

二種의 植物性 “바이러스”的 合成機作에 關하여¹⁾

金 銀 壽 · 蘇 仁 永

(成均館大學校 生物學科 微生物學教室)

(1962. 8. 4. 受理)

ABSTRACT

KIM, Woon Soo & In Yong SO (Dept. of Biology, Sungkyunkwan Univ.) Studies with two plant viruses on the mechanism of synthesis. Kor. Jour. Bot. V(3):30-36 1962

The mechanism of synthesis of the tobacco mosaic virus (TMV) and the potato virus X (PVX) was investigated using the methods of ultraviolet light irradiation and serological analysis.

In vitro irradiation of UV on the infected tobacco juice for 10 minutes caused the infectivity of TMV and PVX to decrease markedly on their respective local lesion indicator hosts, *Nicotiana glutinosa* L. and *Gomphrena globosa* L., indicating that UV destroys directly the infectivity of the virus particles.

Ten minutes after the UV was irradiated on the leaves of the two indicator hosts before inoculation, the infectivity of TMV decreased as it was irradiated in vitro, whereas that of PVX increased by 26% as compared with the unirradiated control.

When the two viruses were mix-inoculated in the common host of tobacco and the synthetic products were analyzed by serological methods for a two week infection period, it was found that both viruses were multiplying more rapidly and abundantly than they were singly inoculated into the same host species. Titers from mixed series were often two times as high as those of singly inoculated series. A mechanism of competition in the synthesis between the mixed viruses in the common host is postulated.

緒 言

“바이러스”的 合成機作을 紫外線 處理로서 研究하려는 導頭는 最近 새롭게 學界를 緊張시키고 있다. 1947年에 Luria 및 Latarjet가 Bacteriophage의 感染의 紫外線 照射에 依한 影響을 報告한後 Siegel 및 Wildman(1956)이 비르소 TMV의 2個의 系統을 가지고 紫外線을 照射하면서 初期의 感染機作을 報告한바 있다. 이들은 紫外線에 依해서 TMV가 直接影響을 받아 感染低下를 일으키며 宿主에의 紫外線의 照射는 二次的 또는 無視할것이라 하겠다. 그러나 Benda(1955), Bawden 및 Kleczkowski(1952)等은 紫外線 照射를 받은 강낭콩(*Phaseolus vulgaris* L.)의 잎은 TMV의 局部症狀이 顯著히 感染된다는 事實을 報告하였다. 그러나 Siegel 및 Wildman은 이 事實이 *Nicotiana glutinosa*에 있어서도 紫外線의 照射量如何에 따라 測定이 되지만 TMV의 系統에 對해서는 獨立的으로 作用을 하니까 紫外線의 感染性에의 影響은 亦是 “바이러스”爲云라고 하였다. Siegel, Ginoza, 및 Wildman(1959)等은 이어서 TMV의 核酸을 가지고 核酸抽出을 하지 않은 本然의 TMV의 系統들과 感染機作의 差異를 紫外線에 依해서 調査했으나 이 結果의 主張은 그 前것과 同一하였다. 그렇다면 TMV의 系統間에서 한 절을 나아가서 다른 모든 “바이러스”도 紫外線의 影響을 同一하게 받을것인가, 그리고 宿主인 *N. glutinosa*가 紫外線處理에 敏感하지 않다면 다른 宿主植物도 이와 同一할 것인가. 이 問題도 TMV와 PVX의 感染機作의 究

1) The present research was partially supported by the grant from the National Atomic Energy Council in Korea.

弱파 아울러 考察해야 할것이다.

