

sovarial transmission하는 바이러스이다. 바이러스 입자형태가 실 조각처럼 부정확한 사상형으로 최근에 밝혀져 1983년에서야 정식으로 국제바이러스명명위원회ICTV에서 바이러스 목록에 기재되었다.

우리나라에서 발생은 1969년 경남 진주, 밀양지역에서 처음 발생하여 토착 바이러스의 하나이며, 매개충인 애벌구는 국내 월동 해충으로 일본계 품종에서 꾸준한 피해가 발생하였다. 2001년, 2007년~2009년에는 중국에서 보독 애벌구가 다량 비래하여 충남, 전북을 중심으로 대 발생하여 사회적 경제적 피해가 컸었다.

벼줄무늬잎마름바이러스RSV에 감염된 황화 줄무늬와 모자이크 증상을 나타내는 벼 잎의 경우라도 감염 세포에서 특이 미세구조를 검경하기는 매우 어려운데 이것은 아마도 바이러스 입자가 정확한 형태를 갖고 있지 않기 때문으로 생각된다. 건전한 벼 잎 세포의 미세구조와 비교하면 감염 세포의 세포질에 산재되어 있는 바이러스 입자는 검경이 되지 않지만, 세포질 내에 육각형 봉입체hexagonal inclusion body가 존재하며 봉입체 내부는 부정형의 실 모양 바이러스 입자가 가득 차 있는 것으로 보이며, 또한 바이러스 입자 집단의 내부에 빈 공간이 존재하고 있으며, 육각형 봉입체는 정형이거나 부정형 모두 검경된다(사진 4.58, 좌).

봉입체 내부의 하얀색의 빈공간이 함께 보여서 마치 해면조직sponge 모양으로 보이는데, 구멍의 크기와 수가 다양하며 이것은 바이러스 입자의 형태가 부정확한 것과 관련된 것으로 보인다. 결정성 봉입체는 엽육 세포의 세포질뿐만 아니라 체관에도 다량 존재하고 있다(사진 4.58, 우). 체관에 존재하는 다각형 봉입체는 육각형 형태가 대부분이지만 그 형태는 일정하

지 않고 매우 다양하며, 잘린 방향에 따라서 4각형, 5각형 등의 형태도 보인다. 봉입체가 체관에 다량 존재하는 것은 바이러스의 전신 이동이 매우 잘되는 것을 의미한다. 육각형 봉입체를 비롯한 다각형 봉입체는 세포질과 체관에 모두 분포하며 식물 세포가 갖고 있는 어떠한 미소기관과 형태적으로 동일하지 않기 때문에 벼줄무늬잎마름바이러스RSV에 의하여 형성된 특이 미세구조라는 것을 알 수 있으나, 세포 미세구조 특성은 앞으로도 더욱 많은 연구가 필요하다.

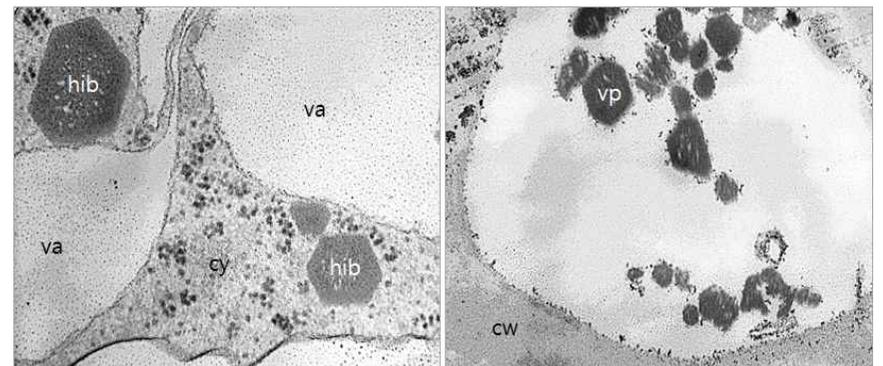


사진 4.58. 벼줄무늬잎마름바이러스RSV 감염 벼 세포의 육각형 봉입체. 엽육세포(좌), 체관(우).

cw: cell wall, va: vacuole, hib: hexagonal inclusion body, vp: virus particle.

## 4.4 간상형 바이러스 단독감염 세포 미세구조

### 4.4.1 라브도바이러스

라브도바이러스과 *Rhabdoviride*의 바이러스는 -ssRNA 핵산을 갖으며, 바이러스 입자는 220x70nm의 세균형 bacilliform 또는 간상형 rhabdomeric, end round rod shape이다. 식물, 동물, 곤충 등에 감염하는 특징적인 바이러스들이다. 우리나라에서 식물에 감염하는 라브도바이러스과 *Rhabdoviride*는 보리에서 위축과 황화증상을 일으키는 북지모자이크 바이러스 *Northern cereal mosaic virus*와 클로버에서 황화와 모자이크 증상을 일으키는 방가지똥황화줄무늬바이러스 *Sonchus yellow net virus* 등이 있다. 클로버에 발생하는 바이러스인 방가지똥황화줄무늬바이러스 SYNV는 기주범위와 병원성, 핵산 염기서열의 상동성이 북지모자이크 바이러스 NCMV와 70% 정도로 다른 종으로 분류된다.

식물에 발생하는 라브도바이러스과 *Rhabdoviride*는 감염세포의 미세구조 특성에 따라서 세포질에서만 증식하는 라브도바이러스과 *Rhabdoviride* 세포질 라브도바이러스속 *Cytorhabdovirus*과 핵과 세포질에서 증식하는 핵 라브도바이러스속 *Nucleorhabdovirus*으로 구분한다. 북지모자이크 바이러스 NCMV는 세포질 라브도바이러스 *Cytorhabdovirus*에 속하며, 클로버에서 보고된 방가지똥황화줄무늬바이러스 SYNV는 핵 라브도바이러스 *Nucleorhabdovirus*에 속한다.

방가지똥황화줄무늬바이러스 SYNV에 감염된 클로버 세포의 미세구조는 세포질에 바이러스 입자가 수십 개씩 소집단으로 존재하며 소집단이 모여

서 원형질 내에서 대집단을 이루어 원형질 전체에 분포하고 있으며, 바이러스 집단은 막에 둘러 싸여 있지 않다(사진 4.59, 좌).

라브도바이러스과 *Rhabdoviride*는 식물 바이러스 중에서 특이하게 지질 lipid을 25% 정도 갖고 있으며 이 지질은 바이러스 입자의 외피 coat의 지질 2중 층 lipid bilayer 으로 구성되어 있다. 바이러스 입자가 길게 longitudinal section 또는 직각 cross section으로 잘린 모양을 보면 핵산을 둘러싸고 있는 안쪽의 핵단백질로 구성된 핵 외피 nucleocapsid와 가장자리의 지질층을 볼 수 있다(사진 4.59, 우).

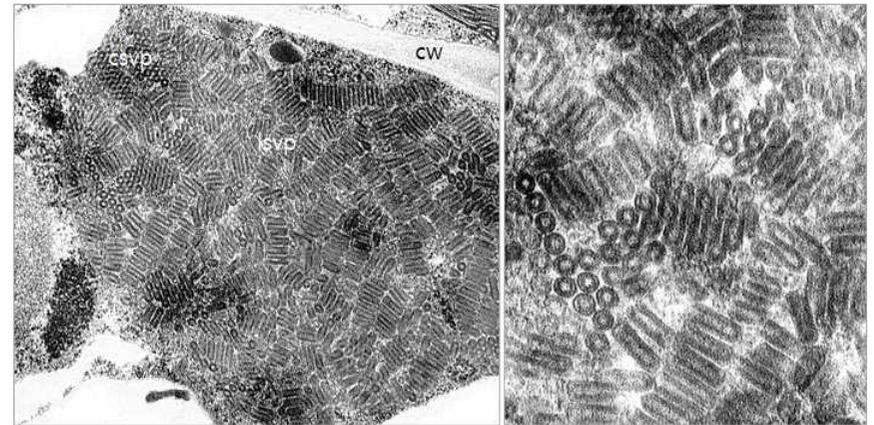


사진 4.59. 방가지똥황화줄무늬바이러스 SYNV의 세포질 바이러스 입자 집단.  
cw: cell wall, csvp: crossly sectioned virus particle, lsvp: longitudinally sectioned virus particle.

방가지똥황화줄무늬바이러스 SYNV에 감염된 세포핵의 미세구조를 보면

바이러스 입자 집단이 막으로 둘러싸여 존재하고 있으며 세포질 미세구조와 마찬가지로 바이러스 증식체는 보이지 않는다(사진 4.60, 좌). 사진의 흰 점선 부분을 확대하여 보면, 핵내에서 증식한 바이러스 입자는 핵막을 통하여 세포질로 유출되는데, 핵막 사이perinuclear space에 바이러스 입자가 출아budding 하여 유출release 하는 미세구조를 볼 수 있다(사진 4.60, 우, 흰색 화살표). 핵막 사이로 유출한 성숙한 바이러스 입자 mature virion 들은 세포질 내에 바이러스 집단을 형성한다.

