

Taxonomy of cereal-infecting yellow dwarf viruses: from *Luteoviridae* to *Tombusviridae* and *Solemoviridae*

1. Arezoo Pakdel[✉]*: Assistant professor, Plant protection Department, Faculty of Agriculture, Bu-Ali Sina university, Hamedan, Iran
2. Alireza Afsharifar[✉]: Professor, Plant protection Department, Faculty of Agriculture, Shiraz university, Shiraz, Iran

*Corresponding Author's Email Address: a.pakdel@basu.ac.ir

Article Type:

Review Article

Received: 16 May 2023

Revised: date: 31 July 2023

Accepted: 01 August 2023

How to Cite: Pakdel, A., & Afsharifar, A. (2024).

Taxonomy of cereal-infecting yellow dwarf viruses: from *Luteoviridae* to *Tombusviridae* and *Solemoviridae*. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 60(3), 223-241.

DOI: 10.22034/IJPP.2023.2002533.408

Abstract:

Yellow dwarf viruses (YDVs) are a group of viruses that cause serious yield losses in cereal crops. These viruses are reported in almost every grain-growing region around the world. All YDVs share common biological properties such as aphid transmission, and phloem limitation. However, the replication mechanism and genome organization of these viruses are different and based on these characteristics, these viruses are classified into two genera; Luteovirus, represented by Barley yellow dwarf virus (BYDV), and Polerovirus represented by Cereal yellow dwarf virus (CYDV). This review covers the latest findings on these viruses, including reclassification and elimination of family Luteoviridae, genome organization, protein functions, and replication mechanisms, providing useful information for their management.

Keywords: Luteovirus, Polerovirus, Reclassification, Replication, RNA dependent RNA polymerase (RdRp)



© 2024 the authors. Published by Maher Publishing Institute. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) License.

Extended Abstract

Introduction

Yellow dwarf viruses (YDVs) represent one of the most economically significant groups of plant viruses affecting cereal crops globally. These viruses are responsible for the yellow dwarf disease, which causes substantial yield losses in wheat, barley, and oats, with reductions reaching up to 30% during epidemic years, and in severe cases, leading to total crop failure. While they also infect maize, rice, and numerous species within the *Poaceae* family, they are most critical in small grain cereals. The disease is characterized by symptoms such as leaf discoloration (yellowing or reddening), stunting, reduced seed number and weight, and premature plant death.

These viruses are obligately transmitted by aphids in a persistent, circulative, and non-propagative manner. They are phloem-limited and cannot be transmitted mechanically or through seed. Historically, YDVs were grouped together based on these shared biological properties. However, advancements in molecular sequencing revealed fundamental differences in their genome organization and replication strategies. This review details the significant taxonomic restructuring of these viruses, leading to the elimination of the family *Luteoviridae* and the reclassification of its genera into *Tombusviridae* and *Solemoviridae*.

Historical Classification and the *Luteoviridae* Era

The classification of YDVs has undergone profound changes since their discovery by Oswald and Houston in 1951 (Oswald & Houston, 1951). Initially, differentiation was based on vector specificity. In 1969, Rochow established a serotyping system based on the efficiency of transmission by specific aphid species (Rochow, 1969). For example, isolates transmitted efficiently by *Sitobion avenae* (formerly *Macrosiphum avenae*) were designated MAV, while those transmitted by *Rhopalosiphum padi* were designated RPV. Isolates transmitted non-specifically by both vectors were named PAV. Later, SGV (transmitted by

Schizaphis graminum) and RMV (transmitted by *Rhopalosiphum maidis*) were added.

In 1976, these viruses were grouped under the name *Luteovirus* (from the Latin *luteus*, meaning yellow). By the late 1990s, the International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV) established the family *Luteoviridae*, comprising three genera: *Luteovirus*, *Polerovirus*, and *Enamovirus*. This classification separated the viruses based on genome sequence and organization. The genus *Luteovirus* included *Barley yellow dwarf virus* (BYDV) species such as BYDV-PAV and BYDV-MAV. Conversely, the genus *Polerovirus* included *Cereal yellow dwarf virus* (CYDV) species, such as CYDV-RPV.

Genomic Divergence and Reclassification

The primary driver for the recent reclassification is the RNA-dependent RNA polymerase (RdRp) gene. ICTV uses the RdRp gene as a primary criterion for classifying RNA viruses because it is universal, essential for replication, and defines the replication mechanism.

Phylogenetic analyses revealed that the RdRp of viruses in the genus *Luteovirus* (e.g., BYDV-PAV) shares significant homology with the family *Tombusviridae*. In contrast, the RdRp of the genus *Polerovirus* (e.g., CYDV-RPV) is closely related to the family *Solemoviridae* (formerly genus *Sobemovirus*). This dichotomy suggests that the former *Luteoviridae* family members arose from recombination events between ancestors contributing structural protein genes and ancestors contributing different replication modules.

Consequently, in 2021, the ICTV officially abolished the family *Luteoviridae*. The genus *Luteovirus* was moved to the family *Tombusviridae* (Phylum *Kitrinoviricota*), aligning it with flaviviruses. The genus *Polerovirus* was moved to the family *Solemoviridae* (Phylum *Pisuviricota*), aligning it with picornaviruses. Currently, species such as BYDV-PAV, BYDV-MAV, BYDV-PAS, and BYDV-kerII are classified as *Luteovirus*, while CYDV-RPV, CYDV-RPS, and *Maize yellow dwarf virus*-RMV are classified as *Polerovirus*.

Genome Organization and Expression Strategies

The genome of YDVs is a single-stranded, positive-sense RNA. While they share a conserved block of genes encoding structural and movement proteins (the "Luteo-Polero block"), their replication-associated genes and expression strategies differ significantly.

Poleroviruses (e.g., CYDV-RPV): The genome contains a VPg (Viral Protein genome-linked) at the 5' end and includes an ORF0. ORF0 encodes the P0 protein, a suppressor of RNA silencing (VSR). Translation of ORF1 occurs via leaky scanning past the ORF0 start codon. ORF2 (RdRp) is expressed as a fusion protein with ORF1 via a -1 ribosomal frameshift. This frameshift relies on a slippery sequence and downstream secondary RNA structures.

Luteoviruses (e.g., BYDV-PAV): These genomes lack a VPg (possessing a 5' phosphate instead) and do not contain ORF0. Because the 5' end is uncapped and unstructured, translation is facilitated by a Cap-Independent Translation Element known as the BYDV translation enhancer (BTE) located in the 3' UTR. The BTE interacts with eukaryotic translation initiation factor 4E and the 5' end of the genome to recruit ribosomes. Like poleroviruses, the RdRp is expressed via a ribosomal frameshift, but in BYDV, this requires a long-distance interaction between the frameshift signal and a Long-Distance Frameshift Element (LDFE) located 4000 nucleotides downstream.

Viral Proteins and Their Functions

The distinct genome organizations result in different protein complements, particularly regarding silencing suppression and replication, while maintaining similarities in structural proteins.

Replication Proteins (ORF1/2): Encoded by the 5' half of the genome. In luteoviruses, these proteins are homologous to *Tombusvirus* replicases, whereas in poleroviruses, ORF1 encodes a polyprotein containing a protease and VPg, processed to release the VPg.

Coat Protein (ORF3): The major coat protein (22 kDa) is highly conserved.

Movement Proteins (ORF4 and ORF3a):

P4: Encoded by ORF4, this protein facilitates cell-to-cell movement. In luteoviruses (which lack P0), P4 also

functions as the viral suppressor of RNA silencing (VSR), localizing to the nucleus and cytoplasm.

P3a: A recently discovered small protein involved in long-distance movement.

Readthrough Protein (ORF5): Expressed as a fusion with the coat protein via stop-codon readthrough. The readthrough domain (RTD) is critical for aphid transmission specificity and viral persistence in the hemolymph but is not essential for virion assembly. The N-terminal of the RTD is conserved, while the C-terminal is variable.

ORF6: Some BYDV isolates contain a small ORF6 downstream of ORF5. While its function remains debated, hypotheses range from a role in structural protein expression to acting as a silencing suppressor, given the absence of ORF0 in luteoviruses.

Replication Mechanisms and Cellular Localization

The divergence in taxonomy is mirrored by differences in replication sites within the plant host cell.

Luteoviruses: Replication appears to involve the nucleus. BYDV-PAV negative-strand RNA and the P4 movement protein have been detected in the nucleus early in infection. Later, replication vesicles with single membranes form in the cytoplasm near plasmodesmata. The synthesis of negative-strand RNA requires a GNRA tetraloop at the 3' end of the genomic RNA.

Poleroviruses: Replication is strictly cytoplasmic. Viruses like CYDV-RPV induce the formation of double-membrane vesicles derived from the endoplasmic reticulum (ER) and mitochondria.

Conclusion The taxonomy of cereal yellow dwarf viruses has stabilized following the removal of *Luteoviridae*. The new classification into *Tombusviridae* (for *Luteovirus*) and *Solemoviridae* (for *Polerovirus*) accurately reflects the evolutionary lineage of their replication machinery (RdRp). This split highlights the modular evolution of these viruses, where a conserved block of structural and movement genes (likely acquired via recombination) is coupled with distinct replication modules. Future research should focus on clarifying the origin of these gene blocks, the precise function of ORF6, and the mechanisms of RNA silencing

suppression in the absence of P0 in luteoviruses. Understanding these molecular distinctions is vital for developing targeted management strategies against these prevalent agricultural pathogens.

Conflict of Interest

There is no conflict of interest in conducting the present study.

Ethical Considerations

All ethical principles and standards were fully observed in the conduct of this research.

Acknowledgments

The authors would like to express their sincere gratitude to all those who contributed to the various stages of this study.

