

잡초에서 분리한 3종 *Cucumber mosaic virus*의 동정과 특성이혁근 · 김성률 · 전용운 · 권순배¹ · 류기현² · 최장경*강원대학교 생물자원공학부, ¹강원도농업기술원, ²서울여자대학교 환경생명과학부Identification and Characterization of Three Isolates of *Cucumber mosaic virus* Isolated from Weed HostsHyeok Geun Lee, Sung Ryul Kim, Yong Woon Jeon, Soon Bae Kwon¹,
Ki Hyun Ryu² and Jang Kyung Choi*

Division of Bio-resources Technology, Kangwon National University, Chuncheon 200-701, Korea

¹Kangwondo Agricultural Research and Extension Services, Chuncheon 200-939, Korea²Division of Environmental and Life Sciences, Seoul Women's University, Seoul 139-744, Korea

(Received on January 14, 2008)

Three isolates of *Cucumber mosaic virus* (CMV) were isolated from weed hosts showing typical mosaic symptoms, and some properties of the viruses were investigated. CMV isolates, designated as Is-CMV, Jd-CMV and Pla-CMV from *Isodon inflexus*, *Jeffersonia dubia* and *Phryma leptostachya* var. *asiatica*, respectively, were identified and characterized by biological reaction in several host plants, serological property, dsRNA analysis, reverse transcription-polymerase chain reaction (RT-PCR), restriction fragment-length polymorphism (RFLP). All isolates systemically infected in *Nicotiana benthamiana*, *Cucurbita pepo* cv. Black beauty and *Cucumis sativus*, and did not reveal any differences in these host plants between the isolates. However, remarkable difference in the symptoms was found between the CMVs in *Capsicum annuum*. Is-CMV induced an asymptomatic symptoms, while Jd-CMV and Pla-CMV produced severe mosaic symptoms in *C. annuum* plants. In dsRNA analysis, all isolates revealed four major bands with estimated molecular size of 3.4, 3.2, 2.1 and 1.0 kbp. The cDNAs of coat protein gene of the isolates were amplified by RT-PCR using a genus-specific single pair primers that designed to amplify a DNA fragment of approximately ranging from 938 to 966 bp. By restriction mapping analysis using RFLP of the RT-PCR products as well as by serological properties of gel diffusion test, the CMV isolates belong to a typical members of CMV subgroup IA. This is the first report on the occurrence of CMV in the three weed hosts.

Keywords : *Cucumber mosaic virus*, Host reaction, RFLP, Subgroup IA, Weed hosts

전 세계적으로 널리 분포하는 *Cucumber mosaic virus* (CMV)는 많은 종류의 작물에 피해를 주고 있으며, 특히 채소류나 화훼류에서는 가장 중요한 바이러스병의 병원 중 하나이다(Tomlinson, 1987). CMV는 *Bromoviridae-Cucumovirus*에 속하며, 계놈은 분자의 크기에 따라 RNA1, RNA2 및 RNA3으로 불리는 3종의 (+)외가닥 RNA(ssRNA)로 구성되어 있다. 또한 RNA3의 3' 영역에 해당하는 서브계놈 RNA(RNA4)가 포함되어 있다(Palukaitis 등, 1992).

지금까지 많은 CMV의 계통들이 보고되었는데, 이들 계통은 주로 기주반응과 혈청학적 관계(Kaper와 Waterworth, 1981), 외피단백질의 펩티드지도와 ELISA(enzyme-linked immunosorbent assay) 분석(Edwards와 Gonsalves, 1983), RNase protection을 이용한 heterogeneity 분석(Owen과 Palukaitis, 1988) 및 RT-PCR(reverse transcription-polymerase chain reaction)을 이용한 외피단백질 유전자의 제한효소 지도 분석(Rizos 등, 1992) 등의 방법에 의해서 구분되고 동정되었다. 이와 같은 연구결과들을 기초로 현재 CMV의 계통은 크게 서브그룹 I과 II로 구분되고 있으며(Owen과 Palukaitis, 1988), 최근에는 RNA3의 5' 말단 비번역영역에 대한 염기서열 분석결과를 토대로 서브그룹 I을 서

*Corresponding author

Phone) +82-33-250-6432, Fax) +82-33-241-1721

E-mail) jkchoi@kangwon.ac.kr

브그룹 IA 및 IB로 세분하고 있다(Roossinck 등, 1999).

