

斯里兰卡木薯花叶病毒在亚洲的暴发、传播与防控

王琪琦¹, 潘冉冉¹, 王亚杰², 王晓伟^{1*}

¹浙江大学昆虫科学研究所, 农业农村部作物病虫分子生物学重点实验室, 浙江 杭州 310058;

²中国热带农业科学院热带生物技术研究所, 海南 海口 572829

摘要: 木薯是重要的经济与粮食作物, 由于其出色的耐旱、耐贫瘠、易种植等特性, 在全球热带和亚热带地区广泛种植。木薯在生长过程中会受到多种病虫害的威胁, 其中分布最广、危害最严重的是木薯花叶病毒(Cassava mosaic virus, CMV)。CMV 主要通过带毒茎秆和媒介昆虫烟粉虱传播, 可以造成木薯叶片出现斑驳花叶、卷曲甚至枯萎, 植株整体长势衰弱, 导致木薯产量下降, 严重威胁木薯生产。我国和东南亚木薯产区此前并没有 CMV 发生和危害的报道。可近年来, 斯里兰卡木薯花叶病毒(Sri Lanka cassava mosaic virus, SLCMV)在东南亚地区广泛传播, 已经成为该地区木薯生产的主要病害, 对我国的木薯生产也构成了重大威胁。本文围绕 SLCMV 在亚洲的发生、传播机制和防治策略展开了讨论, 以期防控 SLCMV 在我国的危害提供参考。

关键词: 木薯; 斯里兰卡木薯花叶病毒; 烟粉虱; 抗性育种; 综合防治



开放科学标识码
(OSID 码)

The outbreak, transmission and control of Sri Lanka cassava mosaic virus in Asia

WANG Qiqi¹, PAN Ranran¹, WANG Yajie², WANG Xiaowei^{1*}

¹Ministry of Agriculture Key Laboratory of Molecular Biology of Crop Pathogens and Insects, Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou, Zhejiang 310058, China; ²Institute of Tropical Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Hailou, Hainan 572829, China

Abstract: Cassava (*Manihot esculenta* Crantz) is an important economic and food crop in Latin America, Africa and Southeast Asia. Because of its excellences in drought and barren tolerance, cassava is widely cultivated in tropical and subtropical regions of the world. Cassava mosaic virus (CMV) is one of the most widespread diseases that threaten cassava production. Since cassava is a vegetatively propagated crop, CMV is mainly transmitted by infected planting material (stakes). Nevertheless, CMV is also transmitted by various species of the *Bemisia tabaci* (Gennadius) whitefly complex (Hemiptera: Aleyrodidae). Previously, there have been no reports of CMV occurrence and damage in cassava producing areas in China and Southeast Asia. However, in recent years, Sri Lanka cassava mosaic virus (SLCMV) has been widely spread in Southeast Asia. Now, it has become the main disease of cassava production in this region, and also poses a major threat to cassava production in China. This paper will discuss the occurrence, transmission and prevention strategies of SLCMV in Asia. It may provide reference for the prevention and control of SLCMV in China.

Key words: cassava; Sri Lankan cassava mosaic virus; whitefly; resistance breeding; integrated control

1 引言

木薯 *Manihot esculenta* Crantz 属大戟科 Euphorbiaceae 木薯属 *Manihot* 植物, 原产于拉丁美洲, 现已在非洲、美洲、亚洲的热带地区广泛种植, 并逐渐成为这些地区主要的经济与粮食作物 (El-

Sharkawy, 2004)。木薯是全球第六大粮食作物, 在热带地区, 更是仅次于玉米 *Zea mays* L.、水稻 *Oryza sativa* L. 之后的第三大膳食能量来源。目前, 全球范有 100 多个国家和地区有木薯种植, 种植面积达 0.2 亿多 hm^2 , 年产量近 3 亿 t, 为全球 8 亿人口提供

收稿日期(Received): 2023-12-26 接受日期(Accepted): 2024-03-16

基金项目: 国家自然科学基金国际合作项目(32161143008)

作者简介: 王琪琦, 男, 硕士研究生。研究方向: 植物保护。E-mail: qiqiawang@zju.edu.cn

* 通信作者(Author for correspondence), 王晓伟, E-mail: xwwang@zju.edu.cn

口粮 (Rey & Vanderschuren, 2017)。木薯富含淀粉,在非洲和拉美地区主要被作为食品消费,在亚洲地区则主要用于生产淀粉(濮文辉,2007)。木薯的工业价值也在不断地被开发,已经广泛应用于食品加工、造纸、能源化工等领域(徐宇佳等,2023)。我国是世界上最大的木薯进口国,每年自产木薯的总量不足国内年消耗量的20%,约有80%依赖进口。木薯是“一带一路”沿线国家的重要粮食作物,对于促进共建国家农业发展、保障粮食贸易畅通、保障我国粮食安全等发挥着重要作用。

