

총 설

Cucumber Mosaic Cucumovirus에 의한 식물의 병
- 병징관련 유전자의 기능을 중심으로 -

최장경* · 김혜자
강원대학교 자원생물환경학부

Plant Disease Caused by Cucumber Mosaic Cucumovirus
- Potential Role of Genes Associated with Symptom -

Jang Kyung Choi* and Hye Ja Kim

Division of Biological Environment, Kangwon National University, Chunchon 200-701, Korea

Cucumber mosaic cucumovirus (CMV) is an isometric plant virus with functionally divided genomic RNAs and a broad host range. RNA 1 and RNA 2 each encode one protein, both of which are essential for replication. RNA 3 encodes the viral coat protein and an additional protein thought to be involved in potentiating the cell-to-cell movement of the virus. Functions of the RNAs have been confirmed using a pseudorecombinant virus constructed with infectious cDNA-derived transcripts of the RNAs. Generally, CMV produces different symptoms in various host plants depending on the virus strains. In this mini-review, we describe the potential role of the genes associated with symptom expression of CMV RNAs.

Keywords : cDNA-derived transcript, cucumber mosaic cucumovirus, pseudorecombinant, symptom expression.

오이 모자이크 바이러스(cucumber mosaic cucumovirus; CMV)는 *Bromoviridae*의 *Cucumovirus* 속(genus)에 속하며, 이 그룹의 대표바이러스이다(Murphy, 1995). 바이러스 입자는 직경 30 nm의 구형(isometric)으로, 3종의 분절된 외가닥 게놈 RNA(single strand RNA; ssRNA)와 1종의 서브게놈 RNA를 가지고 있다(Peden과 Symons, 1973). CMV는 진딧물 전염과 기계적 전염으로 전파되며, $[R/1:1.3/L^+ + 1.2/L^+ + 0.8(+0.3)/L^+ : S/S:S/C, Ve/ Ap]$ 의 크립토킴을 갖는다(Van Regenmortel, 1989).

CMV는 1916년 Doolittle, 그리고 같은 해 Jagger에 의해 오이와 머스크멜론에서 처음 보고되었다. 그후 이 바이러스는 세계적으로 널리 분포하고, 가장 넓은 기주범위를 가지고 있는 중요 바이러스로 알려지게 되었으며, 식물바이러스중 가장 많이 연구되고 있는 바이러스의 하나이다. 또한 현실적으로

각종 작물에 큰 피해를 주고 있는 주요 병원체이기도 하다. CMV는 앞에서 언급한 바와 같이 넓은 기주범위를 가지고 있다. Wellman(1935)이 정리한 CMV의 기주는 91종, 그 후 1966년 191종, 그리고 1969년에는 470종으로 증가되었다. 가장 최근 기록된 CMV의 기주범위에 관한 논문에는 85과 365속 775종의 식물에 달하고 있다(Douine 등, 1979). 이러한 기록들로 보아 CMV는 적어도 800종 이상의 식물들을 기주범위로 가지고 있다고 생각된다. 이와 같이 자연계에 널리 분포하는 CMV는 많은 계통 또는 분리주들이 존재하며, 이들은 주로 병징이나 기주범위의 차이에 의해서 구분되고 있다. 그러나 CMV는 혈청학적 유연관계, 바이러스 외피단백질의 펩티드 map 및 게놈의 hybridization analysis 등에 의해서 서브그룹이 정리되고 있으며(Devergne과 Cardin, 1973; Gonda와 Symons, 1978; Piazzola 등, 1979), 연구자에 따라서 여러 가지로 불리던 이들 서브그룹의 명칭은 최근 subgroup I 및 subgroup II로 구분되고 있는 것이 일반적이다(Owen과 Palukaitis, 1988).

바이러스의 게놈은 그 바이러스의 유전적 특성을 가장 직

* Corresponding author
Tel) +82-361-250-6432, Fax) +82-361-241-3696
E-mail) jkchoi@cc.kangwon.ac.kr

접적으로 표현한다. 따라서 바이러스의 계놈을 분석할 수 있는 여러 가지 기법들이 바이러스의 기본적 성질을 밝히는데 이용되고 있고, CMV에서도 RNA-RNA hybridization(Piazolla 등, 1979; Owen과 Palukaitis, 1988)이나 감염 세포로부터 직접 바이러스 계놈의 복제형인 double strand RNA(dsRNA)를 검출하는 방법들이 활용되었다(Morris와 Dodds, 1979). 또한 CMV 계통들의 공통 염기서열을 이용한 reverse transcription-polymerase chain reaction(RT-PCR) 기법의 개발은 CMV의 특성을 매우 빠르고 정확하게 판정할 수 있는 수단으로 많이 이용되고 있으며, 이 RT-PCR 산물을 이용한 제한효소 절단방법은 바이러스의 계통간 특성을 쉽게 표현해 주고 있다(Singh 등, 1995; Choi 등, 1998). 한편 계놈 RNA가 분절되어 있는 CMV의 경우 표현형을 달리하는 계통간 각 RNA의 pseudorecombination이 용이하기 때문에, 각 바이러스가 가지고 있는 유전자의 생물적 특성을 해석하는데 결정적인 역할을 해주었다(Mossop과 Francki, 1977; Rao와 Francki, 1982; Lakshman과 Gonsalves, 1985).