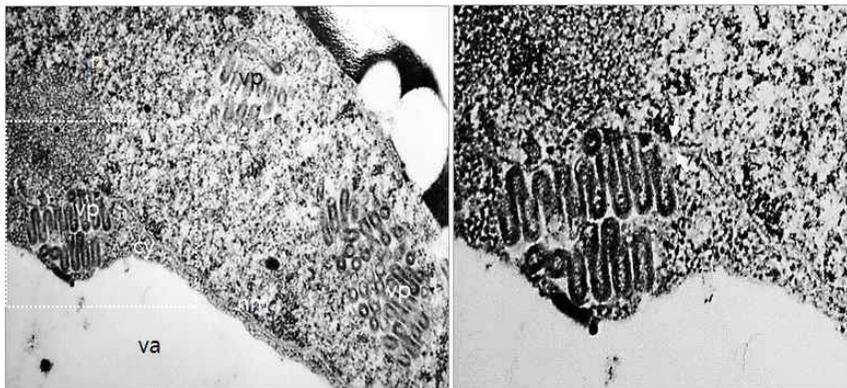


사진 4.60. 방가지동황화줄무늬바이러스SNYV의 핵내 증식(좌)과 핵막 사이의 바이러스 입자 유출(우).

n: nucleus, nm: nucleo membrane, va: vacuole, vp: virus particle.

#### 4.4.2 미모사줄무늬바이러스

미모사의 잎에 줄무늬황화 증상을 일으키는 미모사줄무늬바이러스

*Mimosa stripe virus*는 dsDNA 바이러스이고, 입자는 간상형 rhabdomeric 이며 길이는 95nm, 직경은 35nm이다. 미국에서 보고된 바이러스이며(Martin, 1987) 우리나라에서 보고되지 않은 바이러스이지만 감염 시료의 투과전자현미경transmission electron microscopy 영상을 촬영한 바 있기 때문에 설명한다.

감염 세포 미세구조는 세포질에 바이러스 증식체viroplasm를 만들고 바이러스 입자가 유리되어 나오면서 집단으로 존재한다. 바이러스 입자 집단의 직각cross section과 평행longitudinal section으로 잘린 미세구조를 보면 5~7층으로 구성되어 있으며, 직각으로 잘린 입자는 구형 입자처럼 점으로 보이고 평행으로 잘린 입자는 간상형으로 보인다.

바이러스 증식체의 빈 공간으로 보이는 곳에서(화살표) 입자가 형성되고 증식체 외부로 출아하여 유리된 입자는 실 집단 봉입체fibrilla inclusion 가장자리에 일렬로 배열되어 집단을 만든다. 이와 같은 두 종류의 특이 미세구조는 완전한 바이러스 입자를 만들기 위하여 증식체와 실 집단 봉입체와 서로 상관성이 있는 것으로 생각된다. 미모사줄무늬바이러스는 DNA 바이러스이지만 핵내에서 어떠한 특이 미세구조를 형성하지 않고 세포질에서 증식체를 만들고 바이러스의 증식이 이루어진다(사진 4.61).

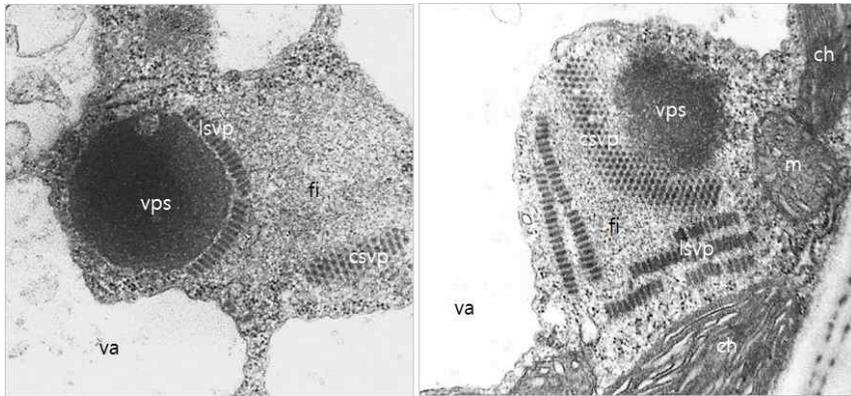


사진 4.61. 미모사줄무늬바이러스MSV의 세포질 증식처와 입자 집단.

ch: chloroplast, csvp: crossly sectioned virus particle, fi: fibrilla inclusion, lsvp: longitudinally sectioned virus particle, m: mitochondria, n: nucleus, va: vacuole, vps: viroplasm.

## 5. 식물 바이러스 복합감염 세포 미세구조

식물 바이러스는 세계적으로 약 일천여종이 알려져 있으며 우리나라에서도 약 100여종이 발생하고 있다. 식물에 발생하는 바이러스는 토마토반점 위조바이러스 *Tomato spotted wilt virus*와 같이 단자엽 및 쌍자엽 식물 900여종에 감염하는 기주범위가 매우 넓은 바이러스도 있지만, 대부분 식물 바이러스는 종 특이적으로 식물의 과 *Family* 및 종 *Species*에 한정하여 감염을 한다.

식물의 과 또는 종 특이적 감염을 하는 바이러스일 경우에도 고추, 토마토 등 가지과 식물에 감염하는 바이러스는 세계적으로 50여종으로 매우 많으며, 우리나라에서는 토마토모자이크바이러스 *Tomato mosaic virus*, 고추모틀바이러스 *Pepper mottle virus*, 잠두위조바이러스 *Broad bean wilt virus 2* 등 10여종이 상습적으로 발생하고 있다. 또한 박과작물의 경우에도 우리나라에서 주로 발생하는 바이러스의 종은 오이녹반모자이크바이러스 *Cucumber green mottle mosaic virus*, 수박모자이크바이러스 *Watermelon mosaic virus*, 쭈키니황화모자이크바이러스 *Zucchini yellow mosaic virus* 등 5~6종이 발생하여 피해를 주고 있다. 가지과 식물, 박과 식물 이외의 주요 농작물인 콩과 작물, 벼과 작물, 배추과 작물의 경우에도 4~5종의 식물 바이러스들이 상습적으로 발생하여 피해를 일으키고 있다.

하나의 식물 개체에 한 종의 식물 바이러스가 감염할 경우는 단독감염 *single infection*이라고 하며, 농작물에 감염하는 바이러스의 종은 한 종만이 감염하는 단독감염 보다는 오히려 2종 이상의 서로 다른 바이러스들이

복합감염mixed infection 되어 발생하는 것이 일반적이다.

바이러스의 종에 따라서 단독 감염되었을 경우에도 식물체에 나타나는 병증이 괴저necrosis, 고사death, 위축dwarf 등 심각한 병증을 유발하기도 하지만 대부분은 모자이크와 같은 약한 증상을 유발하는 경우가 많다. 그러나 2종 이상의 바이러스가 복합 감염된 식물체의 경우 단독 감염되었을 경우와 달리 두 바이러스 병증의 단순 복합증상이 아니라 병증의 심도가 몇 배 이상 증가하게 되는 경우가 많은데 이것을 병증 상승작용 synergism 이라고 한다.

식물 바이러스의 복합감염의 대표적 예는 1978년 미국 중동부 지역에서 재배한 동부cowpea에 식물체가 고사하는 괴저병necrosis disease 발생으로 피해가 매우 컸다. 괴저병 발생 원인은 강낭콩일반모자이크바이러스 *Bean common mosaic virus*와 오이모자이크바이러스 *Cucumber mosaic virus*의 복합감염에 의한 병증 상승작용에 의한 것으로 밝혀졌는데, 동부 괴저병의 복합감염 세포 특이 미세구조는 15년이 지나야 알려졌다.

우리나라에서는 1992년 고령지인 대관령의 평창, 횡계 지역의 노지 배추에 순무모자이크바이러스 *Turnip mosaic virus*와 질경이모자이크바이러스 *Ribgrass mosaic virus*의 복합감염에 의한 피해가 90% 이상 거의 모든 포장에서 발생하였으며, 1998년 남부지역의 비닐하우스 재배 수박에 수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 복합감염에 의하여 고사되는 피해가 30% 이상 컸었다.

식물 바이러스의 복합감염에 의한 병증 상승작용의 세포학적 고찰은 동

부 괴저병의 경우 1983년에 서로 다른 두 종 *Species*의 바이러스가 만드는 새로운 세포 특이 미세구조인 육각형hexagon 구조가 밝혀졌으며, 수박 복합감염의 경우 2000년도, 배추 복합감염의 경우 2001년도에 세포 특이 미세구조인 구각형nonagon 구조가 밝혀졌다. 이와 같은 복합감염 세포의 특이 미세구조는 바이러스 종 *Species*이 다른 식물 바이러스들이 하나의 기주 세포에 감염하여 동시에 증식과 이동을 할 수 있다는 것을 확인한 것이며, 서로 다른 종의 바이러스가 상호작용을 하여 단독감염에서 형성하지 않는 새로운 특이 미세구조specific ultrastructure를 만들고 이 특이 미세구조는 식물체 외부 병증의 상승발현synergistic symptom expression과 관련이 있다.

복합감염의 세포학적 연구는 병증발현에 대한 새로운 유전적 상호작용의 정보를 제공하며, 단독감염과 비교하여 병증이 심화되는 원인을 해석할 수 있고, 이를 통한 바이러스의 상호작용과 진화, 저항성 품종 개발 등의 효과적인 피해발생 예방대책을 마련하는데 활용할 수 있는 학문이다.

