

우에도 순화한 바이러스 액을 검경한 것처럼 바이러스 입자를 잘 관찰할 수 있으며 바이러스 입자는 내부 외피 단백질inner capsid protein과 가장자리 외피 단백질outer capsid protein로 이중막으로 구성되는 특이 미세구조를 갖는데 외피 단백질은 12개의 정5각형 구조인데, 평면 바이러스 입자의 6개 꼭지를 잘 볼 수 있다(사진 3.4).

토마토황화잎말림바이러스Tomato yellow leaf curl virus는 쌍구형 twined sphere, germinate sphere으로 바이러스 입자가 2개가 서로 짝을 이루고 있는 형태이며, 하나의 입자 직경은 20~22nm 정도이고, 짝을 이룬 입자의 길이는 38nm 정도이다(사진 3.5).

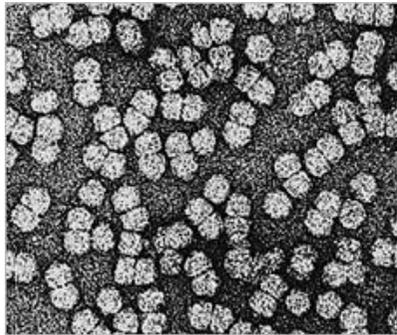


사진 3.5. 토마토황화잎말림바이러스TYLCV 순화 입자.

3.2 막대형 바이러스

식물 바이러스 중에서 막대 모양의 바이러스는 토바모바이러스속

Tobamovirus의 담배모자이크바이러스Tobacco mosaic virus가 대표 바이러스이며, 토바모바이러스속의 바이러스들의 입자 길이는 300nm이고 직경은 18nm이다.

오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 바이러스 입자 길이는 보통 300nm 인데, 종자와 접촉전염 하는 바이러스이며 우리나라에서 수박, 참외 등 박과작물에 피해를 많이 주는 바이러스이다. 바이러스 감염 식물체의 조즙액 crude sap이나 순화한 바이러스 액에 존재하는 바이러스 입자의 길이는 매우 짧은 것에서부터 두 개 이상의 바이러스 입자가 붙어있는 긴 입자도 관찰할 수 있다(사진 3.6, 좌).

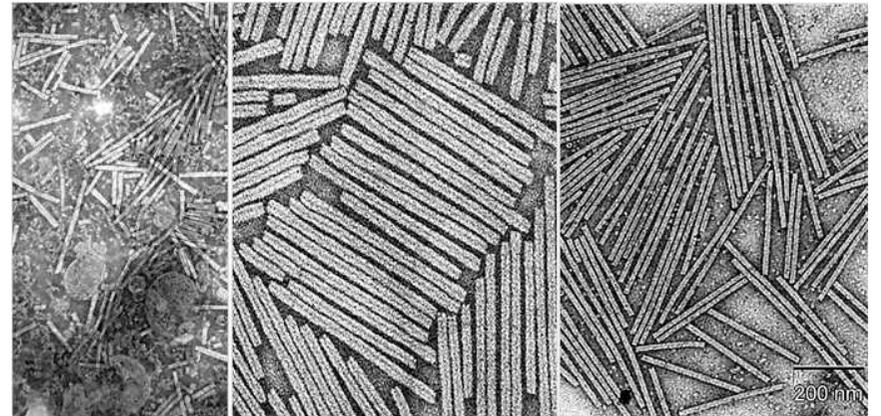


사진 3.6. 오이녹반모자이크바이러스CGMMV의 조즙액(좌)과 순화 바이러스 입자(중), 담배모자이크바이러스TMV-U1의 순화 바이러스 입자(우).

막대형 바이러스 입자는 직경이 약 18nm 인데, 사진의 입자를 자세히 보면 핵산의 나선형 구조를 확인할 수 있으며, 바이러스 입자의 가운데에 중심 구멍axial canal을 볼 수 있다. 중심 구멍 직경이 약 4nm 정도로 입자 가운데에 실처럼 보여서 하나의 입자이지만 두 개가 포개져 있는 것처럼 보인다(사진 3.6, 중). 담배모자이크바이러스TMV-U1의 입자 형태도 오이녹반모자이크바이러스CGMMV와 동일하며 막대형이며 바이러스 입자에 중심 구멍을 볼 수 있다(사진 3.6, 우).

3.3 사상형 바이러스

식물 바이러스 중에서 구부러진 모양의 입자를 갖는 바이러스는 막대형 바이러스 입자 길이인 300nm 보다 길다. 포텍스바이러스속*Potexvirus*의 바이러스 입자의 길이는 약 450nm 정도이고 폭이 12~13nm 정도이며 감

자엑스바이러스*Potato virus X*는 가지과 식물에 발생하며, 선인장엑스바이러스*Cactus virus X*(사진 3.7, 좌)는 선인장과 식물에 주로 발생하는 바이러스이다.

오이녹반모자이크바이러스CGMMV와 선인장엑스바이러스CVX 두 종의 바이러스 입자를 함께 섞어서 검경하였는데(사진 3.7, 우), 굵고 내부에 구멍axial canal이 보이는 것은 길이가 약 300nm인 오이녹반모자이크바이러스CGMMV이며 길고 약간 가는 것은 약 450nm의 선인장엑스바이러스CVX이다. 투과전자현미경 검경 시에는 바이러스 입자의 길이와 폭을 측정하기 위해서 토바모바이러스*Tobamovirus* 입자를 동시에 섞어서 비교 검경하면 염색 시약이나 환경에 안정적인 토바모바이러스 입자의 두께인 18nm, 길이 300nm를 기준으로 측정을 할 수 있는 좋은 방법이다.

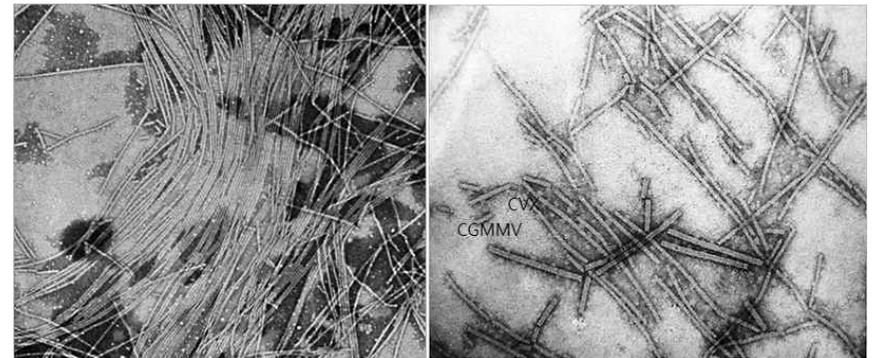


사진 3.7. 선인장엑스바이러스(CVX)의 순화한 바이러스 입자(좌)와 오이녹반모자이크 바이러스(CGMMV) 입자와 선인장엑스바이러스 입자의 비교(우).
CVX: *Cactus virus X*, CGMMV: *Cucumber green mottle mosaic virus*.

포티바이러스속 *Potyvirus*의 바이러스 입자의 길이는 선인장엑스바이러스 CVX 입자의 길이인 450nm 보다 더욱 길다. 수박모자이크바이러스 *Watermelon mosaic virus*(사진 3.8, 좌), 강낭콩황화모자이크바이러스 *Bean yellow mosaic virus*(사진 3.8, 중), 파파야원형반점바이러스 *Papaya ringspot virus*(사진 3.8, 우), 감자와이바이러스 *Potato Y virus*, 순무모자이크바이러스 *Turnip mosaic virus* 등은 농작물에 피해를 많이 주는 바이러스이다.

포티바이러스속 *Potyvirus*의 바이러스 입자 길이는 보통 650~900nm이며 보통 700nm 이지만 100~2000nm의 다양한 입자도 검경할 수 있는데, 이것은 바이러스 입자가 잘라진 짧은 입자에서부터 두 세 개의 바이러스 입자가 이어져 있는 매우 긴 입자로 검경이 되기 때문이다. 사진에서 순화한 바이러스 입자의 형태를 보면 동일한 포티바이러스속 *Potyvirus*의 바이러스들인데 강낭콩모자이크바이러스 BYMV와 같이 약간 더 구불거려서 형태적 차이가 있는 것처럼 보이거나 염색 시약 등 시료 처리 과정에서 차이가 일어날 수 있다.

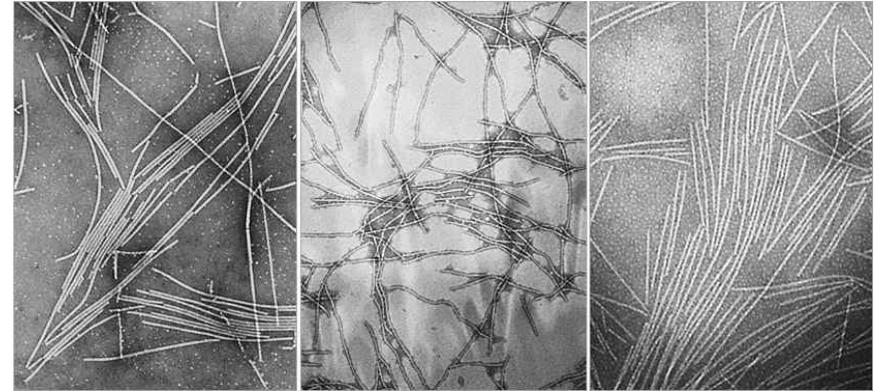


사진 3.8. 수박모자이크바이러스 WMV(좌), 강낭콩황화모자이크바이러스 BYMV(중), 파파야원형반점바이러스 PRSV(우)의 순화 바이러스 입자.

포도잎말림바이러스 *Grapevine leaf roll virus* 등 클로스테로바이러스속 *Closterovirus*의 바이러스들은 사상형 형태를 갖는 식물 바이러스 중에서 길이가 1500~2200nm로 매우 길고 구불구불한 정도도 심하다(사진 3.9).