최근 분자생물학적 기법의 발전과 더불어 바이러스의 계놈에 대한 분석 결과들이 많이 보고되고 있다. CMV에 있어서도 많은 계통들에 대한 전 염기서열과 계놈구조가 밝혀졌고(Daves와 Symons, 1988; Nitta 등, 1988; Rizzo와 Palukaitis, 1988; Palukaitis 등, 1992), 이러한 결과들은 바이러스 유전자 기능의 분석이나 기주식물과의 상호관계를 분자수준에서 이해하는데 중요한 역할을 해주고 있다. CMV의 경우, RNA1과 RNA2는 바이러스 RNA의 복제에 직접 관여하고, RNA3에 코드되어 있는 3a 단백질 및 외피단백질이 바이러스의 세포 조직간 이동에 관여한다는 것이 밝혀졌다(Gould와 Symons, 1978; Daves와 Symons, 1988; Nitta 등, 1988).

바이러스에 의한 식물의 병은 병징발현으로 결정되며, 이때 식물의 병징발현은 바이러스의 유전자와 식물의 유전자간 상호작용에 의해 지배된다. 또한 병징발현과 관련된 바이러스 유전자는 유전자간 상호 복합작용으로 일어나는 것이 일반적이다. 이 총설에서는 CMV의 기주식물에 대한 병징발현 또는 병원성과 관련되어 지금까지 밝혀진 몇몇 유전자의 기능을 소개하고자 한다.

CMV에 의한 식물병의 일반적 특성. CMV의 감염에 따른 식물의 병징은 많은 식물에서 모자이크와 위축을 일으키는 것이 일반적이지만, 경우에 따라서는 완전한 전신괴사에서부터 무병징감염에 이르기까지 매우 다양하게 나타난다. 또한 어떤 CMV계통(예를 들면 M-CMV나 Y-CMV 등)은 대부분의 기주식물에 chlorosis를 유도하는데 반해서, 어떤 계통들은 일반적인 모자이크(green mosaic)만을 특징적으로 발현하기도 한다(Kaper와 Waterworth, 1981). 한편 CMV의 병징은 satellite

RNA의 유무에 따라서도 크게 변하는 경우가 나타나며(Francki, 1985), CMV의 단독감염에서는 매우 약한 모자이크를 발현하던 것이 다른 바이러스와 함께 감염됨으로서 심한 모자이크로 변하는 상승작용(severe synergy)을 일으키는 경우도 있다(Francki 등, 1979).

지금까지 몇몇 CMV계통들에서 기주에의 병원성이나 병징을 결정하는 유전자가 계놈 RNA의 pseudorecombination 실험을 통하여 결정되었다. 이러한 연구들의 결과는 CMV의 계놈 RNA중 한 개 이상의 RNA가 특별한 병징발현의 유도인자로서 작용한다는 것을 나타내 주었다(Palukaitis 등, 1992). 그러나 병원성의 유도에 있어서 복수의 RNA가 관련된다 할지라도, 특징적인 병징을 유도하는 CMV의 염기서열을 규정하는데 있어서는 크게 문제가 되지 않는다. 예를 들면 M-CMV에 의해서 유도되는 담배에서의 전신적 chlorosis는 RNA3의 특정 염기서열에 의해서 유도된다는 사실이 밝혀졌지만, RNA2도 관여하고 있는 것으로 해석되고 있다(Rizzo, 1989).