自然環境內에서 植物性 “바이러스”는 二種 또는 二系統以上이同一宿主內에서 寄生하고 있다. 1946年 Smith가 담배植物에서 두종의 “감자 바이러스”, PVX와 PVY를 獨特한 方法으로 分離한것은有名한 實驗이다. 이들의 定量的 實驗은 Bennett(1949)가 도마도 植物위에 2個의 “바이러스” 곧 “Dodder latent mosaic” 및 “Tobacco etch” 그리고 “Dodder latent mosaic” 및 “담배모자이크”를 接種한것이 처음이다. 그는 “Dodder latent mosaic Virus”가 이를과 混合感染을 일으킬때는 單獨으로 感染한 데 보다 더 많이 增殖함을 밝혔다. Ross(1950), Rochow 및 Ross(1955)等은 PVX와 TMV, PVX와 PVY等의 混合感染에서 PVX가 單獨感染에서 보다 遠等하게 增殖함을 報告했으나 TMV와 PVY는 百次濃度가 混合에서나 單獨에서나 差異를 볼수 없었다고 했다. 그리고 이보다 앞서 Bawden 및 Kassanis(1941, 1945)等은 담배植物에서 “Tobacco etch virus”(7 strain)가 PVY 또는 “Hyoscyamus Virus 3”等과 混合感染을 할때는 “Tobacco etch virus”的 增殖이妨害된다고 했다.

韓國內에서 TMV와 PVX는 殡作物의 二大敵이 되어 있다. 上記한 學界的 論證에서 이 둘의 合成操作을 보다더 깊이 考察할 必要를 느끼게 된다.

材料 및 方法

1. “바이러스”源

本實驗으로 使用한 2種의 植物性 “바이러스”는 “담배모자이크 바이러스”(TMV) 및 “감자 바이러스 X”(PVX)이며 TMV는 美國 Wisconsin 大學 植物病證學教室에서 分譲받은 Common strain이며 標識植物인 *N. glutinosa*에 接種하여 局部病狀에서 單一病斑分離를 하였다. PVX는 德國 Braunschweig에 있는 “바이러스”研究所에서 分譲받은 것이며 標識植物인 千日草(*Gomphrena globosa* L.)에 接種한後 局部病狀에서 單一病斑分離를 하였다. 이를 두종의 “바이러스”는 각각 共通宿主인 담배植物(*Nicotiana tabacum* L., White Burley)에 옮겨 系統的 病症을 誘發하여 網箱子內에 保管하고 以下の 諸實驗에 供했다.

2. 接種方法:

標識植物은 溫室에서 자란 局部病狀宿主인 *N. glutinosa*와 *G. globosa*를 使用하였고 같은 年齡과 크기의 生葉을 用以 半葉方法(Half-leaf method) (Hoover and Kim, 1959)을 使用하여 半葉部는 標準區로하고 다른 半葉은 處理區로서 하였다.

接種汁은 담배植物에 系統的 病症이 誘發된 新葉의 細胞片을 1/15 M, pH 7.0의 磷酸緩衝液으로 1:100(w/w)으로 稀釋하여 使用하였다. 接種方法은 接種하기 前에 400 “벳유”의 金剛砂를 “가체”로 撒布한後에 둘째 손가락으로 機械的 汽液接種을 시켰으며 接種汁의 量은 半葉에 對하여 “マイクロ パイペ”으로 3방울씩(合計 0.1 ml)一定하게 取하여 接種하였다.

3. 紫外線漂 및 處理方法:

紫外線漂은 Matsushita steri-Lamp(Toshiba Model GR-1511, 15W, 2537A° Capacity)로서 接種葉面에서부터 25 cm의 距離에서 照射하였다. 標準區는 3 mm 두께의 유리板으로 놓고 紫外線을 防止하였다. 處理後에는 23°C의 暗室에다 保管하고 1日 2時間의 光線(200W, 電球 3個)을 照射하여 光再反應(Bawden, 1959)의 充分한 効能을 나타나게끔 했으며 局部病狀이 나타나는 것을 時間의으로 觀察하였다.

紫外線處理는 1) 感染汁에의 *in vitro* 處理 2) “바이러스”接種前 接種葉에의 *in vivo* 處理 3) “바이러스”接種後 一定量의 紫外線(90秒間)을 接種葉에 *in vivo* 處理의 3法로서 分離하여 實施하였다.

