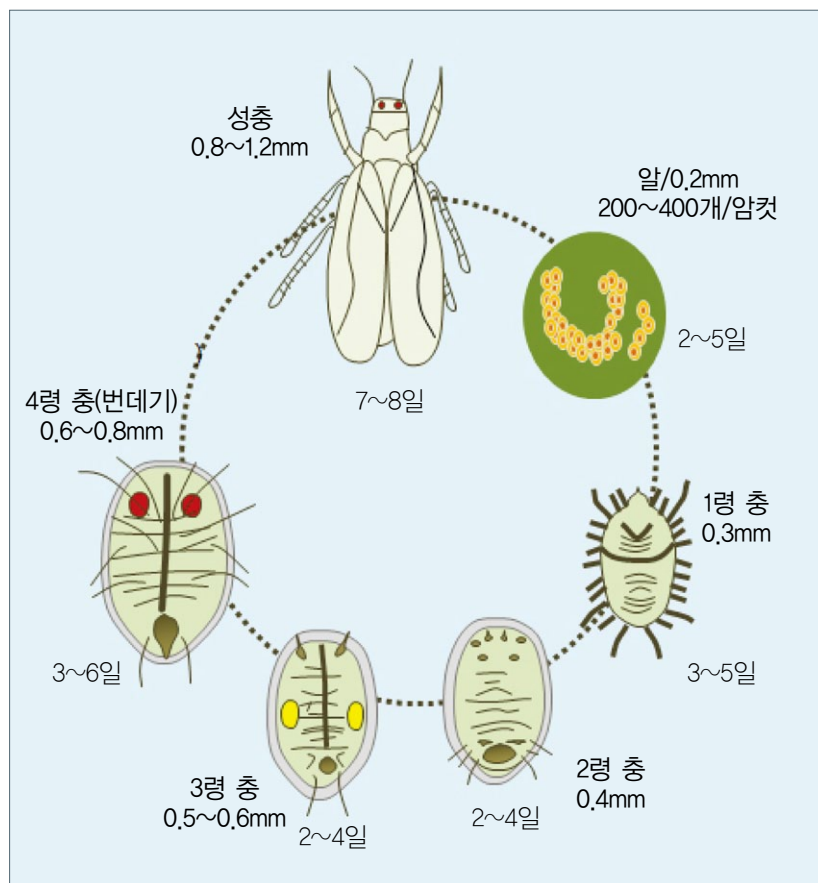
우리나라 보독 담배가루이의 계통

토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)에 감염된 보독 담배가루이 20 개체의 미토콘드리아 DNA COI 유전자의 염기서열 상동성을 분석한 결과, 모두 Q계통의 담배가루이이다.

우리나라에 보편적으로 분포하는 담배가루이 Q계통은 토마토황화잎말림바이러스의 전염에 중요한 역할을 하는 매개충이다.



7. 담배가루이의 생활사

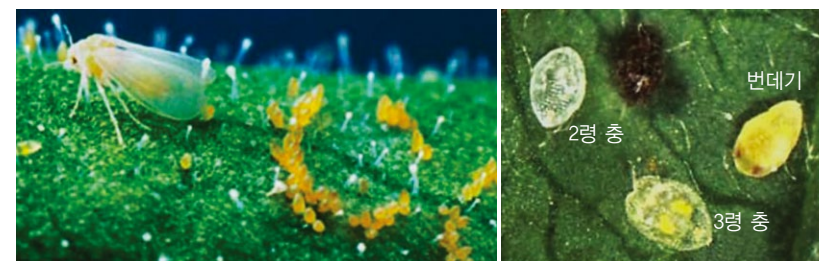


담배가루이 성충은 연 노란색의 몸통과 흰색의 왁스 분가루가 덮여있는 날개를 갖고 있으며 눈 색깔은 빨강색이다. 성충은 보통 1~2 주일 동안 생존하면서 반원형과 비슷한 노란색의

200~400개 정도 알을 낳는다.

알은 2~5일 지나서 1령 충, 3~5일을 경과하면 2령 충이 되는데 이때에는 흰색의 투명한 유충이다. 이어서 2~4일을 경과한 다음 3령 충이 되는데, 3령 충은 노란색의 타원형 반점 (mycetome)이 양쪽 배에 나타난다.

