

Begomovirus de afectación en tomate: una revisión sistemática de los rangos de plantas hospedantes, su sintomatología y sus métodos de diagnóstico

Royer E Norato Romero¹, <https://orcid.org/0000-0001-8101-2262>

Ligia C Sánchez Leal², <https://orcid.org/0000-0001-7796-1326>

¹Universidad Colegio Mayor de Cundinamarca. Calle 28# 5B-02. Bogotá. Colombia. CP 110311.

²Universidad Colegio Mayor de Cundinamarca Calle 28# 5B-02. Bogotá. Colombia. CP 110311.

Autor para correspondencia e-mail: rnrato@unicolmayor.edu.co; lconsuelosanchez@unicolmayor.edu.co

RESUMEN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) constituye uno de los cultivos de mayor importancia a nivel mundial, tanto así, que su producción para el año 2019 estuvo por encima de los 180 millones de toneladas. No obstante, el cultivo de tomate es susceptible a diversidad de enfermedades virales. Se estima que existen 136 especies de virus que afectan este cultivo. Los begomovirus son virus de ADN, monopartita o bipartita, que generan diversidad de enfermedades en el tomate y contribuyen a pérdidas económicas significativas, su vector es la mosca blanca (*Bemisia tabaci*) (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae). Se le atribuye la transferencia de begomovirus entre plantas hospedantes distintas, que favorecen las infecciones mixtas en los cultivos y mayor variedad por el proceso de recombinación. El objetivo fue realizar un estudio sistemático sobre el rango de plantas hospedantes de begomovirus de afectación en tomate y sus métodos de diagnóstico. Se realizó una búsqueda sistemática de publicaciones alusivas al tema en las bases de datos Google académico, Pubmed y ResearchGate, desde el año 2000 hasta el año 2020. Como resultados se aplicaron criterios de inclusión y exclusión sobre las publicaciones, para su elegibilidad. Se identificaron, un total de 210 plantas hospedantes de begomovirus, repartidas en 39 familias. Adicionalmente, las técnicas de mayor aplicabilidad en los estudios para el diagnóstico de begomovirus en plantas hospedantes, son de carácter molecular (PCR. Secuenciación e hibridación) en comparación con las técnicas basadas en inmunoensayos.

Palabras clave: *Bemisia tabaci*, reservorios, *Solanum lycopersicum* L., TYLCV

Begomovirus affecting tomato: a systematic review of the ranges of host plants, their symptomatology and their diagnostic methods

ABSTRACT

The tomato (*Solanum lycopersicum* L.) is one of the most important crops worldwide, so much so that its production for the year 2019 was above 180 million tons. However, the tomato crop is susceptible to a variety of viral diseases, it is estimated that there are 136 species of virus that affect this crop. Begomoviruses are DNA viruses, monopartite or bipartite, that generate a diversity of diseases in tomato and contribute to significant economic losses, their vector is the whitefly (*Bemisia tabaci*) (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae), which is the one to which the transfer of begomoviruses between different host plants, which favor mixed infections in crops and greater variety due to the recombination process. The objective of this study was to carry out a systematic study on the range of host plants of tomato begomoviruses and their diagnostic methods. A systematic search for publications alluding to the subject was carried out in the academic Google, Pubmed and ResearchGate databases, from the year 2000 to the year 2020, applying inclusion

and exclusion criteria on the publications, for their eligibility. Results a total of 210 begomovirus host plants, distributed in 39 families, were identified. Additionally, the techniques of greater applicability in studies for the diagnosis of begomoviruses in host plants are of a molecular nature (PCR, Sequencing, and Hybridization) compared to techniques based on immunoassays.

Keywords: *Bemisia tabaci*, reservoirs, *Solanum lycopersicum* L., TYLCV

INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) constituye uno de los cultivos más importantes, ya que es una de las hortalizas de mayor producción en todo el mundo, además de ser considerado como una de las verduras preferidas en diferentes naciones (Salehi *et al.*, 2019). Para el año 2019, según la Base de datos estadísticos corporativos de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAOSTAT, por sus siglas en inglés), su producción estuvo por encima de 180 millones de toneladas, siendo el continente asiático el de mayor productividad, con el 62%, seguido de América con el 13.2%, Europa con 12.6%, África con 12% y por último Oceanía con 0.2%. El consumo de tomate es alto a nivel mundial, esto se debe a sus grandes beneficios, atribuidos a su contenido rico en carotenoides, ácido ascórbico, vitamina E y compuestos fenólicos, que se han asociado con la disminución del riesgo de ciertos tipos de cáncer y además algunos de ellos, tienen capacidad antioxidante (Frusciante *et al.*, 2007). No obstante, el cultivo de tomate es susceptible a diversas enfermedades virales y se estima que existen 136 especies de virus que lo afectan (Hanssen y Lapidot, 2010).