4. 血清學的方法:

TMV와 PVX의 共通宿主인 *N. tabacum*, White Burley에 각각 局部病狀宿主에 나타난 單一病狀을 用以 機械的 汽液傳染을 시킨다음 20~30°C의 溫室에서 16日間 培養하여 系統病症이 誘發한것을 각각 150g씩 收穫하여 硫安($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$) 鹽析(Stanley, 1935) 및 Acetone 處理로서 部分純化하여 滴定價가 TMV와 PVX에서 다같이 1/512인 “바이러스”를 隔日로 總 12cc를 토끼의 耳靜脈에 注射하였다. 最後 注射日로부터 15日後에 動物을 殺性하고 全血液을 採血하여 抗血清을 調製하여 血清反應을 測定하였다. 血清反應器具은 微細血清裝置(Hoover and Kim, 1959)을 使用하였으며 稀釋方法은 二進法으로서 生理的 食鹽水에 稀釋하여 45°C의 Water-bath 內에서 實驗했다.

結 果

1. 紫外線 處理에 依한 “바이러스”的 合成에 對한 影響

(1) 感染汁에의 in vitro 處理. TMV 및 PVX 가 感染된 *N. tabacum*의 汁液에 紫外線을 0.5~10分間 處理하고나서 이 處理液을 23°C에서 標識宿主인 *N. glutinosa* 및 *G. globosa*에 半葉方法에 依하여 接種하였다. 每回 1枚씩을 接種하여 10回를 反復한 結果의 局部症狀의 1枚當 平均值를 處理區와 對照區에서 算出하고 處理區/對照區 比率을 計算하여 보면 表一과 같고 이것을 圖示하면 第一圖와 같다.

表一. 感染汁에의 紫外線의 IN VITRO 處理

바이러스	감염 균치 증명 증명	처리시간 (min)	처리구						
			0.5	1	2	4	6	8	10
TMV	평균치	C ^a	75	96	82	89	89	79	69
		T ^b	67	79	63	42	40	21	19
	증명율	T/C	0.89	0.82	0.77	0.47	0.45	0.27	0.27
PVX	평균치	C	22	18	17	15	26	22	21
		T	21	14	10	10	14	11	7
	증명율	T/C	0.95	0.78	0.59	0.67	0.54	0.50	0.33

a: C=대조구

b: T=처리구

TMV 와 PVX 는 다같이 紫外線照射로 因하여 感染性이 急激히 低下하고 10分間의 照射結果는 各各 28 및 33%

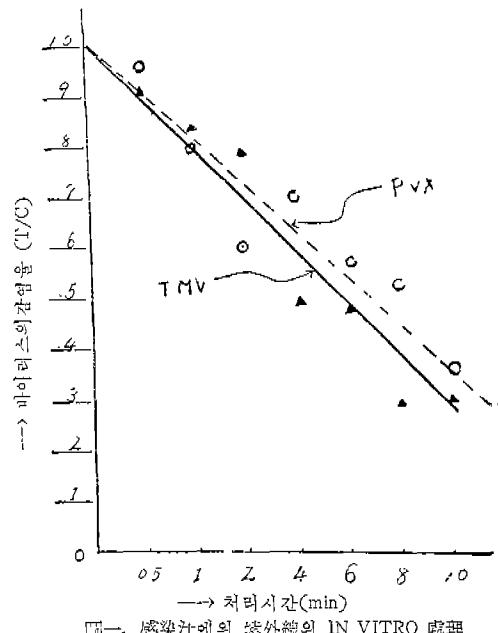
表二. 바이러스接種前에 接種葉에 紫外線을 IN VIVO 處理

바이러스	감염 균치 증명 증명	처리시간 (min)	처리구						
			0.5	1	2	4	6	8	10
TMV	평균치	*C	43	36	36	31	44	42	31
		*T	36	27	38	17	15	11	8
	증명율	T/C	0.84	0.75	0.78	0.55	0.34	0.26	0.26
PVX	평균치	C	25	26	23	20	18	21	19
		T	16	17	19	20	21	23	24
	증명율	T/C	0.64	0.65	0.83	1.00	1.17	1.10	1.26

