

BİTKİ PATOJENİ VİRÜSLERİN BİTKİ PARAZİTİ NEMATODLARLA TAŞINMASI

Mehmet Ali ŞEVİK¹ Faruk AKYAZI²

¹ Zirai Karantina Müdürlüğü, ANTALYA

² Hatay Tarım İl Müdürlüğü, ANTAKYA

ÖZET

Nematodlar, tarımsal ürünlerde kayıplara yol açan en önemli zararlılardan birisidir. Nematodlar, genel olarak bitki köklerinde beslenerek direk oluşturdukları zarar yanında çok sayıda bitki virüslerine vektörlük yaparak da dolaylı olarak tarımsal ürünlerde verim kayıplarına yol açmaktadır. Bu nematodlar, Longidoridae ve Trichodoridae familyalarına bağlıdır ve nepo ve tobnavirus cinslerine ait virüsleri nakletmektedir. Tobnavirüsler *Trichodorus* ve *Paratrichodorus* cinslerine ait türler ile, Nepovirüsler ise *Longidorus* ve *Xiphinema* cinslerine ait nematod türleri ile taşınmaktadır.

Anahtar Kelimeler: Virüs, Tobnavirüs, Nepovirüs, Vektör, Nematod

TRANSMISSION OF PLANT PATHOGENIC VIRUSES BY PLANT PARASITIC NEMATODES

ABSTRACT

Nematodes are one of the most important pests causing yield losses to agricultural crops. Nematodes generally cause direct damage by feeding on plant roots, and indirectly by transmitting viruses. These nematodes belong to the families Longidoridae and Trichodoridae, and transmit viruses belonging, respectively, to the genera Nepovirus and Tobnavirus. Tobnaviruses transmission is carried out by nematodes belonging to the genera *Trichodorus* and *Paratrichodorus*, Nepoviruses are transmitted longidorid nematodes of the genera *Longidorus* or *Xiphinema*.

Key Words: Virus, Tobnavirus, Nepovirus, Vector, Nematode

1. GİRİŞ

Çok sayıda bitki virüsünün bitkiden bitkiye taşınması vektörler aracılığıyla olmaktadır. Hohn (2007), bitki virüslerinin yaklaşık %80'inin taşınması için böcek, nematod ve fungus gibi vektörlere ihtiyaç duyduğunu belirtmiştir. Birçok farklı tipte organizmalar farklı tipte virüslerin vektörlüğünü yapmaktadır (James ve Falk 2006). Nematodlar virüs gibi çok sayıda bitki patojenlerinin taşınmasında rol oynamaktadır (Haris 1981). Nematodlar Nematodlar, toprakta yaşayan ve bitkilerinin kökleriyle beslenen, aynı zamanda 100 milyar/ha ile dünyada en yaygın bulunan canlı gruplarından birisidir (Trudgill 1998). Nematodlar tarafından virüslerin taşınma mekanizmasının ortaya konulmasında büyük sıkıntılar bulunmaktadır. Çünkü, nematodlar genelde yeraltında ve toprak içinde bitkilerin köklerinde bitki özsuyu emerek beslenirler. Ayrıca nematodların toprakta karışık populasyon içinde saf kültür olarak elde edilmesi çok zordur. Yine de, nematodlar tarafından virüslerin taşınmasının araştırılması amacıyla bazı teknikler geliştirilmiştir.