CMV의 병징관련 유전자 해석을 위한 실험적 배경. CMV의 계놈은 3종의 RNA로 분할되어 있다. 또한 바이러스 입자로부터 추출된 RNA들에는 4번째 RNA가 존재한다. 이 RNA4는 RNA3으로부터 유래되는 서브계놈 RNA로 바이러스의 감염에 있어서는 필요하지 않다(Peden과 Symons, 1973). RNA1과 RNA2는 각각 다른 입자에 들어 있으며, RNA3과 RNA4는 하나의 입자에 함께 존재한다. 이들 3종의 CMV 입자는 기계적 접촉이나 진딧물에 의한 전염에 있어서 식물에 감염되기 위해서는 필수적이다. 이들 4종의 RNA는 모두 (+)가닥으로 각각 하나씩의 단백질을 코드할 수 있는 mRNA이다. 이들 모든 RNA는 3' 말단의 비번역영역에 약 200염기의 공통 염기서열을 가지고 있으며, 5' 말단에는 캡구조(capped structure)를 취한다(Symons, 1979). 이와 같은 CMV 계놈 RNA의 특성을 이용함으로써 각 계통의 유전자에 대한 기능분석을 위하여 계통간 바이러스의 계놈 RNA를 교환할 수 있는 pseudorecombination이 가능하다. 이러한 실험을 통하여 지금까지 CMV가 가지고 있는 기본적인 유전적 특성이 규명되었다. 또한 CMV의 각 RNA에 대한 full-length cDNA를 제작하고 in vitro에서 RNA로 전사시킬 수 있는 in vitro transcription system이 개발됨으로서 계놈 RNA의 특정 염기서열에 대한 기능을 매우 구체적으로 해석할 수 있는 계기가 되었다. 지금까지 잘 알려져 있는 Fny-CMV나 Y-CMV 등의 유전자해석은 이러한 시스템을 이용한 결과들이다(Rizzo와 Palukaitis, 1990; Suzuki 등, 1991).

CMV RNA3과 관련된 식물의 병징. M-CMV는 담배에 감염되었을 때, 매우 특징적인 전신 chlorosis를 일으킨다. 이 M-CMV RNA3과 Fny-CMV(담배에서 일반적인 모자이크를 발

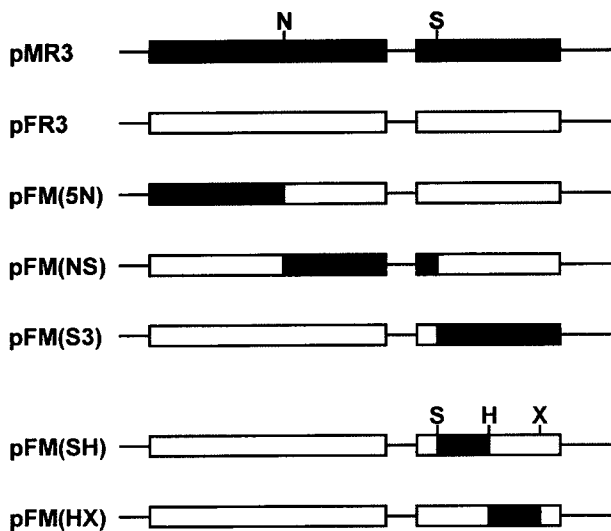


Fig. 1. Recombinant constructs between the cDNA clones of Fny-CMV RNA3 and Mf-CMV RNA3. Symbols: 5 = 5' end, N = *NheI*, S = *Sall*, H = *HindIII*, X = *XhoI*, 3 = 3' end, □ = Fny-CMV RNA3 cDNA, ■ = Mf-CMV RNA3 cDNA.

현하는 계통) RNA3의 cDNA 클론으로부터 구축시킨 chimeric clone에서 전사된 RNA3은 M-CMV의 외피단백질에 chlorosis를 유도하는 domain이 있다는 것이 밝혀졌다(Shintaku와 Palukaitis, 1990). M-CMV RNA3의 cDNA 클론을 이용하여 site-directed mutagenesis를 일으켰을 때, 외피단백질의 129번째 아미노산이 chlorosis와 관련된다는 것이 판명되었다(Shintaku, 1990; Suzuki 등, 1995). 즉 M-CMV는 129번째에 leucine(Leu)을 포함하고 있는데 반해서, Fny는 같은 위치에 proline(Pro)을 포함한다. 또한 chlorosis를 유도하는 4종의 CMV 계통들(FC-, M-, P6-, Y-CMV)과 일반적인 모자이크를 발현하는 4종의 CMV들(C-, D-, Fny-, O-CMV)의 외피단백질에 대한 염기서열과 아미노산서열을 비교해 보면, 129번째 아미

Table 1. Symptoms on *Nicotiana tobacum* cv. Burley21 10 days after inoculation with pseudorecombinant RNAs

Reconstituted RNAs ^a	Symptoms
FFF	green mosaic
MMM	chlorosis
FMF	green mosaic
FMM	chlorosis
FFM	chlorosis
MFM	chlorosis
MFf	green mosaic
MMF	green mosaic

^aReconstructed RNAs are indicated as follows: FMM indicates RNA1 from Fny-CMV, RNA2 from Mf-CMV, and RNA3 from Mf-CMV. Other pseudorecombinants follow similar designations.

