

Arabidopsis ecotype에서 3종의 BCTV 분리주의 병증 및 복제 특성

박용웅 · 박종범¹ · 이석찬*
성균관대학교 생명자원과학대학 유전공학과
¹신라대학교 자연과학대학 생물학과

Characterizations of Disease Symptoms and Virus Replication Shown in the Interactions Between Arabidopsis Ecotypes and 3 BCTV Isolates

Eul Yong Park, Jong Bum Park¹ and Suk Chan Lee*

Department of Genetic Engineering, Sungkyunkwan University, Suwon, 440-746, Korea

¹Department of Biology, Silla University, Pusan, 617-736, Korea

ABSTRACT: Molecular analysis has been done for characterization of the interactions between three beet curly top virus (BCTV) strains and two Arabidopsis ecotypes in terms of virus inducible disease symptoms and infectivities. The total DNA was isolated from three tissues (shoot tips, infection origins and roots) of virus infected plants and this DNA was analyzed by quantitatively and qualitatively to elucidate virus movement and symptom development. BCTV-Worland infected Col-O and Sei-O showed lower infectivity and milder disease symptom development than BCTV-Logan and BCTV-CFH did. The only symptom shown in hypersusceptible ecotype Sei-O by BCTV-Worland was shoot tip stunting. Kinetics of virus DNA accumulation of three different viruses indicated that roots contained more virus DNA than shoot tips or infection origins, and that disease symptom severity was strongly correlated with virus DNA accumulation. These results suggest that the mild and Worland-specific symptoms shown in Sei-O by BCTV-Worland are caused by the interactions of host factors provided by hypersusceptible ecotype and viral factors of mild strain.

Key words: Arabidopsis, BCTV, DNA hybridization, Worland.

기주식물에 감염된 후 바이러스는 이동, 복제 그리고 바이러스 유전자 발현 등의 모든 반응이 환경의 변화 및 기주식물 세포의 생리적인 변화 그리고 발생 단계에 따라 다른 양상을 나타낼 수 있어 기주식물-바이러스 사이의 상호관계는 매우 복잡하다(4). 이러한 이유로 고등식물과 바이러스 사이의 상호작용에 관한 분자생물학적 연구는 미진한 실정이다. Beet curly top virus(BCTV)는 single stranded DNA(ssDNA)를 유전자로 갖고 있고 geminivirus group에 속하며(1,9) 현재 4개 분리주(BCTV-California, Logan, CFH 그리고 Worland)의 유전자 염기서열이 보고되었다(15, 16, 18). 이들 분리주들 사이의 염기서열을 분석한 결과에 의하면 BCTV-Logan과 BCTV-California는 약 96%의 sequence homology를 보이고 BCTV-Worland와 BCTV-Logan은 약 79%의 homology를 보여주고 있다. 이와 같이 비슷한 유전자구조를 가지면서 한 종내에서 분리주간 DNA homology가 80%~96%로 다양하여 BCTV 분리 및 유전자 분석에 어려움이 많다(19). 반면 BCTV와

매우 비슷한 유전자 구조를 가지고 있는 horseradish curly top virus(HrCTV)의 경우는 BCTV 4개 분리주와 약 55%의 sequence homology를 보여주고 있다(3).

BCTV는 geminivirus의 subgroup II에 속하는 유일한 바이러스로서 약 44개 쌍자엽과내 300여종의 주요 작물에 곤충매개체인 leafhopper에 의해 전파된다(1,17). BCTV의 모든 분리주는 공통적으로 왼쪽에 L1, L2, L3 그리고 L4와 같이 4개의 open reading frame(ORF)과 오른쪽에 R1, R2와 R3의 ORF를 가져 총 7개의 ORF를 가지고 있다. 최근에 분리된 BCTV-CFH의 경우는 아직 그 기능은 확인 되지 않았으나 유전자 염기서열을 분석한 바에 의하면 또 하나의 ORF R4를 가지고 있는 것으로 보인다(Fig. 1). BCTV 분리주들 사이의 7개 ORFs 기능은 염기서열 분석에 의한 돌연변이 바이러스를 제작하여 조사되었는데(2, 7, 11, 13, 14), R1 유전자는 바이러스 외피단백질을 암호화하고 있으며 바이러스 이동에 필요하다. R2 유전자는 바이러스 복제과정동안 바이러스 single-stranded DNA(ssDNA)와 double-stranded DNA(dsDNA)의 양을 조절하고, R3 유전자는 R1 ORF과 같이 바이러스 이동 및