2007년 봄, 강원도 춘천시 소재 강원도농업기술원의 포장에서 산박하(*Isodon inflexus* Kudo) 및 깽깽이풀(*Jeffersonia dubia* Benth.)에서 모자이크 증상이 나타난 이병주와 강원대학교 캠퍼스에서 채집한 파리풀(*Phryma leptostachya* var. *asiatica* Hara)에서 채집한 모자이크 증상의 이병주로부터 바이러스를 분리한 결과, CMV의 계통들로 판명되었다. 이들 3종의 잡초로부터 CMV가 분리된 것은 처음이며, 이 논문에서는 잡초에서 분리한 CMV 계통들에 대해서 지금까지 잘 알려진 CMV계통들과 비교 동정하여, 그 특성을 기술하였다.

재료 및 방법

바이러스의 분리. 강원도농업기술원과 강원대학교에서 채집한 3종의 잡초로부터 모자이크 증상의 이병엽(Fig. 1)을 0.01M 인산완충액(pH 7.0)으로 마쇄한 후, 5-6엽기의 *Nicotiana benthamiana*에 접종하였다. 접종 10일 후, 전신 감염된 *N. benthamiana*의 이병엽으로부터 total RNA를 추출하여 CMV-specific 프라이머(Choi 등, 1999)를 이용한 RT-PCR을 실시한 결과, 모든 시료에서 예상된 분자크기의 PCR 산물이 얻어졌으며, 또한 자연 감염된 잡초의 접종원을 이용한 RT-PCR 실험에서도 같은 결과가 나타났기 때문에, 잡초에 감염된 3종의 CMV에 대하여 이하의 실험을 실시하였다. 즉 전신감염된 *N. benthamiana*의 이병엽 즙액을 *Chenopodium amaranticolor*의 전개엽에 접종하여 형성된 국부병반으로부터 단일병반분리를 2회 실시한 다음, 형성된 단일병반을 다시 5-6엽기의 *N. benthamiana*에 접종하여 전신감염된 잎을 공시 바이러스 원으로 사용하였으며, 이들 분리주에 대한 계통명을 산박하에서 분리한 CMV를 Is-CMV, 깽깽이풀에서 분리한 것을 Jd-CMV, 그리고 파리풀에서 분리한 분리주를 Pla-CMV로 명명하였다.

기주범위 및 병징특성. 일반적으로 CMV의 계통분류에 자주 사용되는 지표식물 중, *N. benthamiana*, *N. tabacum*

cv. *Xanthi nc*, *N. glutinosa*, *Capsicum annuum* cv. Chungyang, *C. amaranticolor*, *Vigna unguiculata* cv. Kurotanesanzaku, *Cucumis sativus* 및 *Cucubita pepo* cv. Black beauty를 공시하여 Is-CMV, Jd-CMV 그리고 Pla-CMV의 기주범위와 병징 특성을 각각 조사하였다. 접종은 0.01M 인산완충액과 카보린덤을 이용한 즙액접종법으로 실시하였으며, 3종류의 CMV 및 대조로 이용한 Fny-CMV를 접종한 지표식물을 25-30°C의 온실에 3주 이상 두고, 접종엽 및 상엽에 발현되는 병징을 관찰하였다. 이 때 감염은 되었으나 육안으로 관찰하였을 때 병징이 발현되지 않았을 경우에 대해서는 접종엽과 상엽에 대해서 CMV-specific 프라이머를 이용한 RT-PCR을 실시하여 감염유무를 판정하였다.

