

Derleme/Review

Tospovirüslerin Tripsler ile Taşınma Mekanizmaları

Cemile AKCURA, Mehmet Ali ŞEVİK*

Ondokuz Mayıs Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, Samsun
*e-posta: malis@omu.edu.tr; tel: 0(362) 312 19 19; fax: 0(362) 457 60 34

Özet: Tospovirüsler, Bunyaviridae familyası *Tospovirus* cinsi içerisinde yer almaktadırlar. Tospovirüsler, Thysanoptera takımı Thripidae familyası içerisinde yer alan trips türleri ile persistent olarak taşınmaktadır ve dünya çapında ekonomik öneme sahip birçok bitki türünde önemli verim kayıplarına yol açmaktadır. Tospovirus, trips ve konukçu bitki arasındaki spesifik ve kompleks ilişkiler, tospovirüslerin neden olduğu hastalıkların epidemi yapmasına neden olabilmektedir. Bu derlemede, tospovirüslerin tripsler tarafından kazanılması ve taşınması sırasında gerçekleşen biyolojik olaylar ve interaksyonlar ele alınmış, vektör bünyesine virüsün giriş mekanizması ve virüsün trips tarafından kazanılması, replikasyonu ve taşınması sırasında viral membran glikoproteinlerinin rolleri hakkında bilgiler yer almaktadır.

Anahtar kelimeler: Tospovirus, Trips, Taşınma, Vektör, Glikoprotein

Thrips Transmission Mechanisms of Tospoviruses

Abstract: Tospoviruses are viruses in the genus *Tospovirus* which belong to the family Bunyaviridae. Tospoviruses are transmitted in a persistent manner by thrips belonging to the family Thripidae of the order Thysanoptera. Thrips-transmitted tospoviruses cause severe yield losses to several economically important crops worldwide. The complex and specific interplay between thrips, tospoviruses, and plant hosts leads to outbreaks of crop disease epidemics. In this review, we focus on the biological processes and interactions involved in the acquisition and transmission of tospoviruses by their thrips vectors. Here, the mechanism governing tospovirus entry into vector, the role of viral membrane glycoproteins in virus acquisition, replication, and movement through thrips were discussed.

Key words: Tospovirus, Thrips, Transmission, Vector, Glycoprotein

Giriş

Dünyada ve ülkemizde son yıllarda, Dometes lekeli solgunluk virüsü (*Tomato spotted wilt virus*, TSWV) başta olmak üzere birçok *Tospovirus*, tarımsal ürünlerde salgınlar oluşturmakta ve önemli verim kayıplarına yol açmaktadır (Pappu et al. 2009). *Tospovirus* cinsi Bunyaviridae familyası içerisinde yer almaktadır (Saidi and Warade 2008). Bunyaviridae familyası insan, hayvan ve bitkileri enfekte eden çok önemli virüs hastalık etmenlerini içermektedir. Bu familya içerisinde 5 cins (*Bunyavirus*, *Phylebovirus*, *Nairovirus*, *Hantavirus*, *Tospovirus*) yer almaktadır. Ancak bunlar arasında sadece *Tospovirus* cinsi içerisinde bitkileri hastalandıran pek çok viral etmen yer almaktadır (Horne and Vanlandingham 2014).

Tospovirüsler, lipit membranla çevrili, 80-120 nm çapında küresel partiküllere sahiptir. Virüs partikülleri %5 nükleik asit, %70 protein, %20 lipit ve %5 karbonhidrat içermektedir (Adkins 2000). Virüs partikülleri bir negatif sense (-) ve iki ambisense tek sarmal RNA (ssRNA) olmak üzere üçlü ssRNA genomuna sahiptirler ve moleküler büyüklüklerine göre; L RNA (8,9 kb), M RNA (4,8 kb) ve S RNA (2,9 kb) olarak isimlendirilir. L RNA; virüs ile enfekteli hücrelerde replikasyondan sorumlu RdRp enzimini kodlar (Chapman et al. 2003; Whitfield et al. 2005). M RNA; viral negatif polaritedeki RNA segmenti NSm (+) proteinini kodlar. Bu protein virüs partiküllerinin hücreden hücreye taşınmasında rol oynar (Bargen et al. 2001). Pozitif polaritede komplementer cRNA, tospoviruslerin tripsler ile taşınmasında etkili olan G1(=G_C) ve G2(=G_N) proteinlerini kodlar (Snippe et al. 2007). S RNA; negatif polaritedeki viral RNA segmenti NSs (+) proteinini kodlamakta ve cRNA Nükleoprotein (N) yani kılıf proteininin sentezlenmesini sağlamaktadır (Uhrig et al. 1999; Tsompana et al. 2005). *Tospovirus* cinsi üyeleri Thysanoptera takımı içerisinde yer alan birçok trips türü ile taşınmaktadır. Bitki zararlısı olan ve

