

© 1999 г. А. Є. РИЖКОВА, В. П. ПОЛІЩУК, Ю. Г. ВЕРВЕС, А. Л. БОЙКО

БІЛОКРИЛКИ (НОМОПТЕРА: ALEYRODINEA) – ПЕРЕНОСНИКИ ВІРУСІВ РОСЛИН

Причиною серйозних захворювань рослин є патогенні організми, які переносять комахи. Як правило, ураження має значно більш руйнівний характер для рослини, ніж саме живлення на ній комах-переносників. Представники підряду Aleyrodinea привертають до себе увагу як переносники вірусних хвороб рослин, що спричиняють величезні економічні збитки в багатьох країнах світу. Ще донедавна проблема широкого поширення білокрилок та пов'язаних з ними епіфітотій була актуальною переважно для тропічних та субтропічних регіонів, але вже сьогодні вона постає в агросистемах помірного клімату (Rossel *et al.*, 1999).

За літературними даними (Гібсс, Харрисон, 1978; Мэтьюз, 1973; Brown, 1996; Duffus *et al.*, 1986; Hill, 1984; Murphy *et al.*, 1996; Wyatt, Brown, 1996) білокрилки можуть переносити представників 4 груп вірусів рослин із родин Geminiviridae, Closteroviridae, Potyviridae та роду Carlavirus (табл. 1).

Таблиця 1

Найбільш відомі групи вірусів рослин, що переносяться білокрилками

Групи вірусів	Форма	Розміри, нм	Спосіб передачі	Нуклеїнові кислоти
Gemini viridae	Ікосаедрична	18–30	Персистентно	ДНК Моно- та біпартитний геном
Closteroviridae	Ниткоподібна	700–800	Персистентно та напівперсистентно	РНК Біпартитний геном
Potyviridae	Ниткоподібна	600–900	Напівперсистентно	РНК
Carlavirus	Ниткоподібна	610–700		РНК

На сьогодні відомо кілька видів алейродид, здатних переносити віруси культурних рослин. До них зокрема належать білокрилка батата (*Bemisia tabaci*), білокрилка посрібнених листків (*Bemisia argentifolii*), оранжерейна (*Trialeurodes vaporariorum*) та облямована (*Trialeurodes abutilonea*) (Brown, 1996; Cicero *et al.*, 1995; Yokomi *et al.*, 1990).

З 1970 року чисельність популяцій *Bemisia tabaci* різко зросла в усьому світі. Причина цього загалом не з'ясована, але, можливо, це зумовлено комбінованим ефектом, що пов'язаний зі зростанням застосування синтетичних органічних інсектицидів і пов'язаним з цим підвищенням резистентності білокрилок до пестицидів та всесвітнім розповсюдженням розсади та посадкового матеріалу (Brown, Bird, 1992; Lotracul *et al.*, 1998; Mansoor *et al.*, 1999; McGovern *et al.*, 1994) (рис. 1).

Bemisia tabaci була описана в 1889 році на матеріалі з Греції. Зараз вона відома як першорядний переносник вірусів рослин (Brown, 1996). Пізніше були описані кілька екологічних рас *B. tabaci*, здатних переносити віруси сільськогосподарських рослин, зокрема раси А і В. Раса А переважала в південних регіонах США до 1980 року, після чого раса В витиснула її на всьому протязі південних штатів. Остання викликає симптоми посріблення кабачків, за що отримала назву «білокрилка посріблених листків» та була виділена в окремий вид *Bemisia argentifolii* (Nakhla, Maxwell, 1998; Rossel, Brown, 1994).

В останній час помітні втрати врожаїв важливих сільськогосподарських культур у багатьох країнах світу зумовлені гемінівірусною інфекцією і наявністю білокрилки в якості вектора (Brown, Nelson, 1988; Brow *et al.*, 1999; Faria, Maxwell, 1999; Ioannou, 1985; Wong *et al.*, 1993) (рис. 2). Основні симптоми цих захворювань відбиті в назвах: вірус жовтої карликовості листків томату (tomato yellow leaf curl virus, TYLCV) та золотої мозаїки бобів (bean golden mosaic virus, BGMV). Зараз відомо 17 вірусів родини Geminiviridae, що інфікують томати в Америці. З них TYLCV, можливо, є самим розповсюдженим у світі вірусом томатів. За період 1990–1992 років Домініканська республіка втратила 12 мільйонів доларів тільки внаслідок захворювань, спричинених цим вірусом (Pilowsky, 1974; Poiston, Anderson, 1997; Zeidan, Czosnek, 1991). За 1990–1991 роки у Флориді внаслідок дії вірусу крапчастості томатів (tomato mottle virus, ToMoV)

було втрачено понад 20% врожаю томатів на суму 140 мільйонів доларів (Wisler *et al.*, 1998). Сільське господарство Пуерто-Рико за період 1989–1995 рр. зазнало збитків на 40 мільйонів доларів через гемінівірусну інфекцію, збудника якої переносили білокрилки (Polston, Anderson, 1997).