바이러스의 동정. 잡초에서 분리한 CMV의 계통을 동정하기 위하여, 감염세포로부터 double stranded RNA(dsRNA)의 검출, 혈청학적 특성 조사, RT-PCR 산물을 이용한 외피단백질 유전자의 제한효소지도 분석 등의 방법을 이용하였다. DsRNA의 검출은 자연 감염된 각 잡초의 잎과 단일병반분리 후 각 분리주를 접종한 *N. benthamiana*의 감염엽으로부터 Morris와 Dodds(1979)의 방법을 이용하여 추출하였다. 추출한 각 바이러스의 dsRNA는 6% polyacrylamide gel에서 1×TAE 완충액(40 mM Tris, 40 mM acetic acid, 2 mM EDTA, pH 7.8)으로 전기영동한 후, ethidium bromide로 염색하여 UV에서 분자의 종류 및 크기를 관찰하였다. 한편 각 CMV분리주의 혈청학적 성질을 조사하기 위하여 Fny-CMV(서브그룹 IA)의 항혈청을 이용한 한천겔이중확산법(Kaper와 Waterworth, 1981)을 이용하였다. 한천겔은 1% agarose를 0.15M NaCl을 포함하는 0.01M 인산완충액(PBS)에 녹여 제조하였다. 이때 이용한 항원은 Fny-CMV, Is-CMV, Jd-CMV, Pla-CMV 및 Er-PSV에 감염된 *N. benthamiana*의 잎을 PBS 완충액에서 마쇄한 즙액을 마이크로튜브에 넣고 12,000 rpm에서 5분간 원심분리하여 얻은 상층액을 사용하였으며, 항원-항체 반응은 실온에서 12시간 정치 후 형성된 침강대를 관찰하였다. 잡초에서 분리한 CMV의 외피단백질유전자의 특성을 비교하기 위하여 각 분리주에 전신감염된 *N.*

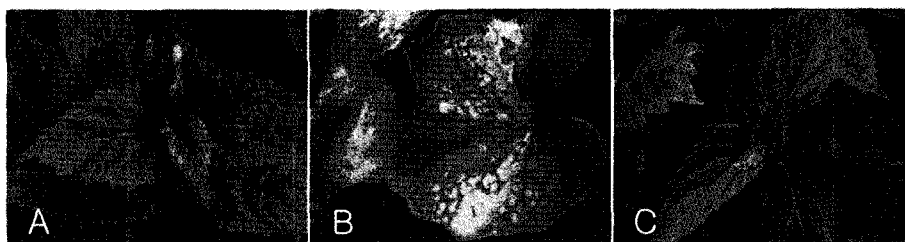


Fig. 1. Mosaic symptoms on *Isodon inflexus* (A), *Jeffersonia dubia* (B) and *Phryma leptostachya* var. *asiatica* (C) used as sources of weed host for isolation of *Cucumber mosaic virus* in this study.

*benthamiana*의 잎을 채취하여 Choi 등(1998)의 방법으로 total RNA를 각각 추출하고, 이를 사용하여 RT-PCR을 실시하였다. RT-PCR은 CMV-specific 프라이머를 이용한 RNA3의 외피단백질유전자를 포함하는 3' 영역, 약 950 bp에 대해서 실시하였다. 이렇게 얻어진 PCR 산물은 대조로 이용한 Fny-CMV(서브그룹 IA), As-CMV(서브그룹 IB), LS-CMV(서브그룹 II) 및 ER-PSV의 PCR 산물과 함께 제한효소 *EcoRI*, *HindIII*, *MspI*, *SalI* 및 *XhoI*으로 처리한 후, 1.2% agarose gel에서 전기영동하여 제한효소절단패턴(restriction fragment-length polymorphism; RFLP)을 분석하여 각 CMV의 서브그룹을 검정하였다.

결과 및 고찰

기주반응 및 병징특성. Is-CMV, Jd-CMV 및 Pla-CMV의 기주범위 및 접종엽과 상엽의 병징에 관한 실험결과를 Table 1에 정리하였다. 잡초에서 분리한 3종의 CMV는 모두 *N. benthamiana*, *N. tabacum* cv. Xanthi nc, *N. glutinosa*, *C. pepo*에서는 전신감염되어 유사한 모자이크 병징을 보였으며, *C. amaranticolor*, *V. unguiculata*에서는 국부 괴사병반이 발현되었다. 그러나 *C. annuum*의 경우,

Table 1. Reaction of indicator plants by mechanical inoculation of the CMV isolates

| Host tested | Is-CMV | Jd-CMV | Pla-CMV | Fny-CMV |
|--|--------|--------|---------|---------|
| <i>Nicotiana benthamiana</i> | -/M | -/M | -/M | -/M |
| <i>N. tabacum</i> cv. Xanthi nc | -/Ch,M | -/M | -/Ch,M | -/M |
| <i>N. glutinosa</i> | -/Ch,M | -/Ch,M | -/M | -/M |
| <i>Capsicum annuum</i> cv. Chungyang | -/- | -/M | -/m | -/M |
| <i>Chenopodium amaranticolor</i> | L/- | L/- | L/- | L/- |
| <i>Vigna unguiculata</i> | L/- | L/- | L/- | L/- |
| <i>Cucumis sativus</i> | -/CS,M | -/CS,M | -/CS,M | -/M |
| <i>Cucurbita pepo</i> cv. Black beauty | -/CS,M | -/CS,M | -/CS,M | -/M |