선인장엑스바이러스 CVX 등의 포텍스바이러스 *Potexvirus*, 수박모자이크 바이러스 WMV 등의 포티바이러스속 *Potyvirus*, 포도잎말림바이러스 GaLRV 등의 클로스테로바이러스속 *Closterovirus* 바이러스들은 입자의 폭이 10~12nm 정도이며 내부에 2~3nm의 중심 구멍 axial canal을 갖고 있다. 감염 세포 내부에서 이 바이러스 입자들은 잘린 방향에 따라서 점으로부터 긴 실 모양으로 보이지만, 점으로 보이는 직각으로 잘린 바이러스 입자는 투과 전자현미경 검경에서 10만 배 정도로 검경하여도 생물용 투과전자현미경의 최고 해상도인 2nm 이하 이어서 토bam바이러스속 *Tobamovirus*의 막대형 입자처럼 내부 중심구멍 axial canal을 관찰하기는 어렵다.

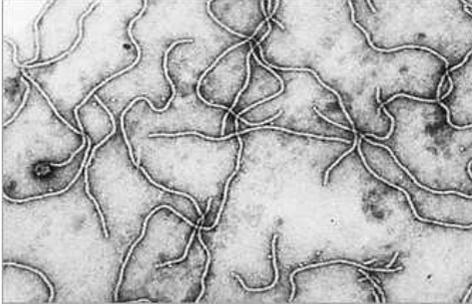


사진 3.9. 포도잎말림바이러스GLRV 순화 입자.

벼줄무늬잎마름바이러스 *Rice stripe virus*는 우리나라 벼에 가장 피해를 많이 주는 바이러스인데 애멸구에 의하여 전염하며, 테뉴이바이러스속 *Tenuivirus*의 바이러스이다. 벼줄무늬잎마름바이러스 RSV는 실모양의 바이러스이지만 실 조각의 형태로 보이고, 바이러스 입자의 형태가 완전한 모양을 갖추고 있지 않으며, 길이도 다양하여 일정한 길이를 갖고 있는 바이러스와 달리 측정하기 곤란하다(사진 3.10).

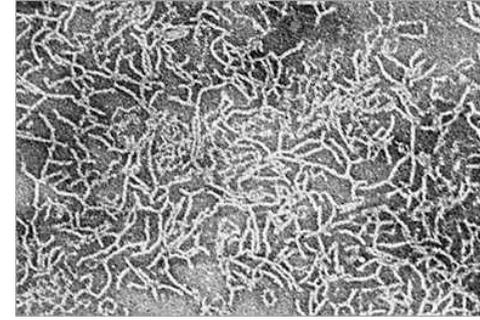


사진 3.10. 벼줄무늬잎마름바이러스(RSV) 순화 입자.

3.4 간상형 바이러스

식물 바이러스의 형태 중에서 세균 형태의 간상형 bacilliform 바이러스의 대표적인 바이러스는 알파모바이러스속 *Alfalmovirus*의 대표 바이러스인 알팔파모자이크바이러스 *Alfalfa mosaic virus*이며, 토끼풀, 콩 등 콩과식물에 일반적으로 발생하는 바이러스이고, 특히 고추 등 가지과 식물에도 감염한다.

알팔파모자이크바이러스 AMV는 바이러스 입자는 길이가 30~60nm이며 폭은 18nm로 일정하다. 바이러스 입자의 길이는 구형인 30nm의 짧은 입자, 약간 긴 45nm의 중간 입자 그리고 가장 긴 60nm 입자의 3종류로 구성되며 각각의 입자는 고유의 바이러스 유전체를 갖고 있어 식물 바이러스 중 특징적인 바이러스의 하나이다(사진 3.11).

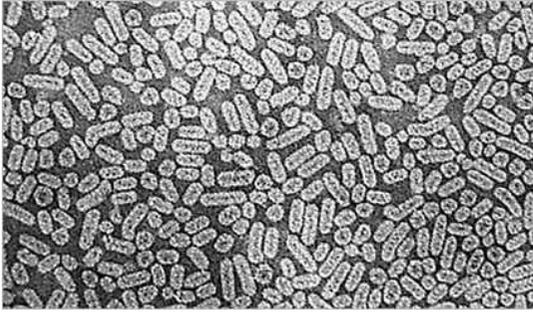


사진 3.11. 알팔파모자이크바이러스AMV 순화 입자.

4. 단일 바이러스 감염 세포 미세구조

식물 바이러스는 세포에 감염되면 바이러스 종 *Species* 특이성 *specificity* 을 나타내는 세포 미세구조를 형성한다. 종 특이 미세구조는 식물 바이러스 를 분류 *classification* 하는데 바이러스의 형태와 함께 중요한 기준으로 이 용된다. 식물 바이러스의 종 특이 미세구조 형성 기작은 식물 바이러스의 증식과 감염 과정에서 기주 세포와의 상호작용의 결과이며 또한 기주 세포 의 저항성 등 여러 기작에 의하여 발현된다. 식물 바이러스의 종 특이 세 포 미세구조는 결국 식물 바이러스의 유전자와 기주 식물 유전자의 상호작 용에 의한 결과로 발현된 산물이다.

식물 바이러스의 종 특이 미세구조를 간단히 보면(표 1), 단일가닥의 ssDNA 핵산을 갖고 있는 베고모바이러스속 *Begomovirus*의 강낭콩금색백 자이크바이러스 *Bean golden mosaic virus*는 핵 내부에 원형의 봉입체를 만들며, 이중가닥의 dsDNA 핵산을 갖는 컬리모바이러스속 *Caulimovirus*의 양배추모자이크바이러스 *Cauliflower mosaic virus*는 핵내에 바이러스의 증식 기구 *viroplasm*를 형성한다.

RNA 핵산을 갖는 식물 바이러스의 경우, 이중가닥의 dsRNA인 휘지바이 러스속 *Fijivirus*의 벵검은줄위축바이러스 *Rice black streaked dwarf virus*는 특징적인 미세구조인 둥근실 *kinky filament* 미세구조와 바이러스 입자와 조합된 특이 미세구조를 형성한다.

대부분의 식물 바이러스는 단일가닥의 ssRNA 바이러스인데, 쿠쿠모바이 러스속 *Cucumovirus*의 대표 바이러스인 오이모자이크바이러스 *Cucumber*

*mosaic virus*는 세포질과 액포에 원형의 바이러스 집단구조crystal를 만들고, 잠두위조바이러스*Broad bean wilt virus 2*는 벌집구조comb, 관구조tube 등의 다양한 특이 미세구조를 만든다.

표 1. 식물 바이러스 단독감염 세포의 특이 미세구조

핵산	바이러스속	특이 미세구조
ssDNA	<i>Begomovirus</i>	Nucleus and cytoplasm inclusion
dsDNA	<i>Caulimovirus</i>	Nucleus and cytoplasm inclusion
dsRNA	<i>Fijivirus</i>	Kinky filament
+ssRNA	<i>Cucumovirus</i>	Crystal in vacuole and cytoplasm
	<i>Fabavirus</i>	Comb, Tube
	<i>Nepovirus</i>	Virus particles in tube
	<i>Potyvirus</i>	Pinwheel, Scroll, Laminated aggregate
	<i>Tobamovirus</i>	Stacked-band virus particles
-ssRNA	<i>Tospovirus</i>	Endoplasmic reticulum association
	<i>Nucleorhabdovirus</i>	Nucleus inclusion
	<i>Cytorhabdovirus</i>	Cytoplasm inclusion

포티바이러스속*Potyvirus*의 감자와이바이러스*Potato virus Y* 등의 바이러스들은 매우 특징적인 풍차pinwheel, 소용돌이판scroll, 원통cylinder 등의 미세구조를 만드는데, 이 구조들은 바이러스와 기주 핵산의 상호작용에 의하여 만들어진 제3의 새로운 단백질이다.

식물 바이러스에서 가장 잘 알려진 토바모바이러스속*Tobamovirus*의 담

배모자이크바이러스*Tobacco mosaic virus*는 바이러스 입자가 일렬로 배열된 봉입체inclusion body인 긴 밴드구조stacked band를 형성한다. 토마토반점위조바이러스*Tomato spotted wilt virus*는 바이러스 입자가 외피의 막을 싸기 위하여 소포체endoplasmic reticulum의 막을 이용하므로 소포체와 밀접하게 존재하는 특이 구조를 형성한다. 간상형 바이러스인 라브도과*Rhabdoviridae*의 식물 바이러스는 핵내에서 증식하는 바이러스를 핵라브도바이러스속*Nucleorhabdovirus*, 세포질에서 증식하는 바이러스를 세포질라브도바이러스속*Cytorhabdovirus*으로 구분한다.

4.1 구형 바이러스 단독감염 세포 미세구조

4.1.1 벼검은줄위축바이러스

우리나라 벼에 발생하는 바이러스는 벼검은줄위축바이러스*Rice black-streaked dwarf virus*, 벼줄무늬잎마름바이러스*Rice stripe virus*, 벼위축바이러스*Rice dwarf virus* 3종이다. 벼검은줄위축바이러스RBSDV는 애멸구small brown plant hopper에 의하여 전염하는 바이러스이며 감염된 벼는 벼 줄기의 도관부 외부에 흑이 형성되며 키가 매우 작아지는 위축증상을 일으킨다.

주사전자현미경scanning electron microscope으로 검경한 벼 줄기에 형성된 흑gall은 도관부의 불특정 어느 한 지점에서 생기며, 처음에는 원형의 흑이 생기며(사진 4.1, 좌, 화살표), 이후 계속 도관부를 따라서 커지면

서 부정형의 기형이 되는 다양한 형태를 만든다(사진 4.1, 좌). 흑의 모양은 일렬로 커지기 때문에 서로 비틀어지면서 옆으로 확장하여 커지므로 나선형의 종양이 형성된다(사진 4.1, 우).