virüslerin taşınmasında vektör olan türler sadece Thripidae familyası içerisinde yer almaktadır. Tripsler başta *Tospovirus* olmak üzere farklı virüs grubundan önemli virüs hastalık etmenlerinin taşıyıcısı konumundadır (Jones 2005). Özellikle 1980'li yıllardan sonra Dünya çapında kültür bitkileri ve süs bitkilerini olumsuz yönde etkileyerek büyük verim kayıplarına yol açan tospovirüslerin yayılmasında ve epidemiy oluşturmasında vektör trips türleri büyük rol oynamaktadır (Tentchev et al. 2011).

Tospovirüslerin yayılmasında etkili olan spesifik olayları anlayabilmek için, virüslerin yayılmasına aracılık eden tripsin anatomik yapısının ve virüslerin tripslerdeki taşınma ve replikasyon mekanizmasının açıklığa kavuşturulması son derece önemlidir. Bu makalede özellikle tospovirüsleri taşıyan trips türleri ve bu türlerin virüsleri taşıma mekanizmaları hakkında kısa bilgiler sunulmuştur.

Tospovirüslerin Tripsler İle Taşınma Mekanizmaları

Tospovirüslerin Thrips Vektörleri

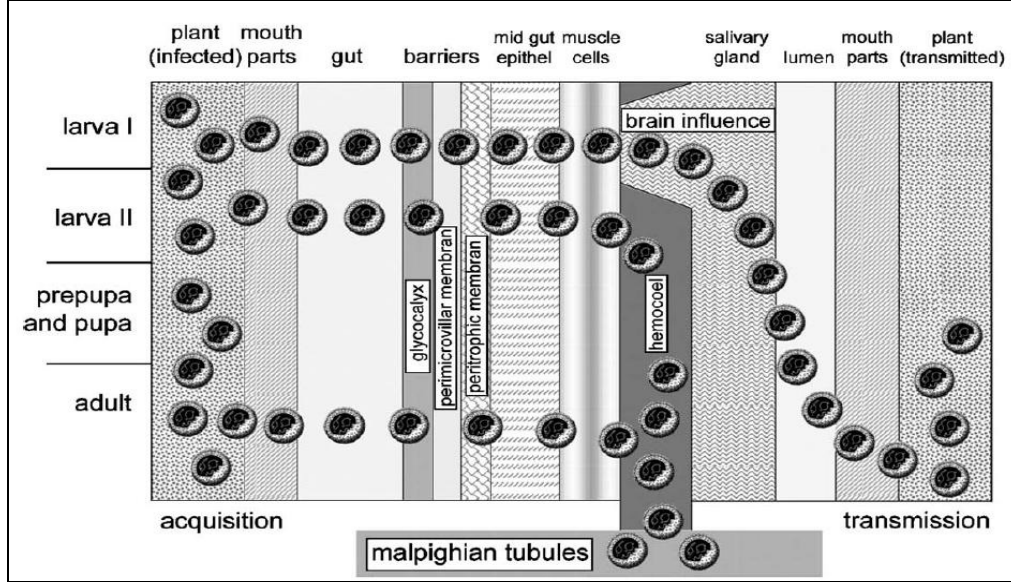
Virüs vektörü tripsler, Arthropoda şubesi Insecta sınıfına bağlı Thysanoptera takımı, Thripidae familyası içerisinde yer almaktadır. Tripslerin bitkilerde beslenmeleri dışında diğer bir zararı önemli bitki virüs hastalık etmenlerinin taşıyıcısı olmasıdır (Jones 2005; Tsompana and Moyer 2008). Yaklaşık 5000 trips türünden sadece 14 tanesi tospovirüslerin etkili bir şekilde taşıyıcısı konumundadır (Nagata et al. 2004; Riley et al. 2011). Tospovirus cinsine ait 17 virüs hastalık etmeni, 14 trips türü tarafından taşınmaktadır (Tablo 1).