*Corresponding author

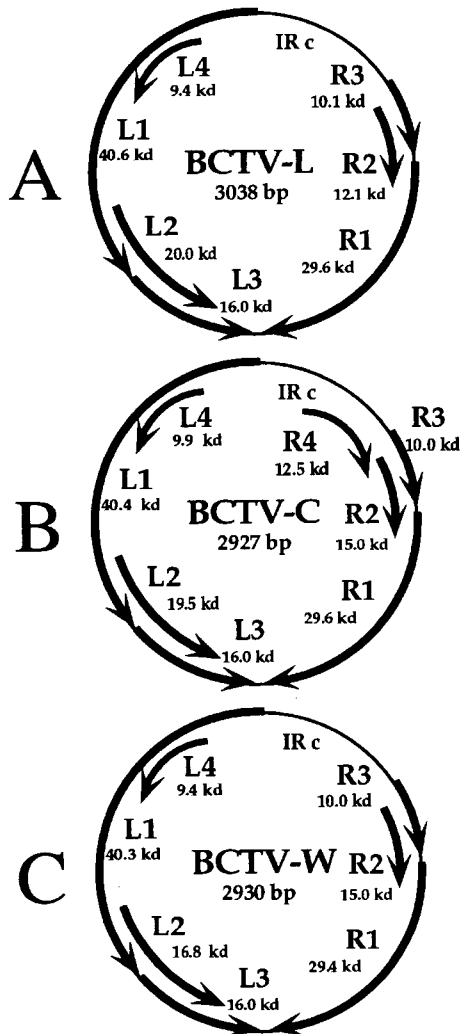


Fig. 1. Physical maps of the (A) BCTV-Logan, (B) BCTV-CFH and (C) BCTV-Worland genomes. Solid arrows denote locations and polarity of conserved ORFs.

감염증상 유도에 관여한다. L1 유전자는 바이러스 DNA 복제에 필요하고, L2와 L3 유전자는 transcriptional activator로 작용한다. 그리고 L4 유전자는 *Nicotiana benthamiana*와 *Arabidopsis*에서 감염증상 유도 특히 hyperplasia 유도에 관여하는 것으로 최근 보고되었다(13).

고등식물과 식물병원성 바이러스 사이의 상호작용을 연구하기 위해 최근에 개발된 BCTV-*Arabidopsis* system은 두 system 모두 유전자의 크기나 구조가 간단하며 배양 및 유지가 쉽고 또 많은 기초 연구가 되어 있어서 바이러스 저항성 유전자의 분리 및 감염증상의 분석 그리고 바이러스 복제 및 이동에 관한 연구가 수행되고 있다(10). 따라서 본 연구에서는 BCTV의 새로운 분리주인 Worland를 *Arabidopsis*에 감염한 후 나타나는 새로운 형태의 감염증상 및 바이러스 복제에 관해 BCTV 3개 분리주와 *Arabidopsis* 2 ecotype과의 관계를 비교 분석함으로써 BCTV-

Worland와 *Arabidopsis* 사이의 분자생물학적인 상호관계에 대하여 조사하였다.

재료 및 방법

바이러스 균주 배양 및 접종. 기주식물 감염에 사용한 바이러스는 beet curly top virus(BCTV)의 3개 분리주 BCTV-Logan, BCTV-CFH와 BCTV-Worland를 사용하였고(Fig. 1) 이들은 미국 Ohio State University의 Dr. Davis로부터 분양 받았다. 본 실험에 사용된 BCTV 3개 분리주는 agroinoculation 방법으로 기주식물에 접종하기 위해 각각의 바이러스 유전자를 dimer로 binary vector 인 pMON521에 도입하여 pMLogan, pMCFH 그리고 pMWorland를 제작하였다. 이들을 disarmed plasmid인 pTiB6S3-SE를 가지고 있는 *Agrobacterium tumefaciens* GV3111에 triparental mating으로 도입하여 제작하였다.

BCTV-Logan, BCTV-CFH와 BCTV-Worland가 각각 도입된 *Agrobacterium tumefaciens*을 kanamycine, spectinomycine과 chloramphenicol이 첨가된 LB 배지에서 36시간 정도 배양하고 4주 정도 자란 *Arabidopsis*의 꽃대를 자른 후, 잎의 중앙부위에 곤충침을 이용하여 감염시켰다(5).