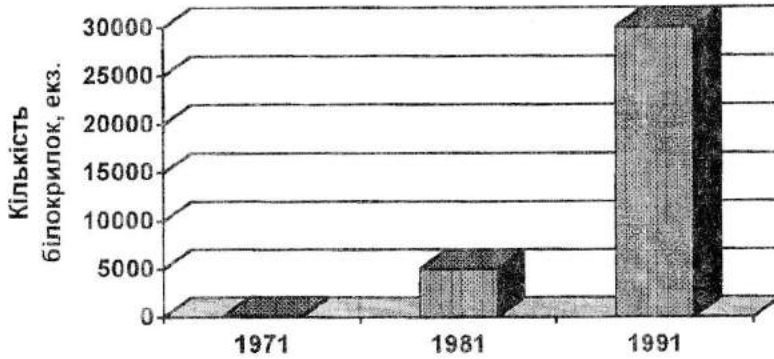


Рис. 1. Зміна чисельності популяції *Bemisia tabaci* в Каліфорнії (США) за період 1971–1991 рр. (дані, отримані шляхом збору комах за допомогою ручного вакуумного насоса на протяжці 2 хвилин) (Wisler *et al.*, 1998).

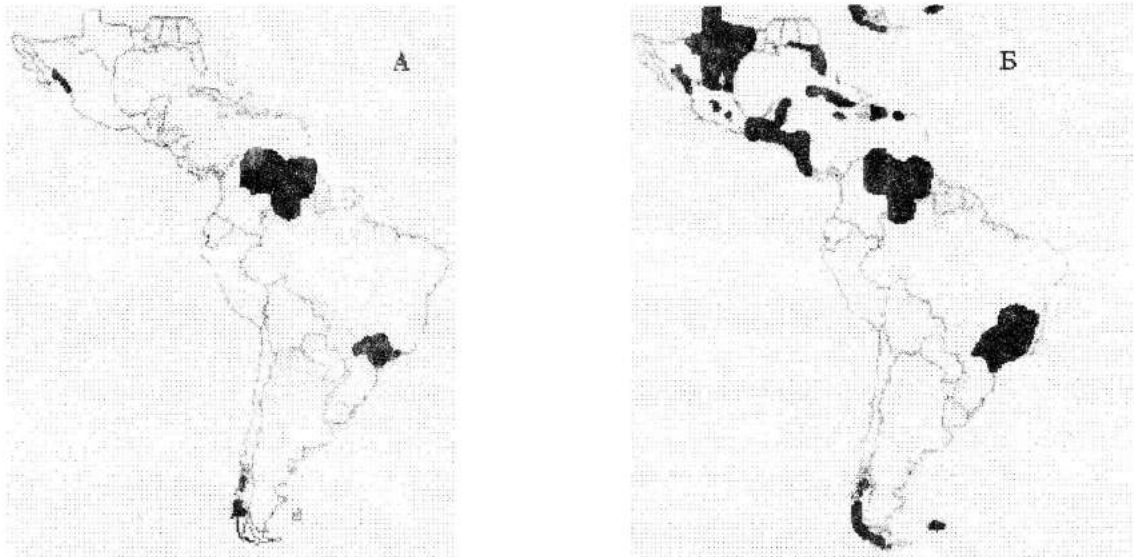


Рис. 2. Поширення гемінівірусної інфекції на томатах в Америці на початку 70-х років (А) та у середині 90-х років XX сторіччя (Б) (Polston, Anderson, 1997).

Представники родини Geminiviridae належать до ДНК-вмісних ікосаедричних вірусів та поділяються на 3 субгрупи. Віруси, що входять до субгрупи III (або рід *Vegotomovirus*), переносять білокрилки *Bemisia tabaci* та *Bemisia argentifolii*. Ці віруси можуть мати як моно- так і біпартитний геном (ГПБ) (Idris, Brown, 1998; Navot *et al.*, 1991; Navot *et al.*, 1992; Padidam *et al.*, 1995a, 1995b; Paplomatas *et al.*, 1994; Rigden *et al.*, 1994; Swanson *et al.*, 1992). Серед них виділяють групи, що походять із західної або східної півкулі. Усі ГПБ західної півкулі мають біпартитний геном та ідентичні за гомологічними ділянками нуклеотидної послідовності до ГПБ з східної півкулі менш ніж на 80%. Найбільш практично важливі віруси східної півкулі – TYLCV, вірус жовтої кучерявості листків томату з Тайланду (Thailand tomato yellow leaf curl virus, TTYLCV) та вірус кучерявості листків томату (tomato leaf curl virus, TLCV); а західної півкулі – ToMoV, вірус жовтої мозаїки картоплі (potato yellow mosaic virus, PYMV), золотої мозаїки томатів (tomato golden mosaic virus, TGMV) та ін. (Antignus, Cochen, 1994; Cochen *et al.*, 1983; Frischmuth *et al.*, 1990; Goodman, 1977; Hong *et al.*, 1993; Polston *et al.*, 1993; Stegner *et al.*, 1990).