Bir çok araştırmacı, Nematoda şubesinde 16 ile 20 arasında takım bulunduğunu ve bu takımlardan yalnızca 10 tanesinin toprak içerisinde bulunup, bunlardan da en yaygın olarak Rhabditida, Tylenchida, Aphelenchida, ve Dorylamida takımları olduğunu bildirmişlerdir (Anonim 2007a). Bunlardan sadece ikisi (Dorylamida ve Tylenchida) bitkilerde zararlıdır. Bu iki takımdan ise yalnızca Dorylamida takımı virüs vektörü olarak görev yapmaktadır. Dorylamida takımından 2 familya (Longidoridae ve Trichodoridae)'ya ait 4 cins (*Trichodorus*, *Paratrichodorus*, *Xiphinema*, *Longidorus*) virüs vektör türleri içermektedir. Longidoridae familyasına bağlı nematodlar Nepovirus cinsine ait virüsleri, Trichodoridae familyasına bağlı nematodlar ise Tobravirus cinsine ait virüsleri taşımaktadır (Brown vd. 1995). Tobravirus ve nepovirusler, "pozitif sense" tek sarmal RNA'ya sahiptir. Birisi büyük (RNA 1) diğeri daha küçük (RNA 2) olmak üzere 2 genomik RNA'dan oluşmaktadır. Nepovirus ve tobravirus partikülleri, hem larva hem de ergin nematod bireyleri tarafından taşınabilmektedir (Macfarlane 1999). Nematodlar virüsleri semi-persistent olarak taşımaktadır (Gray ve Banerjee 1999). Nematodlar tarafından başarılı bir taşınma virüs proteini ile ilişkilidir. Virüsler, nematod ösafagusunun yüzeyinde spesifik bölgelere bağlanmaktadır. Virüs ve vektör nematod arasında spesifik bir ilişki söz konusudur. Çünkü, her nematod her virüsü taşımamaktadır. Ancak bazı virüs izolatları bazı nematod türleriyle taşınabilmektedir (Macfarlane 1999).

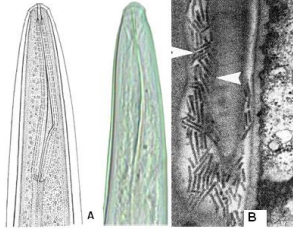
Bu makalede, nematodlarla taşınan bitki patojeni virüsler ve taşınma mekanizmaları hakkında bilgi verilmiştir

2. TOBRAVİRÜSLERİN TAŞINMA MEKANİZMASI

Çubuk şeklinde ve nematodlarla taşınan virüslere *Tobravirus* adı verilmektedir. Bu guruba ait virüsler, iki cinse dahil nematod (*Trichodorus* ve *Paratrichodorus*) türleriyle taşınmaktadır.

2.1. *Trichodorus* ve *Paratrichodorus* Cinslerine Ait Türler İle Taşınma

Bu cins içerisinde bulunan nematodların vücut uzunluğu 0.5-2 mm kadardır. Genellikle çubuk şeklindeki virüslerin nakledilmesinde rol oynarlar. Bu nematodlar onchiostylet olarak isimlendirilen hafif kavisli 20-80 µm uzunluğunda stylet'e sahiptirler (Şekil 1A). Bitkilerin kılcal köklerinin epidermis hücrelerinde beslenirler. Beslenme neticesinde bitki köklerinde nekroza neden olurken, bazen de bodurlaşmaya sebep olurlar. Bu şekildeki virüslere örnek; *Tobacco rattle virus* (TRV), *Pea early-browning virus* (PEBV) ve *Pepper ringspot virus* (PepRV)'dür (Hernandez vd. 1997, Macfarlane 2003). TRV ve PEBV oldukça geniş konukçu çevresine sahip ve Dünya'da yaygın olarak bulunurken, PepRV şu ana kadar sadece Güney Amerika'da belirlenmiştir (Macfarlane vd. 1998).