기주식물 및 식물 배양. 실험에 사용한 기주식물은 *Arabidopsis* ecotype Col-0와 Sei-0이며 종자를 인조 흙(Metro Mix 200, Hummert Seed Co. USA)에 파종한 후 plastic cover를 씌워 3일 동안 4°C에서 저온 처리한 후 향온·향습실에 옮겨서 배양하였다. 향온·향습실내의 환경조건은 14시간의 명처리와 10시간의 암처리로 조정된 광주기하에서 온도는 18~22°C로, 상대습도는 50~80%로 유지되도록 조절하였다. 배양 약 2주 후면 싹이 나오는데, 이 때 plastic cover를 제거하고 3~4일 마다 계속 수분상태를 점검하여 적절한 습도가 유지되도록 수시로 물을 공급하였다.

DNA 분리. BCTV 3 분리주에 감염시킨 후 5~8개의 기주식물을 ecotype 별로 4주 동안 7일 간격으로 채취하였고, 또 4주된 식물을 줄기 정단부위, 감염부위 그리고 뿌리의 조직을 각각 채취하여 액체 질소로 급속 냉동시키고, 막자사발에서 분쇄하고 phenol과 chloroform을 처리한 후 고속 원심분리하여 ethanol을 이용해 DNA를 침전시켰다. 침전된 DNA를 TE buffer(10 mM Tris-HCl (pH 8.0), 1 mM EDTA)로 용해한 후, 37°C에서 RNase를 1시간 동안 처리하여 RNA를 제거하였다. RNase는 phenol과 chloroform을 이용하여 제거한 후 ethanol 처리로 DNA를 정제하고 A₂₆₀에서 분광광도법에 의하여 DNA의 양을 측정하였다. 20 µg의 DNA를 ethidium bromide가 첨가된 1% agarose gel에서 전기영동법에 의해 분획하였다.

DNA blot hybridization. 전기영동한 agarose gel을 alkaline transfer solution(0.4 N NaOH, 1 M NaCl)을 사용하여 모세관법으로 DNA를 nylon membrane으로 전이하고, 전이된 DNA를 UV-crosslinker를 사용하여 nylon membrane에 공유결합 시켰다. Nylon membrane을 pre-hybridization solution(6X SSC, 5X Denhart's solution, 50 mM sodium phosphate buffer (pH 6.5), salmon sperm DNA 100 $\mu\text{g}/\text{ml}$)이 들어있는 hybridization bottle(65°C)에서 2시간 반응시켰다. Prehybridization solution에 ($\alpha\text{-}^{32}\text{P}$) dCTP로 label 된 probe를 넣고 65°C에서 20시간 반응시킨 후 nylon membrane을 plastic wrap으로 싸서 X-ray film에 24시간 노출시켰다. Southern blot hybridization에 사용한 probe는 BCTV 유전자가 subcloning 되어 있는 pCLC을 이용하여 RTS radprime DNA labeling system(Gibco-BRL)으로 제작하였다. 바이러스 DNA 측정정도를 조사하기 위해 slot blot hybridization을 수행하였다. 바이러스에 감염된 기주식물로부터 분리한 DNA 10 μg 을 slot blotter를 이용하여 nylon membrane에 흡착하였고 hybridization 과정은 Southern hybridization과 동일한 방법으로 수행하였다. 바이러스 DNA의 양은 PhosphorImager Scan을 이용하여 정량분석하였다.

결과 및 고찰

바이러스에 감염된 식물의 병징특성. BCTV에 감염된 Arabidopsis는 시금치, sugar beet, 그리고 *Nicotiana benthamiana*에서 관찰되지 않은 독특한 감염증상을 보여준다. 특히 Arabidopsis는 전세계적으로 다양한 ecotype이 보고되었고 각각의 ecotype에 따라 바이러스 감염도 및 감염증상이 다르게 나타난다. Arabidopsis의 기본적인 ecotype인 Col-O에서 BCTV-Logan 이나 CFH 분리주에 의해 일반적으로 leaf curling, inflorescence stem curling, 줄기의 stunting 그리고 감염부위에 anthocyanin 색소의 축적 등의 감염증상이 관찰된다(Fig. 2A, 2B). 반면, Arabidopsis ecotype Sei-O에서는 ecotype Col-O에서 관찰된 감염증상 이외에 매우 특이적인 감염증상이 관찰되는데 줄기와 정단부위에서 먼저 hyperplasia에 의한 줄기의 부풀림 현상이 관찰이 되고 더 나아가 callus의 유도가 나타난다(6, 10). 이는 *Agrobacterium tumefaciens* 이나 몇몇 tumor inducing virus에 의해서만 관찰되는 특이적인 증상으로 BCTV의 경우는 어느 기주식물에서도 보고된 바 없다. 새로운 BCTV 분리주인 BCTV-Worland의 감염증상을 조사한 바에 의하면 BCTV-Logan 이나 BCTV-CFH와는 다른 양상을 보여주었다(Fig. 2C, 2D). 감염증상이 BCTV-Logan 이나 BCTV-CFH 보다 완화되어 BCTV의 특징인 curling 증상은 관찰되지 않았다. 즉 BCTV-Worland에 감염된 Arabidopsis ecotype Col-O에서는 감염

