

Geminivirus에 감염된 *Arabidopsis* 줄기의 이상세포분열에 관한 세포조직학적 연구

박종범* · 이석찬¹

신라대학교 자연과학대학 생물학과, ¹성균관대학교 생명자원과학대학 유전공학과

Cytohisticological Study of Abnormal Cell Division of *Arabidopsis* Stem Infected with Geminivirus

PARK, Jong-Bum* · LEE, Suk Chan¹

Department of Biology, Silla University, Pusan, 617-736, Korea: and ¹Department of Genetic Engineering, Sung Kyun Kwan University, Suwon, 440-746, Korea. *Corresponding author.

The internal structures of *Arabidopsis thaliana* infected with beet curly top virus (BCTV) were studied by light microscopy. Hyperplasia was observed in the inflorescence stems of *Arabidopsis thaliana* ecotype Sei-O at 2 weeks after BCTV-Logan inoculation and callus was induced on symptomatic tissues at 4 weeks after virus inoculation. The infection processes were revealed as follows: hyperplasia of phloem tissue, necrosis of hyperplastic phloems, lacuna formation of necrotic tissues, elongation and enlargement of cortex and epidermal cells surrounding the lacuna formed phloem tissues, induction of cell division in the enlarged cortex and epidermal cells, and induction of callus tissue. Callus formation on *Arabidopsis* was caused by the virus infection, and virus inclusion body was observed in both phloem and callus tissue by azure-A staining.

Key word: *Arabidopsis thaliana*, beet curly top virus, symptom development, hyperplasia, callus induction

*Arabidopsis thaliana*는 십자화과 초본식물로서 경제적으로 중요하지 않은 식물이어서 병원성 식물바이러스와의 상호관계에 대한 보고는 몇 편의 연구논문(Balaze and Lebeurier, 1981; Davis, 1992; Dangle et al., 1992)을 제외하고는 많지 않았으나 *Arabidopsis*가 식물 분자생물학을 연구하는데 있어서 많은 장점이 있다는 보고(Meyerowitz and Pruitt, 1985; Meyerowitz, 1989; Feldmann, 1991; Davis, 1992)가 있는 후, 이 식물을 감염시킬 수 있는 병원성 바이러스들에 대한 연구결과가 많이 보고 되고 있다(Leisner and Howell, 1992; Simon et al., 1992; Dangle, 1993; Dempsey et al., 1993; Lee et al., 1994). 특히 최근에 식물바이러스와 숙주식물인 고등식물과의 복잡한 상호관계를 연구하기 위하여 *Arabidopsis*와 beet curly top virus (BCTV)를 이용한 model system이 개발되었다(Lee et al., 1994). BCTV는 식물 병원성 바이러스로서 single stranded DNA를 genome으로 갖는 geminivirus group의 일원으로 약 44개 과, 300여종의 쌍자엽식물을 감염

시킬 수 있다(Stanley et al., 1992; Hormuzdi and Bisaro, 1993; Stenger et al., 1994). 이 실험 system은 *Arabidopsis*와 BCTV가 각각 숙주식물과 병원성바이러스로써 작은 genome을 가지고 있으며, 또한 두 system에 대한 기초 연구가 많이 되어 있어서 바이러스 감염경로, 저항성 기작 및 감염증상의 유도 현상 등 바이러스와 숙주식물간의 상호작용을 연구할 수 있는 좋은 실험 system을 제공하고 있다(Stenger et al., 1992; Davis, 1992; Lee et al., 1994).

식물바이러스와 숙주식물간의 상호작용을 이해하기 위하여는 바이러스에 감염된 숙주식물의 외부 병징에 관한 연구 뿐만 아니라 감염식물 조직의 내부 구조 변화를 관찰하기 위한 조직해부학적인 연구도 필요하다(Esau, 1967; Schneider, 1973). 바이러스에 감염된 숙주식물에서의 조직해부학적인 연구는 많지 않고 주로 curly top virus에 감염된 사탕무우(*Beta vulgaris*) 잎과 뿌리, 담배(*Nicotiana tabacum*) 줄기, 시금치(*Spinacia oleracea*) 잎 등에서 보고되

었으나(Hoefert and Esau, 1967; Esau, 1976, 1977; Esau and Hoefert, 1973, 1978), *Arabidopsis*에서의 연구는 아직 보고된 바 없다.

