

Características de los virus asociados a la virosis del tomate de árbol (*Solanum betaceum*) en Colombia*

Margarita María Jaramillo Zapata**, John Alejandro Álvarez ***, Mauricio Marín Montoya****

Resumen

El tomate de árbol es uno de los cultivos frutales con mayor potencial para su producción intensiva en los Andes colombianos, al presentar gran cantidad de características organolépticas y nutricionales de interés para la industria de alimentos y los mercados nacionales e internacionales de fruta fresca. Estas condiciones, sumadas a su utilización para la sustitución de cultivos ilícitos en el país, condujeron al aumento de su área de siembra durante la década de 1990, alcanzándose cerca de 7.500 ha. Sin embargo, en los últimos años esta situación ha cambiado dramáticamente, debido a diferentes problemas fitosanitarios entre los que se destacan la antracnosis (*Colletotrichum acutatum*) y la denominada virosis que, de acuerdo con trabajos recientes, es causada por un complejo conformado por al menos cuatro virus principales (Potyvirus, PLRV, CMV y ToMV) y otros que aparentemente presentan menores niveles de incidencia (AMV, ToRSV y TSWV). Debido al gran impacto que ha cobrado esta enfermedad para los planes de expansión del cultivo del tomate de árbol en Colombia, en esta revisión se presenta una descripción detallada de los principales grupos de virus asociados a la virosis, con énfasis en las características de sus genomas, base de información para el diseño de herramientas de detección viral.

Palabras clave: Cucumovirus; detección de virus; Polerovirus; Potyvirus; Tamarillo; Tobamovirus.

Characteristics of the viruses related to virosis of tamarillo (*Solanum betaceum*) in Colombia

Abstract

Tamarillo is one of the fruit crops with the highest potential for being intensively produced in the Colombian Andes, because it has a great quantity of organoleptic and nutritional characteristics interesting for food industries and for the national and international fresh fruit markets. These conditions, added to its use as a substitute for illegal crops in Colombia, led to the increase of the area planted with this product in the 1990's decade, reaching almost 7.500 hectares. However, this situation recently had a dramatic change due to phytosanitary problems, among which anthracnose (*Colletotrichum acutatum*) and virosis can be remarked. The latter, according to recent research works, is caused by a complex conforming by, at least, four main viruses (Potyvirus, PLRV, CMV and ToMV) and others, apparently less influential (AMV, ToRSV and TSWV). Due to the great impact this disease has had on the expansion plans of the tamarillo cultivation in Colombia, this revision introduces a detailed description of the main viral groups associated to virosis, emphasizing the characteristics of their genomes, which is the information base to design tools to detect the viruses.

Key words: Cucumovirus; virus detection; Polerovirus; Potyvirus; Tamarillo; Tobamovirus.

* Esta revisión hace parte de los proyectos financiados por COLCIENCIAS (Código 1118-405-20317 Contrato 408-2007) y por la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín (DIME BICENTENARIO: 20101007745).

** Ingeniera Agrónoma, Magíster en Ciencias - Biotecnología, Docente Facultad de Ciencias Administrativas y Agropecuarias, Corporación Universitaria Lasallista. Es miembro del Grupo de Investigación en Producción, Desarrollo y Transformación Agropecuaria.

*** Ingeniero Agrónomo, Magíster en Microbiología, Laboratorio de Biología Celular y Molecular. Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional de Colombia sede Medellín

**** Ingeniero agrónomo, PhD en Fitopatología, docente Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia sede Medellín.

Características dos vírus associados à viroses do tomate de árvore (*Solanum betaceum*) na Colômbia

Resumo

O tomate de árvore é um dos cultivos frutíferos com maior potencial para sua produção intensiva nos Andes colombianos, ao apresentar grande quantidade de características organolépticas e nutricionais de interesse para a indústria de alimentos e os mercados nacionais e internacionais de fruta fresca. Estas condições, somadas a sua utilização para a substituição de cultivos ilícitos no país, conduziram ao aumento de sua área de semeadura durante a década de 1990, atingindo-se cerca de 7.500 tem. No entanto, nos últimos anos esta situação mudou dramaticamente, devido a diferentes problemas fitossanitários

entre os que se destacam a antracnose (*Colletotrichum acutatum*) e a denominada viroses que, de acordo com trabalhos recentes, é causada por um complexo conformado por ao menos quatro vírus principais (Potyvirus, PLRV, CMV e ToMV) e outros que aparentemente apresentam menores níveis de incidência (AMV, ToRSV e TSWV). Devido ao grande impacto que cobrou esta doença para os planos de expansão do cultivo do tomate de árvore em Colômbia, nesta revisão se apresenta uma descrição detalhada dos principais grupos de vírus associados à viroses, com ênfase nas características de seus genomas, base de informação para o desenho de ferramentas de detecção viral.

Palavras importantes: Cucumovirus; detecção de vírus; Polerovirus; Potyvirus; Tamarillo; Tobamovirus.

Introducción

El cultivo del tomate de árbol para el período 1992-2003 se extendía a cerca de 7.646 ha distribuidas en 18 departamentos del país¹. Sin embargo, en el último lustro el crecimiento del cultivo ha disminuido por efecto de la erradicación de importantes extensiones del cultivo en municipios con tradición, debido a la presencia de diferentes problemas fitosanitarios entre los que se destacan la antracnosis (*Colletotrichum acutatum*), los nemátodos de la agalla (*Meloidogyne* spp.) y las enfermedades virales. En la actualidad el problema por virus se ha extendido y se ha agravado, tal como se demuestra en los reportes en Nariño²⁻⁴ en Cundinamarca⁵⁻⁷ y en Antioquia⁸⁻¹⁰, que registran el aumento de la incidencia y la severidad de la virosis en dichos departamentos, la consecuente reducción en el período productivo de los cultivos y la disminución en la cantidad y calidad de fruta disponible en el mercado.

El efecto detrimental que causan las enfermedades virales en los cultivos de tomate de árbol del país hacen de su estudio una prioridad, siendo especialmente necesario profundizar en el conocimiento de los mecanismos de transmisión de estos virus y en el diseño de herramientas de detección molecular, componentes que se constituyen en la base para el diseño de futuras estrategias de manejo que conduzcan a la viabilidad económica del cultivo en la región Andina de Colombia.

En esta revisión se presenta una descripción de las principales características de los virus que se han reportado asociados a la virosis del tomate de árbol en Colombia.

Generalidades del cultivo de tomate de árbol

El tomate de árbol (*Solanum betaceum* Bosh) es una fruta tropical originaria de los Andes sudamericanos. Se cultiva principalmente en Colombia, Ecuador y Perú, y en los últimos años su siembra se ha expandido a algunos países africanos (Zambia y Zimbabwe), asiáticos (Sri Lanka e India) y a Nueva Zelanda¹¹.