Şekil 1. A- *Trichodorus* spp.'nin Stylet Yapısı (Anonim 2007b)

B- *P. pachydermus* osepagus Bölgesinde TRV (Anonim 2008a)

Trichodorus ve *Paratrichodorus* cinsine ait nematodlar köklerden 15 dakikalık bir beslenme sonucu virüsleri bünyesine alırlar. Fakat bu aldıkları virüsü etkili bir biçimde taşıyabilmesi için uzun bir beslenme periyoduna ihtiyaç duymaktadırlar. Bu süre 48 saate kadar çıktığı zaman taşınma etkinliği de o oranda artmaktadır. Vektör nematodlar, virüsü aylarca hatta yıllarca bünyesinde kaybetmeden taşıyabilmektedir. Örneğin; TRV, nematod tarafından bir kez toprağa bulaştırıldıktan sonra uzun yıllar topraktan

arındırılmayabilir. Taylor ve Robertson (1970), Avrupa ve Amerika'da tanımlanmış çoğu *Trichodorus* türlerinin TRV taşıdığını belirtmiştir. Virüsler uzun bir süre nematod bünyesinde kalabilmektedir. Örneğin, *Paratrichodorus pachydermus* Seinhorst nematodu toprakta 2 yıl kaldıktan sonra bile TRV'yi taşıyabilmektedir. Hatta virüsü birkaç ürün periyodu süresince taşıyabilmektedir (Macfarlane 2003). Elektron mikroskobu ile yapılan çalışmalarda virüsün *P. pachydermus* ve *Trichodorus primitivus* nematodunun yutak ve ösafagus kısmının ön bölgesinde bulunduğu saptanmıştır (Macfarlane vd. 1999) (Şekil 1B). Nematod bünyesinde virüsün kalabilmesi için, vektörün ösafagusu ile virüs partiküllerinin yüzey yapısı arasındaki interaksiyonun ve spesifik bir tanınmanın olması gerekmektedir. Bu yüzden belli başlı tobnavirus izolatları sadece belli başlı nematod türleriyle taşınmaktadır. Örneğin, TRV PpK20 izolatı *P. pachydermus* ile taşınırken, *T. primitivus* türüyle taşınmaz. Yine *P. pachydermus* bazı TRV izolatlarını (PpK20, PpB1, PpW1) taşırken, bazı TRV izolatlarını (TvC47, TpE1) taşıyamamaktadır (Brown vd. 1989). TRV izolatlarının farklı taşınmasında RNA 2 sekans kombinasyonu önemli rol oynamaktadır. TRV PpK20 izolatının RNA 2 üzerinden 3 gen (Kapsid protein=CP, 2b, 2c) kodlanır. Bunlardan taşınmada 2b geni rol oynamaktadır (Vassilakos vd. 2001). TRV PpK20 izolatının aksine PEBV TpA56 izolatı, *T. primitivus* ile taşınırken *P. pachydermus* ile taşınmamaktadır. Bu izolatın (TpA56) nematodla taşınmasında, RNA 2 üzerinden kodlanan 4 proteinin (CP, 2b, 2c, small) rol oynadığı belirlenmiştir. 2c geni *T. primitivus* ile taşınmada zorunlu iken, *P. pachydermus* ile taşınmada bu gen rol oynamamaktadır (Macfarlane vd. 1996). PEBV TpA56 izolatına ait 2c proteini Western Blot yöntemi ile belirlenmiştir (Schmitt vd. 1998). PEBV 2c geni mutasyonla etkisiz hale getirilince virüs replikasyonu ve hareketinde herhangi bir etki gözlenmezken, nematodla taşınma oranı büyük ölçüde azalmıştır. TRV PpK20 ve TRV PaY4 izolatına ait 2c geninin etkisiz hale getirilmesi sonucu, virüs enfeksiyonu ve nematod taşınması etkilenmemiştir. 2b proteininin ise, TRV ve PEBV'nin nematodlarla taşınmasında merkez rolü oynadığı ortaya çıkmıştır. Bu genin etkisiz kılınması sonucunda, PEBV TpA56, TRV PpK20 ve TRV PaY4 izolatlarının nematodlarla taşınması engellenmiştir (Hernandez vd. 1997, Vassilakos vd. 2001).

Çizelge 1. *Trichodorus* ve *Paratrichodorus* Cinsine Ait Nematod Türleri Ve Taşıdığı Virüsler (Brown ve Trudgill 1998).