Tablo 1. Tospovirus cinsi içerisinde yer alan viral etmenler ve vektör trips türleri (Şevik 2008; Pappu et al. 2009).

Tospovirüs	Kısa adı	Vektörü
<i>Tomato spotted wilt virus</i>	TSWV	<i>Frankliniella occidentalis</i>
		<i>F. intonsa</i>
		<i>F. bispinosa</i>
		<i>F. fusca</i>
		<i>F. schultzei</i>
		<i>F. cephalica</i>
		<i>F. gemina</i>
		<i>Thrips tabaci</i>
<i>T. setosus</i>		
<i>Capsicum chlorosis virus</i>	CaCV	<i>Ceratothripoides claratris</i>
<i>Calla lily chlorotic spot virus</i>	CCSV	<i>T. palmi</i>
<i>Chrysanthemum stem necrosis virus</i>	CSNV	<i>F. occidentalis</i>
		<i>F. schultzei</i>
		<i>F. gemina</i>
<i>Groundnut ringspot virus</i>	GRSV	<i>F. occidentalis</i>
		<i>F. intonsa</i>
		<i>F. schultzei</i>
		<i>F. gemina</i>
<i>Groundnut bud necrosis virus</i>	GBNV	<i>F. schultzei</i>
		<i>T. palmi</i>
		<i>Scirtothrips dorsalis</i>
<i>Impatiens necrotic spot virus</i>	INSV	<i>F. occidentalis</i>
		<i>F. intonsa</i>
		<i>F. schultzei</i>
<i>Iris yellow spot virus</i>	IYSV	<i>T. tabaci</i>
<i>Melon yellow spot virus</i>	MYSV	<i>T. palmi</i>
<i>Peanut chlorotic fan-spot virus</i>	PCFV	<i>S. dorsalis</i>
<i>Peanut yellow spot virus</i>	PYSV	<i>S. dorsalis</i>
<i>Polygonum ring spot virus</i>	PoIRSV	<i>Dictyothrips betae</i>
<i>Tomato chlorotic spot virus</i>	TCSV	<i>F. occidentalis</i>
		<i>F. intonsa</i>
		<i>F. schultzei</i>
<i>Tomato yellow fruit ring virus</i>	TFYRV	<i>T. tabaci</i>
<i>Watermelon bud necrosis virus</i>	WBNV	<i>T. palmi</i>
<i>Watermelon silver mottle virus</i>	WSMV	<i>T. palmi</i>
<i>Zucchini lethal chlorosis virus</i>	ZLCV	<i>F. zucchini</i>