### 5.1 수박모자이크바이러스와 오이녹반모자이크바이러스

수박모자이크바이러스 *Watermelon mosaic virus*는 포티바이러스속 *Potyvirus*이며 사상형 바이러스이고 진딧물에 의하여 전염된다. 오이녹반모자이크바이러스 *Cucumber green mottle mosaic virus*는 토마모바이러스속 *Tobamovirus*이며 막대형 바이러스이고 매개충에 의하여 전염되지 않고 종자와 접촉에 의하여 전염된다. 이 두 종 *Species*은 바이러스의 형태,

전염양식 등 분류학적으로 전혀 다른 특성을 갖는 바이러스이다.

수박모자이크바이러스WMV가 수박에 단독감염되면 절간 신장이 길어지고 잎이 기형이 되는 증상을 유발하고, 오이녹반모자이크바이러스CGMMV가 수박에 단독감염되면 잎에 약한 모자이크의 병증이 심하지 않고 위축이 된다. 그러나 이 두 바이러스가 복합감염되면 식물체는 심하게 위축되며 잎이 고사한다. 수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 서로 다른 두 종에 의하여 발생하는 병을 수박괴저병으로 명명하였다.

수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV가 복합 감염된 세포에서 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 밴드구조 봉입체를 관찰하면 바이러스 입자 길이가 긴 것과 짧은 것을 볼 수 있으며 이 입자들은 서로 전자밀도electron density가 다르며 긴 입자는 진하게 보인다. 전자밀도가 다른 긴 입자는 짧은 입자 두 개가 서로 길게 늘어선 입자가 아니라는 것을 알 수 있기 때문에 긴 입자는 길이가 700nm 정도의 수박모자이크바이러스WMV라는 것을 알 수 있고, 짧은 입자는 길이가 300nm의 오이녹반모자이크바이러스CGMMV임을 알 수 있다(사진 5.1). 이와 같이 두 종의 바이러스는 한 종의 바이러스처럼 토바모바이러스속 *Tobamovirus* 밴드구조 집단 내에 삽입 혼재하여 존재하는 특이 미세구조를 형성한다.

오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 밴드구조에 수박모자이크바이러스WMV 입자가 혼재하는 것은 두 종의 바이러스가 서로 다른 부위에서 증식하고 난 후 물리적으로 나중에 합쳐지거나 밴드집단 내부로 삽입하여 이와

같은 구조를 만들기는 매우 어려우므로 두 종의 바이러스가 동시에 하나의 증식처에서 함께 증식하는 것을 알 수 있다.

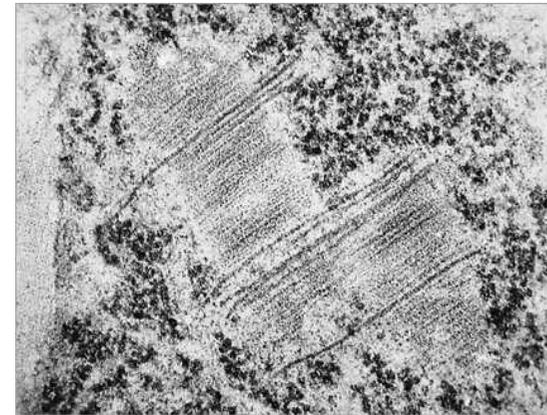


사진 5.1. 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 밴드 구조 내부의 수박모자이크바이러스 입자 존재.

오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자 집단crystal 가운데에 매우 특이한 미세구조인 바이러스 입자가 만든 원형의 구조가 많이 형성된 것을 확인할 수 있다(사진 5.2). 이 원형의 구조는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV와 수박모자이크바이러스WMV가 단독감염된 세포에서는 관찰할 수 없으며 두 종의 바이러스가 복합감염된 세포의 특이 미세구조이다.

원형의 구조를 확대하여 보면 9개의 바이러스 입자가 원형의 가장자리에 위치하고 있기 때문에 이를 구각형nonagon이라고 한다. 구각형을 만드는 입자는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자이고 그 안에 1개의 바이러

스 입자가 존재하고 있는데 이것은 수박모자이크바이러스WMV 입자이다. 수박모자이크바이러스와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자의 전자현미경 영상 차이는 영상분석IBAS image analysis 프로그램을 이용하여 확인하였으며 설명은 생략한다.

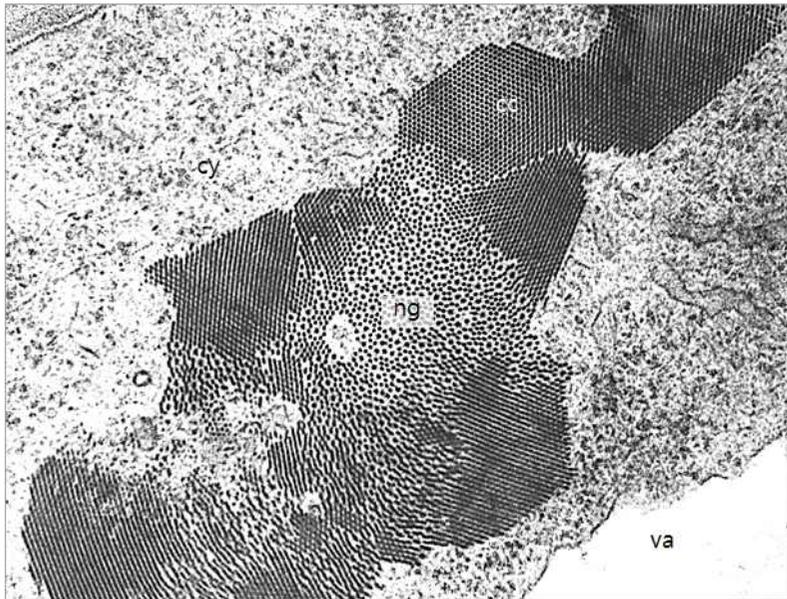


사진 5.2. 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 집단 내에 형성된 구각형 구조. cc: CGMMV crystal, cy: cytoplasm, ng: nonagon, va: vacuole.

종 *Species*이 다른 두 바이러스 단면의 형태를 비교하여 보면 단독감염된 세포에서 바이러스 입자의 미세구조에서(사진 4.36) 설명한 바와 같이 입자의 가운데에 있는 중심 구멍axial canal이 보이는 것은 중심 구멍의 직경

이 4nm인 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자이며, 수박모자이크바이러스WMV 입자는 중심 구멍의 직경이 2nm로 작아서 생물용 투과전자현미경은 최고 해상도가 1.4nm로 생물 시료를 검경할 때 거의 구분하지 못하므로 볼 수 없다.

구각형nonagon 구조가 두 개 이상 여러 개 모여 있는 경우, 하나의 구각형(적색)은 이웃 구각형(청색)과 바이러스 입자 두 개를 정확히 서로 공유하고 있어서 매우 특징적인 미세구조라는 것을 알 수 있다(사진 5.3).

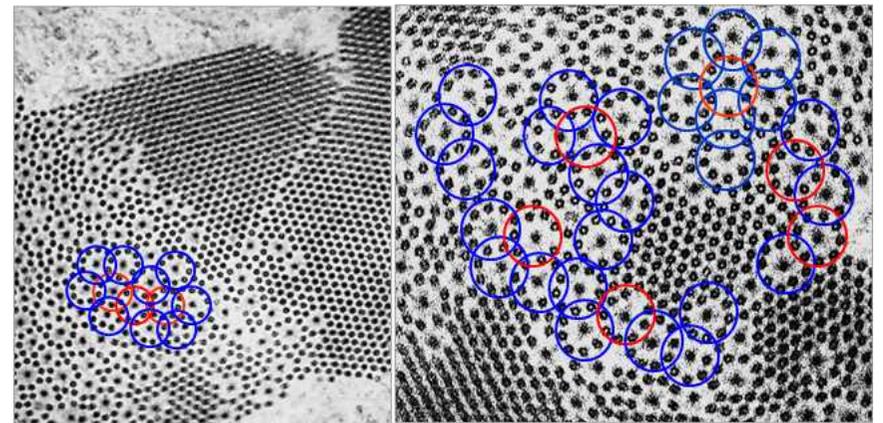


사진 5.3. 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 집단 내에 형성된 구각형의 이웃 구각형과 2개 입자의 공유 결합. 사진 5.2 일부 확대(좌)와 다른 구각형 집단(우).

구각형nonagon 특이 미세구조는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 집단에서 활발하게 만들어지지만, 세포질에서 하나 혹은 몇 개가 독립적으로 만들어지기도 하며 이 구각형의 경우에도 2개의 오이녹반모자이크바이

러스CGMMV 입자를 서로 공유하고 있고(사진 5.4, 좌), 또한 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 집단의 외부 표면에서 만들어지지만 집단의 내부(사진 5.4, 우, 화살표)에서도 동시에 만들어지므로 구각형을 만들기 위한 공간이 반드시 필요하지 않다는 것을 알 수 있다(사진 5.4, 우).

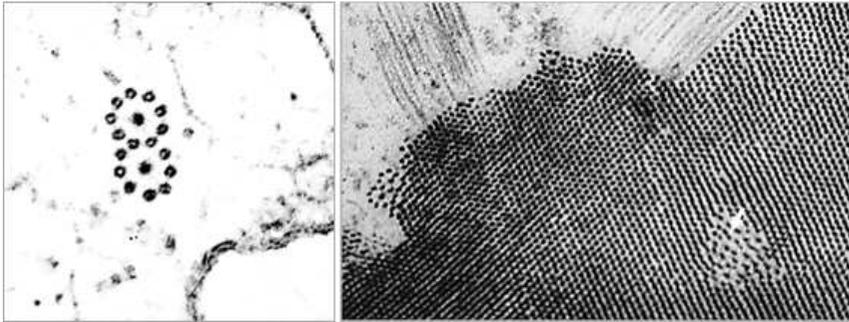


사진 5.4. 세포질에서 구각형의 형성(좌), 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 집단 외부와 내부에서 구각형 구조의 동시 형성(우).