*Arabidopsis*와 BCTV system을 사용한 연구보고에 의하면, 바이러스와 숙주식물과의 상호관계를 연구하기 위하여 실험재료로 많이 사용되어온 *Nicotiana benthamiana*보다 더 다양한 감염 증상, 즉 줄기의 캘러스 형성이나 anthocyanin 유도 등과 같은 독특한 증상들이 BCTV에 감염된 *Arabidopsis*에서 나타났다(Lee et al., 1994). 그러나 현재까지 식물바이러스에 감염된 숙주식물에서의 비정상적인 세포분열에 관한 보고가 많지 않고, 특히 감염과정중 식물 바이러스가 숙주식물 조직 내부에 어떠한 변화를 일으켜서 캘러스 형성과 같은 비정상적인 세포분열이 일어나는지에 대한 조직 해부학적인 연구는 거의 보고된 바 없다.

따라서 본 연구는 이들 두 *Arabidopsis*-BCTV system 사이에서 일어나는 여러 상호작용 중 아직까지 어느 식물바이러스-숙주식물 system에서도 관찰이 되지 않은 독특한 감염 증상의 숙주식물의 세포분열 유도와 캘러스 형성 등을 조직 해부학적으로 관찰하고, 궁극적으로는 바이러스 감염후 관찰된 숙주식물에서의 캘러스 유도 원인과 기작을 연구하고자 하였다.

재료 및 방법

식물 및 배양조건

숙주식물로 사용한 *Arabidopsis thaliana* 종자(ecotype Col-O, Sei-O)는 미국 Ohio State University의 *Arabidopsis* Biological Resource Center (ABRC)에서 분양받았으며, 식물 생장은 Lee 등(1994)의 방법에 따라 growth chamber에서 성장시켰다. Growth chamber내의 환경조건은 16시간의 명처리와 8시간의 암처리로 조절된 광주기하에서 온도는 $22 \pm 1^\circ\text{C}$ 로, 습도는 50-80%로 유지하였다.

Beet curly top virus (BCTV) 배양 및 접종

BCTV-Logan 유전자가 도입된 *Agrobacterium*균주는 Dr. D. Stenger (Northern Illinois University)로 부터 분양받았으며, Lee 등(1994)의 방법에 따라 kanamycin, spectinomycin, chloramphenicol이 첨가된 LB배지에서 24시간 배양하여 접종균주로 사용하였다. 대조구 실험을 위하여는 BCTV-Logan 유전자가 도입되지 않은 disarmed *Agrobacterium*을 사용하였다. 접종방법은 *Arabidopsis thaliana* 로제트잎 중앙 부위에 *Agrobacterium* 배양액을 2-3 방울 떨어뜨리고 곤충 표본 제작용 침을 찔러서 감염시키는 agroinoculation방법(Lee et al., 1994)으로 BCTV를 접종한 후 *Arabidopsis*에서

나타나는 여러 가지 감염 증상들을 5-6주 동안 관찰하였다.

광학현미경 관찰

BCTV 유전자가 도입된 *Agrobacterium*과 BCTV 유전자가 도입되지 않은 *Agrobacterium*를 *Arabidopsis thaliana*에 각각 접종한 후 1주일 간격으로 감염 증상부위의 줄기 및 뿌리조직을 증상별로 절단하여 50 mM phosphate buffer (pH 7.0)로 완충된 2.5% glutaraldehyde 고정액으로 실온에서 약 2 시간 고정시켰다. 고정 후 alcohol 상승 농도순으로 탈수하고 ethanol과 LR white로 치환한 다음, 순수 LR white medium으로 실온에서 24시간 매물 시킨 후, 65°C oven에서 24시간 동안 중합반응시켜 절편을 만들었다. 절편은 유리칼을 사용하여 ultramicrotome으로 약 $5 \mu\text{m}$ 두께로 절단한 후, 0.01% toluidine blue로 염색하여 광학현미경으로 관찰하였다.