木薯非常耐旱,适宜在热带地区种植,在全球变暖和极端天气不断加剧的背景下,其在人类农业生产中的重要性愈发突出(Jarvis *et al.*, 2012)。但木薯在种植过程中却面临严重的病虫害威胁,其中分布最广、危害最严重的就是由媒介昆虫烟粉虱 *Bemisia tabaci* Gennadius 传播的木薯花叶病(cassava mosaic disease, CMD)(Legg *et al.*, 2015; Rey & Vanderschuren, 2017)。近30年来CMD一直在非洲和亚洲大范围暴发,造成木薯大幅减产,严重时可达70%,每年造成的损失在10亿美元以上(Rojas *et al.*, 2018)。CMD是由双生病毒科菜豆金黄花叶病毒属的多种木薯花叶双生病毒(cassava mosaic geminiviruses, CMGs)引起的,有11种已经被鉴定出来,包括非洲木薯花叶病毒(African cassava mosaic virus, ACMV)、印度木薯花叶病毒(Indian cassava mosaic virus, ICMV)和斯里兰卡木薯花叶病毒(Sri Lankan cassava mosaic virus, SLCMV)等双生病毒及其变种和重组体(Legg *et al.*, 2015; Patil & Fauquet, 2009)。CMG是一类单链环状DNA(single-stranded DNA, ssDNA)病毒,基因组由2个DNA分子(DNA A和DNA B)构成,为双组份双生病毒。DNA A和DNA B长度通常为2.8 kb左右, DNA A上编码AC1、AC2、AC3、AC4、AV1、AV2等蛋白,与病毒的转录、复制、防御等相关;DNA B上编码BC1、BV1蛋白,与病毒的核穿梭、运动等相关。DNA A和DNA B在基因间隔区共同存在一段约200 bp的保守序列,与DNA的复制和转录密切相关(Zerbini *et al.*, 2017)。

在亚洲,主要流行的CMG为ICMV和SLCMV,虽然SLCMV比ICMV晚发现,但SLCMV地理分布更广且感染性更强,绝大多数木薯感染的病毒均为SLCMV(Hareesh *et al.*, 2023)。本文主要综述SLC-

MV在亚洲的发生、传播、抗性品种育种与防治。

2 SLCMV 的发生与传播

SLCMV病毒基因组最早在斯里兰卡的带病木薯上被完整地分离出来,因而得名(Saunders *et al.*, 2002)。从2013年起,SLCMV在东南亚地区开始广泛传播,先后在新加坡(Wang *et al.*, 2014)、柬埔寨(Wang *et al.*, 2016)、越南(Uke *et al.*, 2018)、泰国(Leiva *et al.*, 2020)和老挝(Chittarath *et al.*, 2021)被报道,成为东南亚地区引发CMD的主要病原物,对亚洲的木薯生产造成了严重威胁。如,在越南和柬埔寨检测到SLCMV的发病率为6.3%~56.3%(Minato *et al.*, 2019);在泰国SLCMV的总体发病率为40%,个别地区甚至能达到80%(Saokham *et al.*, 2021);在老挝SLCMV阳性的概率为18.3%(Chittarath *et al.*, 2021)。据估计,SLCMV对木薯造成的产量损失为16%~33%(Uke *et al.*, 2021)。

在2017—2018年间,我国海南和福建先后出现了疑似感染CMD的木薯,经鉴定其病原物均为SLCMV(时涛等,2018; Wang *et al.*, 2019)。同时,时涛等(2019)调查了柬埔寨木薯主栽区华南系列的6个品种和桂热系列的1个品种等7个我国主要栽培品种,调查结果表明,这些品种对SLCMV均不具有抗性,田间发病率均高达90%以上。王国芬等(2021)在国内6个省(区)的调查显示,SLCMV单独侵染的检出率为21.1%。

SLCMV在田间主要由媒介昆虫烟粉虱传播,烟粉虱是一个由多个遗传结构差异明显但外部形态无法区分的隐存种组成的隐存种复合群(Liu *et al.*, 2012)。根据线粒体细胞色素氧化酶基因分歧度大于3.5%的标准来区分不同的隐存种,目前烟粉虱至少包含44个隐存种(Kanakala & Ghanim, 2019; Lee *et al.*, 2013)。不同烟粉虱隐存种在寄主范围、能否诱发植物生理异常、杀虫剂抗性、入侵能力和传播病毒特异性等方面都有很大差异。研究者从柬埔寨和越南感染SLCMV的木薯上采集到的烟粉虱,经鉴定全为Asia II 1隐存种(Uke *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2016)。Leiva *et al.* (2022)对老挝全国范围内木薯地中的烟粉虱进行采样和测序分析,鉴定到的烟粉虱隐存种为Asia II 1和Asia II 6。Chi *et al.* (2020)的研究也表明,相较于入侵种烟粉虱隐存种Middle East-Asia Minor 1 (MEAM1)和Mediterranean (MED), Asia II 1可以高效传播