Взаємовідносини між гемінівiрусами та білокрилками інтенсивно досліджують вчені різних країн. На прикладі TYLCV, *B. tabaci* та *B. argentifolii* показано, що самки комах передають вірус достовiрно ефективніше самців. Імаго та німфи отримують вірус від інфікованих рослин (Cohen, Nitzany, 1966). Трансмiсія гемінівiрусів – процес, пов'язаний з їхньою персистенцією у переноснику, яка не супроводжується розмноженням та трансваріацією віріонів, хоча є дані, що іноді остання має місце при передачі TYLCV (Rossel *et al.*, 1999). Період передачі TYLCV продовжується до 15–30 хв., під час довгого процесу поглинання соку інфікованої рослини білокрилкою. Латентний період віруса в організмі переносника становить 21–24 години. Дорослі особини *B. tabaci* можуть зберігати та передавати вірус протягом 10–20 діб після інфікування (Nakhala, Maxwell, 1998).

Уявлення про кластеровіруси (Closteroviridae) останнім часом значно змінилися. Ще кілька років тому представниками цієї родини вважали РНК-вмісні віруси з довжиною частинок 1200–2000 нм та монопартитним геномом. Зараз в родину Closteroviridae включені два основних роди. У представників роду *Closterovirus* віріони, які переносять попелиці, мають 1200–2000 нм завдовжки та монопартитний геном, і рід *Crinivirus*, представники якого мають довжину 700–800 нм та біпартитний геном. Вони переносяться білокрилками (КПБ) персистентно та напівперсистентно (Duffus, 1960; Plumb, Thresh, 1983; Vetten *et al.*, 1996; Wisler, 1998). Наприклад, вірус несправжньої жовтухи буряку (beet pseudo-yellows virus, BPYV) персистентно переносить *T. vaporariorum*, вірус хлорозу томатів (tomato chlorosis virus, ToCV) напівперсистентно переносить кілька видів алейродид (Duffus, 1965; Liu, Duffus, 1990). Також до головних КПБ належать віруси жовтушної безладної призупинки росту орипка (cucurbit yellow stunting disorder virus, CYSDV), інфекційного хлорозу латюка (lettuce infectious chlorosis virus, LIYV), хлорозу латюка (lettuce chlorosis virus, LCV), інфекційного хлорозу томату (tomato infectious chlorosis virus, TICV), а також група ізолятiв, що вражають батат: вірус хлоротичної призупинки росту батату (sweet potato chlorotic stunt virus, SPCSV) (Houk *et al.*, 1983; Valverde, 1999; Wisler *et al.*, 1998) (табл. 2).

Таблиця 2

Деякі характеристики КПБ (Wisler *et al.*, 1998)

Характеристика КПБ ¹	BPYV	CYSDV	LIYV	LCV	TICV	ToCV	AYV	SPCSV
Переносник ²	<i>T. v.</i> тільки	<i>B>A</i> ⁴	<i>A>>>B</i> ⁴	<i>A=B</i> ⁴	<i>T. v.</i> тільки	<i>T. v.</i> , <i>T. a.</i> , <i>A, B</i>	<i>T. a</i>	<i>B</i> тільки
Персистенція, діб	7	9	3	4	3	1	3	?
Поширення ³	Увесь світ	Середній Схід	Пiвд.-захід США	Пiвд.-захід США	CA, NC, Італія	FL, LA, CO	IL	Увесь світ
Коло хазяїв	Широкое	Вузьке	Широкое	Широкое	Широкое	Широкое	Помiрне	Вузьке

Примітки: ¹ – Кластеровіруси довжиною від 700 до 950 нм; ² – *T. v.* = *Trialeurodes vaporariorum*, *A* = *Bemisia tabaci* екологічна раса *A*, *B* = *B. argentifolii* або *B. tabaci* екологічна раса *B*, *T. a.* = *T. abutilonea*; ³ – CA = Каліфорнія, NC = Північна Кароліна, FL = Філадельфія, LA = Луїзіана, CO = Колорадо, IL = Ілінойс; ⁴ – *A=B* – екологічні раси *A* і *B* *B. tabaci* в рівному ступені відповідні за розповсюдження вірусу, *B>A* – значення екологічної раси *B* у розповсюдженні даного вірусу переважує над расою *A*, *A>>>B* – значення екологічної раси *A* у розповсюдженні даного вірусу значно більше ніж раси *B*.

На відміну від гемінівiрусів, які викликають жовтуху, кучерявість, карликовість, симптоми, викликані КПБ, дещо нетипові для вірусної інфекції (пожовтіння між жилками та почервоніння листових пластинок уражених рослин). Так при ураженні гарбузів BPYV виникають хлоротичні кутові плями на нижніх листках. Проміжки між жилками з часом повністю жовтіють, а самі жилки залишаються зеленими. З розвитком хвороби рослина загалом все більше жовтіє, хоча молоді листки з'являються нормальними. Цей вірус також викликає міжжилкове почервоніння листків кульбаби. Симптоми, викликані КПБ, часто помилково приймають за фізіологічні порушення, внаслідок дії рН ґрунту, нестачі мікроелементів, токсичної дії пестицидів тощо. До того ж, КПБ, як правило, в інфікованих рослинах знаходяться в невеликих кількостях і виключно у флоемі, тому встановити точний діагноз та виділити вірусні частинки досить важко.