구각형nonagon 구조는 액포에서도 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자가 산재되어 있는 곳은 어디에서나 형성된 것을 볼 수 있기 때문에 액포에도 두 종의 바이러스가 존재하고 있다는 것을 의미한다(사진 5.5, 좌). 따라서 두 종의 바이러스는 복합감염된 식물체의 어떠한 세포에서도 존재하며, 두 종의 바이러스 사이에 친화성affinity이 매우 높다는 것을 의미하고 이 친화성은 증식 초기부터 서로 영향을 주어 일어난다는 것을 알 수 있다.

오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 집단 내부에 수박모자이크바이러스

WMV 입자가 존재하는 최종의 구각형 미세구조를 보면 마치 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자의 단단한 집단 구조가 수박모자이크바이러스WMV에 의하여 와해되는 것처럼 보인다. 구각형 구조가 매우 많이 형성된 집단을 보면 수박모자이크바이러스가 바둑판과 같이 정사각형 구조를 하고 있어, 구각형의 단단한 구조를 만들기도 하지만 구각형 구조가 형성된 이후 구각형이 지속적으로 남아있기도 하지만 구각형 형성이 완료되면 느슨하게 되는 현상도 일어나는 것으로 보인다(사진 5.5, 우).

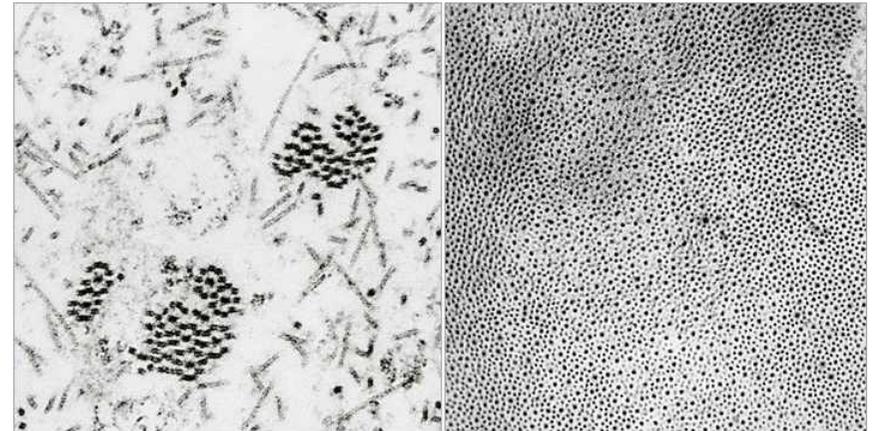


사진 5.5. 액포 내의 구각형 집단(좌), 구각형 중심 수박모자이크바이러스WMV의 정사각형 배열(우).

구각형nonagon이 수평방향으로 잘린 집단의 형태는 길이가 300nm의 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자로 구성된 밴드 2개 층이 존재하고 있으며, 이 2개 층을 자세히 보면 바이러스 입자 사이에 길이가 긴 수박모

자이크바이러스WMV 입자가 일정한 간격으로 끼어 있는 것을 볼 수 있다 (사진 5.6). 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 2개 층은 세포질에 의하여 각각 별도로 분리되어 있는 것을 볼 수 있는데 세포질로 분리되어 있지 않은 밴드구조의 긴 형태의 바이러스 입자, 즉 수박모자이크바이러스WMV 입자가 분리 층의 영역을 넘어서 존재하고 있으며 이 구조는 구각형 구조가 수평방향으로 잘린 구조라는 것을 알 수 있다(사진 5.6, 화살표).

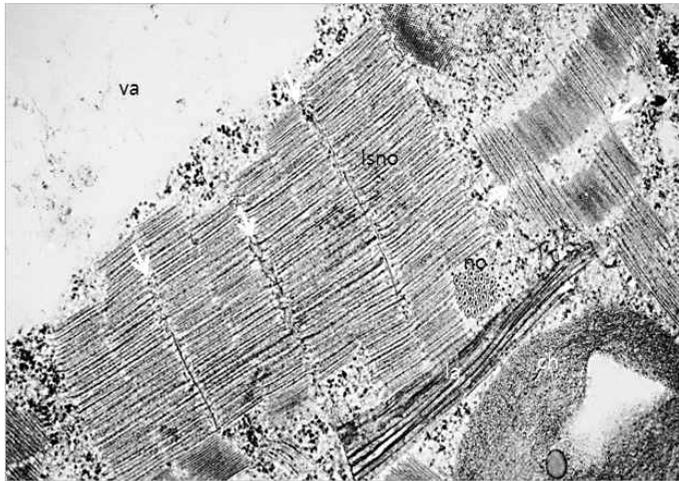


사진 5.6. 수평 방향으로 잘린 구각형 집단.  
ch: chloroplast, lsno: longitudinally sectioned nonagon, no: nonagon.

구각형nonagon의 길이는 보통 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 밴드 2개 층의 길이 또는 수박모자이크바이러스WMV의 길이와 일치하는 것을 알 수 있으며, 이것은 구각형의 길이가 300nm 또는 600nm 정도라는 것

을 알 수 있다. 따라서 구각형의 길이로 볼 때 오이녹반모자이크바이러스 CGMMV와 수박모자이크바이러스WMV가 증식하는 과정에서 처음부터 두 종 *Species*의 바이러스가 유전적 상호작용으로 구각형을 만드는 것을 의미한다. 그러나 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 밴드구조가 3개 이상 서로 연결되어 900nm 이상 긴 구각형 구조는 검경하기 어렵다.



사진 5.7. 수박모자이크바이러스WMV의 봉입체 내부에 형성된 구각형 구조.

수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV와의 친화성affinity은 수박모자이크바이러스WMV의 봉입체 내부에 형성된 구각형을 보면 더욱 잘 알 수 있다(사진 5.7). 수박모자이크바이러스WMV는 감염 세포에서 특이 미세구조인 풍차형 봉입체를 만들며 동시에 바이러스 입자도 증식하면서 존재하는데 그 특이 미세구조 내부에 전혀 다른 바이러스인

오이녹반모자이크바이러스CGMMV로 만들어진 구각형 구조가 존재하는 현상은 수박모자이크바이러스WMV가 처음 증식 단계부터 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 증식과 구각형 형성과 서로 밀접한 관련이 있다는 것을 시사한다.

포티바이러스속*Potyvirus* 봉입체 내부에 형성된 구각형 구조는 매우 단단히 결합되어 있어서 형태적 변화 없이 존재하고 있다. 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 집단이나 수박모자이크바이러스WMV 봉입체 내부에 구각형이 존재하는 것은 두 종의 바이러스가 별도의 증식기구를 이용하기 보다는 동시에 하나의 증식기구를 서로 이용하며 한 종의 바이러스가 증식하는 것처럼 서로 상호작용이 일어나는 것을 의미한다.

수박에 감염하는 수박모자이크바이러스WMV와 감염 기주식물이 다른 호박에 감염하는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV가 복합감염된 세포에서 형성된 특이 미세구조는 구각형nonagon 구조와 함께 새로운 형태의 미세구조인 각층구조angled layer aggregate를 형성한다(사진 5.8).

각층ALA 구조는 잘린 방향에 따라서 여러 형태로 보이는데, 막대형rigid rod 바이러스인 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자가 3개 층은 평행으로 배열되고 하나의 층은 수직으로 배열되어 있는데 이것을 1:3 교차구조alternating layer라고 한다.

각층구조 이외에 두 바이러스의 복합감염 세포 미세구조는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV가 미토콘드리아 내부에 존재하고 수박모자이크바이러스WMV의 풍차 봉입체가 모두 존재하는 것을 볼 수 있다(사진 5.8). 오이

녹반모자이크바이러스CGMMV의 교차배열은 바이러스 입자가 교차하면서 일정한 각도로 돌아가면서 배열된 것을 말하며, 초박절편의 잘린 방향에 따라서 두 개의 바이러스 입자의 각도가 75~90°인 물고기 뼈 구조herring bone figure, 대각이 120°와 60°인 평행 사변형 모양인 망상구조cross hatched figure, 사다리 층인 120~135°로 구성된 사다리구조ladder figure의 4가지의 각층구조로 보인다(사진 5.8, 5.9).



사진 5.8. 오이녹반모자이크바이러스CGMMV가 만드는 각층구조의 4가지 형태와 구각형 구조.

cc: CGMMV crystal, m: mitochondria, pw: pinwheel, va: vacuole.

각층구조ALA는 담배모자이크바이러스*Tobacco mosaic virus*의 층층나

무 계통acuba strain(Warmke 1974), 담배 계통U5(Shalla 1968), 땅콩덤불바이러스Peanut clump virus(Thouvenel 1981), 난원형반점바이러스Odontoglossum ringspot virus(Francki 1985) 등의 토마모바이러스속Tobamovirus가 단독감염되었을 때 형성하는 특이 미세구조이다.