طبقه بندی ویروس‌های عامل کوتولگی زرد در غلات: از *Luteoviridae* تا *Solemoviridae* و *Tombusviridae*

۱. آرزو پاکدل[✉]: استادیار گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی دانشگاه بوعلی سینا، همدان، ایران
۲. علیرضا افشاریفر[✉]: استاد گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

*پست الکترونیک نویسنده مسئول: a.pakdel@basu.ac.ir

نوع مقاله:

چکیده

مروری

ویروس‌های کوتولگی زرد از مهمترین ویروس‌های غلات هستند که به طور قابل توجهی باعث کاهش محصول در این گیاهان می‌شوند. این ویروس‌ها تقریباً از تمام مناطق کشت غلات در سراسر دنیا گزارش شده‌اند. ویروس‌های کوتولگی زرد در خصوصیات ماند انتقال یافته و محدود بودن به آوند آبکشی شباهت دارند ولی سازماندهی ژنوم و استراتژی تکثیر آنها متفاوت است و ویروس‌های کوتولگی زرد بر اساس این خصوصیات به دو جنس مجزای *Luteovirus* و *Polerovirus* به ترتیب با گونه تیپ *Barley yellow dwarf virus (BYDV)* و *Cereal yellow dwarf virus (CYDV)* طبقه بندی می‌شوند. در این مقاله آخرین طبقه بندی ویروس‌های کوتولگی زرد و حذف تیره *Luteoviridae*، سازماندهی ژنوم آنها، عملکرد پروتئین‌ها و مکانیسم‌های تکثیر ژنوم این ویروس‌ها به اختصار توصیف شده است. این اطلاعات می‌تواند به ارائه راهکارهایی برای کنترل این ویروس‌ها کمک نماید.

تاریخ دریافت: ۲۶ اردیبهشت ۱۴۰۲

تاریخ بازنگری: ۹ مرداد ۱۴۰۲

تاریخ پذیرش: ۱۰ مرداد ۱۴۰۲

نحوه استناددهی: پاکدل، آرزو و افشاریفر، علیرضا. (۱۴۰۳). طبقه بندی ویروس‌های عامل کوتولگی زرد در غلات: از *Luteoviridae* تا *Tombusviridae* و *Solemoviridae* بیماری‌های گیاهی، ۶۰(۳)، ۲۲۳-۲۴۱.

DOI: 10.22034/IJPP.2023.2002533.408

کلیدواژه‌گان: آران‌ای پلیمرز وابسته به آران‌ای (*RdRp*)، پولروویروس، تکثیر، طبقه بندی مجدد،

لوتئوویروس



مجوز و حق نشر: © ۱۴۰۳ تمامی حقوق انتشار این مقاله متعلق به نویسنده است. انتشار این مقاله توسط انتشارات ماهر به صورت دسترسی آزاد مطابق با گواهی (CC BY 4.0) صورت گرفته است.

مقدمه

ویروس‌های عامل کوتولگی زرد بیماری‌های مهمی را در بسیاری از گیاهان زراعی تک‌لپه‌ای و دو لپه‌ای از جمله گندم، جو، سیب‌زمینی، کاهو، حبوبات و چغندر قند ایجاد می‌کنند. در سال‌های اپیدمی، کاهش محصول به میزان ۳۰٪ در این گیاهان گزارش شده است و در برخی موارد، محصولات به طور کامل نابود می‌شوند (Domier et al., 2008). ویروس‌های کوتولگی زرد (Yellow dwarf viruses, YDVs) غلات از نظر اقتصادی مهمترین ویروس‌های گندم، جو و یولاف هستند (McNamara et al., 2020; Rybicki, 2015) و به طور قابل توجهی باعث کاهش محصول در این گیاهان می‌شوند (Nancarrow et al., 2021). این ویروس‌ها، ذرت، برنج و بسیاری از گیاهان تیره گندمیان را نیز آلوده می‌کنند (Garrett et al., 2004). اپیدمی‌های گسترده‌ای از آلودگی به این ویروس‌ها در آمریکا، اروپا و استرالیا به وقوع پیوسته است (D'Arcy et al., 1995). اگرچه ویروس‌های دیگری مانند ویروس کوتولگی زرد پیاز (*Onion yellow dwarf virus*) و ویروس کوتولگی زرد سیب زمینی (*Potato yellow dwarf virus*, PYDV) نیز وجود دارند که در نام آن‌ها کوتولگی و زردی موجود است اما در این بررسی منظور از ویروس‌های کوتولگی زرد (YDVs)، ویروس‌های کوتولگی زرد در غلات است. از طرفی در نام ویروس‌هایی مانند ویروس موزاییک زرد ذرت (*Maize yellow mosaic virus*, MaYMV) و ویروس جی جو (*Barley virus G*, BVG) واژه‌های زردی و کوتولگی وجود ندارد اما به دلیل خصوصیات این ویروس‌ها و تشابه ترادف ژنوم آن‌ها با ویروس‌های کوتولگی زرد، بعنوان ویروس‌های کوتولگی زرد شناخته می‌شوند (Miller & Lozier, 2022). این ویروس‌ها قابلیت انتقال مکانیکی و یا از طریق بذر گیاه را ندارند و توسط شته‌ها با رابطه پایا گردشی و غیر تکثیری منتقل می‌شوند (Miller, 2002). توزیع این ویروس‌ها به شرایط محیطی بستگی

دارد و به نظر می‌رسد که گونه BYDV-PAV گسترده‌ترین گونه از بین ویروس‌های عامل کوتولگی زرد است (Nancarrow et al., 2021). به طور کلی، علائم ناشی از آلودگی به این ویروس‌ها در غلات شامل تغییر رنگ برگ به صورت زردی و یا قرمزی، توقف رشد گیاه و کوتولگی، کاهش تعداد و وزن بذر می‌باشد و در مواردی که آلودگی شدید باشد منجر به مرگ گیاهان می‌شود (Choudhury et al., 2017; Kosova et al., 2008). نوع و شدت واکنش میزبان به آلودگی ویروس تا حد زیادی به ژنوتیپ گیاه میزبان، سویه ویروس، سن گیاه در زمان آلودگی و شرایط محیطی بستگی دارد. بنابراین واکنش میزبان‌های مختلف نسبت به بیماری‌های ویروسی بسیار متغیر است و به همین دلیل خسارات حاصله نیز متغیر است (Kaddachi et al., 2014). ویروس‌های کوتولگی زرد از مناطق معتدل، نیمه‌گرمسیری و گرمسیری جهان گزارش شده‌اند (Domier et al., 2021a). این ویروس‌ها در سراسر دنیا، از چمنزارهای غرب آمریکا (Garrett et al., 2004) تا مزارع ذرت در شرق آفریقا (Wamaita et al., 2018) و حتی جزایر دوردست کرگولن (Svanella-Dumas et al., 2013) حضور دارند. ویروس‌های کوتولگی زرد در سراسر ایران نیز ردیابی شده‌اند (Afsharifar et al., 2004; Izadpanah & Lister, 1991). ویروس‌های کوتولگی زرد بیش از ۱۵۰ گونه از گیاهان تیره گرامینه را آلوده می‌کنند، غلات دانه ریز، گیاهان یکساله و دو ساله غیرزراعی، علف‌های هرز و گیاهان مرتعی میزبان این ویروس‌ها هستند (Rochow, 1970). در ایران، جو، گندم، ذرت، یولاف، قیاق، میغ و لولیوم به عنوان میزبان‌های ویروس کوتولگی زرد جو گزارش شده‌اند (Afsharifar et al., 2004; Izadpanah & Lister, 1991).

مشخصات ویروس‌ها

ویروس‌های کوتولگی زرد دارای ژنوم آر‌ان‌ای تک لا، مثبت، یک بخشی و پیکره ایزومتریک با ۱۸۰ زیر واحد پروتئینی که از طرح T=3 تبعیت می‌کند

و فاقد غلاف لیپوپروتئینی با قطر ۲۵ تا ۳۰ نانومتر هستند. کپسید از پروتئین‌های پوششی (Coat Proteins, CPs) اصلی (۲۲ کیلو دالتون) و فرعی (۶۵-۷۲ کیلو دالتون) تشکیل شده است (Miller, Beckett, et al., 2002). پروتئین پوششی اصلی از انتهای کربوکسی خود به پروتئین پوششی فرعی که به آن دامانه پیوسته خوانی (Readthrough domain, RTD) گفته می‌شود متصل است. ویریون‌ها فاقد لیپید و کربوهیدرات و نسبتاً پایدار هستند و نسبت به انجماد و تیمار با شوینده‌های غیریونی یا کلروفرم حساس نیستند. اما در صورت اعمال تیمار طولانی مدت با غلظت‌های بالای نمک، متلاشی می‌شوند (Shah et al., 2012).

گروه‌بندی جدید ویروس‌های کوتولگی زرد و حذف خانواده Luteoviridae

طبقه بندی ویروس‌های کوتولگی زرد در دهه ۱۹۹۰ و مجدداً در سال ۲۰۲۱، دچار تغییرات بسیاری شده است. این ویروس‌ها برای اولین بار در سال ۱۹۵۱ توسط *اوسوالد و هوستون* در کالیفرنیا شناسایی و به عنوان ویروس کوتولگی زرد جو (*Barley yellow dwarf virus, BYDV*) معرفی شدند (Oswald & Houston, 1951). سپس در سال ۱۹۵۷ مشخص شد که دو جدایه از BYDV توسط دو گونه شته متفاوت منتقل می‌شوند و این فرضیه مطرح شد که احتمالاً ویروس کوتولگی زرد جو مجموعه‌ای از ویروس‌هایی است که از نظر بیولوژیکی با هم مرتبط هستند (Toko & Bruehl, 1959). گونه‌های مختلف ویروس توسط گونه‌های مختلفی از شته‌ها با راندمان انتقال بالا منتقل می‌شوند و این واقعیت برای تشخیص ویروس‌ها مورد استفاده قرار گرفت. در سال ۱۹۶۹ برای اولین بار جدایه‌های مختلف ویروس کوتولگی زرد جو بر اساس اختصاصیت شته‌های ناقل و روابط سرولوژیکی آن‌ها به چهار بیوتیپ یا سروتیپ RPV، RMV، MAV و PAV طبقه‌بندی شدند. ویروس‌های عامل بیماری کوتولگی زرد جو که با راندمان بالا توسط شته