En Colombia se producen dos tipos de variedades: el tomate de árbol común que presenta frutos de color amarillo-naranja y el tomate tamarillo que produce frutos rojos. Este último es el que exporta Colombia a Ecuador, Holanda y España, principalmente. El tomate de árbol se caracteriza por ser una fruta altamente nutritiva, rica en vitaminas A y C, minerales como calcio, hierro y fósforo, y que presenta bajos niveles de calorías. Tiene un alto contenido de pepsina, pH ácido y sabor agrídulce, factores que la hacen atractiva para el procesamiento industrial^{11, 12}. Este cultivo es considerado actualmente como un fruto exótico promisorio y se ha constituido en una alternativa de producción para los agricultores de las zonas de cli-

ma frío moderado premontano y montano bajo de Colombia, a tal punto que para el año 2004 (últimas estadísticas nacionales disponibles) su producción alcanzó 118.226 ton, es decir el 4.1% de la producción de frutas frescas del país, sin contar el banano. Para este año, su cultivo se extendía a cerca de 7.646 ha distribuidas en 18 departamentos del país, de los cuales Antioquia, Cundinamarca, Tolima, Boyacá, Huila, Santander, Cesar, Valle y Nariño, sumaban el 90% del área cosechada total. La producción promedio alcanza 18.2 ton/ha, aunque Antioquia presenta un rendimiento significativamente superior (31.2 ton/ha). Durante el período 1992-2003 el área sembrada de este cultivo presentó un aumento de 6.1% anual en el país¹¹; sin embargo, en los últimos años esta tendencia se ha revertido en los principales departamentos cultivadores como Antioquia y Cundinamarca, donde la extensión del cultivo se ha reducido principalmente por diversos problemas fitosanitarios. Así, por ejemplo, en Antioquia¹³ se reporta que para el año 2007, el área de siembra de este frutal se redujo en 1.533 ha como resultado de pérdidas directas (1260 ha) o de la erradicación de los cultivos por parte de los agricultores (273 ha). En Cundinamarca, la situación es aún más preocupante, por cuanto para el año 2005 tan solo se reportaron 751 ha del cultivo con rendimientos en promedio de 15.5 ton/ha, los cuales resultan muy inferiores a los rendimientos de Antioquia y representan una reducción del 55% con respecto al área destinada al cultivo en el año 2000 en este departamento^{11, 14}.

Problemas virales del cultivo de tomate de árbol

Problemas virales del tomate de árbol en el mundo

En el mundo solo existen reportes de virus en cultivos de tomate de árbol en Nueva Zelanda y Ecuador. En el primer país se han identificado los siguientes virus^{15, 16}: *Tamarillo mosaic virus* (TamMV, *Potyvirus*), que causa moteado y bandeamiento de venas en hojas, y manchas oscuras en los frutos; *CMV* (*Cucumovirus*) ocasiona síntomas en hojas y frutos en forma de manchas y anillos; *Potato aucuba mosaic virus* (PAMV, *Potexvirus*) aparentemente es dependiente del TamMV para la transmisión por áfidos,

pero no causa síntomas adicionales; (AMV (*Alfamovirus*) causa un mosaico amarillo brillante y bandeado de venas, pero al parecer no afecta el fruto; *Tomato spotted wilt virus* (TSWV, *Tospovirus*), es un virus transmitido por trips y asociado a la necrosis del fruto; ToMV (*Tobamovirus*) causa mosaico, algunas veces con distorsión de las hojas jóvenes.

En Ecuador se han presentado epidemias virales que han causado pérdidas hasta del 50% en algunos cultivos, detectándose los virus: AMV, CMV, TamMV, ToMV, TSWV y *Tomato ringspot virus* (ToRSV, *Nepovirus*). También se han encontrado AMV, PLRV (Polerovirus), ToRSV y Potato virus Y (PVY, *Potyvirus*)⁵⁷ y TMV. Además, se ha reportado la presencia de un posible nuevo virus del género *Potyvirus*¹⁷ con una sintomatología de ampollamientos, mosaicos, deformación de hojas, aclaramiento de venas¹⁷, ondulamiento de hojas; estos síntomas coinciden con lo reportado en Colombia (Ayala)⁸ en plantas que presentaban la infección de una nueva especie potyviral denominada TaLMV.

Problemas virales del tomate de árbol en Colombia

En Colombia se han reportado al menos en siete regiones enfermedades asociadas a virus en el cultivo del tomate de árbol. La primera de ellas se detectó en el departamento de Boyacá y fue denominada necrosis anular del tomate de árbol. El agente causal de esta enfermedad se caracteriza por presentar partículas alargadas y flexuosas de aproximadamente 750 nm de largo, con transmisión mecánica a partir de inóculo de frutos enfermos, pero no a partir de hojas afectadas ni del áfido *Myzus persicae*. Se cree que este virus hace parte del género *Potyvirus*, aunque no se han realizado estudios moleculares que lo confirmen¹⁸⁻²⁰. El segundo problema viral fue reportado por Sañudo y Orellana²¹ en 1989, quienes registraron la presencia de síntomas virales en plantas de tomate de árbol en el Valle de Sibundoy (Putumayo). Esta enfermedad se caracterizaba por inducir el amarillamiento general de la planta y causar clareamiento de venas, vejigas y ampollas, enrollamiento foliar y reducción del área fotosintética; sin embargo, la identidad de su agente causal no fue determinada. El tercer problema

viral fue en Antioquia: los primeros síntomas de afección viral en tomate de árbol fueron observados en cultivos de los municipios de Rionegro y Marinilla, que presentaban plantas con mosaicos. Tamayo, en el año 1990²², reporta la ocurrencia de partículas isométricas de aproximadamente 30 nm de diámetro y para cuya detección se ha desarrollado un anticuerpo policlonal denominado Col7²³. Aparentemente, este virus no se transmite por semilla sexual pero sí de forma mecánica a plantas de tomate de árbol²² y se reporta que para la fecha de su detección su incidencia era muy baja en cultivos del norte de Antioquia.

El cuarto problema viral fue denominado “viro-sis” del tomate de árbol; se detectó en 1991 en el municipio de Santa Rosa de Osos, y en 1992, en el Oriente Antioqueño^{12, 24, 25}. Los síntomas de esta enfermedad se manifiestan en hojas y frutos, y se caracterizan por la presencia de mosaicos, engrosamiento de nervaduras, ampollas y formación de rosetas. En los frutos verdes se presentan manchas moradas que cambian a diferentes tonalidades rojizas con la maduración; además, es frecuente encontrar frutos deformes y daños en la calidad de la pulpa. Aparentemente, el virus no se transmite por semilla pero sí mecánicamente y presenta partículas alargadas y flexuosas de aproximadamente 750 nm de largo^{20, 24}. La alta incidencia de esta enfermedad en el Norte antioqueño quedó demostrada a partir de un estudio realizado, donde se encontró que de 83 muestras foliares con síntomas aparentes de virosis, 22 reaccionaron con el antisuero Col-11 desarrollado en el laboratorio del Centro Internacional de la Papa para la detección de este virus²². La especificidad de estos anticuerpos no se ha determinado, y pueden presentar reacciones cruzadas con otros patógenos virales que afectan este cultivo en Colombia. Estudios recientes en siete regiones productoras de tomate de árbol de Antioquia han detectado la presencia de un complejo viral, al identificar la presencia de los virus AMV, CMV, PLRV, ToRSV y de los Potyvirus PVY y TaMLV en diferentes cultivos de este departamento con síntomas de “Viro-sis”, siendo los Potyvirus (detectados con anticuerpos universales para este grupo), el CMV y el PLRV los de mayor incidencia con niveles promedio de 76%, 57 y 41%, respectivamente^{7, 10}. De otra parte, en

estos trabajos se determinaron, mediante análisis de secuencias de la cápside viral, altos niveles de identidad entre las cepas de PVY y PLRV detectadas en plantas de tomate árbol y aquellas que afectan los cultivos de papa del país y de otros lugares del mundo; aunque dos cepas obtenidas de cultivos de Córdoba (Nariño) se presentaron como un grupo diferente a las razas de PVY comúnmente identificadas en plantas de papa⁴.