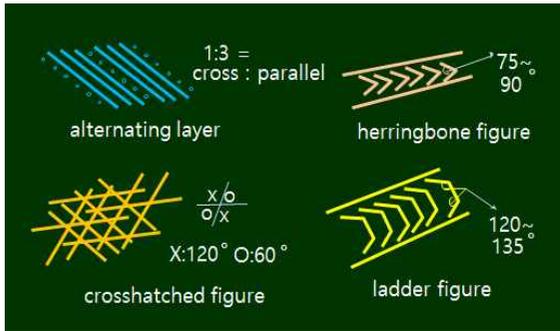


사진 5.9. 각층구조의 잘린 방향에 따른 4가지 형태.

담배모자이크바이러스TMV 아쿠바 계통TMV-acuba 등의 단독감염된 바이러스들이 만드는 각층 구조는 1:3 교차배열이 아니고 1:2 교차배열 구조, 즉 수직배열 1층과 수평배열 2층의 구조이다. 또한 사다리 구조도 두 개의 바이러스 입자가 교차하는 구조로 수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV가 복합감염되었을 때 만드는 구조와는 다른데, 교차구조와 사다리 구조의 차이는 사진5.9와 사진 5.10에서 비교할 수 있다.

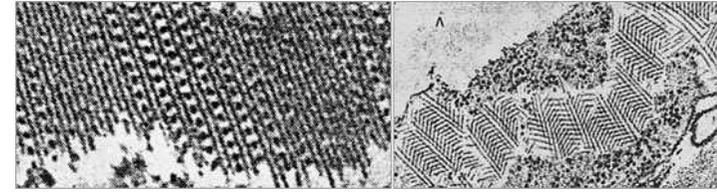


사진 5.10. 담배모자이크바이러스TMV-acuba가 만드는 특이 미세구조인 각층구조인 1:2 교차층(좌)와 사다리구조(우). Warmke 1974.

각층구조ALA는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 단독감염에 의하여 만드는 세포 미세구조가 아니기 때문에 수박모자이크바이러스WMV와 복합 감염된 세포에서 두 종의 바이러스가 상호작용에 의하여 각층을 만드는 바이러스의 특성으로 변화되었다는 의미한다. 이것은 복합감염에 의한 서로 다른 바이러스 간의 유전자 변이가 발생한 것을 나타내는 의미하는 것이며, 복합감염에서 동일한 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 경우에도 감염 기주가 다르고 계통이 다른 바이러스와 복합감염되면 종이 다른 바이러스 사이의 유전적 상호작용도 다르게 나타난다는 중요한 정보를 주고 있다.

복합감염에 의한 바이러스 상호작용의 또 다른 증거는 수박모자이크바이러스WMV의 계통이 다를 경우 육각형구조hexagon를 만들며 이때의 바이러스 배열은 가운데 바이러스 입자는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV이며 가장자리의 바이러스 입자는 수박모자이크바이러스WMV 이어서 구각형 구조와 바이러스 입자 위치가 다르다(사진 5.11).

두 종의 바이러스 복합감염 세포에서 수박모자이크바이러스WMV의 형태는 단백질 형태로 추정되는 가장자리 부분이 오이녹반모자이크바이러스

CGMMV의 방향으로 이끌리는 모양을 보이기 있기 때문에 직각으로 잘린 모양이 구형으로 보이지 않고 삼각형 형태의 구조로 보이는데, 수박모자이크바이러스 등의 포티바이러스속 *Potyvirus*들의 세포내 입자는 명확하지 않은 가장자리 형태를 갖는 특성과 일치한다.

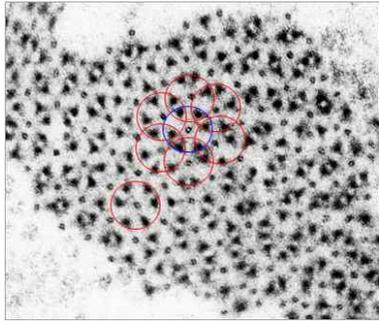


사진 5.11. 육각형 구조.

오이녹반모자이크바이러스CGMMV와 수박모자이크바이러스WMV가 만드는 구각형nonagon과 육각형hexagon 구조의 차이를 보면 구각형 구조는 이론적으로는 9개의 이웃 바이러스 입자와 서로 2개의 바이러스 입자를 공유하면서 구조를 만들어야 하지만 보통은 이웃 구각형 4개 또는 5개와 서로 2개의 바이러스 입자를 공유한다(사진 5.12).

육각형 구조에서는 이론적으로 6개의 육각형 구조와 서로 바이러스 입자 2개를 공유하면서 구조를 만드는데, 실제 복합감염 세포에서 두 종의 바이러스가 만드는 육각형의 경우에도 6개의 육각형과 공유를 하고 있다. 구각형 구조에 비하여 육각형 구조는 바이러스 입자의 배열 공간이 상대적

으로 넓어 이론적으로나 실제적으로나 동일하게 형성된 것으로 보인다.

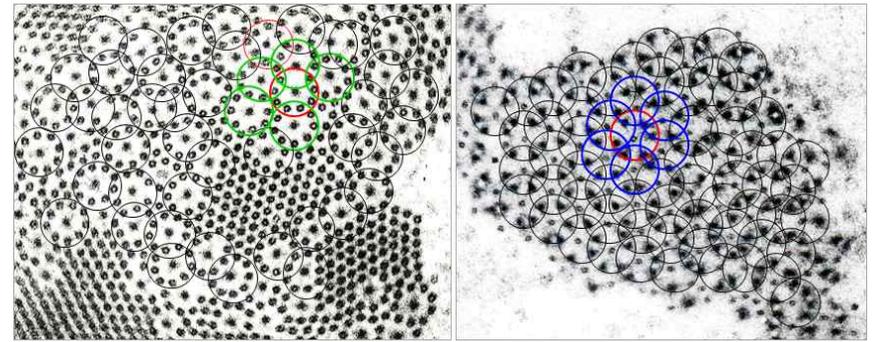


사진 5.12. 구각형(좌)과 육각형(우) 구조의 이웃 각형과 바이러스 입자 공유 비교.

바이러스의 감염 기주가 모두 오이인 수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 복합감염 세포의 특이 미세구조는 팔각형 octagon 구조를 형성한다. 그러나 이 구조는 수박, 오이, 참외 기주에서는 구각형 구조를 만들지만 멜론의 특정 품종인 비바 품종에서는 특이하게 팔각형 구조를 만들었다(사진 5.13). 팔각형 구조에서의 바이러스 입자의 형태는 수박모자이크바이러스WMV가 주변의 단백질 등의 영향으로 오히려 입자의 직경이 크게 보이지만 내부의 구멍axial canal이 관찰되지 않는다. 이와 같이 두 종의 서로 다른 바이러스가 복합 감염되었을 경우 바이러스의 계통에 따라서 상호작용이 다르게 일어나지만, 감염 기주가 다른 경우에도 상호작용이 다르게 특이 미세구조를 만든다는 것을 알 수 있어서 기주와 바이러스 간의 상호작용은 다양하게 나타나는 것을 알 수 있다.

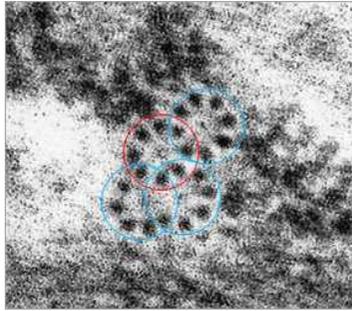


사진 5.13. 팔각형 구조.

수박모자이크바이러스WMV의 수박 분리주와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 호박 분리주와의 복합감염 특이 미세구조는 구각형nonagon을 만들뿐만 아니라 튜브tube 집단의 특이 미세구조를 매우 많이 형성하였다(사진 5.14). 식물 세포에서 튜브 구조는 도관 세포에서 볼 수 있는 체관단백질phloem protein 집단과 감자와이바이러스*Potato virus Y*가 만드는 특이 미세구조와 매우 유사하다. 그러나 엽육세포에서 만드는 튜브 특이 미세구조는 체관단백질p-protein이 아니라는 것을 알 수 있으며, 수박모자이크바이러스가 오이녹반모자이크바이러스CGMMV와 복합감염된 세포에서 만든 튜브구조는 감자와이바이러스PVY가 만드는 특이 미세구조와 동일한 것을 알 수 있다(사진 4.46).

수박모자이크바이러스WMV가 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 복합감염 세포에서 형성된 특이 미세구조인 튜브구조는 두 바이러스의 유전자 상호작용으로 포티바이러스속*Potyvirus*인 수박모자이크바이러스WMV가 동일한 포티바이러스속*Potyvirus*인 감자와이바이러스PVY의 특이 미세구조인

튜브구조를 만들 수 있도록 유전적 변화가 일어난 것을 알 수 있다.

수박모자이크바이러스WMV가 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 복합감염 세포에서 특이 미세구조인 구각형nonagon이나 각층구조ALA는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV가 수박모자이크바이러스WMV에 의하여 유전자 변이가 발생한 것이지만, 튜브구조는 수박모자이크바이러스WMV가 오이녹반모자이크바이러스CGMMV에 의하여 유전자 변이가 일어난 것이므로 복합감염된 세포의 바이러스 상호작용은 두 종간에 양방향으로 일어나는 것을 알 수 있다.