BCTV inclusion body 염색

BCTV-Logan 유전자가 도입된 *Agrobacterium*과 BCTV 유전자가 도입되지 않은 *Agrobacterium*를 *Arabidopsis thaliana*에 각각 접종한 후 1주일 간격으로 감염증상부위의 줄기 및 뿌리조직을 증상별로 절단하여 70% ethanol에 약 2-3시간동안 담가두어 엽록소를 제거하였다. 엽록소가 제거된 조직을 0.1% azure-A 염색액으로 1시간 염색(Rushing et al., 1987)시킨 후, 양날 면도칼을 사용하여 vibratome (Technical Products International, Inc.)으로 약 $50 \mu\text{m}$ 두께로 절단하여 광학현미경으로 관찰하였다.

결과 및 고찰

BCTV에 감염된 *Arabidopsis thaliana*의 병징

*Arabidopsis thaliana*의 두 ecotype, Sei-O와 Col-O는 BCTV-Logan에 대하여 각각 hypersusceptible과 susceptible 증상을 나타내는 대표적인 ecotype으로 보고되어(Lee et al., 1994) 본 연구에 사용하였다. BCTV-Logan에 접종된 Sei-O는 약 2주 후에 감염증상을 나타내었고 Col-O는 약 3-4주 후에 감염증상을 나타내기 시작하였다. 특히, Sei-O는 독특한 외부형태적 변화를 나타내었는데, 접종 약 2주 후부터 줄기가 점차 부풀어 오르는 증상을 보였고, 약 4주 후에는 줄기와 정단부위에 육안으로 관찰되는 캘러스와 같은 특이한 구조가 형성되었다(Figure 1B). 반면에 Col-O는 접종 약 3주 후부터 줄기가 조금씩 부풀어 올랐으나 그 정도가 Sei-O보다 약하였고, 시간이 경과하여도 캘러스와 같은 구조를 형성하지 않았다(Figure 1D). 이 결과는 Sei-O가 BCTV-Logan에 대하여 Col-O보다 감염증상의 발달과

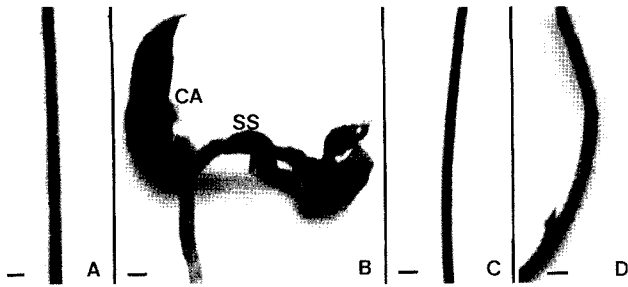


Figure 1. Symptoms observed in the BCTV-infected *A. thaliana*. Callus was induced on inflorescence stems of Sei-O after 4 weeks BCTV inoculation. Bar=1 cm. A. Mock inoculated inflorescence stem of Sei-O; B. Swollen inflorescence stem (SS) and callus (CA) formation on inflorescence stem of BCTV-infected Sei-O; C. Mock inoculated inflorescence stem of Col-O; D. Swollen inflorescence stem of BCTV-infected Col-O.

바이러스의 이동 및 DNA 복제 측면에 있어서 매우 민감하게 반응하였다는 연구보고(Lee and Park, 1996)와 일치한 결과이다. 따라서 두 ecotype의 경우 BCTV 감염후 바이러스 복제양상과 바이러스 감염 증상의 발달이 ecotype에 따라 매우 밀접한 연관이 있음을 알 수 있다. 그러나 BCTV-Logan 유전자가 도입되지 않은 disarmed *Agrobacterium*만을 접종한 Sei-O와 Col-O의 모든 식물체에서는 아무런 감염증상을 나타내지 않았으며 정상식물과 거의 유사한 형태로 성장하였다(Figure 1A, 1C). 이러한 결과는 BCTV 감염 결과 *Arabidopsis*에서 관찰되는 감염증상들(줄기 부풀음, 캘러스 형성 등)이 바이러스 감염에 이용된 *Agrobacteria*에 의한 부수적인 효과 때문에 일어난 증상이 아니라 바이러스 감염 결과에 의한 증상임을 나타내고 있다. 또한 약 46종의 *Arabidopsis thaliana* ecotype을 BCTV-Logan으로 접종한 연구결과(Lee et al., 1994)에 의하면, 46종 ecotype 모두에서 캘러스 형성을 나타낸 것이 아니라 Sei-O를 비롯한 몇 종의 ecotype에서만 캘러스 형성이 나타났기 때문에 캘러스의 형성이 숙주식물의 genotype에 따라 다르게 나타남을 알 수 있다. BCTV-Logan에 감염된 *Arabidopsis* ecotype Sei-O에서 관찰된 캘러스 구조는 식물 병원성 바이러스에 감염된 담배(*Nicotiana benthamiana*)를 비롯한 어떠한 다른 숙주 식물체에서 관찰, 보고된 바 없는 독특한 구조이다. BCTV에 감염된 *N. benthamiana* 줄기에서 나타난 감염증상은 일부 줄기가 약간 부풀어져서 육안으로 식별이 되나 더 이상의 병징진전은 관찰되지 않았다(Data not shown).