Macrosiphum avenae Sitobion avenae (سابق) منتقل می‌شوند، با نام اختصاری MAV شناخته شدند. همچنین، ویروس‌هایی که با راندمان بالا توسط شته‌های *Rhopalosiphum maidis* و *Rhopalosiphum padi* منتقل می‌شوند به ترتیب RMV و RPV و در نهایت ویروس‌هایی که ناقل اختصاصی ندارند یعنی با راندمان بالا هم توسط *R. padi* و هم *S. avenae* منتقل می‌شوند PAV نام گرفتند (Rochow 1969). در سال ۱۹۷۲ جدایه SGV به این لیست اضافه شد. ویروس‌هایی که با راندمان بالا توسط شته *Schizaphis graminum* منتقل می‌شوند SGV نام گرفتند (Johnson & Rochow, 1972). اگرچه در ابتدا روکو BYDV را به پنج سروتیپ گروه بندی کرد، اما با توالی یابی ژنوم ویروس، این طبقه‌بندی از اعتبار ساقط شد (Miller et al., 1988; Vincent et al., 1991). در سال ۱۹۷۶ فنر این ویروس‌ها را به عنوان گروه لوتوویروس (*Luteovirus*) معرفی کرد. این گروه شامل ویروس‌های (*BYDV*)، *Beet western yellows virus* (BWYV)، *Soybean dwarf virus* (SbDV) و تعدادی ویروس دیگر بودند که به عنوان وابسته در نظر گرفته شدند (Fenner, 1976). اثرات آلودگی به این ویروس‌ها از مدت‌ها قبل از آن شناخته شده بود و در کلاس بیماری‌های زردی قرار گرفته بودند (Duffus et al., 1977) و نام لوتوویروس که از واژه لاتین *Luteus* به معنای زرد گرفته شده، گویای این مطلب است (Mayo & Ziegler-Graff, 1996). در سال‌های بعد تغییرات جزئی در این گروه به وجود آمد. تا اینکه در پنجمین گزارش کمیته بین‌المللی طبقه بندی ویروس‌ها (International committee on taxonomy of viruses, ICTV) ۱۰ ویروس برای این گروه تعریف شدند (Francki et al., 1991) و در گزارش بعدی ICTV گروه لوتوویروس به جنس *Luteovirus* تغییر نام یافت و گونه‌های این جنس به دو زیر گروه تقسیم شدند (Murphy et al., 1995): یک گروه با گونه تیپ *Barley yellow dwarf virus*- PAV (BYDV-PAV) و یک گروه با گونه تیپ *Potato leaf roll virus*

و فاقد غلاف لیپوپروتئینی با قطر ۲۵ تا ۳۰ نانومتر هستند. کپسید از پروتئین‌های پوششی (Coat Proteins, CPs) اصلی (۲۲ کیلو دالتون) و فرعی (۶۵-۷۲ کیلو دالتون) تشکیل شده است (Miller, Beckett, et al., 2002). پروتئین پوششی اصلی از انتهای کربوکسی خود به پروتئین پوششی فرعی که به آن دامانه پیوسته خوانی (Readthrough domain, RTD) گفته می‌شود متصل است. ویریون‌ها فاقد لیپید و کربوهیدرات و نسبتاً پایدار هستند و نسبت به انجماد و تیمار با شوینده‌های غیریونی یا کلروفرم حساس نیستند. اما در صورت اعمال تیمار طولانی مدت با غلظت‌های بالای نمک، متلاشی می‌شوند (Shah et al., 2012).

گروه‌بندی جدید ویروس‌های کوتولگی زرد و حذف خانواده Luteoviridae

طبقه بندی ویروس‌های کوتولگی زرد در دهه ۱۹۹۰ و مجدداً در سال ۲۰۲۱، دچار تغییرات بسیاری شده است. این ویروس‌ها برای اولین بار در سال ۱۹۵۱ توسط *اوسوالد و هوستون* در کالیفرنیا شناسایی و به عنوان ویروس کوتولگی زرد جو (*Barley yellow dwarf virus, BYDV*) معرفی شدند (Oswald & Houston, 1951). سپس در سال ۱۹۵۷ مشخص شد که دو جدایه از BYDV توسط دو گونه شته متفاوت منتقل می‌شوند و این فرضیه مطرح شد که احتمالاً ویروس کوتولگی زرد جو مجموعه‌ای از ویروس‌هایی است که از نظر بیولوژیکی با هم مرتبط هستند (Toko & Bruehl, 1959). گونه‌های مختلف ویروس توسط گونه‌های مختلفی از شته‌ها با راندمان انتقال بالا منتقل می‌شوند و این واقعیت برای تشخیص ویروس‌ها مورد استفاده قرار گرفت. در سال ۱۹۶۹ برای اولین بار جدایه‌های مختلف ویروس کوتولگی زرد جو بر اساس اختصاصیت شته‌های ناقل و روابط سرولوژیکی آن‌ها به چهار بیوتیپ یا سروتیپ RPV، RMV، MAV و PAV طبقه‌بندی شدند. ویروس‌های عامل بیماری کوتولگی زرد جو که با راندمان بالا توسط شته

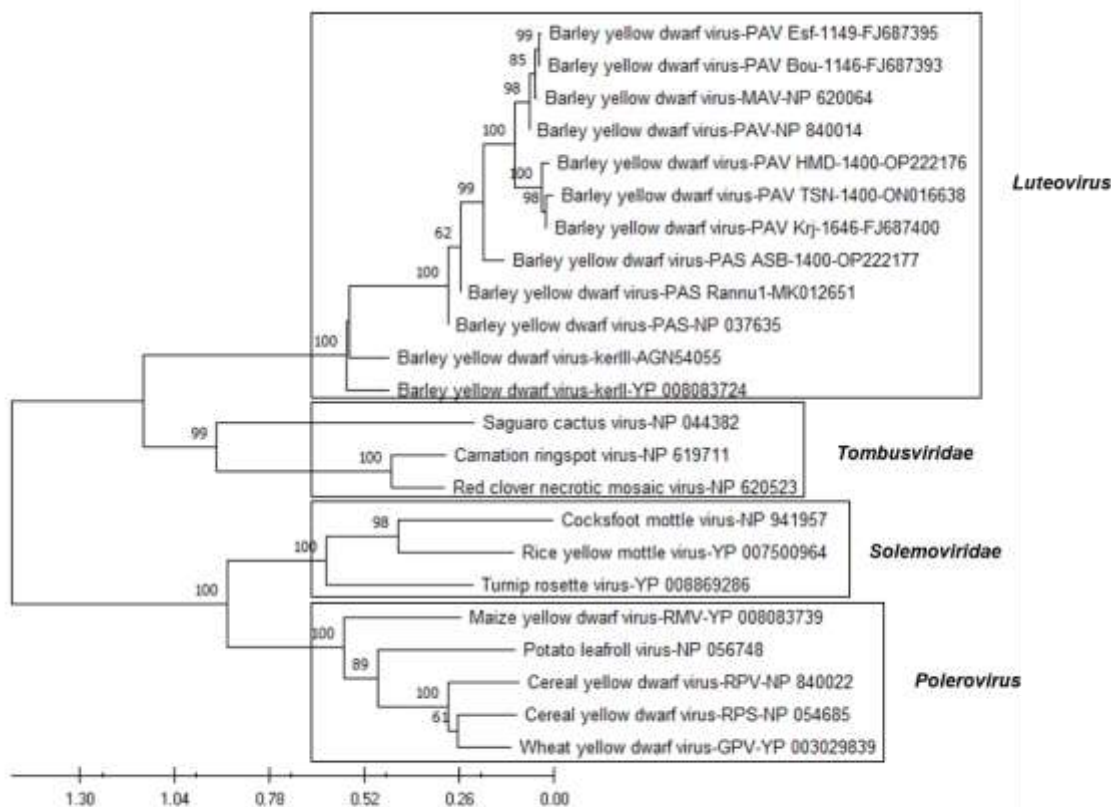
Luteovirus قرار گرفت. BYDV-PAS از BYDV-PAV به دلیل تنوع قابل توجه در توالی پروتئین پوششی جدا شد (Mayo 2002). سپس مشخص گردید که BYDV-PAS گسترش جهانی دارد و از مناطق مختلف آمریکا، فرانسه، مراکش، نیویورک، جمهوری چک نیز گزارش شد (Kundu, 2008; Robertson & French, 2007). اخیراً گونه BYDV-PAS از ایران نیز گزارش شده است (Radaee & Pakdel, 2023). BYDV-PAV و BYDV-PAS دارای ناقل‌های مشترکی مانند *R. padi* و *S. avenae* هستند که این ویروس‌ها را با کارایی یکسان انتقال می‌دهند (Mayo 2002). جنس *Polerovirus* و جنس *Enamovirus* براساس سازمان ژنوم شامل ترتیب، اندازه و رابطه فیلوژنتیکی توالی‌های اسید آمینه رمزگذاری شده توسط چارچوب‌های خوانش باز از یکدیگر تفکیک شدند (Domier et al., 2008). روش‌های تشخیص سرولوژیکی قادر به تفکیک BYDV-PAV و BYDV-PAS نیستند و باید از روش‌های مولکولی برای شناسایی آن‌ها استفاده کرد (Kundu, 2008). همچنین در سال ۲۰۰۴ گونه BYDV-GAV که با راندمان بالا توسط شته *S. graminum* و *S. avenae* منتقل می‌شود از چین گزارش شد و به لیست ویروس‌های کوتولگی زرد جو اضافه شد (Jin et al., 2004).