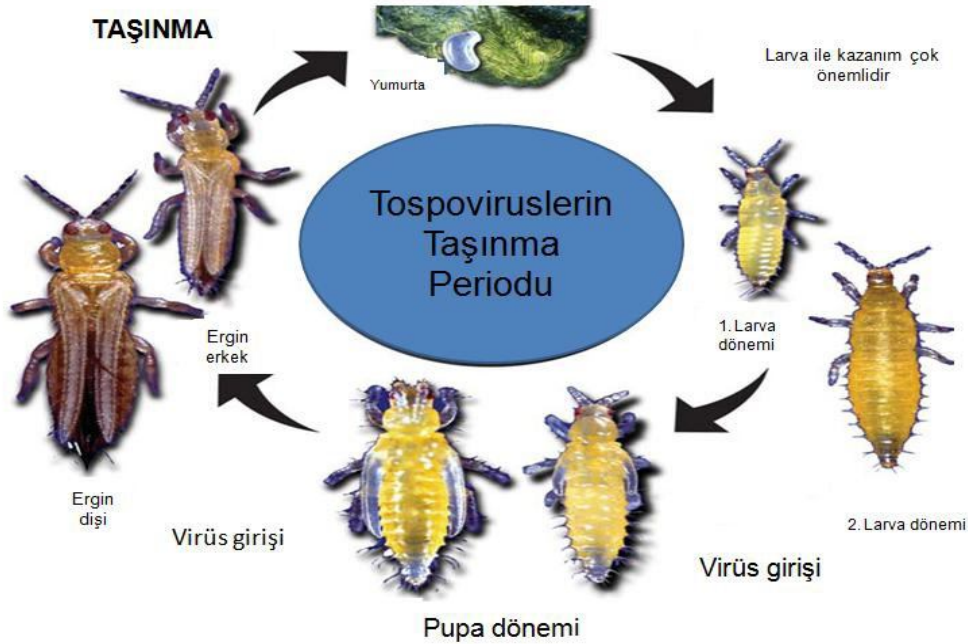
Tospovirus-Trips İlişkisi

Virüsün vektör bünyesine girişi, sirkülasyonu ve replikasyonu karmaşık bir dizi olaylar sonucunda gerçekleşir. Bu süreç kısaca **1**; enfekteli bitki hücrelerinden virüs partiküllerinin kazanılması, **2**; virüslerin trips bünyesinde bağlanabileceği özel bölgelere ulaşması, **3**; virüsün vektör bünyesinde replikasyonu, **4**; tripslerin beslenmesi sırasında virüs partiküllerinin salgı ile tekrar sağlıklı bitkilere aktarılması, **5**; bitki hücrelerinde enfeksiyon bölgesine virüs partiküllerinin dağılması, şeklinde işlemektedir (Şekil 1).



Şekil 1. Larva ve ergin dönemde kazanılan virüsün taşınma aşamaları (Whitfield et al. 2005).

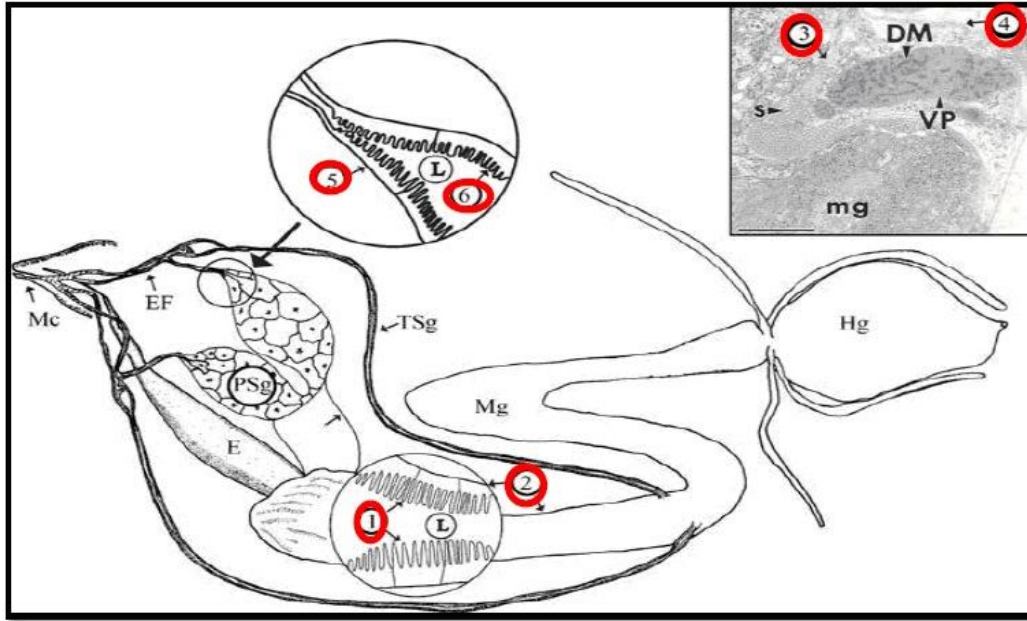
Tospovirüs-trips ilişkisinde, tripslerin biyolojik dönemi kritik rol oynamaktadır (Nagata and Peters 2001). Tripsler neometabola (yumurta, 2 nimf dönemi, prepupa, pupa ve ergin) başkalaşım geçirirler. Tripsler tarafından 1. larva ve 2. larva dönemlerinde virüs kazanılır, düşük oranda 2. larva evresinde ve tripsler tarafından esas taşınma ise ergin dönemde gerçekleşmektedir (Şekil 2).



Şekil 2. Tospovirüslerin tripsler ile biyolojik döneme göre taşınma periyodu (Whitfield et al. 2005).