En el Valle del Cauca se reportó una quinta enfermedad de etiología viral asociada a cultivos de tomate de árbol, cuyos síntomas se manifiestan inicialmente con la presencia de un mosaico leve en hojas jóvenes, además de la presencia de vejigas, deformación y enrollamiento de la lámina foliar. A medida que la enfermedad avanza, las hojas se presentan más pequeñas y arrugadas, y tienden a caerse prematuramente. En la etapa final hay defoliación y las ramas comienzan a secarse de manera descendente. Sus posibles agentes causales fueron detectados mediante microscopía electrónica, encontrando partículas isométricas y flexuosas que se transmiten mecánicamente y por áfidos²⁶. Betancourth *et al.*, en 2003², registraron la ocurrencia de una enfermedad viral en el departamento de Nariño caracterizada por inducir manchas aceitosas, clorosis, mosaicos, distorsiones en color, tamaño y forma de las hojas y frutos². Su agente causal se determinó como una posible especie del género *Potyvirus*, ya que presentaba morfología de varilla flexuosa, de 800 nm y su transmisión fue confirmada mediante áfidos de la especie *M. persicae* e inoculación mecánica. Adicionalmente, existen reportes preliminares basados en pruebas de detección por RT-PCR y extracción de ARN de la presencia de un posible cucumovirus y de un polerovirus en cultivos de tomate de árbol en Cundinamarca asociados a síntomas de malformación en hojas, clorosis, baja talla, volcamiento y llagas⁶.

Las observaciones recientes de sintomatologías de posible origen viral en cinco departamentos productores del país (Antioquia, Boyacá, Cundinamarca, Nariño y Putumayo) condujeron a proponer la utilización en forma general del nombre *Viro-sis del tomate de árbol*, para agrupar los diferentes problemas virales presentes en este cultivo^{8, 10} y cuyas sintoma-

tologías incluyen la presencia de mosaicos con ampollamientos, deformaciones foliares y cambios en la apariencia de flores y frutos. Adicionalmente, es posible la ocurrencia de síntomas más específicos como bandeamiento de venas, grabados no geométricos en hojas y frutos, amarillamiento de venas, manchas aceitosas, anillos necróticos y bronceamiento del tejido foliar. Sin embargo, la etiología de cada uno de estos síntomas no se ha identificado plenamente, por lo que se requiere el establecimiento de experimentos que permitan la separación de las mezclas de virus.

Descripción de los virus asociados a la virosis del tomate de árbol

Con base en los registros descritos anteriormente, se presenta una descripción detallada de las características de los principales grupos de virus asociados al tomate de árbol en Colombia y el mundo.

Potyvirus

Los potyvirus hacen parte de la familia *Potyviridae* cuyo nombre se deriva de la especie PVY. El virión está constituido por filamentos flexuosos de 12 nm de ancho por 680 a 900 nm de longitud²⁷. Estos virus son responsables de severos daños económicos en diversos cultivos de importancia económica en el mundo incluyendo papa, tomate, pimentón, caña de azúcar, soya, papaya, frijol, entre otros. Generalmente inducen síntomas de mosaicos y moteados foliares, aunque algunas cepas pueden provocar necrosis de tejidos²⁸. La gran mayoría de especies son monopartitas^{29, 30}. Su genoma es de ARN de cadena sencilla positiva con un tamaño de aproximadamente 9-10 kb, poliadenilados en su extremo 3' y asociados a una proteína unida covalentemente al extremo 5' (VPg, proteína ligada al genoma). La proteína de la cápside (CP) es el principal componente del virión con aproximadamente 2000 unidades monoméricas o copias por molécula de ARN²⁸. La secuencia de aminoácidos de la región 3' terminal varía considerablemente entre los diferentes virus, mientras que el resto de la proteína CP es altamente conservada. La proteína VPg se estima que tiene un peso molecular de 24 kDa (algunas especies de 6 kDa).

Su papel está relacionado con la iniciación de la síntesis del ARN y otros pasos de la replicación. Todas las especies de potyvirus producen inclusiones cilíndricas en el citoplasma de las células infectadas³¹.

El genoma contiene un ORF que codifica para una poliproteína de 340-370 kDa que es subsecuentemente procesada por acción de tres proteasas en siete proteínas: P1, componente asistente (Helper Component); P3, de inclusión cilíndrica (CI); inclusión nuclear A (NIa); inclusión nuclear B (NIb); proteína de cápside (CP) y dos proteínas putativas conocidas como 6K1 y 6K2. Las proteasas corresponden a la proteinasa P1 y del componente asistente (HC-pro), que catalizan solo reacciones autoproteolíticas en los extremos C-terminal, mientras que los clivajes restantes son catalizados mediante mecanismos trans y autoproteolíticos mediados por la proteína de inclusión nuclear (NIa-Pro), un homólogo de la proteinasa del picornavirus 3C. El procesamiento y función de todas estas proteínas es aún controversial pero se cree que muchas de ellas son multifuncionales²⁸.

La transmisión de los potyvirus es principalmente por áfidos de forma no persistente y por inoculación mecánica, aunque algunas especies son transmitidas por semilla (*Pea seed-borne mosaic virus*, PSbMV; *Lettuce mosaic virus*, LMV; *Bean common mosaic virus*, BCMV). La sintomatología es generalmente variable debido a la gran cantidad de cepas que puede tener una especie³².

Con relación a los principales Potyvirus reportados que afectan cultivos de tomate de árbol en el mundo, a continuación se describen las características de las especies de virus PVY y TaMV.