در مطالعات انجام شده بر اساس تشابه توالی این گروه از ویروس‌ها پذیرفته شد که در صورت تفاوت بیشتر از ۱۰ درصد در سطح اسید آمینه در محصول هر یک از ژن‌ها، بعنوان یک گونه جدید در نظر گرفته شود (Wu et al., 2011). در نهمین گزارش ICTV اعضای سه جنس خانواده *Luteoviridae* شامل *Luteovirus* با گونه تیپ BYDV-PAV، *Polerovirus* با گونه تیپ PLRV و *Enamovirus* با گونه تیپ PEMV-1 از لحاظ فیلوژنتیکی در سطح توالی اسید آمینه پروتئین پیوسته خوانی (چارچوب‌های خوانش ۳ و ۵) و پروتئین رپلیکاز (ORF2) مورد بررسی قرار گرفتند. نتایج نشان داد که اعضای هر سه جنس از نظر ژن پیوسته خوانی،

(Randles et al., 1995) (PLRV). اطلاعات به دست آمده از ترادف نوکلئوتیدی ژنوم و وجود یا عدم وجود پروتئین (Viral Protein genome-linked, VPg) در انتهای ۵ ژنوم لوتوویروس‌ها در سال ۱۹۹۷ تقسیم‌بندی‌های قبلی را به شدت تحت تاثیر قرار داد (D'Arcy & Mayo, 1997; Shams-Bakhsh & Symons, 1997). تغییرات بوجود آمده در طبقه‌بندی جنس *Luteovirus* شامل ایجاد یک خانواده به نام *Luteoviridae* و توصیف آن‌ها در قالب سه جنس *Luteovirus*، *Polerovirus* و *Enamovirus* بود این سه جنس براساس تفاوت در ترادف نوکلئوتیدی، ساختمان انتهای ۵ و سازمان ژنوم آن‌ها از یکدیگر جدا شدند (Mayo et al., 1999). بر این اساس، BYDV-PAV و BYDV-MAV در جنس *Luteovirus* قرار گرفتند. ویروس BYDV-RPV به *Cereal yellow Beet mild dwarf virus-RPV* (CYDV-RPV) تغییر نام داد و به همراه *Cucurbit aphid-borne yellows virus* (BMV) (yellowing virus) و *Potato leaf roll virus* (PLRV) در جنس *Polerovirus* قرار گرفتند. *Pea enation mosaic virus-1* (PEMV-1) در جنس *Enamovirus* قرار گرفت. سایر ویروس‌ها از جمله BYDV-GPV، BYDV-RMV و BYDV-SGV در هیچ یک از این سه جنس طبقه بندی نشدند (Mayo et al., 1999). علیرغم اینکه BYDV از نظر خط تکاملی همانندسازی، شبیه خانواده *Tombusviridae* است، با این وجود، از نظر ویژگی‌های اکولوژیکی و همکنش با میزبان‌ها و ناقلین، که ویروس نقش تعیین کننده دارد، به خانواده *Luteoviridae* شباهت دارد. میلر و همکاران پیشنهاد کردند که دو خانواده *Luteoviridae* و *Tombusviridae* در یک راسته با نام *Tombusvirales* قرار گیرند (Miller, Liu, et al., 2002). در سال ۲۰۰۲ ویروسی در آمریکای شمالی گزارش شد که بسیار شبیه به BYDV-PAV بود اما علائم بسیار شدیدتری را بخصوص در یولاف ایجاد می‌کرد. این ویروس در ابتدا PAV-129 و سپس BYDV-PAS نامیده شد و در جنس

PAV و RMV- تقسیم شدند (Choudhury et al., 2017). همچنین جدایه‌هایی که به عنوان BYDV-PAV شناسایی شده بودند بر اساس توالی ژنوم و واکنش به آنتی‌بادی و علائم مختلفی که روی میزبان‌های متفاوت ایجاد می‌کردند به سه زیرگونه مجزا شامل (PAV-I) BYDV-PAV، (PAV) PAS- (II) و (PAV-III) PAV-CN- تقسیم شدند. این سه زیر گونه دارای تفاوت بیش از ۱۰ درصد در سطح اسید آمینه در محصول هر ژن بودند (Choudhury et al., 2017). این میزان تفاوت در سطح محصول ژن پلیمرز جدایه‌های ایران نیز مشاهده شد و یک جدایه از BYDV-PAV عنوان یک گونه مجزا پیشنهاد شد (Pakdel et al., 2010; Pakdel et al., 2015; Radaee & Pakdel, 2022). به‌تازگی دو گونه جدید از BYDV شامل BYDV-kerII و BYDV-kerIII گزارش شدند که در نیمه دوم قرن بیستم در علف‌های بومی جزایر کرگولن در قطب جنوب شناسایی شدند و تصور می‌شود این ویروس‌ها همراه با *R. padi* می‌باشند (Domier et al., 2008). مطالعات اخیر نشان داد که RNA dependent RNA polymerases (RdRps) رمزگذاری شده توسط ORF1 و ORF2 در جنس *Luteovirus* از نظر فیلوژنتیکی با اعضای خانواده *Tombusviridae* ارتباط دارند. اما توالی اسید آمینه‌ای RdRps در پولروویروس‌ها از نظر فیلوژنتیکی با ویروس‌های خانواده *Solemoviridae* مرتبط هستند (شکل ۱). این دو نوع پلیمرز از نظر تکاملی بسیار مرتبط هستند به همین دلیل BYDV-SGV به طور قطع به یک جنس جداگانه اختصاص داده نشد زیرا ژنوم آن به طور کامل توالی یابی نشده است.

شباهت زیادی دارند و در نتیجه دارای روابط سرولوژیکی می‌باشند. اما بر اساس ترادف اسید آمینه ORF2، این ویروس‌ها به سه جنس کاملاً مجزا تقسیم گردیدند (International Committee on Taxonomy of Viruses, 2012). همچنین مشخص شد که ژن پلیمرز ویروس‌های جنس *Luteovirus* با ژن پلیمرز خانواده *Tombusviridae* شباهت دارد که نشانه ارتباط تکاملی بین این دو گروه ویروس است. از طرفی ژن پلیمرز دو جنس *Polerovirus* و *Enamovirus* با ژن پلیمرز جنس *Sobemovirus* دارای شباهت هستند. بر این اساس این احتمال مطرح شد که ژنوم خانواده *Luteoviridae* ممکن است در نتیجه نوترکیبی بین ژنوم اجدادی دارای ژن‌های پروتئین ساختاری خانواده *Luteoviridae* با ژنوم اجدادی دارای یک از دو نوع پلیمرز بوجود آمده باشد (International Committee on Taxonomy of Viruses, 2012). در طبقه بندی ارائه شده ICTV در سال ۲۰۱۶، BYDV و CYDV به ترتیب در دو جنس *Luteovirus* و *Polerovirus* از خانواده *Luteoviridae* قرار داده شد. BYDV شامل سه گونه BYDV-PAV، BYDV-MAV و BYDV-PAS بود که به دلیل تفاوت‌های سرولوژیکی و گونه ناقل از یکدیگر جدا شدند. CYDV نیز مشتمل بر دو گونه CYDV-RPV و CYDV-RPS بود (Choudhury et al., 2017). BYDV-SGV، BYDV-GPV و BYDV-RMV در هیچ یک از دو جنس خانواده *Luteoviridae* طبقه‌بندی نشدند. همچنین بر اساس این چارچوب که در صورت وجود تفاوت بیش از ۱۰ درصد در سطح اسید آمینه در هر محصول ژن، این ویروس به عنوان گونه جدید در این خانواده معرفی شود (Wu et al., 2011)، جدایه‌های چینی BYDV به چهار گونه BYDV-GAV، BYDV-GPV، -



شکل ۱- ارتباط فیلوژنتیکی ترادف اسیدآمینه‌ای آرانا‌ی پلیمراز وابسته به آرانا‌ی (RdRp) در ویروس‌های کوتولگی زرد و تعدادی از ویروس‌های تیره *Luteovirus* و *Tombusviridae*. RdRp ویروس‌های عامل کوتولگی زرد که در جنس *Luteovirus* قرار دارند شباهت زیادی با ویروس‌های تیره *Tombusviridae* دارند. RdRp ویروس‌های عامل کوتولگی زرد که در جنس *Polerovirus* قرار دارند، شباهت زیادی با ویروس‌های تیره *Solemoviridae* دارند. Esf-1149, Bou-1146, HMD-1400, TSN-1400, Krj-1646 و ASB-1400 جدایه‌های ایرانی ویروس کوتولگی زرد جو می‌باشند (Pakdel et al., 2010; Radaee & Pakdel, 2023). درخت رسم شده حاصل بوت استرپ با ۱۰۰۰ تکرار می‌باشد.

Fig 2. Phylogenetic relationships of the predicted amino acid sequences of RNA dependent RNA polymerase (RdRp) of yellow dwarf viruses and a few members of *Solemoviridae* and *Tombusviridae*. RdRps of yellow dwarf viruses in *Luteovirus* are more similar to *Tombusviridae*. RdRps of yellow dwarf viruses in *Polerovirus* are more similar to *Solemoviridae*. Esf-1149, Bou-1146, HMD-1400, TSN-1400, Krj-1646 and ASB-1400 are Iranian isolates of barley yellow dwarf virus (Pakdel et al., 2010; Radaee & Pakdel, 2023). The resulting tree consensus is from 1000 bootstrap replications.

بیان می‌کنند. به دلیل این تفاوت‌ها، پیشنهاد شد که لوتوویروس‌ها باید در خانواده *Tombusviridae* و پولروویروس‌ها در خانواده *Solemoviridae* قرار گیرند (Domier et al., 2021b). در نهایت، در سال ۲۰۲۱، جنس *Luteovirus* در خانواده *Tombusviridae* و جنس *Polerovirus* در

منشا متفاوت توالی‌های RdRp نشان می‌دهد که آرانا‌ی‌های ژنومی لوتوویروس‌ها و پولروویروس‌ها از طریق نوترکیبی بین آرانا‌ی‌ها شکل گرفته‌اند. این موضوع نشان‌دهنده مجموعه مشترکی از پروتئین‌های ساختاری و حرکتی و آرانا‌ی‌هایی است که دو مجموعه متفاوت از پروتئین‌های همانندسازی را

پاکدل و افشاربفر : طبقه بندی ویروس‌های عامل کوتولگی زرد در غلات...

(Lozier, 2022). براساس سازمان ژنومی و شباهت توالی‌های اسید آمینه‌ای، BYDV-PAV، BYDV-PAS، BYDV-kerIII، BYDV-kerII، BYDV-MAV و BYDV-GAV به جنس *Luteovirus* و CYDV-RPV، CYDV-RPS و *Luteovirus*، *Wheat Maize yellow dwarf virus-RMV* (MYDV-RMV)، *Maize yellow mosaic yellow dwarf virus-GPV* (WYDV-GPV) و *Barley virus G* (BVG) به جنس *Polerovirus* اختصاص داده شدند و BYDV-SGV در هیچ جنسی طبقه بندی نشد. اما بر اساس قسمتی از توالی RdRp و توالی CP به نظر می‌رسد که این گونه متعلق به جنس *Luteovirus* است. BYDV-GAV هنوز از گونه‌های رسمی مورد پذیرش ICTV نیست. در گذشته BYDV-GPV در جنس خاصی طبقه بندی نشد اما اخیراً به WYDV-GPV تغییر نام داده است و در جنس *Polerovirus* طبقه بندی شده است (جدول ۱) (Miller & Lozier, 2022).

