



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Detección e identificación de virus RNA que afectan el cultivo de *Capsicum* spp., en el Valle del Cauca

I.A. Diana Marcela Rivera Toro

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Palmira, Colombia

2019

Detección e identificación de virus RNA que afectan el cultivo de *Capsicum* spp., en el Valle del Cauca

I.A. Diana Marcela Rivera Toro

Tesis como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias Biológicas

Director (a):
Juan Carlos Vaca-Vaca, Biol. MSc-PhD

Codirector (a):
Karina López-López, Ing. Bioq. PhD

Línea de Investigación:
Biología Vegetal

Grupo de Investigación Interacción – Planta – Microorganismo – Ambiente
IPMA

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Palmira, Colombia

2019



A Dios, por la vida, por guiarme en el camino correcto, iluminarme en los momentos oscuros y enseñarme la humildad en las victorias.

*A toda mi familia, porque sin ellos no sería el ser humano que soy ahora. Porque siempre y sin importar que, han estado a mi lado.
¡Este logro es por ustedes!*

Benji: Si tener alma significa ser capaz de sentir amor, lealtad y gratitud, los animales son mejores que muchos humanos. Gracias por tu compañía.

“La ciencia trabaja en la frontera entre el conocimiento y la ignorancia. No tenemos miedo de admitir lo que no sabemos. No hay vergüenza en ello. La única vergüenza es fingir que tenemos todas las respuestas”

–Ann Druyan–

(Espacio para el Acta de Grado)

Agradecimientos

Al Dr. Juan Carlos Vaca-Vaca y a la Dra. Karina López-López. El camino no ha sido fácil, pero llegar a la meta ha sido posible gracias a su colaboración incondicional. Sus enseñanzas a nivel académico han permitido que este proyecto llegue a su final con más resultados de lo esperado, pero, sus enseñanzas a nivel personal, son los cimientos del inicio de mi carrera como científica. Ustedes se convirtieron en parte de mi familia. ¡Infinitas gracias!

A mis papás: Marco Angel y Ana Rosa, mis abuelos: José y Esperanza, mis tíos: Nana, James, Ana, Elvia y Andrés, y por supuesto a mi hermana Mónica. Gracias porque siempre me escucharon a pesar de desconocer del tema, porque me aconsejaron y apoyaron en las buenas y en las malas. Este camino fue el mejor con ustedes a mi lado.

Al Centro de Investigación e Innovación en Bioinformática y Fotónica (CIBioFi), a la empresa Hugo Restrepo y Cia SA. Proyecto No. 7. titulado "IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA CON BASE MORFOLOGICA Y MOLECULAR DE PLAGAS EN DIFERENTES CULTIVOS PRIORITARIOS DE CLASE MUNDIAL PARA CONTRIBUIR AL DISEÑO DE PLANES INTEGRADOS DE MANEJO". Financiado por Sistema Nacional de Regalías (BPIN-2013000100007), COLCIENCIAS y ejecutado por la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira. Código Hermes, 31256. Código QUIPU: 20101001663.

Al ingeniero Agrónomo Edilberto Muñoz de la empresa Hugo Restrepo & Cia. S. A. por el apoyo en la colecta de ají.

Al Proyecto CARACTERIZACIÓN MOLECULAR DE VIRUS QUE INFECTAN CULTIVOS DE CAPSICUM EN VALLE DEL CAUCA EMPLEANDO SECUENCIACION DE NUEVA GENERACION (NGS). Financiado por Universidad Nacional de Colombia. Código Hermes, 43908. Código Quipú 20101002012.

A mis compañeros del grupo de investigación Interacción-Planta-Microorganismo-Ambiente (IPMA): Alexandra García, Jonathan Morales, Dyanela Betancourt, Andrea Lozano. Gracias por su apoyo y ayuda en mi investigación y en situaciones de la vida cotidiana.

A Andrés Felipe Tobar, gracias por escuchar mis “cuentos científicos” y no aburrirte, y por ayudarme en la parte gráfica de mis análisis.

Resumen

El objetivo de este trabajo fue actualizar la virosfera RNA que se encuentra en el cultivo del ají en Valle del Cauca. Para esto se realizaron tres colectas de cuatro variedades comerciales de ají (tabasco, habanero, cayena y jalapeño) en 12 municipios del Valle del Cauca en los años 2016, 2017 y 2018. Se purificó el RNA total y mediante RT-PCR se detectó la presencia de virus de los géneros *Potyvirus*, *Tobamovirus* (TMV), *Tospovirus* (TSWV) y *Cucumovirus* (CMV). Para conocer la identidad de los virus detectados, se clonaron los fragmentos virales, se secuenciaron y se analizaron empleando herramientas bioinformáticas. Finalmente, se diseñaron oligos específicos para los nuevos virus y se evaluaron en las muestras de ají colectadas. Se colectaron 176 muestras de ají, encontrándose presencia de un potyvirus en el 71% de las muestras; este virus fue caracterizado y se identificó como un nuevo virus que se denominó virus del moteado severo del ají aislado Colombia (*Pepper severe mottle virus isolate Colombia – PepSMV-Col*). También se detectó la presencia de CMV en el 62,5% de las muestras, este resultado constituye la primera detección con técnicas moleculares de CMV en cultivos de ají. Los análisis de secuencia lo identificaron como un aislado relacionado estrechamente con CMV que infecta banano. Con respecto a los virus de los géneros *Tobamovirus* (TMV), *Tospovirus* (TSWV), no se detectó la presencia de ellos en las muestras de ají evaluadas. Finalmente, sobre la secuencia de PepSMV-Col y CMV-ají se diseñaron oligos específicos. Se encontró la presencia de PepSMV-Col y CMV-ají en infecciones simples, dobles y triples con un virus DNA, un begomovirus; estas últimas fueron las más frecuentes con un 64,8% en ají habanero, y 40-41% en ají tabasco y cayena, respectivamente. La sintomatología por la triple infección fue la más fuerte y devastadora que la verificada en otro tipo de infecciones. Estos resultados indicarían que posiblemente estas interacciones virales establecen relaciones sinérgicas que exacerban la sintomatología y generar mayores pérdidas en los cultivos de ají, tal y como se observa en campo.

Palabras clave: *Capsicum*, detección, potyvirus, cucumovirus, begomovirus, interacción, sinergismo.

Abstract

The objective of this work was to update the RNA virosphere found in the pepper crop in Valle del Cauca. For this, a sampling of four commercial varieties of pepper (tabasco, habanero, cayenne and jalapeño) was carried out in 12 municipalities of Valle del Cauca in the years 2016, 2017 and 2018. The total RNA was purified and by means of RT-PCR the presence of Potyvirus, Tobamovirus (TMV), Tospovirus (TSWV) and cucumovirus (CMV) was detected. To know the identity of the detected viruses, the viral fragments were cloned, sequenced and analyzed using bioinformatic tools. Subsequently, specific primers were designed for these new viruses and were evaluated in all the pepper samples. 176 pepper samples were collected, with the presence of a potyvirus in 71% of the samples; this virus was characterized and identified as a new virus that was called Pepper severe mottle virus isolate Colombia (PepSMV-Col). The presence of CMV was also detected in 62.5% of the samples, this result constitutes the first detection with molecular techniques of CMV in pepper crops. Sequence analyzes identified it as an isolate closely related to CMV that infects bananas. Regarding to the viruses of the genera tobamovirus (TMV) and tospovirus (TSWV), the presence of them was not detected in the pepper samples evaluated. Finally, with the sequence of PepSMV-Col and CMV-ají, were design specific primers. The presence of simple, double and triple infections with a DNA virus, a begomovirus, was found; the latter were the most frequent with 64.8% in habanero pepper and 40-42% in Tabasco and cayenne pepper, respectively. The symptomatology caused by the triple infections were stronger and more devastating than those seen in other type of infections. These results would indicate that possibly these viral establish synergistic relationships, that exacerbate the symptomatology and generate greater losses in pepper crops, as observer in the field.