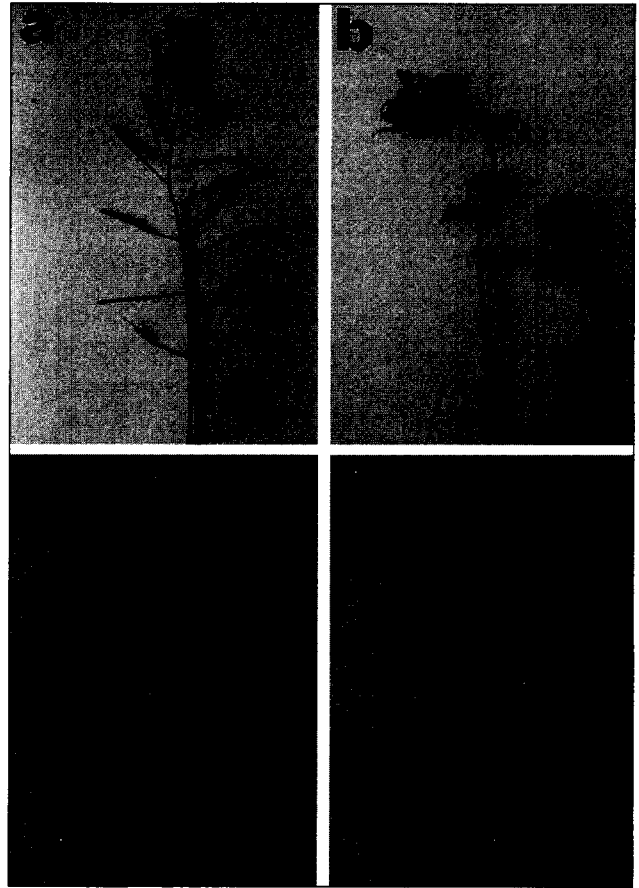


Fig. 2. Symptom development in shoot tips of (A) mock inoculated in Sei-O, (B) BCTV-Logan infected in Sei-O, (C) BCTV-Worland infected in Sei-O and (D) BCTV-Worland infected in Col-O. Shoot tips showing representative symptoms were taken from Arabidopsis Sei-O ecotype 4 weeks after inoculation.

증상을 구분하기가 매우 어려웠고(Table 1) Sei-O에서는 줄기 정단부위가 stunting에 의하여 siliques나 cauline 잎들의 간격이 좁게 관찰이 되었다(Fig. 2C, 2D). 이상과 같이 줄기 정단 부위의 stunting 현상은 식물호르몬인 옥신의 작용과 밀접한 관계가 있는 것으로 보인다. BCTV는 사부국재성 바이러스로서 바이러스의 이동과 복제가 사부세포에서 일어나기 때문에 바이러스의 증식으로 사부세포의 기능저하가 유도되고 이로 인한 옥신의 이동이 용이하지 못해 옥신이 국부적으로 축적되어 나타나는 현상으로 보인다. BCTV-Logan과 BCTV-CFH의 경우는 BCTV-Worland 보다 훨씬 심한 stunting 증상을 보이는데 이는 BCTV-Logan과 BCTV-CFH가 DNA 복제와 이동이 BCTV-Worland 보다 더 효율적이어서 빠른 바이러스 증식으로 인한 기주식물 생장과 발생이 억제되어 나타나는 차이로 보인다.

감염증상의 비교와 함께 BCTV 감염후 4주 후에 바이러스 감염도를 측정하였다. BCTV-Logan은 Col-O와

Table 1. Infectivity and symptom severity in *A. thaliana* inoculated with wild type BCTV-Logan, BCTV-CFH and BCTV-Worland

	BCTV-Logan			BCTV-CFH			BCTV-Worland		
	Infectivity	Severity		Infectivity	Severity		Infectivity	Severity	
Col-O	(39/42)	92%	++	(18/18)	100%	++++	(0/35)	0%	±
Sei-O	(25/25)	100%	+++	(21/21)	100%	++++	(22/34)	65%	++

^aInfectivity : Percentage of plants showing symptoms. Number in parenthesis represents the number of plants showing disease symptoms/total number of plants inoculated.

