فصل اول

مقدمه‌ای بر ویروس‌های گیاهی و انتقال آن‌ها

احتمالاً قدیمی ترین گزارشی که در زمینهٔ ویروس‌های گیاهی ثبت شده است؛ مربوط به سال ۷۵۲ بعد از میلاد می‌باشد که در یک شعر سروده ژاپنی، شواهدی دیده شده که احتمالاً به وجود یک بیماری ویروسی برمی‌گردد. متن مورد نظر در این شعر به صورت زیر می‌باشد:

In this village

It looks as if frosting continuously

For, the plant I saw

In the field of summer

The colour of the leaves were yellowing

در این دهکده

انگار که یخبندان همچنان ادامه دارد

چراکه گیاهی که من دیدم

درست در فصل تابستان

رنگ برگ‌هایش زرد بود

از این شعر برای استنتاج این نکته که احتمالاً این زردی به یک بیماری ویروسی بر می‌گردد، استفاده شده است. امروزه می‌دانیم یکی از علائم شایع درمورد بیماری‌های ویروسی، وقوع زردی[1] می‌باشد. بنابراین قدیمی ترین گزارش در زمینهٔ بیماری‌های ویروسی گیاهی را می‌توان به این شعر نسبت داد.

[1] Yellows

اما سایر گزارش‌هایی که در این زمینه وجود دارند شامل موارد زیر است:

– در بین سال‌های ۱۶۰۰ تا ۱۶۶۰میلادی، نقاشی هایی درمورد گل های لاله وجود دارند که علائمی از بیماری ویروسی را نشان می‌دهند. این علائم عبارتند از: شکستگی رنگ گلبرگ، رگه های سفیدرنگی در گلبرگ‌ها (شکستگی رنگ گلبرگ یکی از علائم شایع در بیماری های ویروسی می‌باشد) (شکل ۱).

شکل ۱. شکستگی رنگ گلبرگ در گیاه لاله (برگرفته از موزه نورتون سیمون).

مهم‌ترین اتفاق که منجر به شروع علم ویروس‌شناسی شد، در سال ۱۸۸۶ رخ داد. در این زمان آقای

[1] Color breaking

آدلف مایر[1] در مزارع توتون بیماری به نام موزائیک توتون[2]را مشاهده کرد که یک بیماری عفونی یا واگیر[3] بود. او اعلام کرد که این بیماری می‌تواند از گیاه آلوده به گیاه سالم انتقال پیدا کند؛ بنابراین، یک بیماری واگیر است. علائم این بیماری عبارتند از: ادغام لکه های تیره و روشن در سطح برگ، این لکه ها بصورت نامنظم هستند و حالت موزائیکی به سطح برگ می‌دهند (دلیل نامگذاری این بیماری)، همچنین یک بیماری قابل سرایت (واگیر) می‌باشد.

پس از آدلف مایر، آقای ایوانوفسکی[4] در سال ۱۸۹۲، درمورد بیماری موزائیک مطالعه کرد. او اینگونه جمع بندی کرد که احتمالاً یک زهر[5]که به وسیله یک باکتری تولیده شده، منجر به بیماری موزائیک توتون شده است. زیرا قارچ، باکتری و هیچ عامل بیماریزای دیگری مشاهده نشد.

پس از آن، در سال ۱۸۹۸، بایرینک،[6]با مطالعات بیشتر روی بیماری، اعلام کرد عامل بیماری یک توکسین یا زهر نیست؛ بلکه یک مایع زنده ی عفونت زا[7]می‌باشد. او برای اولین بار واژه virus را به کار برد که در یونانی معادلی بنام زهر دارد. او همچنان ماهیت آن را ناشناخته توصیف کرد.

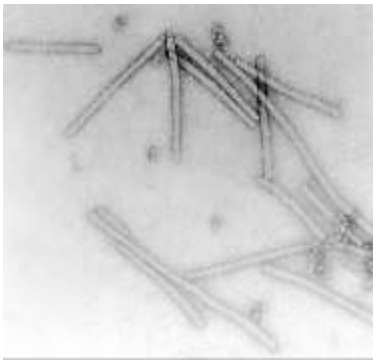
در سال ۱۹۳۵، آقای اِستنلی،[8]با مطالعه روی این مایع زنده عفونت زا، ویروس را به عنوان یک پروتئین و خودساز[9]معرفی کرد. همچنین عنوان کرد که این پروتئین قادر است درون سلول زنده تکثیر شود. او به دلیل کشف این موضوع، توانست پروتئین را به صورت کریستاله درآورد و جایزه نوبل را به خود اختصاص داد که بعد ها این جایزه زیر سوال رفت.

پس از آن در سال ۱۹۳۶، آقای باودن[1] همکارانش، نتیجه گرفتند که نه تنها پروتئین بلکه مقادیر کوچکی از ریبونوکلئیک اسید[1](RNA) هم در این مایع وجود دارد که بسیار مهم‌تر از پروتئین خودساز می‌باشد و اتفاقاً عامل اصلی بیماری در آینده نیز RNA معرفی شد. به همین دلیل کشف آقای اِستنلی و جایزه

[1] Adolph Mayer
[2] Tobacco mosaic disease
[3] Infectious
[4] Ivanowski
[5] Toxin
[6] Beijerinck
[7] Contagious Living Fluid
[8] Stanley
[9] Autocatalytic
[1] Bawden
[1] Ribonucleic acid

نوبلی که بابت آن گرفت زیر سوال رفت.

در ادامه، شکل ویروس مورد مطالعه قرار گرفت. به دلیل ابعاد نانومتری ویروس، آنها موفق به مشاهده آن نشدند. اما در سال ۱۹۳۹، آقای کوش[1] و همکارانش، تصویری از ویروس ارائه دادند (ویروسی که در گیاه توتون ایجاد موزائیک می‌کرد). تصویری که مشاهده شد، اشکالی شبیه به چوب کبریت با ابعاد مختلف بود که درواقع همان پیکره‌های ویروس موزائیک توتون بودند (شکل ۲).



شکل ۲. تصویر الکترون میکروسکوپی از پیکره‌های ویروس موزائیک توتون (برگرفته از مایر، ۱۸۸۶).

پس از آن، با یک مطالعه دیگر در سال ۱۹۵۶، به وسیله گیرر و شرام[2] اهمیت RNA بیشتر مشخص شد. این دو محقق RNA را به عنوان حامل تمام اطلاعات ژنتیکی ویروس معرفی کردند. بنابراین نشان دادند که اهمیت RNA حتی از پروتئین خودساز نیز بیشتر است. از اینجا بود که مطالعات شکل دیگری به خود گرفت و تمرکز را روی ماده ژنتیکی ویروس قرار دادند.

تعریف ویروس

تعاریف متعددی از دانشمندان مختلف درمورد ویروس ارائه گردیده است. اما در اینجا به یک تعریف جامع

[1] Kausche
[2] Gierrer and Schramm

که توسط آقای متیوس ارائه گردید، می‌پردازیم:

بر اساس این تعریف، ویروس، یک سری از مولکول‌های نوکلئیک اسید الگو[1]می‌باشد. این مولکول‌های الگوی نوکلئیک اسید، معمولاً به وسیله یک پوشش پروتئینی یا لیپوپروتئینی محافظت می‌شوند و اصطلاحاً بسته‌بندی می‌شوند. همچنین ویروس قادر است همانندسازی اش را درون سلول زنده راه‌اندازی کند. علاوه بر این، ویروس می‌تواند بصورت افقی بین میزبان‌هایش انتقال یابد. هر چند تعدادی از ویروس‌ها فقط به صورت عمودی و از طریق بذر منتقل می‌شوند. همانند سازی ویروس در سلول های آلوده به این صورت است که:

۱- وابسته به دستگاه تولید میزبان می باشد (اصطلاحاً ماشین تولید پروتئین میزبان).

۲- همانندسازی بصورت گردایش[2] است. یعنی قسمت‌های مختلف ویروس تولید می‌شوند و گرد هم می‌آیند و در نهایت به یک پیکره کامل تبدیل می‌شوند که کاملاً متفاوت از تقسیم دوتایی در باکتری ها می‌باشد.

۳- همانندسازی در یک غشاء دو لایه لیپوپروتئینی اتفاق نمی‌افتد. بنابراین همانندسازی بصورت آزاد در فضای سیتوپلاسمی صورت می‌گیرد.

۴- این همانندسازی بصورت مداوم، منجر به تولید جوره هایی[3] از ویروس می‌شود که این جوره ها در اثر تغییر در نوکلئیک اسید ویروس اتفاق می‌افتند و در نهایت منجر به تولید ویروس‌های جدید با تنوع ژنتیکی بالا می‌شوند که به آن ها جوره گفته می‌شود.

مقایسه ویروس‌ها با موجودات مختلف:

۱- **مایکوپلاسما**[4]: مایکوپلاسما یک پروکاریوت می‌باشد که دارای ژنوم و غشای سلولی می‌باشد، اما برخلاف باکتری‌ها فاقد دیواره سلولی هستند به همین دلیل شکل‌هایی مانند مارپیچ و یا تخم مرغی شکل در بین آنها دیده می‌شود و همچنین ایجاد بیماری نیز می‌کنند. اندازه آن ها ریز می‌باشد (به نسبت درشت تر از ویروس‌ها هستند)، سازمان سلولی بسیار ساده‌ای دارند ولی وجود غشاء، آنها را از ویروس‌های گیاهی متمایز می‌کند.

[1] Template nucleic acid
[2] Assemble
[3] Variants
[4] Mycoplasma

۲- **ریکتسیا**:[1] ریکتسیاها باکتری‌های گرم منفی و بسیار ریز می‌باشند که خودشان را بسیار شبیه به ویروس‌ها نشان می‌دهند. به شدت به میزبان وابسته می‌باشند و در واقع یک انگل درون سلولی هستند. غالباً در پستانداران و از جمله انسان ایجاد بیماری می‌کنند. وجود غشاء و همچنین سازمان سلولی بسیار ساده، می‌تواند آن ها را از ویروس‌های گیاهی متمایز نماید.

۳- **کلامیدیا**:[2] کلامیدیا یک باکتری گرم منفی می‌باشد که ابعاد ریزی دارد. اندامک‌های سلولی‌اش کامل نیست و یک انگل اجباری درون سلولی است. به دلیل وجود غشاء و سازمان سلولی ساده از ویروس-های گیاهی متمایز می‌شوند.

۴- **پلاسمیدها**:[3] پلاسمیدها در واقع رشته‌های حلقوی دوتایی از نوکلئیک اسید هستند که در سلول‌های باکتری به وفور وجود دارند. خودشان قابلیت همانندسازی دارند اما همانندسازی آنها تحت کنترل سلول میزبان است و معمولاً صفات مثبتی را به سلول میزبان (باکتری) می‌بخشند. برای مثال، پلاسمیدی که حامل ژن مربوط به مقاومت به یک یا تعدادی آنتی‌بیوتیک می‌باشد، می‌تواند این صفت را به باکتری میزبان نیز ببخشد. همچنین پلاسمیدها می‌توانند بصورت افقی از سلولی به سلول دیگر باکتری منتقل شوند.