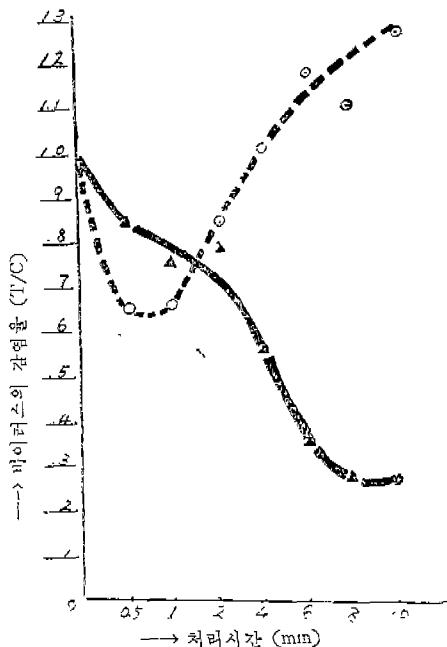
※ C: Control

T: Test

의 感染率을 보이고 있다. 兩 “바이러스”에 있어 PVX 가 TMV 에 比較해서 UV의 影響이 若干 難한듯 하다. 이와같은 結果는 Siegel 및 Wildman(1956) 이 TMV의 系統들(U_1 및 U_2)을 가지 고 實驗한 結果를 肯定하는 것이다.



圖一. 感染汁에의 紫外線의 IN VITRO 處理



圖二. 바이러스接種前에 接種葉에 紫外線을 IN VIVO 處理

(2) 接種葉에 紫外線을 接種前에 in vivo 處理. 接種葉은 局部症狀植物인 *N. glutinosa* 및 *G. glohosa* 等의一樣한 部位의 一様한 크기의 일들을 採取하여 半葉接種法으로 “바이러스”를 接種하고 나서 물에 충인 솜을 펼 치眞現象用 접시안에서 23°C 室溫에 培養했다. (1)와 마찬가지로 1枚式 10回에 亘한 實驗結果의 測定值는 第二表와 같고 이것을 圖示하면 圖二와 같다.

N. glutinosa 葉上에 紫外線을 in vivo 處理하고 TMV를 接種하면 TMV는 이것을 in vitro에서 處理한結果와 同一한 感染曲線을 보여주고 있다. 그러나 PVX는 最初의 1分間은 感染性의 急低下를 보이나 그後부터 10分까지 緩慢하지만 繼續하여 感染性이 올라가고 있다. 또한 症狀의 出現도 紫外線을 處理한 일은 無處理의 일들보다 遽速하였다.

(3) “바이러스”接種後 接種葉에 一定量의 紫外線(90秒間)을 in vivo 處理

“바이러스”를 接種하고나서 一定한 時間 間隔을 두고 90秒間을 接種葉에 紫外線 處理하였다. 1回에 1枚式 處理하여 10回를 反復한 結果는 第三表과 같고 이것을 다시 第三圖에 옮겼다.

表三. TMV 및 PVX 를 接種後에 紫外線의 一定量(90 sec.)을 接種葉에 IN VIVO 處理

바이러스	간접 평균치 및 간접을 처리구	접종후시간(hr)							7	
		0.5	1	2	3	4	5	6		
TMV	평균치	* C	62	48	51	47	56	69	34	63
		* T	34	27	33	44	53	59	29	56
	비율	T/C	0.55	0.56	0.65	0.94	0.95	0.86	0.85	0.89
PVX	평균치	C	19	14	18	16	15	20	21	17
		T	15	10	14	13	12	13	11	14
	비율	T/C	0.79	0.71	0.78	0.81	0.80	0.65	0.52	0.82