Key words: *Capsicum*, detection, potyvirus, cucumovirus, begomovirus, interaction, synergism

Contenido

	Pág.
Resumen.....	XI
Lista de figuras.....	XVI
Lista de tablas	XX
Lista de Símbolos y abreviaturas.....	XXI
Introducción	1
Objetivos.....	4
1. Marco conceptual.....	5
1.1 El cultivo de <i>Capsicum</i> spp.	5
1.2 Patologías que limitan la producción de <i>Capsicum</i> spp.	6
1.2.1 Patologías causadas por agentes virales	6
1.2.1.1 Virus DNA que afectan <i>Capsicum</i> spp. a nivel mundial	7
1.2.1.2 Virus RNA que afectan <i>Capsicum</i> spp. a nivel mundial	10
1.2.1.3 Virus que afectan <i>Capsicum</i> spp. en Colombia	13
1.3 Familias virales que afectan el cultivo <i>Capsicum</i> spp.	14
1.3.1 Familia Geminiviridae.....	14
1.3.2 Familia Potyviridae.....	16
1.3.3 Familia Virgaviridae.....	18
1.3.4 Familia Bromoviridae.....	19
1.3.5 Familia Tospoviridae	20
1.3.6 Familia Alfalexiviridae.....	21
1.3.7 Familia Luteoviridae	22
1.3.8 Familia Closteroviridae.....	23
1.4 Uso de herramientas moleculares para la detección de virus en plantas.....	25
1.4.1 Hibridación de ácidos nucleicos	25
1.4.2 Reacción en cadena de la polimerasa (PCR).....	26
2. Metodología.....	29
2.1 Área de estudio	29
2.2 Colecta de material vegetal	29
2.3 Extracción de RNA total	30

2.4	Síntesis de DNA complementario (cDNA).....	30
2.5	Detección general de potyvirus.....	30
2.6	Caracterización molecular de potyvirus.....	30
2.7	Clonación y secuenciación de fragmentos potyvirales.....	31
2.8	Detección general y caracterización molecular de <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV)	31
2.9	Detección molecular de tospovirus y tobamovirus por RT-PCR.....	32
2.10	Visualización de productos de PCR.....	32
2.11	Análisis bioinformático.....	33
2.12	Diseño de primers específicos para detectar el virus del moteado severo del ají (PepSMV-Col).....	34
2.13	Diseño de primers específicos para detectar la cuasiespecie del virus del mosaico del pepino identificado en cultivos de ají (CMV-ají).....	34
2.14	Detección específica de PepSMV-Col y CMV-ají en las muestras colectadas en los cultivos de ají en los años 2016, 2017 y 2018.....	35
3.	Resultados y Discusión.....	37
3.1	Colecta de muestras de ají (<i>Capsicum</i> spp.).....	37
3.2	Un potyvirus ha sido detectado en cultivos de ají (<i>Capsicum</i> spp.) en Valle del Cauca.....	42
3.3	Virus del moteado severo del ají (<i>Pepper severe mottle virus</i> – PepSMV): un nuevo potyvirus, detectado en cultivos de ají (<i>Capsicum</i> spp.) en Colombia.....	43
3.4	Sitios claves en el procesamiento de la poliproteína de la cápside de PepSMV-Col: Análisis <i>in silico</i> de CP.....	49
3.4.1	Procesamiento de la poliproteína.....	49
3.4.2	DAG: un motivo importante para la transmisión por áfidos.....	51
3.4.3	Otros motivos presentes en la proteína CP de PepSMV-Col.....	52
3.5	Algunos factores que favorecen la aparición de nuevas cuasiespecies potyvirales.....	54
3.6	Virus del mosaico del pepino (<i>Cucumber mosaic virus</i> -CMV), ha sido detectado en cultivos de ají en Valle del Cauca.....	55
3.7	El aislado de CMV detectado en cultivos de ají en Valle del Cauca, pertenece al subgrupo IA.....	57
3.8	Análisis de la proteína de la cápside (CP) de CMV-Ají.....	60
3.9	No se detectó la presencia de tospovirus y tobamovirus por RT-PCR en las muestras de ají.....	61
3.10	Diseño de primers específicos para detectar potyvirus <i>Pepper severe mottle virus</i> aislado Colombia (PepSMV-Col).....	62
3.11	Diseño de primers específicos para detectar potyvirus <i>Cucumber mosaic virus</i> (CMV-ají).....	64
3.12	Presencia de infecciones simples, mixtas y triples en cultivos de ají del Valle del Cauca.....	65
3.12.1	Begomovirus: actor principal en infecciones detectadas en cultivos de ají (<i>Capsicum</i> spp.) del Valle del Cauca.....	68
3.12.2	¿Mala suerte potyviral? Mutaciones que limitan la transmisión de PepSMV-Col.....	69
3.12.3	Conformación tridimensional de la proteína de la cápside de CMV encontrado en ají: factor clave para su diseminación.....	71
3.12.4	¿Entre más... mejor? Infecciones simples o co-infecciones de dos o tres virus.....	71

3.12.5	Infecciones triples: ¿El <i>dreamteam</i> de las infecciones?... Siempre y cuando los jugadores virales no estén relaciones y estén adaptados al hospedero.....	72
3.12.6	¿Amigos o enemigos?... Interacciones sinérgicas y antagónicas entre virus	74
3.12.7	Posibles interacciones virales que pueden presentarse en el cultivo de ají en Valle del Cauca	75
3.12.7.1	Interacción Begomovirus y CMV-Ají	75
3.12.7.2	Interacción CMV y Potyvirus	76
3.13	¿Cuál es la importancia de conocer que entidades virales están afectando un cultivo como el ají?	78
4.	Conclusiones y perspectivas	83
4.1	Conclusiones.....	83
4.2	Perspectivas.....	85
	Bibliografía	87

Lista de figuras

Pág.

Figura 1-1. Genoma de Begomovirus bipartita tomado del Perfil de taxonomía de virus: Geminiviridae (Murilo-Zerbini et al., 2017).....	16
Figura 1-2. Genoma de Potyvirus tomado del Perfil de taxonomía de virus: Potyviridae (Wylie et al., 2017).....	18
Figura 1-3. Genoma de Tobamovirus tomado del Perfil de taxonomía de virus: Virgaviridae (M. Adams et al., 2017)	19
Figura 1-4. Genoma de un virus de la familia Bromoviridae, tomado del Noveno reporte del comité internacional de taxonomía de virus.....	20
Figura 1-5. Genoma de un virus del género Orthotospovirus, tomado de: Viral Zone,....	21
Figura 1-6. Genoma del virus X de la papa, tomado del Noveno reporte del comité internacional de taxonomía de virus (ICTV 2011).....	22
Figura 1-7. Genoma del virus del enrollamiento de la hoja de la papa, tomado del Noveno reporte del comité internacional de taxonomía de virus (ICTV 2011).	23
Figura 1-8. Genoma de un virus del género Crinivirus tomado de Wintermantel, W., et al., 2005.....	24
Figura 2-1. Estrategia empleada para obtener el gen completo de la proteína de la cápside del potyvirus.....	33
Figura 3-1. Sintomatología asociada a virus en muestras de ají colectadas en el año 2016, en los municipios de Toro (A, B), La unión (C, D), Vijes (E), Zarzal (F, G, H, I), Guacarí (J) y Palmira (K, L).....	39
Figura 3-2. Sintomatología asociada a virus en muestras de ají colectadas en el año 2017, en los municipios de Palmira (A,B), Yumbo (C,D), Vijes (E, F).....	40
Figura 3-3. Sintomatología asociada a virus en muestras de ají colectadas en el año 2018, en los municipios de Roldanillo (A), Vijes (B), Bolívar (C, D), Candelaria (E, F, G), Tulúa (H, I).....	41
Figura 3-4. Detección de potyvirus mediante PCR empleando los primers descritos por Zheng, et al. (2010), en muestras de ají tabasco, colectadas en el municipio de Palmira (2017). Visualización en gel de agarosa al 1%. M: GeneRuler 1Kb DNA Ladder; 1, A156; 2, A157	42
Figura 3-5. Amplificación por PCR de dos fragmentos potyvirales en ají habanero. Visualización en gel de agarosa al 0,7%. A- Amplificación del fragmento Colinet mediante PCR. M, GeneRuler 1Kb DNA Ladder; 1 , Muestra colectada en Vijes (A50); 2 , Muestra colectada en Vijes (A53); 3 , Muestra colectada en Palmira (A150); C+ , Control positivo	