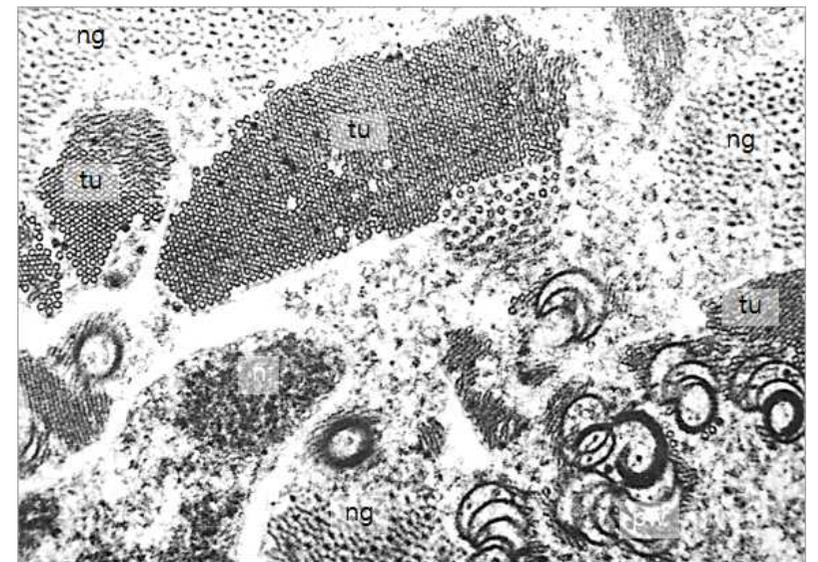


사진 5.14. 수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 복합감염 세포 미세구조인 튜브 집단과 구각형 구조.

n: nucleus, ng: nonagon, pw: pinwheel, tu: tubular structure.

수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 복합 감염에 의한 새로운 특이 미세구조는 위에서 설명한 여러 종류와 함께 밀폐형 단일층 원통구조를 형성 하였다(사진 5.15, 좌). 수박모자이크바이러스가 만드는 특이 미세구조인 스크롤 원통 구조는 밀폐형이 아니고 여러 겹의 층으로 이루어져 있으나 단일층의 원통구조는 가장자리가 개방되어 있지 않은 밀폐형이다. 이 원통구조는 수박모자이크바이러스WMV가 만드는 흥미로운 미세구조로 가장자리에 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자 16~18개가 둘러 싸여 있으며, 구각형 구조와 혼재하고 있으며 내부에는 수박모자이크바이러스WMV 또는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자를 갖고 있기도 한다.

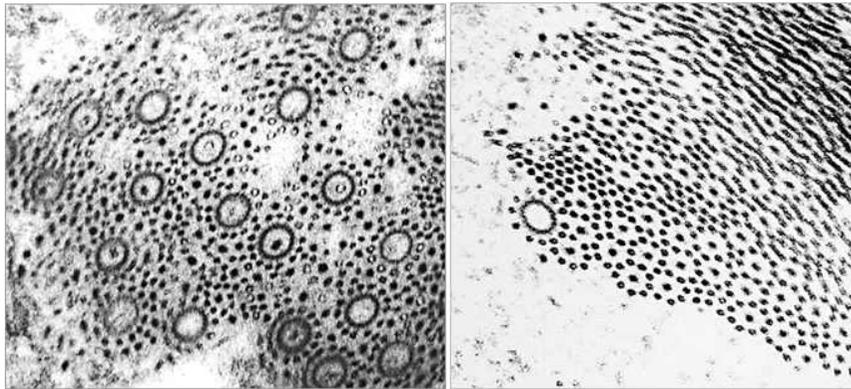


사진 5.15. 구각형 구조와 혼재된 단일층 원통형 구조.

원통구조는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 입자 집단과 구각형 구조

와 혼재되어 밀접하게 존재하고 있어서 수박모자이크바이러스WMV가 만드는 원통구조와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 단백질간의 친화성이 매우 높은 것으로 보인다(사진 5.15, 우). 또한 바이러스 증식과 관련된 원통형 구조와 바이러스 입자의 친화성은 벼검은줄위축바이러스*Rice black streaked dwarf virus*의 등근실과 바이러스 입자의 친화성(사진 4.6)과 유사한 것으로 해석할 수 있다.

원통 미세구조를 연속절편serial section으로 만들어 검경하면 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 집단은 3개의 절편이 잘리면 더 이상 동일한 입자가 보이지 않는데 절편의 두께가 보통 80~100nm임을 감안하면 가장자리의 바이러스 입자 길이는 300nm임을 알 수 있다. 또한 원통의 길이는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 입자 길이보다 2배 이상 긴 것을 알 수 있다. 따라서 원통 구조는 수박모자이크바이러스WMV에 의하여 만들어진 새로운 변형된 특이 미세구조라는 것을 알 수 있다(사진 5.16, 1~4).

오이녹반모자이크바이러스CGMMV와 수박모자이크바이러스WMV가 복합 감염된 세포에서 만드는 구각형 구조 등 여러 종류의 특이 미세구조는 두 종의 바이러스가 단독으로 감염된 세포에서는 형성되지 않는 특이 미세구조이며, 서로 다른 두 종의 바이러스가 기주세포 유전자와 상호작용으로 만든 새로운 특이 미세구조들이다. 이와 같은 새로운 특이 미세구조는 복합감염에 의하여 기주 세포 유전자와 두 종의 바이러스 간 상호작용에 의하여 만드는 제3의 미세구조이므로 새로운 특이 미세구조들은 복합감염 세포 미세구조와 병증 상승작용의 지표indicator로 활용할 수 있으며, 또한 복합감염에 의한 내부증상과 외부증상과 연관성을 의미하는 지표이고, 더욱 중요

한 것은 식물 바이러스들의 유전자 진화 기작의 하나로 볼 수 있을 것이다.

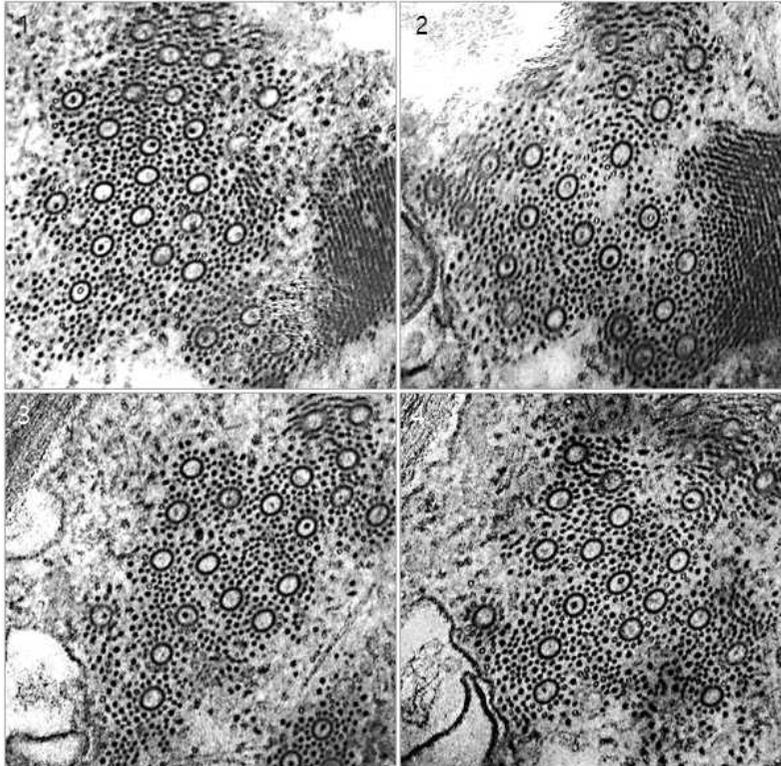


사진 5.16. 단일층 폐쇄 원통구조의 연속절편 촬영.

## 5.2 순무모자이크바이러스와 질경이모자이크바이러스

우리나라 배추에 발생하는 순무모자이크바이러스 *Turnip mosaic virus*

는 포티바이러스속 *Potyvirus*이며 감염 세포에서 전형적인 풍차pinwheel 봉입체의 특이 미세구조를 형성하고, 질경이모자이크바이러스 *Ribgrass mosaic virus*는 토바모바이러스속 *Tobamovirus*이며 감염세포에서 바이러스 입자의 밴드band 구조를 형성한다.

순무모자이크바이러스TuMV와 질경이모자이크바이러스RMV의 두 종이 복합감염된 배추에서 괴저 위축병을 일으키는 피해가 큰 바이러스 병이다. 복합감염된 세포의 미세구조는 순무모자이크바이러스TuMV의 전형적인 풍차형 봉입체와 스크롤 봉입체를 관찰할 수 있으며, 세포질에서 구각형 nonagon과 유사한 특이 미세구조 형성하였다. 구각형 구조는 수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV가 함께 만드는 구각형과 유사한 구조이지만 전형적인 구각형이 형성되지 않았으며 그 수도 많지 않았다(사진 5.17, 좌).

질경이모자이크바이러스RMV가 만드는 특이 미세구조는 구각형 유사구조 nonagon like ring로 보이며, 구각형 유사구조는 순무모자이크바이러스TuMV가 단독으로 만드는 풍차형 미세구조 내부에 형성되기도 하는데, 이 구각형 유사구조는 풍차형 봉입체에 의하여 형태가 물리화학적으로 안정되지 못하여 완전한 구각형 구조가 되지 못하고 찌그러들어 있다(사진 5.17, 우, 흰색 원). 완전한 구각형 구조가 형성되지 못하는 것은 두 바이러스 사이에 친화성은 있으나 수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 복합감염과 달리 단단히 결합하는 능력은 낮은 것으로 해석할 수 있다.