Nematod türü	Taşıdığı virüs
<i>Paratrichodorus pachydermus</i>	Pea early browning virus (PEBV) Tabacco rattle virus (TRV)
<i>P. allius</i>	Tabacco rattle virus (TRV)
<i>P. anemones</i>	Pea early browning virus (PEBV) Tabacco rattle virus (TRV)
<i>P. hispanus</i>	Tabacco rattle virus (TRV)
<i>P. minor</i>	Tabacco rattle virus (TRV) Pepper ringspot virus (PepRSV)
<i>P. teres</i>	Pea early browning virus (PEBV) Tabacco rattle virus (TRV)
<i>P. tunisiensis</i>	Tabacco rattle virus (TRV)
<i>P. nanus</i>	Tabacco rattle virus (TRV)
<i>Trichodorus cylindricus</i>	Pea early browning virus (PEBV) Tabacco rattle virus (TRV)
<i>T. primitivus</i>	Pea early browning virus (PEBV) Tabacco rattle virus (TRV)
<i>T. similis</i>	Tabacco rattle virus (TRV)
<i>T. viruliferus</i>	Pea early browning virus (PEBV) Tabacco rattle virus (TRV)

Yapılan diğer bir çalışmada, *Trichodorus* nematod türleri tarafından tobnavirüslerin farklı ırklarının taşınma spesifikliğı araştırılmıştır. Çalışma sonucunda, tobnavirüslerin her bir ırkının *Trichodorus* nematod türlerinin 1 yada 2 türü ile taşınabildiğı belirlenmiştir (Trudgill 2000). Nematodlarla virüslerin taşınması ile yayılmanın artması bulaşık olan köklerin bir yerden başka bir yere taşınmasıyla olur. Nematodlar çok hızlı hareket edemedikleri için nematodla taşınan virüslerin arazide bitkilerde göstermiş olduğu belirtiler oldukça parçalıdır.

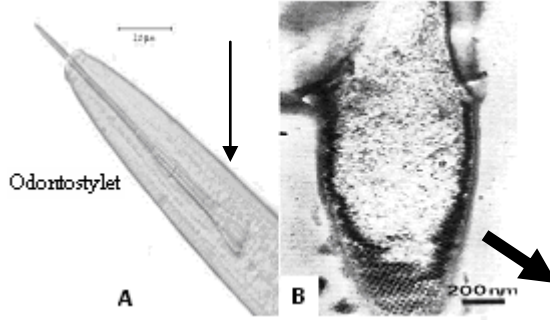
Yeni Zellanda'da yapılan sürveyler sonucunda, virüs vektörü olarak 3 *Paratrichodorus*, 2 *Trichodorus* türü belirlenmiştir. En yaygın tür olarak *Paratrichodorus minor* Colbran saptanmıştır (Sturhan vd. 1997). PEBV, TRV çok sayıda nematod türü ile semi-persistent olarak taşınabilmektedir (Çizelge 1).

3. NEPOVİRÜSLERİN TAŞINMA MEKANİZMASI

Nematodlarla taşınan polihedral (küresel) şekilli virüslere Nepovirus adı verilmektedir. Bu virüsleri 2 cinse ait nematod türleri taşımaktadır.

3.1. *Xiphinema* ve *Longidorus* Cinslerine Ait Türler İle Taşınma

Xiphinema ve *Longidorus* cinslerine ait nematod türleri, diğer türlere göre daha uzun vücut yapısına sahiptir. *Trichodorus*'ların aksine stylet'ler bu türlerde oldukça uzundur ve yaklaşık 60-250 µm arasında uzunluğa sahiptir (Şekil 2A ve 3). Bu nedenle beslenme esnasında bitki dokularının iletim demetlerine kadar ulaşabilirler ve bitki özsuğunu emerek beslenirler. Yine bu türler de bitki köklerinde nekrozlara sebep olurlar. *Xiphinema*'lar virüsleri osepagus'larının ve stylet'lerinin lümenindeki epiderma'da taşırlar (Şekil 2B).