(cDNA de una muestra de papaya positiva para potyvirus); C- , Control negativo (Agua). B- Amplificación del fragmento Langeveld mediante PCR. M, GeneRuler 1Kb DNA Ladder; 1, 2, 3 , Muestra colectada en Vijes (A50); 4, 5 , Muestra colectada en Palmira (A150); C+ , Control positivo (cDNA de una muestra de papaya positiva para potyvirus); C- , Control negativo (Agua).....	44
Figura 3-6. Gen completo de la proteína de la cápside de un potyvirus. A partir del ensamble de los fragmentos Colinet y Langeveld de muestras de ají habanero colectadas en los municipios de Palmira y Vijes se obtuvo un fragmento de 842 pb correspondiente a CP.....	45
Figura 3-7. Matriz de identidad de nucleótidos de aislados de potyvirus aislados de Vijes y Palmira con 14 potyvirus relacionados utilizando el software SDT.....	46
Figura 3-8. Síntomas de PepSMV-Col en ají habanero (<i>Capsicum chinense</i>)	48
Figura 3-9. Relaciones filogenéticas de aislados de PepSMV-Col, construida a partir de la proteína de la cápside y su relación con potyvirus relacionados. Sweet potato mild mottle virus (SPMMV) se usó como outgroup. La historia evolutiva se infirió usando el método Neighbor-Joining y las distancias evolutivas se calcularon usando el método JTT matrix-based. El consenso <i>bootstrap</i> del árbol se infirió a partir de 2000 repeticiones. Solo se muestran valores <i>bootstrap</i> mayores de 50%.....	49
Figura 3-10. Sitio de clivado de la poliproteína. La posición de clivado está indicada por la flecha. Las secuencias de PepSMV-Col están dentro del recuadro. (*) indican aminoácidos conservados.	51
Figura 3-11. Comparación del motivo conservado DAG de la proteína de la cápside entre diferentes potyvirus. Las secuencias de PepSMV-Col están dentro del recuadro. (*) indican aminoácidos conservados.	52
Figura 3-12. Comparación del motivo conservado MVWCIENGTSP de la proteína de la cápside entre diferentes potyvirus. Las secuencias de PepSMV-Col están dentro del recuadro. (*) indican aminoácidos conservados.	53
Figura 3-13. Comparación del motivo conservado AFDF de la proteína de la cápside entre diferentes potyvirus. Las secuencias de PepSMV-Col están dentro del recuadro. (*) indican aminoácidos conservados.....	53
Figura 3-14. Comparación del motivo conservado QMKAAAL de la proteína de la cápside entre diferentes potyvirus. Las secuencias de PepSMV-Col están dentro del recuadro. (*) indican aminoácidos conservados.....	54
Figura 3-15. Detección de CMV mediante PCR empleando los primers descritos por Herrera-Vásquez, et al., 2009, en muestras de ají tabasco colectadas en 2017. Visualización en gel de agarosa al 0.7%. M: GeneRuler 1Kb DNA Ladder; Muestras del 1 al 5 fueron colectadas en Palmira 1 ; A156, 2 ; A157, 3 ; A158, 4 ; A159, 5 ; A160. Muestras del 6 al 11 fueron colectadas en Yumbo 6 ; A161, 7 ; A162V, 8 ; A162N, 9 ; A163, 10 ; A164, 11 ; A165, C+ ; Control positivo (DNA plasmídico que contenía el inserto de CMV aislado de tomate), C- ; Control negativo (Agua).....	56
Figura 3-16. Relaciones filogenéticas de las cuasiespecies de CMV, construida a partir de un fragmento del gen de la proteína de la cápside (CP) y su relación con aislados de CMV relacionados. La barra debajo del árbol indica las sustituciones nucleotídicas por sitio. La historia evolutiva se infirió usando el método <i>Neighbor-Joining</i> y las distancias	

evolutivas se calcularon usando el método <i>Maximum Composited Likelihood</i> . El consenso <i>bootstrap</i> del árbol se infirió a partir de 2000 repeticiones. Solo se muestran valores <i>bootstrap</i> mayores de 50%	59
Figura 3-17. Análisis de la proteína del cápside (CP) del virus del mosaico del pepino aislado de ají (CMV-Ají)	61
Figura 3-18. Prueba de especificidad de los primers para detectar PepSMV-Col. Visualización en gel de agarosa al 1%. M; 1Kb DNA Ladder New England BioLabs, 1; A118 muestra de ají tabasco (Zarzal, 2016) positiva para PepSMV-Col, 2; A50 muestra de ají habanero (Vijes, 2017) positiva para PepSMV-Col, 3; DNA Genómico de ají, 4; A107 muestra de ají cayena (Zarzal, 2016) negativa para potyvirus 5; A84 muestra de ají habanero (Zarzal, 2016) negativa para potyvirus, 6; Muestra de maracuyá positiva para SMV, C+; Control positivo (cDNA de muestra positiva para potyvirus), C-; Control negativo (Agua).....	63
Figura 3-19. Prueba de eficacia de los primers para detectar CMV. Visualización en gel de agarosa al 1%. M; 1Kb DNA Ladder New England BioLabs, 1; A182 muestra de ají tabasco (Yumbo, 2017) positiva para CMV, 2; DNA genómico de ají, 3; A209 muestra de ají tabasco (Vijes, 2017) negativa para CMV, 4; A210 muestra de ají tabasco (Vijes, 2017) negativa para CMV, C-; Control negativo (Agua), C+; Control positivo (cDNA de muestra positiva para CMV).....	65
Figura 3-20. a-Detección de PepSMV-Col por RT-PCR, empleando los primers reportados en este estudio, b- Detección de CMV-ají mediante RT-PCR, empleando los primers reportados en este estudio. Visualización en gel de agarosa al 1%. M: GeneRuler 1Kb DNA Ladder; Carriles 1, 2, 4, 5, 7 y 8 corresponden a muestras de ají habanero, mientras que los carriles 3 y 6 corresponden a muestras de ají cayena, los carriles 9, 10, 11 y 12 corresponden a muestras de ají tabasco. Todas estas muestras fueron colectadas en Candelaria en 2018.1; R25, 2; R26, 3; R27, 4; R28, 5; R29, 6; R30, 7; R31, 8; R32, 9; R33, 10; R34, 11; R35, 12; R36; C+; Control positivo (cDNA de muestra de ají positiva para PepSMV-Col), C-; Control negativo (Agua).	66
Figura 3-21. Porcentajes de detección de PepSMV-Col, CMV-Ají y Begomovirus en las cuatro variedades de ají evaluadas.....	68
Figura 3-22. Porcentaje de detección de infecciones simples, mixtas y triples.	72
Figura 3-23. Síntomas de infección triple (Begomovirus x PepSMV-Col x CMV ají) en a. Ají tabasco (<i>Capsicum frutescens</i>), b. Ají habanero (<i>Capsicum chinense</i>), c. Ají cayena (<i>Capsicum annuum</i> var. <i>acuminatum</i>), d. Ají jalapeño (<i>Capsicum annuum</i>).....	74

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1-1: Virus DNA reportados que afectan <i>Capsicum</i> spp. a nivel mundial. Fuente: (Bayer, 2010; Conn, 2006; Fundación de Desarrollo Agropecuario, 1994; Kenyon et al., 2014)	7
Tabla 1-2: Virus RNA reportados que afectan <i>Capsicum</i> spp. a nivel mundial. Fuente: (Bayer, 2010; Conn, 2006; Fundación de Desarrollo Agropecuario, 1994; Kenyon et al., 2014)	10
Tabla 2-1: Descripción de primers empleados para realizar la detección de virus RNA ..	32
Tabla 3-1: Datos del muestreo de ají realizado en el año 2016	38
Tabla 3-2: Datos del muestreo de ají realizado en el año 2017	39
Tabla 3-3: Datos del muestreo de ají realizado en el año 2018	40
Tabla 3-4: Porcentaje de infección de potyvirus en las muestras de ají evaluadas por variedad y municipio en la colecta de 2017.....	43
Tabla 3-5: Porcentajes de identidad del gen completo de la cápside (CP) de PepSMV-Col con los potyvirus más relacionados encontrados en la base de datos del ICTV. Los valores de identidad más altos se muestran en negrita.....	47
Tabla 3-6: Número de muestras evaluadas de cada variedad en cada municipio muestreado y porcentaje de infección de CMV.	57
Tabla 3-7: Porcentajes de identidad de fragmento de 549 pb del gen CP de CMV con respecto a las variantes de CMV más relacionados encontrados en la base de datos del GenBank. Los valores de identidad más altos se muestran en negrita.	58
Tabla 3-8: Descripción de primers diseñados para detectar Pepper severe mottle virus aislado Colombia (PepSMV-Col).....	62
Tabla 3-9: Descripción de primers diseñados para detectar Cucumber mosaic virus (CMV)	64
Tabla 3-10: Detección de PepSMV-Col, CMV-ají y Begomovirus bipartitas en muestras de ají (<i>Capsicum</i> spp) colectadas en Valle del Cauca.....	67