PVY

PVY presenta una distribución mundial en cultivos de papa y otras solanáceas como pimentón, tabaco y tomate. Los estudios reportan reducciones hasta del 50% en los cultivos de papa afectados por PVY; además, los tubérculos de las plantas afectadas presentan problemas de calidad como agrietamientos y cambios en sus contenidos de almidón³³. Una

característica fundamental de las infecciones causadas por PVY en sus hospedantes es el desarrollo de inclusiones virales en las células afectadas. Los cuerpos de inclusión amorfos de apariencia granular son observados en el citoplasma de las células infectadas y en el núcleo, constituidos por el HC-pro y caracterizados por ser cristales tipo rueda de carreta (*pinwheels*), siendo más evidentes en los tejidos epidérmicos³². PVY presenta diferentes grupos de cepas conocidas como PVY^O (grupo ordinario), PVY^N (grupo de la necrosis venal del tabaco), PVY^C (grupo del rayado) y PVY^{NTN} (grupo de la necrosis del tubérculo)³⁴. En adición a estos grupos se han identificado el PVY^Z y una variante que induce necrosis venal en tabaco pero posee un gen de cápside típico de las cepas PVY^O. Los síntomas inducidos por varios de estos grupos en papa dependen del aislamiento particular y del hospedante, aunque típicamente PVY^O y PVY^C inducen mosaicos foliares severos, rugosidad, necrosis sistémica, defoliación y enanismo; mientras que PVY^N sólo causa síntomas foliares suaves, generalmente difíciles de detectar y PVY^{NTN} puede causar síntomas foliares severos en adición a la necrosis de los tubérculos³⁴. Los principales métodos utilizados para el manejo de las enfermedades causadas por este virus incluyen la reducción de las poblaciones de insectos vectores, evitar siembras escalonadas, destruir plantas voluntarias de papa y otros cultivos susceptibles, la utilización de aceites minerales que reduzcan la frecuencia de transmisión por vectores, el uso de superficies pegajosas amarillas en invernaderos y el desarrollo de materiales vegetales mejorados³⁵.

TaMV

Los viriones del TaMV tienen cápside elongada con simetría helicoidal, filamentosa, flexuosa con una longitud de 745 nm y diámetro 12 nm. El genoma es monopartita de ARN lineal, en sentido positivo, y hasta ahora solo están reportadas dos secuencias parciales para su cápside y el gen NIb. Los virus pueden ser detectados en todas las partes de la planta hospedera. Los viriones son encontrados en el citoplasma y genera inclusiones cilíndricas. Hasta el momento se ha reportado que este virus es transmitido de manera no persistente por el áfido *M. persicae*, por inoculación me-

cánica, por injerto, pero no por contacto entre hospederos, semilla sexual o polen³⁶.

Cucumovirus

El CMV pertenece al género *Cucumovirus* de la familia *Bromoviridae*, que incluye además los géneros: *Alfavirus*, *Bromovirus*, *Illavirus* y *Oleavirus*. Los miembros de esta familia tienen partículas isométricas con diámetro entre 26 y 35 nm. Los viriones de los cucumovirus son estabilizados por interacciones proteína-ARN. La cápside tiene 32 capsómeros y está constituida por 180 subunidades, sin presencia de envoltura externa. El genoma del CMV está constituido por ARN de cadena sencilla positiva, consiste de tres segmentos lineales: ARN-1: 3.4 kb, ARN-2: 3 kb, ARN-3: 2.2 kb encapsidados de forma independiente. Además genera un ARN subgenómico denominado ARN-4 que codifica para la cápside viral y se deriva del ARN-3. El CMV a diferencia de los bromovirus, tiene un ARN-4A subgenómico adicional que procede del ARN-2 y esta implicado en el movimiento del virus a largas distancias^{27, 32}. El genoma completo es de 8.623 nt (Accesiones: NC001440, NC002034, NC002035) y constituye el 18% del peso del virión^{36, 57}). La organización y expresión del genoma se asemeja a los bromovirus. El ARN-1 codifica para metiltransferasa y helicasa, mientras que el ARN-2 tiene un dominio de polimerasa y el ARN-3 para una proteína de movimiento. Los cuatro ARN virales poseen un nucleótido caperuza metilado con secuencia del tipo m7G5'ppp5 ('Gp) sobre el extremo 5' y tienen sobre el extremo 3' una secuencia de nucleótidos conservada del tipo ARNt de 150 a 200 nt de longitud, que puede estar o no aminoacetilada con tirosina³⁸. Algunas variantes de CMV con ARN subgenómico 4A encapsidado, poseen un pequeño ARN-5 también encapsidado co-terminal con el extremo 3' de los ARN 3 y 4. Además de este ARN-5 viral, algunas cepas de CMV y *Peanut stunt virus* (PSV) pueden tener pequeños ARN satélites de peso molecular cercano a 100 kDa²⁷. Estudios de microscopía de luz han revelado que el CMV produce inclusiones masivas principalmente en células del mesófilo, así como en la epidermis de hojas infectadas. Las inclusiones consisten de arreglos de partículas virales frecuentemente encontradas dentro de la vacuola central donde aparecen como largos

cristaloides. Los viriones también pueden ser detectados en el núcleo^{27, 39}.

Los cucumovirus pueden ser transmitidos mecánicamente o por áfidos (más de 75 especies) en forma no persistente, así como a través de semilla en algunas especies. El rango de hospedante de CMV es muy amplio con más de 1000 especies en 85 familias botánicas. El efecto detrimental y los síntomas son frecuentemente muy marcados (mosaicos, enrollamientos foliares, filiformismo, necrosis) haciendo del virus un patógeno de gran importancia económica mundial³².

Dos subgrupos de CMV (I y II) han sido descritos basados en reacciones serológicas. Una división similar ha sido realizada con base en los niveles de identidad de la secuencia de nucleótidos del genoma²⁷.

Alfamovirus

El virus AMV pertenece al género *Alfamovirus* de la familia *Bromoviridae*. El virión del AMV está compuesto por cuatro partículas baciliformes con diámetros de 18 nm y una longitud que puede estar entre 30 a 57 nm^{39, 40}. Cada partícula contiene una molécula de ARN (para los ARN genómicos 1 y 2) o dos para el ARN-3 y ARN-4. La subunidad de la cápside posee un peso molecular de 24 kDa²⁷. Cuando se realizan pruebas de las propiedades físicas de los virus, este continúa siendo infectivo con tratamientos con éter y con proteasas⁴¹.

El genoma se encuentra dividido en cuatro segmentos de ARN de una sola hebra en sentido positivo. El genoma del AMV tiene entre 8274 y 9155 nt (Accesiones: NC001495, NC002024, NC002025)³⁹. El ARN-1 tiene 3.6kb, el ARN-2 tiene 2.6kb, el ARN-3 tiene 2kb de longitud y el ARN-4 tiene una secuencia de 0.9kb que codifica para las subunidades de la cápside viral, las cuales se enlazan al extremo 3' del ARN genómico permitiendo el reconocimiento de la polimerasa tipo RdRp y la activación de la replicación^{32, 39}. Todos los ARN poseen un nucleótido caperuza metilado con secuencia del tipo m7G5'ppp5 ('Gp) sobre el extremo 5' y una estructura secundaria compleja sobre el extremo 3'. Los dos más grandes ARNs: ARN-1 y ARN-2, codifican para las proteínas P1 y

P2, respectivamente, y están involucradas en la replicación del genoma. El ARN-1 posee dos dominios: metiltransferasa y helicasa y el ARN-2 tiene motivos para RdRp. La proteína de movimiento (MP) es codificada por el ARN-3 y es requerida para el movimiento célula a célula^{27, 35}. El virus puede transmitirse mecánicamente, dado que es moderadamente estable en savia cruda para infectar nuevas plantas³⁵.