노산이 전자는 leucine 또는 serine (Ser)인데 반해서, 후자는 모두 proline를 포함하고 있다. Proline 대신에 leucine 또는 serine을 번역하기 위해서는 proline를 위한 코돈 대신에 다른 염기들의 치환을 동반하고 있다. 이와 같이 chlorosis는 외피단백질의 변화에 의해서 일어난다는 것이 알려지고 있다. 그러나 이러한 chlorosis 병징의 발현은 반드시 129번째 아미노산만이 관여하는 것은 아니고, 오히려 129번째 근처의 아미노산 서열에 의한 외피단백질의 3차 구조가 더욱 중요하다는 사실이 최근 알려지고 있다(Suzuki 등, 1995).

대관령지역의 장구채(*Melandryum firmum*)에서 분리한 Mf-CMV(Choi 등, 1998)는 담배 Burley21에 접종하였을 때, 접종 상엽에 chlorosis(지금까지 보고된 Y-CMV나 M-CMV의 황화형 chlorosis보다는 연녹형 chlorosis)를 발현함으로써 다른 계통의 CMV들과 구별된다. 그러나 Burley21 이외에 다른 품종의 담배에 접종하였을 때에는 일반적인 모자이크를 발현하는 다른 CMV계통들과 크게 구별되지 않는다. 이 바이러스의 Burley21에서의 chlorosis 발현에 관여하는 유전자를 탐색하기 위하여 Fny-CMV와 pseudorecombination 및 cDNA를 이용한 chimeric clone을 구축하고 *in vitro* transcription에 의한 chlorosis 병징과 관련된 유전자를 탐색하였다(Choi 등, 미발표 자료). Mf-CMV와 Fny-CMV의 각 계통 RNA를 상호 교환시킨 pseudorecombination 실험을 통하여 chlorosis는 Mf-CMV의 RNA3이 지배한다는 결과를 얻었다(Table 1). 즉 계통 RNA들 중에서 Mf-CMV의 RNA3이 들어간 조합은 Burley21에 chlorosis가 발현되었다. 이 현상으로부터 Mf-CMV RNA3의 chlorosis에 관여하는 염기서열의 구체적인 domain을 확인하기 위하여 Fny-CMV RNA3의 cDNA(Rizzo와 Palukaitis, 1990)

Table 2. Symptoms induced by infectious transcripts of recombinant cDNA clones of CMV

Transcripts	Symptoms ^a
F1F2F3 (parental) ^b	green mosaic
F1F2M3 (pseudorecombination)	chlorosis
F1F2F3-M(5N) ^c	green mosaic
F1F2F3-M(NS)	green mosaic
F1F2F3-M(S3)	chlorosis
F1F2F3-M(SH)	green mosaic
F1F2F3-M(HX)	chlorosis

^aSymptoms were checked on *Nicotiana tobacum* cv. Burley21 10 days after inoculation with transcripts.

^bF1F2F3 and F1F2M3 indicate RNA transcripts synthesized from non-recombinant constructs.

^cRecombinants were constructed between cDNA clones of Fny-CMV RNA3 and Mf-CMV RNA3. Recombination occurred at the specified restriction enzyme sites. Symbols: 5 = 5' end, N = *NheI*, S = *Sall*, H = *HindIII*, X = *XhoI*, 3 = 3' end.

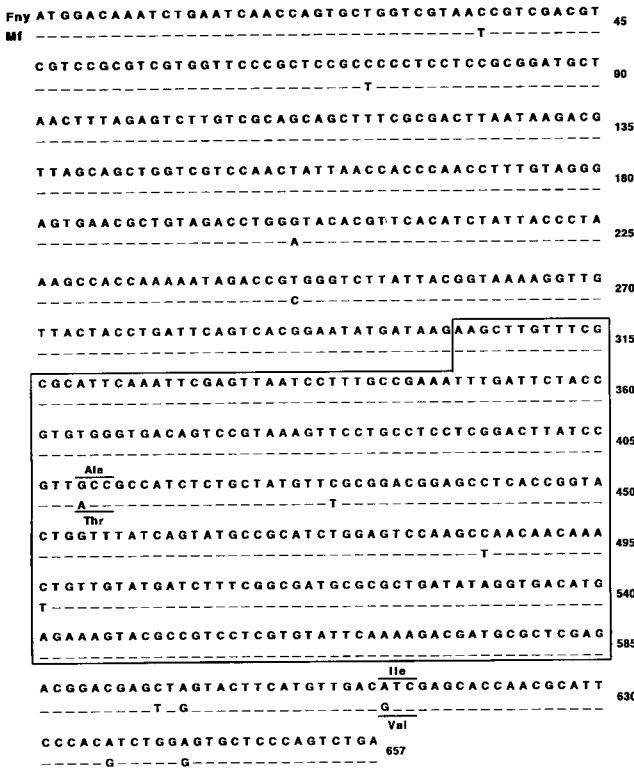


Fig. 2. Alignment of the nucleotide sequences of the coat protein genes of Fny-CMV and Mf-CMV. Nucleotides identical to the Fny-CMV coat protein gene sequence are indicated by dashes. The box is *Hind*III-*Xho*I fragment associated with chlorosis expression. The different amino acids between Fny-CMV and Mf-CMV are indicated by underline.