BCTV에 감염된 *Arabidopsis thaliana* 내부구조 및 BCTV localization

BCTV 감염후 *Arabidopsis* 줄기에서 유도되는 캘러스 형성과정과 유도 원인을 조사하기 위하여 이들 조직의 내부구조를 캘러스 발생단계별로 관찰하였다. BCTV-Logan 유

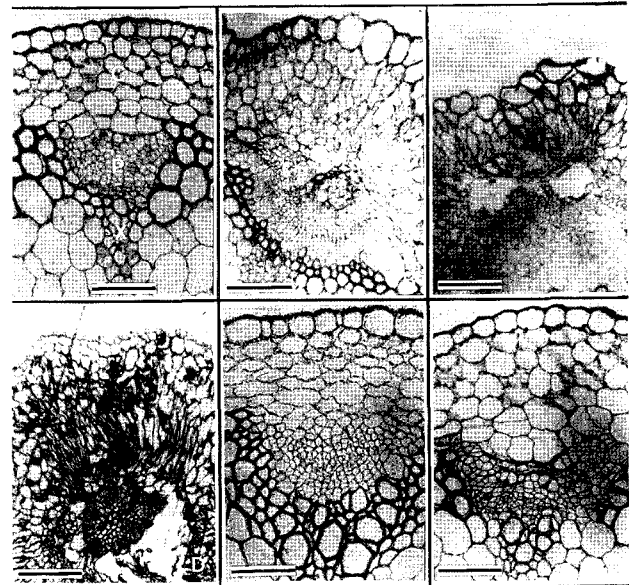


Figure 2. Cross sections of mock inoculated and symptomatic inflorescence stems of BCTV-infected *A. thaliana*. A. Mock inoculated inflorescence stem of Sei-O (bar=25 μ m); B. Hyperplasia and necrosis of phloem tissue of BCTV-infected Sei-O (bar=25 μ m); C. Lacunae formation at the site of necrosed phloem of BCTV-infected Sei-O (bar=50 μ m); D. Callus formation of BCTV-infected Sei-O (bar=50 μ m); E. Mock inoculated inflorescence stem of Col-O (bar=25 μ m); F. Hyperplasia of phloem tissue of BCTV-infected Col-O (bar=25 μ m). E, epidermis; C, cortex; P, phloem; X, xylem; Pi, pith