4령 충은 2~4일을 경과하면 번데기(pupa)가 되며, 몸통 색은 약간 검은 노란색이며, 빨간색의 확실한 눈을 볼 수 있어 유충 중에서 구분이 가능하다. 유충기는 보통 2~4 주 정도이다. 번데기 시기에서 3~6일을 경과하면 성충이 되는데 적정 환경에서 한 세대는 보통 18~28일 (3~5주) 정도 소요된다.



담배가루이 성충과 원형의 산란 상태

담배가루이 유충

6. 인공접종에 의한 박과작물의 계통별 감염

요르단에서 박과작물에 토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)를 인공접종과 보독충 접종에 의한 감염 효율을 보면, 토마토는 바이러스 계통과 구분 없이 모두 100% 감수성이었다.

호박은 사디나 계통에 100% 감염되었으나 약독계통(Mild)은 58%로 차이가 크다. 수박은 두 계통 모두 82% 이상 감염률이 높아, 기주식물 종류와 바이러스 계통간에 저항성 차이가 있는 것으로 해석된다.

보독 담배가루이 매개충 접종에 따른 감염률 역시 토마토가 100%인 반면에 인공접종에서 감염률이 높은 수박에서 56%로 가장 낮아서, 바이러스 계통별 차이가 있을 것으로 예상되며 기주 식물 종류별 토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)의 저항성 차이가 있다.

작물명	감염률 (%)		
	인공접종(Agro)		매개충 접종
	TYLCV-Mild	TYLCV-Sardina	TYLCV-JV
오이 (Beit Alpha)	78	67	61
멜론 (Galia)	71	40	87
수박 (Crimson Sweet)	82	92	56
호박 (Yasmina)	58	100	64
토마토 (line 981)	100	100	100

Anfoka, G., et al. 2009. Phytopathology 58: 754-762.



토마토황화잎말림바이러스(TYLCV) 감염 작물 증상과 특징

김정수, 최홍수
이석찬, 곽해련

1. 토마토
2. 단고추
3. 강낭콩
4. 꽃도라지

우리나라에서 토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)가 발생한 토마토 온실 주변에 서식하는 하계 일년생 식물의 감염률을 조사한 결과 16종이 감염되었다. 하계 일년생 식물들은 다년생 보다는 바이러스 전염원 역할이 상대적으로 낮지만 여름 작기에 바이러스의 순환 발생에 중요 역할을 한다.

박, 땅파리, 돌콩, 주름잎 식물은 감염률 100%로 중요 전염원이며, 큰비자루국의 감염률은 71.4%, 미국까마중은 66.7%로 매우 높아 바이러스 전염원 역할을 하는 주요 식물이다. 깨풀, 둥근잎 미국나팔꽃, 흰명아주는 감염률이 4~5%로 매우 낮다.

과	종명	감염율(%)
국화과	왕고들빼기	21.4
	울산도깨비바늘	33.3
	큰비자루국화	71.4
	털별꽃아재비	14.3
	한련초	45.5
가지과	까마중	20.0
	땅파리	100.0
	미국까마중	66.7
대극과	깨풀	4.0
메꽃과	둥근잎미국나팔꽃	5.0
명아주과	흰명아주	5.0
박과	박	100.0
비름과	개비름	33.3
삼과	환삼덩굴	25.0
콩과	돌콩	100.0
현삼과	주름잎	100.0
10과	16종	

우리나라에서 토마토황화잎말림바이러스(TYLCV)가 발생한 토마토 온실 주변에 서식하는 동계 일년생 식물의 감염률을 조사한 결과 15종이 감염되었으며, 동계 일년생 식물들은 다년생 보다는 전염원 역할이 상대적으로 낮을 것으로 예상되지만, 겨울 기간 동안 바이러스가 월동할 수 있는 장소를 제공하므로 바이러스의 순환 발생에 중요 역할을 한다.

배추는 남부지방에서 중요한 동계 월동작물인 동시에 바이러스 전염원으로서 중요한데, 바이러스 감염률은 100%로 중요한 전염원이다. 벌썸바귀와 주홍서나물은 감염률이 50% 이상으로 바이러스의 주요 월동기주이다.

과	종명	감염율(%)
국화과	가시상치	25.0
	개망초	27.2
	큰망초	18.3
	벌썸바귀	50.0
	뿌리뱅이	4.8
	주홍서나물	55.0
	방가지뚝	9.1
	큰방가지뚝	31.2
십자화과	갯	31.9
	민유럽장대	25.0
	배추	100.0
꼭두서니과	갈퀴덩굴	16.7
꿀풀과	광대나물	35.4
석죽과	별꽃	19.4
현삼과	큰개불알풀	44.1
6과	15종	