* C: Control

T: Test

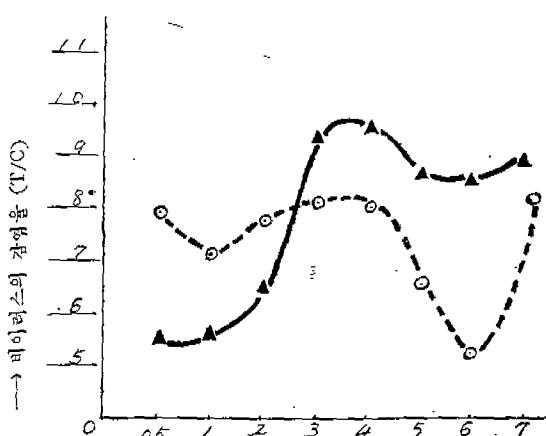
있는 *N. tabacum*, white Burley 를 採取하여 部分純化를 거쳐서 滴定值 각各 1/512의 “바이러스”를 얻었으며 이를 隔日로 3回(2, 4, 6cc) 總 12cc 를 注射하여 15日後에 滴定值 1/512의 抗血清을 각各 얻을수 있었다.

兩 “바이러스”的 共通宿主인 同齡의 담배에 TMV, TMV+PVX, PVX를 同時に 機械的汁液接種을 시켜놓고 이들의 合成過程에 있어서 單一 “바이러스”와 兩 “바이러스”가 同時感染될 때의 合成增殖過程을 接種後 隔日로 感染植物의 上下葉에 Random Sample 을 하여 血清學의 沈澱反應을 調査했다. 採取標本은 直徑 5mm의 “코르크보아타”로 도려내어서 이것을 蒸溜水로 1:10(w/w)의 稀釋을 하여 測定하고 4回를 反復한 結果는 表四와 圖四같다.

TMV와 PVX는 單獨으로 담배植物에 接種했을때는 最小限 12日間에는 合成度는 同一하였다. 即 接種後 2~4日間에는 “바이러스”的 合成은 繼續 水平의 이자만 그後 8日까지 사이에 또다시 急激한 合成을 하고 있다.

TMV와 PVX는 各各의 標識植物에 局部症狀에 依한 感染度를 恒似하게 曲線으로 나타냈다. 兩者 모두 最初에는 感染性이 低下했다가 一時間後에 다시 上昇하여 4時間까지 緩慢히 繼續上昇하고 이어서 6時間까지는 下落을 繼續하고 其後는 또한 急速히 感染性을 上昇시키고 있다. PVX—*G. glohosa* 系列은 TMV—*N. glutinosa* 系列에서 보다 敏感한 紫外線 反應을 보이며 특히 前者에 있어서는 4時間에서 6時間後의 UV照射에 對해서 急激한 感染의 低下를 보이고 있다.

II. “바이러스”合成過程의 血清學의 芘明 TMV와 PVX가 系統적으로 感染되어



圖三. 바이러스의 接種後에 紫外線을 接種葉에 IN VIVO 處理

TMV 와 PVX 를 同時に 共通宿主인 담배植物에 接種했을 때는 兩 “바이러스”는 單獨으로 接種했을 때와 4日까지는 合成度가 同一하지만 6日에서 二倍에 達한다. 8日까지는 다시 緩慢한 水平의 合成過程을 繼續하고 나서 또다시 急激한 合成過程이 開始되어 TMV 에 있어서는 10日以後에는 肇始接種의 二倍의 合成을 維持하여 12日에 이르렀다. PVX 는 10日까지는 TMV 에서와 같은 少調로 合成되었지만 10日 以後는 또다시 水平의 合成過程을 보여주고 있다.

考 察

Siegel 및 Wildman(1954, 1956) 은 TMV 의 二個의 系統인 U₁ 및 U₂ 를 in vitro に 紫外線 處理를 하고 또한 *N. glutinosa* 에 接種後 紫外線 處理를 한結果 紫外線은 主로 “바이러스”的 病原性 低下에 影響이 있고 宿主植物에는 影響을 주지 않음을 主張했다.