Збитки, завдані інфікуванням латюка, цукрового буряку, динь типовим представником *Crinivirus* – LIYV, склали 20 мільйонів доларів за один лише сезон 1981 року в південно-східних

штатах США. ВРҮВ викликав великі втрати врожаю огірків в Північній Америці, Європі та Азії; лише за один сезон в Каліфорнії внаслідок ураження помідорів ТІСВ було втрачено 2 мільйони доларів (Wisler *et al.*, 1998).

Як видно з табл. 2, КГБ персистують в переносниках від однієї (ТоСВ) до 9 діб (СҮСДВ) та мають різні кола хазяїв. Так, наприклад, ВРҮВ, уражує шпинат, латук, гарбуз, огірок, цукровий буряк, моркву, кульбабу та ряд інших культур.

Серед представників інших груп, які можуть переносити білокрилки, відомі віруси слабкої крапчастості батату (sweet potato mild mottle virus, SPMMV), жовтої карликовості батату (sweet potato yellow dwarf virus, SPYDV), що належать до родини Potyviridae; нещодавно відкритий потіподібний вірус жовтої кучерявості листків кабачка (squash yellow leaf curl virus, SYLCV), що передається напівперсистентним шляхом, та два представники роду *Carlavirus* (Virus Taxonomy ..., 1995; Zouba *et al.*, 1998).

Широко досліджують взаємовідносини у системі вірус – білокрилка. Вивчені локалізація гемінівірусів ТоМоВ та вірусу кучерявості листків капусти (cabbage leaf curl virus, CabLCV) (рід *Begomovirus*) в білокрипці *B. argentifolii* за допомогою флуоресцентної мітки (Hunter *et al.*, 1993).

Виявлення цих вірусів в передньому відділі середньої кишки та шлунку комахи дало підставу для припущення, що саме в цих ділянках кишечнику може проходити всмоктування вірусу в гемолімфу, з течією якої він потрапляє у слинні залози, звідки здійснюється трансмісія вірусу до рослини (рис. 3).

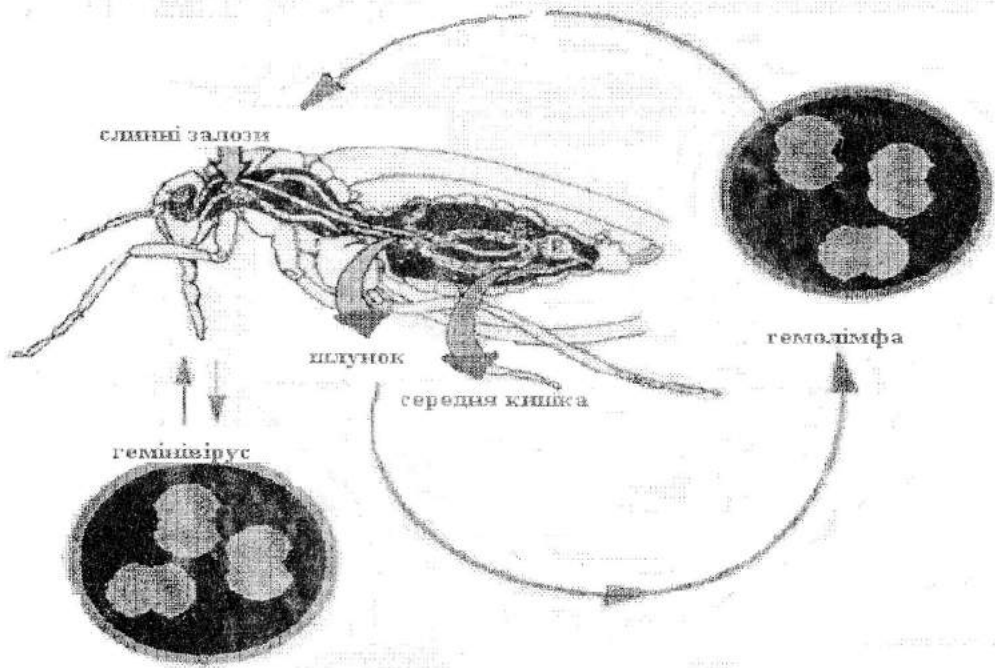


Рис. 3. Персистенція гемінівірусів в *Bemisia tabaci* (Hunter, 1998)

Подальші дослідження локалізації гемінівірусів в білокрилках на прикладі вірусу карликовості листків кабачка (squash leaf curl virus, SLCV) в *B. tabaci*, яка слугує вектором цього вірусу, та *T. vaporariorum*, що його не переносить, показали наявність вірусних частинок в слині, медвяній росі та гемолімфі *B. tabaci*, а також виключно в медвяній росі *T. vaporariorum*. Це дало можливість припустити, що епітелій травної системи неекторних білокрилок слугує бар'єром, який не дозволяє вірусу потрапити в гемолімфу, як це спостерігали у видів, здатних переносити вірус (Rossel *et al.*, 1999).