La transmisión de forma natural ocurre por al menos 13 especies de áfidos, especialmente *M. persicae*, de forma no persistente. La transmisión por semilla y por polen también ha sido reportada^{27, 35}.

Polerovirus

El PLRV pertenece al género *Polerovirus* de la familia *Luteoviridae*, que se caracteriza por incluir virus isométricos de 25 a 30 nm de diámetro compuestos de 180 subunidades de una proteína con 21-23 kDa y un genoma de ARN de cadena sencilla positiva con un tamaño de 5.7 – 5.9 kb, que frecuentemente se encuentra asociado en su extremo 5' a una proteína VPg. El extremo 3' no es poliadenilado y no tiene una estructura parecida a un ARN⁴². Las partículas virales de algunas especies pueden tener un ARN satélite^{27, 39}. A diferencia de los otros polerovirus, los aislamientos de PLRV presentan muy pocas variaciones en las secuencias de su genoma. Así por ejemplo, se compararon 12 secuencias completas de PLRV, con el propósito de investigar la diversidad genética; estas secuencias fueron tomadas de diferentes países y comparadas con secuencias del Gen Bank y encontraron que las secuencias son muy estrechamente relacionadas entre sí, presentando identidades entre 94-98 % sobre todos los ORF 3 que codifican para proteína CP⁴³. La falta de variación en las secuencias sugiere que el PLRV solo divergió recientemente de su ancestro (por ejemplo por adquirir una habilidad en una planta infectada) o alternativamente ha estado sujeto a una fuerte presión de selección relacionada con la estrecha base genética de los cultivos de papa⁴³.

El genoma del PLRV posee ocho ORFs (0-7) cuya organización es comparable a la de los luteovirus excepto por un ORF extra (ORF0) que codifica para una proteína de 29 kDa, in-

dispensable para la acumulación del virus y la expresión de los síntomas^{27, 32}. El ORF 1 tiene motivos característicos de serin-proteasas y posee la secuencia que codifica para VPg. El ORF 2 codifica para la polimerasa, a partir de un mecanismo de cambio de lectura -1 FS (*'frameshift' -1 ribosomal*). El producto del ORF 3, corresponde a la proteína de la cápside viral; este ORF se fusiona con el ORF 5, dando origen a un ARN subgenómico, que luego es clivado en la mitad de la secuencia del ORF 5; se cree que la proteína resultante de 76-80 kDa es una proteína estructural menor involucrada en la transmisión por áfidos del virus, al actuar con la simblionina confiriendo estabilidad a la partícula viral en la hemolinfa del insecto. El ORF 4 está involucrado con el movimiento del virus en la planta; sin embargo, no existe una evidencia clara de esto. El ORF 6 y posiblemente el ORF 7 codifican para una proteína putativa cuya función no ha sido plenamente identificada, aunque se presume que P7 puede estar involucrada en la unión a ácidos nucleicos^{27, 42, 44}.

Las plantas infectadas con PLRV muestran vesículas en el citoplasma y necrosis en los tejidos del floema²⁷. El PLRV es uno de los principales virus de importancia económica que afecta plantas de papa a escala mundial. Los síntomas llevan a un decrecimiento en la producción y en la calidad del material que se utilizará para futuras siembras. En algunas variedades de papa las venas se necrosan y se observa una acumulación de carbohidratos en las hojas, esta necrosis se produce también en los tubérculos³³.

El PLRV en papa puede ser transmitido por injerto pero no por semilla, polen o por inoculación mecánica. Sus principales vectores son los áfidos: *M. persicae* y *M. euphorbiae*. Su transmisión es persistente, circulativa y no propagativa^{39, 45}. La transmisión circulativa de PLRV por *M. persicae* incluye un período latente entre la adquisición exitosa de una planta infectada y la transmisión subsiguiente a una planta sana. El PLRV es restringido al floema y cuando los áfidos adquieren PLRV inoculan plantas sanas durante su salivación. La actividad del vector y su comportamiento son determinantes en la tasa y desarrollo de la epidemia del virus⁴⁵. Eigenbrode *et al.*⁴⁶ registraron que *M. persi-*

cae prefiere plantas infectadas con PLRV, que plantas no infectadas, lo cual asociaron con la presencia de compuestos volátiles en las plantas enfermas, que actúan como atrayentes de los áfidos. Los mecanismos de transmisión de este virus en tomate de árbol no se han estudiado en el mundo. Sin embargo, de acuerdo a evaluaciones realizadas recientemente por Álvarez⁵ en Colombia, es posible que además de su transmisión por áfidos, el PLRV sea transmitido a través de semilla sexual en este cultivo, lo que de confirmarse constituiría el primer reporte mundial de un polerovirus transmitido por esta vía.

Nepovirus

La especie *Tomato ringspot virus* pertenece al género *Nepovirus* de la familia *Comoviridae*. Esta familia tiene tres géneros: *Comovirus*, *Fabavirus* y *Nepovirus*. Son virus isométricos con dos partículas de un diámetro de 28 a 30 nm, su cápside es compuesta de una sola proteína, con 32 capsómeros y subunidades particularmente largas (57 kDa), a diferencia de los comovirus y los fabavirus. Un pequeño número de nepovirus poseen ARN satélites circulares o lineales asociados a los genomas²⁷.

El genoma consiste de dos cadenas sencillas de ARN en sentido positivo (ARN-1 o ARN-B y ARN-2 o ARN-M) con 15.800 nt²⁷. El extremo 5' del genoma tiene una VPg, mientras que el 3' tiene una cola de poli-A. El ARN-1 (B) del ToRSV tiene una secuencia de 7.4 kb, con un extremo 3' no codificador de 1.546 nt y un 5' con 1.140 nt; codifica para una poliproteína de 254 kDa que es clivada por una proteasa interna de 23 kDa, generando al menos cinco proteínas con motivos para un cofactor de proteínasa (aprox. 45 kDa), una helicasa (aprox. 88 kDa), VPg (2,9 kDa), proteínasa (24 kDa) y una RdRp (92 kDa)^{27, 32, 35}. El ARN-2 (M) posee un tamaño variable entre 3.4 a 7.2 kb. La estrategia de encapsidación del ARN-2 se ha utilizado para dividir los nepovirus en tres subgrupos: el subgrupo a contiene partículas virales con ARN-2 de 4.3 a 5 kb y son encapsidados en ambas partículas, B y M. El subgrupo b que posee partículas virales con ARN-2 de 4.6 a 5.3 kb encapsidado únicamente en el componente M, y el subgrupo c que posee partículas virales con ARN-2 de 6.3 a 7.3 kb encapsidado en el

componente M y puede ser difícilmente separado del componente B. El ARN-2 da lugar a una poliproteína que es clivada en tres proteínas. La tercera proteína generada contiene el motivo de CP (60-62 kDa), la segunda codifica para una PM y un péptido requerido para la replicación del ARN-2 y la primera no tiene función conocida hasta el momento. La secuencia localizada dentro del residuo 513 del C- terminal de la poliproteína codificada por el ARN-2, parece ser la responsable de la transmisión del *Grapevine fanleaf virus* por nemátodos de la especie *Xiphinema index*^{27, 32, 47}.