بنابراین مشاهده شد که پلاسمیدها از جهات مختلفی به ویروس‌های گیاهی شباهت دارند:

- ✓ یک قطعه نوکلئیک اسید هستند (مولکول الگوی نوکلئیک اسید).
- ✓ خودشان همانند سازی می‌کنند و منتقل می‌شوند.

وجه تمایز پلاسمیدها با ویروس‌های گیاهی:

- ✓ برخلاف ویروس‌ها، پلاسمیدها تحت کنترل سلول باکتری میزبان هستند.
- ✓ فاقد پوشش پروتئینی یا لیپوپروتئینی هستند (برخلاف ویروس‌ها که کاملا آزاد هستند).

[1] Rickettsia
[2] Chlamydiae
[3] Plasmids

- ✓ پلاسمیدها معمولاً صفات مطلوبی را برای میزبان به همراه دارند. درصورتی که ویروس‌ها غالباً منجر به بروز بیماری می‌شوند.

۵- **ترانسپوزون**[1]: عناصر ژنتیکی متحرکی اند که درواقع قطعاتی از ژنوم سلول میزبان هستند که بین نواحی مختلف حرکت می‌کنند.

از جهاتی به ویروس ها شباهت دارند:

- ✓ خودشان می‌توانند همانندسازی کنند و قابلیت حرکت دارند.

وجه تمایز با ویروس‌های گیاهی:

- ✓ نمی‌توانند از موجودی به موجود دیگر انتقال پیدا کنند.

۶- **ویروئیدها**[2]: ویروئید ها، همانطور که از پسوند oid، به معنای شبیه، بر می‌آید، معنای ویروئید، شبیه به ویروس است. به دلیل اینکه یک رشته RNA یا ریبونوکلئیک اسید حلقوی هستند که بهم دیگر پیچیده شده و شبیه به یک کلاف کاملاً پیچیده است و همچنین تنها قابلیت ایجاد بیماری در گیاهان را دارند.

وجه تمایز: برخلاف ویروس‌ها، ویروئیدها فاقد پروتئین پوششی هستند.

ویژگی‌های ویروس‌ها:

۱- اندازه: اندازه ویروس‌های گیاهی در طول می‌تواند بین ۳۰۰ تا ۵۰۰ نانومتر و در عرض ۱۵ تا ۲۰ نانومتر باشد.

۲- ابعاد یا شکل فضایی: دارای اشکال مختلفی، مانند: میله‌ای[3] کروی[4] چند وجهی[5] دو قلو[6]

[1] Transposon
[2] Viroids
[3] Rod-shaped
[4] Spherical
[5] Polyhedral
[6] Twined

رشته‌ای[1](دارای پیکره انعطاف پذیر) و باسیلی[2]می‌باشند.

۳- ژنوم یا نوکلئیک اسید: از لحاظ اندازه ژنوم، ویروس‌ها به ترتیب، بعد از گیاهان، جانوران، قارچ‌ها و باکتری‌ها قرار می‌گیرند. اندازه ژنوم ویروس‌ها از چیزی حدود 10^3 تا 10^6 نوکلئوتید می‌تواند باشد. ویروس‌ها از نظر اندازه ژنوم در آخرین رده قرار می‌گیرند.

نام گذاری و رده بندی ویروس های گیاهی

کمیته‌ای بین‌المللی برای نام‌گذاری و رده‌بندی ویروس‌های گیاهی وجود دارد که به اختصار ICTV[3] نامیده می‌شود که به صورت رسمی مسئول بررسی نام‌هایی است که معمولاً پژوهشگران متخصص در این حوزه، برای ویروس‌ها پیشنهاد می‌کنند و در واقع آرایه‌های آین ویروس‌ها است. یک سری معیارهای رده‌بندی است که تعیین می‌کنند که ویروس در چه جنس، خانواده، راسته و سایر آرایه‌ها قرار بگیرد. این معیارها عبارتند از:

الف: ویژگی‌های ویریون[5](پیکره)

- **ویژگی‌های ریخت‌شناختی ویریون‌ها**

۱. اندازه: طول و عرض پیکره که غالباً بصورت نانومتری است.

۲. شکل: انواعی از اشکال کروی، میله‌ای، رشته‌ای، چندوجهی و غیره.

۳. وجود یا عدم وجود غشا و پپلومر[6]: ترکیباتی که علاوه بر پروتئین پوششی، در محافظت از ژنوم نقش دارند.

۴. تقارن و ساختار کپسومری: چیدمان زیرواحدهای پروتئین پوششی که مشخص کننده شکل و پایداری پیکره است.

- **خواص فیزیکی ویریون‌ها**

۱. جرم مولکولی: متناسب با تعداد و نوع مولکول‌های بکار رفته در ساختار پیکره

۲. چگالی شناور[7]

[1] Filamentous
[2] Bacillus
[3] International Committee on Taxonomy of Viruses
[4] Taxons
[5] Virion
[6] Peplomer
[7] Buoyant density

۳. ضریب رسوب

۴. پایداری pH

۵. پایداری حرارتی

۶. پایداری کاتیونی (Mn^{2+}، Mg^{2+})

۷. پایداری در برابر حلّال

۸. پایداری در برابر مواد شوینده

۹. پایداری در برابر تشعشع

- **خواص ژنوم**

۱. نوع اسید نوکلئیک (DNA یا RNA)

۲. رشته: تک رشته یا دو رشته

۳. خطی یا حلقوی

۴. قطبیت:[1] مثبت، منفی یا مبهم[2]

۵. تعداد بخش

۶. اندازه ژنوم یا بخش‌های ژنوم

۷. وجود یا عدم وجود و نوع کلاهک انتهای ۵′

۸. وجود یا عدم وجود پلی‌پپتید با پیوند کووالانسی انتهای ۵′

۹. وجود یا عدم وجود دنباله‌ی پلی A انتهای ۳′ (یا دیگر دنباله‌های خاص)

۱۰. مقایسه توالی نوکلئوتیدی

- **خواص پروتئین‌ها**

۱. تعداد

۲. اندازه

۳. فعالیت های عملکردی (به ویژه ترانس کریپتاز[3] ویریون، ترانس کریپتاز معکوس[4] ویریون،

[1] Sense
[2] Ambisense
[3] Transcriptase
[4] Reverse Transcriptase

هماگلوتینین[1]ویریون، نورآمینیداز[2]ویریون، پروتئین فیوژن[3]ویریون)

۴. مقایسه توالی اسیدهای آمینه

- **لیپیدها**

۱. حضور یا عدم حضور

۲. طبیعت

- **کربوهیدرات**

۱. حضور یا عدم حضور

۲. طبیعت

ب: سازماندهی و تکثیر ژنوم

۱. سازمان ژنومی

۲. استراتژی تکثیر اسید نوکلئیک

۳. ویژگی‌های رونویسی

۴. ویژگی‌های ترجمه و پردازش پس از ترجمه

۵. محل تجمع پروتئین‌های ویریون، محل تجمع، محل بلوغ و رهاسازی

۶. سیتوپاتولوژی، تشکیل اندامک‌های درون‌سلولی

ج: خواص آنتی ژنی

۱. روابط سرولوژیکی

۲. نقشه‌برداری اپی‌توپ‌ها

د: ویژگی‌های زیست‌شناختی

۱. دامنه میزبانی، طبیعی و آزمایشگاهی

۲. بیماری‌زایی، ارتباط با بیماری

۳. تروپیسم بافتی[4]، بیماری‌شناسی، هیستوپاتولوژی

۴. نحوه انتقال در طبیعت

---

[1] Hemagglutinin
[2] Neuraminidase
[3] Fusion Protein
[4] Tissue tropism

۵. روابط با ناقل

۶. پراکنش جغرافیایی

ICTV هر چند سال یکبار و امروزه بصورت برخط، گزارش‌هایی را منتشر می‌کند که در این گزارش‌ها بحث نامگذاری و رده‌بندی گونه‌هایی را که به تازگی شناسایی شده‌اند بصورت رسمی منتشر می‌کند . این کمیته تاکنون ۱۰ گزارش را در این باره منتشر کرده است. بر اساس آخرین سامانه رده بندی آرایه‌های مختلفی برای رده‌بندی ویروس‌ها در نظر گرفته شده است که از چپ به راست شامل:

قلمرو[1] با پسوند *vira*-، سلسله[2] با پسوند *virae*-، شاخه[3] با پسوند *viricota*-، زیرشاخه[4] با پسوند *viricotina*-، رده[5] با پسوند *viricetes*-، زیررده[6] با پسوند *viricetidae*- راسته[7] با پسوند *virales*-، زیرراسته[8] با پسوند -*virineae*، خانواده[9] با پسوند *viridae*-، زیرخانواده[10] با پسوند *virinae*-، جنس[11] و گونه. جنس و گونه پسوند خاصی نمی‌گیرند اما با واژه‌ی ویروس تمام می‌شوند.

ممکن است یک سری از جنس‌های ویروسی به دلیل تفاوت‌هایی که با سایر جنس ها دارند، کامل نشده و به درستی محل قرار گیری آن‌ها در این سامانه مشخص نشده و در این سامانه رده بندی قرار نگیرند که به اینها جنس‌های شناور[12] می گویند.

شیوه‌های انتقال ویروس های گیاهی

هنگامی که ویروس‌ها از میزبان خود استفاده کردند و منابع موجود در میزبان را تخلیه کردند، آن‌ها نیاز به حرکت دارند. در برخی موارد، ویروس‌ها به صورت عمودی به نسل بعد میزبان منتقل می‌شوند، اما بیشتر آن‌ها در جمعیت میزبان به صورت افقی انتقال می‌یابند. در ویروس‌های حیوانی، انتقال افقی یا به صورت "مکانیکی" از طریق تماس میزبان رخ می دهد، سلول‌ها (مثلاً مخاط) با یک ویروس معلق در هوا، با آلودگی

[1] Realm
[2] Kingdom
[3] Phylum
[4] Sub-phylum
[5] Class
[6] Sub-class
[7] Order
[8] Sub-order
[9] Family
[10] Sub-family
[11] Genus
[12] Floating genera

اشیاء یا قسمت‌هایی از موجودات زنده دیگر، یا از طریق ناقلینی که اغلب بندپایان تغذیه‌کننده از خون هستند. چون گیاهان حرکت نمی‌کنند و سلولهای آن‌ها با دیواره سلولی محافظت می شوند، ویروس‌های گیاهی به ندرت در طبیعت از طریق تماس منتقل می شوند و تقریباً همیشه از ناقلین استفاده می‌کنند. این ناقلین بیشتر حشرات هستند (شته‌ها، زنجرک‌ها، تریپس‌ها، سوسک‌ها و ...) ، اما موجوداتی نظیر کنه، نماتد یا قارچ هم می تواند ناقل باشند. در حال حاضر در مورد انتقال ویروسی شته‌ها و حشرات جوربال، اطلاعات زیادی وجود دارد. بخش‌های دهانی این حشرات، اندام‌های سوزنی مانندی هستند که برای سوراخ کردن بافت‌های گیاه سازگار هستند و محتویات سلول‌های گیاهی یا شیره را می‌مکند. ویروس‌هایی که با ناقل‌های جوربال جذب می‌شوند، سپس در طول ترشح بزاق به بافت گیاه مستقیماً تزریق می‌شوند و بدین ترتیب، آن‌ها اولین سر دفاعی گیاهی یعنی دیواره سلولی بیرونی را تخریب می‌کنند. این حشرات همچنین می‌توانند مسافت‌های طولانی را طی کنند (از چند متر تا صدها کیلومتر در جریان هوا) و اغلب از گونه‌های گیاهی متعدد تغذیه می‌کنند و بسیاری از آن‌ها گزینه‌های مهاجرت برای ویروسی که آن‌ها حمل می کنند، فراهم می‌کنند. ممکن است به نظر برسد که برای ویروس، هیچ چیز ساده تر از اینکه توسط یک ناقل حشره منتقل شود، وجود ندارد. اما، برهمکنش با ناقل، برای سازگاری‌های پیچیده در فرآیند "انتخاب طبیعی"، بسیار حیاتی است.