Механізми взаємодії вірус-білокрилка вивчають і на молекулярному рівні. Так, за допомогою ПЛР виявлений ген білка оболонки гемінівірусів, що передаються білокрилкою, стосовно якого були висунуті два припущення. По-перше, вважають, що, можливо, він слугує основним фактором спорідненості гемінівірусів щодо рослин-господарів; по-друге, припускають, що епітопи на поверхні вірусних частинок взаємодіють з певними ділянками комахи-вектора (Brown *et al.*, 1994; Hofer *et al.*, 1999; Padidam *et al.*, 1996; Rossel, Brown, 1994).

Питання боротьби з білокрилками як масовими шкідниками та переносниками вірусних інфекцій дуже актуальне, і йому наділяють велику увагу. До біологічних методів боротьби належать використання таких природних ворогів білокрилок, як ентомопатогенні гриби з родів *Verticillium* та *Aschersonia*, комахи – *Encarsia formosa*. *Verticillium lecanii* поширений в субтропічних районах колишнього СРСР та на Сахаліні. Його застосовують для боротьби зі шкідниками рослин в польових умовах шляхом обприскування споровою суспензією або запиленням чистими спорами. В нашій країні *Aschersonia* не була знайдена, тому для розробки біологічної боротьби з білокрилкою ці гриби були завезені з Тринідаду, Китаю, В'єтнаму та Куби. Досліди, проведені з цими грибами, показали перспективність їх використання шляхом інтродукції в осередки завезених шкідників. Так, внесені гриби *Aschersonia placenta*, *A. aleyrodis*, *A. confluens*, *A. flava* знищили велику кількість шкідників (до 80% особин) (Мир растений ..., 1991).

Зараз у боротьбі з білокрилками широко використовують різні пестициди. В 1990 році були випущені такі селективні інсектициди, як бупрофезин, піропроксифен, діафенсірон та імідаклопрід, ефективні на всіх фазах розвитку цих комах. Деякі дослідження показали різну чутливість німфальних стадій до імідаклоприду. Німфи третьої та четвертої стадій (N₃ і N₄) були більш толерантними (відповідно на 24 та 82%) до його дії, ніж першої та другої (N₁ і N₂) (Pacheco-Covarrubias, 1995).

При порівнянні дії різних інсектицидів на *B. tabaci* було встановлено, що піретроїди менш токсичні, ніж фосфорорганічні інсектициди та втрачали ефективність через 7 діб після застосування, а фосфорорганічні інсектициди зберігали свою дію на протязі 14 діб після опорскування (Hussian *et al.*, 1992).

При застосуванні інсектицидних препаратів слід брати до уваги, що більшість традиційних інсектицидів ефективно знижують рівень чисельності білокрилок, але забезпечують лише частковий контроль над щільністю популяцій навіть при частому застосуванні. Так, не зважаючи на використання інсектицидів, кількість уражених TYLCV рослин, як і щільність популяцій білокрилок, істотно зросли за останні роки. Виявлені певні фактори, що перешкоджають контролю над білокрилками:

- широке коло хазяїв, що нараховує близько 500 видів рослин;
- наявність німф та дорослих особин під одним листком;
- висока рухливість імаго;
- здатність комах швидко розвивати резистентність до більшості існуючих інсектицидів.

Показано, що чотири пральні порошки (Nirma, Rin, Surf і Wheel) і два натуральних масла (з насіння бавовни та німа) знищують на бавовнику дорослих білокрилок так само добре, як і німф (Nakhla, Maxwell, 1998). В боротьбі з білокрилкою успішно застосовували і часникову олію (Flint *et al.*, 1995).

Крім застосування препаратів різної дії, ведеться пошук та селекція рослин, стійких до вірусів, що переносяться білокрилками. Крім цього, дослідники розробляють технології отримання рослин, стійких до вірусів, що переносяться білокрилками, методами генної інженерії. Наприклад, для утворення стійких генотипів використовували 3 методи клонування: гену білка оболонки, антисмислової послідовності реплікази, нефункціонуючої реплікази. Отримані в результаті цього трансгенні рослини мали різні форми стійкості (Frischmuth *et al.*, 1990).

Широке розповсюдження *Trialeurodes vaporariorum* в тепличних господарствах та південних регіонах України свідчить про необхідність діагностики вірусів, які вона переносить, а також застосування інтегрованих засобів боротьби з нею (Вредители ..., 1987; Гулий, Памужак, 1992).

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. Справочник. – К.: Урожай, 1987. – Т. 1. – 440 с.
- Гиббс А., Харрисон Б. Основы вирусологии растений. – М.: Мир, 1978. – 430 с.
- Гулий В. В., Памужак Н. Г. Справочник по защите растений для фермеров. – Кишинев: Universitas; М.: Росагросервис, 1992. – 464 с.
- Кимсанбаев Х. Х., Рашидов М. И., Аханов Д. Д. Действие инсектоакарицидов на имаго макрофулуса // Химия в сельском хозяйстве. – 1994. – № 5. – С. 31.
- Мир растений. Слизевики, грибы / Под ред. Горленко. – М.: Просвещение, 1991. – Т. 2. – 475 с.
- Мэтьюс Р. Вирусы растений. – М.: Мир, 1973. – 600 с.
- Antignus Y., Cochen S. Complete sequence of uninfected clone of a mild isolate of tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) // Phytopatology. – 1994. – Vol. 84, № 7. – P. 707–712.