El ToRSV es fácilmente transmitido mecánicamente. Los viriones son estables en savia cruda de plantas infectadas donde pueden retener su infectividad alrededor de los 20°C por una o dos semanas. Se inactivan cuando se someten a temperaturas entre 60 a 65°C por 10 min. En la naturaleza, muchos de los nepovirus son transmitidos por nemátodos principalmente por los géneros *Longidorus* y *Xiphinema*, por semilla o por polen⁴⁸. Adicionalmente, ToRSV ha sido reportado que puede ser transmitido por trips, escarabajos pulgas, grillos, áfidos y ácaros; sin embargo, muchos nepovirus no tiene un vector conocido de transmisión^{27, 39}.

Tospovirus

El TSWV pertenece al género *Tospovirus* de la familia *Bunyaviridae*. Esta es una amplia familia de virus que afecta vertebrados, invertebrados y plantas⁴⁹. El género *Tospovirus* es el único de esta familia que infecta plantas, sus especies son diversas, cosmopolitas y de gran importancia económica causando pérdidas considerables^{50, 51}. Los viriones son esféricos de 80 a 110 nm de diámetro y poseen una membrana lipídica con pequeños péptidos llamados peplómeros compuestos de las glicoproteínas G1 y G2 en su superficie. La membrana envuelve tres nucleocápsides pseudocirculares cada una de las cuales rodea un segmento de ARN de cadena sencilla, encapsidados por la proteína N (nucleocápside), la que se encuentra fuertemente asociada con la polimerasa viral (proteína L) a escala de 15 a 20 moléculas por virión^{27, 32, 49}. El genoma del TSWV constituye entre el 1 y el 2% del virión de aproximadamente 17 kb. Está compuesto por tres segmentos de ARN grande (L), mediano (M) y pequeño (S),

de cadena sencilla circular cerrado de forma no covalente. El segmento L tiene un tamaño de 8.897 nt, el M de 4.821 nt y el S de 2.916 nt. El ARN-L tiene una polaridad negativa y codifica para la polimerasa tipo RdRp de 320 kDa. Tanto el ARN-M como el ARN-S presentan una estrategia de codificación ambisentido. La cadena viral (v) del ARN-M codifica para una proteína no estructural (NS_M) de 34 kDa involucrada en el movimiento célula a célula de las nucleocápsides. La otra cadena denominada cadena complementaria viral (vc) codifica para una proteína precursora de 127 kDa a partir de la cual se genera el ARN subgenómico que da origen a las proteínas G1 y G2. El ARN-S codifica una proteína no estructural (NS_S) de 52 kDa en el ARN viral (v), y la proteína N de 29 kDa en la cadena complementaria viral (vc), generada a partir de una ARN subgenómico^{27, 49}. La proteína NSs se conoce que tiene una función supresora del silenciamiento de ARN durante la fase de infección de la planta⁵².

El TSWV es cosmopolita ya que tiene un amplio rango de hospederos con más de 925 especies de plantas pertenecientes a 70 familias botánicas³⁹. Las plantas infectadas con virus muestran una variedad de síntomas, su apariencia y severidad depende del genotipo, el estado de desarrollo de la planta, el aislamiento del virus y las condiciones ambientales. En algunas plantas se presentan manchas anilladas sobre hojas y frutos⁵³ y también puede ocasionar tizón de los brotes, clorosis, necrosis, manchas y venas púrpuras⁵¹. EL TSWV es transmitido por trips de manera circulativa y persistente; sin embargo, no son transmitidos a través de los huevos³⁹. La transmisión del TSWV por trips tienen varias características inusuales: solo la larva y no los adultos pueden adquirir el virus; sin embargo, ambos puede transmitirlo²⁷. *Frankliniella occidentalis* tiene un periodo de alimentación de 5 min pero el período de adquisición varía de 50-100 min de acuerdo con la planta hospedera²⁷. *F. occidentalis* es el vector mas eficiente para transmitir TSWV⁵³, aunque también otros vectores importantes son *F. shultzei* y *Thrips tabaci*. Si el TSWV es sometido a transferencias sucesivas en plantas, los insectos pierden la habilidad de transmitir el virus³⁹.

Tobamovirus

El ToMV posiblemente de distribución mundial, se encuentra relacionado en su importancia

económica con el *Tobacco mosaic virus* (TMV), el cual infecta tabaco y otras solanáceas; ambos virus se encuentran dentro del género *Tobamovirus* de la familia *Virgaviridae*²⁹. El virus tiene cápside sin envoltura, elongada, y con simetría helicoidal, con forma de varilla rígida y de una longitud de 300 nm y un ancho de 18 nm, el canal axial es de 4 nm de diámetro³⁵.

El genoma constituye el 5% del peso del virión, es monopartita y consiste de una cadena sencilla de ARN en sentido positivo con 6.384 nt y una caperuza metilada en su extremo 5' m7Gppp (G)³⁷. El ARN codifica para proteínas estructurales y no estructurales y los viriones tienen solo un tipo de proteína de cápside. El genoma del ToMV codifica para cuatro proteínas: 130 kDa, 180 kDa, 30 kDa y la proteína de la cápside (CP) de 17.5 kDa⁵⁴. Las proteínas de 130 kDa y 180 kDa son sintetizadas desde el ARN genómico y están involucradas en la replicación, supresión del silenciamiento y movimiento de célula a célula. La proteína 180K es sintetizada por supresión del codón de terminación del ORF de la proteína 130 K⁵⁴. De las cuatro proteínas que codifica ToMV, la proteína 180K es necesaria para la replicación del ARN. Sin embargo, en el ORF que codifica para la proteína 130 K, el reemplazo del codón de terminación por una tripleta que codifica para tirosina ó fenilalanina, inhibe la producción de la proteína 130K, lo cual reduce la eficiencia en la replicación del ARN viral. Así, el balance de la síntesis de ambas proteínas (130K y 180K) es necesario para una replicación eficiente del ARN⁵⁴. La proteína 30 de kDa es requerida también por el virus para el movimiento de célula a célula, además junto con la CP son sintetizadas por traducción del ARN subgenómico⁵⁵. El ToMV no es transmitido por un vector, pero sí se transmite por inoculación mecánica, injerto, por contacto entre hospedantes y por semilla (hasta un 94% en plantas de tomate de mesa (*Solanum lycopersicum*). El virus es encontrado en la parte externa de la semilla, aunque algunas veces puede detectarse en el endospermo, pero no en el embrión. Es serológicamente relacionado con otros tobamovirus³⁵. En tomate y pimentón se ha encontrado que la transmisión puede darse por pequeñas heridas inducidas por los primordios radicales a tegumentos infectados cuando se está dando el proceso de germinación³².