^bSymptom severity : - no symptom; ++++ severe symptoms

Sei-O에서 각각 92%와 100%로 비슷한 감염도를 보여주었으나 감염증상의 정도에 있어서는 Table 1에서 처럼 매우 큰차이를 보여주었다. BCTV-CFH는 Col-O와 Sei-O에서 각각 100%의 감염도 및 비슷한 감염정도를 보여주었다. BCTV-CFH에 감염된 Arabidopsis는 감염 후 약 2주 후에 감염증상이 나타나며 약 3주 후에는 거의 모든 Arabidopsis가 inflorescent stem을 형성하지 못하고 죽는다. BCTV-Worland의 경우는 감염도 및 감염증상에 있어서 BCTV-Logan 이나 BCTV-CFH 보다 온화한 분리주로 보여진다. 감염도는 Col-O와 Sei-O에서 각각 0%와 65%로 조사되었고 감염증상 역시 BCTV-Logan 이나 BCTV-CFH 보다 상대적으로 약하게 조사되었다.

이상의 결과를 종합해 보면 3개의 BCTV 분리주에 감염된 Arabidopsis ecotype에서 보이는 감염증상 및 그 증상정도의 차이는 식물과 바이러스의 상호작용이 매우 정교하게 이루어지고 있음을 말해주고 있다. 즉 각각의 환경에 적응해 오면서 유전적으로 분리되어 새로운 ecotype으로 진화한 Col-O와 Sei-O는 80%에서 96%까지 sequence homology를 보여주는 3개 BCTV 분리주들 사이의 각기 다른 상호작용의 결과로 감염증상 뿐만 아니라 감염도에서도 다른 결과를 보여준 것으로 생각된다. 이 결과는 앞으로 BCTV 3 분리주들 연구에 많은 기여를 할 것으로 보인다. 즉, sequence homology가 높아 BCTV 분리주들 사이에 분리 및 동정의 어려웠던 점을 다양한 감염증상을 보여주는 Arabidopsis ecotype 들을 기주식물로 이용함으로써 분리할 수 있을 것이다. 지금까지 BCTV에 관한 연구는 앞에서 조사한 바와 같이 BCTV 분리주들 사이의 높은 DNA sequence homology로 혼합 감염되었을지도 모르며 앞으로 육종연구에서는 특히 이 점을 고려하여야 할 것이다.

Ecotype 및 식물기관에 따른 바이러스 DNA의 축적 정도 분석. 감염증상 및 감염도에 차이가 나타나는 원인을 분자적 수준에서 분석하고자 바이러스에 감염된 식물의 줄기 정단부위, 접종부위 그리고 뿌리 조직에서 각각 DNA를 분리하여 Southern blot hybridization을 수행하였다. 거의 모든 조직에서 BCTV의 전형적인 바이러스 유전자의 band 양상인 double stranded DNA(dsDNA)와 single stranded DNA(ssDNA)을 확인할 수 있었고, 3개

의 BCTV 분리주에 따라서 Col-O와 Sei-O의 바이러스 DNA 축적 정도는 각기 다르게 나타 났다(Fig. 3). Fig. 3의 Southern hybridization 결과에 의하면 subgenomic DNA가 관찰 되는데 일반적으로 이들 subgenomic DNA의 축적은 반복적으로 관찰되는 것은 아니며 이들 subgenomic DNA의 기능에 관한 명확한 보고는 아직 없는 실정이다. 이 subgenomic DNA는 바이러스 DNA 복제과정중에 생성되는 것으로 보인다. Subgenomic DNA의 축적여부와 상관 없이 BCTV 특이적인 dsDNA와 ssDNA의 축적양상으로 BCTV 3 분리주 모두 바이러스가 접종부위로부터 줄기 정단부위 및 뿌리로의 전신이동을 확인할 수 있었다.