本試驗의 結果는 TMV 와 PVX 를 in vitro に 處理하여 10分後에는 感染度가 각각 28%, 33%로 低下함을 보이고 있어서 紫外線의 “바이러스”感染性에 對한 直接의 影響은 認할 수 있다. 그런데 TMV 와 PVX 的 局部症狀植物인 *N. glutinosa* 와 *G. globosa* 에 接種前 紫外線 照射結果는 第二圖에서 보는 바와 같이 宿主植物의 紫外線 照射의 感染性의에 影響을 無視할 수가 없다. TMV 的 境遇는 以上的 in vitro 와 接種前의 in vivo 處理로 因한 感染曲線은 恰似한 것으로 나타나고 있다. 그것은 아마偶然의 一致일지 모르나 如何든 紫外線이 唯獨 TMV粒子에만 影響하고 있지 않을을 說明하는데 充分하다. Bawden 및 Kleczkowski(1952)는 TMV 接種前에 강낭콩葉에 紫外線 處理를 하면 局部症狀의 數가 減少됨을 報告했고 Benda(1955)도 同一한 内容을 是認하였다. 그런데 本實驗에서 PVX 的 宿主 *G. globosa* 에 나타난 結果는 이들의 報告와 全히 다르다. PVX 도 in vitro 에서는 TMV 와 같이 紫外線에 毫미아마 感染度를 低下하지만 接種前의 處理結果는 1分까지는 樂表面에 塗布된 “바이러스”粒子에 in vitro 的의 照射效果를 나타내며 感染度는 다시 上昇하게 되고 4分後에는 100%로 感染性를 回復하고 나서 10分後에는 126%에 到達한다. 紫外線을 받은 *G. globosa* 의 일은 *N. glutinosa* 의 일보다 組織의 傷害가 基하여 症狀의 發展도 對照區에 比하여 急進의 이었다. *G. globosa* 的 일에 10分以上의 紫外線 照射의 症狀 發展에의 積極的 影響은 注目된다. 紫外線이 *G. globosa* 組織內의 抵抗體(Inhibitor)를 破壞하여 PVX 的 增進을 間接的으로 補助하는지 모로나 어쨌든 紫外線이 이 植物에 對한 感染性에의 影響은 是認め야 할 것이다.

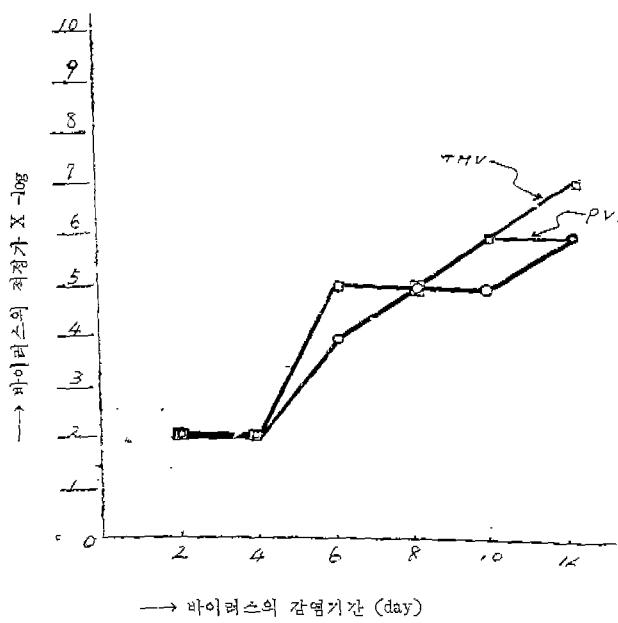
紫外線을 一定量(90秒)에 接種後 一定時間 間隔으로 照射한 結果(第三圖), TMV- *N. glutinosa* 系列에 있어서는 感染曲線이 大體로 Siegel 및 Wildman(1956)의 結果를 是認하는 것이다. 即 23°C에 培養한 結果는 接種後 2時間까지는 感染度가 낮고 平坦하여 3時間까지 急騰하여 4時間까지 緩慢히 上昇하고 다음 5, 6時間까지는 若

表四. TMV 및 PVX의 담배 식물에서의 번식을 헬체학적으로 측정

바이 러스	감염 기관 적정 가 리스 분 합 헬체의 조 합	2 4 6 8 10 12					
		TMV + TMV - As	1/40 1/40 1/160 1/320 1/320 1/640	TMV + PVX + PVX - As	1/40 1/40 1/320 1/320 1/640 1/1280	TMV + PVX + PVX - As	1/40 1/40 1/320 1/320 1/640 1/640
TMV							
PVX							