와 Mf-CMV RNA3에 대한 cDNA를 이용하여 키메라 RNA3을 제작하고(Fig. 1), 이들 재조합 키메라 RNA3의 cDNA와 Fny-CMV RNA1 및 RNA2의 cDNA클론으로부터 T7 RNA 중합효소를 이용한 *in vitro* transcripts를 만들고 Burley21에 접종하였다. 그 결과 Table 2에서와 같이 Mf-CMV의 RNA3 중에서 외피단백질 유전자의 대부분이 포함되었을 때 chlorosis가 발현되었다. Mf-CMV의 외피단백질유전자는 염기서열에서 13염기, 아미노산서열에서 2잔기가 Fny-CMV와 차이를 나타낸다(Fig. 2). 그러나 지금까지 CMV의 chlorosis와 관련된 domain으로 보고된 외피단백질의 129번째 아미노산은 Pro → Leu(또는 Ser)의 변이가 존재하지 않고, Mf-CMV는 Fny-CMV와 마찬가지로 proline를 포함하고 있었다. 따라서 Mf-CMV의 외피단백질 유전자를 좀더 세분시킨 재조합 키메라 cDNA를 구축하고 담배에 접종하였다(Fig. 1 및 Fig. 3). 그 결과 Mf-CMV RNA3의 HX fragment(*Hind*III - *Xho*I site)를 포함하는 키메라 RNA3이 포함된 조합에서 chlorosis가 발현되었고, 이 fragment에는 Fny-CMV와 Mf-CMV 사이에 137번째 아미노산 alanine → threonine (Ala → Thr)의 치환이 존재하였다. 이

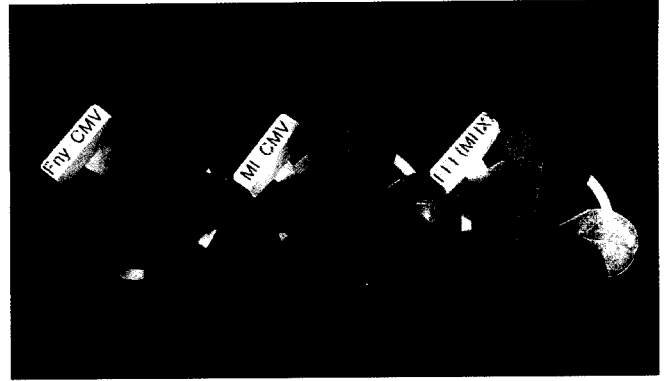


Fig. 3. Symptoms on tobacco plants (*Nicotiana tabacum* cv. Burley21) induced by Fny-CMV, Mf-CMV and *in vitro* transcripts from the chimeric cDNA clone. The photo was taken 10 days after inoculation.

러한 결과로부터 CMV의 chlorosis 발현과 관련되어 지금까지 알려진 129번째 아미노산 이외에 또 다른 domain에 의한 chlorosis의 발현을 시사하였다. 이와 같은 결과는 외피단백질의 129번째와 같은 특정 아미노산의 변이 자체가 직접적으로 병징에 관련되기보다는, 아미노산의 치환에 따른 외피단백질의 구조적 변화가 더욱 중요할지도 모른다. 실제로 Suzuki 등(1995)은 129번째 근처의 서열은 외피단백질의 고차구조에서 β -sheet의 안정성에 문제를 일으킬 가능성이 존재한다는 것을 보고하고 있다.

CMV RNA2에 의한 병원성 및 병징의 변화. CMV RNA2는 RNA1과 함께 복제효소를 코드하는 유전자이다. 그러나 몇몇 실험들은 RNA2가 기주식물의 병원성에도 관여한다는 것을 보여주고 있다. 이러한 결과도 CMV의 여러 계통간 RNA의 pseudorecombinant를 이용한 실험으로부터 확인되고 있다. 예를 들면 K-CMV(옥수수에 감염되는 계통)와 U-CMV(옥수수 비감염계통)를 이용한 재조합실험은 K-CMV의 옥수수에의 병원성이 K-CMV RNA2에 의해서 지배된다는 사실을 보여주고 있다(Rao와 Francki, 1982). 또한 몇몇 계통의 CMV에 있어서 강낭콩이나 동부에 일으키는 전신감염성(보통 CMV는 국부감염성)도 이들 바이러스의 RNA2가 관련된다는 것이 확인되고 있다. 특히 최근 밝혀진 RNA2의 3' 말단에 2a 유전자와 overlap되어 존재하는 2b 유전자(약 680-690염기)의 기능이 바이러스의 식물체내 long-distance movement와 함께 병징의 강도를 높여주는 역할을 하고 있다는 것이 보고됨으로서(Ding 등, 1994), CMV의 병징과 관련된 유전자 기능을 보여주었다.