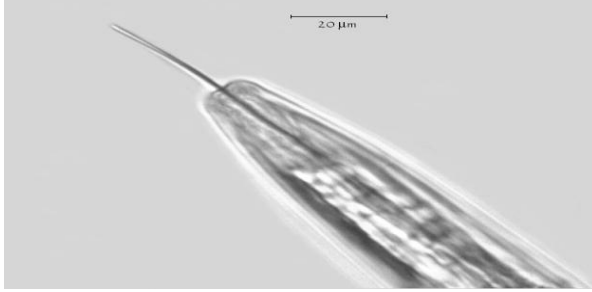


Şekil 2. A- *Xiphinema* spp. Stylet Yapısı (Anonim, 2007c)
B- *X. diversicaudatum*'un osepagus Ön Yüzeyinde ArMV

Longidorus ve *Xiphinema* türlerine ait nematodlar çok farklı nepovirüsleri taşıyabilmektedir (Anonim, 2003) (Çizelge 2).

Çizelge 2. *Longidorus* ve *Xiphinema* Cinslerine Ait Nematod Türleri Ve Bu Türlerin Taşıdığı Virüsler (Brown ve Trudgill 1998).

Nematod türü	Nematodların taşıdığı virüsler
<i>Longidorus apulus</i>	Artichoke Italian latent virus (AILV)
<i>L. arthensis</i>	Cherry rosette virus (CRV)
<i>L. attenuatus</i>	Tomato black ring virus (TBRV)
<i>L. elongatus</i>	Raspberry ringspot virus (RRSV) Tomato black ring virus (TBRV)
<i>L. fasciatus</i>	Artichoke Italian latent virus (AILV)
<i>L. macrosoma</i>	Raspberry ringspot virus (RRSV)
<i>L. martini</i>	Mulberry ringspot virus (MRSV)
<i>L. diadecturus</i>	Peach rosette mosaic virus (PRMV)
<i>Xiphinema americanum</i>	Cherry rasp leaf virus (CRLV) Peach rosette mosaic virus (PRMV) Tobacco ringspot virus (TRSV) Tomato ringspot virus (ToRSV)
<i>X. bricolense</i>	Tomato ringspot virus (ToRSV)
<i>X. californicum</i>	Cherry rasp leaf virus (CRLV) Tobacco ringspot virus (TRSV) Tomato ringspot virus (ToRSV)
<i>X. diversicaudatum</i>	Arabis mosaic virus (ArMV) Strawberry latent ringspot virus (SLRSV)
<i>X. index</i>	Grapevine fanleaf virus (GFLV)
<i>X. intermedium</i>	Tobacco ringspot virus (TRSV) Tomato ringspot virus (ToRSV)
<i>X. rivesi</i>	Cherry rasp leaf virus (CRLV) Tobacco ringspot virus (TRSV) Tomato ringspot virus (ToRSV)
<i>X. tarjanense</i>	Tobacco ringspot virus (TRSV) Tomato ringspot virus (ToRSV)
<i>X. italiae</i>	Grapevine fanleaf virus (GFLV)



Şekil 3. *Longidorus* spp. Stylet Yapısı (Anonim 2007d)

Xiphinema türlerinin taşıdığı virüslerin kalıcılığı *Longidorus* türleriyle taşınan virüslere göre daha uzundur. Örneğin; Grapevine fanleaf virus (GFLV)'nün vektörü *Xiphinema index* 15 dk.'lık beslenme süresi sonunda enfekteli bitkilerden virüsü alabilir ve aynı sürede sağlıklı bitkilere bulaştırabilir. Bu tür virüsü uzun süre taşıyabilmektedir. GFLV, vektörü olan *X. index*'in vücudunda 9 ay taşınabilmektedir (Anonim 2008b).