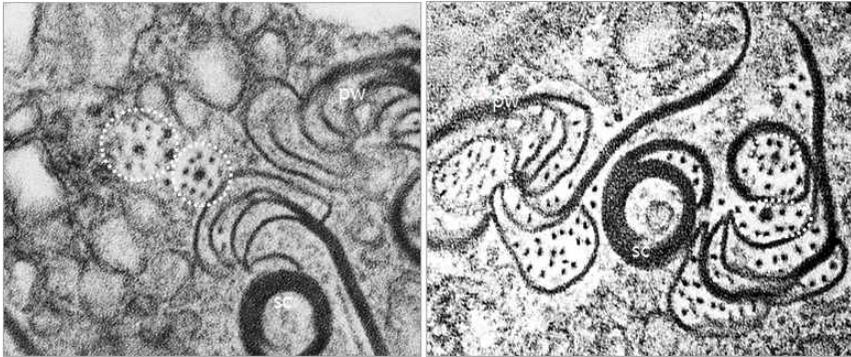


사진 5.17. 순무모자이크바이러스TuMV와 질경이모자이크바이러스RMV 복합감염 세포의 유사 구각형 구조(흰 점선 원).  
pw: pinwheel, sc: scroll.

질경이모자이크바이러스RMV는 단독감염된 세포에서 일반적으로 밴드 미세구조를 만들며 바이러스 입자의 집단이 서로 배열을 달리하는 구조를 만들어 빗살무늬comb pattern 집단과 유사한 미세구조를 형성한다(사진 4.39). 그러나 순무모자이크바이러스TuMV와 복합감염된 세포에서는 두 종의 서로 다른 바이러스가 회오리구조spiral aggregate의 특이 미세구조를 형성하며 이 회오리구조 집단이 뭉쳐서 세포질에 함께 존재하고 있다(사진 5.18). 또한 구각형 유사구조가 회오리 구조 중심에 형성하고 있으며 순무모자이크바이러스의 봉입체인 스크롤 구조 내부에도 형성하고 있어서 두 종의 바이러스 친화성은 매우 높은 것을 알 수 있다.

회오리구조는 고추에 감염하는 고추연한모틀바이러스Pepper mild mottle virus가 단독감염된 세포의 특이 미세구조인데(사진 4.41), 질경이모자이크바이러스RMV가 순무모자이크바이러스TuMV와의 상호작용으로 다

른 토바모바이러스속Tobamovirus인 고추연한모틀바이러스PMMoV와 같은 바이러스의 유전자와 유사하게 세포학적 특성 발현으로 변화된 것을 의미하는데 이에 대한 세밀한 세포 미세구조 연구가 필요하다.



사진 5.18. 회오리 구조와 유사 구각형 구조.  
cw: cell wall, pw: pinwheel, sa: spiral aggregate, sc: scroll.

회오리 구조 내부가 직각으로 잘린 형태를 보면 두 종의 바이러스가 완전히 혼합되어 세포질에서 구각형 유사구조를 만들고 대형 회오리구조를 만든 것을 볼 수 있으며, 회오리 구조로 인하여 구각형 구조가 일정한 형태를 갖추지 못한 것으로 보인다. 따라서 구각형 유사구조는 회오리구조 보

다 물리 화학적 안정성이 낮은 것으로 보인다. 또한 순무모자이크바이러스 TuMV의 특이 미세구조인 스크롤 안에 두 바이러스가 만든 구각형 유사구조를 형성하며 풍차형, 판구조의 봉입체와 함께 혼재하여 존재하고 있다.

순무모자이크바이러스TuMV와 질경이모자이크바이러스RMV의 복합감염에 의한 외부증상은 심한 괴저 위축의 병증 상승작용을 나타내는데, 내부증상과 비교하면 수박모자이크바이러스WMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 복합감염에 의한 특이 미세구조인 구각형 등의 전형적인 구조를 만들지는 않으나 두 바이러스가 만드는 특이 미세구조인 회오리구조는 상대 바이러스의 증식에 서로 도움을 주므로 결국 외부증상의 병증 상승작용을 일으키는 것을 알 수 있다.

### 5.3 고추모틀바이러스와 고추연한모틀바이러스, 고추모틀바이러스와 담배모자이크바이러스

우리나라 고추에 발생하여 주로 피해를 주는 바이러스는 고추모틀바이러스 *Pepper mottle virus*, 고추연한모틀바이러스 *Pepper mild mottle virus*, 잠두위조바이러스 *Broad bean wilt virus 2* 등 10여종이다. 고추모틀바이러스PepMoV는 포티바이러스속 *Potyvirus*이고 길이가 720~850nm 정도의 사상형 바이러스이며, 고추연한모틀바이러스PMMoV와 담배모자이크바이러스TMV는 길이가 300nm의 막대형 바이러스로 서로 종 *Species*이 다른 바이러스이다.

고추모틀바이러스PepMoV와 고추연한모틀바이러스PMMoV 두 종의 바이러스가 복합 감염되면 청양과 왕실건 품종에서 식물체가 고사하는 심각한 증상을 일으킨다. 그러나 저항성으로 알려진 부강, 마니따 품종에서는 병증 상승작용이 일어나지 않기 때문에 기주식물의 품종과 복합감염 바이러스들과의 상호작용이 다르게 나타난다.

청양과 왕실건 고추 품종에서 병증 상승작용에 의한 고사 증상이 일어난 세포의 미세구조의 특성은 두 종 바이러스 각각의 특이 미세구조를 형성하였고, 그 이외에 바이러스 입자가 완전히 혼재되어 존재하고 있으나 복합감염에 따른 어떠한 특이 미세구조를 형성하지 않았다(사진 5.19). 복합감염된 저항성 품종에서도 두 종의 바이러스 혼재도 관찰되지 않았다.

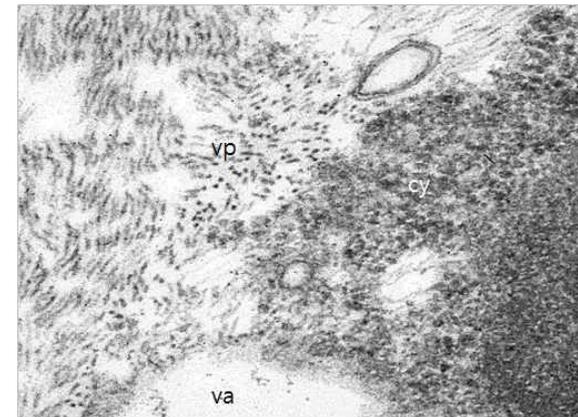


사진 5.19. 고추모틀바이러스PepMoV와 고추연한모틀바이러스PMMoV의 복합감염 세포. cy: cytoplasm, va: vacuole, vp: virus particle.

고추모틀바이러스PepMoV와 담배모자이크바이러스TMV의 상호작용에 의하여 형성된 세포 미세구조는 사다리구조를 형성하지만 구각형nonagon 등의 다른 특이 미세구조는 형성하지 않았다(사진 5.20, 좌). 사다리구조를 포함하는 각층구조angled layer aggregate는 수박에 감염하는 수박모자이크바이러스WMV와 호박에 감염하는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV가 복합감염된 세포에서 형성된 특이 미세구조와 같은 1:3 구조가 만드는 구조이다(사진 5.8). 따라서 담배모자이크바이러스TMV도 고추모틀바이러스PepMoV와의 상호작용으로 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 복합감염 특이 미세구조인 각층구조ALA를 형성하므로 유전적 변이가 발생한 것을 알 수 있다.

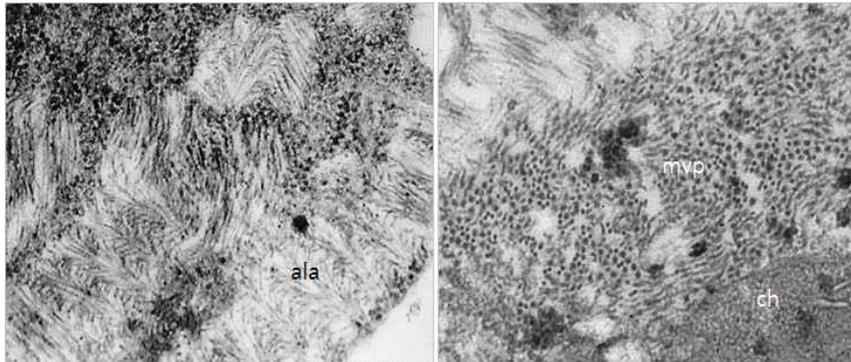


사진 5.20. 고추모틀바이러스PepMoV와 담배모자이크바이러스TMV의 복합감염 세포에 형성된 사다리구조(좌)와 두 종의 바이러스 입자 혼재(우).  
ala: angled layer aggregate, ch: chloroplast, mvp: mixed virus particles.

고추모틀바이러스PepMoV와 담배모자이크바이러스TMV 두 종의 바이러

스는 구각형의 특이 미세구조를 만들지 않고 서로 혼재되어 있는 형태이지만, 흥미로운 것은 어떤 구조를 만들려고 하는 바이러스 입자들이 복합된 집단mixed virus crystal을 볼 수 있다(사진 5.20, 우).