Lista de Símbolos y abreviaturas

Abreviaturas

Abreviatura	Termino
A	Alanina
aa	Aminoácidos
AbMV	Virus del mosaico del abutilon - <i>Abutilon mosaic virus</i>
ACMV	virus del mosaico africano de la yuca - <i>African cassava mosaic virus</i>
AMV	Virus del mosaico de la alfalfa - <i>Alfalfa Mosaic Virus</i>
BCTV	Virus del rizado del ápice de la remolacha - <i>Beet Curly Top Virus</i>
BruMV	Virus del mosaico de brugmansia - <i>Brugmansia mosaic virus</i>
BWYV	Virus occidental amarillo de la remolacha - <i>Beet western yellow virus</i>
BYMV	Virus del mosaico amarillo del frijol - <i>Bean yellow mosaic virus</i>
C	Cisteína
CAT	Catalasa - <i>Catalase</i>
cDNA	Ácido desoxirribonucleico complementario - <i>Complementary deoxyribonucleic acid</i>
ChiLCV	Virus del rizado de la hoja del Chilli - <i>Chilli Leaf Curl Virus</i>
ChiRSV	Virus del anillado del chile - <i>Chilli Ringspot Virus</i>
ChiVMV	Virus del moteado de la vena del chile - <i>Chilli Veinal Mottle Virus</i>
CIA	Compañía
CMV	Virus del mosaico del pepino - <i>Cucumber mosaic virus</i>
CP	Proteína de la cápside - <i>Coat protein</i>
CRISPR	Repeticiones Palindrómicas Cortas Agrupadas y Regularmente interespaciadas - <i>Clustered regularly interspaced short palindromic repeats</i>
D	Aspartato
DNA	Ácido desoxirribonucleico - <i>Deoxyribonucleic acid</i>
dNTPs	Deoxinucleósido trifosfato
E	Glutamato
EcRV	Virus ecuatoriano del Rocoto - <i>Ecuadorian Rocoto Virus</i>
ELISA	Ensayo por inmunoabsorción ligado a enzimas - <i>Enzyme-Linked ImmunoSorbent Assay</i>
EuMV	Virus del mosaico de euforbia - <i>Euphorbia Mosaic Virus</i>

F	Fenilalanina
f. sp	Forma especial
G	Glicina
GPS	Sistema global de posicionamiento - <i>Global Positioning System</i>
gRNA	Ácido ribonucleico guía - <i>Guide ribonucleic acid</i>
HC-Pro	<i>Helper component proteinase</i>
I	Isoleucina
ICMV	Virus indio del mosaico de la yuca - <i>Indian Cassava Mosaic Virus</i>
ICTV	Comité internacional de taxonomía de virus - <i>International Committee on Taxonomy of Viruses</i>
INSV	Virus de la mancha necrótica Impatiens - <i>Impatiens Necrotic Spot Virus</i>
IR	Región intergénica – <i>Intergenic region</i>
JA	Ácido jasmónico - <i>Jasmonic acid</i>
JMINV	Virus indio del mosaico de la jatrofa - <i>Jatropha Mosaic India Virus</i>
K	Lisina
kb	Kilobases
kDA	Kilodaltons
L	Leucina
LB	Medio Luria -Bertani
M	Metionina
MerMV	Virus del mosaico de merremia - <i>Merremia Mosaic Virus</i>
mg	Miligramos
mL	Mililitros
MLA	Marco de lectura abierto
MP	Proteína de movimiento - <i>Movement protein</i>
msnm	Metros sobre el nivel del mar
N	Asparagina
NCBI	Centro Nacional para la Información Biotecnológica - <i>National Center for Biotechnology Information</i>
Nla	Proteína de inclusión nuclear A
Nlb	Proteína de inclusión nuclear B
nm	Nanometros
NP	Proteína nuclear - <i>Nucleoprotein</i>
NSP	Proteína lanzadera nuclear - <i>Nuclear shuttle protein</i>
nt	Nucleótidos
P	Prolina
PAL	Fenilalanina amonio liasa - <i>Phenylalanine ammonia lyase</i>
pb	Pares de bases
PBNV	Virus de la necrosis del brote del maní - <i>Peanut Bud Necrosis Virus</i>
PCR	Reacción en cadena de la polimerasa - <i>Polymerase chain reaction</i>

PepDMV	Virus del mosaico deformante del pimenton - <i>Pepper deforming mosaic virus</i>
PepLCBV	Virus Bangladesh del rizado de la hoja del chile - <i>Pepper Leaf Curl Bangladesh Virus</i>
PepLCLaV	Virus Lahore del rizado de la hoja del chile - <i>Pepper Leaf Curl Lahore Virus</i>
PepLCV	Virus del rizado de la hoja del chile - <i>Pepper Leaf Curl Virus</i>
PepLCVaV	Virus Varanasi del rizado de la hoja del chile - <i>Pepper Leaf Curl Varanasi Virus</i>
PepLCYnV	Virus Yunnan del rizado de la hoja del chile - <i>Pepper Leaf Curl Yunnan Virus</i>
PepLRV	Virus del enrollamiento de la hoja del chile - <i>Pepper Leafroll Virus</i>
PepSMV	Virus del moteado severo del ají - <i>Pepper severe mottle virus</i>
PepMoV	Virus del moteado del chile - <i>Pepper Mottle Virus</i>
PepMV	Virus del mosaico del pepino - <i>Pepino mosaic virus</i>
PepSMV	Virus del mosaico severo del chile - <i>Pepper Severe Mosaic Virus</i>
PepYLCIV	Virus Indonesia del rizado de la hoja del chile - <i>Pepper Yellow Leaf Curl Indonesia Virus</i>
PepYMV	Virus del mosaico amarillo del chile - <i>Pepper Yellow Mosaic Virus</i>
PeVYV	Virus de la vena amarilla del chile - <i>Pepper Vein Yellow Virus</i>
PHYVV	Virus huasteco de la vena amarilla del chile - <i>Pepper Huasteco Yellow Vein Virus</i>
PLRV	Virus de la hoja rizada de la papa - <i>Potato Leaf Roll Virus</i>
PMMV	Virus del moteado leve del chile - <i>Pepper Mild Mottle Virus</i>
PRSV	Virus de la mancha anular de la papaya - <i>Papaya ringspot virus</i>
PTGS	Silenciamiento génico post-transcripcional - <i>Post-transcriptional gene silencing</i>
PTV	Virus Peru del tomate - <i>Peru Tomato Virus</i>
pv	Patovar
PVMV	Virus del moteado de la vena del chile - <i>Pepper Veinal Mottle Virus</i>
PVX	Virus X de la papa - <i>Potato Virus X</i>
PVY	Virus Y de la papa - <i>Potato Virus Y</i>
PYMV	Virus del mosaico amarillo de la papa - <i>Potato Yellow Mosaic Virus</i>
Q	Glutamina
qPCR	Reacción en cadena de la polimerasa en tiempo real - <i>Real time polymerase chain reaction</i>
RdRp	RNA polimerasa dependiente de RNA
Ren	Proteína potenciadora de la replicación
Rep	Proteína de replicación
RNA	Ácido ribonucleico - <i>Ribonucleic acid</i>
RT-PCR	Reacción en cadena de la polimerasa con transcriptasa inversa - <i>Reverse transcription polymerase chain reaction</i>
S	Serina
SA	Ácido salicílico - <i>Salicylic acid</i>
sgRNA	RNA subgenómico – <i>Subgenomic ribonucleic acid</i>

siRNA	Pequeños ácidos ribonucleicos de interferencia - <i>Small interfering ribonucleic acid</i>
SMV	Virus del mosaico de la soya - <i>Soybean mosaic virus</i>
spp	Especies
STLCV	Virus sinaloa del rizado de la hoja del tomate - <i>Sinaloa Tomato Leaf Curl Virus</i>
T	Treonina
TaLMV	Virus de la hoja malformada del tomate de arbol - <i>Tamarillo leaf malformation virus</i>
TbCSV	Virus del rizado del brote del tabaco - <i>Tobacco Curly Shoot Virus</i>
TbYCV	Virus del arrugamiento amarillo del tabaco - <i>Tobacco Yellow Crinkle Virus</i>
TCLDV	Virus de la distorsión clorótica de la hoja del tomate - <i>Tomato Chlorotic Leaf Distortion Virus</i>
TEV	Virus del grabado del tabaco - <i>Tobacco Etch Virus</i>
TGB	Bloque triple de genes - <i>Triple gene block</i>
TGMV	Virus del mosaico dorado del tomate - <i>Tomato golden mosaic virus</i>
Tm	Temperatura de fusión - <i>Melting temperature</i>
TMV	Virus del mosaico del tabaco - <i>Tobacco Mosaic Virus</i>
ToChLPV	Virus chino La Paz del tomate - <i>Tomato Chino La Paz Virus</i>
ToCV	Virus de la clorosis del tomate - <i>Tomato Chlorosis Virus</i>
ToLCJoV	Virus Joydebpur del rizado de la hoja del tomate - <i>Tomato Leaf Curl Joydebpur Virus</i>
ToLCSuV	Virus sutawesi del rizado de la hoja del tomate - <i>Tomato Leaf Curl Sulawesi Virus</i>
ToMoV	Virus del moteado del tomate - <i>Tomato Mottle Virus</i>
ToSLCV	Virus del rizado severo del tomate - <i>Tomato Severe Leaf Curl Virus</i>
ToSRV	Virus de la rugosidad severa del tomate - <i>Tomato Severe Rugose Virus</i>
TrAP	Proteína de transactivación
TSWV	Virus de la marchitez manchada del tomate - <i>Tomato Spotted Wilt Virus</i>
TuMV	virus del mosaico del nabo - <i>Turnip mosaic virus</i>
TVMV	Virus del moteado de la vena del tomate - <i>Tomato vein mottling virus</i>
TYLCV	Virus del rizado amarillo de la hoja - <i>Tomato Yellow Leaf Curl Virus</i>
UTR	Región no traducida - <i>Untranslated region</i>
V	Valina
VPg	Proteína viral ligada al genoma
W	Triptofano
WTMV	Virus del mosaico del tomate silvestre - <i>Wild Tomato Mosaic Virus</i>
Y	Tirosina