Diğer bir nepovirüs Tobacco ring spot virus (TRSV), vektörü olan *X. americanum*'ün vücudunda 11 ay taşınabilmektedir. Aynı şekilde bu nematod türleri ile taşınma, virüs proteini ve nematod arasındaki spesifik ilişkiye dayanmaktadır. Yine bu gruptaki virüslerde de RNA2 üzerinden sentezlenen 2b proteini taşınmadan sorumlu proteindir (Belin vd. 1999). Nematod türleri arasında virüs taşıma bakımından farklılık bulunmaktadır. Örneğin, *Grapevine fanleaf virus* (GFLV) ve *Arabidopsis mosaic virus* (ArMV) aynı genomik organizasyona sahip ve serolojik olarak akraba virüsler olmasına rağmen, GFLV *X. index* ile *Arabidopsis mosaic virus* ise *X. diversicaudatum* nematod türü ile taşınmaktadır (Link vd. 2004, Macfarlane 2003). Yine TRSV ve *Tomato ringspot virus* (ToRSV)'ü *X. rivesi* ile taşınırken ArMV taşınmamaktadır (Sirca vd. 2007).

Yapılan çalışmalar sonucunda virüs taşınma oranlarında nematod türleri arasında büyük farklılıkların olduğu görülmüştür. Özellikle Avrupa'da virüsler ve vektör türleri arasında oldukça yüksek oranda spesifiklik gözlenmiştir. Kuzey Amerika'da ise *Xiphinema* virüs vektör türleri 2-3 farklı bitki virüsünü taşıyabilmektedir. Ayrıca, her virüs birden fazla nematod türü ile de taşınabilmektedir. Ancak tür içinde, bazı populasyonlar virüsü taşımada başarısız olabilir yada 2-3 türden sadece bir tanesi virüsü taşıyabilmektedir (Trudgill 2000).

Ülkelere göre nematodlar ve taşıdıkları virüslerin etkilediği bitki türleri farklı olabilmektedir. Örneğin, *Longidorus elengatus* ile taşınan *Raspberry ringspot virus* (RRSV) ve *Tomato black ring virus* (TBRV) İskoçya'da çilek ve ahududu bitkisinde zararlı olurken, *X. diversicaudatum* ile taşınan *Arabidopsis*

mosaic virus ve *Strawberry latent ringspot virus* (SLRSV) İngiltere (Brown ve Trudgill, 1998) ve Hindistan'da (Adekunle vd. 2006) etkili olmaktadır. Ayrıca türler arasında da taşıma etkinliği değişebilmektedir. Bir *Xiphinema* popülasyonunda nematodların %100'ü virüsü taşıyabilirken, genellikle *Longidorus* popülasyonundaki türlerin %10'undan azı virüsü taşıyabilmektedir (Brown ve Trudgill, 1998).

Yabancı otlar, virüslere ve vektör nematodlara kışlık konukçuluk yapmaktadır. Örneğin, çok sayıda yabancı ot türü *Longidorus elongatus*'a konukçuluk etmektedir (Brown ve Trudgill, 1998). Yeni Zelanda'da yapılan araştırmalar sonucunda virüs vektör türü olarak, 6 *Xiphinema*, 3 *Longidorus* türü belirlenmiştir. En yaygın tür olarak ise *X. diversicaudatum* tespit edilmiştir (Sturhan vd., 1997).

4. SONUÇ

Bitki paraziti nematodlardan bazıları tobra ve nepovirüslere ait birçok virüsün enfekteli bitkilerden sağlıklı bitkilere taşınmasına yol açmaktadır. Nematodlarla taşınmada, virüsler üzerinde taşınmadan sorumlu genler bulunmaktadır. Bu genlerden virüs RNA 2'si üzerinden sentezlenen 2b geni virüslerin taşınmasında rol oynamaktadır.