جدول ۱- طبقه بندی ویروس‌های عامل کوتولگی زرد در غلات

Table 1. Classification of yellow dwarf viruses in cereals

Realm	<i>Riboviria</i>	
Kingdom	<i>Orthonaviria</i>	
Phylum	<i>Kitrinoviricota</i>	<i>Pisuviricota</i>
Class	<i>Tolucaviricetes</i>	<i>Pisoniviricetes</i>
Order	<i>Tolivirales</i>	<i>Sobelivirales</i>
Family	<i>Tombusviridae</i>	<i>Solemoviridae</i>
Genus	<i>Luteovirus</i>	<i>Polerovirus</i>
Species	BYDV-PAV	CYDV-RPV
	BYDV-MAV	CYDV-RPS
	BYDV-PAS	MYDV-RMV
	BYDV-kerII	MaYMVb
	BYDV-kerIII	BVG
	BYDV-GAV	WYDV-GPV
	BYDV-SGV	

سازمان و عملکرد ژنوم

آرانای ژنومی ویروس‌های عامل کوتولگی زرد که توالی نوکلئوتیدی کامل آن‌ها موجود است شامل شش تا هفت چارچوب خوانش می‌باشد. چارچوب‌های خوانش یک تا پنج بین لوتتوویروس‌ها و پولروویروس‌ها مشترک هستند، اما لوتتوویروس‌ها فاقد ORF0 می‌باشند. توالی‌های ژنومی

خانواده *Solemoviridae* طبقه بندی شدند (International Committee on Taxonomy of Viruses, 2021). ICTV از ژن رمز کننده RdRp به عنوان معیار اصلی برای طبقه بندی ویروس‌های دارای ژنوم آرانای استفاده می‌کند. دلیل این امر عبارتند از: ۱- همه ویروس‌های با ژنوم آرانای پروتئین RdRp را رمز می‌کنند، ۲- در فرآیند همانندسازی ژنوم نقش اساسی دارد، ۳- RdRp با سیگنال‌های cis-acting که در آرانای ویروس‌ها وجود دارد ارتباط برقرار می‌کند و این ارتباط در تکثیر این ویروس‌ها نقش دارد ۴- مکانیسم همانندسازی را تعیین می‌کند (Koonin et al., 2021). بر همین اساس دو جنس *Luteovirus* و *Polerovirus* در دو خانواده مجزا طبقه بندی شدند و خانواده *Luteoviridae* به طور کلی حذف شد (International Committee on Taxonomy of Viruses, 2021). همچنین در سال ۲۰۲۱، ICTV طبقه‌بندی تمام ویروس‌ها را با استفاده از سطوح طبقه‌بندی لینه که برای موجودات دارای ساختمان سلولی اعمال می‌شود، تایید کرد. در نتیجه، جنس *Luteovirus* در حال حاضر در خانواده *Tombusviridae* و شاخه *Kitrinoviricota* قرار دارد، در حالی که جنس‌های *Polerovirus* و *Enamovirus* در خانواده *Solemoviridae* و شاخه *Pisuviricota* قرار گرفتند (International Committee on Taxonomy of Viruses, 2021). در حال حاضر هیچ یک از ویروس‌های کوتولگی زرد در جنس *Enamovirus* طبقه‌بندی نشدند. در طبقه‌بندی جدید، BYDV بیشتر از این که به CYDV شباهت داشته باشد، شبیه فلاوی ویروس‌ها (flaviviruses) مانند ویروس زیکا (Zika virus) است زیرا که این دو ویروس در شاخه *Kitrinoviricota* قرار می‌گیرند. از طرفی پولروویروس‌ها و از جمله CYDV شبیه پیکورناویروس‌ها (picornaviruses) هستند و این دو جنس در یک شاخه قرار می‌گیرند. همچنین ICTV تصمیم دارد که از سیستم نامگذاری دو اسمی لینه‌ای برای گونه‌های ویروسی استفاده نماید بنابراین احتمالاً نام گونه‌های YDVs در آینده نزدیک تغییر خواهند کرد (Miller &

چارچوب‌های خوانش پایین دست از آرانای‌های زیرژنومی (sgRNAs) بیان می‌شوند که توسط RdRps کد شده توسط ویروس از آرانای‌های رشته منفی رونویسی می‌شوند و انتهای ۳' آن‌ها مشابه آرانای ژنومی هستند (Domier et al., 2021a). از آنجا که در پولروویروس‌ها کدون آغازین ORF0 در بالادست کدون آغازین ORF1 قرار دارد، ترجمه ORF1 با مکانیسم Leaky scanning شروع می‌شود که در آن ریبوزوم از کدون آغازین AUG چارچوب خوانش صفر عبور می‌کند و به اسکن آرانای ژنومی ادامه می‌دهد تا زمانی که به کدون آغازین ORF1 برسد. محصولات پروتئینی ORF2 تنها به عنوان یک ترکیب ترجمه‌ای با محصول ORF1 بیان می‌شوند. در طول بیان ORF1 ترجمه از طریق تغییر چارچوب ۱- به ORF2 ادامه می‌یابد و یک پروتئین بزرگ حاوی توالی رمز شده توسط ORF1 و ORF2 در یک پلی پپتید واحد تولید می‌کند. این تغییر چارچوب به دلیل وجود یک توالی هفت نوکلئوتیدی لغزنده به صورت (X XXY YYZ) و آرانای با ساختار ثانویه که در پایین دست آن وجود دارد اتفاق می‌افتد که باعث می‌شود ریبوزوم مکث کرده و به اندازه یک نوکلئوتید به عقب برگردد و در یک چارچوب جدید به ترجمه ادامه دهد. تغییر چارچوب بین ORF1 و ORF2 در BYDV-PAV به همکنش توالی‌های آرانای نزدیک به محل تغییر چارچوب و همچنین عناصر تغییر چارچوب راه دور (Long-distance frame shift element, LDFFE) که در ۴۰۰۰ نوکلئوتید پایین دست و در ناحیه غیر کد کننده انتهای ۳' آرانای ژنومی واقع شده‌اند نیز بستگی دارد. جهش‌هایی که همکنش بین این دو منطقه را مختل می‌کنند، از تغییر چارچوب جلوگیری کرده و همانندسازی آرانای را مختل می‌کنند (شکل ۲) (Domier et al., 2021a). ORF3، ORF3a و ORF4 با مکانیسم Leaky scanning مانند آنچه که برای بیان ORF1 در ویروس‌های عامل کوتولگی زرد در پولروویروس‌ها بکار می‌رود، بیان می‌شوند. انتهای ۵' آرانای زیرژنومی شماره یک در حدود ۲۰۰ نوکلئوتید بالادست ORF3 واقع شده‌است و انتهای ۳' آن با انتهای ۳' ژنوم

برخی از BYDVs شامل یک ORF کوچک به نام ORF6 در پایین دست ORF5 است. در پولروویروس‌ها، ORF0 و ORF1، همچنین ORF1 و ORF2 بیش از ۶۰۰ نوکلئوتید همپوشانی دارند. در توالی ژنوم ویروس BYDV، ORF1 در کم‌تر از ۵۰ نوکلئوتید با ORF2 همپوشانی دارد و ORF4 درون ORF3 قرار دارد. کدون خاتمه UAG دو چارچوب خوانش ۳ و ۵ را از هم جدا می‌کند ژنوم ویروس‌های عامل کوتولگی زرد جو دارای انتهای ۵' نسبتاً کوتاه و نواحی غیرکدکننده بین ژنی هستند. ORF2 و ORF3 با فاصله حدود ۲۰۰ نوکلئوتید از هم جدا می‌شوند (Domier et al., 2021a). طول توالی‌های غیرکدکننده در پایین دست ORF5 بین BYDV و سایر ویروس‌های عامل کوتولگی زرد بسیار متفاوت است به طوری که BYDV-PAV دارای بیش از ۸۶۰ نوکلئوتید در پایین دست ORF5 است درحالی که طول این ناحیه در CYDV-RPV تنها ۱۷۰ نوکلئوتید است. بیان آرانای در BYDV-PAV مورد مطالعه قرار گرفته‌است و مشخص شده است که جهت تکثیر ژنوم ویروس و همچنین بیان ژن‌ها همکنش‌های RNA-RNA و یا RNA-protein مختلفی رخ می‌دهد. در حالی که داده‌های تجربی کمتری برای ویروس‌های عامل بیماری کوتولگی زرد در جنس *Polerovirus* موجود می‌باشند. با این حال، می‌توان استراتژی‌های بیان و تکثیر و عملکردهای ژن پولروویروس‌ها را به دلیل شباهت با *Beet western yellows virus* (BWYV) و *Potato leaf roll virus* (PLRV) از این ویروس‌ها استنباط کرد (Domier et al., 2021a). ژنوم BYDV دارای سه آرانای زیر ژنومی است. در همه لوتوویروس‌ها ORF3، ORF3a، ORF4 و ORF5 از آرانای زیرژنومی یک (sgRNA1) بیان می‌شوند، ORF6 از آرانای زیر ژنومی دو (sgRNA2) بیان می‌شود و آرانای زیرژنومی سه (sgRNA3) حاوی ORF شناخته شده‌ای نیست و شامل یک ناحیه غیرکدکننده به طول ۳۳۰ نوکلئوتید در انتهای ۳' ژنوم BYDV است (Miller & Lozier, 2022). در پولروویروس‌ها ORF0، ORF1 و ORF2 به طور مستقیم از آرانای‌های ژنومی بیان می‌شوند و