SLCMV, 而 MEAM1 和 MED 传播效率差。Fan *et al.* (2021) 的研究表明, 烟粉虱传播 SLCMV 依赖于 *B. tabaci* vesicle-associated membrane protein 2 (BtVAMP2), BtVAMP2 与病毒外壳蛋白的互作促进了烟粉虱对病毒的获取。另外, SLCMV 外壳蛋白还会与烟粉虱 aminopeptidase N-like protein (BtAPN) 互作, 病毒侵染烟粉虱后可以显著诱导 BtAPN 基因的表达, 而沉默该基因后, SLCMV 病毒的含量在烟粉虱中肠、血淋巴和唾液腺均显著下降 (Fan *et al.*, 2024)。木薯作为无性繁殖的作物, 茎秆会用作无性繁殖的材料, 而带毒的茎秆往往通过长距离运输, 使 SLCMV 一并长距离扩散, 成为最初的病毒来源。尤其是带病的木薯茎秆在去掉病叶之后与健康木薯茎秆在形态学上并无明显差别, 这也导致了 SLCMV 通过木薯茎秆在东南亚广泛传播和流行 (Uke *et al.*, 2022)。当带病木薯在田间被种下后, 尤其是当传播距离在 20 m 以内时, 烟粉虱便在传播 SLCMV 上发挥重要作用 (Maruthi *et al.*, 2017)。

3 SLCMV 防治

防治 SLCMV 及其他 CMD 往往需要多个环节多方面的综合努力, 其中重点在于抗性木薯的鉴定和抗性品种育种 (Malik *et al.*, 2020)。抗性品种的育种包括传统手段育种以及近一二十年来兴起的、依赖于 RNA 干扰 (RNAi) 技术和基因编辑技术 clustered regularly interspaced short palindromic repeats/CRISPR-associated (CRISPR/Cas) 的基因工程育种。

3.1 传统抗性育种

在过去几十年间, 3 种针对 CMD 的抗性来源已经被发现和部分鉴定, 分别命名为 CMD1、CMD2、CMD3, 并且应用到 CMD 抗性品种育种中 (Rey & Vanderschuren, 2017)。CMD1 是一个隐性多基因位点, 最早在木薯野生近源种 *Manihot glaziovii* Mull. Arg. 中被报道 (Nichols, 1947)。CMD2 是一个显性单基因位点, 位于木薯第 12 号染色体上, 最早在木薯热带地方品种 TME 上被发现 (Akano *et al.*, 2002)。携带 CMD2 抗性位点的木薯对几乎所有的 CMG 都表现出高度抗性, 是非洲、拉丁美洲、亚洲木薯育种项目中最主要的品种源。有报道称, CMD2 抗性在木薯通过组织培养再生的过程中会丢失, 但是通过传统育种手段获得的木薯未观察到该现象 (Beyene *et al.*, 2016)。Lim *et al.* (2022) 证明 CMD2 抗性来源和组培造成的抗性丢失现象能够在

木薯基因组上共定位, 同时 DNA 聚合酶 δ 亚基 1 (DNA polymerase delta subunit 1, MePOLD1) 的非同义单核苷酸多态性 (single nucleotide polymorphism, SNP) 突变与 CMD 抗性共分离, 这说明 *MePOLD1* 上的突变可能介导了 CMD2 抗性。CMD3 最初通过杂交 TME 和 TMS 2 种木薯品种获得 (Lokko *et al.*, 2005)。对栽培种 TMS 97/2205 及其后代的遗传分析表明, CMD3 是一个新的数量性状位点 (quantitative trait locus, QTL), 对 CMD 具有抗性, 且该抗性与 CMD2 不关联 (Okogbenin *et al.*, 2012)。

在亚洲, 已有不少团队在引入或培育抗 CMD 的木薯品种。针对近些年出现在柬埔寨、越南和泰国的 CMD, 国际热带农业研究中心 (International Center for Tropical Agriculture, CIAT) 和国际热带农业研究所 (International Institute of Tropical Agriculture, IITA) 已经尝试把抗 CMD 的木薯材料引进越南和泰国。其中, 来自 CIAT 的 C-33 (一种含 CMD2 的抗病材料) 在越南的田间试验中表现出对 SLCMV 的明显抗性。嫁接试验也表明, SLCMV 不会从受感染的砧木传播到 C-33 木薯植株上 (Vu *et al.*, 2020)。印度中央块茎作物研究所 (Central Tuber Crop Research Institute, CTCRI) 也利用其丰富的种质资源 (包括本地和外来的品种以及一些木薯野生近缘种) 开展了木薯育种项目 (Malik *et al.*, 2020)。印度还通过大田评估试验验证了一种对 ICMV 和 SLCMV 高抗的品种, 并正在通过种间杂交利用其开发新的抗性品系 (George *et al.*, 2012)。

3.2 基因工程育种

植物基因工程领域的进步为植物病害防治开辟了新的领域, 多种策略已成功应用于植物抗病工程 (Dong & Ronald, 2019)。其中, RNAi 技术实现了转基因植物通过表达病毒基因或者基因组的部分序列从而提高对病毒的抗性 (Lindbo & Falk, 2017; Rosa *et al.*, 2018)。Small RNAs (sRNAs) 通过 mRNA 降解或抑制蛋白翻译来调控靶基因的基因表达。同样地, 由宿主表达的 small interfering RNAs (siRNAs) 也可以靶向入侵的病毒基因 (Lin *et al.*, 2019)。