- Brown J. K., Nelson M. R. Transmission, host range, and virus-vector relationships of chilo del tomato virus, a whitefly-transmitted geminivirus from Sinaloa, Mexico // *Plant Disease*. – 1988. – Vol. 72, № 9. – P. 866–869.
- Brown J. K., Bird J. Whitefly-transmitted geminiviruses and associated disorders in the Americas and the Caribbean Basin // *Plant Disease*. – 1992. – Vol. 76, № 3. – P. 220–225.
- Brown J. K., Wyatt S. P., Frohlich D. R. The capsid protein: a determinant of host plant affiliations of whitefly-transmitted geminiviruses? [Abstr. Int. Workshop *Bemisia spp.*, Shores, Oct. 3–7, 1994] // *Phytoparasitica*. – 1994. – Vol. 22, № 4. – P. 329.
- Brown J. K. The biology and molecular epidemiology of the Geminiviridae subgroup III // *Plant-Microbe Interactions. Review Series* / G. Stacey & N. Keen (eds.). – N. Y.: Chapman & Hall, 1996. – P. 125–195.
- Brown J. K., Ostrow K. M., Idris A. M., Stenger D. C. Biotic, molecular, and phylogenetic characterization of bean calico mosaic virus, a distinct *Begomovirus* species with affiliation in the squash leaf curl virus cluster // *Phytopatology*. – 1999. – Vol. 89, № 4. – P. 273–280.
- Cicero J. M., Hiebert E., Webb S. E. The alimentary canal of *Bemisia tabaci* (Genn.) and *Trialeurodes abutilonea* (Hald) (Aleyrodidae: Sternorinchi: Homoptera), histology, ultrastructure, and correlations to function // *Zoomorphology*. – 1995. – Vol. 115. – P. 31–39.
- Cohen S., Nitzany F. E. Transmission and host range of the tomato yellow leaf curl virus // *Phytopatology*. – 1966. – Vol. 56, № 10. – P. 1127–1131.
- Cohen S., Duffus J. E., Larsen R. C., Liu H. Y., Flock R. A. Purification, serology, and vector relationship of squash leaf curl virus, a whitefly-transmitted geminivirus // *Phytopatology*. – 1983. – Vol. 73, № 12. – P. 1669–1673.
- Duffus J. E. Radish yellows, a disease of radish, sugar beets, and other crops // *Phytopatology*. – 1960. – Vol. 50, № 5. – P. 389–394.
- Duffus J. E. Beet pseudo-yellows virus, transmitted by the greenhouse whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* // *Phytopatology*. – 1965. – Vol. 55, № 4. – P. 450–453.
- Duffus J. E., Larsen R. C., Liu H. Y. Lettuce infectious yellows virus – a new type of whitefly-transmitted virus // *Phytopatology*. – 1986. – Vol. 76, № 1. – P. 97–100.
- Faria J. C., Maxwell D. P. Variability in geminivirus isolates associated with *Phaseolus spp.* in Brazil // *Phytopatology*. – 1999. – Vol. 89, № 3. – P. 262–268.
- Fauquet C. M., Sangare A. Engineering plants for resistance to whitefly-borne viruses: [Abstr. Int. Workshop *Bemisia spp.*, Shores, Oct. 3–7, 1994] // *Phytoparasitica*. – 1994. – Vol. 22, № 4. – P. 329.
- Flint H. M., Parks M. J., Holmes J. E., Jons J. A. Tests of garlic oil for control of the silverleaf whitefly, *B. argentifolii* Bellows and Perring (Homoptera: Aleyrodida) in cotton // *Southwest. Entomol.* – 1995. – Vol. 20, № 2. – P. 137–150.
- Frischmuth T., Zimmat G., Jeske H. The nucleotide sequence of Abutilon mosaic virus reveals prokaryotic as well as eukaryotic features // *Virology*. – 1990. – Vol. 178. – P. 461–468.
- Goodman R. M. Single-stranded genome in a whitefly-transmitted plant virus // *Virology*. – 1977. – Vol. 83, № 1. – P. 171–179.
- Hill S. A. *Methods in plant virology*. – Oxford: Alden Press, 1984. – 167 p.
- Hoefert L. L. Association of squash leaf curl virus with nuclei of squash vascular cells // *Phytopatology*. – 1987. – Vol. 77, № 12. – P. 1596–1600.
- Houk M. S., Linn L., Hoefert L. L. Ultrastructure of *Chenopodium* leaves infected by lettuce infectious yellows virus: [Abstr.] // *Phytopatology*. – 1983. – Vol. 73, № 5. – P. 790.
- Hofer P., Honhle M., Bedford I. D., Markham P. G., Frischmuth T. Coat protein gene replacement results in whitefly-transmission of an insect non-transmissible geminivirus isolate // VIIth Int. Plant Virus Epidemiology Symp., Spain, April 11–16, 1999: Abstr. – Aguadulce, 1999. – P. 37.
- Hong Y. G., Robinson D. J., Harrison B. D. Nucleotide sequence evidence for the occurrence of three distinct whitefly-transmitted geminiviruses in cassava // *J. Gen. Virol.* – 1993. – Vol. 74, № 11. – P. 2437–2443.
- Hunter W. B., Hiebert E., Webb S. E., Tsai J. H., Polston J. E. Location of Geminiviruses in the whitefly *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) // *Plant Disease*. – 1998. – Vol. 82, № 10. – P. 1147–1151.
- Hussian T., Khan M. M., Akbar M. F., Nagvi S. M. S. Relative toxicity and persistence of different insecticides against whitefly, *B. tabaci* Genn. on soybean // 12th Pakistan Congr. Zool., Lahore, Apr., 1992: Proc. – Lahore, 1992. – Vol. 12. – P. 295–297.
- Idris A. M., Brown J. K. Sinaloa tomato leaf curl geminivirus: biological and molecular evidence for a new subgroup III virus // *Phytopatology*. – 1998. – Vol. 88, № 7. – P. 648–657.