هستند که پروتئین‌های سرکوبگر خاموشی ژن (Viral suppressor of RNA silencing, VSR) را رمز می‌کنند. همچنین ORF1 در پولروویروس‌ها یک پلی پروتئین رمز می‌کند که در همانند سازی آرانی نقش دارد (شکل ۲) (Miller & Lozier, 2022). محصول پروتئینی ORF1 پولروویروس‌های عامل کوتولگی زرد شامل VPg و یک پروتئاز است که مسئول پردازش پروتئولیتیک پلی پروتئین‌های رمز شده توسط ORF1 هستند. پروتئین ORF1 را برش می‌دهد تا VPg که با پیوند کووالانسی به آرانی‌های ژنومی متصل است، آزاد شود (Domier et al., 2021a). برخلاف پولروویروس‌ها، لوتوویروس‌ها همانند دیگر اعضای خانواده *Tombusviridae* پروتئاز یا VPg کد نمی‌کنند (Miller & Lozier, 2022). برخی از توالی‌های ژنومی BYDV دارای ORF6 در پایین دست ORF5 هستند. اندازه پروتئین بیان‌شده توسط ORF6 حدود ۴ تا ۷ کیلو دالتون است. توالی‌های اسید آمینه‌ای پروتئین‌هایی که توسط ORF6 کد می‌شوند، در بین جدایه‌های BYDV-PAV به مقدار کمی حفاظت شده است. تلاش‌های مکرر برای شناسایی نقش محصولات پروتئینی ORF6 ناموفق بوده است. علاوه بر این، ژنوم BYDV-PAV که در آن جهش‌هایی ایجاد شد که باعث اختلال در ترجمه ORF6 می‌شوند، قادر به تکثیر در پروتوپلاست هستند. بر اساس این مشاهدات، نتیجه گرفته شد که ORF6 درون میزبان ترجمه نمی‌شود این در حالی است که مشخص شد که آرانی‌های زیرژنومی شماره دو که حاوی ORF6 می‌باشد از ترجمه mRNA میزبان جلوگیری می‌کند و احتمالاً نقش آن تاثیر منفی بر ترجمه پروتئین‌های میزبان است (Domier et al., 2021a). شن و همکاران قادر به شناسایی ORF6 در سلول‌های آلوده به BYDV نبودند (Shen et al., 2006). در مطالعات لیر و همکاران بیان شد که ORF6 می‌تواند در سرکوب خاموشی ژن نقش داشته باشد (Liu et al., 2012). همچنین اسمیرنوا/ و همکاران با مقایسه توالی ژنوم ۷۶ جدایه BYDV پیشنهاد داد که ORF6 در بیان پروتئین‌های ساختاری نقش دارد (Smirnova et al.,

مشابه است. ORF3a با یک کدون شروع غیراز AUG آغاز می‌شود. محصول ORF5 تنها به عنوان یک ترکیب ترجمه‌ای با محصول ORF3 با مکانیسم پیوسته‌خوانی کدون خاتمه UAG موجود در انتهای ORF3 بیان می‌شود و پروتئینی از انتهای آمینی ORF3 تا انتهای کربوکسی ORF5 تولید می‌کند (Domier et al., 2021a). در حالی که آرانی‌های ژنومی ویروس‌های عامل کوتولگی زرد در جنس *Polerovirus* در انتهای ۵ حاوی VPg هستند که با عوامل شروع ترجمه در تعامل هستند، آرانی‌های BYDV-PAV در انتهای ۵ حاوی فسفات است (Shams-Bakhsh & Symons, 1997). این انتهای ۵ که فاقد ساختمان خاصی است به عنوان یک سیگنال ضعیف برای آغاز ترجمه شناخته می‌شود (شکل ۲) (Domier et al., 2021a). به منظور حل این مشکل، ساختارهایی در ژنوم BYDV-PAV وجود دارد که در عدم حضور کلاهک (Cap) در انتهای ۵ ژنوم باعث افزایش راندمان ترجمه می‌شوند. به این صورت که در پایین دست ORF5 در ژنوم BYDV-PAV یک توالی کوتاه غیر کد کننده وجود دارد که تقویت کننده ترجمه در BYDV نامیده می‌شود (BYDV translation enhancer, BTE). ناحیه BTE به طور مستقیم با فاکتور رونویسی یوکاریوتی 4E و همچنین ترادف‌های نزدیک انتهای ۵ آرانی‌های ژنومی و زیرژنومی همکشی برقرار می‌کند و باعث افزایش راندمان ترجمه می‌گردد (شکل ۲) (Domier et al., 2021a).

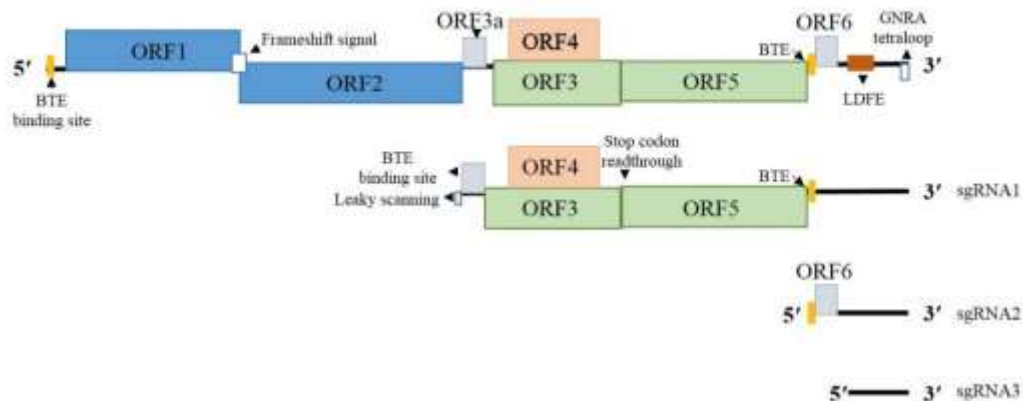
پروتئین‌ها و نقش آن‌ها

نیمه ۵ ژنوم BYDV حاوی ORF1 و ORF2 است و محصول ORF2 در ترکیب با محصول ORF1 بیان می‌شود که ظرفیت کدگذاری پروتئینی با اندازه ۷۲-۵۹ کیلو دالتون را دارد. توالی اسیدآمینه‌ای پروتئین حاصل بسیار شبیه به RdRps است و در همانندسازی ویروس نقش دارد (Domier, 2021a). Miller & Lozier 2022). انتهای ۵ پولروویروس‌ها با لوتوویروس‌ها متفاوت است و این ویروس‌ها در انتهای ۵ حاوی ORF0

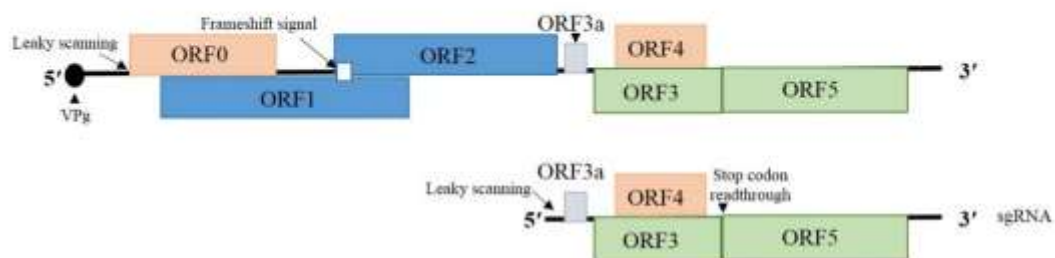
گیاهان میزبان نسبت به ویروس‌های تیپ وحشی کارایی کمتری دارند. انتهای آمینی ORF5 در ویروس‌های عامل کوتولگی زرد جو بسیار حفاظت شده است، در حالیکه انتهای کربوکسیلی آن‌ها بسیار متغیر می‌باشد (Domier et al., 2021a; Miller & Lozier, 2022). پروتئین‌های کد شده توسط ORF4 حرکت درون سلولی و بین سلولی ویروس را تسهیل می‌کنند، زیرا ویروس‌هایی که دارای جهش در ORF4 هستند قادر به تکثیر در پروتوپلاست گیاهان هستند اما قادر به حرکت سیستمیک در کل گیاه نیستند و یا در گیاه به کندی حرکت می‌کنند (Miller & Lozier, 2022). این چهار پروتئین و سازماندهی ORF که آن‌ها را رمز می‌کند فقط در لوتوویروس‌ها و پولروویروس‌ها وجود دارد و به آن‌ها بلوک لوتو-پولرو گفته می‌شود. پروتئین‌های بلوک لوتو-پولرو از ویژگی‌های کلیدی در طبقه بندی خانواده *Luteoviridae* سابق بودند (شکل ۲) (Miller & Lozier, 2022). پروتئین‌های حرکتی P4، P3a و انتهای کربوکسیلی پروتئین پیوسته خوانی (RTP) حرکت ویروس‌های عامل کوتولگی زرد در آوند آبکشی را بر عهده دارند. در حالی که پروتئین‌های CP و CP-RTP در اختصاصیت انتقال با شته ناقل نقش دارند. پروتئین‌های P4 در هسته، غشای هسته، سیتوپلاسم و پلاسمودسماتا تجمع می‌یابند، در ایجاد علائم ویروس نقش دارند، حرکت سلول به سلول را به همراه P3a تسهیل می‌کنند و فقط در BYDV در سرکوب خاموشی ژن نقش دارند (Miller & Lozier, 2022).