RNAi 技术可以有效提高植物对病毒的抗性, 其中包含对 CMGs 的抗性。Chellappan *et al.* (2004) 在木薯中表达 ACMV 的 AC1 基因, 赋予了木薯对 ACMV 的抗性, 同时对 SLCMV 也表现出抗性。Zhang *et*

al. (2005) 在木薯中表达反义 RNA 靶向 ACMV 的 AC1、AC2、AC3 基因,成功减少了病毒在木薯叶片中的积累。Ntui *et al.* (2015) 通过表达与 SLCMV AV2 和 AV1 之间的一段区域同源的序列,在木薯品种 KU50 中实现对于 SLCMV 的 RNAi,使木薯表现出对 SLCMV 较高的抗性。Gogoi *et al.* (2019) 则在本氏烟 *Nicotiana benthamiana* L. 中表达 SLCMV AV1 蛋白,使植株表现出对 SLCMV 高度的抗性。

近 10 年来 CRISPR/Cas 系统逐渐被应用到植物的抗病中。已证明,在本氏烟和拟南芥 *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh 中运用 CRISPR/Cas 系统可有效抵抗植物病毒 (Baltes *et al.*, 2015; Ji *et al.*, 2015)。Ji *et al.* (2018) 在本氏烟和转基因拟南芥中瞬时表达 CRISPR/Cas9 系统,有效抑制了甜菜严重曲顶病毒 (beet severe curly top virus, BSCTV) 的侵染。国内 Wang *et al.* (2022) 已成功在华南 8 号木薯上建立了高效遗传转化及基因编辑体系,这一体系未来将有利于抗病木薯的开发。但是,Mehta *et al.* (2019) 在木薯中运用 CRISPR/Cas9 系统靶向 ACMV 时,发现 CRISPR/Cas9 导致病毒的突变从而使病毒基因不被 CRISPR/Cas9 系统编辑,最终木薯并未表现出明显的对 ACMV 的抗性。因此,在使用 CRISPR/Cas9 系统针对病毒时,需要优化系统设计以减少抗编辑病毒的出现。

3.3 SLCMV 的综合防治

SLCMV 的防治除了聚焦于抗性品种育种外,还包括多方面的综合管理与防治,主要分为种植之前和种植过程中的防治。在种植前,首先,严禁从疫区调运种茎,确保所用的种质材料不携带病毒,同时,种植区域也要保证无病毒感染源。通过木薯茎尖分生组织组培获取脱毒苗是一种有效避免原材料初始携带病毒的方法 (Frison, 1994)。其次,选用抗性品种也是抵抗病毒侵染的重要手段。抗性品种相较于易感品种而言,一个重要的优势即能够抵抗或者延缓病毒的侵染。而延缓病毒的感染对于抵抗病毒来说至关重要,木薯感染病毒的时间越晚,产量损失越小 (Fauquet & Fargette, 1990)。

在木薯种植过程中,诊断和监测 CMD 的发生对于防治 CMD 尤为重要,越早发现病毒,越能减少产量损失。症状表型识别、血清学检测、分子检测等多种手段被广泛应用于 CMD 的诊断中。酶联免疫吸附实验 (enzyme linked immunosorbent assay,

ELISA) 已成功地应用于 SLCMV 的检测 (Charoenvilaisiri *et al.*, 2021), 该方法简单高效、性价比高,适用于大规模病毒筛查,但是难以检测到无症状感染。多种 PCR 检测手段也已应用于 CMG 检测中,研究者们针对病毒保守的 AC1 和 AV1 基因序列,使用不同的引物,成功检测来自印度和东南亚田间感染病毒的样品中的 ICMV 和 SLCMV (Anitha *et al.*, 2019; Dutt *et al.*, 2005; Uke *et al.*, 2022; Wang *et al.*, 2016)。实时荧光定量 PCR 也被应用于检测和定量无症状感染植株中的病毒 (Deepthi *et al.*, 2012; Makesh Kumar *et al.*, 2005)。Uke *et al.* (2022) 使用环介导等温扩增反应 (loop-mediated isothermal amplification, LAMP) 检测茎秆组织中的病毒,敏感度为传统 PCR 的 10000 倍。Raji *et al.* (2015) 利用多光谱成像系统 (the multispectral imaging system, MSIS) 检测由于 CMD 早期胁迫造成的红光和远红光比值的变化,可以高效地从传感器监测植物的健康状态。Mehta *et al.* (2020) 和 Peng *et al.* (2022) 则利用主动多光谱成像 (active multispectral imaging, A-MSI) 设备结合机器学习和测序来监测早期木薯病毒感染情况。当发现木薯已经感染病毒时,应及时处理被感染植株。在木薯种质生产的大田或者商业化的农场,早期清理病株可以减缓病毒的蔓延 (Rojas *et al.*, 2018)。