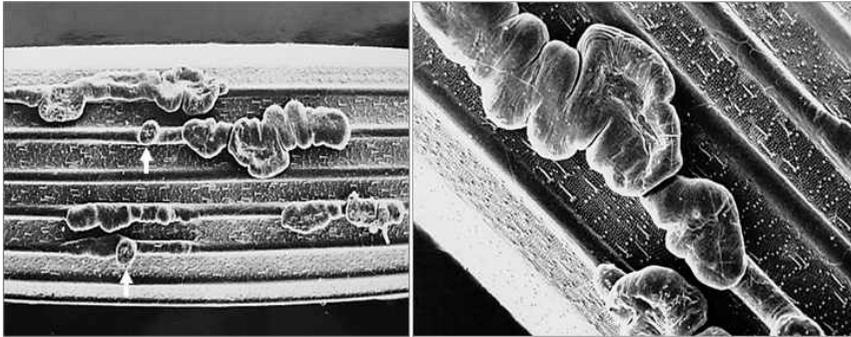


사진 4.1. 벼검은줄위축바이러스RBSDV에 감염된 벼 줄기의 도관부에 형성된 종양.

일반적으로 흑의 형성은 세포 수의 과다증가hyperplasia와 세포 크기의 비대hyper-trophy 두 기작에 의하여 형성되는데, 벼검은줄위축바이러스 RBSDV에 의하여 형성되는 흑의 내부 세포를 주사전자현미경으로 검경하면 흑의 형성 기작을 알 수 있다. 일반적인 시료제작 과정으로 제작된 흑의 내부 세포를 보기 위하여 예리한 면도칼로 잘라서 검경하였는데, 아무리 예리한 칼로 자른다고 하여도 자르는 과정에서 세포가 문드러져서 정확한 형태를 알아보기가 어렵고 세포 내용물도 시료제작 과정에서 빠져나가서 세포벽만 있는 빈 세포만 검경할 수 있다(사진 4.2, 좌).

일반 시료 제작방법의 주사전자현미경 사진에서 흑을 형성한 세포의 형

태와 흑이 형성되지 않은 줄기의 정상 세포와 비교하면 흑을 자르는 과정에서 세포의 문드러짐의 차이가 확연히 구분되기 때문에 흑을 형성하는 세포는 세포벽의 목질화가 덜 되는 무른 세포라는 것을 알 수 있다.

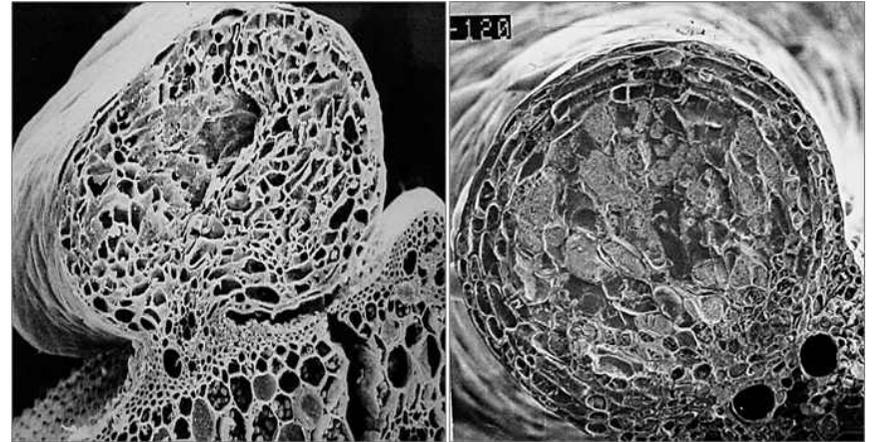


사진 4.2. 벼검은줄위축바이러스RBSDV에 의한 종양의 내부. 주사전자현미경 일반 검경(좌), 극저온 검경(우).

액체질소LN₂를 이용하여 주사전자현미경의 시료실specimen chamber 내부와 흑이 형성된 생체 시료를 -180°C까지 극저온으로 하고 시료실 내부에서 시료를 절단하면 변형이 없는 암종gall 세포의 검경이 가능하다. 이 방법을 극저온관찰법cryogenic observation이라고 하는데, 시료를 -180°C에서 절단한 후 -120°C까지 서서히 올리면 승화열heat of sublimation에 의하여 표면의 미세한 얼음 입자ice crystal가 없어지므로 이때 검경하면 좋은 영상을 얻을 수 있다. 이 방법으로 흑의 내부 세포를 검경하면 자르는 과정에

서 인위적 파괴가 되지 않은 원래 형태의 세포 모양을 볼 수 있다(사진 4.2, 우).

벼검은줄위축바이러스RBSDV에 의하여 형성되는 혹은 물관의 변형이 없고 체관이 변형이 일어나면서 혹이 형성하기 때문에 물관에서 형성하지 않고 체관에서 형성한다. 혹을 형성하는 세포는 크기와 수 모두 증가한 것을 알 수 있으며 이것은 종양 형성의 두 가지 기작이 모두 관여하고 있다는 것을 의미한다.

혹의 외부 세포층은 혹의 형태를 갖출 수 있도록 일렬로 세포가 3~4층으로 배열되어 있으며 3중 층의 세포들은 크기가 매우 다양한 세포들로 혹을 만든다. 혹의 외피를 구성하는 내부를 구성하는 세포들과 비교하면 비교적 일정한 크기를 갖고 있지만 내부 세포들의 크기는 큰 차이가 있다. 또한 암종을 만든 세포의 내부 구성물은 전자밀도가 서로 다른 것으로 보아 구성물의 특성에도 현저한 차이가 있음을 알 수 있다.

벼검은줄위축바이러스RBSDV는 직경이 약 70nm의 구형 바이러스로 식물 바이러스 중에서 비교적 입자가 큰 바이러스이다. 감염된 잎을 투과전자현미경으로 검경한 세포 미세구조 특징은 바이러스 증식처 viroplasm, 둥근실 kinky filament의 미세구조 등 특이 미세구조를 형성하는데, 바이러스 입자 집단 virus crystal은 몇 개 층을 구성하지만 보통 1열 혹은 3~4열의 집단을 만들고 그 이상의 큰 입자집단은 만들지 않는 특징이 있다(사진 4.3).

벼검은줄위축바이러스RBSDV의 증식처 viroplasm을 자세히 보면 검은색으로 염색된 바이러스 입자가 매우 많이 분포하는데 증식처는 염색 농도가

상대적으로 낮아서 완전한 핵산과 단백질로 구성된 바이러스 입자와 차이가 있다. 또한 바이러스 증식처와 둥근실 kinky filament 구조와의 관계는 감염 세포의 세포질에서 서로 다른 각각의 영역을 차지하고 분포하는 것으로 보아서 바이러스 입자 증식처와 둥근실의 증식처는 다르다는 것을 알 수 있다(사진 4.4, 좌). 둥근실의 단백질 특성은 바이러스 항혈청과 반응하지 않기 때문에 바이러스와 기주 세포의 상호작용에 의하여 만들어졌지만 전혀 특성이 다른 제3의 단백질이다.

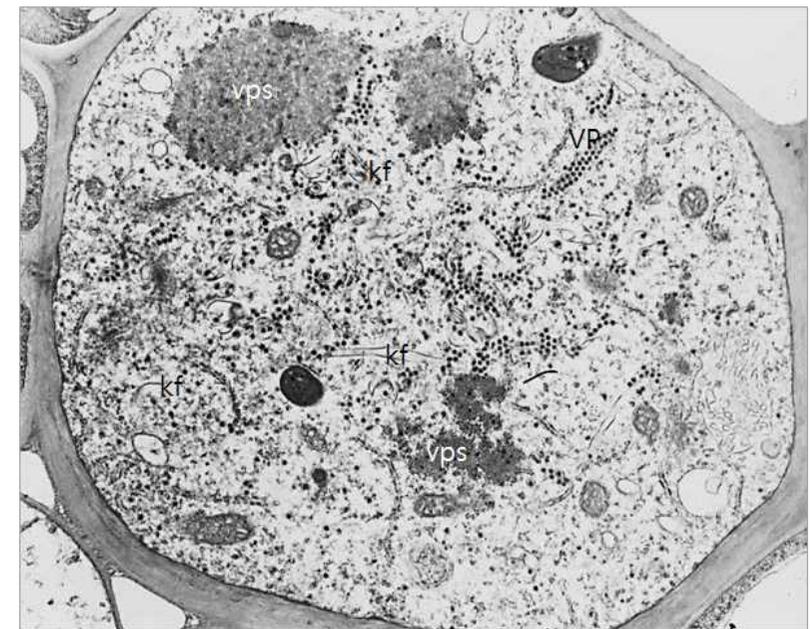


사진 4.3. 벼검은줄위축바이러스RBSDV 감염 벼 잎 세포의 미세구조.
kf: kinky filament, vp: virus particles, vps: viroplasm.

바이러스 입자가 증식하는 증식처viroplasm은 초기 감염세포에서는 매우 큰 원형으로 보이며 후기가 되면 증식처가 와해되어 부정형의 다양한 크기로 와해된다. 증식처 내부를 보면 바이러스 입자가 증식한 후 빠져나간 빈 구멍을 볼 수 있으며, 바이러스 입자는 세포 내부를 가득 차도록 존재하게 된다(사진 4.4, 우).

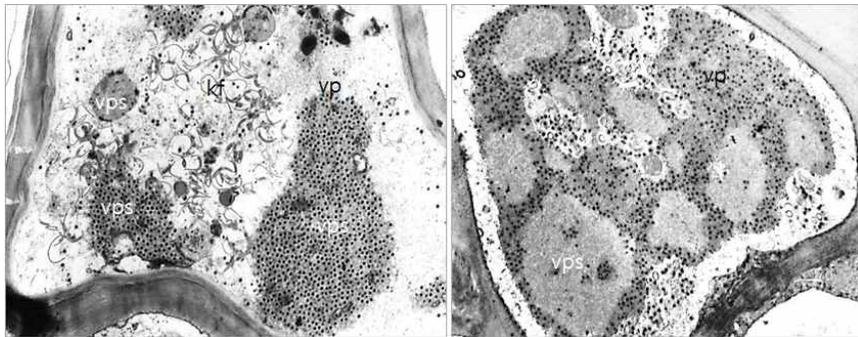


사진 4.4. 벼검은줄위축바이러스RBSDV의 증식처와 둥근실 미세구조.
kf: kinky filament, vp: virus particles, vps: viroplasm.