Virüsün Tripslere Giriş Mekanizması, Sirkülasyonu ve Replikasyonu

Virüsün vektör bünyesine girişi, sirkülasyonu ve replikasyonu karmaşık bir dizi olaylar sonucunda gerçekleşmektedir. Vektör bünyesinde virüsün sirkülasyonu için, vektör böcek membranları boyunca virüslerin hareket etmesi ve membranlara bağlanma özelliği göstermesi gerekmektedir. Bir konukçu bitkiye tospoviruslerin tripsler ile taşınabilmesi için virüs partiküllerinin, 6 membran bariyeri içeren en az 3 böcek organını (orta bağırsak, iç kas hücreleri ve tükürük bezleri) geçmesi gerekmektedir. Bu bariyerler; tospovirus partikülleri ağız yoluyla alınmasıyla ön bağırsak yoluyla orta bağırsak lümenine giriş yaparak, fırça benzeri kenarlara sahip apikal membrana (1) ilerlemekte ve orta bağırsakta replike olmaktadır. Daha sonra virüs replikasyonunun devam ettiği iç kas hücrelerindeki (2) bazal membrana (3) geçmektedir. Virüsler bu bazal membrandan çıkarak diğer taraftaki bazal membran (4) hücrelerine geçer ve daha sonra tükürük bezlerine (5) giriş yaparlar. Virüs partikülleri apikal membranın diğer tarafında tükürük bezlerinden (6) çıkar ve tripslerin beslenmesi esnasında tükürük salgılarıyla birlikte bitkiye aktarılır (Nagata et al. 2002; de Assis Filho et al. 2004; Whitfield et al. 2005) (Şekil 3).

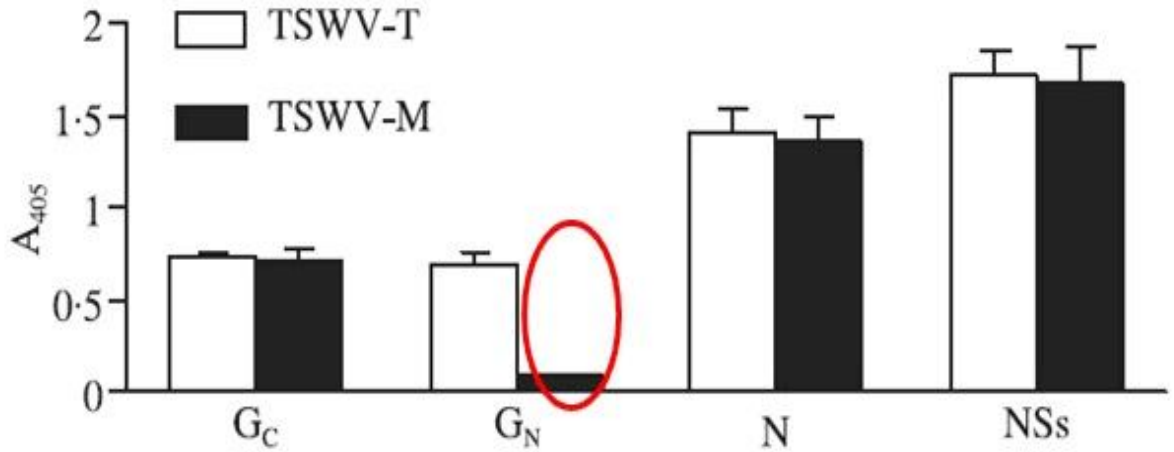


Şekil 3. Trips bünyesinde virüs partiküllerinin izlediği yollar ve geçmek zorunda olduğu membran duvarları (Whitfield et al. 2005).

Tospovirus Glikoproteinleri (GPs)

Virüs partiküllerinin trips orta bağırsak epitel hücrelerine başarılı bir şekilde girebilmesi için glikoproteinlerin (GPs) bulunması gereklidir. Tospoviruslerin N, NSm ve NSs gibi viral proteinleri trips proteinlerine bağlanamaz iken, glikoproteinlerin (G_N ve G_C) trips proteinlerine bağlandığı bazı immunolojik testlerle kanıtlanmıştır (Whitfield et al. 2004; Naidu et al. 2008). İki tür glikoproteinden $G1=G_C$, tospoviruslerin trips hücrelerine girişinde füzyon proteini olarak rol oynarken, $G2=G_N$ proteininin ise tospoviruslerin bağlanmasında ve/veya girişinde rol oynadığı öne sürülmüştür.