전자가 도입되지 않은 *Agrobacterium*만을 접종한 *Arabidopsis*의 줄기 내부구조는 정상식물과 거의 유사하여 표피, 피층, 수, 유관속 등의 구조가 뚜렷이 관찰되는 전형적인 초본 쌍자엽 식물의 내부구조를 나타내었다(Figure 2A, 2E). 그러나 Agroinoculation 방법으로 BCTV-Logan에 감염된 *Arabidopsis* ecotype Sei-O의 줄기 내부구조에서는 특이한 변화 양상이 관찰되었다. BCTV-Logan 접종 2주 후 줄기가 부풀어 오른 Sei-O의 증상부위 조직을 횡단절단하여 본 결과, 이러한 증상은 BCTV에 감염된 식물의 사부조직이 이상비대되어 피사가 일어난 후, 그 주위의 피층과 표피조직이 신장, 확대되어 나타나는 것으로 관찰되었다(Figure 2B). 식물바이러스 감염 후 증상이 나타난 숙주식물 사부조직의 비정상적인 변화에 대해서는 여러 세포학자들에 의해서 보고되었다(Esau and Hoefert, 1973, 1978; Schneider, 1973; Esau, 1977) 특히 Esau (1967)는 curly top virus에 감염된 사탕무우 뿌리의 내부구조 변화상을 연구한 결과, 사부조직의 이상비대, 이상비대 조직의 피사, 피사 조직 주위세포의 이상비대의 순서로 내부구조의 변화가 진행되었다고 보고하였다. 그러나 BCTV-Logan 접종 4주 후 캘러스가 형성된 Sei-O 줄기의 증상부위를 횡단절단한 결과는 여태까지 보고되지 않은 특이한 내부구조 변화 양상을 보여주었다. 즉, BCTV 접종 2주 후에 관찰된 피사현상이 나타난 사부 부위

가 점차 파괴되어 작은 lacunae를 형성하였고(Figure 2C), 이 주변의 피층세포들이 비정상적인 세포분열을 하여 캘러스 조직의 유도가 일어나는 것으로 관찰되었다(Figure 2D). 반면 BCTV-Logan에 감염된 *Arabidopsis* ecotype Col-O 줄기에서는 일부 사부조직의 이상비대는 관찰되었으나 괴사현상이나 캘러스조직의 유도는 일어나지 않은 것으로 관찰되었다(Figure 2F). 식물 바이러스에 감염된 숙주식물의 내부구조에 관한 연구는 주로 curly top virus (Esau, 1967, 1976, 1977; Esau and Hoefert, 1973)와 aster yellow virus (Schneider, 1973)에 감염된 사탕무우(*Beta vulgaris*)나 시금치 등에서 연구되었다. 이들 연구에 따르면 curly top virus는 조직 특이성 바이러스로써 사부 조직에만 한정되어 존재하며, 사부조직의 부분적인 이상비대와 괴사현상에 대해서는 보고하였으나(Esau, 1967, 1977; Esau and Hoefert, 1973, 1978), 본 연구에서 관찰한 것과 같은 lacunae 형성이나 캘러스 유도에 대해서는 아직까지 보고된 바 없다. 한편 이들 연구에서 BCTV는 사탕무우나 시금치의 사부유조직과 반세포와 같은 사부조직에서만 존재함이 전자현미경으로 관찰되었다(Esau, 1976; Esau and Hoefert, 1978). 그러나 BCTV-Logan에 감염된 *Arabidopsis* Sei-O에서 유도된 캘러스 조직을 Southern blot 분석한 결과, 캘러스 조직에서도 감염줄기와 뿌리 및 정단부위에서 조사된 것과 같은 수준의 viral DNA가 관찰된 연구결과가 보고되었다(Lee and Park, 1996). 이러한 보고는 curly top virus는 대부분의 숙주 식물에서 사부조직에만 한정되어 존재한다는 지금까지의 연구결과(Esau, 1976; Esau and Hoefert, 1978)와 일치하지 않은 결과이다. BCTV의 존재를 세포내에서 확인하기 위한 방법으로 BCTV DNA를 분석하는 방법(Lee and Park, 1996)도 있으나 본 연구에서는 azure-A 염색법(Rushing et al., 1987)을 이용하여 조직 및 세포내 바이러스의 존재를 광학현미경으로 관찰하였다. Azure-A는 바이러스의 inclusion body를 선택적으로 염색하는 염색시약으로 광학현미경으로 관찰이 용이하며, inclusion body의 존재는 곧 virus가 존재함을 의미한다고 보고되었다(Christie et al., 1986; Rushing et al., 1987). BCTV 접종 2주 후의 Sei-O와 접종 3주 후의 Col-O는 주로 사부조직과 일부 피층세포에 바이러스 inclusion body가 존재하고 있었으며, 각각의 세포내에서는 핵내에서 관찰되었다(Figure 3A, 3B, 3C). 또한 BCTV 접종 4주 후 캘러스를 형성한 Sei-O에서는 inclusion body가 사부 조직 부위를 중심으로 피층세포와 캘러스조직에서 관찰되었다(Figure 3D). 이 결과는 BCTV에 감염된 Sei-O 에서 형성된 캘러스조직에서 BCTV의 존재를 간접적으로 확인한 viral DNA 분석결과(Lee and Park, 1996)와 일치하는 직접적인 자료이다. 이러한 viral DNA 분석결과와 azure-A 염색 결과들은 BCTV가 사부조직이외에 다른 조직 즉, 캘러스조직에서도 존재함을 보여주고 있으며, BCTV가 사부조직으로부터 다른 조직으로 이동하였음을 시사하여 주고 있다.