اکثر ویروس‌های ایجاد کننده بیماری در گیاهان از طریق حشرات ناقل[1] از گیاهان آلوده به گیاهان سالم منتقل می‌شوند. اگرچه رابطه بین ویروس‌های گیاهی و حشرات ناقل آن‌ها با یکدیگر متفاوت است، اما برخی از ویژگی‌های خاص مشترک در همه ناقلین مشاهده می‌شود. این ویژگی‌ها شامل رمزگذاری[2] پروتئین-های ساختاری در سطح پیکره ویروس است که برای انتقال ویروس‌های گیاهی با حشرات ناقل ضروری است. همچنین، برخی از ویروس‌ها دارای پروتئین‌های کمکی غیرساختاری هستند که به عنوان پلی برای اتصال ویروس‌ها در ناقل عمل می‌کنند. پیکره ویروسی در ناقل‌ها به مکان‌های خاصی متصل می‌شوند و تا زمان انتقال به میزبان گیاهی خود در محل اتصال باقی می‌مانند. در این بخش، ما در مورد انتقال ویروس‌ها به روش‌های مختلف بحث می‌کنیم. ما بر انتقال ویروس‌ها توسط حشرات و سایر روشهای انتقال ویروس‌های گیاهی و ارتباط بین حشرات ناقل و ویروس‌های گیاهی تمرکز می‌کنیم. ویروس‌های پخش شده از طریق حشرات ناقل که به خوبی توصیف شده‌اند، به جنسهای مختلف مانند *Caulimovirus*، *Crinivirus*، *Luteovirus*، *Geminiviridae*، *Reovirus*، *Tospovirus* و *Tenuivirus* تعلق دارند. انتقال ویروس در

[1] Vector
[2] Coding

طبیعت از طریق قارچ‌ها[1] نماتدها[2] شته‌ها[3] زنجرک‌ها[4] گیاهان انگل[5] کنه‌ها[6] مگس‌های سفید[7] سوسک‌ها[8] و غیره صورت می‌گیرد که همه آنها نقش مهمی در توسعه راهبردهای مدیریتی برای شکستن چرخه انتقال ایفا می‌کنند.

یک ویژگی مهم و حیاتی ویروس‌ها خصوصاً ویروس‌های گیاهی قابلیت انتقال است. ویروس‌هایی که قادر به انتقال نباشند یا انتقال آنان کم باشد، معمولاً جمعیت آنها به شدت کاهش یافته و بعضاً از طبیعت حذف می‌شوند. بنابراین قابلیت انتقال ویروس، یک ویژگی بسیار مهم در چرخه زندگی ویروس می‌باشد.

راه‌های انتقال ویروس‌های گیاهی به طور عمده شامل:

۱-انتقال به صورت مکانیکی

۲-انتقال از طریق اندام‌های گیاهی

۳-انتقال از طریق ناقلین

-انتقال مکانیکی[9]

در این روش ویروس یا از طریق عصاره وارد گیاه دیگر شود یا از طریق زخم‌هایی که در حین مالش ایجاد می‌شود. این جریان مستلزم این است که ویروس پایداری زیادی داشته باشه و بتواند سریع ایجاد بیماری کند. همه ویروس‌ها به طریقه مکانیکی منتقل نمی‌شوند و تعداد محدودی از ویروس‌ها هستند که به این روش منتقل می‌شوند. اما در طبیعت این نوع انتقال اهمیتی ندارد چرا که میزان انتقال به طریقه مکانیکی در طبیعت بسیار کم است. اما در مورد یک ویروس خاص به اسم ویروس موزائیک توتون، این روش مهم بوده و در طبیعت به شدت به طریقه مکانیکی چه توسط ابزارهای مربوط به کشاورزی و باغبانی و چه به طریقه طبیعی در اثر مالش برگ‌ها به‌همدیگر می‌تواند منتقل شود که این هم به دلیل ساختار تقریباً نفوذ ناپذیر پیکره ویروس

[1] Fungi
[2] Nematodes
[3] Aphids
[4] Leafhoppers
[5] Parasitic plants
[6] Mites
[7] Whiteflies
[8] Beetles
[9] Mechanical transmission

است که می‌تواند ژنومش را که از نوع RNA است در برابر عوامل مخرب محافظت کند و بدین ترتیب تا حتی چند ده سال هم باقی بماند. ولی انتقال مکانیکی در آزمایشگاه مهم است چون از این روش می‌توان برای انتقال ویروس به سایر گیاهان، مطالعه ویروس و مشاهده علائمی که در میزبان‌های مختلف ایجاد می‌کند استفاده کرد. بنابراین در آزمایشگاه به منظور مطالعه و پژوهش درباره ویروس‌ها انتقال مکانیکی اهمیت زیادی دارد. در ویروس‌هایی که در آوند آبکش وجود دارند انتقال مکانیکی ممکن نیست، احتمالاً به دلیل اینکه ویروس حتماً باید به بافت آبکش برسد تا بتواند ایجاد عفونت کند. مثل گروه‌هایی از لوتئوویروس‌ها[1] و جمینی‌ویروس‌ها[2] که به طریقه مکانیکی قابل انتقال نیستند.

-انتقال از طریق اندام های گیاهی:

اندام‌های گیاهی مانند سرشاخه‌ها، پیوندها یا پیوندک‌ها، هرنوع اندام قابل تکثیر مانند پاجوش‌ها، تنه جوش‌ها، ریشه‌جوش‌ها، غده‌ها، پیازها و ... و هرنوع اندامی در گیاه که قابلیت ازدیاد داشته باشد می‌تواند در انتقال ویروس‌ها نقش داشته باشد. این اندام‌ها بصورت کانال یا ارتباط زیستی[3] عمل می‌کنند. به محض برقراری ارتباط، اگر از یک گیاه آلوده اندام گرفته شود به واسطه ی این ارتباط زیستی ویروس از گیاه آلوده به گیاه سالم منتقل خواهد شد. به همین دلیل باید برای ازدیاد از گیاه سالم اندام گرفت و یا می‌توان با موادی این اندام‌ها را ضدعفونی و ویروس‌زدایی کرد. این روش عمده‌ترین و معمول‌ترین روش انتقال است. بخصوص در بحث باغبانی، بدلیل بحث ازدیاد گیاهان از طریق همین اندام‌ها و همچنین در آزمایشگاه‌ها برای شناسایی و تعیین ویژگی‌های ویروس گیاهی هم از همین روش انتقال استفاده می‌شود.

-انتقال بواسطه‌ی ناقل

ناقلین می‌توانند موجودات زنده‌ای باشند از نوع گیاهان مانند گیاه انگل سِس[4] با نام علمی *Cuscuta* spp. که این انگل مواد غذایی مورد نیازش را از میزبان تغذیه می‌کند. در این میان به دلیل ارتباط زیستی که با بافت گیاه برقرار کرده می‌تواند به عنوان یک کانال زیستی عمل کند و ویروس را از گیاه آلوده به گیاه سالم منتقل کند. البته اهمیت این روش در طبیعت کم است زیرا پراکنش سس در طبیعت زیاد نیست که معمولا به صورت

[1] Luteoviruses
[2] Geminiviruses
[3] Biological link
[4] Dodder

موضعی یا لکه ای در مزرعه، باغ یا گلخانه ایجاد آلودگی می‌کند. اما در آزمایشگاه بسیار مهم است زیرا می‌توانیم به واسطه‌ی سس ویروس‌های گیاهی را در آزمایشگاه به راحتی منتقل کنیم و آنها را مورد مطالعه قرار دهیم.

سایر ناقلین: اینها موجودات زنده ای هستند شبیه به سِس که ویروس را از گیاه آلوده اخذ می‌کنند و به گیاه سالم منتقل می‌کنند.

حشرات، مهم ترین گروه از ناقلین ویروس‌های گیاهی هستند. دو گروه مهم از آنها شته‌ها و زنجرک‌ها هستند که هر دو آفت مکنده می‌باشند. از بین این دو گروه شته‌ها رتبه‌ی اول را دارند زیرا جمعیت زیاد داشته و به روش بکرزایی[1] هم تولید مثل می‌کنند. زنجرک‌ها پراکندگی زیادی داشته و می‌تواند به راحتی ویروس را از گیاه آلوده به گیاه سالم منتقل کند. گروه‌های دیگری از حشرات هم می‌توانند ناقل باشند مانند سوسک‌ها، سفید بالک‌ها، تریپس‌ها[2]، شپشک‌ها[3] و ... که در ادامه هرکدام را بررسی خواهیم کرد.

مراحل انتقال به وسیله ی ناقلین:

۱-اخذ ویروس یا اصطلاحاً مرحله‌ی گیرش:[4] چون با تغذیه‌ی ناقل همراه است، به آن مرحله تغذیه ی گیرش هم گفته می‌شود.

۲-دوره‌ی کمون یا نهفتگی:[5] در این دوره ویروس باید مدت زمانی در بدن ناقل باقی بماند تا شرایط آن برای انتقال به گیاه دیگری آماده شود.

۳-دوره ی نگهداری یا دوره ی انتقال:[6] چون در این دوره در صورت تغذیه، ناقل می‌تواند ویروس را منتقل کند، به این مرحله تغذیه مایه زنی یا تغذیه‌ی تلقیح[7] هم گفته می‌شود، زیرا بواسطه‌ی تغذیه اصطلاحاً ناقل ویروس را به گیاه میزبان مایه زنی می‌کند.

[1] Parthenogenesis
[2] Thrips
[3] Mealy Bugs
[4] Acquistion Phase/Acquistion Feed
[5] Incubation Period/Latent Period
[6] Retention Period/Transmission Period
[7] Inoculation Feed

روابطی که بین ویروس و ناقل وجود دارد: بر اساس ناحیه‌ای از بدن ناقل که ایجاد برهمکنش[1] با پروتئین‌های ویروسی می‌کند به صورت کلی دو نوع رابطه در مورد ویروس‌ها و ناقلین آنها داریم:

۱-رابطه برون‌زاد:[2] در این حالت ویروس یا در استایلت حشره است که به این ویروس، ویروس استایلت‌زاد[3] گفته می‌شود و یا درون پیش معده[4] حشرات است که به آن معده‌زاد[5] گفته می‌شود. استایلت‌زاد به ویروس‌های ناپایا[6] اطلاق می‌شود و معده‌زاد به ویروس‌های نیمه پایا[7] گفته می‌شود.