Arabidopsis ecotype과 각 조직별로 바이러스 DNA 축적정도를 분석하였다. 바이러스 DNA 복제에 따른 DNA 축적정도를 식물의 기관별로 조사한 바에 의하면 일반적

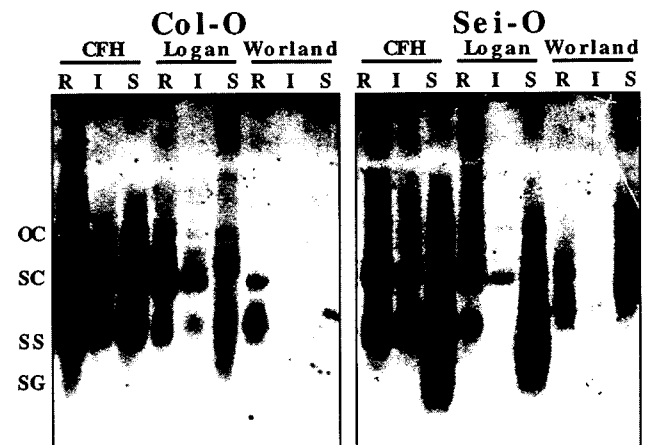


Fig. 3. Southern blot analysis of BCTV DNA forms in Arabidopsis Col-O and Sei-O agroinoculated with BCTV-Logan, BCTV-CFH and BCTV-Worland strain. Equal amounts of total DNA isolated from three organs (R: roots, I: infection origins and S: shoot tips) of Col-O and Sei-O infected with BCTV-Logan, BCTV-CFH and BCTV-Worland on 4 weeks after inoculation(WAI) were loaded in each lane (20 µg). DNA was separated on 1% agarose gel containing ethidium bromide, blotted onto nylon membrane and probed with ³²P-labeled BCTV genome (pCLC). The position of open circular (OC), supercoiled (SC), single stranded (SS) and subgenomic (SG) DNAs are indicated.

으로 뿌리에서 더 많은 바이러스 DNA가 관찰이 되는데 이는 BCTV-Arabidopsis system에서 나타나는 일반적인 현상이다. 이에 관한 세포학적인 연구결과에 의하면 뿌리에서 바이러스 감염후 세포분열이 매우 활발히 촉진되어 표피와 cortex를 포함해 xylem 내 존재하는 ray parenchyma에서도 세포분열이 유도되었다(data not shown). 이와 같은 현상을 규명하기 위해서는 바이러스에 의한 기주식물의 세포분열 유도와 바이러스 증식 사이의 상호관계에 대한 기초연구가 필요하다. BCTV-Worland에 감염된 Col-O에서는 뿌리에서 바이러스 DNA를 확인할 수 있었으나 줄기 정단부위에서는 매우 희미한 DNA band 만이 관찰된다. 이는 BCTV-Worland 감염 후 Col-O에서 감염 증상이 관찰되지 않는 것과 일치하며, 반면 Sei-O에서는 줄기 정단부위에 stunting이 일어나는 감염증상과 함께 바이러스 DNA도 많이 축적되어 바이러스 감염증상의 유도와 바이러스 DNA의 축적과 밀접한 관계가 있음을 확인하였다.

감염기간에 따른 바이러스 DNA의 축적 정도 분석. 감염기간에 따른 바이러스 DNA 축적정도를 slot blot hybridization을 이용하여 비교한 결과에 의하면 먼저 바이러스 DNA 양은 BCTV 3 분리주 모두에서 Col-O 보다는 Sei-O에서 더 많이 관찰이 되었다(Fig. 4). 또한 BCTV-CFH와 BCTV-Logan에 비해서 BCTV-Worland의 DNA 양이 상대적으로 가장 적게 축적되었다(Fig. 4). BCTV-Logan과 BCTV-Worland는 Arabidopsis ecotype 모두에서 4주까지 계속해서 바이러스 DNA가 축적하는 것을 볼 수 있었다. 반면 Col-O와 Sei-O에서 BCTV-CFH는 감염 후 2주후부터 바이러스 DNA가 축적되기 시작하여 3주가 되면 정점에 도달하고 그 이후에 감소하기 시작하였다. 이는 BCTV-CFH에 감염된 식물은 감염후 3주후부터 급격히 고사하는 현상과 일치하였다. 또한 BCTV 3 분리주 모두 Col-O 보다는 Sei-O에서 바이러스 DNA가 많이 축적되며 감염증상도 다양하게 나타나는 것으로 보아 Sei-O가 Col-O 보다는 BCTV의 실험 기주식물로 적합한 것으로 보여진다.