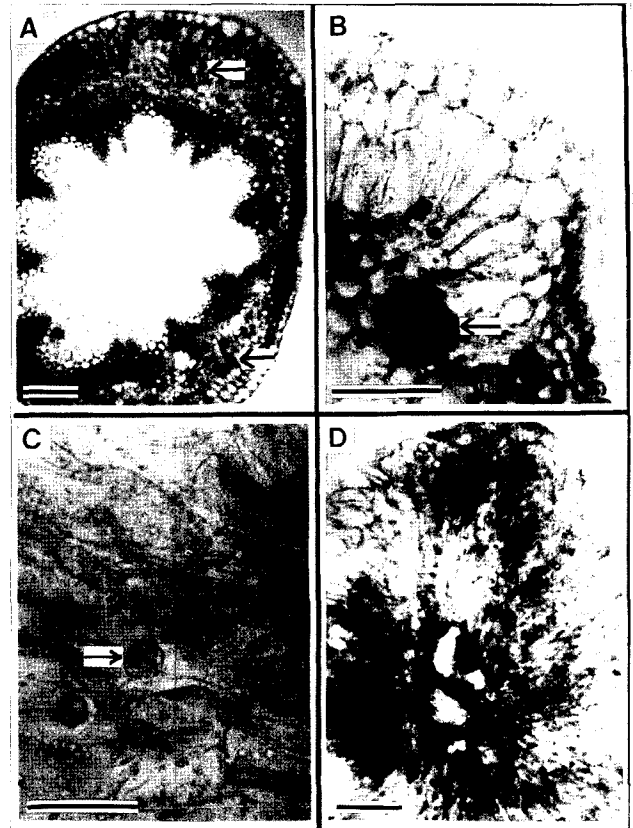


Figure 3. Light micrographs of BCTV-infected *A. thaliana* stem stained with azure-A. Darkly staining nuclear inclusions (arrows) occur in the phloem and cortical cells of BCTV-infected stem. A. Inflorescence stem of BCTV-infected Sei-O (bar=50 μ m); B. Inflorescence stem of BCTV-infected Col-O (bar=50 μ m); C. Higher magnification of BCTV-infected Sei-O stem. Virus particles (arrow) occupies the nucleus of one cell (bar=25 μ m); D. Callus induced after BCTV infection showing dark blue stained inclusion bodies near the necrotic phloem and cortical cells (bar=50 μ m).

또한 이러한 연구 결과들에 의하면 BCTV에 감염된 *Arabidopsis* Sei-O 줄기에서의 캘러스 유도가 바이러스의 감염과 직간접적으로 관계가 있는 것으로 보여진다. BCTV 감염 후 바이러스의 이동 즉, 사부조직에서 다른조직으로의 이동은 이제까지 어느 숙주식물에서도 보고된바 없으며, 앞으로 정확한 이동경로를 조사하기위한 종합적인 연구가 수행되어야 할 것이다.