CMV RNA1에 의한 병징발현. Fny-CMV와 Sny-CMV는 슈키니 호박(*Cucurbita pepo*)에서 병징발현의 속도와 병징의 강도를 서로 달리하는 성질을 가지고 있다. 즉 Fny-CMV는

쥬키니에서 병징발현이 매우 빠르고 강하게 전신감염되는데 반해서, Sny-CMV는 병징의 발현속도가 늦고 약한 모자이크를 형성하는 특성을 가지고 있다. 이들 두 바이러스의 병징발현 및 속도와 관련된 유전자를 분석하기 위한 pseudorecombination 실험의 결과는 Fny-CMV의 RNA1이 쥬키니에서의 병징 발현과 빠른 증식에 관여하고 있다는 것을 나타내 주었다 (Roossinck와 Palukaitis, 1990).

Satellite RNA가 간섭하는 CMV의 병징. Satellite RNA(sat RNA)는 복제와 encapsidation을 helper virus에 완전히 의존하는 작은 RNA분자이다. 자연계에서 분리되는 여러 CMV 계통들은 332-386염기의 sat RNA를 포함하고 있으며, 이들 sat RNA는 helper virus인 CMV의 병징발현을 간섭한다(Francki, 1985). 예를 들면 토마토에서의 necrosis와 chlorosis, 담배에서의 chlorosis는 sat RNA의 특정 염기서열에 의해서 지배된다는 것이 알려져 있다(Kuwata 등, 1991; Sleat 등, 1994). Sat RNA들에 의해서 유도된 병징은 특정 기주의 품종, 특정 satellite의 염기서열 및 CMV RNA2 등 3가지 요소의 상호작용에 의해서 지배되는 것이 일반적이다(Sleat 등, 1994). 이와 같은 병원성과 관련된 CMV RNA들과 각 요소의 상호작용에 관한 분석도 pseudorecombination 실험이나 생물적 활성을 갖는 cDNA 클론들을 이용함으로써 가능하다. 특히 담배나 토마토에서의 chlorosis의 발현은 helper virus에 존재하는 특정 염기서열과 sat RNA에 존재하는 특정 염기서열의 상호작용에 의존한다. Chlorosis의 발현을 조절하는 sat RNA의 map은 토마토에서 chlorosis를 일으키는 Y-sat RNA(Kuwata 등, 1991)와 담배에서 chlorosis를 일으키는 B5-sat RNA에서 보고되었다(Zhang 등, 1994). 이들 모두 chlorosis의 조절 염기서열은 비슷한 위치에 존재하고 높은 상동성을 나타낸다. Bs-sat RNA의 경우, cDNA 클론을 이용한 실험의 결과는 149번째 염기가 토마토나 담배에서 chlorosis를 위한 기주특이성을 조절하는 인자로, 153번째 염기가 chlorosis 유도를 조절하는 인자로 작용함으로써 sat RNA의 148-171염기영역이 chlorosis domain 영역을 이루는 것으로 보고되었다. 이러한 sat RNA의 병징관련 domain은 Y-sat RNA에서도 유사한 결과를 보여준다(Kuwata 등, 1991).

CMV에 의한 기주식물의 병징발현이나 병원성과 가장 직접적으로 관련된 유전자는 RNA3의 외피단백질이다. 그러나 외피단백질 유전자 이외에도 모든 RNA가 직간접으로 기주에 의 병원성과 관련됨으로서 CMV의 다양한 병징발현을 유도하는 것으로 나타나고 있다. 이러한 결과들은 아직까지 극히 일부의 CMV에서 보고된 결과들로서, 금후의 연구 결과에 따라서는 더욱 구체적인 병징관련 유전자의 해석이 이루어질 것으로 예상되며, 결과적으로 CMV병에 대한 기주의 저항성 관

련 유전자를 탐색하는데 있어서 가장 중요한 자료로서 활용될 것으로 기대된다. 예를 들면 최근 Y-CMV가 *Arabidopsis*에서 hypersensitive response(HR)를 일으키는 것과 관련해서 Y-CMV 외피단백질 유전자의 129번째 아미노산에 의한 HR 반응과 이에 대응하는 *Arabidopsis*의 유전자좌가 해석되었고(Takahashi 등, 1994), Y-CMV의 RNA2가 동부에서 HR 반응을 결정하는 유전자로 작용하면서 gene-for-gene hypothesis가 증명된다는 실험 등의 보고가 이어지고 있다 (Karasawa 등, 1997). 이들의 결과를 보면 바이러스의 특이적 병징발현과 관련된 유전자의 domain이 다른 병징 또는 병원성과도 연관되는 흥미로운 결과를 보이고 있다.