TMV-As: TMV 的 항헬체

PVX-As: PVX 的 항헬체



圖四. 바이러스(TMV 및 PVX)의 감염기간에 따른 헬체
학적 적정 가의 변화

○—○ 단독감염에 의한 TMV 및 PVX의 적정가
—□—□ 혼합감염(TMV+PVX)에 의한 적
정가

→ 바이러스의 감염기간 (day)

○—○ 단독감염에 의한 TMV 및 PVX의 적정가
—□—□ 혼합감염(TMV+PVX)에 의한 적
정가

于 下落하였다가 다시 上昇할 傾向으로 보인다.

感染曲線의 起伏을 “바이러스”와 宿主細胞의 相關關係에서 明白히 說明할수는 없다. 그러나 여기서도 紫外線의 “바이러스”為主의 影響만을 考慮한다면 第三段階에서의 感染曲線의 平坦性 또는 PVX에서와 같은 顯著한 低下를 說明할수는 없다. 차라리 感染初期에서는 紫外線은 “바이러스”에 보다 더 顯著하지만 第二段階에서는 “바이러스” 및 宿主細胞가 같이 紫外線照射에 獨立의 인데 第三段階에 와서는 兩者共히 紫外線에 對하여 敏感하여 一旦 合成된 “바이러스”的 一部가 破壞까지 되지만 第四段階에 가면 殘餘 “바이러스”가 다시 繁殖을 開始하는 것으로 보는것이 合理的인듯 하다.

血清學的方法으로 TMV와 PVX의 共同宿主內의 繁殖狀況을 調査한 結果는 다음과 같은 몇가지 興味 있는 事實을 알려주었다. (1) 同一宿主內에서의 TMV와 PVX의 混合感染은 兩 “바이러스”를 각각 單獨感染한 條件에 比하여 最大 2倍의 合成을 可能케 하고 있다. Rochow 및 Ross(1959)는 PVX와 PVY의 담배에의 混合感染結果 PVX가 單獨感染에 比하여 10倍나 더 *G. globosa*에 培養되었다는 것 인데, 本實驗結果는 이들의 結果를 認定할수 있다. (2) TMV와 PVX는宿主인 담배植物안에서 大體로 同一한 速度로 本實驗條件下에 合成되며 “바이러스”的 合成은 2~4日 까지의 潛伏期를 거쳐 4~8日까지 指數函數의 으로 合成이 되지만 8~10日間에는 一旦 平衡을 維持하였다가 다시 10日부터 合成은 指數函數의 으로 上昇한다. (3) 混合感染에 있어서는 2~4日까지의 潛伏期를 지나면 單獨感染以上으로 急曲線을 그려서 合成이 되며 平衡期도 2日쯤 早速히 始作된다. PVX는 10~12日間에 TMV 보다 合成이 遲滯되는듯 하나 이는 今後 實驗에서 反復하여 確認해야 할것이다. Rochow 및 Ross(1954)는 PVX와 TMV의 混合感染을 實驗했을때와 Ross(1950), Rochow 및 Ross(1955)가 PVX와 PVY의 混合感染을 實驗했을때는 PVX의 顯著한 合成만을 認定하고 다른 TMV, 또는 PVY의 合成은 單獨感染에서와 同一함을 認定했다. 그리하여 PVX의 混合感染體系에서의 急增은 PVY의 增進時期와 關聯하여 PVY의 合成物質(Building Blocks)의 一部를 가로챌 수 있을것이라고 推測하였다. 本實驗의 結果는 PVX와 TMV가 混合感染體系에서 다같이 合成을 더하고 있으니 上記한 論逕는 不合理하다. 차라리宿主가 合成物質獲得에 競爭하고 있다고 보는것이 合理的일 것이다.

結論

二種의 植物性 “바이러스”인 TMV와 PVX의 生體內의 合成機作을 紫外線處理 및 血清學的方法으로 研究하였다.