증식처에서 증식이 완료된 바이러스 입자들은 증식처에서 유리되면서 대체로 한 개의 바이러스 입자와 둥근실이 짝을 이루며 간혹 2개 또는 수개씩 바이러스 입자와 둥근실이 짝을 이루는 미세구조를 만든다(사진 4.5, 좌). 바이러스 입자가 둥근실과 짝을 이루는 기작은 정확히 알려져 있지 않으나, 둥근실의 형태는 잘린 방향에 따라서 실선에서 폭을 갖는 둥근 형태를 볼 수 있어서 원통형의 형태를 갖고 있음을 알 수 있다(사진 4.5, 우).

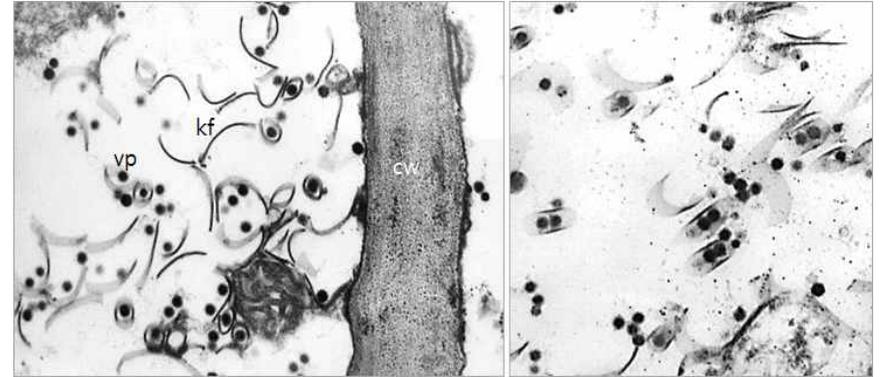


사진 4.5. 벼검은줄위축바이러스RBSDV 입자와 둥근실의 조합.
cw: cell wall, kf: kinky filament, vp: virus particles. 배율 40,000x.

벼검은줄위축바이러스RBSDV에 의하여 형성된 둥근실과 바이러스 입자의 친화성은 둥근실의 내부에만 바이러스 입자가 존재하는 것이 아니며, 둥근실 외부를 감싸고 둥글게 바이러스 입자가 배열되는 구조도 관찰된다(사진 4.6, 화살표). 바이러스 입자는 증식처에서 증식하고 나면 세포질로 빠져 나오고 세포질에 존재하는 둥근실과 짝을 이루는 것을 볼 수 있다. 바이러스 입자와 둥근실의 역할은 바이러스의 증식과 세포 간 이동에 매우 밀접한 관계가 있음을 알 수 있다.

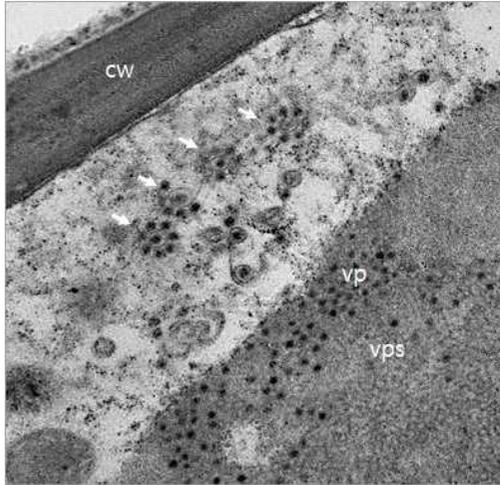


사진 4.6. 벼검은줄위축바이러스RBSDV 입자의 동근실 외부 배열(화살표).
cw: cell wall, vp: virus particle, vps: viroplasm.

벼검은줄위축바이러스RBSDV에 감염된 세포가 바이러스의 증식으로 인하여 더 이상 기주 세포로서의 기능을 하지 못하는 상태가 되는데 이때에는 바이러스 입자로 가득 차 있는 세포를 볼 수 있다. 이 세포에서는 몇 개의 미토콘드리아 이외에는 어떠한 세포 내용물 또는 동근실도 보이지 않고 오직 바이러스입자만 보인다. 따라서 동근실의 역할은 바이러스의 증식과 이동에 관련이 있다는 것을 알 수 있다는 것을 알 수 있다. 바이러스 입자가 가득 차 있는 세포는 마치 순화한 바이러스 입자의 집단을 검경하는 것과 유사하게 보인다(사진 4.7. 좌). 배율을 9,000배에서 40만 배까지 확대하여 바이러스 입자를 검경하면 벼검은줄위축바이러스RBSDV의 특성인 외막 외피단백질outer capsid protein의 스파이크 형태를 확인할 수 있다(사진

4.7. 우).

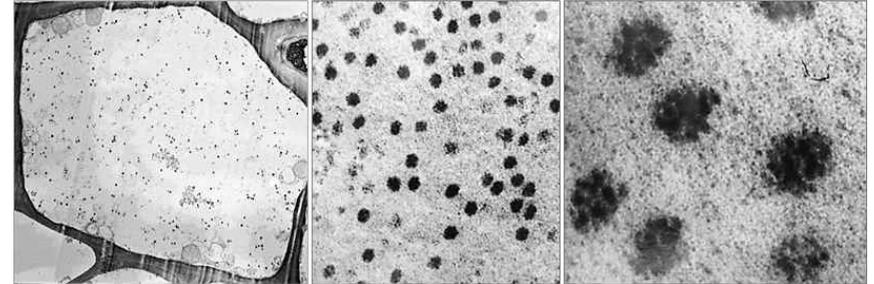


사진 4.7. 벼검은줄위축바이러스RBSDV 입자의 감염 세포내 존재. 9,000배(좌), 23,000배(중), 400,000배(우).

4.1.2 잠두위조바이러스

최근 고추를 비롯하여 가지과 식물과 콩과 식물에 급속하게 발생이 증가하는 잠두위조바이러스Broad bean wilt virus 2는 진딧물에 의하여 전염하는 바이러스이며, 단일 바이러스 감염은 심각한 증상을 잘 유발하지 않는 것으로 알려져 있었으나 최근에는 병원성 분화로 인하여 단일 바이러스 감염 또는 다른 바이러스와 복합감염 되어 피해가 큰 바이러스이다.

잠두위조바이러스BBWV2는 직경이 25nm의 구형 바이러스이며, 세포에서 다양한 형태의 특이 미세구조를 형성하는데 원형의 관 모양tube, 벌집 모양comb을 만들며 사각형 관rectangular tube을 만들기도 한다. 사각형 관 미세구조를 만드는 바이러스 계통도 외국에서는 보고되었으나(Vega, 1980) 우리나라에서 아직 보고되지 않았다.

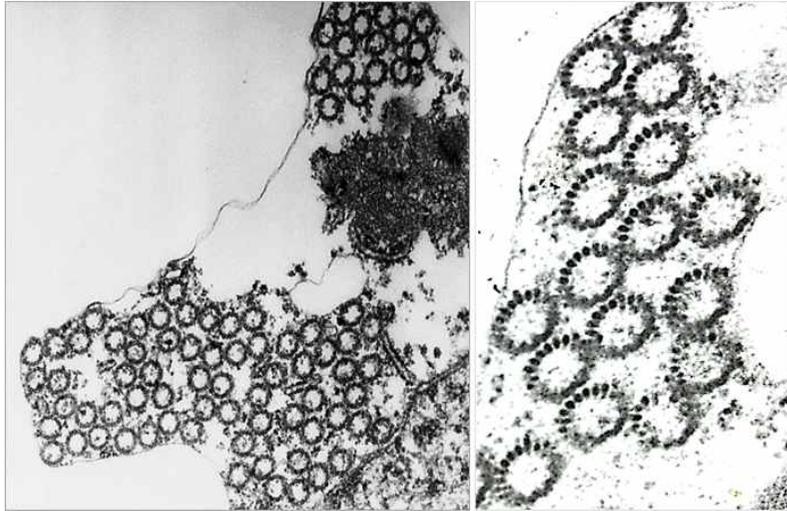


사진 4.8. 고추 감염 잠두위조바이러스BBWV2가 만든 직각으로 잘린 원통구조.

고추에 발생하는 잠두위조바이러스BBWV2의 원통형 관의 미세구조는 감염 세포의 세포질 내부에 매우 많이 형성되며(사진 4.8, 좌), 각각의 원통형 관의 직각으로 잘린vertical section 미세구조를 보면 바이러스 입자가 19~22개가 모여서 원통을 만들며 원통을 만드는 바이러스 입자의 배열은 한 줄로 이어져 있지 않고 위치가 약간씩 다르게 관을 만들고, 원통의 외경은 보통 170~180nm 정도로 항상 일정하다(사진 4.8, 우).

잠두위조바이러스BBWV2가 만든 원통형 관이 평행으로 잘린parallel section 형태를 보면 길이는 세포질 내부에서 더 이상 길어 질 수 없을 만큼 그 길이가 매우 길다. 따라서 바이러스 입자가 원통을 만들기 시작하면 세포질에서 더 이상 만들 수 없을 때까지 최대 길이의 원통을 만드는 것을

알 수 있다(사진 4.9).

사선으로 잘린oblique section 원통의 평면 미세구조를 보면 바이러스 입자의 배열이 하나의 층으로 일렬 배열되어 있지 않고 2~3줄로 보이므로 나선형spiral으로 입자가 배열되면서 원통을 만드는 것으로 보인다(사진 4.9, 우).