۲-رابطه درون‌زاد:[8] این رابطه در ویروس‌های پایا دیده می‌شود که از استایلت و پیش معده هم جلوتر می‌روند و وارد همولنف[9] حشره می‌شوند. ویروس‌های درون زاد خود به دو نوع گردشی و تکثیری تقسیم می‌شوند. نوع گردشی، صرفاً در بدن حشره گردش می‌کنند و به قسمت‌های مختلف بدن حشره رفته و نوع تکثیری وارد همولنف حشره شده و در بدن حشره هم تکثیر می‌شوند.

-**ویروس‌های ناپایا**: ویروسهای ناپایا معمولاً ناقلینی از گروه شته‌ها دارند. در این ویروس‌ها، دوره اخذ ویروس خیلی کوتاه است، دوره نهفتگی ندارند و بعد از هر جلد اندازی شته یا حشره، دیگر ویروس نمی‌تواند منتقل شود و اصطلاحا ویروس را از دست می‌دهند و دیگر انتقال ویروس نخواهیم داشت. این ویروس‌ها استایلت‌زاد هستند و در ناحیه‌ی استایلت حشره قرار می‌گیرند و ممکن است علاوه بر کپسید یا پروتئین پوششی فاکتورهایی به عمل انتقال کمک کنند که غالبا پروتئین پوششی در انتقال این ویروس‌ها نقش دارد. مثال‌هایی از این گروه، پوتی‌ویروس‌ها[10] می‌باشد مانند ویروس وای سیب زمینی (PVY)، ویروس موزائیک هندوانه (WMV)، ویروس موزائیک معمولی لوبیا (BCMV)، ویروس موزائیک زرد لوبیا (BYMV)، ویروس موزائیک کاهو (LMV). علاوه بر اینها کیوکوموویروس‌ها[11] مانند ویروس موزائیک خیار(CMV) و از آلفاموویروس‌ها[12] ویروس موزائیک یونجه (AMV) هم به طریقه ناپایا منتقل می‌شوند.

---

[1] Interaction
[2] Externally Borne
[3] Stylet-Borne
[4] Foregut
[5] Foregut-Borne
[6] Non-Persistent
[7] Semi-Persistent
[8] Internally Borne
[9] Haemolymph
[1] Potyviruses
[1] Cucumoviruses
[1] Alfamoviruses

-ویروس‌های پایا:

الف-گردشی:[1] در این ویروس‌ها دوره تغذیه‌ی دریافت ویروس طولانی‌تر است و نسبت به روش ناپایا، انتقال ویروس بسیار کارآمدتر است. برخلاف ویروس‌های ناپایا دوره نهفتگی[2] دارند که از چندین ساعت تا چندین روز می‌تواند باشد. دوره‌ی پایداری یا وجود ویروس یا دوره مایه زنی در اینها طولانی است. حشرات حتی بعد از پوست اندازی هم می‌توانند قابلیت انتقال ویروس را حفظ کنند. به عبارتی ویروس پس از هر پوست اندازی، در بدن حشره باقی مانده و منتقل می‌شود. شته‌ها و زنجرک‌ها می‌توانند ویروس‌ها را به طریقه پایا منتقل کنند.

مثال‌هایی از ویروس‌های پایا: در لوتئوویروس‌ها گونه‌هایی مانند ویروس کوتولگی زرد جو (BYDV)، ویروس برگ قاشقی لوبیا (BLRV) و ویروس پیچیدگی برگ سیب زمینی (PLRV) است یا در جنس *Enamovirus*، ویروس موزائیک توته ای نخود فرنگی(PEMV) که با شته‌ها به طریقه پایا منتقل می‌شوند. در جنس *Nanovirus* ویروس زردی بافت مرده‌ی باقلا (FBNYV) به وسیله‌ی شته‌ها به طریقه ناپایا منتقل شده، در جنس *Curtovirus* ویروس پیچیدگی بوته‌ی چغندر (BCTV) با زنجرک‌ها به شیوه‌ی پایا منتقل می‌شود. از خانواده‌ی *Geminiviridae* و جنس *Mastervirus* ویروس نواری ذرت (MSV) با زنجرک‌ها انتقال پایا و گردشی دارد.

ب-تکثیری:[3] این ویروس‌ها در بدن ناقل خود (همولنف ناقل) همانند سازی کرده و جمعیت شان افزایش می‌یابد. تخم حاصل از ناقل حاوی ویروس است یعنی ویروس به نسل بعد هم منتقل می‌شود و ماندگاری ویروس در بدن ناقل بسیار زیاد است.

مثال هایی از این گروه: از خانواده *Rhabdoviridae* ویروس موزائیک ذرت (MMV)، ویروس موزائیک ایرانی ذرت (MIMV)، ویروس موزائیک نواری زرد جو (BYSMC)، که همگی با زنجرک‌ها به طریقه پایا و تکثیری منتقل می‌شوند.

از خانواده‌ی *Reoviridae* و جنس *Fijivirus*، ویروس کوتولگی زبر ذرت (MRDV) است که به وسیله‌ی

[1] Circulative
[2] Latent Periode
[3] Propagative

زنجرک به طریقه تکثیری منتقل می‌شود.

از جنس *Tenuivirus*، ویروس خاکزاد گندم یا ویروس نواری گندم (IWSV) به صورت پایا و تکثیری منتقل می‌شود.

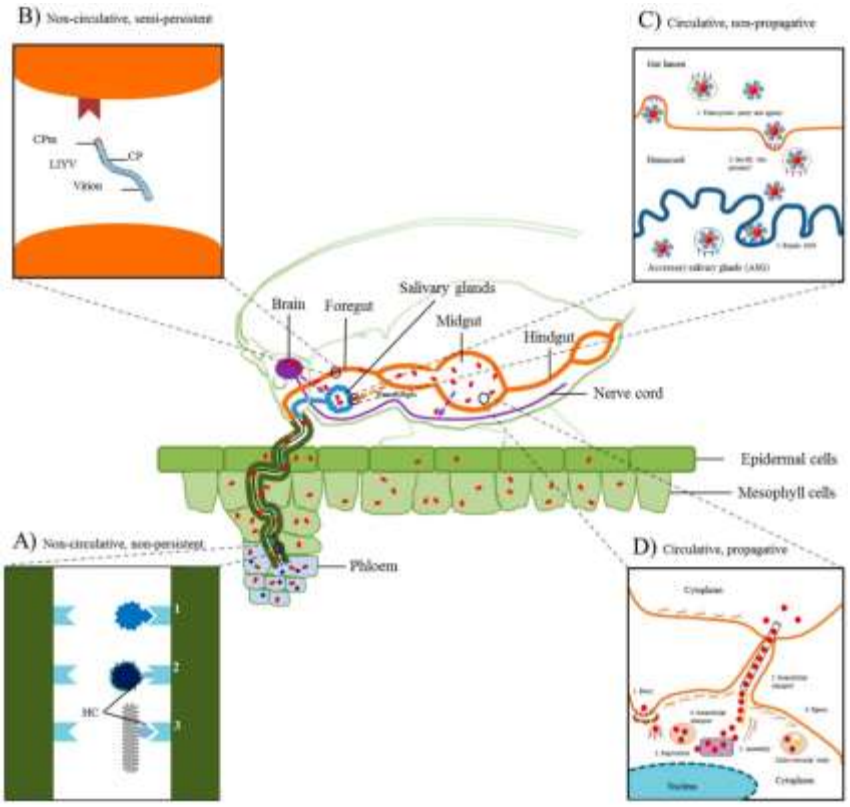
-**نیمه پایا:** حالتی میان پایا و ناپایا است. مثال‌هایی از این گروه: از جنس *Caulimovirus* ویروس موزائیک کلم گل (CaMV)، ویروس زردی چغندر (BYV) و از جنس *Closterovirus* ویروس تریستزای مرکبات (CTV) به طریقه ی نیمه پایا منتقل می‌شوند.

به طور کلی ویروس‌های برون‌زاد در اغلب موارد دارای دو رابطه‌ی ناپایا و نیمه پایاست. در ویروس-های ناپایا، پروتئین پوششی و یا فاکتورهای کمک کننده در انتقال آنها نقش دارند، دوره دریافت آن‌ها خیلی کوتاه است (چند ثانیه تا چند دقیقه)، دوره ماندگاری ویروس در آن‌ها چند دقیقه بوده و بعد از پوست اندازی، ویروس در آن‌ها از بین می‌رود. بنابراین ویروس از سنی به سن دیگر منتقل نمی‌شود و وارد همولنف حشره هم نمی‌شود. دوره‌ی نهفتگی ندارد و ویروس در ناقل تکثیر نخواهد یافت و انتقال به نسل بعد در آن‌ها وجود ندارد. در ویروس‌های نیمه پایا علاوه بر پروتئین پوششی، فاکتورهای کمکی هم در انتقال نقش دارند، دوره‌ی تغذیه‌ی گیرش از چند دقیقه تا چند ساعت طول می‌کشد، دوره‌ی ماندگاری ویروس چندین ساعت است و بعد از پوست اندازی از بین می‌رود، شبیه ویروس‌های ناپایا انتقال از سنی به سن دیگر حشره وجود ندارد، ویروس وارد همولنف حشره نمی‌شود، دوره نهفتگی ندارد، تکثیر ویروس اتفاق نمی‌افتد و ویروس به نسل بعد حشره منتقل نمی‌شود.

ویروس‌های درون زاد شامل ویروسهای پایای گردشی و ویروس‌های پایای تکثیری می‌باشند. در ویروس‌های پایای گردشی، تغذیه گیرش در آنها چندین ساعت تا بعضاً چندین روز است، دوره نگهداری ویروس در بدن بین چند روز تا چند هفته است، ویروس از سنی به سن دیگر حشره منتقل می‌شود، ویروس وارد همولنف حشره می‌شود، دوره نهفتگی از چند ساعت تا چند روز است، ویروس در بدن حشره تکثیر نمی‌یابد و به نسل بعد هم منتقل نمی‌شود.

در ویروس های پایای تکثیری، تغذیه‌ی گیرش آنها چند ساعت تا چند روز است، اما مدت زمانی که ویروس در بدن حشره می‌ماند بیشتر است و از چند هفته تا چند ماه و در بعضی از موارد کل دوره زندگی ناقل است، ویروس به سنین بعدی حشره منتقل می‌شود، وارد همولنف می‌شود، دوره‌ی نهفتگی چندین هفته است که نسبت به ویروس‌های پایای گردشی و ناپایا بیشتر است، ویژگی کلیدی این گروه از ویروس‌ها تکثیر ویروس در بدن ناقل و انتقال به نسل بعد است (شکل ۳، جدول ۱). درحالت غیرگردشی ناپایا، ویروس از بافت آبکش[1] گیاه آلوده اخذ شده و با/بدون کمک پروتئین‌های کمکی[2] به جداره‌ی استایلت حشره متصل می‌شود. در روش غیرگردشی نیمه پایا، پیکره ویروسی[3] به کمک پروتئین‌هایی در سطح کپسید[4] به گیرنده‌هایی در سطح پیش‌معده[5] متصل می‌شود. در روش گردشی غیرتکثیری، پیکره ویروسی از تیغه‌ی معده[6] وارد هموسل[7] شده و نهایتاً خود را به غدد بزاقی کمکی[8] می‌رساند. در حالت گردشی تکثیری، پیکره ویروسی از ناحیه معده میانی وارد همولنف شده و درون سلول همانندسازی می کند.