Virüslerin tripslerin bağırsaklarına bağlanmasında G_N 'nin doğrudan rolünü veya rollerini belirlemek için G_N 'nin rekombinant formu (G_N-S) saflaştırılmıştır. G_N-S 'nin larva bağırsaklarına bağlanması, ancak TSWV taşınmasının gerçekleşmemesi, G_N 'nin virüs bağlanmasında ve/veya vektör bağırsağına girişinde rol oynadığı kanıtlanmıştır (Şekil 4).



Şekil 4. TSWV infekteli bitkilerde trips ile taşınabilen (TSWV-T) ve taşınamayan (TSWV-M) izolatların yapısal (N, G_C, G_N) ve yapısal olmayan (NSs) proteinlerin durumu (Naidu et al. 2008).

Yine tripsler ile taşınmada G_N ve G_C'nin rolü olduğu zarf membran bulunmayan TSWV mutantlar sayesinde kanıtlanmıştır. Mekanik olarak bitkilere inokule edildiğinde enfeksiyon oluşturabilen mutantlar, vektör tarafından taşınmada başarılı olamamaktadır. Virüs ile bağlanma kapasitesi gösteren trips proteinlerini belirlemek için yapılan taramada G_N ve G_C glikoproteinleri kullanılmıştır. Larva orta bağırsağında bulunan 2 trips proteini (50 ve 94 kDa proteinleri) tospovirüs reseptör adayı olarak saptanmıştır (Whitfield et al. 2004).

Reseptör Olarak Görev Yapan Trips Proteinleri

Tripsler tarafından virüs kazanımını en iyi destekleyen hipotez GP'leri bağlayan trips orta bağırsak reseptörlerinin bulunmasıdır. TSWV GP'leri trips orta bağırsağındaki reseptör proteinler ile etkileşime geçen ilk viral bileşiklerdir. Trips tarafından virüs kazanılmasında TSWV'nin glikoproteinlerinden G_N ve G_C'nin her ikisinde rol oynadığı işaretleme (immunolabelling) deneylerinde anti-idiotipik antikorlar kullanılarak orta bağırsakta doğrudan kanıtlanmıştır. Anti-idiotipik G_N ve G_C'nin kaplama deneylerinde 94 ve 50 kDa'luk trips proteini reseptör olarak belirlenmiştir (Whitfield et al. 2005).

a) 94 kDa: *F. occidentalis* ve *T. tabaci*'nin 94 kDa'luk proteini tospovirüs glikoproteininin (G₂= G_N)'nin bağlanmasında reseptör proteini olarak görev aldığı, tospovirüs ve trips arasındaki ilişkide önemli rol oynadığı saptanmıştır. Trips larvaları orta bağırsak plasma membranından 94 kDa trips proteininin, virüs glikoproteinlerine spesifik olarak bağlandığı western-blot yöntemi ile belirlenirken, aynı koşullarda afit (*Myzus persicae*) proteinleri ile spesifik bağlanma gözlenmemiştir. 94 kDa proteini, 2 vektörün (*F. occidentalis* ve *T. tabaci*) tüm gelişme dönemlerinde saptanırken, vektör olmayan trips türü (*Parthenothrips dracena*)'nde sadece ergin dönemde belirlenmiştir. Ancak ergin dönemde virüs kazanılamamaktadır (Kikkert et al. 1998).

b) 50 kDa: 50 kDa trips proteini, virüs glikoproteinini G₁=G_C ile bağlanır ve virüsün vektöre girişi için zorunludur. Son yıllarda tanımlanan *F. occidentalis*'in proteini olan 50 kDa'luk proteinin böceğin orta bağırsağında mevcut olduğu ve virüs glikoproteinlerine (G_N-G_C) bağlanabildiği deneylerle (Anti-idiotipik antikorlar) kanıtlanmıştır. Tospovirüslerin G_C ve G_N glikoproteinlerinde nokta mutasyonlar oluşturularak tripsler ile taşınma engellenebilmektedir. Trips ekstraktlarında, özellikle larva orta bağırsağında 50 kDa proteini virüs reseptör bölgelerinde yoğun olarak larvada erginden daha fazla miktarda bulunmaktadır. Bu durum, larva döneminde virüsün kazanıldığını da açıklamaktadır (Bandla et al. 1998).