Ayrıca özellikle yetiştiricilikte virüsle ve nematodla bulaşık üretim materyallerinin kullanılmaması gerekmektedir. Nematodlar için iki tür nematisit kullanılmaktadır. Birincisi, toksik gazları toprağa yayılan fumigantlar, diğeri fumigant olmayan özellikte aktif maddesi toprakta çözülen ve toprak suyu ile taşınan kimyasallardır. Nematisitlerin, nematod mücadelesinde başarı sağlaması için toprakta aktif olarak kalması gerekmektedir (Trudgill, 2000). Nematodların kimyasallar kullanarak kontrolü oldukça zordur. Ancak yine de toprağın kimyasallar kullanılarak dezenfeksiyonu, özellikle toprakta nematodlarla taşınan, yada toprakta stabil olarak kalan virüslerin yayılmasını önlemede etkili olabilmektedir. Örneğin, toprak fumigasyonu (GFLV)'nin vektörü *X. index*'i baskı altında tutarak virüsün mücadelesinde başarı sağlamıştır. Bu yöntemle başarı sağlamak için çok büyük alanların ilaçlanması gerekmektedir (Matthews, 1993). Ancak bu şekilde çok geniş alanların ilaçlanması hem ekonomik değildir hem de bu kimyasalların çevreye olumsuz etkileri fazladır. Bu sebeple son yıllarda virüse ve nematoda dayanıklı bitkilerin geliştirilmesi yönündeki çalışmalar önem kazanmıştır. *X. index* 'e dayanıklı asma türlerinin geliştirilmesi için yapılan çalışmalarda umut verici sonuçlar alınmıştır (Xu vd. 2008). Bunun gibi nematodların ve dolayısıyla virüslerin ürünlerde oluşabilecek kayıpların azaltılabilmesi açısından son derece önemlidir.

KAYNAKLAR

- Adekunle, O.K., Kulshrestha, S., Prasad, R., Hallan, V., Raikhy, G., Verma, N., Ram R., Kumar, S., Zaidi, A.A., 2006. Plant Parasitic And Vector Nematodes Associated With Asiatic And Oriental Hybrid Lilies. *Bioresource Technology*, 97(3): 364-371.
- Anonim, 2003. EPPO Standards, Certification Schemes. Pathogen-tested material of grapevine varieties and rootstocks. European and Mediterranean Plant Protection Organisation, Paris, France. PM 4/1-26, p: 1-13.
- Anonim, 2007a. http://creatures.ifas.ufl.edu/nematode/soil_nematode.htm
- Anonim, 2007b. <http://nematode.unl.edu/triprox.htm>
- Anonim, 2007c. <http://nematode.unl.edu/xiphinemaamerivine.htm>
- Anonim, 2007d. <http://nematode.unl.edu/longsty.jpg>
- Anonim, 2008a. www.dpvweb.net/dpvfigs/d398f11.jpg
- Anonim, 2008b. <http://plpnemweb.ucdavis.edu/nemaplex/Plntpara/pltvirus.htm>
- Belin, C., Schmitt, C., Gaire, F., Walter, B., Demangeat, G. and Pinck, L., 1999. The nine C-terminal residues of the *Grapevine fanleaf nepovirus* movement protein are critical for systemic virus spread. *Journal of General Virology*, 80: 1347–1356.
- Brown, D.J.F. Ploeg, A.T. and Robinson, D.J., 1989. The association between serotypes of tobnaviruses an *Trichodorus* and *Paratrichodorus* species. *EPPO Bulletin*, 19: 611-617.
- Brown, D.J.F., Robinson, W.M. and Trudgill, D.L., 1995. Transmission of viruses by plant nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, 33: 223-249.
- Brown, D.J.F. and Trudgill, D.L., 1998. Nematode transmission of plant viruses: a 30 year perspective. *Host pathogen interactions & crop protection*. SCRI Annual Report, 121-125.
- Gray, S.M. and Banerjee, N., 1999. Mechanisms of Arthropod transmission of plant and animal viruses. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 63: 128-148.
- Hernandez, C., Visser, P.B., Brown, D.J.F. and Bol, J.F., 1997. Transmission of *Tobacco rattle virus* isolate PpK20 by its nematode vector requires one of the two non-structural genes in the viral RNA2. *Journal of General Virology*, 78: 465–467.
- Hohn, T., 2007. Plant virus transmission from the insect point of view. *Proc Natl Acad Sci U S A* 13; 104(46): 17905–17906