虽然 CMGs 被烟粉虱传播造成病毒扩散,但少有研究聚焦于防控木薯地中的烟粉虱,尤其在非洲,当地农民难以负担杀虫剂的费用。印度曾尝试使用杀虫剂控制烟粉虱种群数量以抑制 CMD 的传播,但效果并不理想 (Malathi *et al.*, 1985)。烟粉虱对杀虫剂也存在抗性,如烟粉虱隐存种 MED 对吡虫啉等新烟碱类杀虫剂具有一定的抗药性 (刘银泉和刘树生, 2012)。CIAT 曾对超过 5000 个株系进行烟粉虱抗性的检测,鉴定出一些对烟粉虱具有抗性的木薯,其中 M Ecu 72 表现最佳,若虫致死率为 72.5% (Bellotti & Arias, 2001)。

4 总结和展望

在当前全球变暖和极端天气不断加剧的背景下,木薯无论是作为食用产品还是工业原料,由于其出色的耐旱、耐贫瘠、易种植等特性,必将越来越受到重视。但是当前亚洲木薯生产受到了 CMG 的严重威胁,随着 SLCMV 的传播范围不断扩大,该类病毒造成的危害也在不断加重。

使用传统育种方式开发抗性木薯品种一直是木薯防治 CMD 的重点,其中对于 CMD2 抗性来源的研究近些年愈发深入,未来将可能取得重大突破,大大提高抗性品种的育种效率。一些转基因育种也被证明能有效对抗 SLCMV,但考虑到环境安全及公众接受度,大规模推广可能还需进一步的验证和等待。但近年来迅速发展的基因编辑技术可能会成为未来解决这一问题的良方,会更容易被公众所认可和接受。

参考文献

- 刘银泉, 刘树生, 2012. 烟粉虱的分类地位及在中国的分布. *生物安全学报*, 21(4): 247-255.
- 濮文辉, 2007. 世界木薯业发展与研究. *世界热带农业信息*, 10: 1-5.
- 时涛, 王国芬, 李超萍, 林兆威, 黄贵修, 2018. 木薯花叶病在中国发生的首次报道. *热带农业科学*, 38(10): 102-103.
- 时涛, 王国芬, 李超萍, 蔡吉苗, 李博勋, 2019. 柬埔寨木薯主要病害及从中国引进品种花叶病发生情况. *中国植保导刊*, 39(11): 93-97.
- 王国芬, 李超萍, 时涛, 周司珊, 李博勋, 蔡吉苗, 林兆威, 黄贵修, 2021. 我国木薯花叶病毒病的发生危害及其病原鉴定. *热带作物学报*, 42(6): 1668-1677.
- 徐宇佳, 徐锦玲, 李丛希, 谭砚文, 2023. 世界木薯产业政策新动向及对中国的启示. *中国热带农业*, 6: 5-11.
- AKANO O, DIXON O, MBA C, BARRERA E, FREGENE M, 2002. Genetic mapping of a dominant gene conferring resistance to cassava mosaic disease. *Theoretical and Applied Genetics*, 105: 521-525.
- ANITHA J, EDISON S, AND MAKESHKUMAR T, 2019. Occurrence and distribution of Sri Lankan cassava mosaic virus in the stems of cassava. *Journal of Root Crops*, 45: 32-40.
- BALTES N J, HUMMEL A W, KONECNA E, CEGAN R, BRUNS A N, BISARO D M, VOYTAS D F, 2015. Confering resistance to geminiviruses with the CRISPR-Cas prokaryotic immune system. *Nature Plants*, 1: 15145.
- BELLOTTI A C, ARIAS B, 2001. Host plant resistance to whiteflies with emphasis on cassava as a case study. *Crop Protection*, 20: 813-823.
- BEYENE G, CHAUHAN R. D, WAGABA H, MOLL T, ALICAI T, MIANO D, CARRINGTON J C, TALOR N J, 2016. Loss of CMD2-mediated resistance to cassava mosaic disease in plants regenerated through somatic embryogenesis. *Molecular Plant Pathology*, 17: 1095-1110.
- CHAROENVILAISIRI S, SEEPIBAN C, KUMPOOSIRI M, RUKPRATANPORN S, WARIN N, PHUANGRAT B, CHITCHUEA P, SIRIPAITOON S, CHATCHAWANKAN-PHANICH O, GAJANANDANA O, 2021. Development of a triple antibody sandwich enzyme-linked immunosorbent assay for cassava mosaic disease detection using a monoclonal antibody to Sri Lankan cassava mosaic virus. *Virology Journal*, 18: 100.