Bibliografía

- Adams, M., Adkins, S., Bragard, C., Gilmer, D., Li, D., MacFarlane, S. A., ... Consortium, I. R. (2017). ICTV Virus Taxonomy Profile: Virgaviridae. *Journal of General Virology*, 98(8), 1999–2000. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.000884>
- Adams, M., Antoniw, J. F., & Kreuze, J. (2009). Virgaviridae: A new family of rod-shaped plant viruses. *Archives of Virology*, 154(12), 1967–1972. <https://doi.org/10.1007/s00705-009-0506-6>
- Adams, M. J., Antoniw, J. F., & Fauquet, C. M. (2005). Molecular criteria for genus and species discrimination within the family Potyviridae. *Archives of Virology*, 150(3), 459–479. <https://doi.org/10.1007/s00705-004-0440-6>
- Agrios, G. (1969). *Plant Pathology*. Elsevier. Retrieved from <https://books.google.com/books?id=xLdSrKhThNEC&pgis=1>
- Ali, A., & Kobayashi, M. (2010). Seed transmission of Cucumber mosaic virus in pepper. *Journal of Virological Methods*, 163(2), 234–237. <https://doi.org/10.1016/J.JVIROMET.2009.09.026>
- Ali, Z., Ali, S., Tashkandi, M., Zaidi, S. S., & Mahfouz, M. M. (2016). CRISPR / Cas9-Mediated Immunity to Geminiviruses : Differential Interference and Evasion. *Nature Publishing Group*, (August). <https://doi.org/10.1038/srep26912>
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3), 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Aman, R., Ali, Z., Butt, H., Mahas, A., Aljedaani, F., Khan, M. Z., ... Mahfouz, M. (2018). RNA virus interference via CRISPR/Cas13a system in plants. *Genome Biology*, 19(1), 1–9. <https://doi.org/10.1186/s13059-017-1381-1>
- Ascencio-Ibañez, J. T., Monsalve-Fonnegra, Z. I., Pruna-Camacho, M. B., Díaz-Plaza, R., & Francisco, R.-B. R. (1999). Los geminivirus. *Revista Mexicana de FITOPATOLOGIA*, 17(2), 113–127. Retrieved from <http://orton.catie.ac.cr/cgi->

- bin/wxis.exe/?IsisScript=AGRINPA.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expresion=mfn=009478
- Asohofrucol. (2013). Plan Hortícola Nacional. *Canasta de Productos Del Plan Hortícola Nacional*, 511. Retrieved from http://www.asohofrucol.com.co/archivos/biblioteca/biblioteca_28_PHN.pdf
- Ateka, E., Alicai, T., Ndunguru, J., Tairo, F., Sseruwagi, P., Kiarie, S., ... Boykin, L. M. (2017). Unusual occurrence of a DAG motif in the Ipomovirus Cassava brown streak virus and implications for its vector transmission. *PLoS ONE*, 12(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187883>
- Atreya, C. D., Raccah, B., & Pirone, T. P. (1990). A point mutation in the coat protein abolishes aphid transmissibility of a potyvirus. *Virology*, 178(1), 161–165. [https://doi.org/10.1016/0042-6822\(90\)90389-9](https://doi.org/10.1016/0042-6822(90)90389-9)
- Balasubramanian, S., Roselin, P., Singh, K. K., Zachariah, J., & Saxena, S. N. (2015). Postharvest processing and benefits of black pepper, coriander, cinnamon, fenugreek, and turmeric spices. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 56(10), 1585–1607. <https://doi.org/10.1080/10408398.2012.759901>
- Batista, L., Peña, I., López, D., Pérez, J., & Llauger, R. (2008). Técnicas De Diagnóstico De Enfermedades Que Afectan a Los Cítricos. *Instituto de Investigaciones En Fruticultura Tropical*, 1–12.
- Baulcombe, D. (2002). Viral suppression of systemic silencing. *Trends in Microbiology*, 10(7), 306–308. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12110203>
- Bayer. (2010). Enfermedades (por virus y organismos tipo bacteria) del Chile y Tomate en México. *Bayer*, 01(800), 27.
- Bernardo, P., Golden, M., Akram, M., Naimuddin, Nadarajan, N., Fernandez, E., ... Roumagnac, P. (2013). Identification and characterisation of a highly divergent geminivirus: Evolutionary and taxonomic implications. *Virus Research*, 177(1), 35–45. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2013.07.006>
- Birnboim, H. C., & Doly, J. (1979). A rapid alkaline extraction procedure for screening recombinant plasmid DNA. *Nucleic Acids Research*, 7(6), 1513–1523. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/388356>
- Bisaro, D. M. (2006). Silencing suppression by geminivirus proteins. *Virology*, 344(1), 158–168. <https://doi.org/10.1016/J.VIROL.2005.09.041>
- Blancard, D., Laterrot, H., Marchoux, G., & Candresse, T. (2012). *Tomato Diseases: Identification, Biology and Control*. Academic Press. Retrieved from

- https://books.google.com.co/books/about/Tomato_Diseases.html?id=t15CuQAACAAJ&pgis=1
- Bricault, C. A., & Perry, K. L. (2013). Alteration of intersubunit acid-base pair interactions at the quasi-threefold axis of symmetry of Cucumber mosaic virus disrupts aphid vector transmission. *Virology*, *440*(2), 160–170. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2013.02.020>
- Brown, J., Murilo-Zerbini, F., Navas-Castillo, J., Moriones, E., Ramos-Sobrinho, R., Silva, J., ... Varsani, A. (2015). Revision of Begomovirus taxonomy based on pairwise sequence comparisons. *Archives of Virology*. <https://doi.org/10.1007/s00705-015-2398-y>
- Caranta, C., Palloix, A., Gèbré Sélassié, K., Lefebvre, M., Moury, B., & Daubeze, A. (1996). A complementation of two genes originating from susceptible *Capsicum annum* lines confers a new and complete resistance to Pepper Veinal Mottle Virus. *Phytopathology*, *739*–*743*.
- Chaudhary, K. (2018). CRISPR/Cas13a targeting of RNA virus in plants. *Plant Cell Reports*, *0*(0), 1–6. <https://doi.org/10.1007/s00299-018-2297-2>
- Chávez-Calvillo, G., Contreras-Paredes, C. A., Mora-Macias, J., Noa-Carrazana, J. C., Serrano-Rubio, A. A., Dinkova, T. D., ... Silva-Rosales, L. (2016). Antagonism or synergism between papaya ringspot virus and papaya mosaic virus in *Carica papaya* is determined by their order of infection. *Virology*, *489*, 179–191. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2015.11.026>
- Chen, J., Chen, J., & Adams, M. J. (2001). A universal PCR primer to detect members of the Potyviridae and its use to examine the taxonomic status of several members of the family. *Archives of Virology*, *146*(4), 757–766. <https://doi.org/10.1007/s007050170144>
- Chu, F., Chao, C., Chung, M., Chen, C., & Yeh, S. (2001). Completion of the Genome Sequence of Watermelon silver mottle virus and Utilization of Degenerate Primers for Detecting Tospoviruses in Five Serogroups. *Phytopathology*, *91*(4), 361–368. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2001.91.4.361>
- Clark, R., & Lee, S.-H. (2016). Anticancer properties of capsaicin against human cancer. *Anticancer Research*, *36*(3), 837–843.
- Clement, C., de Cristo-Araújo, M., D'Eeckenbrugge, G., Alves Pereira, A., & Picanço-Rodrigues, D. (2010). *Origin and Domestication of Native Amazonian Crops. Diversity* (Vol. 2). <https://doi.org/10.3390/d2010072>
- Codoñer, F. M., Cuevas, J. M., Sánchez-Navarro, J. A., Pallás, V., & Elena, S. F. (2005). Molecular evolution of the plant virus family bromoviridae based on RNA3-encoded