*Inoculated leaves/upper leaves, M: Mosaic, m: mild mosaic, Ch: Chlorosis, Cs: Chlorotic spot, L: necrotic local lesions, -: symptomless or not infected.

Jd-CMV와 Pla-CMV는 모자이크 증상이 발현되었으나, Is-CMV를 접종한 고추는 병징이 육안으로는 관찰되지 않았다(Fig. 2). 이와 같이 병징발현이 관찰되지 않은 Is-CMV를 접종한 고추의 접종엽과 상엽에 대해서는 CMV-specific 프라이머를 이용한 RT-PCR을 실시한 결과, 양성 반응을 나타냄으로서 바이러스의 무병징 감염이 확인되었다. 이상과 같은 몇몇 주요 CMV의 기주를 이용한 기

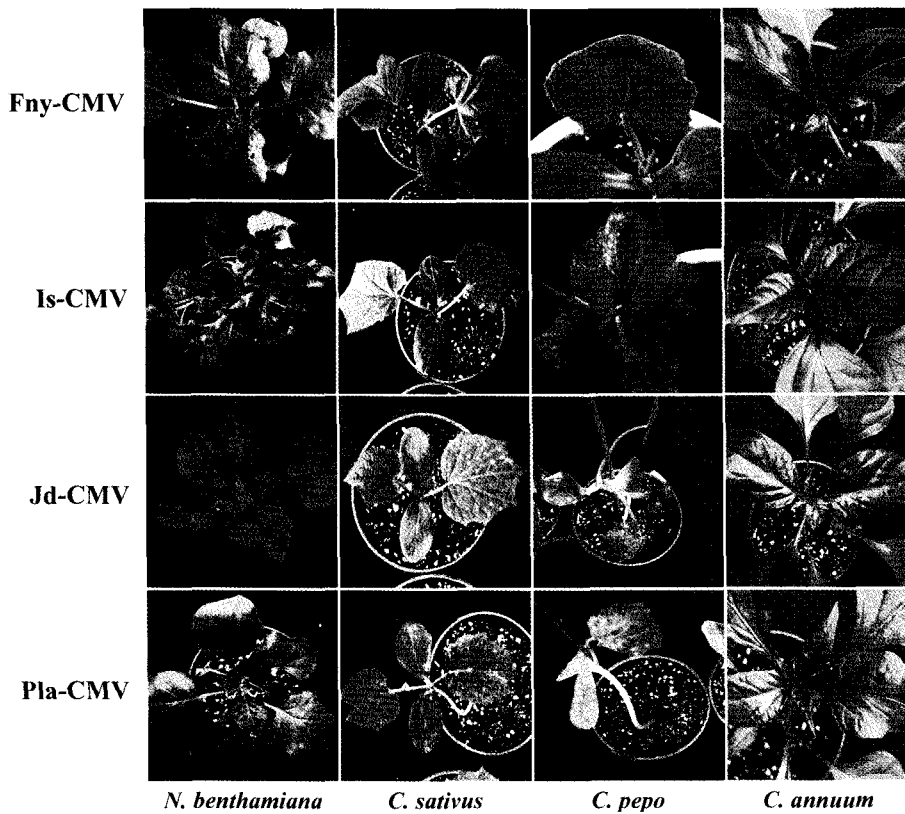


Fig. 2. Systemic symptoms on *Nicotiana benthamiana*, *Cucumis sativus*, *Cucurbita pepo* cv. Black beauty and *Capsicum annuum* cv. Chungyang inoculated with Fny-CMV, Is-CMV, Jd-CMV and Pla-CMV, respectively.