[1] Phloem
[2] Hc
[3] Virion
[4] Cpm
[5] Forgut
[6] Gut Lumen
[7] Hemocoel
[8] Accessory Salivary Glands



شکل ۳. چهار شیوه‌ی انتقال ویروس‌های گیاهی با ناقلین حشره‌ای که عبارت است از غیرگردشی ناپایا (A)، غیرگردشی نیمه پایا (B)، گردشی غیرتکثیری (C) و گردشی تکثیری (D)

جدول ۱. روابط بین ویروس‌های گیاهی و ناقلین آن‌ها.

گروه انتقال ویروس				ویژگی‌های انتقال				
محل در ناقل	**نوع انتقال**	**عامل ویروسی برهمکنش کننده با ناقل**	**زمان گیرش (بیشترین دُز)**	**زمان ماندگاری (نیمه عمر)**	**عبور از مراحل رشدی**	**ویروس در همولنف**	**دوره نهفتگی**	**همانندسازی ویروس درون ناقل**	**انتقال از طریق تخم**
برون‌زاد	**ناپایا**	کپسید/فاکتور کمکی	چند ثانیه تا چند دقیقه	چند دقیقه، حذف پس از جلداندازی	خیر	خیر	خیر	خیر	خیر
	نیمه‌پایا	کپسید/فاکتور کمکی	چند دقیقه تا چند ساعت	چند ساعت، حذف پس از جلداندازی	خیر	خیر	خیر	خیر	خیر
درون‌زاد	**پایای گردشی**	-	چند ساعت تا چند روز	چند روز تا چند هفته	بله	بله	چند ساعت تا چند روز	خیر	خیر
	پایای تکثیری	-	چند ساعت تا چند روز	چند هفته تا چند ماه (طول عمر ناقل)	بله	بله	چند هفته	بله	اغلب

سوسک‌ها

سوسک‌ها به راسته‌ی Coleoptera تعلق دارند که با حدود ۴۰ درصد از گونه‌های شناخته شده در Hexapoda، بزرگترین راسته حشرات است. بیش از یک چهارم میلیون گونه سوسک شرح داده شده است و حدود ۳۰۰۰۰ مورد از این موارد در ایالات متحده و کانادا وجود دارد. طول آنها از کمتر از یک میلی‌متر تا حدود ۷۵ میلی‌متر، متفاوت است. طول برخی از گونه‌های گرمسیری به حدود ۱۲۵ میلی‌متر می‌رسد. سوسک-ها از نظر عادات بسیار متفاوت هستند و تقریباً در همه جا یافت می‌شوند. بسیاری از گونه‌ها دارای اهمیت اقتصادی هستند. یکی از بارزترین ویژگی‌های Coleoptera، ساختار بال‌ها است. اکثر سوسک‌ها دارای چهار بال، با جفت جلویی ضخیم، چرمی، یا سخت و شکننده که این‌ها را الیترا[1] (مفرد، الیترون[2]) می‌نامند. بالهای جلو معمولاً در یک خط مستقیم از وسط به هم می‌رسند. بالهای عقبی معمولاً غشایی و بلندتر از بالهای جلو هستند و در حالت استراحت، معمولاً زیر بالهای جلویی تا می شوند. الیترا به طور معمول به عنوان غلاف محافظ عمل می کنند و در طول پرواز، بدون حرکت نگه داشته می‌شوند. بالهای جلویی یا عقبی در چند سوسک به شدت تحلیل رفته است. همچنین، سوسک‌ها می‌توانند به عنوان ناقل برای ویروس‌های گیاهی در طبیعت عمل کنند. از خانواده‌ی Chrysomelidae در بین سوسکها حدود ۳۰ گونه شناسایی شده که می‌توانند ویروس‌های گیاهی را منتقل کنند. البته انتقال ویروس در این حشرات غالباً به صورت مکانیکی است و به وسیله قطعات دهانی که از نوع جونده هستند صورت می‌گیرد. ویروس‌هایی که از این گروه ناقلین منتقل می‌شوند از جنس *Comovirus* هستند. ویروس‌هایی مثل ویروس موزائیک کدو (SqMV) و ویروس موزائیک لوبیا چشم بلبلی (CoMV) غالباً به وسیله سوسک ها در مزارع و معمولاً به طریق مکانیکی منتقل می‌شوند.

سفید بالک‌ها

سفیدبالک‌ها یا مگس‌های سفید حشرات کوچک، به ندرت با بیش از ۲ یا ۳ میلی متر طول، که شبیه پروانه های کوچک هستند. افراد بالغ هر دو جنس بالدار هستند و بالها با گرد و غبار سفید یا پودر مومی پوشیده شده است. افراد بالغ معمولاً حشرات فعال سفید رنگی هستند که از برگها تغذیه می کنند. سفیدبالک ها دگردیسی تدریجی دارند. پوره‌های سن اول فعال هستند، اما پوره های سنین بعدی بی تحرک هستند. بالها در طول دگردیسی به صورت داخلی رشد می کنند. سنین بعدی ساکن بوده و پوره سن آخر گاهی شفیره

[1] Elytra
[2] Elytron

نامیده می‌شود. سفیدبالک‌ها در مناطق استوایی و نیمه گرمسیری بیشترین فراوانی را دارند و مهمترین گونه آفت در ایالات متحده هستند که به درختان مرکبات حمله می‌کنند و با مکیدن شیره به گیاهان گلخانه ای آسیب می‌زنند. بررسی انجام شده روی این گونه در سال ۲۰۱۱ نشان داد که سفیدبالک پنبه در واقع یک مجموعه گونه‌ای است که حداقل ۴۰ گونه مورفولوژیکی غیرقابل تشخیص دارد. *Bemisia tabaci* هم به واسطه تغذیه از میزبان و هم به واسطه انتقال ویروس‌های گیاهی بسیار خسارت‌زا می‌باشد. یک جنس مهم از ویروس‌های گیاهی *Begomovirus* می‌باشد که از خانواده *Geminiviridae* است. در این جنس ویروس‌های متعددی وجود دارد که به وسیله‌ی *B. tabaci* منتقل می‌شود. ویروس‌هایی مثل پیچیدگی برگ گوجه فرنگی (ToLCV)، پیچیدگی برگ زرد گوجه فرنگی (TYLCV) و پیچیدگی برگ پنبه (CLCV) مثال‌هایی از جنس *Begomovirus* هستند که به وسیله‌ی *B. tabaci* یا سفیدبالک پنبه منتقل می‌شوند. رابطه‌ی سفیدبالک و ویروس از نوع رابطه‌ی پایا و گردشی است.

تریپس‌ها

تریپس‌ها حشرات کوچک و باریکی به طول ۰/۵ تا ۵ میلیمتر هستند (برخی از گونه های گرمسیری تا ۱۳ میلیمتر هم می‌رسند). بالها ممکن است وجود داشته باشند یا وجود نداشته باشند. زمانیکه به طور کامل رشد کرده است، دارای چهار بال بسیار بلند و باریک، کم یا بدون رگ، و حاشیه با موهای بلند هستند و حاشیه موهای روی بال ها وجه تسمیه آن‌هاست. دو جنس تریپس از نظر ظاهری شبیه هم هستند، اما نرها معمولا کوچکتر هستند. پارتنوژنز در بسیاری از گونه‌ها رخ می‌دهد. آن دسته از تریپس‌هایی که تخمگذار هستند معمولاً تخم های خود را در بافت های گیاهی فرو می‌کنند. تریپس‌ها که تخمگذار نیستند معمولاً تخم‌های خود را در شکاف یا زیر پوست درختان می‌گذارند. تریپس‌های جوان نسبتاً غیر فعال هستند. به طور کلی چندین نسل در سال وجود دارد. بسیاری از تریپس‌هایی که از گیاهان تغذیه می‌کنند، به گل‌ها، برگها، میوه‌ها، شاخه‌ها یا جوانه‌ها حمله می‌کنند. تریپس‌ها از گیاهان مختلفی تغذیه می‌کنند. آنها با تغذیه خود سلول‌های گیاهی را از بین می‌برند و برخی از گونه‌ها به عنوان ناقل بیماری گیاهی عمل می‌کنند. بسیاری از گونه‌های تریپس آفات محصولات مهم تجاری هستند. برخی از گونه‌ها به عنوان ناقل، بیش از ۲۰ ویروس که باعث بیماری گیاهان می‌شوند، به ویژه توسپوویروس‌ها،[1] مثل ویروس پژمردگی لکه ای گوجه فرنگی (ToSWV) را منتقل می‌کنند.

[1] Tospoviruses

طریقه‌ی انتقال ویروس توسط تریپس‌ها هنوز مورد سوال است، اما مشخص شده که ناقلین بسیار کارایی هستند. یعنی ویروس را با نرخ بسیار بالا و در کوتاه‌ترین زمان منتقل می‌کنند. احتمال دارد که ویروس در بدن آن‌ها تکثیر پیدا کند اما همچنان این بحث مورد سوال پژوهشگران است و طریقه‌ی انتقال ویروس کاملاً مشخص نیست.

شپشک‌ها

شپشک‌های گیاهی از آفات مهم درختان میوه ومحصولات زراعی هستند. پوره‌ها وحشرات کامل از شیره گیاهی تغذیه می‌نمایند. درگروههای مختلف، حشرات کامل تمامی شپشکهای نرو بعضی از شپشکهای ماده، فاقد قطعات دهانی هستند و تغذیه نمی‌کنند. بدن شپشک ماده بیضی شکل کشیده، قطعه قطعه و دارای پاهای به خوبی توسعه یافته است. برخی از گونه‌ها تخم‌گذارند، و برخی دیگر، لاروهای زنده به دنیا می آورند. وقتی تخم گذاشته می شود، آنها را در موم شل و پنبه‌ای شکل قرار می‌دهند. شپشک‌های آردآلود تقریباً در هر قسمتی از میزبان یافت می‌شوند. این حشرات یک گروه بزرگ با حدود ۲۴۰ گونه در آمریکای شمالی هستند. گونه‌های این گروه چندین آفت مهم را تشکیل می‌دهند. برخی از گونه‌ها نیز ناقل بیماری‌های ویروسی در جوامع گیاهی هستند. مثالی از ویروس‌هایی که از طریق شپشک منتقل می‌شود، ویروس مرتبط با پیچیدگی برگ انگور (GLRAV3) است. این ویروس و سایر ویروس‌های مرتبط از جنس *Ampelovirus* هستند.

شته‌ها

شته‌ها گروه بزرگی از حشرات کوچک و نرم‌تن را تشکیل می‌دهند که اغلب به تعداد زیاد در حال مکیدن شیره از ساقه یا برگ گیاهان، یافت می‌شوند. چنین گروه‌های شته‌ای اغلب شامل افرادی در تمام مراحل رشدی هستند. اعضای این گروه را معمولاً می‌توان از روی شکل مشخص مروارید مانند آنها، یک جفت کُورنیکل در انتهای پشتی شکم، و شاخک‌های نسبتا بلند، تشخیص داد. فرم‌های بالدار را معمولاً می توان با رگ‌بندی و اندازه نسبی بال های جلو و عقب آن‌ها، تشخیص داد.