사다리 구조는 오이녹반모자이크바이러스CGMMV와 수박모자이크바이러스WMV의 복합감염 특이 미세구조이며, 또한 고추모틀바이러스PepMoV와 담배모자이크바이러스TMV의 복합감염에서도 특이적으로 형성되므로 포티바이러스속Potyvirus과 토바모바이러스속Tobamovirus의 복합감염 세포에서는 바이러스의 조합에 따라서 만들어지는 특징적인 세포 미세구조로 볼 수 있다.

구각형nonagon과 사다리 구조ALA의 특이 미세구조 형성은 복합감염된 바이러스 조합에 따라서 두 미세구조 중 하나만 형성하는 복합감염 조합이 있고 전혀 다른 특이 미세구조를 형성하는 복합감염 조합이 있다는 것을 알 수 있다. 또한 구각형 구조에서도 완벽한 구조를 만드는 조합이 있는 반면에 그렇지 못한 조합이 있어 바이러스 간에 친화성도 다르다. 이와 같이 세포내 특이 미세구조 형성은 기주세포에서 바이러스의 증식 과정에서 바이러스와 바이러스, 바이러스와 기주 세포 사이의 상호작용이 다양하게 나타나는 것을 알 수 있다.

#### 5.4 콩모자이크바이러스와 담배모자이크바이러스

콩모자이크바이러스Soybean mosaic virus는 우리나라라 콩에 발생하는 주요 바이러스이며 포티바이러스속Potyvirus이며 바이러스 입자의 길이는

평균 780nm 정도이다. 담배모자이크바이러스 *Tobacco mosaic virus*는 토마모바이러스속 *Tobamovirus*으로 바이러스의 입자는 길이가 300nm로 콩모자이크바이러스SMV와 형태, 전염양식 등 전혀 다른 종의 바이러스이다. 담배모자이크바이러스TMV는 고추, 담배와 같은 가지과 작물에 주로 발생하는 바이러스이지만 콩과작물에 감염하는 바이러스 계통도 외국에서 보고되어 있다.

콩과작물에 두 종의 바이러스가 복합 감염되어 발생하는 경우는 매우 드물지만 두 종의 바이러스를 인위적으로 복합 감염시켜서 콩모자이크바이러스SMV-G5와 담배모자이크바이러스TMV의 세포 미세구조를 비교하는 것은 세포학적 연구에서 중요하다.

콩모자이크바이러스SMV와 담배모자이크바이러스TMV의 복합감염 세포에서 콩모자이크바이러스SMV의 전형적인 세포 미세구조인 스크롤 등의 봉입체를 관찰할 수 있으며, 동시에 담배모자이크바이러스TMV의 전형적인 미세구조인 밴드band 봉입체를 관찰할 수 있다. 막대형 바이러스 입자로 구성된 봉입체는 담배모자이크바이러스TMV의 밴드구조 특성을 가지면서 일직선의 막대 밴드구조의 배열로 보이지 않고 물결 모양으로 흐트러진 밴드 구조mixed virus particles를 확인할 수 있다(사진 5.21, 좌).

콩모자이크바이러스SMV의 전형적인 미세구조인 풍차 봉입체 등과 함께 물결모양의 밴드구조가 매우 친밀하게 존재하고 있으며, 두 종의 바이러스가 뺨뺨하게 되어 있지 않은 밴드구조가 직각으로 잘린 미세구조를 보면 구각형nonagon 등과 같은 전형적인 복합감염의 특이 미세구조를 만들지는 않지만 형태가 다른 두 종류의 바이러스 입자가 둥근 모양으로 배열되어

있는 것을 볼 수 있다(사진 5.21, 우).

복합 감염된 세포에서 토마모바이러스속 *Tobamovirus*의 물결무늬의 흐트러진 밴드구조는 담배모자이크바이러스TMV 입자와 콩모자이크바이러스SMV 입자가 혼재하고 있는 것이며 밴드구조가 평행으로 잘린 미세구조나 직각으로 잘린 미세구조에서 모두 두 종의 바이러스 입자가 혼재하고 있는 것으로 보아서 서로 다른 두 종의 식물 바이러스가 상호작용으로 증식하고 있음을 알 수 있다.

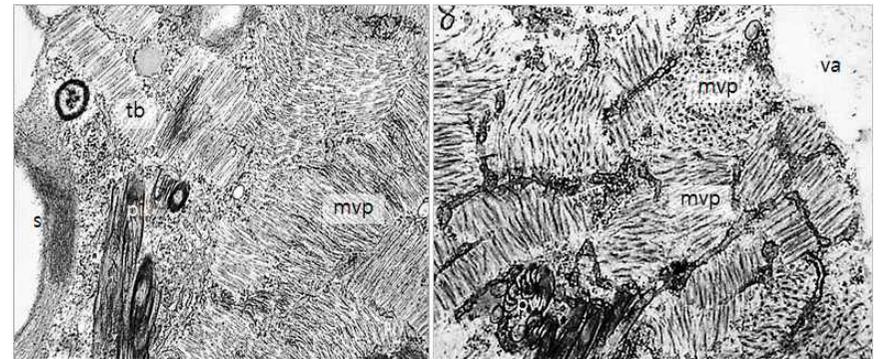


사진 5.21. 콩모자이크바이러스SMV와 담배모자이크바이러스TMV의 복합감염 세포의 토마모바이러스 밴드구조와 밴드구조의 바이러스 입자 혼재.  
pi: potyvirus inclusion, pw: pinwheel, s: starch, mvp: mixed virus particles, tb: tobamovirus band, va: vacuole.

## 5.5 감자와이바이러스와 담배모자이크바이러스

우리나라 감자에 발생하는 주요 바이러스인 감자와이바이러스 *Potato*

*virus Y*는 포티바이러스속 *Potyvirus*이며 길이는 평균 780nm 정도이다. 담배모자이크바이러스 *Tobacco mosaic virus*는 바이러스 입자의 길이가 300nm인데, 우리나라 감자에 흔히 발생하는 바이러스는 아니지만 2002년에 감자 추백 품종에서 발생한 이력이 있다.

감자에 감염하는 두 종의 바이러스를 인위적으로 땅파리 *Physalis floridana*에 접종하여 복합감염 세포 미세구조를 검경 하였는데, 서로 다른 두 종의 전형적인 세포 미세구조인 담배모자이크바이러스TMV의 밴드구조 band와 감자와이바이러스PVY의 봉입체인 튜브tube가 관찰되며, 밴드구조는 담배모자이크바이러스 입자가 가지런히 집적되어 있는 전형적인 밴드구조와 이와 다른 형태의 느슨한 물결무늬 밴드구조의 미세구조를 볼 수 있다(사진 5.22).

담배모자이크바이러스TMV의 밴드 구조와 비슷한 느슨한 물결무늬의 밴드구조는 감자와이바이러스PVY가 담배모자이크바이러스TMV와 혼재된 밴드구조이며, 직각으로 잘린 모양에서는 구각형 등의 복합감염 미세구조를 관찰할 수 없었다. 이 특이 미세구조는 콩모자이크바이러스SMV와 담배모자이크바이러스TMV의 복합감염 세포에서 만들어진 특이 미세구조(사진 5.21)와 유사한 구조이다.

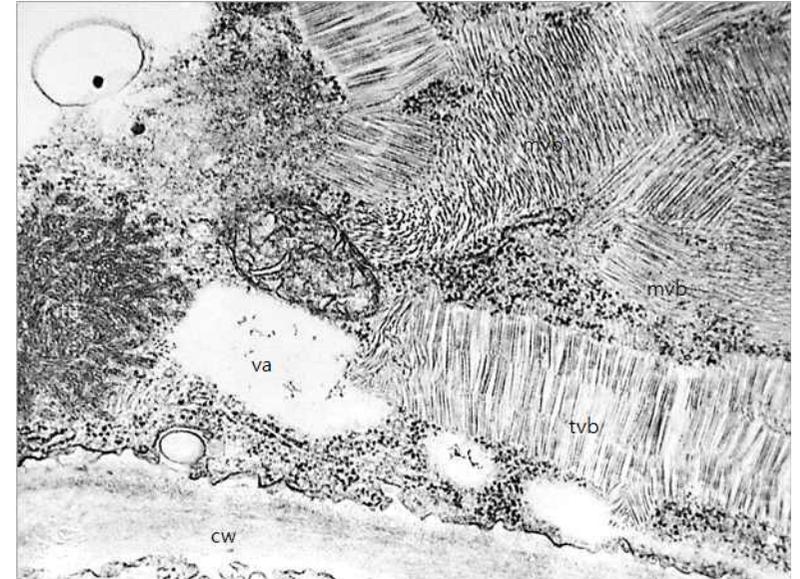


사진 5.22. 감자와이바이러스PVY와 담배모자이크바이러스TMV의 복합 감염 세포 미세구조.

cw: cell wall, m: mitochondria, tu: tube, m vb: mixed virus band, tvb: tobamovirus band, va: vacuole.

## 5.6 강낭콩일반모자이크바이러스와 담배모자이크바이러스

강낭콩일반모자이크바이러스 *Bean common mosaic virus*는 포티바이러스속 *Potyvirus*이며, 우리나라에서는 강낭콩, 동부 등에 감염하는 바이러스이다. 강낭콩일반모자이크바이러스BCMV와 콩에 감염하는 담배모자이크바이러스TMV의 복합감염 세포 미세구조는 포티바이러스속 *Potyvirus*의 전형적인 판구조laminated aggregate 등의 봉입체와 함께 토바모바이러스속