Conclusiones

La presencia de un complejo viral asociado a la Virosis del tomate de árbol en Colombia hace necesario el emprender estudios relacionados con los mecanismos de transmisión de cada uno de estos virus, su efecto individual y en conjunto sobre las variedades de tomate de árbol disponibles en el mercado colombiano y mundial, y evaluar la presencia de hospedantes alternos de estos virus entre plantas arvenses y cultivos de importancia económica que comparten las zonas agroecológicas del tomate de árbol. Las características biológicas, serológicas y moleculares de los virus descritos en esta revisión constituyen una base de información que servirá de guía para el diseño de nuevas investigaciones del patosistema virus / *S. betaceum*, así como para el desarrollo de un conjunto de estrategias de manejo de esta enfermedad, tendientes a que nuevamente el cultivo del tomate de árbol sea una alternativa rentable para los pequeños agricultores y empresarios agrícolas de la región andina del país.

Referencias bibliográficas

1. COLOMBIA. MINISTERIO DE AGRICULTURA Y DESARROLLO RURAL. Observatorio agrocadenas Colombia. 2006. Url Disponible en <http://www.agrocadenas.gov.co>
2. BETANCOURTH, C.; GOYES, R. y BRAVO, D.A. Caracterización biológica de un virus del tomate de árbol (*Solanum betaceum* Send) en el departamento de Nariño. En: Fitop. Col. 2003. Vol. 27, p. 7-10.
3. MARTÍNEZ, J. E.; *et al.* Virus asociados a la enfermedad de la virosis del tomate de árbol (*Solanum betaceum*) en los departamentos de Nariño y Putumayo de Colombia. P. 226. En: XV Congreso Latinoamericano y XVIII Congreso Chileno de Fitopatología. Santiago de Chile, 2009.
4. RODRÍGUEZ, V. Identificación serológica y molecular de los agentes causales asociados a enfermedades virales del tomate de árbol (*Solanum betaceum*) en cultivos del municipio de Córdoba (Nariño). Trabajo de Grado en Biología. Universidad de Nariño. Pasto, Colombia. 2010. 89 p.
5. ÁLVAREZ, J. Caracterización serológica y molecular de virus asociados al material de siem-

- bra de tomate de árbol (*Solanum betaceum* Bosh) en Colombia. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Bogotá, Colombia. 2010. 144 p.
6. CRUZ, L. Identificación de virus en *Solanum betaceum*. Tesis de Ingeniería Agronómica. Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá. Bogotá, Colombia. 2005. 48 p.
 7. CUSPOCA, J. Evaluación de virus de tomate de árbol (*Solanum betaceum*) en plantas indicadoras y su detección por PCR. Tesis de Ingeniería Agronómica. Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá. Bogotá, Colombia. 2007. 31 p.
 8. AYALA, M. Caracterización del *Potyvirus* asociado a la virosis del tomate de árbol en Antioquia. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín. Medellín, Colombia. 2009. 96 p.
 9. GIL, J.F.; *et al.* Identificación de *Potyvirus* en cultivos de tomate de árbol (*Solanum betaceum* Cav) en Antioquia mediante detección serológica. En: Revista Politécnica. 2009. Vol. 8, p. 112-120.
 10. JARAMILLO, M. Análisis serológico y molecular de virus asociados al cultivo de tomate de árbol (*Solanum betaceum*) en Colombia. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia sede Medellín. Medellín, Colombia. 2009. 127 p.
 11. GOBERNACIÓN DE CUNDINAMARCA. Anuario Estadístico Agropecuario Año 2005: Estadísticas Agropecuarias por consenso. 2006. Url disponible en: www.planeacion.cundinamarca.gov.co
 12. BERNAL, J. A. y TAMAYO, P. J. Tecnología para el cultivo del tomate de árbol. Manual técnico No. 3. Centro de investigación La Selva. Corpoica, 2003.
 13. GOBERNACIÓN DE ANTIOQUIA. Anuario Estadístico Agropecuario Año 2007: Estadísticas Agropecuarias por consenso. 2008. Url disponible en: www.antioquia.gov.co
 14. GOBERNACIÓN DE CUNDINAMARCA. Anuario Estadístico Agropecuario Año 2000: Estadísticas Agropecuarias por consenso. 2002. Url disponible en: www.planeacion.cundinamarca.gov.co
 15. EAGLES, R.; GARDNER, R. y FORSTER, R. Incidence and distribution of six virus infecting Tamarillo (*Cyphomandra betaceum*) in New Zealand. En: N. Z. J. Crop Hortic. Sci. 1994. Vol. 22, p. 453-458.
 16. FLETCHER, J. D. New plant diseases records in New Zealand: Additional hosts of alfalfa mosaic virus and cucumber mosaic virus. En: N. Z. J. Agric. Res. 1987. Vol. 30, p. 505-506.
 17. OCHOA, L.; and INSUASTI, A. Etiología de las enfermedades virales del tomate de árbol en Ecuador. Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias, Quito (Ecuador). En: Informe Técnico Anual - INIAP (Ecuador). Est. Exp. Santa Catalina. Departamento Nacional de Protección Vegetal estudios agronómicos, fitopatológicos y entomológicos de frutales nativos andinos, 2005. p. 1-4.
 18. SÁNCHEZ DE LUQUE, C. Estudios de hospedantes de un nuevo virus en el tomate de árbol (*Cyphomandra betacea* Sendt). P. 41-42. En: V Congreso Asociación Colombiana de Fitopatología y ciencias Afines, ASCOLFI, XXII Reunión Anual de la Sociedad Americana de Fitopatología. División Caribe, ASP- CD. Cali. 1982a.
 19. _____. Presencia de virus en tomate de árbol (*Cyphomandra betacea* (Cav) Sendt) en Colombia. p. 3. En: V Congreso Asociación Colombiana de Fitopatología y ciencias Afines, ASCOLFI, XXII Reunión Anual de la Sociedad Americana de Fitopatología. División Caribe, ASP- CD. Cali, 1982b.
 20. TAMAYO, P. J. Enfermedades Virales del tomate de árbol (*Cyphomandra betacea* (Cav) Sendt.) en Colombia. En: ASCOLFI Informa. 1996. Vol. 22, p. 26-29.
 21. SAÑUDO, B. y ORELLANA, G. Un virus afectando tomate de árbol (*Cyphomandra betacea*) en Valle del Sibundoy, Putumayo. En: ASCOLFI Informa. 1989. Vol. 15, p. 24.
 22. TAMAYO, P. J. Mosaico del tomate de árbol. En: ASCOLFI Informa. 1990. Vol. 16, p. 54-55.
 23. TAMAYO, P. J.; ZAPATA, J. L. y SALAZAR, L. F. El mosaico y la virosis del tomate de árbol en el altiplano norte de Antioquia. En: Rev. Fac. Nat Agr. Medellín. 1999. Vol. 52, p. 781-785.
 24. SALDARRIAGA, A. y BERNAL, J. A. Virus en tomate de árbol (*Cyphomandra betacea* Sendt). p. 5. En: XV Congreso Asociación Colombiana de Fitopatología y Ciencias Afines, ASCOLFI. Bogotá, 1994.
 25. SALDARRIAGA, A.; BERNAL, J. A. y TAMAYO, P. Virosis del tomate de árbol. *In*: Enfermedades del cultivo de árbol en Antioquia: Guía de reconocimiento y control. Boletín técnico CORPOICA. 1997.
 26. CHÁVEZ, B. y VARÓN, F. Enfermedad de etiología viral en cultivos de tomate de árbol. En: Epidemiología Agrícola. 2001. p. 39-43.