주반응의 결과를 검토해 보았을 때, 잡초로부터 분리한 3종의 CMV분리주 중에서 Jd-CMV와 Pla-CMV는 대조 CMV로 이용한 Fny-CMV와 같은 생물적 특성의 CMV 계통으로 판단되었다. 한편 고추(품종; 청양)에서 특이적인 무병징 감염을 보인 Is-CMV의 경우, 녹광, 두배나 및 부강 등, 다른 품종의 고추에 접종한 결과에서도 녹광에서만 매우 미약한 병징이 발현되었을 뿐, 모두 무병징으로 감염되는 특성을 보였다(데이터는 제시하지 않음). 이러한 결과는 Is-CMV의 게놈 RNA가 고추와 특이적으로 반응하는 유전자의 특성을 가지고 있는 것으로 추정되었다.

DsRNA 분석 및 혈청학적 성질. Morris와 Dodds(1979)의 방법을 이용하여 Is-CMV, Jd-CMV 및 Pla-CMV에 감염된 *N. benthamiana*로부터 추출한 dsRNA를 전기영동한 결과, 모든 분리주는 대조로 이용한 Fny-CMV와 마찬가지로 약 3.4, 3.2, 2.1 및 1.0 kbp의 분자크기를 갖는 4종의 dsRNA가 검출되었다(Fig. 3). 이와 같은 결과는 dsRNA 검출법을 통하여 잡초에서 분리한 3종의 바이러스가 CMV의 계통이라는 것을 간편하게 재확인할 수 있었다. 특히 이 dsRNA 분석은 CMV와 같이 분절게놈을 가진 바이러스를 효과적으로 검출할 수 있는 수단이 된다는 보고(Dodds, 1993)로 미루어 볼 때, CMV를 자연계에서 분리하는 1차적인 수단으로 활용이 가능할 것으로 생각되었다.

한편 Fny-CMV의 항혈청을 이용한 한천겔이중확산법의 실험 결과, 3종 CMV분리주의 항원은 Fny-CMV의 항혈청에 대해서 한 종의 뚜렷한 침강대를 형성하였으며, Fny-CMV의 항원에 의해서 형성된 침강선과 융합하였다(Fig. 4). 그러나 ER-PSV에 감염된 즙액 또는 건전 *N. benthamiana*의 즙액과는 침강선이 형성되지 않았다. 이러

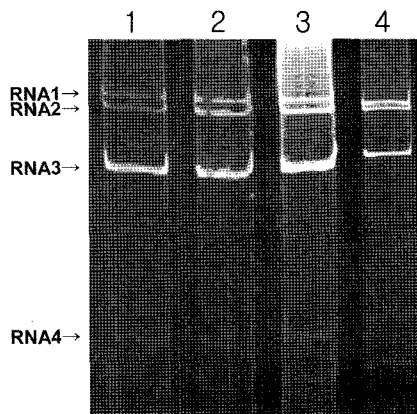


Fig. 3. Polyacrylamide gel electrophoresis of dsRNA isolated from *Nicotiana benthamiana* infected with Fny-CMV (lane 1), Is-CMV (lane 2), Jd-CMV (lane 3) and Pla-CMV (lane 4). Aliquots of dsRNA purified by CF-11 cellulose were electrophoresed in 6% polyacrylamide gel and stained with ethidium bromide.

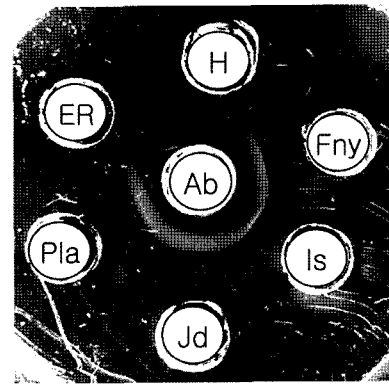


Fig. 4. Agar gel immunodiffusion test using an antiserum to Fny-CMV (Ab). The peripheral wells contain the crude sap from *Nicotiana benthamiana* infected with Fny-CMV (Fny), Is-CMV (Is), Jd-CMV (Jd), Pla-CMV (Pla), ER-PSV (ER) and healthy plant (H), respectively.

한 결과는 Is-CMV, Jd-CMV 및 Pla-CMV가 혈청학적으로 서브그룹 I에 속하는 Fny-CMV와 같은 CMV 계통이라는 것을 시사하였다.