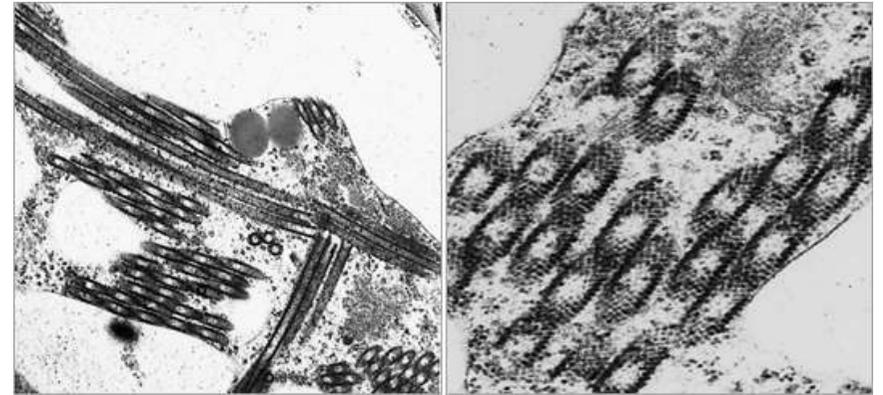


사진 4.9. 고추 감염 잠두위조바이러스BBWV2가 만든 사선으로 잘린 원통구조.

시금치에 감염된 잠두위조바이러스BBWV2의 미세구조는 원통형 관의 직경이 약 70~80nm(사진 4.10) 정도로 고추에 감염한 바이러스가 갖는 원통형 관의 직경인 170~180nm(사진 4.8) 보다 절반 이하로 작다. 따라서 잠두위조바이러스의 시금치 분리주가 만든 원통의 바이러스 입자의 수도 고추 분리주 보다 9~10개로 절반 정도 적다(사진 4.10, 좌). 잠두위조바이러스의 시금치 분리주의 경우에도 원통을 만드는 바이러스 층은 수직으로 잘

린 원통을 보면 보통 2~3개 층으로 보이며 큰 원통을 만드는 고추 분리주와 동일하게 나선형으로 만들어지며 길이는 3 μ m 이상으로 매우 길다(사진 4.10, 우).

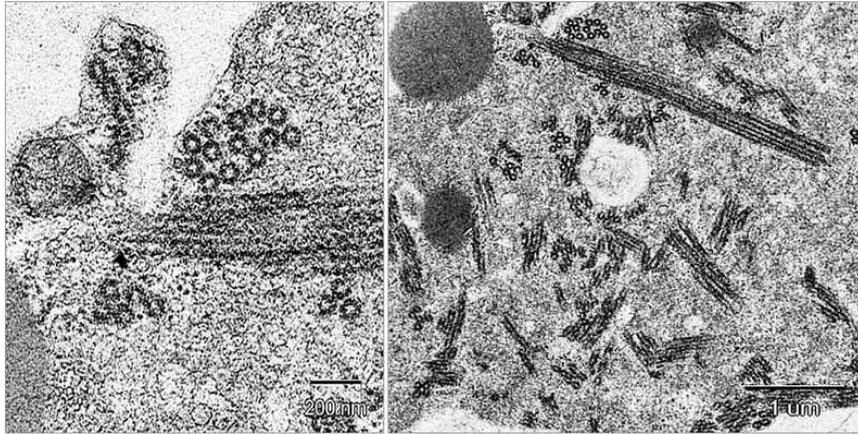


사진 4.10. 시금치 감염 잠두위조바이러스BBWV2의 원통구조.

원통형 미세구조는 바이러스 입자의 증식과 나선형 구조와의 세포 미세 구조에 관한 보다 더 심도 있는 연구가 이루어져야 할 것이며, 잠두위조바이러스의 계통별 원통형 관의 직경이 다른 특성에 대하여 기주세포와 바이러스의 유전자와 어떠한 상호작용에 의한 것인지 등의 상세한 세포 미세구조 연구가 필요하다.

잠두위조바이러스BBWV2가 만드는 또 다른 특이 미세구조는 별집구조 comb인데, 원통형 미세구조와 또 다른 바이러스 입자가 증식하는 증식처

viroplasm이다. 별집구조 내부에 바이러스 입자가 차 있는 검은색 입자와 입자가 빠져나온 흰색의 빈 공간을 보면 알 수 있다(사진 4.11). 별집구조는 원통형 관의 미세구조와 함께 잠두위조바이러스에 의하여 형성되는 특이 미세구조이다.

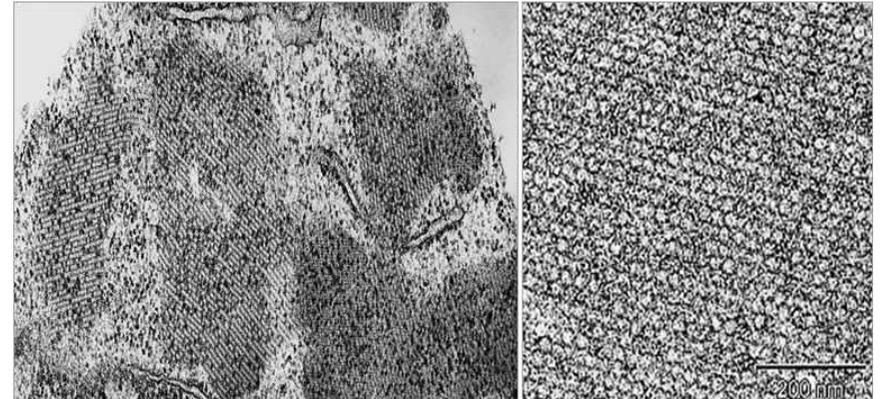


사진 4.11. 잠두위조바이러스BBWV2의 원형 별집구조(좌)와 별집구조 내부 확대(우).

둥근 모양을 갖고 있는 별집 구조는 어느 방향으로 잘렸을 경우에도 모두 둥근 모양을 보이기 때문에 이것을 원형별집round comb이라고 하며 이 구조 내부를 보면 검은색으로 보이는 바이러스 입자가 차있는 것과 흰색으로 보이는 바이러스 입자가 증식 후 빠져나간 구조를 볼 수 있다(사진 4.11, 우; 4.12, 좌).

각이 있는 형태의 별집구조는 잘린 방향에 따라서 삼각형, 사각형, 육각형 모양으로 보이는데 이것은 육각형 별집구조가 잘린 방향에 따라서 보이

는 구조이며, 이를 각별집angular comb라고 한다. 각별집 내부를 구성하는 각각의 육각형 구조는 원형별집과 각별집 모두 동일하다(사진 4.12, 중, 우).

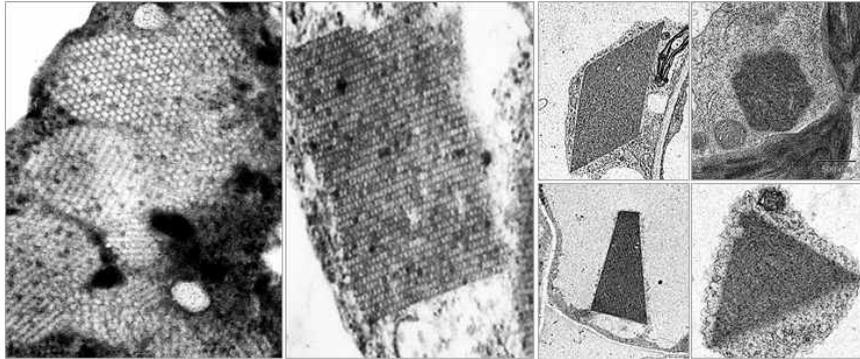


사진 4.12. 잠두위조바이러스BBWV2의 원형 별집과 각 별집구조의 다양한 형태.

잠두위조바이러스BBWV2가 만드는 특이 미세구조인 각별집 구조는 대부분의 계통에 의하여 만드는 미세구조이지만 원통형 미세구조는 21개의 분리주 중 2개의 분리주에 의해서만 만들어지는 특이 미세구조이다(Kwak, 2013). 또한 원통형 미세구조도 직경의 크기가 큰 것과 작은 것이 있다. 이와 같이 잠두위조바이러스가 만드는 특이 세포 미세구조들과 바이러스의 기주범위, 병증발현 등에서 차이가 있는데 병원성과의 관련성은 아직 정확히 밝혀져 있지 않았다. 잠두위조바이러스는 기주 세포와 매우 특징적인 상호작용을 하는 바이러스이므로 앞으로 보다 많은 연구가 이루어지면 바이러스 특성, 분류, 병원성 및 진화를 해석하는데 유용하게 활용될 것이다.

4.1.3 오이모자이크바이러스

오이모자이크바이러스Cucumber mosaic virus는 식물 바이러스 중 기주범위가 넓고 복숭아혹진딧물, 목화진딧물 등 여러 종류의 진딧물aphid에 의하여 전염하고 농작물에 일반적으로 발생하는 바이러스이다. 바이러스 입자는 구형이며 직경이 30nm 정도이다.

배추에 감염된 오이모자이크바이러스CMV의 감염 세포 미세구조 특징은 원형질막에 소포vesicle를 형성하고 증식을 하면서 세포질 내에 액포vacuole를 형성한다. 액포 가장자리와 액포 내에 바이러스 입자의 집단을 형성하는데 집단의 모양은 원형이다. 바이러스 입자의 증식은 원형질에서 이루어지지만 바이러스 입자집단은 액포에서 자주 보이므로 바이러스 입자의 증식과 액포 형성과 상관성이 있는 것으로 해석할 수 있다(사진 4.13).

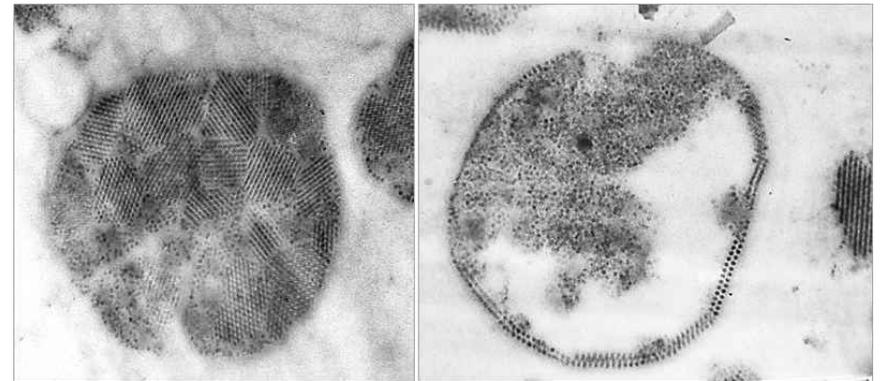


사진 4.13. 오이모자이크바이러스CMV의 바이러스 입자 집단.