2015). از این رو به نظر می‌رسد که ORF6 در بیان پروتئین‌های VSR نقش داشته باشد چون لوتوویروس‌ها بر خلاف پولروویروس‌ها فاقد ORF0 که در تولید پروتئین‌های VSR نقش دارند، هستند (Miller & Lozier, 2022). پروتئین حرکتی M4 در BYDV-PAV و BYDV-PAS در سرکوب خاموشی ژن نقش دارند (Fusaro et al., 2017)، در حالیکه پروتئین P4 در پولروویروس‌ها قادر به تولید VSR نیستند. در غیاب P0 در لوتوویروس‌ها به نظر می‌رسد P4 علاوه بر نقش داشتن در حرکت ویروس‌ها، در تولید پروتئین‌های VSR نیز نقش دارد (Miller & Lozier, 2022). به طور کلی چهار چارچوب خوانش بین لوتوویروس‌ها و پولروویروس‌ها مشترک هستند. ORF3a پروتئین‌های به شدت حفاظت شده با اندازه ۴/۸-۵/۳ کیلو دالتون را بیان می‌کند. پروتئین P3a که اخیراً کشف شده است در حرکت سلول به سلول نقش دارد. ORF3 یک پروتئین پوششی اصلی با وزن ۲۲ کیلو دالتون را رمزگذاری می‌کند (Miller & Lozier, 2022). ORF5 ظرفیت رمزگذاری پروتئینی با اندازه ۴۳-۵۰ کیلو دالتون را دارد. پروتئین ORF5 تنها به عنوان یک ترکیب ترجمه‌ای با محصول ORF3 بیان می‌شود که ریبوزوم با مکانیسم پیوسته‌خوانی از کدون پایانی ORF3 عبور می‌کند و ترجمه را تا انتهای ORF5 ادامه می‌دهد. قسمتی از این پروتئین پیوسته‌خوانی که ORF5 را شامل می‌شود در انتقال توسط شته و پایداری ویروس نقش دارد. در ویروس‌های نوترکیب که ORF5 را بیان نمی‌کنند، ویریون‌ها در داخل پروتئین پوششی اصلی مونتاژ می‌شوند اما توسط شته‌های ناقل منتقل نمی‌شوند و درآلودگی سیستمیک

Barley yellow dwarf virus- PAV



Cereal yellow dwarf virus- RPV



شکل ۲- سازماندهی ژنوم BYDV-PAV و CYDV-RPV: مستطیل‌ها نشان دهنده چارچوب‌های ژنی هستند. Vpg متصل به انتهای ژنوم در CYDV-RPV با دایره مشکی نشان داده شده است. ORF0 سرکوبگر خاموشی ژن را کد می‌کند. ORF1 و ORF2 پروتئین‌های مربوط به همانندسازی را کد می‌کنند. ORF3 پروتئین پوششی اصلی را کد می‌کند. ORF3a با یک کدون آغاز غیر AUG شروع می‌شود و پروتئینی کد می‌کند که در حرکت به مسافت‌های دور نقش دارد. ORF4 پروتئین وابسته به حرکت سلول به سلول را کد می‌کند. ORF5 پروتئین پیوسته‌خوانی را کد می‌کند. BTE (BYDV translation enhancer) آغاز ترجمه آرآنای ژنومی و آرآنای زیر ژنومی یک (sgRNA1) را در BYDV-PAV تسهیل می‌کند. در BYDV-PAV برای انجام تغییر چارچوب بین چارچوب خوانش یک و دو (-1 frameshift) همکنش بین سیگنال تغییر چارچوب در انتهای ۵' و LDPE (Long distance frameshift element) در انتهای ۳' ژنوم ضروری است. تترالوپ‌های GNRA در انتهای ۳' آرآنای ژنومی BYDV-PAV برای سنتز آرآنای منفی و تکثیر ویروس لازم هستند.

Fig 2. Genome organizations of BYDV-PAV and CYDV-RPV: the ORFs are shown as boxes. The VPg attached to the 5' terminus of CYDV-RPV is indicated by a circle. ORF0 encodes a suppressor of silencing. ORF1 and ORF2 encode replication-related proteins. ORF3 encodes the major coat protein. ORF3a with a non AUG start codon encodes a protein required for long distance movement. ORF4 encodes a cell to cell movement protein. ORF5 encodes the readthrough protein. BTE facilitates translation initiation of BYDV-PAV genomic RNA and subgenomic RNA1 (sgRNA1). Interaction of frameshift signal at the 5' terminus and LDPE (long distance frameshift element) of BYDV-PAV is required for -1 frameshift of ORF1. The GNRA tetraloops at 3' terminus of BYDV-PAV genomic RNA are required for negative strand RNA synthesis and virus replication.

هماندسازی

ویروس‌های عامل کوتولگی زرد در آوند آبکشی و سلول‌های همراه بافت آوندی تکثیر می‌شوند و گاهی اوقات در سلول‌های پارانسیم آوند آبکشی یافت می‌شوند. این ویروس‌ها تغییرات فراساختاری خاصی را در سلول‌های آلوده ایجاد می‌کنند. BYDV-MAV و BYDV-SGV در اوایل آلودگی باعث تشکیل وزیکل‌هایی با غشای تک لایه در سیتوپلاسم و در نزدیک پلاسمودسماتا می‌شوند. سپس در هسته رشته‌هایی دیده شده و پیکره‌های این ویروس‌ها ابتدا در سیتوپلاسم مشاهده می‌گردند. اما، در سلول‌های آلوده به CYDV-RPV و MYDV-RMV وزیکول‌هایی با غشای دو لایه در سیتوپلاسم ایجاد می‌شوند که با شبکه اندوپلاسمی در ارتباط هستند و سپس، رشته‌ها و لوله‌هایی در سیتوپلاسم تشکیل شده و پیکره‌های CYDV-RPV و MYDV-RMV ابتدا در هسته مشاهده می‌شوند (Domier et al., 2021a). در اوایل آلودگی، رشته‌های منفی آرانای BYDV-PAV ابتدا در هسته و سپس در سیتوپلاسم ردیابی شده‌اند که نشان می‌دهد حداقل بخشی از تکثیر BYDV-PAV در هسته انجام می‌شود. تکثیر ویروس در داخل هسته با این مشاهده که پروتئین حرکتی کد شده توسط ORF4 که به آرانای تک رشته‌ای نیز متصل می‌شود در داخل غشای هسته متمرکز می‌گردد و همراه با آرانای ویروسی در سلول‌های آلوده مشاهده شده است، مورد تایید قرار گرفته است. همچنین سنتز رشته منفی آرانای که به یک ساختار تترالوپ (tetraloop) در انتهای ۳' آرانای ژنومی BYDV-PAV نیاز دارد در سلول‌های آلوده قبل از تشکیل پیکره‌های ویروسی، مشاهده شده است. به دلیل اینکه تترالوپ‌ها در همکنش‌های آرانای و پروتئین دخیل هستند، این ساختارها می‌توانند محل اتصال یا مکان‌های تشخیص برای پروتئین‌های همانندسازی BYDV باشند (Domier et al., 2021a). آرانای‌های زیرژنومی در BYDV-PAV به وسیله کدون‌های آغازی داخلی از روی رشته

منفی و از سه پروموتور زیرژنومی متفاوت ساخته می‌شوند. در مراحل نهایی آلودگی، BTE که در انتهای ۵' آرانای زیرژنومی دو وجود دارد، از ترجمه آرانای ژنومی جلوگیری می‌کند و باعث تغییر حالت از ترجمه به تکثیر و مونتاژ پیکره‌های ویروسی می‌شوند (Domier et al., 2021a). در CYDV-RPV علاوه بر آرانای ژنومی، دارای آرانای ستلایت (satellite RNA) هستند. آرانای ستلایت با مکانیسم دایره غلتان تکثیر می‌شود و آرانای‌های ستلایت تکرار شونده (multimeric) ایجاد می‌کند که در نهایت به صورت خود به خودی برش می‌خورند و یک تکرار از برش‌های آرانای ستلایت تولید می‌شود (Domier et al., 2021b).

نتیجه‌گیری

طبقه‌بندی ویروس‌های عامل کوتولگی زرد دستخوش تغییرات زیادی شده است اما طبقه‌بندی اخیر این گروه از ویروس‌ها بر اساس ترادف RdRp که در تمام ویروس‌های آرانای دار وجود دارد و نقش اساسی در همانندسازی آنها دارد، مناسب است. روش‌های تعیین ترادف نوین به شناسایی ویروس‌های جدید در این گروه از ویروس‌ها کمک می‌کند (International Committee on Taxonomy of Viruses, 2021; Miller & Lozier, 2022). به نظر می‌رسد که بلوک‌های ژنی لوتئوویروس‌ها و پولروویروس‌ها حاصل نوترکیبی هستند اما باید مشخص شود که منشأ این بلوک‌های ژنی از کدام گروه بوده است. مکانیسم سرکوب خاموشی ژن در ویروس‌های کوتولگی زرد جو نامشخص است و در ارتباط با حرکت به فواصل دور و نزدیک در این ویروس‌ها اطلاعات محدودی وجود دارد. همچنین تعیین نقش نواحی غیر کد کننده در ژنوم ویروس‌های کوتولگی زرد جو (BYDVs) لازم به نظر می‌رسد و کسب اطلاعات تکمیلی به مدیریت بهتر این ویروس‌ها کمک خواهد کرد.

تعارض منافع

نویسندگان تایید می‌کنند که این تحقیق در غیاب هر گونه روابط تجاری یا مالی می‌تواند به عنوان تضاد منافع بالقوه تعبیر شود، انجام شده است.

تشکر و قدردانی

از تمامی افرادی که در این پژوهش به ما یاری رساندند تشکر و قدردانی می‌نماییم.

موازین اخلاقی

در انجام این پژوهش تمامی موازین و اصول اخلاقی رعایت گردیده است.