- CHELLAPPAN P, MASONA M V, VANITHARANI R, TAYLOR N J, FAUQUET C M, 2004. Broad spectrum resistance to ssDNA viruses associated with transgene induced gene silencing in cassava. *Plant Molecular Biology*, 56: 601-611.
- CHI Y, PAN L L, BOUVAINE S, FAN Y Y, LIU Y Q, LIU S S, SEAL S, WANG X W, 2020. Differential transmission of Sri Lankan cassava mosaic virus by three cryptic species of the whitefly *Bemisia tabaci* complex. *Virology*, 540: 141-149.
- CHITTARATH K, JIMENEZ J, VONGPHACHANH P, LEIVA A M, SENGSAI S, LOPEZ-ALVAREZ D, BOUNVILAYVONG T, LOURIDO D, VORLACHITH V, CUELLAR W J, 2021. First report of Sri Lankan cassava mosaic virus and cassava mosaic disease in Laos. *Plant Disease*, 105(6): 1861.
- DEEPTHI D C, MAKESH KUMAR T, UNNIKRISHNAN M, WINTER S, 2012. Quantitative analysis of geminiviruses in recovery phenotypes of cassava // Second Scientific Conference of the Global Cassava Partnership for the 21st Century (GCP-21-II). Kampala: Uganda.
- DONG O X, RONALD P C, 2019. Genetic engineering for disease resistance in plants: recent progress and future perspectives. *Plant Physiology*, 180: 26-38.
- DUTT N, BRIDDON R W, DASGUPTA I, 2005. Identification of a second begomovirus, Sri Lankan cassava mosaic virus causing cassava mosaic disease in India. *Archives of Virology*, 150: 2101-2108.
- EL-SHARKAWY M A, 2004. Cassava biology and physiology. *Plant Molecular Biology*, 56: 481-501.
- FAN Y Y, CHI Y, CHEN N, CUELLAR W J, WANG X W, 2024. Role of aminopeptidase N-like in the acquisition of begomoviruses by *Bemisia tabaci*, the whitefly vector. *Insect Science*, 31: 707-719.
- FAN Y Y, ZHONG Y W, ZHAO J, CHI Y, BOUVAINE S, LIU S S, SEAL S E, WANG X W, 2021. *Bemisia tabaci* vesicle-associated membrane protein 2 interacts with begomoviruses and plays a role in virus acquisition. *Cells*, 10: 1700.
- FAUQUET C, FARGETTE D, 1990. African cassava mosaic virus: etiology, epidemiology and control. *Plant Disease*, 74: 404-411.
- FRISON E, 1994. Sanitation techniques for cassava. *Tropical Science*, 34: 146-153.
- GEORGE J, SURESH KUMAR P, UNNIKRISHNAN M, 2012. *Descriptions of recommended released varieties under AICRP*