이상의 결과를 종합하면 BCTV 3 분리주에 감염된 Arabidopsis에서 바이러스 이동과 바이러스 DNA 축적정도가 상대적으로 높은 식물에서 다양한 감염증상을 나타냈고 그 감염증상의 정도가 심한 것으로 나타났다. 즉 줄기 정단부위 및 뿌리로 바이러스 이동이 잘 이루어지고 상대적으로 바이러스 DNA양이 많은 BCTV-Logan과 BCTV-CFH에 감염된 식물에서는 전형적인 감염증상인 leaf curling, inflorescence stem curling, 줄기의 stunting 그리고 anthocyanin 색소 축적 등을 관찰할 수 있는 반면, 상대적으로 바이러스 DNA의 양이 적은 BCTV-Worland에 감염된 식물에서는 다양한 감염증상을 관찰할 수 없었고 단지 줄기 정단부위의 stunting 증상만 관찰할

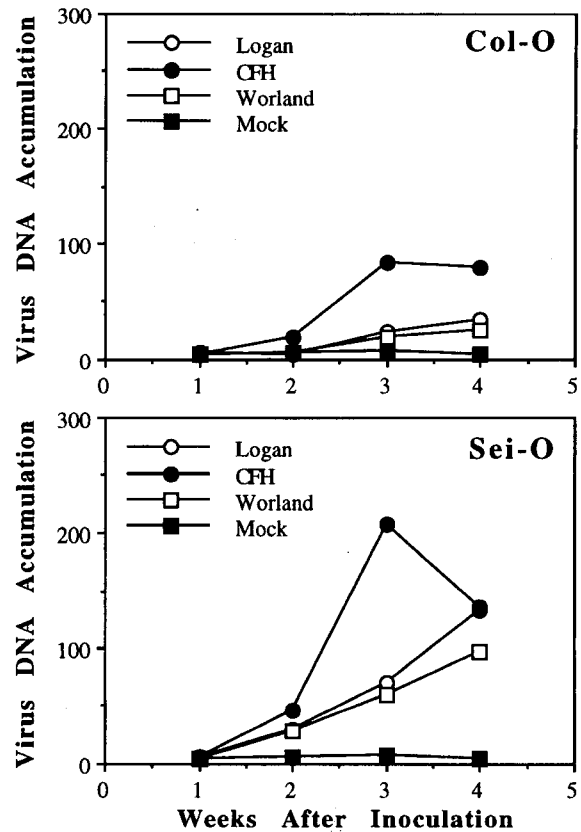


Fig. 4. Relative amounts of viral DNA accumulation in Sei-O and Col-O of *Arabidopsis thaliana* infected with BCTV-Logan, -CFH and -Worland strains. Total DNA was isolated from 5 to 8 pooled plants on every weeks after inoculation for 4 weeks and subjected to DNA blot analysis using BCTV pCLC probe. Total hybridizing counts were obtained from PhosphorImager scans of the slot blots.

수 있었다. 이는 바이러스 감염증상의 정도가 바이러스 DNA의 양에 비례한다는 보고(14, 20)와 일치하며 특히 ssDNA의 양과 매우 밀접한 관계가 있는 것으로 보고되었다. 따라서 바이러스에 감염된 식물에서 감염증상의 양상과 증상의 정도는 바이러스의 이동이나 바이러스 DNA의 양에 직접적으로 영향을 받고 감염된 식물에서 바이러스의 이동과 DNA 복제의 모든 반응이 바이러스 유전자와 기주식물 유전자 사이의 상호작용에 의해서 이루어지기 때문에 바이러스 생활사를 이해하고 바이러스 유전자들의 *in vivo* 기능을 분석하기 위해서는 기주식물과의 상호관계 연구가 필요하다.

요 약

BCTV-Logan, BCTV-CFH와 BCTV-Worland의 3 분리주와 *Arabidopsis thaliana* 2종의 ecotype 사이에 관찰되는 다양한 감염증상 유도 및 감염도에 대해 분자생물학적으로 조사하였다. 바이러스 감염후 바이러스의 이동

및 감염증상을 조사하기 위하여 바이러스 감염 후 줄기 정단부위, 접종부위 그리고 뿌리의 3개 기관으로부터 DNA를 분리하고 이들 DNA를 바이러스 유전자를 probe로 이용하여 BCTV DNA를 정량, 정성 분석하였다. BCTV-Worland에 감염된 Col-O와 Sei-O는 BCTV-Logan과 BCTV-CFH에 비하여 감염도는 40%~50%정도 낮게 관찰이 되었으며 감염증상 역시 BCTV-Logan 이나 BCTV-CFH 보다 완화되어 hypersusceptible ecotype 인 Sei-O에서 줄기 정단부위의 stunting 만이 관찰되었다. 이들 조직으로부터 바이러스 DNA를 조사한 바에 의하면 감염증상과 비례하여 바이러스 DNA가 축적되었음을 관찰할 수 있었고 모든 경우에 있어서 뿌리에서 더 많은 DNA가 관찰되었다. Sei-O에서 BCTV-Worland에 의해 유도되는 독특한 감염증상인 정단부위 stunting은 BCTV 바이러스 복제 및 이동에 있어서 hypersusceptible ecotype이 제공하는 기주 특이적인 요소와 온화한 분리주의 유전자 사이의 상호관계에서 유도된 현상으로 보인다.