- Ioannou N. Yellow leaf curl and other virus diseases of tomato in Cyprus // Plant Pathol. – 1985. – Vol. 34, № 5. – P. 428–434.
- Lastra R., Gil F. Ultrastructural host cell changes associated with tomato yellow mosaic // Phytopathology. – 1981. – Vol. 71, № 5. – P. 524–528.
- Liu H-Y., Duffus J. E. Beet pseudo-yellows virus: purification and serology // Phytopathology. – 1990. – Vol. 80, № 9. – P. 866–869.
- Lotracul P., Valverde R. A., Clark C. A., Sim J., De La Torre R. Detection of a geminivirus infecting sweet potato in the United States // Plant Disease. – 1998. – Vol. 82, № 11. – P. 1253–1257.
- Mansoor S., Hassain M., Khan S. H., Bashir A., Yusuf Y., Malik K. A., Briddon R. W., Markham P. G. Analysis of the geographical distribution of cotton leaf curl disease-associated Begomoviruses in Pakistan // VIIth Int. Plant Virus Epidemiology Symp., Spain, April 11–16: Abstr. – Aguadulce, 1999. – P. 51.
- McGovern R. J., Polston J. E., Danyluk G. M., Hiebert E., Abouzid A. M. Identification of a natural weed host of tomato mottle geminivirus in Florida // Plant Disease. – 1994. – Vol. 76, № 10. – P. 1102–1106.
- Nakhla M. K., Maxwell D. P. Epidemiology and management of tomato yellow leaf curl disease // Plant virus disease control / A. Hadidi, R. K. Khetarpal, H. Koganezawa (eds.). – St. Paul, Minnesota: APS Press, 1998. – P. 565–582.
- Navot N., Pichersky E., Zeidan M., Zamir D., Cloznek H. Tomato yellow leaf curl virus, a whitefly-transmitted geminivirus with a single genomic component // Virology. – 1991. – Vol. 185, № 1. – P. 151–161.
- Navot N., Zeidan M., Pichersky E., Zamir D., Cloznek H. Use of polymerase chain reaction to amplify tomato yellow leaf curl virus DNA from infected plants and viruliferous whiteflies // Phytopathology. – 1992. – Vol. 82, № 10. – P. 1199–1202.
- Pacheco-Covarrubias J. J. Response of ninfal instars of *Bemissia* spp. to imidacloprid // Proc. of Ann. Progress Rev. of The 5-Year National Res. and Action Plan for Development of Management and Control Methodology for Silverleaf Whitefly. – San Diego, California, 1995. – P. 52.
- Padidam M., Beachy R. N., Fauquet C. F. Tomato leaf curl geminivirus from India has a bipartite genome and coat protein is not essential for infectivity // J. Gen. Virol. – 1995. – Vol. 76, № 1. – P. 25–35.
- Padidam M., Beachy R. N., Fauquet C. F. Classification and identification of geminiviruses using sequence comparisons // J. Gen. Virol. – 1995. – Vol. 76, № 2. – P. 249–263.
- Padidam M., Beachy R. N., Fauquet C. F. The role of AV2 (precoat) and coat protein in viral replication and movement in tomato leaf curl geminivirus // Virology. – 1996. – Vol. 224, № 2. – P. 390–406.
- Papomatás E. J., Patel V. P., Hou Y. M., Noueir A. O., Gilbertson R. L. Molecular characterization of a new sap-transmission bipartite genome geminivirus infecting tomatoes in Mexico // Phytopathology. – 1994. – Vol. 84, № 11. – P. 1215–1224.
- Pilowsky M., Cochen S. Inheritance of resistance to tomato yellow leaf curl virus in tomatoes // Phytopathology. – 1974. – Vol. 64, № 5. – P. 632–635.
- Plumb R. T., Thresh J. M. Plant virus epidemiology. The spread and control of insect-borne viruses. – Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1983. – 360 p.
- Polston J. E., Hiebert E., McGovern R. J., Stansly P. A., Schuster D. J. Host range of tomato mottle geminivirus, a new geminivirus infecting tomato in Florida // Plant Disease. – 1993. – Vol. 77, № 11. – P. 1181–1184.
- Polston J. E., Anderson P. K. The emergence of whitefly-transmitted geminiviruses in tomato in the western hemisphere // Plant Disease. – 1997. – Vol. 81, № 12. – P. 1358–1369.
- Polston J. E., Al-Musa A., Perring T. M., Dodds J. A. Association of the nucleic acid of squash leaf curl geminivirus with the whitefly *Bemissia tabaci* // Phytopathology. – 1990. – Vol. 80, № 9. – P. 850–856.
- Rigden E. J., Krake L. R., Rezaian M. L., Dry I. B. ORF C4 of tomato leaf curl geminivirus is a determinant of symptom severity // Virology. – 1994. – Vol. 204, № 4. – P. 847–850.
- Rossel R. C., Brown J. K. Mechanism of geminivirus acquisition and transmission by the whitefly *Bemissia tabaci*: [Abstr. APS Annual Meeting. Albuquerque, Aug. 6–10, 1994] // Phytopathology. – 1994. – Vol. 84, № 10. – P. 1131–1132.
- Rossel R. C., Lichty J. E., Brown J. K. Ultrastructure of the mouthparts of adults sweetpotato whitefly, *Bemissia tabaci* Gennadius (Homoptera: Aleurodidea) // Int. J. Insect Morphol. Embryol. – 1995. – Vol. 42. – P. 297–306.