RT-PCR 및 제한효소지도. CMV-specific 프라이머를 이용하여 RNA3의 외피단백질유전자를 포함하는 3' 영역에 대한 RT-PCR을 실시한 결과, Is-CMV, Jd-CMV 및 Pla-CMV에 감염된 *N. benthamiana*에서 추출한 RNA로부터 모두 약 950 bp 크기의 cDNA가 증폭되었다(Fig. 5). 이때 대조로 사용한 Fny-CMV(서브그룹 IA), As-CMV(서브그룹 IB), LS-CMV(서브그룹 II) 및 ER-PSV의 RT-PCR 산물과 함께 제한효소 *EcoRI*, *HindIII*, *MspI*, *Sall* 및 *XhoI*으로 처리한 후, agarose gel에서 전기영동하여 제한효소 절단패턴을 분석하였다. 그 결과 공시한 3종 CMV분리주의 cDNA는 *EcoRI*으로 처리하였을 때에는 모두 절단되지 않았으며, *HindIII*, *MspI*, *Sall* 및 *XhoI*의 처리에서는 각각 2개의 절편으로 절단되는 특성을 보였다(Fig. 5). 이와 같은 결과는 서브그룹 IB나 II에 속하는 CMV의 절단 패턴과는 완전히 다른 양상을 보임으로서 공시한 3종의 잡초 CMV는 모두 서브그룹 IA에 속하는 바이러스로 해석되었다. 또한 RNA3의 3' 영역에 대한 *HindIII*, *Sall* 및 *XhoI*의 절단 패턴(Choi 등, 1999)이나 외피단백질 영역에 대한 *MspI*과 *EcoRI*을 이용한 제한효소 절단패턴(Singh 등, 1995)이 CMV의 서브그룹을 결정하는데 매우 유용하다는 보고 와도 일치하는 결과를 나타냄으로서, 이 영역에 대한 RFLP 해석이 CMV의 서브그룹을 결정하는데 좋은 자료로 활용될 수 있을 것으로 판단되었다.

잡초로부터 분리된 CMV에 대한 고찰. 지금까지 자연 감염된 잡초로부터 CMV를 분리 동정한 보고는 대단히 많다(小室와 明日山, 1955; Tomlinson 등, 1970; Duffus,

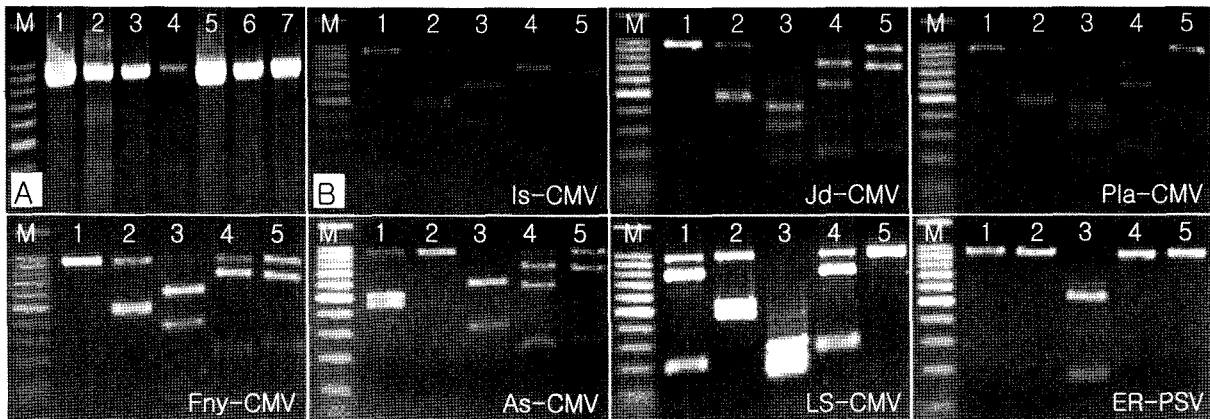


Fig. 5. (A) Agarose gel electrophoresis of amplified PCR products obtained by the RT-PCR using the CPTALL primers. Lane M, 100 kb DNA ladder; Lane 1, Fny-CMV; Lane 2, As-CMV; Lane 3, LS-CMV; Lane 4, Is-CMV; Lane 5, Jd-CMV; Lane 6, Pla-CMV; Lane 7, ER-PSV, respectively. (B) RFLP analysis of cDNAs obtained from Fig. 5A. Digested restriction fragments were separated on a 1.2% agarose gel and stained with ethidium bromide. Lane M, 100 kb DNA ladder; Lane 1, *EcoRI*; Lane 2, *HindIII*; Lane 3, *MspI*; Lane 4, *Sall*; and Lane 5, *XhoI*, respectively.