오이모자이크바이러스CMV의 집단은 바이러스 입자의 일렬배열이 8열에서 30열 정도의 소집단small crystal을 이루고 이 집단들은 서로 모여서 원형의 대집단large crystal을 만든다(사진 4.13, 좌). 바이러스 입자의 소집단이 대집단을 만드는 형태는 바이러스 입자의 배열 방향이 서로 다르게 여러 각도로 보이는데 바이러스 입자가 소집단별로 증식하면서 대집단화가 되는 것으로 보인다. 사진의 사선으로 보이는 명암 차이는 시료 절편을 제작하는 과정에서 절편 두께 차이에 의하여 생긴 것이다.

오이모자이크바이러스CMV의 집단 형성 과정의 하나를 보면 원형의 집단을 형성하는 내부는 바이러스 입자들이 증식하는 것을 볼 수 있고 바이러스 입자들은 가장자리로 이동하여 일렬로 배열해 나가는 것을 볼 수 있다(사진 4.13, 우). 일렬 배열 구조를 보면 바이러스 입자가 직각으로 잘린 것과 사선으로 잘린 구조가 모두 보이므로 집단내의 부분 증식체partial viroplasm에서 바이러스 입자의 증식이 이루어지면서 집단화하는 것을 알 수 있다.

오이모자이크바이러스CMV의 감염 세포 내부에서 바이러스 입자 집단화는 세포질에서 흔히 검경 되는데, 특히 단백질 또는 지질 유사체로 매우 검게 보여서 아무것도 없는 것처럼 보이지만 이곳의 내부를 검경하기 위하여 전자빔의 양을 높여 밝게 하고 관찰하면 바이러스 입자가 크리스탈 crystal을 형성하고 있는 것을 볼 수 있으며(사진 4.14), 이것은 바이러스 증식과 관련된 구조로 여겨지지만 보다 많은 검경이 필요하다.

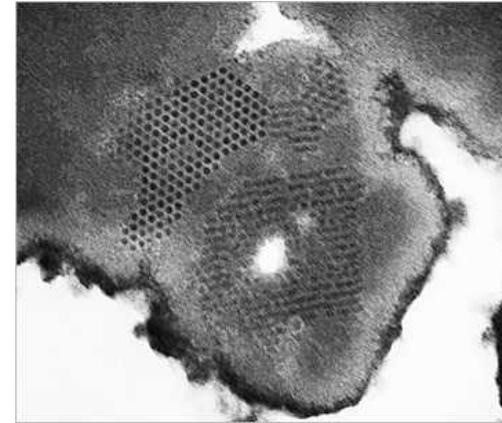


사진 4.14. 오이모자이크바이러스CMV 감염세포의 증식체 유사체 내부 바이러스 입자 집단.

4.1.4 토마토원형반점바이러스

토마토원형반점바이러스Tomato ring spot virus는 선충nematode에 의하여 전염하는 바이러스이며 우리나라에서는 백합에서 처음 보고되었고 연구가 많이 되지 않은 바이러스이다. 바이러스 입자는 구형이며 직경은 약 28nm이다.

토마토원형반점바이러스TRSV는 세포질 내에서 증식하며, 바이러스 입자들은 일렬배열linear arrangement되어 있는 미세구조를 보인다. 배열된 바이러스 입자는 튜브tube 내부에 존재하는데(사진 4.15, 좌) 이와 같은 구조는 구형 바이러스의 미세구조에서 볼 수 있는 특이 미세구조이다. 이 구조는 마치 포티바이러스속Potyvirus가 액포막 사이에 일렬로 배열된 것처럼 보

인다. 토마토원형반점바이러스TRSV의 일렬배열은 바이러스 입자가 원형질 연락사plasmodesmata를 통한 세포와 세포 사이의 이동을 하도록 하는 미세구조로 알려져 있다. 바이러스가 증식이 계속되면 세포가 와해되면서 세포질 내부에 바이러스 입자가 산재하여 존재한다(사진 4.15, 우).

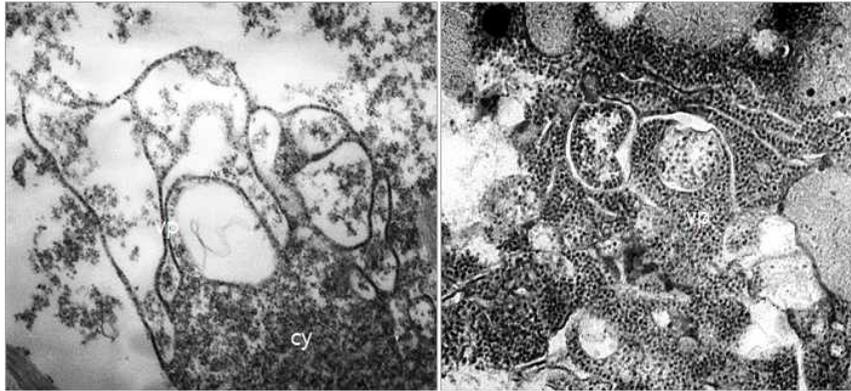


사진 4.15. 토마토원형반점바이러스(TRSV)의 일렬로 배열된 바이러스 입자(좌)와 와해된 세포질의 바이러스 입자 산재 분포(우).
cy: cytoplasm, vp: virus particle.

토마토원형반점바이러스TRSV의 백합 감염 바이러스는 또 다른 세포 미세구조를 보이는데, 바이러스 감염으로 인하여 세포질이 완전히 없어진 세포에서 전자밀도가 매우 높은 검은색의 바이러스 원형집단crystal을 볼 수 있다(사진 4.16, 좌). 이 바이러스 집단은 저배율인 9천배로 촬영한 것인데 고배율로 집단 내부를 4만 배로 촬영하면 왼쪽과 오른쪽의 전자밀도가 다르고 바이러스 입자 영상이 겹쳐서 보이므로 바이러스 입자는 층층이 집단

crystal을 만드는 형태를 볼 수 있다(사진 4.16, 우).

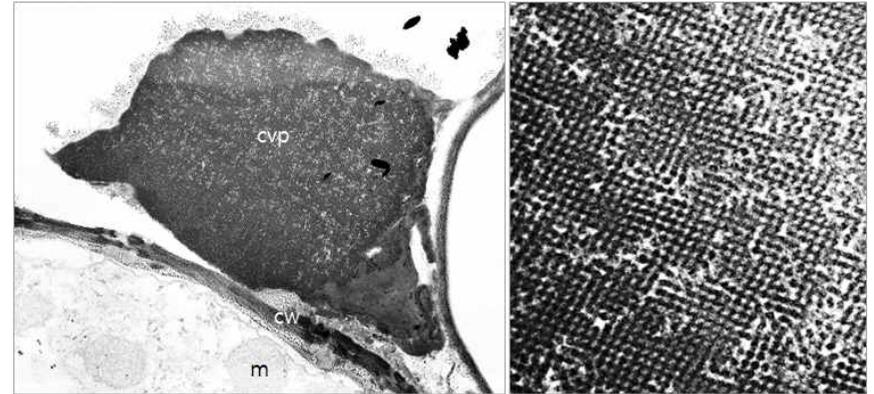


사진 4.16. 토마토원형반점바이러스TRSV의 일렬로 배열된 바이러스 입자(좌)와 확대한 내부의 바이러스 입자 배열(우). 9,000배(좌), 40,000배(우).
cw: cell wall, m: mitochondria, cvp: crystal of virus particle.

4.1.5 토마토반점위조바이러스

식물체 잎과 과실 등에 특징적인 증상인 원형반점병을 일으키는 토마토 반점위조바이러스Tomato spotted wilt virus는 총채벌레thrips에 의하여 전염하는 바이러스이며, 특히 꽃노랑총채벌레western flower thrips에 의하여 전염이 가장 잘 된다. 토마토반점위조바이러스TSWV는 900여종의 단자엽과 쌍자엽 식물에 감염이 되며, 특히 토마토, 고추 등 가지과 작물, 국화 등 화훼류에 매우 특징적인 다중 원형반점multiple ringspot 증상을 일으키고 식물체 정아bud부터 아래 방향으로 줄기가 고사하는 순괴저bud

necrosis 증상을 일으키는 병원성 매우 강한 바이러스이다.

토마토반점위조바이러스TSWV는 바이러스 입자의 모양이 구형이며 직경은 80~90nm로 구형 바이러스 중에서 큰 바이러스의 하나이다. 이 바이러스 입자는 가장자리를 싸고 있는 외막outer membrane은 세포막cell membrane을 통한 바이러스의 유입과 유출에 중요한 역할을 한다. 따라서 토마토반점위조바이러스에 감염된 세포의 미세구조는 바이러스 입자가 외막을 싸고 세포 외부로 유출하기 위하여 소포체endoplasmic reticulum의 막membrane을 이용하므로 소포체ER 주변에 주로 바이러스 입자가 분포한다(사진 4.17).

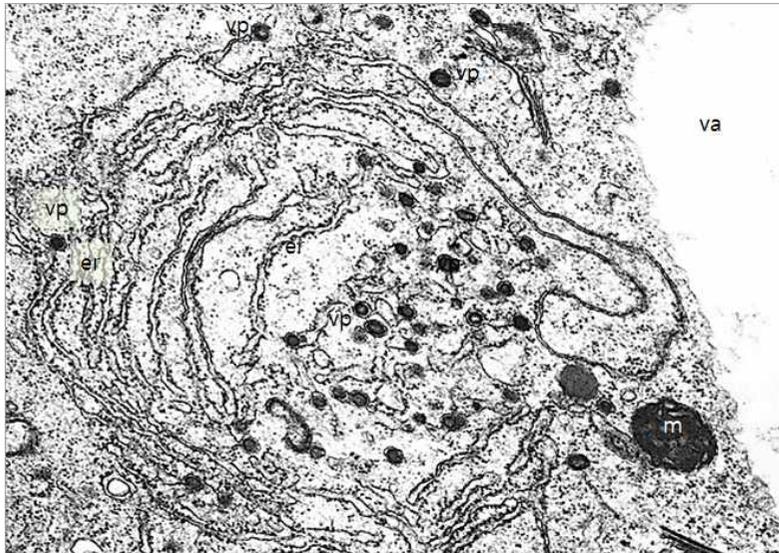


사진 4.17. 토마토반점위조바이러스TSWV의 소포체 주변 바이러스 입자.
er: endoplasmic reticulum, va: vacuole, vp: virus particle.