- Rosset R. C., Torres-Jerez I., Brown J. K. Tracing the geminivirus-whitefly transmission pathway by polymerase chain reaction in whitefly extracts, saliva, hemolymph, and honeydew // *Phytopathology*. – 1999. – Vol. 89, № 3. – P. 239–246.
- Stenger D. C., Duffus J. E., Villalon B. Biological and genomic properties of a geminivirus isolated from pepper // *Phytopathology*. – 1990. – Vol. 80, № 7. – P. 704–709.
- Swanson M. M., Brown J. K., Poulos B. T., Harrison B. D. Genome affinities and epitope profiles of whitefly-transmitted geminiviruses from the Americas // *Ann. Appl. Biol.* – 1992. – Vol. 121, № 2. – P. 285–296.
- Valverde R. A. Whitefly-transmitted viruses infecting sweetpotato in the United States // VIIth Int. Plant Virus Epidemiology Symp., Spain, April 11–16, 1999: Abstr. – Aguadulce, 1999. – P. 69–70.
- Vetten H. J., Hoyer U., Mais S., Lesemann D. E., Jelkmann W. Serological detection and discrimination of geographically diverse isolates of sweet potato sunken vein closterovirus: [Abstr.] // *Phytopathology*. – 1996. – Vol. 86, № 1. – P. 100.
- Virus Taxonomy. Sixth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses / F. A. Murphy, C. M. Fauquet, D. H. L. Bishop *et al.* (eds.). – Wien; New York: Springer-Verlag, 1995. – 588 p.
- Wyatt S. D., Brown J. K. Detection of subgroup III geminivirus isolates in leaf extracts by degenerate primers and polymerase chain reaction // *Phytopathology*. – 1996. – Vol. 86, № 12. – P. 1288–1293.
- Wisler G. C., Duffus J. E., Liu H. Y., Li R. H. Ecology and epidemiology of whitefly – transmitted closteroviruses // *Plant Disease*. – 1998. – Vol. 82, № 3. – P. 270–278.
- Wong S. M., Swanson M. M., Harrison B. D. A geminivirus causing vein yellowing of *Ageratum conyzoides* in Singapore // *Plant Pathol.* – 1993. – Vol. 86, № 10. – P. 1288–1293.
- Yokomi R. K., Hoelmer K. A., Osborne L. S. Relationships between the sweetpotato whitefly and the squash silverleaf disorder // *Phytopathology*. – 1990. – Vol. 80, № 10. – P. 895–900.
- Zeidan M., Czosnek K. Acquisition of tomato leaf curl virus by the whitefly *Bemisia tabaci* // *J. Gen. Virology*. – 1991. – Vol. 72, № 11. – P. 2607–2614.
- Zouba A. A., Lopez M. V., Anger A. A. Squash yellow leaf curl virus: a new whitefly-transmitted potylike virus // *Plant Disease*. – 1998. – Vol. 82, № 5. – P. 475–478.

Київський національний університет

A. E. RYZHKOVA, V. P. POLISHCHUK, Yu. G. VERVES, A. L. BOYKO

WHITEFLY (HOMOPTERA: ALEURODINEA) AS VECTORS OF PLANT VIRUSES

Kyiv National University

SUMMARY

The present work is dedicated to studying of whitefly-transmitted plant viruses spreading. Recently, these viruses have caused huge economical losses in different countries all over the world. Nowadays, controlling whitefly population requires investigation of virus-vector interrelations, rather than common-type treatment.