- James C.K.Ng and Falk, B.W. 2006. Virus-vector interactions mediating nonpersistent and semipersistent transmission of plant viruses. *Annual Review of Phytopathology* 44:1, 183.
- Link, P.A., Keichinger, C.S., Demangeat, G., Komar, V. and Fuchs, M., 2004. The specific transmission of *Grapevine fanleaf virus* by its nematode vector *Xiphinema index* is solely determined by the viral coat protein, *Virology*,320: 12-22
- MacFarlane, S.A., Vallis, C.V. and Brown, D.J.F., 1996. Multiple virus genes involved in the nematode transmission of *Pea early-browning virus*. *Virology*, 219: 417-422.
- MacFarlane, S.A., Brown, D.J.F., Vassilakos, N., Mooney, A., Schmitt, C., Mueller, A-M., Prior, D. and Oparka, K., 1998. Molecular biology of the tobnavirus genome. *Host pathogen interactions & crop protection*, SCRI Annual Report, 129-131.
- MacFarlane, S.A., 1999. The molecular biology of the tobnaviruses. *Journal of General Virology* 80: 2799-2807
- MacFarlane, S.A., Vassilakos, N. and Brown, D.J.F., 1999. Similarities in the genome organization of *Tobacco rattle virus* and *Pea early-browning virus* isolates that are transmitted by the same vector nematode. *Journal of General Virology*, 80: 273-276.
- MacFarlane, S.A., 2003. Molecular determinants of the transmission of plant viruses by nematodes. *Molecular Plant Pathology* 4: 211-215.
- Matthews, R.E.F., 1993. Diagnosis of plant virus diseases. CRC Pres, Inc. Florida, USA. p: 360.
- Schmitt, C., Mueller, A.M., Mooney, A., Brown, D.J.F. and Macfarlane, S.A., 1998. Immunological detection and mutational analysis of the RNA2-encoded nematode transmission proteins of *Pea early-browning virus*. *Journal of General Virology*.79: 1281–1288.
- Sirca, S., Geric Stare, B., Mavric Plesko, I., Virscek Marn, M. and Urek, G., 2007. *Xiphinema rivesi* from Slovenia Transmit *Tobacco ringspot virus* and *Tomato ringspot virus* to Cucumber Bait Plants. *Plant Disease* 91(6),770.
- Sturhan, D., Wouts, W.M., Grandison, G.S. and Barber, C.J., 1997. Nematode vectors of plant viruses in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 24: 309-322.
- Taylor, C.E. and Robertson, W.M., 1970. Location of tobacco rattle virus in the nematode vector, *Trichodorus pachydermus* Seinhorst. *J. gen. Virol.*, 6, 179-182
- Trudgill, D.L., 1998. Management of plant parasitic nematodes. SCRI Annual Report, 66-82.

- Trudgill, D.L., 2000. Management of plant parasitic nematodes. SCRI Annual Report. 66-82.
- Xu, K., Riaz, S., Roncoroni, N.C., Jin, Y., Hu, R., Zhou, R. and Walker, M. A. 2008. Genetic and QTL analysis of resistance to *Xiphinema index* in a grapevine cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 116(2):305-311.
- Vassilakos, N., Vellios, E.K. Brown, E.C. Brown, D.J.F. and Macfarlane, S.A., 2001. Tobravirus 2b protein acts in trans to facilitate transmission by nematodes. *Virology*, 279: 478–487.