- TMV와 PVX는 in vitro로 UV를 處理할 때宿主 *N. glutinosa*와 *G. globosa*에서 10分間에 각각 28% 및 33%의 感染低下를 나타냈으며 이것은 UV가 “바이러스”粒子에 直接 영향하고 있음을 말한다.
- 接種業에 接種前 in vivo로 UV를 處理할 때 TMV는 in vitro와 비슷이 26%의 感染低下를 나타내는 反面에 PVX는 初期는 64%까지 急度하다가 1分以後부터 上昇하여 10分後에는 126%까지 感染性을 나타낸다. 따라서 UV는 “바이러스”粒子와 마찬가지로 *N. glutinosa*, *G. globosa*의宿主에도 영양을 주며 특히 *G. globosa*(PVX)에서는 感染性이 增進하였다.
- “바이러스”接種後 in vivo로 UV를 一定量(90 sec.) 處理하면 TMV는 Seigel 및 Wildman(1956)의 感染曲線과 비슷했다. 그러나 PVX는 4~6時間까지는 急激한 感染率低下를 나타내고 그後 다시 上昇하기 始作하였다. 이事實은 UV가 “바이러스”와宿主의 어떤 하나의 要因에 단이 아니고 이들의複合體에 영향이 미침을 알수 있다.
- “바이러스”合成過程의 血清學的 滴定結果는 TMV와 PVX를 單獨感染時보다 混合感染時가 더욱 急激히 또 어떤段階에서는 二倍의 血清學的 滴定價를 나타냈다. 또 PVX 보다 TMV의 合成度가 높았다. 이와같이 同一宿主內에서 二個以上의 “바이러스”가 合成될때는 서로 어떤 程度의 合成物質을 둘러싼 경쟁이 発生하는것 같다.

文獻

- Bawden, F.C. and Kleczkowski, A., 1952. Ultraviolet injury to higher Plants counteracted by visible light. Nature 169, 90.
 Bawden, F.C. and Kassanis, B., 1945. The suppression of one plant virus by another. Ann. Appl.

- Biol. 32, 52—57.
- Bawden, F. C. and Kassanis, B., 1941. Some properties of tobacco etch viruses. Ann. Appl. Biol. 28, 107—118.
- Benda, G. T. A., 1955. Some effects of ultraviolet irradiation on leaves of french bean. Ann. Appl. 43, 71—85.
- Bennett, C. W., 1949. Recovery of plants from dodder latent mosaic. Phytopathology 39, 637—646.
- Hooker, W. J., and Kim, W.S. 1959. Inhibititors of potato virus X in leaves of potatoes with different types of resistant to the virus. Am. Potato J. 36, 296.
- Luria, S. E., and Latarjet, R. 1947. Ultraviolet irradiation of bacteriophage during intracellular growth. J. Ba. 53, 149—163.
- Rochow, W.F., and Ross, A.F. 1954. Relative concentration of potato virus X in double and single infections (Abstract). Phytopathology 44, 504.
- Rochow, W.F., and Ross, A.F. 1955. Virus multiplication in plants doubly infected by potato viruses X and Y. Virology 1, 10—27.
- Rose, A.F., 1950. Local lesion formation and virus production following simultaneous inoculation with potato viruses X and Y (Abstract). Phytopathology 40, 24.
- Siegel, A., and Wildman, S.G. 1956. The inactivation of the infectivity of the infectious centers of tobacco mosaic virus by ultraviolet light. Virology 2, 69—82.
- Siegel, A., and Wildman, S.G. 1954. Some natural relationships among strains of tobacco mosaic virus. Phytopathology 44, 277—282.
- Siegel, A., Ginoza, W., and Wildman, S.G. 1957. The early events of infection with tobacco mosaic virus nucleic acid. Virology 3, 554—559.
- Smith, K. M., 1946. The transmission of a plant virus complex by aphids. Parasitology 37, 131—134.
- Stanley, W.M., 1935. Isolation of a crystalline protein possessing the properties of tobacco mosaic virus. Science 81, 644—645.