کُورنیکل شته‌ها ساختاری لوله مانند است که در قسمت پشتی بند پنجم یا ششم شکم دیده می‌شود. این کُورنیکل‌ها مایع دفاعی ترشح می‌کنند. در برخی گونه‌ها بدن کم و بیش با الیاف مومی سفید پوشیده است، که توسط غدد پوستی ترشح می‌شود. شته‌ها نیز عسلک را از مخرج دفع می کنند. عسل عمدتاً از شیره اضافی

خورده شده توسط حشره تشکیل شده است که به آن قندهای اضافی و مواد زائد اضافه می شود.

چرخه زندگی بسیاری از شته‌ها نسبتاً پیچیده و غیرعادی است. اکثر گونه‌ها در مرحله تخم زمستان گذرانی می‌کنند و این تخم‌ها در بهار تفریخ می‌شوند. ماده‌هایی که به صورت پارتنوژنتیک (بکرزایی) تولیدمثل می‌کنند ممکن است چندین نسل را در طول فصل زراعی به این روش تولید کنند. نسل اول یا دوم معمولاً از افراد بدون بال تشکیل می‌شود، اما در نهایت افراد بالدار ظاهر می شوند. در برخی موارد، نسلی متشکل از نر و ماده ظاهر می‌شود. افراد این نسل جفت‌گیری می‌کنند و ماده ها تخم‌گذاری کرده و بدین شکل زمستان گذرانی می‌کنند.

این روش تولید مثل می‌تواند در مدت زمان نسبتاً کوتاهی جمعیت عظیمی از شته‌ها را ایجاد کند. اگر دشمنان طبیعی وجود نداشتند، شته‌ها برای پوشش گیاهی بسیار مخرب‌تر خواهند بود. با این‌حال، شته‌ها جزء مخرب-ترین حشرات آفت روی گیاهان کشت شده در مناطق معتدل هستند. علاوه بر تضعیف گیاه با مکیدن شیره گیاهی، به عنوان ناقل ویروس‌های گیاهی عمل می‌کنند و با ترشح عسلک و رشد متعاقب قارچ‌های دوده، باعث تغییر شکل گیاهان زینتی می‌شوند. به دلیل توانایی آنها در افزایش سریع تعداد از طریق تولید مثل غیر جنسی و بکرزایی، یک گروه بسیار موفق از موجودات از نظر زیست محیطی هستند.

دو گونه‌ی مهم از جنس *Rhopalosiphum* گونه‌های شته‌ی برگ یونجه (*Rhopalosiphum padi*) و شته‌ی برگ ذرت (*R. maidis*) به عنوان مهم‌ترین و اقتصادی‌ترین گروه از ناقلین در مزارع بخصوص مزارع غلات هستند. علاوه بر تغذیه به وسیله‌ی قطعات دهانی مکنده از بافت آبکش می‌توانند ویروس‌ها را نیز منتقل کنند. ویروس‌های مهمی از طریق این حشرات منتقل می‌شوند؛ مثلاً از پوتی‌ویروس‌ها ویروس‌هایی مثل موزائیک کوتولگی ذرت (MDMV) و ویروس موزائیک نیشکر (SuMV)، ویروس موزائیک سویا (SoMV) و ویروس موزائیک قیاق (JMV) همگی به وسیله شته‌ها منتقل می‌شوند. لوتئوویروس‌ها ویروس موزائیک زرد یونجه (BYMV) هم به واسطه شته ها منتقل می‌شود.

شته سبز هلو (*Myzus persicae*) ناقل بسیاری از ویروس های گیاهی است. از کیوکوموویروس‌ها، ویروس موزائیک خیار (CMV) و از پوتی‌ویروس‌ها، ویروس وای سیب زمینی (PVY) به وسیله شته سبز هلو منتقل می‌شوند که رابطه شان هم از نوع ناپایا است. شته سیاه باقلا (*Aphis fabae*) ناقل بسیاری از ویروس‌های گیاهی است و اهمیت فوق‌العاده‌ای دارد مثلاً از لوتئوویروس‌ها، ویروس برگ قاشقی لوبیا که بسیار ویروس

مهمی است از طریق شته‌ی سیاه باقلا *A. fabae* منتقل می‌شود که رابطه‌اش نیز از نوع پایا است.

زنجرک‌ها

زنجرک‌ها یک گروه بسیار بزرگ (حدود ۲۵۰۰ گونه در آمریکای شمالی) را تشکیل می دهند و دارای اندازه‌ها، اشکال، رنگ‌ها و انواع مختلفی هستند. طول بدن آن‌ها به ندرت از ۱۳ میلی‌متر بیشتر می‌شود و بسیاری از آن‌ها فقط چند میلیمتر طول دارند. بسیاری از زنجرک‌ها دارای الگوهای رنگی زیبا هستند. زنجرک‌ها تقریباً روی همه انواع گیاهان از جمله درختان جنگلی، سایه‌بانی و باغی، درختچه‌ها، علف‌ها و بسیاری از محصولات زراعی و باغی زندگی می‌کنند. آن‌ها عمدتاً روی برگ‌های گیاه مورد تغذیه‌شان یافت می‌شوند. غذای بیشتر گونه‌ها کاملاً خاص است و زیستگاه آن نیز مشخص است. بیشتر زنجرک‌ها یک نسل در سال دارند، اما تعداد کمی، دو یا سه نسل در سال دارند. معمولاً زمستان را بسته گونه، به صورت مرحله بالغ یا تخم سپری می‌کنند. زنجرک‌ها گروه مهمی از ناقلین ویروس‌های گیاهی هستند که اهمیت شان تقریباً شبیه شته‌هاست. گونه‌های مهمی از زنجرک‌ها مثل گونه‌ی *Laodelphax striatellus* Fallen یا *Unkanodes tanasijevici* Dlabola ناقل ویروس‌ها هستند. به عنوان مثال از جنس *Rhabdovirus* ویروس موزائیک ذرت (MMV) و از جنس *Reovirus* ویروس کوتولگی زبر ذرت (MRDV) به وسیله این زنجرک‌ها منتقل می‌شود. دو گونه دیگر از زنجرک‌ها به نام *Circulifer haematoceps* Mulsant & Rey یا *C. tenellus* Baker ویروس پیچیدگی بوته چغندرقند (BCTV) از جمینی‌ویروس‌ها را منتقل می‌کنند.

گونه‌های *L. striatellus* و *U. tanasijenici* قابلیت انتقال ویروس از طریقه تکثیری را دارند. اما *C. hematoceps* و *C. tenellus* صرفاً ویروس را از طریق پایا و گردشی منتقل می‌کنند.

کنه‌ها

کنه‌ها یک گروه بسیار بزرگ از جانوران کوچک را تشکیل می‌دهند. بیش از ۳۰۰۰۰ گونه شرح داده شده است، و تخمین زده شده است که شاید نیمی از میلیون‌ها گونه دیگر هنوز توصیف نشده‌اند. بدن آن‌ها معمولاً بیضی شکل، با کمی یا بدون تمایز دو ناحیه بدن. کنه‌ی تازه از تخم بیرون آمده که لارو نامیده می‌شود، فقط سه جفت پا دارد و به دست آوردن جفت چهارم بعد از پوست اندازی اول رخ می‌دهد. برخی کنه‌ها کمتر از سه جفت پا دارند. سن بین لارو و بالغ، پوره نامیده می شود. این گروه شامل هر دو شکل آبزی و خشکی است و اشکال آبزی در هر دو آب شیرین و شور وجود دارند. کنه‌ها در خاک و بقایای آلی فراوان هستند،

جایی که معمولاً تعداد آنها از سایر بندپایان بیشتر است. بسیاری از آنها حداقل در طول بخشی از چرخه زندگی خود، انگل هستند و از هر دو مهره داران و بی مهرگان (از جمله حشرات) به عنوان میزبان استفاده می کنند. اکثر اشکال انگلی، انگل های خارجی هستند. بسیاری از شکل‌های آزاد زیستی، شکارچی هستند، و برخی از اینها بندپایان مضر را شکار می‌کنند. بسیاری از آنها پوسیده‌خوار هستند و به تخریب زباله های جنگلی کمک می‌کنند. بسیاری از آنها تغذیه کننده گیاهان هستند و برخی از آنها به محصولات زراعی آسیب می رساند. یک خانواده مهم کنه‌ها خانواده‌ی کنه‌های گالزای *Eriophydae* هستند. اینها کنه‌های کرمی شکل و میکروسکوپی هستند که این فرم بدن ویژگی خاص آنها محسوب می‌شود. مهم‌ترین ویروس منتقل شونده توسط این گروه از کنه‌ها ویروس موزائیک مخطط گندم (WSMV) است که از جنس *Tritimovirus* وخانواده ی *Potyviridae* می‌باشد. یکی از ویژگی‌های این کنه‌ها این است که انتهای بدنشان دارای بادکش انتهایی[1] است که به وسیله همین بادکش هم می‌توانند در روی سطح برگ بایستند و به وسیله جریان باد از گیاهی به گیاهی دیگر منتقل بشوند. این روش انتقال می‌تواند نقش مهمی در شیوع و گسترش ویروس در بین گیاهان و مزارع مختلف داشته باشد. در چرخه زندگی کنه‌ها سه مرحله‌ی رشدی تخم، لارو و کنه بالغ وجود دارد. علاوه بر این انتقال ویروس از طریق این کنه انجام شده و گفته می‌شود که احتمالاً ویروس در بدن کنه تکثیر می‌شود. اما مشخص نیست که رابطه‌ی این کنه با ویروس چگونه است. آیا یک رابطه ی پایای تکثیری است یا رابطه پایای گردشی؟

نماتدها

نماتدها یا کرمهای گرد نوع متفاوتی از جانوران هستند که در طیف وسیعی از محیط‌ها زندگی می‌کنند. بسته به گونه، نماتد ممکن است برای سلامت گیاه مفید یا مضر باشد. از دیدگاه کشاورزی و باغبانی، برخی نماتدها گونه‌های شکارچی هستند وبرخی مثل نماتد ریشه گرهی که به گیاهان حمله می‌کنند آفت هستند. نماتدهایی که نقش خود را به عنوان ناقلین ویروس‌های گیاهی ایفا می‌کنند، نماتدهایی هستند که می‌توانند ویروس‌های گیاهی را منتقل کنند و متعلق به دو راسته Dorylaimida و Triplonchida هستند.

از راسته Dorylaimida جنس‌هایی مثل *Xiphinema*، *Longidorous* و *Paralongidorous* ناقل ویروس ها هستند. این نماتدها هم انگل گیاهی هستند و هم به طور غیر مستقیم با انتقال ویروس های گیاهی ایجاد

[1] Anal Sucker

خسارت می‌کنند. نماتدهای این راسته دارای استایلت سوزنی شکل هستند که به وسیله آن بافت گیاه را سوراخ کرده و از شیره گیاه یا محتویات سلول تغذیه می‌کنند. در این راسته و این جنس‌ها ویروس‌های مهمی منتقل می‌شود که مثال آن ویروس برگ بادبزنی مو یا انگور GFLV می‌باشد. در این بیماری برگ انگور شبیه بادبزن می‌شود که در آن حالت کنگره‌ای یا حاشیه‌های برگ از بین می‌رود. علاوه بر این ممکن است حالت نواری در رگبرگها ایجاد شود ولی عمده علائم این بیماری تبدیل شدن برگ مو به شکل بادبزن هست. ویروس لکه حلقوی توتون (TRSV) ایجاد لکه‌های حلقوی می‌کند. در سطح برگ توتون این دو ویروس به وسیله این نماتدها می‌توانند منتقل بشوند.