27. KHAN, J. y DIJKSTRA, J. Handbook of plant virology. Londres: Food Product Press Oxford, 2006. 452 p.
28. URCUQUI-INCHIMA, S.; HAENNI A. L. and BERNARDI, F. Potyvirus proteins: a wealth of functions. En: Virus Res. 2001. Vol. 74, p. 157-175.
29. FAUQUET, C. M.; *et al.* Virus Taxonomy: VIIIth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. New York: Elsevier Academic press, 2005.
30. HSU, Y. C.; YEH, T. J. and CHANG, Y. C. A new combination of RT-PCR and reverse dot blot hybridization for rapid detection and identification of potyviruses. En: J. Virol. Methods. 2005. Vol. 128, p. 54-60.
31. GIBBS, A. and MACKENZIE, A. A primer pair for amplifying part of the genome of all potyvirids by RT-PCR. En: J. Virol. Methods. 1997. Vol. 63, p. 9-16.
32. ASTIER, S.; *et al.* Principles of Plant Virology, Genome, Pathogenicity, Virus, Ecology. Paris: Science Publisher, 2007. 472 p.
33. SALAZAR, L. F. Los virus de la papa y su control. Lima: Centro Internacional de la Papa, 1995. 226 p.
34. SCHUBERT, J.; FOMITCHEVA, V. and SZTANGRET-WINIEWSKA, J. Differentiation of *Potato virus Y* strains using improved sets of diagnostic PCR-primers. En: J. Virol. Methods. 2007. Vol. 140, p. 66-74.
35. BÜCHEN-OSMOND, C. (Ed). ICTVdB Management. Columbia University, New York, USA, 2006. Url disponible en: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/ICTVdb/ICTVdb/>
36. EAGLES, R. *Tamarillo mosaic potyvirus*: characterization and resistance. Tesis Doctoral. School of Biological sciences, University of Auckland. Nueva Zelanda, 1994.
37. FUJISAKI, K. and ISHIKAWA, M. Identification of an *Arabidopsis thaliana* protein that binds to *Tomato mosaic virus* genomic RNA and inhibits its multiplication. En: Virology. 2008. Vol. 380, p. 402-411.
38. SOKHANDAN, N.; RASAEI, B. M. and NOURINEJHAD, S. Detection, differentiation and phylogenetic analysis of *Cucumber mosaic virus* isolates from cucurbits in the northwest region of Iran. En: Virus Genes. 2006. Vol. 32, p. 277-288.
39. HULL, R. Mathew's Plant virology. 4^a ed. New York: Elsevier Academic Press, 2004. 1001 p.
40. BUJARSKI, J. J. *Bromoviruses*. p. 386-390. En: MAHY, B. W.; VAN REGENMORTEL, M. H. (eds.) Encyclopedia of Virology (3rd Ed). New York: Elsevier, 2008.
41. ZITIKAITĖ, I. and SAMUITIENĖ, M. Identification and some properties of *Alfalfa mosaic alfamovirus* isolated from naturally infected tomato crop. En: Biología. 2008. Vol. 54, p. 83-88.
42. TALIANSKY, M.; MAYO M. and BARKER, H. Pathogen profile *Potato leafroll virus*: a classic pathogen shows some new tricks. En: Mol. Plant Pathol. 2003. Vol. 4, p. 81-89.
43. GUYADER, S. and DUCRAY D. G. Sequence analysis of *Potato leafroll virus* isolates reveals genetic stability, major evolutionary events and differential selection pressure between overlapping reading frame products. En: J. Gen. Virol. 2002. Vol. 83, p. 1799-1807.
44. ASHOUB, A. Full-length sequence of Egyptian potato leafroll virus (PLRV) isolate. En: Arab J. Biotechnol. 2003. Vol. 6, p. 173-182.
45. ÁLVAREZ, A. E.; *et al.* Infection of potato plants with *Potato leafroll virus* changes attraction and feeding behaviour of *Myzus persicae*. En: Entomol. Exp. Appl. 2007. N°125, p. 135-144.
46. EIGENBRODE, S.; *et al.* Volatiles from potato plants infected with *Potato leafroll virus* attract and arrest the virus vector, *Myzus persicae* Homoptera: Aphididae. En: Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci. 2002. Vol. 269, p. 455-460.
47. ROTT, M. E.; TREMAINE, J. H. and ROCHON, D. M. Nucleotide sequence of Tomato ringspot virus RNA-2. En: J. Gen. Viryhxu bv. 1991. Vol. 72, p. 1505-1514.
48. PINKERTONJ, N.; *et al.* Epidemiology of *Xiphinema americanum* and *Tomato ringspot virus* on Red Raspberry, *Rubus idaeus*. En: Plant dis. 2008. Vol. 92, p. 364-371.
49. TSOMPANA, M.; *et al.* The molecular population genetics of the *Tomato spotted wilt virus* (TSWV) genome. En: Mol. Ecol. 2005. Vol. 14, p. 53-66.
50. MUMFORD, R. A.; BARKER, I. and WOOD, K. R. The Biology of the Tospoviruses. En: Ann. Appl. Biol. 1996. Vol. 128, p. 159-183.
51. ROSELLÓ, S.; DÍEZ, M. and NUEZ, F. Viral diseases causing the greatest economic losses tomato crop - A review. En: Sci. Hortic. 1996. Vol. 67, p. 117- 150.
52. WHITFIELD, A.; ULLMAN, D. E. and GERMAN, T. L.. Tospovirus-Thrips Interactions. En: Annu. Rev. Phytopathol. 2005. Vol. 43, p. 459-489.

53. ARAMBURU, J.; RODRÍGUEZ, M. and ARIÑO, J. Effect of *Tomato Spotted Wilt Tospovirus* (TSWV) Infection on the Fruits of Tomato (*Solanum lycopersicum*) Plants of Cultivars Carrying the SW-5 gene. En: J. Phytopathol. 2000. Vol. 148, p. 569-574.
54. KOMODA, K.; *et al.* Identification of a Ribonucleoprotein Intermediate of *Tomato Mosaic Virus* RNA Replication Complex Formation. En: J. Virol. 2007. Vol. 81, p. 2584-2591.
55. TSAI, J. C.; CHEN, T. H. and CHANG, C. A. Identification and characterization of a *Tomato mosaic virus* isolate infecting *Ixora* (*Ixora duffii* cv. 'Super King'). Plant Path. Bul. 2008. Vol. 17, p. 143-155.
56. GARCÍA-ARENAL, F. Estructura y expresión del genoma de los virus de plantas. En: LLÁCER, G.; *et al.* Patología Vegetal. Madrid: Sociedad Española de Fitopatología. Mundi Prensa, 2000. 659 p..
57. VIZUETE, B.; *et al.* Biological and serological characterization of tree tomato virus diseases in Ecuador. Ohio, USA: INIAP, Ohio State University, 1990. 3 p.