감사의 말씀

본 연구를 위해 BCTV-Logan, BCTV-CFH와 BCTV-Worland 분리주를 친절하게 분양하여 주신 미국 오하이오 주립대학교의 Davis 교수님께 감사드립니다.

참고문헌

- Bennett, C. W. 1971. The curly top disease of sugarbeet and other plants. *Monograph No. 7*: 1-81.
- Briddon, R. W., Watts, J., Markham, P. G., and Stanley, J. 1989. The coat protein of beet curly top virus is essential for infectivity. *Virology* 172: 628-633.
- Briddon, R. W., Stenger, D. C., Bedford, I. D., Stanley, J., Markham, P. G. 1998. Comparison of a beet curly top virus isolate originating from the old world with those from the new world. *European Journal of Plant Pathology*. 104: 77-84.
- Dawson, W. O., and Hilf, M. E. 1992. Host-range determinants of plant viruses. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 43: 527-555.
- Grimsley, N., Hohn, B., Hohn, T., and Walden, R. 1986. "Agroinfection", an alternative route for viral infection of plants using the Ti plasmid. *PNAS*. 83: 3282-3286.
- Hoefert, L. L., and Esau, K. 1967. Degeneration of sieve element plastids in sugar beet infected with curly top virus. *Virology*. 31: 426-442.
- Hormuzdi, S. G., and Bisaro, D. M. 1993. Genetic analysis of beet curly top virus: Evidence for three virion sense genes involved in movement and regulation of single- and double-stranded DNA levels. *Virology* 193: 900-909.
- Keen, N. T. 1990. Gene-for-gene complementarity in plant-pathogen interactions. *Ann. Rev. Genet.* 24: 447-463.
- Lazarowitz, S. G. 1992. Geminivirus: Genome structure and gene function. *Critical Reviews in Plant Sciences* 11: 327-349.
- Lee, Sukchan. 1995. Genetic and molecular analysis of interactions between Arabidopsis and beet curly top virus. In Ph.D Dissertation. (The Ohio State University).
- Rigden, J. E., Krake, L. R., Rezaian, M. A., and Dry, I. B. 1994. ORF C4 of Tomato Leaf Curly Geminivirus is a determinant of symptom severity. *Virology*. 204: 847-850.
- Rochester, D. R., Kosiratana, W., and Ceachy, R. N. 1990. Systemic movement and symptom production following agroinoculation with a single DNA of tomato yellow leaf curl geminivirus. *Virology* 178: 520-526.
- Stanley, J., and Latham, J. R. 1992. A symptom variant of beet curly top geminivirus produced by mutation of open reading frame C4. *Virology* 190: 506-509.
- Stanley, J., and Latham, J. R., Pinner, M. S., Bedford, I., and Markham, P. G. 1992. Mutational analysis of the monopartite geminivirus beet curly top virus. *Virology* 191: 396-405.
- Stanley, J., Markham, P. G., Callis, R. J., and Pinner, M. S. 1986. The nucleotide sequence of an infectious clone of the geminivirus beet curly top virus. *The EMBO J.* 5: 1761-1767.
- Stenger, D. C. 1994. Complete nucleotide sequence of the hypervirulent CFH strain of beet curly top virus. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 7: 2211-2215.
- Stenger, D. C. 1995. Genotypic variability and the occurrence of less than genome length viral DNA forms in a field population of beet curly top geminivirus. *Phytopathology*. 85: 1316-1322.
- Stenger, D. C., Carbonaro, D., and Duffus, J. E. 1990. Genomic characterization of phenotypic variants of beet curly top virus. *J. Gen. Virol.* 71: 2211-2215.
- Stenger, D. C., Ostrow, K. M. 1996. Genetic complexity of a beet curly top virus population used to assess sugar beet cultivar response to infection. *Molecular Plant Pathology*. 86: 929-933.
- Sunter, G., Hstyozy, M. D., Hormuzdi, S. G., Brough, C. L., and Bisaro, D. M. 1990. Genetic analysis of tomato golden mosaic virus: ORF AL2 is required for coat protein accumulation while ORF AL3 is necessary for efficient DNA replication. *Virology*. 179: 69-77.

(Received September, 1998)