BCTV에 감염된 *Arabidopsis* ecotype Sei-O에서 나타난 캘러스조직의 유도는 숙주식물세포의 비정상적인 세포분열에 의한 것인데, 이러한 세포분열은 괴사된 사부조직 주위 피층세포들의 세포분열 활성화에 기인하는 것이다. 이에 대한 기작은 아직까지 정확하게 밝혀져 있지 않지만 지금까지의 연구결과를 종합하여 볼 때 두가지 가설로서 설명이 가능하다. 첫번째 가설은 BCTV가 직접 숙주 식물세포의 세포분열을 유도하여 캘러스를 형성한다는 것으로서,

geminivirus의 일종인 tomato golden mosaic virus (TGMV)의 L1 유전자가 숙주식물세포의 세포분열을 유도한다는 연구 보고(Nagar et al., 1995)가 이 가설을 간접적으로 지지하여 주고 있다. BCTV는 DNA 바이러스로써 숙주식물세포내에 침입한 후 바이러스 생활사에 필요한 거의 모든 합성효소와 기질을 숙주세포에 의존하여야 한다. 이때 숙주식물세포가 세포분열중인 세포라면 보다 많은 DNA polymerase를 비롯하여 바이러스 증식에 필요한 genetic machinery를 숙주 세포로부터 이용할 수 있을 것이다. 따라서, 바이러스가 직접 숙주식물세포의 세포분열을 유도할 것이라는 설명이다. 두 번째 가설은 BCTV 유전자와는 직접적인 관계없이 바이러스 감염과정의 일환으로 숙주식물체내 사부조직의 파괴가 일어나고, 이 과정중 식물호르몬의 균형변화가 세포분열을 유도하여 캘러스를 형성한다는 설명이다. 이러한 가설은 BCTV에 감염된 *Arabidopsis* Sei-O의 사부조직이 괴사되었다는 연구결과로부터 가능한데, 사부는 영양분과 유기 대사산물의 주요 통도 조직으로서 BCTV의 감염에 의하여 사부조직이 괴사된다는 것은 대사물질과 식물호르몬의 수송 체계가 파괴되어 이들의 균형에 변화가 나타났음을 시사하여 주고 있기 때문이다. 이 가설은 식물 병원성 바이러스의 감염이 숙주식물의 생장에 영향을 미치는데에는 감염된 식물체 내부에서의 호르몬 합성이 증가하거나 감소하는 등 호르몬 농도의 변화에 기인한다는 보고(Smith et al., 1968)가 이 가설을 간접적으로 지지하고 있다.

적 요

*Arabidopsis thaliana*에 beet curly top virus (BCTV)를 인공접종하여 외부병징 및 조직내부구조 변화를 광학현미경으로 검정하였다. BCTV-Logan에 접종된 *Arabidopsis thaliana* ecotype Sei-O 줄기에서 약 2주 후 이상비대현상이 관찰되었고, 약 4주 후에는 캘러스조직이 형성되었다. 감염된 각 시기별로 증상부위의 Sei-O 줄기를 횡단절단하여 관찰한 결과 다음과 같은 순서, (1) 사부조직의 이상비대, (2) 이상비대된 사부의 괴사, (3) 괴사조직의 lacuna 형성, (4) lacuna형성된 사부 주위의 피층과 표피세포 신장 및 확대, (5) 신장된 피층 및 표피세포에서의 세포분열 유도, (6) 캘러스 조직의 유도 순으로 내부구조 변화가 관찰되었다. BCTV에 감염된 *Arabidopsis*에서의 캘러스 형성은 바이러스의 감염결과로 유도되었으며, azure-A염색법에 의해 바이러스 inclusion body는 사부조직과 캘러스에서도 존재함이 관찰되었다. 본 연구 결과 BCTV에 감염된 *Arabidopsis*에서 관찰된 캘러스 형성의 원인은 감염된 숙주식물의 사부조직의 괴사에 따른 lacuna 주위 피층세포의 세포분열에 기인한 것으로 사료된다.