References

- Afsharifar, A., Masumi, M., Sadeghi, M. S., Yassaie, M., & Esmailzadeh, A. (2004). Barley yellow dwarf virus and Cereal yellow dwarf viruses in Iran. *Proceedings of the 16th Iranian Plant Protection Congress, Tabriz*.
- Choudhury, S., Hu, H., Meinke, H., Shabala, S., Westmore, G., Larkin, P., & Zhou, M. (2017). Barley yellow dwarf viruses: infection mechanisms and breeding strategies. *Euphytica*, 213(8), 1-22. [Link]
- D'Arcy, C. J., D'Arcy, C. J., & Burnett, P. A. (1995). Symptomatology and host range of Barley yellow dwarf virus. In *Barley Yellow Dwarf: 40 Years of Progress* (pp. 9-28). APS Press. [Link]
- D'Arcy, C. J., & Mayo, M. (1997). Proposals for changes in luteovirus taxonomy and nomenclature. *Archives of Virology*, 142, 1285-1287. [Link]
- Domier, L., D'Arcy, C., Mahy, B. W. J., & van Regenmortel, M. (2008). Luteoviruses. In *Encyclopedia of Virology, Third Edition* (pp. 231-238). <https://doi.org/10.1016/B978-012374410-4.00438-6> [Link]
- Domier, L. L., Bamford, D. H., & Zuckerman, M. (2021a). Barley yellow dwarf viruses. In *Encyclopedia of Virology, Fourth Edition* (pp. 176-183). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.21236-3> [Link]
- Domier, L. L., Bamford, D. H., & Zuckerman, M. (2021b). Luteoviruses (luteoviridae). In *Encyclopedia of Virology, Fourth Edition* (pp. 447-457). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.21302-2> [Link]
- Duffus, J. E., Harris, K. F., & Maramorosch, K. (1977). Aphids, viruses, and the yellow plague. In *Aphids as Virus Vectors* (pp. 361-383). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-327550-9.50020-3> [Link]
- Fenner, F. (1976). The classification and nomenclature of viruses: Second Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. *Intervirology*, 7, 1-115. [Link]
- Francki, R. I. B., Fauquet, C. M., Knudson, D. L., & Brown, F. (1991). Classification and nomenclature of viruses: First report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. In *Classification and Nomenclature of Viruses* (pp. 309-311). Springer-Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-9163-7> [Link]
- Fusaro, A. F., Barton, D. A., Nakasugi, K., Jackson, C., Kalischuk, M. L., Kawchuk, L. M., Vaslin, M. F. S., Correa, R. L., & Waterhouse, P. M. (2017). The luteovirus P4 movement protein is a suppressor of systemic RNA silencing. *Viruses*, 9(10), 294. [Link]
- Garrett, K. A., Dendy, S. P., Power, A. G., Blaisdell, G. K., Alexander, H. M., & McCarron, J. K. (2004). Barley yellow dwarf disease in natural populations of dominant tallgrass prairie species in Kansas. *Plant Disease*, 88(5), 574. [Link]
- International Committee on Taxonomy of, V. (2012). *Virus taxonomy: Ninth report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. Elsevier Inc. [Link]
- International Committee on Taxonomy of, V. (2021). *Virus taxonomy: 2021 release*. [Link]
- Izadpanah, K., & Lister, R. M. (1991). Identification of barley yellow dwarf virus serotypes in Iran. *Proceedings of the 10th Iranian Plant Protection Congress, Kerman*. [Link]
- Jin, Z., Wang, X., Chang, S., & Zhou, G. (2004). The complete nucleotide sequence and its organization of the genome of Barley yellow dwarf virus-GAV. *Science in China series C: Life sciences*, 47, 175-182. [Link]
- Johnson, R. A., & Rochow, W. F. (1972). An isolate of barley yellow dwarf virus transmitted specifically by Schizaphis graminum. *Phytopathology*, 62, 921-925. [Link]
- Kaddachi, I., Souiden, Y., Achouri, D., & Chéour, F. (2014). Barley yellow dwarf virus (BYDV): characteristics, hosts, vectors, disease symptoms and diagnosis. *International Journal of Phytopathology*, 3(3), 155-160. [Link]
- Koonin, E. V., Dolja, V. V., Krupovic, M., & Kuhn, J. H. (2021). Viruses defined by the position of the virosphere within the replicator space. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 85(4), e00193-00120. [Link]

- Kosova, K., Chrpová, J., & Šíp, V. (2008). Recent advances in breeding of cereals for resistance to barley yellow dwarf virus. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 44(1), 1-10. [Link]
- Kundu, J. K. (2008). First Report of barley yellow dwarf virus-PAS in wheat and barley grown in the Czech Republic. *Plant Disease*, 92(11), 1587. [Link]
- Liu, Y., Zhai, H., Zhao, K., Wu, B., & Wang, X. (2012). Two suppressors of RNA silencing encoded by cereal-infecting members of the family Luteoviridae. *Journal of General Virology*, 93(8), 1825-1830. [Link]
- Mayo, M. A., D'Arcy, C. J., Smith, H. G., & Barker, H. (1999). Family Luteoviridae: A reclassification of luteoviruses. In *The Luteoviridae* (pp. 15-22). CAB International Publishing.
- Mayo, M. A., & Ziegler-Graff, V. (1996). Molecular biology of luteoviruses. In *Advances in Virus Research* (Vol. 46, pp. 413-460). [https://doi.org/10.1016/S0065-3527\(08\)60077-9](https://doi.org/10.1016/S0065-3527(08)60077-9) [Link]
- McNamara, L., Gauthier, K., Walsh, L., Thebaud, G., Gaffney, M., & Jacquot, E. (2020). Management of yellow dwarf disease in Europe in a post-neonicotinoid agriculture. *Pest Management Science*, 76(7), 2276-2285. [Link]
- Miller, W. A., Beckett, R., Liu, S., McNab, A., & Henry, M. (2002). Structure, function and variation of the barley yellow dwarf virus and cereal yellow dwarf virus genomes. In *Barley yellow dwarf disease: recent advances and future strategies* (pp. 1-8). CYMMIT. [Link]
- Miller, W. A., Liu, S., & Beckett, R. (2002). Barley yellow dwarf virus: Luteoviridae or Tombusviridae? *Molecular Plant Pathology*, 3(4), 177-183. [Link]
- Miller, W. A., & Lozier, Z. (2022). Yellow dwarf viruses of cereals: taxonomy and molecular mechanisms. *Annual Review of Phytopathology*, 60, 6.1-6.21. [Link]
- Miller, W. A., Waterhouse, P. M., & Gerlach, W. L. (1988). Sequence and organization of barley yellow dwarf virus genomic RNA. *Nucleic Acids Research*, 16, 6097-6110. [Link]
- Murphy, F. A., Fauquet, C. M., Bishop, D. H., Ghabrial, S. A., Jarvis, A. E., Maryelli, G. P., Mayo, M. A., & Summers, M. D. (1995). *Virus Taxonomy. Classification and Nomenclature of Viruses: Sixth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. Springer. [Link]
- Nancarrow, N., Aftab, M., Hollaway, G., Rodoni, B., & Trębicki, P. (2021). Yield losses caused by barley yellow dwarf virus-PAV infection in wheat and barley: A three-year field study in south-eastern Australia. *Microorganisms*, 9(3), 645. [Link]
- Oswald, J. W., & Houston, B. (1951). A new virus disease of cereals, transmissible by aphids. *Plant Disease Reporter*, 11, 471-475. [Link]
- Pakdel, A., Afsharifar, A., Niazi, A., Almasi, R., & Izadpanah, K. (2010). Distribution of Cereal Luteoviruses and Molecular Diversity of BYDV-PAV Isolates in Central and Southern Iran: Proposal of a New Species in the Genus Luteovirus. *Journal of Phytopathology*, 158(5), 357-364. [Link]
- Pakdel, A., Afsharifar, A., Niazi, A., & Izadpanah, K. (2015). Molecular characterization of the complete genome of a barley yellow dwarf virus-PAV isolate from Iran. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 51(2), 163-176. [Link]
- Radaee, N., & Pakdel, A. (2022). Detection and distribution of Barley yellow dwarf virus (BYDV) in some cereal fields of Hamedan province. *Iranian Journal of Plant Protection Science*, 53(1), 179-191. [Link]
- Radaee, N., & Pakdel, A. (2023). Phylogenetic position of Hamedan isolates of barley yellow dwarf virus using polymerase gene sequence: first report of BYDV-PAS species in Iran. *Iranian Journal of Plant Pathology*, 58(1), 35-42. [Link]
- Randles, J. W., Rathjen, J. P., Murphy, F. A., Fauquet, C. M., Bishop, D. H., Ghabrial, S. A., Jarvis, A. W., Marrelli, G. P., Mayo, M. A., & Summers, M. S. (1995). Genus luteovirus. In *Virus Taxonomy. Classification and Nomenclature of Viruses: Sixth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses* (pp. 379-383). Springer.
- Robertson, N. L., & French, R. (2007). Genetic structure in natural populations of barley/cereal yellow dwarf virus isolates from Alaska. *Archives of Virology*, 152(5), 891-902. [Link]
- Rochow, W. F. (1969). Biological properties of four isolates of barley yellow dwarf virus. *Phytopathology*, 59, 1580-1589. [Link]
- Rochow, W. F. (1970). Barley yellow dwarf virus: phenotype mixing and vector specificity. *Science*, 167, 875-878. [Link]
- Rybicki, E. P. (2015). A top ten list for economically important plant viruses. *Archives of Virology*, 160, 17-20. [Link]
- Shah, S. J. A., Bashir, M., & Manzoor, N. (2012). A review on barley yellow dwarf virus. In *Crop Production for Agricultural Improvement* (pp. 747-782). https://doi.org/10.1007/978-94-007-4116-4_29 [Link]
- Shams-Bakhsh, M., & Symons, R. H. (1997). Barley yellow dwarf virus - PAV RNA does not have a VPg. *Archives of Virology*, 142, 2529-2535. [Link]
- Shen, R., Rakotondrafara, A. M., & Miller, W. A. (2006). Trans regulation of cap-independent translation by a viral subgenomic RNA. *Journal of Virology*, 80(20), 10045-10054. [Link]
- Smirnova, E., Firth, A. E., Miller, W. A., Scheidecker, D., Brault, V., Reinbold, C., Rakotondrafara, A. M., Chung, B. Y. m., & Ziegler-Graff, V. (2015). Discovery of a small non-AUG-initiated ORF in poleroviruses and luteoviruses that is required for long-distance movement. *PLoS Pathogens*, 11(5), e1004868. [Link]

- Svanella-Dumas, L., Candresse, T., Hulle, M., & Marais, A. (2013). Distribution of Barley yellow dwarf virus-PAV in the sub-Antarctic Kerguelen Islands and characterization of two new Luteovirus species. *Plos One*, 8(6), e67231. [\[Link\]](#)
- Toko, H. V., & Bruehl, G. W. (1959). Some host and vector relationships of strains of the barley yellow-dwarf virus. *Phytopathology*, 49(6), 343-347. [\[Link\]](#)
- Vincent, J. R., Lister, R. M., & Larkins, B. A. (1991). Nucleotide sequence analysis and genomic organization of the NY-RPV isolate of barley yellow dwarf virus. *Journal of General Virology*, 72(10), 2347-2355. [\[Link\]](#)
- Wamaitha, M. J., Nigam, D., Maina, S., Stomeo, F., Wangai, A., Njuguna, J. N., Holton, T. A., Wanjala, B. W., Lucas, T., Dijkeng, A., & Garcia-Ruiz, H. (2018). Metagenomic analysis of viruses associated with maize lethal necrosis in Kenya. *Virology Journal*, 15(1), 1-19. [\[Link\]](#)
- Wu, B., Blanchard-Letort, A., Liu, Y., Zhou, G., Wang, X., & Elena, S. F. (2011). Dynamics of molecular evolution and phylogeography of Barley yellow dwarf virus-PAV. *Plos One*, 6, e16896. [\[Link\]](#)