토마토반점위조바이러스TSWV는 바이러스 입자의 직경이 일반적인 구형 바이러스의 30nm 보다 80~90nm로 매우 크기 때문에 초박절편 ultra-sectioning의 두께가 약 80nm이므로 잘린 두께에 따라서 구형에서 타원형으로 보이고 바이러스 입자의 크기도 다양하게 보인다(사진 4.17).

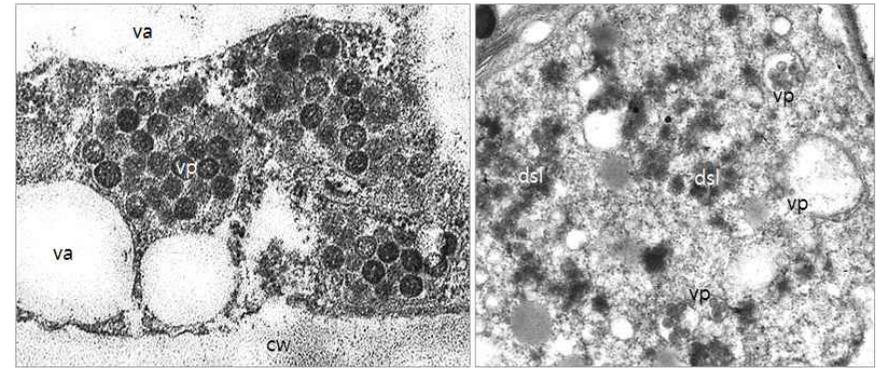


사진 4.18. 토마토원형반점바이러스TSWV의 세포질 내의 집단.
cw: cell wall, dsl: densely striated lump, va: vacuole, vp: virus particle.

토마토반점위조바이러스TSWV의 바이러스 입자는 소포체에서 막을 싸면서 증식하고 집단으로 존재하거나 개별 입자로 존재하기도 한다(사진 4.18. 좌). 집단 내에 존재하는 바이러스 입자의 직경도 차이가 있으며 형태도 완전한 바이러스 입자로 보이는 것과 그렇지 않은 입자가 혼재하고 있으며 전자밀도의 차이도 있어 증식 과정의 여러 바이러스 입자 차이를 볼 수 있다.

토마토반점위조바이러스TSWV 입자를 갖고 있는 소포체는 바이러스 입

자 증식 후 감염 후기가 되면 소포체와 바이러스 입자들이 모두 감염세포에서 보이지 않고, 선 집단densely striated lump을 볼 수 있는데, 이것은면역전자현미경 검경 결과 바이러스 핵 단백질체nucleocapsid이며 증식을 준비하는 단계이고, 선 집단 미세구조는 총채벌레가 바이러스를 획득하는데 상호작용을 하는 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다(사진 4.18, 우).

4.1.6 순무황화모자이크바이러스

순무황화모자이크바이러스*Turnip yellow mosaic virus*는 티모바이러스속*Tymovirus*의 대표 바이러스이며, 배추, 무 등 배추과 식물에 감염을 일으키는 바이러스이다. 순무황화모자이크바이러스TYMV의 바이러스 입자는 구형이며 직경이 약 30nm 정도이다. 우리나라에서는 2012년 일본에서 수입한 배추 종자의 감염으로 인하여 처음 발생하였으며, 우리나라 전국에 분포하는 벼룩잎벌레flea beetle가 전염하는 바이러스이다. 순무황화모자이크바이러스TYMV는 식물체 전체에 황화 증상을 일으키며 위축되고 기형 증상을 일으킨다.

배추에 감염된 순무황화모자이크바이러스TYMV의 세포 미세구조는 엽록체 외막의 이중막double membrane에서 엽록체 내부로 소포체 소낭vesicle 돌기가 형성되는 특이 미세구조를 형성한다(사진 4.19, 좌). 엽록체 내부로 형성된 돌기는 엽록체의 막과 동일한 이중막으로 이루어져 있는 것을 볼 수 있으며 돌기의 바깥쪽은 엽록체 사이의 세포질로 열려 있어 증식된 바이러스 입자가 유출된다(사진 4.19, 우).

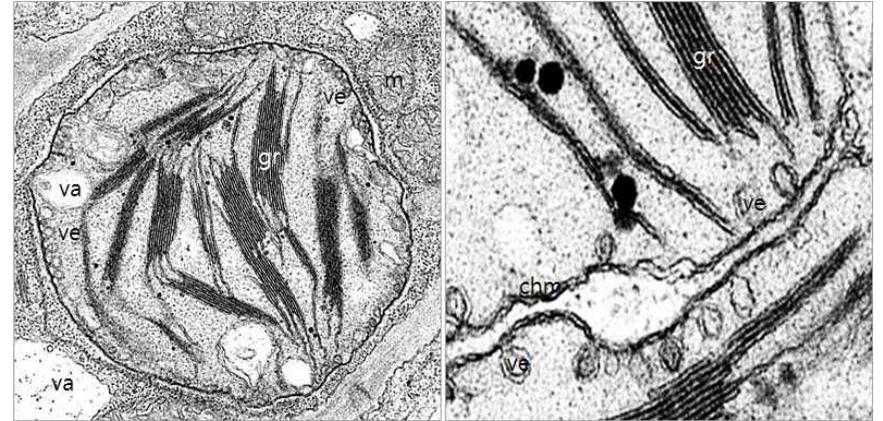


사진 4.19. 순무황화모자이크바이러스TYMV의 엽록체 외막의 돌기형성.
chm: chloroplast membrane, gr: grana, m: mitochondria, va: vacuole, ve: vesicle.

순무황화모자이크바이러스TYMV의 감염 시간이 경과된 엽록체는 매우 많은 소낭vesicle이 형성되는데 바이러스 증식처인 돌기는 이중막이어서 단일막인 액포와 구분이 된다. 바이러스 증식과 함께 엽록체가 와해degradation되고 바이러스 입자는 매우 많이 엽록체 내부에서 증식하면서 존재한다. 또한 엽록체는 바이러스로 인하여 부분적으로 모두 와해되기도 한다(사진 4.20, 좌).

순무황화모자이크바이러스TYMV가 엽록체 내부에서 바이러스 증식이 일어나는 것은 잘 알려진 특이 미세구조이지만, 엽록체가 서로 이웃하고 있으면 이웃한 엽록체를 활용하여 소낭 형태를 만들고 이것을 이용하여 증식을 하는 것으로 보인다. 또한 엽록체와 엽록체 인접 공간을 이용하여 큰 돌기와 비슷한 구조를 만들며, 이중막으로 이루어진 엽록체 사이에 터널을 만들

어 증식된 바이러스 입자가 엽록체 사이의 큰 돌기의 둥근 공간을 만들며, 엽록체의 막을 이용하여 바이러스가 증식하며 입자 집단을 만든다(사진 4.20, 우).

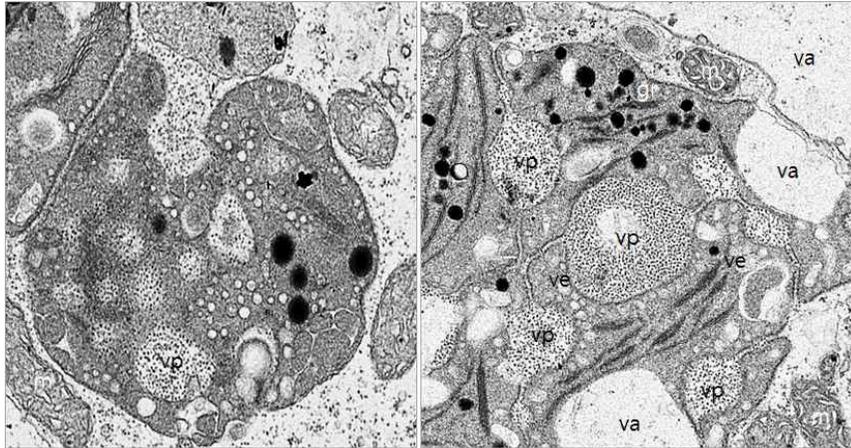


사진 4.20. 순무황화모자이크바이러스TYMV의 엽록체 내부 소낭 형성(좌)과 엽록체 사이의 공간을 이용한 바이러스 증식(우).
m: mitochondria, gr: grana, va: vacuole, ve: vesicle, vp: virus particle.

순무모자이크바이러스TYMV가 엽록체에서 증식하는 장소를 만들기 위하여 엽록체 내부를 둥근 모양의 튜브를 만드는 것으로 보인다. 엽록체 내부에 생기는 원통형 구조는 단일막인데, 이 구조 내부에 다시 원형의 돌기가 만들어지며 이중막의 구조를 만들고 이 미세구조의 이중막과 인접 공간을 이용하여 바이러스가 증식하는 것으로 생각된다. 튜브구조의 내부를 보면 먼저 긴 튜브를 만든 다음 이어서 원형의 증식처를 만든 다음 바이러스의

증식처로 이용하는 것으로 보인다(사진 4.21, 좌). 순무황화모자이크바이러스TYMV가 엽록체에 많은 막을 만드는 것은 이 막을 만들고 나서 막 공간을 이용하여 바이러스가 증식하는 특이 미세구조라는 것을 알 수 있다.

순무황화모자이크바이러스TYMV가 엽록체에 감염하면 엽록체 내부에 돌기를 만들어 바이러스가 증식을 하는데 돌기 형성은 내부뿐만 아니라 엽록체의 외막이 부풀어 올라 외부에도 생긴다(사진 4.21, 우). 따라서 순무황화모자이크바이러스는 엽록체의 내부에 주로 돌기를 만들고 이곳을 증식에 이용하지만 외부로 돌기를 만들어 증식에 이용하기도 한다.