1971; Bruckart와 Lorbeer, 1976; Choi 등, 1990; Kwon 등, 2000; Choi 등, 2004). 이들 대부분은 다른 바이러스에 비해 기주범위가 매우 넓은 CMV가 작물에서의 바이러스 전염원으로서 잡초가 중요한 역할을 하고 있다는 점을 증명하기 위한 연구가 주류를 이루고 있다. 그러나 지금까지 이 연구에서 공시한 3종의 잡초로부터는 CMV를 분리 동정한 보고가 없는 것으로 미루어, 산박하 등 3종의 잡초에서 분리한 CMV는 이 논문이 최초로 여겨진다. 한편 한국식물병명목록(한국식물병리학회, 2004)에는 여러 종류의 잡초로부터 CMV의 분리 동정이 기재되어 있다. 그러나 이들 중 많은 것은 CMV의 기주범위 실험을 수행하기 위하여, 한 계통의 CMV를 잡초 등 여러 종의 식물에 접종하여 양성반응 나타낸 결과를 기술한 논문으로부터 발체된 것이다(정 등, 1975). 따라서 자연 감염된 잡초로부터 CMV가 분리 동정된 것과는 많은 차이가 있기 때문에, 이 부분의 기재에 대한 재검토가 필요할 것으로 생각된다.

요 약

산박하(*Isodon inflexus*)의 Is-CMV, 깽깽이풀(*Jeffersonia dubia*)의 Jd-CMV 및 파리풀(*Phryma leptostachya* var. *asiatica*)의 Pla-CMV 등, 3종의 잡초에서 분리한 *Cucumber mosaic virus*(CMV)를 공시하여, 기주반응 실험, dsRNA 분석, 혈청학적 성질조사, RT-PCR 및 RFLP 등의 실험을 통하여 각 바이러스를 동정하고, 특성을 구분하였다. 잡초로부터 분리한 3종의 CMV는 *Nicotiana benthamiana*, *N. tabacum* cv. Xanthi nc, *N. glutinosa*, *Cucubita pepo*

cv. Black beauty에는 모두 유사한 모자이크 병징을 발현하였으며, *Chenopodium amaranticolor*와 *Vigna unguiculata* cv. Kurotanesanzaku에서는 국부 괴사병반이 발현되었다. 한편 고추(*Capsicum annuum* cv. Chungyang)에서는 Jd-CMV와 Pla-CMV는 전형적인 모자이크 증상을 발현하였으나, Is-CMV는 병징이 나타나지 않고 무병징으로 감염되는 특성을 보였다. Is-CMV, Jd-CMV 및 Pla-CMV에 감염된 *N. benthamiana*로부터 추출한 dsRNA는 모두 약 3.4, 3.2, 2.1 및 1.0 kbp의 분자크기를 갖는 4종의 dsRNA 밴드가 검출되었으며, 대조로 이용한 Fny-CMV의 dsRNA 패턴과 같았다. Is-CMV, Jd-CMV 및 Pla-CMV에 감염된 *N. benthamiana*의 즙액을 항원으로 이용하여 Fny-CMV의 항혈청과 한천겔이중확산법으로 조사한 혈청학적 실험 결과는 모든 항원이 한 종의 뚜렷한 침강선을 형성하였으며, Fny-CMV의 항원에 의해서 형성된 침강선과 융합함으로써 서브그룹 I에 속하는 계통들로 판단되었다. 또한 Is-CMV, Jd-CMV 및 Pla-CMV에 감염된 *N. benthamiana*로부터 추출한 RNA를 이용하여 CMV-specific 프라이머를 이용한 외피단백질유전자를 포함하는 RNA3의 3' 영역에 대한 RT-PCR을 실시한 결과, Fny-CMV와 마찬가지로 약 950 bp 크기의 cDNA가 증폭되었다. 증폭된 각각의 cDNA를 *EcoRI*로 처리하였을 때에는 절단되지 않았으며, *HindIII*, *MspI*, *Sall* 그리고 *XhoI*에서는 2개의 절편으로 절단되었다. 이와 같은 결과는 Fny-CMV의 절단 패턴과 일치하는 것으로 Is-CMV, Jd-CMV 그리고 Pla-CMV는 서브그룹 IA에 속하는 계통으로 확인되었다. 이들 3종의 잡초로부터 CMV가 분리 동정된 것은 이 논문이 처음이다.