از راسته Triplonchida جنس های *Paratrichodorus* و *Trichodorus* ناقل ویروسها هستند. جنس‌هایی که در این راسته ناقل هستند به وسیله داشتن یک استایلت خنجری شکل یا خمیده از راسته Dorylaimida که دارای استایلت سوزنی شکل هستند متمایز می‌شوند. ویروس جغجغه ای توتون (TRV) از جنس *Tobravirus* توسط نماتدهای دو جنس مذکور منتقل می‌شود. بعد از اینکه رطوبت برگ‌ها در توتون از بین رفت، در اثر وزش باد و ساییدگی برگها به همدیگر حالتی شبیه صدای جغجغه ایجاد می‌شود و آن صدا باعث شده که ویروس را به همین نام نامگذاری کنند. ویروس جغجغه ای و این نماتدها در خاک هستند بنابراین انتقال ویروس در خاک و به وسیله اندام‌های زیرزمینی گیاه صورت خواهد گرفت.

قارچ‌ها و شبه قارچ‌ها

قارچها موجودات یوکاریوتی هستند که شامل میکروارگانیسم‌هایی مانند مخمرها و کپک‌ها و همچنین قارچ-های خوراکی می‌باشند. این موجودات به عنوان سلسله (Fungi) طبقه بندی می‌شوند. شبه قارچ‌ها از نظر شکل ظاهری شبیه قارچها بوده و به طریق جذب تغذیه می‌کنند ولی ارتباط نسب شناسی نزدیکی با قارچ‌های حقیقی ندارند. شبه قارچها در سلسله‌های Protozoa و Chromista قرار می‌گیرند. این موجودات هم جز ناقلین ویروس‌های گیاهی هستند. قارچ‌ها و شبه قارچ‌ها از ناقلین مهم ویروس‌های گیاهی هستند که انگل اجباری ریشه گیاهان می‌باشند.

از رده Chytridiomycetes، گونه *Olpidium brassicae* که تولید زئوسپور تک تاژکی می‌کند. علاوه بر این تولید تال کرده و اسپورهای استراحتی در سلول‌های گیاهی به منظور زمستان‌گذرانی تولید می‌کند و ناقل ویروس رگبرگ درشتی کاهو می‌باشد.

در خانواده Tombusviridae، جنس *Necrovirus* و ویروس نکروز توتون (TNR) یا ویروس برگ مرده توتون به وسیله شبه قارچ در خاک منتقل می‌شود که از شاخه Cercozoa، راسته Plasmophorida و گونه *Polymyxa betae* است. این شبه قارچ تولید زئوسپور دو تاژکی کرده و در سلول گیاه یک توده سلولی به نام پلاسمودیوم تولید می‌کند و همچنین تولید اسپورهای استراحتی می‌کند. ویروس رگبرگ زردی بافت مرده چغندر (BNYVV) از جنس *Benyvirus* که در واقع بیماری ریزومانیا را در چغندر ایجاد می‌کند توسط شبه قارچ *P. betae* منتقل می‌شود. بنابراین این ویروس هم در خاک و به وسیله شبه قارچ *Polymyxa* منتقل می‌شود. علاوه بر چغندر در گندم و غلات، گونه *Polymyxa graminis* ویروسی به نام ویروس موزائیک خاک زاد گندم (SBWMV) از جنس *Furovirus* و خانواده *Virgaviridae* را در خاک منتقل می‌کند.

سازوکارهای انتقال ویروس‌های گیاهی با ناقل‌ها

ویروس‌های گیاهی بیمارگرهایی هستند که هرساله خسارت‌های قابل توجهی را به محصولات کشاورزی وارد می‌کنند و برای انتقال از گیاهی به گیاه دیگر، اغلب نیازمند ناقل هستند. ناقل‌های آن‌ها طیف وسیعی از آرایه‌های موجودات زنده را به خود اختصاص می‌دهد که دربرگیرنده‌ی بندپایان، نماتدها، قارچ‌ها و آغازیان است. تاکنون چهار حالت برای انتقال ویروس‌های گیاهی با این ناقل‌ها گزارش شده است: ناپایا (غیرگردشی)؛ نیمه‌پایا؛ پایا (گردشی) و تکثیری. با وجود اهمیت انتقال ویروس در همه‌گیری‌شناسیِ بیماری‌های ویروسی، اطلاعات کمی درباره ناقل‌ها و نحوه‌ی برهمکنش آن‌ها با ویروس و گیاه وجود دارد. با این حال گروه‌های ناقل‌ها شامل شته‌ها، زنجرک‌ها، سفیدبالک‌ها، کنه‌ها، نماتودها، قارچ‌ها و آغازیان تا حدودی تعیین خصوصیت شده‌اند. در این بخش، گروه‌های فوق از لحاظ اهمیت و سازوکار انتقال ویروس با آن‌ها، مورد بحث قرار می‌گیرند.

شته‌ها

تعداد زیادی از ویروس‌های گیاهی با شته‌ها منتقل می‌شوند. علاوه بر پروتئین پوششی اصلی (CP)، سایر پروتئین‌های ویروسی نظیر پروتئین کمکی (HC) در پوتی‌ویروس‌ها، پروتئین پیوسته‌خوانی (RT) در پوشش لوتئوویروس‌ها و پروتئین پوششی فرعی (mCP) موجود در پیکره‌ی کلوستروویروس‌ها و پروتئین‌های P2 و P3 در کالیموویروس‌ها در فرایند انتقال نقش دارند. بیشتر شته‌ها در حالتی ناپایا ویروس را منتقل می‌کنند. اما حالت‌های نیمه‌پایا (کالیمو- و کلوستروویروس‌ها)، گردشی (لوتئو- و پولروویروس‌ها) و تکثیری

(رابدوویروس‌ها) نیز مشاهده شده است. محل ماندگاری ویروس در حالت ناپایا نوک استالیت، درحالت گردشی، همولنف و در حالت تکثیری درون سلول‌های حشره خواهد بود. در انتقال پایا، برهمکنش بین پروتئین پوششی و پیوسته‌خوانی ویروس با پروتئین همزیستِ مشابه با چاپرونی به نام GroEL که باکتری درون‌همزیستِ *Buchnera aphidicola* در بدن شته تولید می‌کند، فاکتوری ضروری برای پایداری پیکره‌های لوتئوویروسی در همولنف شته است.

تریپس‌ها

تریپس‌ها مهمترین ناقل‌های توسپوویروس‌ها به حساب می‌آیند. این ویروس‌ها با دارا بودن بیش از بیست گونه، بیماری‌های خسارت‌زایی را در گیاهان زراعی و زینتی ایجاد می‌کنند. لاروها و افراد بالغ ویروس را اخذ کرده و ویروس در بدن آن‌ها تکثیر می‌شود. با این حال تنها لاروهای سن اول و تعداد کمی از لاروهای سن دوم قابلیت انتقال آن را دارند. توانایی انتقال ویروس در افراد بالغ و لاروهای سن دوم با افزایش سن تریپس به سرعت کاهش می‌یابد. مطالعات تکامل فردیِ[2] اندام‌های درونی تریپس دلایل این پدیده را نشان داده است.

کنه‌ها

با وجود همراهی کنه‌ها با چندین بیماری مخرب در گیاهان زراعی، مدت زیادی نیست که به عنوان ناقل‌های ویروس‌های گیاهی معرفی شده‌اند. در مورد ویروس موزائیک رگه‌ای گندم (WSMV) کنه‌ی پیچیدگی برگ گندم (*Aceria tosichella* Keifer) در حالتی نیمه پایا ویروس را منتقل می‌کند. تنها پوره‌ها قابلیت اخذ ویروس را دارند و در ادامه هم پوره‌ها و هم افراد بالغ قابلیت انتقال ویروس را خواهند داشت. ویروس در قسمت پشتی معده که به شکل کیسه است، تجمع یافته و پیکره‌های ویروسی در سلول‌های پارانشیمی اطراف روده و غدد بزاقی ردیابی شده‌اند. یافته‌ها نشان می‌دهند که ویروس ممکن است در بدن ناقل تکثیر شود. اما انتقال از طریق تخم گزارش نشده است. نقش پروتئین کمکی (HC-Pro) در انتقال WSMV با کنه‌های اریوفید نشان داده شده است. اخیراً فرم‌های ژنومی و مکملِ آرانای۳ و پروتئین نوکلئوکپسید P3 متعلق به ویروس مرتبط با لکه حلقوی اروپایی تیس (EMARaV) در بدن کنه‌ی ناقل مشاهده شده است که نشان

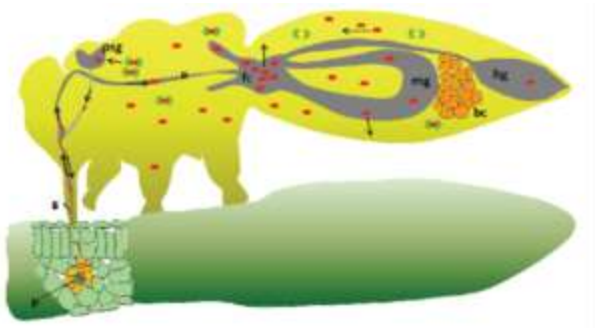
[1] Endosymbiotic
[2] Ontogeny

دهنده‌ی تکثیر ویروس درون ناقل است.