- proteins. *Journal of Molecular Evolution*, 61(5), 697–705.
<https://doi.org/10.1007/s00239-005-0021-7>
- Colinet, D. (1993). Identification of Distinct Potyviruses in Mixedly-Infected Sweetpotato by the Polymerase Chain Reaction with Degenerate Primers. *Phytopathology*, 84(1), 65.
<https://doi.org/10.1094/Phyto-84-65>
- Conn, K. (2006). *Pepper & Eggplant Disease Guide Edited by Pepper & Eggplant Disease Guide. Seminis grow forward.*
- Czosnek, H., Ghanim, M., & Ghanim, M. (2002). The circulative pathway of begomoviruses in the whitefly vector *Bemisia tabaci*— insights from studies with Tomato yellow leaf curl virus. *Annals of Applied Biology*, 140(3), 215–231. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2002.tb00175.x>
- Czosnek, H., Hariton-Shalev, A., Sobol, I., Gorovits, R., & Ghanim, M. (2017). The incredible journey of Begomoviruses in their whitefly vector. *Viruses*, 9(10).
<https://doi.org/10.3390/v9100273>
- Dávila, M. A. G., & Rodríguez, C. P. (2009). Herencia de la resistencia al virus del mosaico deformante del pimentón PepDMV en *Capsicum*. *Acta Agronómica*, 58(4), 316–323.
Retrieved from http://www.revistas.unal.edu.co/index.php/acta_agronomica/article/view/12542/13140
- Dawson, W. O. (1992). Tobamovirus-plant interactions. *Virology*, 186(2), 359–367.
[https://doi.org/10.1016/0042-6822\(92\)90001-6](https://doi.org/10.1016/0042-6822(92)90001-6)
- Dombrovsky, A., Glanz, E., Pearlsman, M., Lachman, O., & Antignus, Y. (2010). Characterization of Pepper yellow leaf curl virus, a tentative new Polerovirus species causing a yellowing disease of pepper. *Phytoparasitica*, 38(5), 477–486.
<https://doi.org/10.1007/s12600-010-0120-x>
- Domingo, E., Sheldon, J., & Perales, C. (2012). Viral Quasispecies Evolution. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 76(2), 159–216.
<https://doi.org/10.1128/MMBR.05023-11>
- Dougherty, W. G., Carrington, J. C., Cary, S. M., & Parks, T. D. (1988). Biochemical and mutational analysis of a plant virus polyprotein cleavage site. *The EMBO Journal*, 7(5), 1281–1287. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/3409865>
- Dubey, V. ., Aminuddin, & Singh, V. P. (2008). First report of a subgroup IA Cucumber mosaic virus isolate from gladiolus in India. <https://doi.org/10.1071/DN08014>
- Dujovny, G., Sasaya, T., Koganesawa, H., Usugi, T., Shohara, K., & Lenardon, S. L. (2000).

- Molecular characterization of a new potyvirus infecting sunflower. *Archives of Virology*, 145(11), 2249–2258. <https://doi.org/10.1007/s007050070018>
- Fang, Y., & Ramasamy, R. P. (2015). Current and prospective methods for plant disease detection. *Biosensors*, 5(3), 537–561. <https://doi.org/10.3390/bios5030537>
- FAO. (2017). FAOSTAT. Retrieved November 7, 2015, from <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>
- Foster, G. D., & Taylor, S. C. (1998). *Plant Virology Protocols: From Virus Isolation to Transgenic Resistance*. Springer Science & Business Media. Retrieved from <https://books.google.com/books?id=9lymiu5mIOEC&pgis=1>
- Fundación de Desarrollo Agropecuario. (1994). Cultivo del Ají.
- García-Cano, E., Resende, R. O., Fernández-Muñoz, R., & Moriones, E. (2006). Synergistic Interaction Between Tomato chlorosis virus and Tomato spotted wilt virus Results in Breakdown of Resistance in Tomato, 96(11), 1263. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-96-1263>
- Gholi-Tolouie, S., Sokhandan-Bashir, N., Davari, M., & Sedghi, M. (2017). The effect of salicylic and jasmonic acids on tomato physiology and tolerance to Cucumber mosaic virus (CMV). *European Journal of Plant Pathology*, 151(1), 101–116. <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1356-9>
- Gibbs, A., & Ohshima, K. (2010). Potyviruses and the Digital Revolution. *Annual Review of Phytopathology*, 48, 205–223. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-073009-114404>
- Goldbach, R., & Peters, D. (1994). Possible causes of the emergence of tospovirus diseases. *Seminars in Virology*. <https://doi.org/10.1006/smvy.1994.1012>
- Gómez, M., García, J., Melgarejo, L., & Bardales, X. (2004). *Caracterización y usos potenciales del banco de germoplasma de ají amazónico*. Retrieved from <https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=dgIJAAQAQBAJ&pgis=1>
- Gonsalves, D., & Garnsey, S. (1989). Cross-Protection Techniques for Control of Plant Virus Diseases in the Tropics. *Plant Disease*, 73(7), 592. <https://doi.org/10.1094/PD-73-0592A>
- Guo, H. S., & Ding, S. W. (2002). A viral protein inhibits the long range signaling activity of the gene silencing signal. *The EMBO Journal*, 21(3), 398–407. <https://doi.org/10.1093/emboj/21.3.398>
- Hancock, M. H., & Nelson, J. A. (2017). Modulation of the NFκB Signalling Pathway by Human Cytomegalovirus. *Virology (Hyderabad)*, 1(1). Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29082387>

- Herrera-Vásquez, J. A., Alfaro-Fernández, A., Córdoba-Sellés, M. C., Cebrián, M. C., Font, M. I., & Jordá, C. (2009). First Report of Tomato torrado virus Infecting Tomato in Single and Mixed Infections with Cucumber mosaic virus in Panama. *Plant Disease*, 93(2), 198–198. <https://doi.org/10.1094/PDIS-93-2-0198A>
- Hipper, C., Brault, V., Ziegler-Graff, V., & Revers, F. (2013). Viral and Cellular Factors Involved in Phloem Transport of Plant Viruses. *Frontiers in Plant Science*, 4(May), 1–24. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00154>
- Hoffmann, K., Verbeek, M., Romano, A., Dullemans, A. M., Van Den Heuvel, J. F. J. M., & Van Der Wilk, F. (2001). Mechanical transmission of poleroviruses. *Journal of Virological Methods*, 91(2), 197–201. [https://doi.org/10.1016/S0166-0934\(00\)00256-1](https://doi.org/10.1016/S0166-0934(00)00256-1)
- Hull, R. (2009). *Comparative Plant Virology* (Second Edi). Elsevier Inc.
- ICTV. (2011). *Virus Taxonomy Classification and Nomenclature of Viruses*. (A. M. Q. King, E. Lefkowitz, M. J. Adams, & E. B. Carstens, Eds.) (Ninth Edit). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384684-6.00115-4>
- ICTV. (2017). Virus Taxonomy: The Classification and Nomenclature of Viruses The Online (10th) Report of the ICTV. Retrieved April 18, 2018, from <https://talk.ictvonline.org/taxonomy/>
- Jain, R. K., Pappu, S. S., Pappu, H. R., Culbreath, A. K., & Todd, J. W. (1998). Molecular Diagnosis of Tomato Spotted Wilt Tospovirus Infection of Peanut and Other Field and Greenhouse Crops. *Plant Disease*, 82(8), 900–904. <https://doi.org/10.1094/PDIS.1998.82.8.900>
- Jones, D. T., Taylor, W. R., & Thornton, J. M. (1992). The rapid generation of mutation data matrices from protein sequences. *Computer Applications in the Biosciences: CABIOS*, 8(3), 275–282. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1633570>
- Jones, R. (2014a). Trends in plant virus epidemiology: opportunities from new or improved technologies. *Virus Research*, 186, 3–19. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2013.11.003>
- Jones, R. (2014b). Virus disease problems facing potato industries worldwide: viruses found, climate change implications, rationalizing virus strain nomenclature, and addressing the Potato virus Y issue. In *The potato: botany, production and uses* (pp. 202–224). Wallingford: CABI. <https://doi.org/10.1079/9781780642802.0202>
- Kenyon, L., Kumar, S., Tsai, W. S., & Hughes, J. d A. (2014). *Virus Diseases of Peppers (Capsicum spp.) and Their Control. Advances in Virus Research* (1st ed., Vol. 90).

- Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801246-8.00006-8>
- Khan, M. Z., Haider, S., Mansoor, S., & Amin, I. (2019). Targeting Plant ssDNA Viruses with Engineered Miniature CRISPR-Cas14a. *Trends in Biotechnology*. <https://doi.org/10.1016/J.TIBTECH.2019.03.015>
- Knierim, D., Tsai, W. S., & Kenyon, L. (2013). Analysis of sequences from field samples reveals the presence of the recently described pepper vein yellows virus (genus Polerovirus) in six additional countries. *Archives of Virology*, *158*(6), 1337–1341. <https://doi.org/10.1007/s00705-012-1598-y>
- Kumar, S., Stecher, G., Tamura, K., & Dudley, J. (2016). MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets Downloaded from. *Mol. Biol. Evol*, *33*(7), 1870–1874. <https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Langeveld, S. A., Dore, J., Memelink, J., Derks, A. F. L. M., Vlugt, C. I. M. Van Der, Asjes, C. J., & Bol, J. F. (1991). Identification of potyviruses using the polymerase chain reaction with degenerate primers, 1531–1541.
- Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., McGettigan, P. A., McWilliam, H., ... Higgins, D. G. (2007). Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics (Oxford, England)*, *23*(21), 2947–2948. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm404>
- Letschert, B., Adam, G., Lesemann, D., Willingmann, P., & Heinze, C. (2002). Detection and differentiation of serologically cross-reacting tobamoviruses of economical importance by RT-PCR and RT-PCR-RFLP. *Journal of Virological Methods*, *106*(1), 1–10. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12367724>
- Lin, F.-J., Bosquée, E., Liu, Y.-J., Chen, J.-L., Yong, L., & Francis, F. (2016). Impact of aphid alarm pheromone release on virus transmission efficiency: When pest control strategy could induce higher virus dispersion. *Journal of Virological Methods*, *235*, 34–40. <https://doi.org/10.1016/J.JVIROMET.2016.05.009>
- López-López, K., Jara-Tejada, F., & Vaca-Vaca, J. C. (2014). Nuevos hospederos alternativos de Begomovirus identificados en el Valle del Cauca. *Fitopatología Colombiana*, *38*(September), 19–23.
- López-López, K., Otavo-Fiscal, D., & Vaca-Vaca, J. C. (2012). Búsqueda de hospederos alternativos del virus del mosaico amarillo de la papa, un begomovirus que afecta cultivos de tomate en el Valle del Cauca. *Acta Agronomica*, *61*(SPL.ISS.), 24–25.
- López, M. M., Llop, P., Olmos, A., Marco-Noales, E., Cambra, M., & Bertolini, E. (2009). Are molecular tools solving the challenges posed by detection of plant pathogenic bacteria and viruses? *Current Issues in Molecular Biology*, *11*(1), 13–46.

- Lozano, G., Moriones, E., & Navas-Castillo, J. (2004). First Report of Sweet Pepper (*Capsicum annuum*) as a Natural Host Plant for Tomato chlorosis virus. *Plant Disease*, 88(2), 224–224. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.2.224A>
- Majeed, U., Yaqoob, U., Qazi, H. A., Ahmad, S., & John, R. (2018). CRISPR/Cas system as an emerging technology to enhance plant viral immunity. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 103(December 2017), 107–113. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2018.05.006>
- Martelli, G., Agranovsky, A., Bar-Joseph, M., Boscia, D., Candresse, T., Coutts, R., ... Yoshikawa, N. (2002). The family Closteroviridae revised. *Archives of Virology*, 147(10), 2039–2044. <https://doi.org/10.1007/s007050200048>
- Martelli, G. P., Adams, M. J., Kreuze, J. F., & Dolja, V. V. (2007). Family Flexiviridae: a case study in virion and genome plasticity. *Annual Review of Phytopathology*, 45, 73–100. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.45.062806.094401>
- Martin, R. R., Delano, J., & Lévesque, A. (2000). Impacts of Molecular Diagnostic Technologies on Plant Disease Management. *Annual Review of Plant Pathology*, 38(1), 207–239. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.031902.135035>
- Martin, R. R., Keese, P. K., Gerlach, W. L., & Young, M. J. (1990). Evolution and Molecular Biology of Luteoviruses, (15), 341–363.
- Mauck, K. E., De Moraes, C. M., & Mescher, M. C. (2014). Evidence of local adaptation in plant virus effects on host-vector interactions. *Integrative and Comparative Biology*, 54(2), 193–209. <https://doi.org/10.1093/icb/icu012>
- Mejía-Teniente, L., Durán-Flores, B. A., Torres-Pacheco, I., González-Chavira, M. M., Rivera-Bustamante, R. F., Feregrino-Perez, A. A., ... Guevara-González, R. G. (2019). Hydrogen peroxide protects pepper (*Capsicum annuum* L.) against pepper golden mosaic geminivirus (PepGMV) infections. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 106(October 2018), 23–29. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2018.11.008>
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. (2013). Área Cosechada y Producción Rendimiento Producción de Ají en Colombia , 2003-2013 Participación del cultivo en área cosechada y producción Permanente. *Agronet*, 1–5. Retrieved from www.agronet.gov.co
- Moffat, A. S. (1999). PLANT PATHOLOGY:Geminiviruses Emerge as Serious Crop Threat. *Science*, 286(5446), 1835–1835. <https://doi.org/10.1126/science.286.5446.1835>
- Morales-Euse, J. (2016). *Detección de virus DNA que afectan Cultivos de Ají (Capsicum spp.) en el norte del Valle del Cauca*. Universidad Nacional de Colombia.

- Morales, F., Martínez, A. K., Velasco, A. C., Arroyave, J. A., & Olaya, C. (2005). Identificación de un potyvirus que afecta ají y pimentón (*Capsicum* spp.) en el Valle del Cauca. *Fitopatol. Colomb.* 24(2):77 - 80.
- Morales, F., Muñoz, C., Castaño, M., & Velasco, A. C. (2000). Geminivirus transmitidos por mosca blanca en Colombia. Retrieved from <http://ciat-library.ciat.cgiar.org:8080/xmlui/handle/123456789/4334>
- Moury, B., & Simon, V. (2011). DN/dS-based methods detect positive selection linked to trade-offs between different fitness traits in the coat protein of potato virus y. *Molecular Biology and Evolution*, 28(9), 2707–2717. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr105>
- Moury, B., & Verdin, E. (2012). Viruses of Pepper Crops in the Mediterranean Basin. In *Advances in virus research* (Vol. 84, pp. 127–162). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394314-9.00004-X>
- Muhire, B. M., Varsani, A., & Martin, D. P. (2014). SDT: A Virus Classification Tool Based on Pairwise Sequence Alignment and Identity Calculation. *PLOS ONE*, 9(9), e108277. <https://doi.org/10.1371/JOURNAL.PONE.0108277>
- Murilo-Zerbini, F., Briddon, R. W., Idris, A., Martin, D. P., Moriones, E., Navas-Castillo, J., ... Varsani, A. (2017). ICTV virus taxonomy profile: Geminiviridae. *Journal of General Virology*, 98, 131–133. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.000738>
- Nagata, T., Inoue-Nagata, A. K., Smid, H. M., Goldbach, R., & Peters, D. (1999). Tissue tropism related to vector competence of *Frankliniella occidentalis* for tomato spotted wilt tospovirus. *Journal of General Virology*, 80(2), 507–515.
- Navas-Castillo, J., Fiallo-Olivé, E., & Sánchez-Campos, S. (2011). *Emerging Virus Diseases Transmitted by Whiteflies*. *Annual Review of Phytopathology* (Vol. 49). <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-072910-095235>
- Oparka, K. J., & Cruz, S. S. (2000). THE GREAT ESCAPE: Phloem Transport and Unloading of Macromolecules. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51(1), 323–347. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.51.1.323>
- Owen, J., & Palukaitis, P. (1988). Characterization of cucumber mosaic virus. I. Molecular heterogeneity mapping of RNA 3 in eight CMV strains. *Virology*, 166(2), 495–502. Retrieved from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/3176343>
- Palukaitis, P., & Garcia-Arenal, F. (2003). *Cucumoviruses*, 62.
- Palukaitis, P., & Zaitlin, M. (1997). Replicase-Mediated Resistance to Plant Virus Disease. *Advances in Virus Research*, 48, 349–377. [https://doi.org/10.1016/S0065-3527\(08\)60292-4](https://doi.org/10.1016/S0065-3527(08)60292-4)