감사의 글

본 연구는 2007년도 농촌진흥청 바이오그린21사업의 지원으로 수행된 결과의 일부입니다.

참고문헌

- Bruckart, W. L. and Lorbeer, J. W. 1976. Cucumber mosaic virus in weed hosts near commercial fields of lettuce and celery. *Phytopathology* 66: 253-259.
- Choi, G. S., Kim, J. H., Kim, J. S. and Choi, J. K. 2004. Characterization of *Cucumber mosaic virus* isolated from water chickweed (*Stellaria aquatica*). *Plant Pathol. J.* 20: 131-134.
- Choi, J. K., Kwon, S. B., Lee, S. Y. and Park, W. M. 1990. Some properties of two isolates of cucumber mosaic virus isolated from *Aster yomena* Makino and *Commelina communis* L.. *Korean J. Plant Pathol.* 6: 138-143.
- 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.
- Choi, S. K., Choi, J. K., Park, W. M. and Ryu, K. H. 1999. RT-PCR detection and identification of three species of cucumoviruses with a genus-specific single pair of primers. *J. Virol. Methods* 83: 67-73.
- Dodds, J. A. 1993. DsRNA in diagnosis. In : *Diagnosis of Plant Virus Diseases*, ed. by R.E.F. Matthews. pp. 273-295. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Duffus, J. E. 1971. Role of weeds in the incidence of virus diseases. *Ann. Rev. Phytopathol.* 9: 319-340.
- Edwards, M. C. and Gonsalves, D. 1983. Grouping of seven biologically defined isolates of cucumber mosaic virus by peptide mapping. *Phytopathology* 73: 1117-1120.
- 한국식물병리학회. 2004. 한국식물병명목록. 제4판. 한국식물병리학회 pp. 567-703.
- 정봉조, 박해철, 이순형. 1975. 한국에서의 오이모자이크 바이러스의 기주범위에 관한 연구. *한국식물보호학회지* 14: 185-192.
- Kaper, J. M. and Waterworth, H. E. 1981. Cucumoviruses. In : *Handbook of Plant Virus Infections*, ed. by E. Kurstak, pp. 257-332. Elsevier/Holland Biomedical, New York, USA.
- 小室康雄, 明日山秀文. 1955. キュウリモザイク病ウイルスに関する研究. (II) 東京付近における各種モザイク症状株からの分離. *日植病報* 20: 77-82.
- Kwon, S. J., Choi, H. S., Han, J. H., La, Y. J. and Kim, K. H. 2000. Three different viruses isolated from typical weed plants that grown adjacent to common crop fields. *Plant Pathol. J.* 16: 297-305.
- 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.
- Owen, J. and Palukaitis, P. 1988. Characterization of cucumber mosaic virus. I. Molecular heterogeneity mapping of RNA3 in eight CMV strains. *Virology* 166: 496-502.
- Palukaitis, P., Roossinck, M. J., Dietzgen, R. G. and Francki, R. I. B. 1992. Cucumber mosaic virus. *Adv. Virus. Res.* 41: 281-348.
- Rizos, H., Gunn, L. V., Pares, R. D. and Gillings, M. R. 1992. Differentiation of cucumber mosaic virus isolates using the polymerase chain reaction. *J. Gen. Virol.* 73: 2009-2103.
- Roossinck, M. J., Zhang, L. and Hellwald, K. H. 1999. Rearrangement in the 5' nontranslated region and phylogenetic analysis of cucumber mosaic virus RNA3 indicated radial evolution of three subgroups. *J. Virol.* 73: 6752-6758.
- 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.
- Tomlinson, J. A. 1987. Epidemiology and control of virus diseases of vegetables. *Ann. Appl. Biol.* 110: 661-681.
- Tomlinson, J. A., Carter, A. L., Dale, W. T. and Simpson, C. J. 1970. Weed plants as sources of cucumber mosaic virus. *Ann. Appl. Biol.* 66: 11-16.