그러나 위에서도 언급한 바와 같이 지금까지 CMV에서 밝혀진 병징 또는 병원성과 관련된 유전자의 분자생물학적 해석은 극히 일부에 지나지 않기 때문에, 더 많은 CMV 계통들과 다양한 병징들과의 상호관계가 유전자 수준에서 해명되어야만 CMV의 감염에 대한 기주의 응답이 확실해질 수 있을 것으로 생각된다.

CMV의 외피단백질은 게놈 RNA를 보호하는 기본적인 기능을 가지고 있다. 그러면서도 또한 외피단백질은 병징의 발현을 주도하며, 감염조직에서 증식된 바이러스의 원거리 이동이나(Taliansky와 Garcia-Arenal, 1995) 진딧물 매개성(Mossop과 Francki, 1977) 등에도 중요한 역할을 하고 있다. 이러한 외피단백질의 다양한 기능은 비단 CMV 뿐만 아니라 Tobamovirus나 Potyvirus 등에서도 밝혀지고 있어, 앞으로 바이러스 외피단백질의 기능과 관련된 분자생물학적 해석은 바이러스병의 방제를 위한 중요한 계기를 만들어줄 수도 있다. 즉 외피단백질 유전자를 도입시킨 형질전환체 식물에서의 바이러스 저항성 기작의 해명이나, 또는 바이러스의 병원성 관련 유전자와 식물체의 대응 유전자의 관계 해석의 결과들은 바이러스병에 대한 저항성 육종의 자료로 널리 활용될 수 있을 것으로 기대된다.

참고문헌

- Choi, J.K., Kim, H.J., Hong, J.S., Kim, D.W. and Lee, S.Y. 1998. Identification and differentiation of cucumber mosaic virus isolates in Korea. *Korean J. Plant Pathol.* 14:7-12.
- Davies, C. and Symons, R.H. 1988. Further implications for the evolutionary relationships between tripartite plant viruses based on cucumber mosaic virus RNA3. *Virology* 165:216-224.
- Devergne, J.C. and Cardin, L. 1973. Contribution for cucumber mosaic virus. IV. Classification of the isolates. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan* 5:409-430.
- Ding, S.W., Anderson, B.J., Hasse, H.R. and Symons, R.H. 1994. New overlapping gene encoded by the cucumber mosaic virus genome. *Virology* 198:593-601.
- Douine, L., Auiot, J.B., Marchoux, G. and Archange, P. 1979.