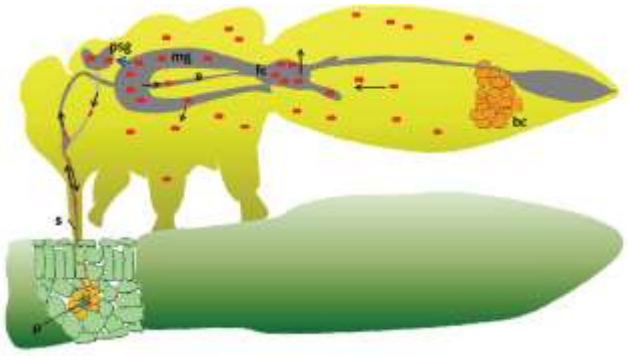
سفیدبالک‌ها

سفیدبالک‌ها علاوه بر خسارت مستقیم به گیاهان، بگوموویروس‌ها، کلوستروویروس‌ها، پوتی‌ویروس‌ها و همچنین سکوویروس‌ها را نیز منتقل کنند. تغذیه‌ی از بافت آبکش حالت‌های انتقال نیمه‌پایا و پایا را فراهم کرده است. نقش پروتئین پوششی فرعی ویروس زردی عفونت‌زای کاهو (LIYV) (جنس کرینی‌ویروس) در ماندگاری پیکره‌ی ویروس در قسمت جلویی پیش‌روده یا پیش‌دهانِ سفیدبالک مشاهده شده است. در مورد بگوموویروس‌هایی مانند ویروس پیچیدگی برگ زرد گوجه فرنگی (TYLCV)، برهمکنش پیچیده‌ی بین پروتئین پوششی و پروتئین شبه GroEL که باکتری همزیست کروی‌شکل *Hamiltonella* تولید می‌کند، برای انتقال ویروس با *B. tabaci* ضروری است. این گونه اولین بار در سال ۱۸۸۹ به عنوان یک گونه جدید شناخته شد و امروزه در گروههای ژنتیکی متعددی تحت نام بیوتیپ شناسایی می‌شود. تحقیقات اولیه شناسایی و دسته‌بندی بیوتیپ‌های *B. tabaci* که براساس خصوصیات زیستی مختلف مثل دامنه میزبانی، رفتار، مقاومت به حشره‌کش‌ها و توانایی انتقال ویروس بود، جای خود را به روش های مطمئن‌تر ژنتیکی داده اند، به عنوان مثال حداقل ۳۴ گروه ژنتیکی از *B. tabaci* براساس انشعابات توالی ژن میتوکندریایی سیتوکروم اکسیداز ۱ جداسازی شده‌اند که شامل دو گروه مهم جهانی یعنی بیوتیپ خاور میانه Middle East-Asia Minor 1[1] (که قبلا بیوتیپ B نامیده می‌شد) و بیوتیپ مدیترانه ای (بیوتیپ Q) می‌باشد. یکی از تفاوت‌های این دو بیوتیپ وجود/عدم پروتئین GroEL است که می‌تواند در کارایی انتقال TYLCV نقش داشته باشد (شکل ۶، ۷، ۸). پروتئین شبه GroEL در انتقال ماکرومولکول‌ها در بدن شته‌ها و سفیدبالک‌ها نقشی اساسی و محافظت شده دارد.

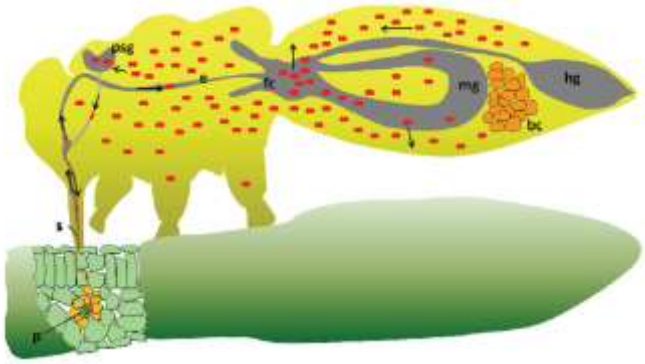
[1] Cibarium



شکل ۶. مدل موجود برای انتقال ویروس پیچیدگی برگ زرد گوجه فرنگی (TYLCV) توسط بیوتایپ B *B. tabaci* و دخالت GroEL *Hamiltonella* در فرآیند انتقال (این مدل شبیه دخالت GroEL *Buchnera* از *M. persicae* در انتقال ویروس پیچیدگی برگ سیب زمینی (PLRV) است). p: آوند آبکش؛ s: استایلت؛ e: مری؛ fc: اتاقک فیلتر؛ mg: روده میانی؛ hg: روده عقبی؛ psg: غدد بزاقی اولیه؛ bc: باکتریوسیت‌ها؛ ذرات سبز: GroEL؛ ذرات قرمز: پیکره TYLCV؛ پیکان آبی: عبور ویروس TYLCV از روده میانی در قفسه سینه به psg؛ فلش‌های سیاه: مسیر TYLCV هنگام جابجایی در سفیدبالک (برگرفته از Kliot و Ghanim (۲۰۱۳).



شکل ۷. اولین مدل برای انتقال TYLCV توسط بیوتیپ Q فاقد پروتئین GroEL *Hamiltonella* که برای انتقال مناسب است. توجه داشته باشید که روده میانی در قفسه سینه پس از تحت فشار قرار گرفتن توسط تخمدان در ماده‌های باردار قرار دارد. برای اختصارات به زیرنویس شکل ۶ مراجعه کنید (برگرفته از Kliot و Ghanim (۲۰۱۳)).



شکل ۸. مدل دوم برای انتقال TYLCV توسط بیوتایپ Q فاقد پروتئین GroEL *Hamiltonella* که برای انتقال مناسب است. به غلظت بالای TYLCV بدست آمده توسط مگس سفید توجه کنید برای اختصارات به زیرنویس شکل ۶ مراجعه کنید (برگرفته از Kliot و Ghanim (۲۰۱۳).

زنجرک‌ها

ترجیح میزبانی زنجرک‌ها به سمت گیاهان علفی باعث شده است که اغلب ناقل‌های ویروس‌های آلوده کننده‌ی این گیاهان باشند. در اثر تغذیه‌ی این گروه از بافت آبکش گیاه، حالت‌های انتقال تکثیری، گردشی و نیمه‌پایا در مورد این ناقل‌ها گزارش شده است. نقش توبول‌های ساختاری که ویروس کوتولگی برنج به منظور تسهیل گسترش آن درون سلول‌های زنجرک ناقل القا می‌کند، نشان داده شده است. با اینکه تمامی اعضای Reoviridae با زنجرک منتقل می‌شوند، اخیراً رئوویروسی به نام ویروس پنهان تمشک (RLV) کشف شده است که در حالتی تکثیری با شته‌ی (Hottes) *Amphorophora agathonica* منتقل می‌شود. به دلیل نوع انتقال و ژنتیک آن، طبقه‌بندی آن در جنس جدید *Raslavirus* منطقی به نظر می‌رسد.

نماتدها

نماتدهای لانجیدورید[1] و تریکودورید[2] به عنوان دو گروه ناقل ویروس‌های گیاهی، انگل خارجی بوده و اغلب با استفاده از استایلت خود از نواحی نزدیک به نوک ریشه تغذیه می‌کنند که نتیجه‌ی آن ورود عصاره‌ی آلوده حاوی پیکره‌های ویروس به داخل بدن نماتود می‌باشد. پیکره‌های ویروسی در سطح استایلت و اطراف محفظه‌ی مری پس از تغذیه نماتد از گیاه آلوده، مشاهده شده است. فرض شده است که پروتئین 2b در توبراویروس‌ها با سطح مری نماتود برهمکنش داشته و پلی میان پروتئین پوششی پیکره‌ی ویروس و سطح کوتیکولی بدن نماتود خواهد بود. در مورد پروتئین پوششی ویروس برگ بادبزنی مو (GFLV) نشان داده است که این پروتئین دارای بار الکتریکی مثبت بوده که با داشتن دامانه‌ای[3] ۱۱ آمینو اسیدی که سه بازوی سطحی آن را احاطه کرده است، برای انتقال موفق ضروری است. برهمکنش الکترواستاتیک بین نواحی پوشش پروتئینی و ساختارهای مولکولی موجود بر سامانه‌ی تغذیه‌ای نماتود ممکن است برای ماندگاری پیکره‌های ویروس مهم باشد.

آغازیان و قارچ‌ها

آغازیان پلاسمودیوفوریدی و کیتریدهای قارچی نیز مسؤول انتقال بسیاری از بیماری‌های ویروسی خاک‌برد

[1] Longidorids
[2] Trichodorids
[3] Domain

هستند. تقریباً همه‌ی ویروس‌های بیست وجهی خاک‌برد به صورت خارجی اخذ می‌شوند. اما ویروس‌های میله‌ای شکل یا رشته‌ای به داخل زئوسپور و اسپورهای استراحتی حمل می‌شوند. پراکنش پیکره‌های ویروس بر غشای سیتوپلاسمی زئوسپور و همچنین غلاف دربرگیرنده‌ی تاژک نشان داده شده است. حضور گلیکوپروتئین‌های گیرنده بر سطح زئوسپور و نقش اساسی پروتئین پوششی ویروس گزارش شده است. پیکره‌های ویروس دارای ساختار فضایی تغییر یافته‌ای در سطح زئوسپور هستند که ممکن است برای انتقال‌شان به داخل سلول گیاهی مهم باشد. بسیاری از گزارش‌ها حضور پیکره‌های شبه ویروسی را درون شبه‌قارچ *Polymyxa* نشان داده‌اند، اما پروتئین حرکتی و اسید نوکلئیک ویروس موزائیک خاک‌برد گندم (WSBMV) نیز درون هاگینه‌ها[1] ردیابی شده‌اند. نقش پروتئین پوششی و پیوسته‌خوانی به همراه پروتئین P2 در بیموویروس‌ها، P39 در پکلوویروس‌ها، P31 در بنی‌ویروس‌ها و P32 در ویروس موزائیک خاک‌برد چغندر (BSBMV) با تشکیل حداقل دو دامانه‌ی غشایی با مارپیچ‌های محافظت شده، در انتقال مهم ارزیابی شده اند.

جمع‌بندی و چشم‌اندازها

ویروس‌های گیاهی در طی تکامل از فرایندهای پیچیده‌ی بیماریزایی در بیمارگرهای گیاهی تا تغذیه‌ی ساده‌ی آفات گیاهی به نفع انتقال و پراکنش خودشان در طبیعت استفاده کرده و بدین ترتیب بقای خود را تضمین کرده‌اند. نقش انکار ناپذیر پروتئین پوششی ویروس به عنوان خارجی‌ترین، دردسترس‌ترین و فعال‌ترین پروتئین ویروسی در پدیده‌ی انتقال به اثبات رسیده است. چنانکه کوچکترین تغییر در توالی این پروتئین عدم انتقال و در برخی مواقع حذف ویروس را به دنبال خواهد داشت. علاوه بر این در مورد بعضی از ویروس‌های گیاهی، سایر پروتئین‌های ویروسی نیز نقش‌های کمکی در این پدیده به عهده دارند. پیشرفتهای جدیدی مانند بازسازی سه بعدی پیکره‌های ویروسی، دیدگاه‌های ساختاری را درباره‌ی نقش شاخص‌های ویروسی در فرایند انتقال فراهم ساخته است. شناسایی گیرنده‌های مولکولی موجود در ناقل‌هایی نظیر شته‌ها، زنجرک‌ها و تریپس‌ها به منظور اتصال پیکره‌های ویروسی، موفقیت‌های چشم‌گیری هستند که اخیراً بدست آمده‌اند. مطالعه‌ی مجموعه‌ی ژن‌ها و پروتئین-های دخیل در برهمکنش ویروس–میزبان نیز به منظور شناسایی برهمکنش‌های پروتئینی لازم برای انتقال، مانند آنچه درباره‌ی لوتئوویروس‌ها نشان داده شد، ضروری است. همچنین مطالعه‌ی رفتار ناقل‌ها، درک ما را از برهمکنش‌های ناقل–ویروس افزایش خواهد داد. در نهایت هرچه دانش ما از فرایند مولکولی انتقال بیشتر باشد، از این اطلاعات می‌توان در اتخاذ راه‌کارهای مدیریتی نوین برای ایجاد اخلال در رابطه‌ی پیچیده‌ی میان گیاه میزبان، ناقل و ویروس استفاده کرد.

[1] Sporosores