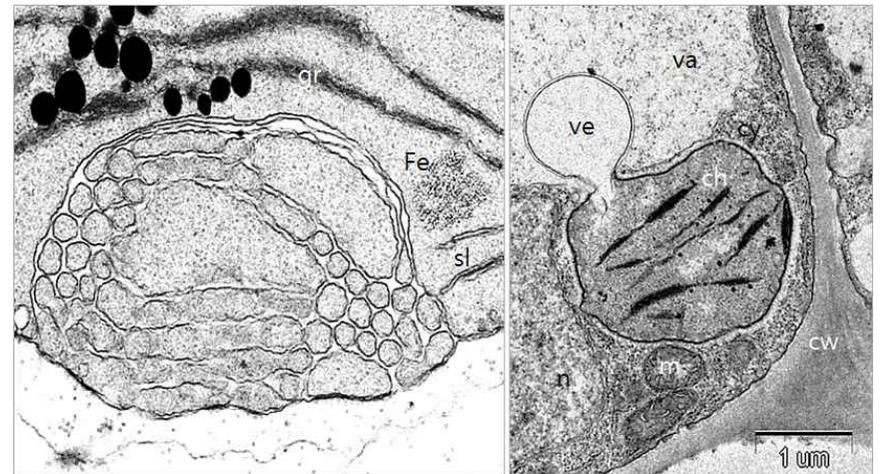


사진 4.21. 순무황화모자이크바이러스TYMV의 엽록체 내부의 증식처 생성(좌)과 엽록체 외부의 돌기 형성(우).
cw: cell wall, ch: chloroplast, Fe: ferrous particle, gr: grana, m: mitochondria, n: nucleus, sl stroma lamella, va: vacuole, ve: vesicle.

순무황화모자이크바이러스TYMV에 의한 병증은 엽록체의 감염으로 탄소 동화작용 기능이 상실되어 식물체가 황화 증상을 유발하며 이에 따라서 위축 기형이 된다. 세포 미세구조와 관련하여 보면 엽록체에서 바이러스가 증식하는 특이구조를 형성하고 엽록체를 파괴하기 때문에 외부 증상과 세포 내부 증상인 미세구조와 긴밀한 관련이 있다.

순무황화모자이크바이러스TYMV의 세포 미세구조는 아니지만 엽록체에서 발견되는 철Fe 입자의 미세구조를 볼 수 있다(사진 4.21, 좌). 철 입자의 형태는 구형이며 마치 구형 바이러스가 엽록체에 감염된 것처럼 보이기 때문에 세포 미세구조 검경에서 유의하여야 하며, 철 입자의 직경은 보통 10~15nm로 바이러스 입자 보다 작다.

4.1.7 동부모자이크바이러스

동부모자이크바이러스*Cowpea mosaic virus*는 코모바이러스속 *Comovirus*의 대표 바이러스이며, 우리나라에서는 동부에 심한 모자이크 증상을 일으키는 바이러스이며 잎벌레leaf beetle에 의하여 전염된다.

동부모자이크바이러스CPMV는 직경이 28nm의 구형이며, 감염된 세포의 세포질cytoplasm 내부에서 바이러스 집단의 밴드band를 만드는 특이 미세구조를 형성한다(사진 4.22, 좌). 이 밴드구조는 마치 담배모자이크바이러스TMV와 오이녹반모자이크바이러스CGMMV 등의 토바모바이러스속 *Tobamovirus*의 바이러스들이 만드는 밴드band 구조와 유사하지만 구형 바이러스가 만드는 밴드구조와 막대형 바이러스가 만드는 밴드구조와는 바

이러스 입자 배열 상태가 다르다

동부모자이크바이러스CPMV의 밴드구조와 함께 바이러스 입자들이 이중 막의 튜브tube 내에 일렬로 배열되어 있는 미세구조를 흔히 볼 수 있으며, 이 미세구조는 바이러스 입자의 증식과 함께 세포의 원형질연락사 plasmodesmata를 통하여 이웃 세포로 바이러스 입자가 이동하기 위한 구조의 하나이다(사진 4.22, 우).

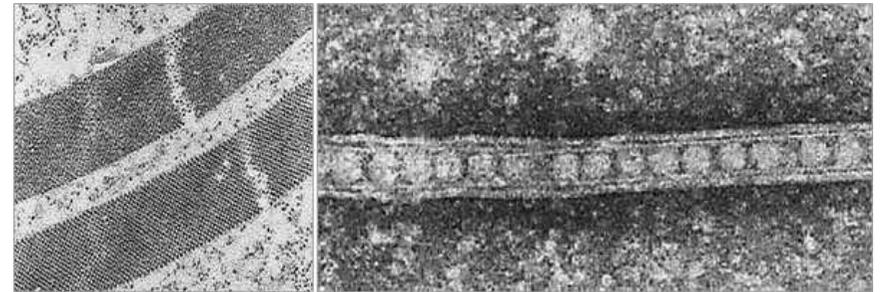


사진 4.22. 동부모자이크바이러스CPMV의 밴드구조(좌)와 튜브 내 일렬배열(우).

동부모자이크바이러스CPMV의 세포내 증식과 관련된 특이 미세구조는 세포질에 다형성 막구조severe membrane proliferation를 형성하며, 이 다형성 막구조는 원형의 큰 집단으로 존재하며(사진 4.23, 좌), 이 구조를 확대하여 검경하면 바이러스 입자가 튜브에 일렬로 배열되어 있는 바이러스 입자들sandwiched virus particles을 볼 수 있다(사진 4.23, 우).

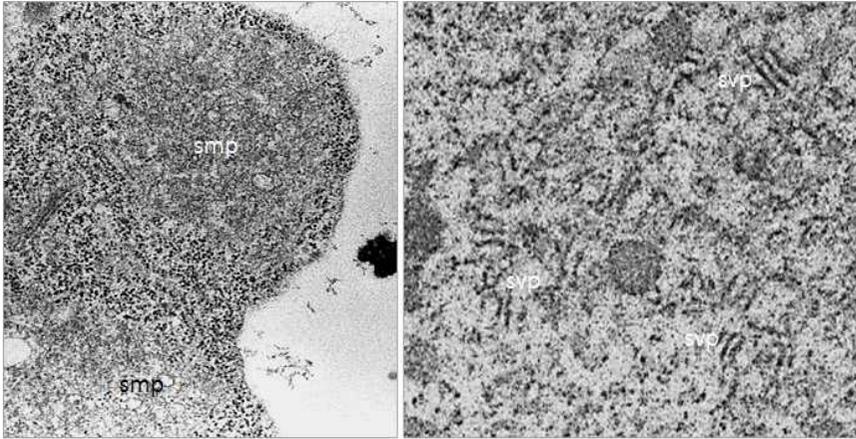


사진 4.23. 동부모자이크바이러스CPMV의 다형성 막구조(좌)와 튜브 내 입자 배열(우).
smp: severe membrane proliferation, svp: sandwiched virus particle.

4.1.8 카네이션모틀바이러스

카네이션모틀바이러스 *Carnation mottle virus*는 카모바이러스속 *Carmovirus*의 대표 바이러스이며 카네이션을 포함한 백합 등의 화훼류에 보편적으로 발생하여 피해를 주는 바이러스이다. 카네이션모틀바이러스 CaMoV는 직경이 32~35nm의 구형이고 진딧물aphid에 의하여 전염된다.

감염 세포의 미세구조는 특이한 봉입체는 형성하지 않는 바이러스로 알려져 있으나 액포vacuole에 바이러스 입자의 집단crystal을 쉽게 볼 수 있다. 또한 액포막tonoplast과 연관되어 바이러스 입자 집단을 형성하기도 하므로 바이러스 증식은 액포막과 관련이 있는 것으로 보인다.

카네이션에 감염된 카네이션모틀바이러스CaMoV는 액포에 매우 큰 바이

러스 입자 집단을 형성하며 이 집단은 원형집단이 아니고 사각형 등의 각이 있는 구조이며(사진 4.24, 좌), 입자 집단이 사선으로 잘린 형태를 보면 단일층이 아니고 여러 층으로 구성되어 있는 집단이라는 것을 알 수 있다(사진 4.24, 우).

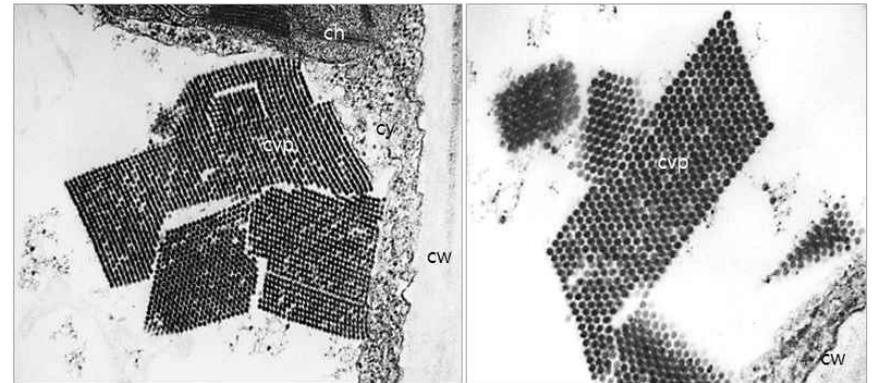


사진 4.24. 카네이션모틀바이러스CaMoV의 입자 집단.
ch: chloroplast, cw: cell wall, cy: cytoplasm, cvp: crystal of virus particles.

4.1.9 토마토덤불위축바이러스

토마토덤불위축바이러스 *Tomato bushy stunt virus*는 톰부스바이러스속 *Tombusvirus*의 대표 바이러스이며, 구형이며 직경은 28~34nm 정도인데, 보통 30nm이다. 종자전염, 접촉전염, 토양전염을 하며 특히 물리적 안정성인 내열성이 80~90°C. 내보존성도 130~150일로 매우 높고 병원성도 강한 바이러스이다.