- Recensement d'espèces végétales sensibles au virus de la mosaïque de concombre (CMV) étude bibliographique. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan.* 11:439-475.
- Francki, R.I.B. 1985. Plant viral satellites. *Annu. Rev. Microbiol.* 39:151-174.
- Francki, R.I.B., Mossop, D.W. and Hatta, T. 1979. Cucumber mosaic virus. *CMI/AAB Descriptions of Plant Viruses*, No. 213.
- Gonda, T.J. and Symons, R.H. 1978. The use of hybridization analysis with cDNA to determine the RNA sequence homology between strains of plant viruses; Its application to several strains of cucumoviruses. *Virology* 88:361-370.
- Gould, A.R. and Symons, R.H. 1978. Alfalfa mosaic virus RNA. Determination of the sequence homology between the four RNA species and a comparison with the four RNA species of cucumber mosaic virus. *Eur. J. Biochem.* 91:269-278.
- Karasawa, A., Ito, A., Okata, I., Hase, S. and Ehara, Y. 1997. A possible role of RNA2 of cucumber mosaic cucumovirus as a determinant of infection phenotype on cowpea. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan* 63:289-297.
- Kaper, J.M. and Waterworth, H.E. 1981. Cucumoviruses. In: *Plant Virus Infection*, ed. by E. Kurstak, pp. 258-332. Elsevier/North-Holland Biomedical Press, New York.
- Kuwata, S., Masuta, C. and Takanami, Y. 1991. Reciprocal phenotype alterations two satellite RNAs of cucumber mosaic virus. *J. Gen. Virol.* 72:2385-2389.
- Lakshman, D.K. and Gonsalves, D. 1985. Genetic analysis of the large lesion mutants of two cucumber mosaic virus strains. *Phytopathology* 75:758-762.
- Morris, T.J. and Dodds, J.A. 1979. Isolation and analysis of double-stranded RNA from virus-infected plant and fungal tissue. *Phytopathology* 69:854-858.
- Mossop, D.W. and Francki, R.I.B. 1977. Association of RNA3 with aphid transmission of cucumber mosaic virus. *Virology* 81:177-181.
- Murphy, F.A. 1995. Bromoviridae. In: *Virus Taxonomy*, ed. by F.A. Murphy, pp. 450-457. Springer-Verlag, Wien., Austria.
- Nitta, N., Masuta, C., Kuwata, S. and Takanami, Y. 1988. Comparative studies on the nucleotide sequence of cucumber mosaic virus RNA3 between Y strain and Q strain. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan* 54:516-522.
- Nitta, N., Takanami, Y., Kuwata, S. and Kubo, S. 1988. Inoculation with RNAs 1 and 2 of cucumber mosaic virus induces viral RNA replicase activity in tobacco mesophyll protoplasts. *J. Gen. Virol.* 69:2695-2700.
- Owen, J. and Palukaitis, P. 1988. Characterization of cucumber mosaic virus. I. Molecular heterogeneity mapping of RNA3 in eight CMV strains. *Virology* 166:495-502.
- Palukaitis, P., Roossinck, M.J., Dietzgen, R.G. and Franki, R.B. 1992. Cucumovirus. *Adv. Virus Res.* 41:281-348.
- Peden, K.W.C. and Symons, R.H. 1973. Cucumber mosaic virus contains a functionally divided genome. *Virology* 53:487-492.
- Piazzolla, P., Diaz-Ruiz, J.R. and Kaper, J.M. 1979. Nucleic acid homologies of eighteen cucumber mosaic virus isolates determined by competition hybridization. *J. Gen. Virol.* 45:361-369.
- Rao, A.L.N. and Francki, R.I.B. 1982. Distribution of determinants for symptom production and host range on the three RNA components of cucumber mosaic virus. *J. Gen. Virol.* 61:197-205.
- Rizzo, T.M. and Palukaitis, P. 1988. Nucleotide sequence and evolutionary relationships of cucumber mosaic virus (CMV) strains: CMV RNA2. *J. Gen. Virol.* 69:1777-1787.
- Rizzo, T.M. and Palukaitis, P. 1990. Construction of full-length cDNA clones of cucumber mosaic virus RNAs 1, 2 and 3: Generation of infectious RNA transcripts. *Mol. Gen. Genet.* 222:249-256.
- Rizzo, T.M. 1989. Molecular analysis of RNAs 1 and 2 from cucumber mosaic virus and *in vitro* generation of infectious transcripts. PhD Thesis, Cornell University, 102pp.
- Roossinck, M.J. and Palukaitis, P. 1990. Rapid induction and severity of symptoms in zucchini squash (*Cucurbita pepo*) map to RNA1 of cucumber mosaic virus. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 3:188-192.
- Shintaku, M. 1991. Coat protein gene sequences of two cucumber mosaic virus strains reveal a single amino acid change correlating with chlorosis induction. *J. Gen. Virol.* 72:2587-2589.
- Shintaku, M. and Palukaitis, P. 1990. Genetic mapping of cucumber mosaic virus. In: *Viral Genes and Plant Pathogenesis*, ed. by T.P. Pirone and J.G. Shaw, pp.156-164, Springer-Verlag, New York.
- Singh, Z., Jones, R.A.C. and Jones, M.G.K. 1995. Identification of cucumber mosaic virus subgroup I isolates from banana plants affected by infectious chlorosis disease using RT-PCR. *Plant Dis.* 79:713-716.
- Sleat, D.E., Zhang, L. and Palukaitis, P. 1994. Mapping determinants within cucumber mosaic virus and its satellite RNA for the induction of necrosis in tomato plants. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 7:189-195.
- Suzuki, M., Kuwata, S., Kataoka, J., Masuta, C., Nitta, N. and Takanami, Y. 1991. Functional analysis of deletion mutants of cucumber mosaic virus RNA3 using an *in vitro* transcription system. *Virology* 183:106-113.
- Suzuki, M., Kuwata, S., Masuta, C. and Takanami, Y. 1995. Point mutations in the coat protein of cucumber mosaic virus affect symptom expression and virion accumulation in tobacco. *J. Gen. Virol.* 76:1791-1799.
- Symons, R.H. 1979. Extensive sequence homology at the 3'-termini of the four RNAs of cucumber mosaic virus. *Nucleic Acids Res.* 7:825-837.
- Takahashi, H., Goto, N. and Ehara, Y. 1994. Hypersensitive response in cucumber mosaic virus-infected *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* 6:369-377.
- Taliansky, M.E. and Garcia-Arenal, F. 1995. Role of cucumovirus capsid protein in long-distance movement within the infected plant. *J. Virol.* 69:916-922.
- Van Regenmortel, M.H.V. 1989. Applying the species concept to plant viruses. *Arch. Virol.* 104:1-17.
- Wellman, F.L. 1935. Host range of celery mosaic virus. *Phytopathology* 25:377-404.
- Zhang, L., Kim, C.H. and Palukaitis, P. 1994. The chlorosis-induction domain of the satellite RNA of cucumber mosaic virus: Identifying sequences that affect accumulation and the degree of chlorosis. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 7:208-213.