사사-본 연구는 1996년도 신라대학교 교내학술연구비 지원으로 이루어졌음

인 용 문 헌

- Balaze E, Lebeurier G (1981) *Arabidopsis* is a host of cauliflower mosaic virus. *Arabid Infor Serv* 18: 130-134
- Christie RG, Ko NJ, Falk BW, Hiebert E, Lastra R, Bird J, Kim KS (1986) Light microscopy of geminivirus-induced nuclear inclusion bodies. *Phytopathology* 76: 124-126
- Dangl JL, Holub EB, Deberner T, Lehnackers H, Ritter C, Crute IR (1992) Genetic definition of loci involved in *Arabidopsis*-pathogen interaction. In *Methods in Arabidopsis research*. World Scientific pp 393-418
- Dangl JL (1993) Applications of *Arabidopsis thaliana* to outstanding issues in plant-pathogen interactions. *Int Rev Cytol* 144: 53-83
- Davis KR (1992) *Arabidopsis thaliana* as a model host for studying plant-pathogen interactions. In *Molecular signals in plant-Microbe communications*. Verma, D.P.S. (ed.) Boca Raton: CRC Press, Inc pp 393-406
- Dempsey DA, Wobbe KK, Klessin DF (1993) Resistance and susceptible responses of *Arabidopsis thaliana* to turnip crinkle virus. *Phytopathology* 83: 1021-1029
- Esau K (1967) Anatomy of plant virus infections. *Annu Rev Phytopathol* 5: 45-76
- Esau K (1976) Hyperplastic phloem and its plastids in spinach infected with the curly top virus. *Ann Bot* 40: 637-644
- Esau K (1977) Virus-like particles in nuclei of phloem cells in spinach leaves infected with the curly top virus. *J of Ultrastructure Res* 61: 78-88
- Esau K, Hoefert LL (1973) Particles and associated inclusions in sugarbeet infected with the curly top virus. *Virology* 56: 454-464
- Esau K, Hoefert LL (1978) Hyperplastic phloem in sugarbeet leaves infected with beet curly top virus. *Amer J Bot* 65: 772-783
- Feldmann KA (1991) T-DNA insertion mutagenesis in *Arabidopsis*: Mutational spectrum. *The Plant Journal* 1: 71-82
- Hoefert LL, Esau K (1967) Degeneration of sieve element plastids in sugar beet infected with curly top virus. *Virology* 31: 422-426
- Hormuzdi SG, Bisaro DM (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
- Lee S, Stenger DC, Bisaro DM, Davis KR (1994) Identification of loci in *Arabidopsis* that confer resistance to geminivirus infection. *The Plant Journal* 6: 525-535
- Lee S, Park JB (1996) Auxin effects on symptom development of beet curly top virus infected *Arabidopsis thaliana*. *J of Plant Biology* 39: 249-256

- Leisner SM, Howell SH** (1992) Symptom variation in different *Arabidopsis thaliana* ecotypes produced by cauliflower mosaic virus. *Phytopathology* **82**: 1042-1046
- Meyerowitz EM, Pruitt RE** (1985) *Arabidopsis thaliana* and plant molecular genetics. *Science* **229**: 1214-1218
- Meyerowitz EM** (1989) *Arabidopsis*, a really useful weed. *Cell* **56**: 263-269
- Nagar S, Thomas P, Kevin C, Linda H, Dominique R** (1995) A geminivirus induced expression of a host DNA synthesis protein in terminally differentiated plant cells. *The Plant Cell* **7**: 705-719
- Rushing AE, Sunter G, Dute RR, Bisalo DM** (1987) Ultrastructural aspects of tomato golden mosaic virus infection in tobacco. *Phytopathology* **77**: 1231-1236
- Schneider H** (1973) Cytological and histological aberrations in woody plants following infection with viruses, mycoplasmas, rickettsias, and flagellates. *Annu Rev Phytopathol* **11**: 119-146
- Simon AE, Li XH, Lew JE, Stange R, Zhang C, Polacco M, Carpenter CD** (1992) Susceptibility and resistance of *Arabidopsis thaliana* to turnip crinkle virus. *Mol Plant-Microbe Interact* **5**: 496-503
- Smith SH, McCall SR, Harris JH** (1968) Auxin transport in curly top virus-infected tomato. *Phytopathology* **58**: 1669-1670
- Stanley J, Latham JR, Pinner MS, Bedford I, Markham PG** (1992) Mutational analysis of the monopartite geminivirus beet curly top virus. *Virology* **191**: 396-405
- Stenger DC, Davis KR, Bisaro DM** (1992) Limited replication of tomato golden mosaic virus DNA in explants of nonhost species. *Mol Plant-Microbe Interact* **5**: 525-527
- Stenger DC, Davis KR, Bisaro DM** (1994) Recombinant beet curly top virus genomes exhibit both parental and novel pathogenic phenotypes. *Virology* **200**: 677-685

(1997년 5월 19일 접수)