Tripslerin 1. larva döneminde primer tükürük bezleri, orta bağırsak ve iç organ kasları thoraksın bir bölgesine sıkışmıştır. Virüsün vektör bünyesinde sirkülasyonu sırasında geçmek zorunda olduğu bu yapılar 2. larva dönemine kadar birbirleri ile direkt temas halindedir. Bu dokulardaki yakınlık ve temas sayesinde larva döneminde virüsler orta bağırsak ve kas hücrelerinden salgı kanallarına taşınabilmektedir. Böcekler geliştikçe, bu organlar birbirinden uzaklaşmaktadır. Bu organların ayrılması ve uzaklaşması,

dokular arasındaki virüs hareketinin engellemesi ile sonuçlanmaktadır. Yine bu sonuçlar larva döneminde virüsün kazanılabildiğini açıklamaya yardımcı olmaktadır (Moritz et al. 2004).

Tospovirüslerin epidemiyolojisinde sadece virüs-vektör interaksyonu etkili olmamaktadır. Konukçu bitki de son derece önemli etkenlerden birisidir. Virüs-vektör-konukçu ilişkisinde; birçok konukçu bitki, karışık virüs enfeksiyonuna maruz kalabilmekte ve aynı zamanda birçok trips türüne konukçuluk edebilmektedir. Bu da genetik değişiklik için uygun bir ortam oluşmasına neden olmaktadır. Böylece, dayanıklılık kırıcı izolat veya taşınabilen izolattan RNA segmentlerinin ayrılması ile dayanıklılık kırılabilir izolat haline gelebilir ya da yeni taşınabilir izolat haline gelebilmektedir (Qui et al. 1998). Bu durumda yeni vektör türlerin öne çıkmasına yol açmaktadır (Whitfield et al. 2005).

Sonuç

Tospovirüslerin tripsler ile taşınmasında ve bazı bölgelerde epidemiy oluşturmasında; tospovirüs izolatı, tospovirüs ve vektöre konukçuluk eden bitki türü, çeşidi ve bitkinin gelişme dönemi, trips popülasyon türü ve yoğunluğu, virüsü taşıyabilme yeteneği, trips bireylerinin cinsiyeti, çoğalma şekilleri, biyolojik dönemi, trips reseptör proteinleri (94 kDa, 50 kDa), viral determinantlar (G_N , G_C) ve henüz tam olarak açıklanamayan daha pek çok mekanizma etkili olmaktadır.

Son yıllarda virüs-vektör arasındaki interaksyonlar konusu, biyolojik, biyokimyasal ve moleküler çalışmalar ile aydınlatılmaya çalışılmaktadır. Tospovirüslerin tripsler ile taşınma mekanizması konusunda bazı bulgular elde edilmiş olmasına rağmen, açıklanamayan daha pek çok nokta bulunmaktadır. Bu nedenle tospovirüs-trips-konukçu intereksiyon mekanizmalarının biyolojik ve moleküler seviyede anlaşılması, hem virüs hem de tripslerin yeni kontrol stratejilerinin geliştirilmesine büyük katkı sağlayacaktır.