- on tuber crops 1975—2011. Trivandrum, India: Central Tuber Crops Research Institute.
- GOGOI A, KALDIS A, DASGUPTA I, BORAH B, VOLOUFAKIS A, 2019. Sense- and antisense-mediated resistance against Sri Lankan cassava mosaic virus (SLCMV) in *Nicotiana benthamiana*. *Biologia Plantarum*, 63: 455–464.
- HAREESH P S, RESMI T R, SHEELA M N, MAKESHKUMAR T, 2023. Cassava mosaic disease in South and Southeast Asia: current status and prospects. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 7: 1–12.
- JARVIS A, RAMIREZ-VILLEGAS J, CAMPO B V H, NAVARRO-RACINES C, 2012. Is cassava the answer to African climate change adaptation? *Tropical Plant Biology*, 5: 9–29.
- JI X, ZHANG H, ZHANG Y, WANG Y, GAO C, 2015. Establishing a CRISPR-Cas-like immune system conferring DNA virus resistance in plants. *Nature Plants*, 1: 15144.
- JI X, SI X, ZHANG Y, ZHANG H, ZHANG F, GAO C, 2018. Conferring DNA virus resistance with high specificity in plants using virus-inducible genome-editing system. *Genome Biology*, 19: 197.
- KANAKALA S, GHANIM M, 2019. Global genetic diversity and geographical distribution of *Bemisia tabaci* and its bacterial endosymbionts. *PLoS ONE*, 14: e0213946.
- LEE W, PARK J, LEE G S, LEE S, AKIMOTO S I, 2013. Taxonomic status of the *Bemisia tabaci* complex (Hemiptera: Aleyrodidae) and reassessment of the number of its constituent species. *PLoS ONE*, 8: e63817.
- LEGG J P, LAVA K P, MAKESHKUMAR T, TRIPATHI L, FERGUSON M, KANJU E, NTAWURUHUNGA P, CUELLAR W, 2015. Cassava virus diseases: biology, epidemiology, and management. *Advances in Virus Research*, 91: 85–142.
- LEIVA A M, CHITTARATH K, LOPEZ-ALVAREZ D, VONGPHACHANH P, GOMEZ M I, SENGSAI S, WANG X W, RODRIGUEZ R, NEWBY J, CUELLAR W J, 2022. Mitochondrial genetic diversity of *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) associated with Cassava in Lao PDR. *Insects*, 13: 861.
- LEIVA A M, SIRIWAN W, LOPEZ-ALVAREZ D, BARRANTES I, HEMNIAM N, SAOKHAM K, CUELLAR W J, 2020. Nanopore-based complete genome sequence of a Sri Lankan cassava mosaic virus (Geminivirus) strain from Thailand. *Microbiology Resource Announcements*, 9: e01274.
- LIU S S, COLVIN J, DE BARRO P J, 2012. Species concepts as applied to the whitefly *Bemisia tabaci* systematics: how many species are there? *Journal of Integrative Agriculture*, 11 (2): 176–186.
- LIM Y W, MANSFELD B N, SCHLÄPFER P, GILBERT K B, NARAYANNA N N, QI W H, WANG Q, ZHONG Z H, BOYHER A, GEHAN J, BEYENE G, LIN Z J D, ESUMA W, FENG S H, CHANEZ C, EGGENBERGER N, ADIGA G, ALICAI T, JACOBSEN S E, TAYLOR N J, GRUISSEM W, BART R S, 2022. Mutations in DNA polymerase δ subunit 1 co-segregate with CMD2-type resistance to cassava mosaic geminiviruses. *Nature Communication*, 13: 3933.
- LIN Z J D, TAYLOR N J, BART R, 2019. Engineering disease-resistant cassava. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 1: a034595.
- LINDBO J A, FALK B W, 2017. The Impact of "coat protein-mediated virus resistance" in applied plant pathology and basic research. *Phytopathology*, 107: 624–634.
- LOKKO Y, DANQUAH E, OFFEI S, DIXON A, GEDIL M, 2005. Molecular markers associated with a new source of resistance to the cassava mosaic disease. *African Journal of Biotechnology*, 4: 873–881.
- MAKESHKUMAR T, ANOOPSANKAR NAIR R R, EDISON S, 2005. Detection of Indian cassava mosaic virus through polymerase chain reaction and nucleic acid hybridization techniques. *Journal of Root Crops*, 31: 1–6.
- MALATHI V G, NAIR N G, SHANTHA P, 1985. *Cassava mosaic disease*. Trivandrum, India: Central Tuber Crops Research Institute.
- MALIK A I, KONGSIL P, NGUYỄN V A, OU W J, SHOLIHIN, SREA P, SHEELA M N, LÓPEZ-LAVALLE L A B, UTSUMI Y, LU C, KITTIPADAKUL P, NGUYỄN H H, CEBALLOS H, NGUYỄN T H, GOMEZ M S, AIEMNAKA P, LABARTA R, CHEN S B, AMAWAN S, SOK S, YOUABEE L, SEKI M, TOKUNAGA H, WANG W Q, LI K M, NGUYỄN H A, NGUYỄN V D, HÀM L H, ISHITANI M, 2020. Cassava breeding and agronomy in Asia-50 years of history and future directions. *Breeding Science*, 70(2): 145–166.
- MARUTHI M N, JEREMIAH S C, MOHAMMED I U, LEGG J P, 2017. The role of the whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius), and farmer practices in the spread of cassava brown streak ipomoviruses. *Journal of Phytopathology*, 165: 707–717.
- MEHTA D, STÜRCHLER A, ANJANAPPA R B, ZAIDI S S E A, HIRSCH-HOFFMANN M, GRUISSEM W, VANDERSCHUREN H, 2019. Linking CRISPR-Cas9 interference in cassava to the evolution of editing-resistant geminiviruses. *Genome Biology*, 20: 80.
- MINATO N, SOK S, CHEN S B, DELAQUIS E, OHIRUN I, LE V X, BURRA D D, NEWBY J C, WYCKHUYS K A G, HAAN S D, 2019. Surveillance for Sri Lankan cassava mosaic virus (SLCMV) in Cambodia and Vietnam one year after its initial detection in a single plantation in 2015. *PLoS ONE*, 22: e0212780.
- NICHOLS R F W, 1947. Breeding cassava for resistance. *East*