- Perry, K. L., Zhang, L., & Palukaitis, P. (1998). Amino Acid Changes in the Coat Protein of Cucumber Mosaic Virus Differentially Affect Transmission by the Aphids *Myzus persicae* and *Aphis gossypii*, *210*, 204–210.
- Pickersgill, B. (2007). Domestication of plants in the Americas: insights from Mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany*, *100*(5), 925–940. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm193>
- Pruss, G. J., Ge, X., Shi, X. M., Carrington, J. C., & Bowman Vance, V. (1997). Plant viral synergism: the potyviral genome encodes a broad-range pathogenicity enhancer that transactivates replication of heterologous viruses. *The Plant Cell*, *9*(June), 859–868. <https://doi.org/10.1105/tpc.9.6.859>
- Radwan, D. E. M., Lu, G., Fayez, K. A., & Mahmoud, S. Y. (2008). Protective action of salicylic acid against bean yellow mosaic virus infection in *Vicia faba* leaves. *Journal of Plant Physiology*, *165*(8), 845–857. <https://doi.org/10.1016/J.JPLPH.2007.07.012>
- Ramesh, S. V., Sahu, P. P., Prasad, M., Praveen, S., & Pappu, H. R. (2017). Geminiviruses and plant hosts: A closer examination of the molecular arms race. *Viruses*, *9*(9), 1–21. <https://doi.org/10.3390/v9090256>
- Ranilla, L., Kwon, Y., Apostolidis, E., & Shetty, K. (2010). Phenolic compounds, antioxidant activity and in vitro inhibitory potential against key enzymes relevant for hyperglycemia and hypertension of commonly used medicinal plants, herbs and spices in Latin America. *Bioresource Technology*, *101*(12), 4676–4689. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.01.093>
- Robaglia, C., Durand-Tardif, M., Tronchet, M., Boudazin, G., Astier-Manifacier, S., & Casse-Delbart, F. (1989). Nucleotide Sequence of Potato Virus Y (N Strain) Genomic RNA. *Journal of General Virology*, *70*(4), 935–947. <https://doi.org/10.1099/0022-1317-70-4-935>
- Rojas, M. R., Hagen, C., Lucas, W. J., & Gilbertson, R. L. (2005). Exploiting chinks in the plant's armor: evolution and emergence of geminiviruses. *Annual Review of Phytopathology*, *43*, 361–394. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.135939>
- Roossinck, M. J. (2003). Plant RNA virus evolution. *Current Opinion in Microbiology*, *6*(4), 406–409. [https://doi.org/10.1016/S1369-5274\(03\)00087-0](https://doi.org/10.1016/S1369-5274(03)00087-0)
- Roossinck, M. J., & García-Arenal, F. (2015). Ecosystem simplification, biodiversity loss and plant virus emergence. *Current Opinion in Virology*, *10*, 56–62. <https://doi.org/10.1016/j.coviro.2015.01.005>

- Roossinck, M., Zhang, L., & Hellwald, K. (1999). Rearrangements in the 5' nontranslated region and phylogenetic analyses of cucumber mosaic virus RNA 3 indicate radial evolution of three subgroups. *Journal of Virology*, *73*(8), 6752–6758. Retrieved from <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=112760&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- Ryang, B. S., Kobori, T., Matsumoto, T., Kosaka, Y., & Ohki, S. T. (2004). Cucumber mosaic virus 2b protein compensates for restricted systemic spread of Potato virus Y in doubly infected tobacco. *Journal of General Virology*, *85*(11), 3405–3414. <https://doi.org/10.1099/vir.0.80176-0>
- Saitou, N., & Nei, M. (1987). The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, *4*(4), 406–425. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454>
- Salem, N., Mansour, A., Ciuffo, M., Falk, B. W., & Turina, M. (2016). A new tobamovirus infecting tomato crops in Jordan. *Archives of Virology*, *161*(2), 503–506. <https://doi.org/10.1007/s00705-015-2677-7>
- Sastry, K. S. (2013). *Introduction to plant virus and viroid disease in the tropics. Plant Virus and Viroid Diseases in the Tropics* (Vol. 1). <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6524-5>
- Savenkov, E. I., & Valkonen, J. P. T. (2001). Potyviral Helper-Component Proteinase Expressed in Transgenic Plants Enhances Titers of Potato Leaf Roll Virus but Does Not Alleviate Its Phloem Limitation. *Virology*, *283*(2), 285–293. <https://doi.org/10.1006/viro.2000.0838>
- Schenk, M. F., Hamelink, R., van der Vlugt, R. A. A., Vermunt, A. M. W., Kaarsenmaker, R. C., & Stijger, I. C. C. M. M. (2010). The use of attenuated isolates of Pepino mosaic virus for cross-protection. *European Journal of Plant Pathology*, *127*(2), 249–261. <https://doi.org/10.1007/s10658-010-9590-4>
- Scott, S. W. (2006). Bromoviridae and Allies. *ELS. John Wiley & Sons*, 1–7. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0000745.pub3>
- Seal, S. E., VandenBosch, F., & Jeger, M. J. (2006). Factors influencing begomovirus evolution and their increasing global significance: Implications for sustainable control. *Critical Reviews in Plant Sciences*, *25*(1), 23–46. <https://doi.org/10.1080/07352680500365257>
- Seo, J. K., Kang, S. H., Seo, B. Y., Jung, J. K., & Kim, K. H. (2010). Mutational analysis of interaction between coat protein and helper component-proteinase of Soybean mosaic

- virus involved in aphid transmission. *Molecular Plant Pathology*, 11(2), 265–276. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2009.00603.x>
- Shukla, D. D., Ward, C. W., & Brunt, A. A. (1994). The Potyviridae. Retrieved from <http://www.cabdirect.org/abstracts/19952304874.html;jsessionid=D6BEA6424A05E7D3703EA9566A1F95C4>
- Singh, C., & Nie, X. (2002). Nucleic acid hybridization for plant virus and viroid detection. In J. Khan & J. Dijkstra (Eds.), *Plant Viruses as Molecular Pathogens* (Vol. 163, p. 1069). [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(02\)00248-0](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(02)00248-0)
- Syller, J. (2006). The roles and mechanisms of helper component proteins encoded by potyviruses and caulimoviruses. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 67(3–5), 119–130. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2005.12.005>
- Takeshita, M., Shigemune, N., Kikuhara, K., Furuya, N., & Takanami, Y. (2004). Spatial analysis for exclusive interactions between subgroups I and II of Cucumber mosaic virus in cowpea. *Virology*, 328(1), 45–51. <https://doi.org/10.1016/J.VIROL.2004.06.046>
- Tamura, K., Nei, M., & Kumar, S. (2004). Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30), 11030–11035. <https://doi.org/10.1073/pnas.0404206101>
- Urcuqui-Inchima, S., Haenni, A. L., & Bernardi, F. (2001). Potyvirus proteins: A wealth of functions. *Virus Research*, 74(1–2), 157–175. [https://doi.org/10.1016/S0168-1702\(01\)00220-9](https://doi.org/10.1016/S0168-1702(01)00220-9)
- Vaca-Vaca, J. C., Betancurt-Pérez, J. F., & López-López, K. (2011). Detección, identificación y localización geográfica de Begomovirus que afectan al tomate en Colombia Detection , identification and geographical localization of tomato-infecting Begomovirus in Colombia. *Revista Colombiana de Biotecnología*, XIII(1), 115–122.
- Vaca-Vaca, J. C., Jara-Tejada, F., & López-López, K. (2018). Croton golden mosaic virus: a new bipartite begomovirus isolated from *Croton hirtus* in Colombia. *Archives of Virology*, 163(11), 3199–3202. <https://doi.org/10.1007/s00705-018-3989-1>
- Wahyuni, W. S., Dietzgen, R. G., Hanada, K., & Franckil, R. I. B. (1992). Serological and biological variation between and within subgroup I and II strains of cucumber mosaic virus. *Plant Pathology*, 41(3), 282–297. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1992.tb02350.x>
- Wege, C., Saunders, K., Stanley, J., & Jeske, H. (2001). Comparative analysis of tissue tropism of bipartite geminiviruses. *Journal of Phytopathology*, 149(6), 359–368.

- <https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.2001.00640.x>
- Wege, C., & Siegmund, D. (2007). Synergism of a DNA and an RNA virus: Enhanced tissue infiltration of the begomovirus Abutilon mosaic virus (AbMV) mediated by Cucumber mosaic virus (CMV). *Virology*, 357(1), 10–28. <https://doi.org/10.1016/j.virol.2006.07.043>
- Whitfield, A. E., Ullman, D. E., & German, T. L. (2005). Tospovirus-Thrips Interactions. *Annual Review of Phytopathology*, 43(1), 459–489. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.140017>
- Wintermantel, W. M., Wisler, G. C., Anchieta, A. G., Liu, H. Y., Karasev, A. V., & Tzanetakis, I. E. (2005). The complete nucleotide sequence and genome organization of tomato chlorosis virus. *Archives of Virology*, 150(11), 2287–2298. <https://doi.org/10.1007/s00705-005-0571-4>
- Wylie, S. J., Adams, M., Chalam, C., Kreuze, J., López-Moya, J. J., Ohshima, K., ... Zerbini, F. M. (2017). ICTV Virus Taxonomy Profile: Potyviridae. *Journal of General Virology*, 98(3), 352–354. <https://doi.org/10.1099/jgv.0.000740>
- Yeh, S.-D., & Gonsalves, D. (1994). Practices and Perspective of Control of Papaya Ringspot Virus by Cross Protection. In *In: Harris K.F. (eds) Advances in Disease Vector Research. Advances in Disease Vector Research* (pp. 237–257). Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-2590-4_9
- Zeyen, R. J., & Berger, P. H. (1990). Is the concept of short retention times for aphid-borne nonpersistent plant viruses sound? *Phytopathology*, 80(9), 769–771.
- Zheng, L., Rodoni, B. C., Gibbs, M. J., & Gibbs, A. J. (2010). A novel pair of universal primers for the detection of potyviruses. *Plant Pathology*, 59(2), 211–220. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02201.x>