Kaynaklar

- Adkins S (2000) *Tomato spotted wilt virus* - positive steps towards negative success. *Molecular Plant Pathology* 1: 151–157.
- Bandla MD, Campbell LR, Ullman DE, German TL, Sheewood JL (1998) Interaction of *Tomato spotted wilt tospovirus* (TSWV) glycoproteins with a thrips midgut protein, a potential cellular receptor for TSWV. *Phytopathology* 88: 98–104.
- Bargen SV, Salchert K, Paape M, Piechulla B, Kellman JW (2001) Interactions between the *Tomato spotted wilt virus* movement protein and plant proteins showing homologies to myosin, kinesin and DnaJ-like chaperones. *Plant Physiology and Biochemistry* 39: 1083–1093.
- Chapman EJ, Hilson P, German TL (2003) Association of L protein and in vitro *Tomato spotted wilt virus* RNA-dependent RNA-polymerase activity. *Intervirology* 46: 177–181.
- de Assis Filho FM, Deom CM, Sherwood JL (2004) Acquisition of *Tomato spotted wilt virus* by adults of two thrips species. *Phytopathology* 94:333–336.
- Horne KM, Vanlandingham DL (2014) Bunyavirus-vector interactions. *Viruses* 6: 4373–4397.
- Jones DR (2005) Plant viruses transmitted by thrips. *European Journal of Plant Pathology* 113: 119–157.
- Kikkert M, Meurs C, van de Wetering F, Dorfmüller S, Peters D, Kormelink R, Goldbach R (1998) Binding of *Tomato spotted wilt virus* to a 94-kDa thrips protein. *Phytopathology* 88: 63–69.
- Moritz G, Kumm S, Mound L (2004) Tospovirus transmission depends on thrips ontogeny. *Virus Research* 100: 143–149.
- Nagata T, Peters D (2001) An anatomical perspective of Tospovirus transmission. In: Harris KF, Smith OP, Duffus JE (eds) *Virus–insect–plant interactions*, Academic Press, New York, pp 51–67.
- Nagata T, Almeida ACL, De Resende RO, De Avila AC (2002) The transmission specificity and efficiency of Tospoviruses: Marullo R, Mound LA, (eds) *Thrips and Tospoviruses: Proceedings of the 7th International Symposium on Thysanoptera*. Canberra, Australian National Insect Collection, p: 45–46.
- Nagata T, Almeida ACL, Resende RO, DeAvila AC (2004) The competence of four thrips species to transmit and replicate four tospoviruses. *Plant Pathology* 53: 136–140.
- Naidu RA, Sherwood JL, Deom CM (2008) Characterization of a vector-non-transmissible isolate of *Tomato spotted wilt virus*. *Plant Pathology* 57: 190–200.
- Pappu HR, Jones RAC, Jain RK (2009) Global status of tospovirus epidemics in diverse cropping systems: Successes achieved and challenges ahead. *Virus Research* 141: 219–236.

- Qui WP, Geske SM, Hickey CM, Moyer JW (1998) *Tomato spotted wilt tospovirus* genome reassortment and genome segment specific adaptation. *Virology* 244: 186–194.
- Riley DG, Joseph SV, Srinivasan R, Diffie S (2011) Thrips vectors of tospoviruses. *Journal of Integrated Pest Management* 1: 1–10.
- Saidi M, Warade SD (2008) Tomato breeding for resistance to *Tomato spotted wilt virus* (TSWV): An overview of conventional and molecular approaches. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding* 44: 83–92.
- Snippe M, Borst JW, Goldbach R, Kormelink R (2007) *Tomato spotted wilt virus* Gc and N proteins interact *in vivo*. *Virology* 357: 115–123.
- Şevik MA (2008) Thrips (Thripidae: Thysanoptera) türleri ile taşınan bitki virüsleri. *Derim* 25: 1–11.
- Tentchev D, Verdin E, Marchal C, Jacquet M, Aguilar JM, Moury B (2011) Evolution and structure of *Tomato spotted wilt virus* populations: Evidence of extensive reassortment and insights into emergence processes. *Journal of General Virology* 92: 961–973.
- Tsompana M, Abad J, Purugganan M, Moyer W (2005) The molecular population genetics of the *Tomato spotted wilt virus* (TSWV) genome. *Molecular Ecology* 14: 53–66.
- Tsompana M, Moyer JW (2008) Tospoviruses. In: Mahy BWJ, Van Regenmortel MHV (Eds.) *Encyclopedia of Virology*, 3rd ed. Elsevier Ltd., Oxford, UK, pp. 157–162.
- Uhrig JF, Soellick TR, Minke CJ, Philipp C, Kellmann JW, Schreier PH (1999) Homotypic interaction and multimerization of nucleocapsid protein of *Tomato spotted wilt tospovirus*: Identification and characterization of two interacting domains. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 55–60.
- Whitfield AE, Ullman DE, German TL (2004) Expression, purification, and characterization of a soluble form of *Tomato spotted wilt virus* glycoprotein G_N. *Journal of Virology* 78: 13197–13206.
- Whitfield AE, Ullman DE, German TL (2005) Tospovirus-thrips interactions. *Annual Review of Phytopathology* 43: 459–494.