- African Agricultural and Forestry Journal*, 12: 184–194.
- NTUI V O, KONG K, KHAN R S, IGAWA TOMOKO, JANA-VI G J, RABINDRAN R, NAKAMURA I, MII M, 2015. Resistance to Sri Lankan cassava mosaic virus (SLCMV) in genetically engineered cassava cv. KU50 through RNA silencing. *PLoS ONE*, 10: e0120551.
- OKOGBENIN E, EGESI C N, OLASANMI B, OGUNDAPO O, KAHYA S, HURTADO P, MARIN J, AKINBO O, MBA C, GOMEZ H, DE BICENTE C, BAIYERI S, UGURU M, EWA G, FREGENE M, 2012. Molecular marker analysis and validation of resistance to cassava mosaic disease in elite cassava genotypes in Nigeria. *Crop Science*, 52: 2576–2586.
- PATIL B L, FAUQUET C M, 2009. Cassava mosaic geminiviruses: actual knowledge and perspectives. *Molecular Plant Pathology*, 10: 685–701.
- PENG Y, DALLAS M M, ASCENCIO-IBÁÑEZ J T, HOYER J S, LEGG J, HANLEY-BOEDDIN L, GRIEVE B, YIN H, 2022. Early detection of plant virus infection using multi-spectral imaging and spatial-spectral machine learning. *Scientific Reports*, 24: 3113.
- RAJI S N, SUBHASH N, RAVI V, SARAVANAN R, MOHANAN C N, NITA S, KUMAR T M, 2015. Detection of mosaic virus disease in cassava plants by sunlight-induced fluorescence imaging: a pilot study for proximal sensing. *International Journal of Remote Sensing*, 36: 2880–2897.
- REY C, VANDERSCHUREN H, 2017. Cassava mosaic and brown streak diseases: current perspectives and beyond. *Annual Review of Virology*, 4: 429–452.
- ROJAS M R, MACEDO M A, MALIANO M R, SOTO-AGUILAR M, SOUZA J O, BRIDDON R W, KENYON L, BUSTAMANTE R F R, ZERBINI F M, ADKINS S, LEGG J P, KVARNHEDEN A, WITERMANTEL W M, SUDARSHANA M R, PETERSCHMITT M, LAPIDOT M, MARTIN D P, MORIONES E, INOUE-NAGATA A K, GLIBERTSON T L, 2018. World management of geminiviruses. *Annual Review of Phytopathology*, 56: 637–677.
- ROSA C, KUO Y W, WURIYANGHAN H, FALK B W, 2018. RNA interference mechanisms and applications in plant pathology. *Annual Review of Phytopathology*, 56: 581–610.
- SAOKHAM K, HEMNIAM N, ROEKWAN S, HUNSAWATTANAKUL S, THAWINAMPAN J, SIRIWAN W, 2021. Survey and molecular detection of Sri Lankan cassava mosaic virus in Thailand. *PLoS ONE*, 16: e0252846.
- SAUNDERS K, SALIM N, MALI V R, MALATHI V G, BRIDDON R, MARKHAM P G, STANLEY J, 2002. Characterisation of Sri Lankan cassava mosaic virus and Indian cassava mosaic virus: evidence for acquisition of a DNA B component by a monopartite begomovirus. *Virology*, 293: 63–74.
- UKE A, HOAT T X, QUAN M V, UGAKI L M, NATSUAKI K T, 2018. First report of Sri Lankan cassava mosaic virus infecting cassava in Vietnam. *Plant Disease*, 102: 2669–2670.
- UKE A, KHIN S, KOBAYASHI K, SATOU T, KIM O K, HOAT T X, NATSUAKI K T, UGAKI M, 2022. Detection of Sri Lankan cassava mosaic virus by loop-mediated isothermal amplification using dried reagents. *Journal of Virological Methods*, 299: 114336.
- UKE A, TOKUNAGA H, UTSUMI Y, VU N A, NHAN P T, SREAN P, HY N H, HAM L H, LOPEZ-LAVALLE L A B, ISHITANI M, HUANG N, TUAN L N, HONG N V, HUY N Q, HOAT T X, TAKASU K, SEKI M, UGAKI M, 2021. Cassava mosaic disease and its management in Southeast Asia. *Plant Molecular Biology*, 109: 301–311.
- VU N A, TUAN L N, HUNG N, QUYNH D T, NM TOKUNAGA H, SEKI M, TRANG L T K, HONG N V, HAM L H, 2020. Study on quick testing method of resistant ability of cassava plants to mosaic disease. *Journal of Vietnam Agricultural Science and Technology*, 6: 85–90.
- WANG D, YAO X M, HUANG G X, SHI T, WNAG G F, YE J, 2019. First report of Sri Lankan cassava mosaic virus infected cassava in China. *Plant Disease*, 103: 1437–1438.
- WANG G, SUN Y W, XU R R, QU J, TEE C, JIANG X Y, YE J, 2014. DNA-A of a highly pathogenic Indian cassava mosaic virus isolated from *Jatropha curcas* causes symptoms in *Nicotiana benthamiana*. *Virus Genes*, 48: 402–405.
- WANG H L, CUI X Y, WANG X W, LIU S S, ZHANG Z H, ZHOU X P, 2016. First report of Sri Lankan cassava mosaic virus infecting cassava in Cambodia. *Plant Disease*, 100: 1029–1029.
- WANG Y J, LU X H, ZHEN X H, YANG H, CHE Y N, HOU J Y, GENG M T, LIU J, HU X W, LI R M, GUO J C, YAO Y, 2022. Transformation and genome editing system for cassava cultivar SC8. *Genes*, 14: 1650.
- ZERBINI F M, BRIDDON R W, IDRIS A, MARTIN D P, MORIONES E, NAVAS-CASTILLO J N, RIVERA-BUSTAMANTE T, ROUMAGNAC P, VARSANI A, ICTV REPORT CONSORTIUM, 2017. ICTV virus taxonomy profile: Geminiviridae. *Journal of General Virology*, 98: 131–133.
- ZHANG P, VANDERSCHUREN H, FÜTTERER J, GRUISEM W, 2005. Resistance to cassava mosaic disease in transgenic cassava expressing antisense RNAs targeting virus replication genes. *Plant Biotechnology Journal*, 3: 385–397.