Los virus que provocan enfermedades en tomate tienen un genoma de ADN o ARN. La familia Geminiviridae es la única cuyo material genético es de ADN (Ong *et al.*, 2020). Está conformada por 14 géneros: *Becurtovirus*, *Begomovirus*, *Capulavirus*, *Citlodavirus*, *Curtovirus*, *Eragrovirus*, *Grablovirus*, *Maldovirus*, *Mastrevirus*, *Mulcilevirus*, *Opunvirus*, *Topilevirus*, *Topocuvirus* y *Turncurtovirus* (Roumagna *et al.*, 2021). El género *Begomovirus* es el más grande dentro de la familia, con más de 400 especies registradas (Fiallo *et al.*, 2020). Los begomovirus están provistos de genoma de ADN monopartito o bipartito, con un tamaño de 2.6 a 2.8 kb, encapsulados en partículas quasi-isométricas con una diámetro de 20 a

30 nm (Seal *et al.*, 2006). Los dos componentes presentes en los begomovirus bipartitas se denominan ADN-A y ADN-B. El ADN-A codifica para la proteína de la cubierta (CP), proteína de la capa previa (AV2), proteína asociada a la replicación (REp), proteína potenciadora de la replicación (REn) y proteína (C4). Estas proteínas están encargadas de la replicación del ADN, el control de la expresión génica, la inhibición de las defensas del hospedante y la encapsidación. Por otro lado, el ADN-B codifica para la proteína lanzadera nuclear (NSP) y la proteína de movimiento (MP), involucradas en el movimiento intra e intercelular (Briddon *et al.*, 2010; Gnanasekaran *et al.*, 2019). El vector de los begomovirus es la mosca blanca *Bermicia tabaci* (Gennadius) (Hemiptera: Aleyrodidae) de la que se conocen más de 35 especies crípticas (Guo *et al.*, 2019).

Se han descrito 67 especies de begomovirus, que afectan el tomate (Melgarejo *et al.*, 2013). Los síntomas característicos de la infección comprenden: color amarillento de las hojas, rizado hacia dentro de las hojas y retraso en el crecimiento de las plantas (Mondal *et al.*, 2019). Una de las enfermedades que generan los begomovirus en las plantas de tomate es el rizado amarillo de la hoja del tomate (TYLC, por sus siglas en inglés), causada por un complejo de especies de begomovirus, que conducen a la disminución del crecimiento general de la planta, descenso en el rendimiento y pérdida de la producción, especialmente cuando la infección se produce en la etapa temprana del desarrollo (Moriones y Navas, 2000). Tanto es el impacto, que se han notificado pérdidas significativas para la producción de tomate a causa de la infección por begomovirus en Oriente Medio, África, Europa, Asia, América y el Caribe (Aidawati *et al.*, 2007).

Para el diagnóstico de begomovirus, se han establecido técnicas basadas en la inmunodetección, dentro de las que

contemplan: aglutinación, radioinmunoensayos y precipitación. En adición a lo anterior, también se utilizan técnicas de carácter molecular, que incluyen: transferencia Southern, reacción en cadena de la polimerasa (PCR), PCR anidada, PCR múltiple, PCR en tiempo real, secuenciación de ADN, amplificación en círculo rodante (RCA) y la amplificación isotérmica mediada por bucle (LAMP) (Saxena y Verma, 2017).

Las arvenses actúan como hospedantes naturales para diferentes virus vegetales, entre ellos los begomovirus, además son una fuente de inóculo primario de virus para la transmisión de la mosca blanca (Kyallo *et al.*, 2017). Se estima que *B. tabaci* tiene más de 500 plantas hospedantes en todo el mundo (Morales y Anderson, 2001) y es a quien se le atribuye la transferencia de begomovirus entre hospedantes distintos, lo que favorece las infecciones mixtas en los cultivos y mayor variedad por el proceso de recombinación (Lefevre y Moriones, 2015). De las familias de plantas, Malvaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae y Solanaceae, se han informado varias especies hospedantes de begomovirus (Lima *et al.*, 2013).

Atendiendo a ello, es importante el diagnóstico y control de arvenses hospedantes de begomovirus que afectan el cultivo de tomate, ya que su influencia radica, en las pérdidas económicas significativas, que se puedan evitar en un futuro. Teniendo en cuenta lo anterior, el objetivo de este trabajo fue realizar un estudio sistemático sobre el rango de plantas hospederas de begomovirus en tomate y sus métodos de diagnóstico, teniendo así un contexto del estado de la investigación en relación con el tema, diferentes bases de datos tales como: Google Académico, Pubmed y Researchgate, durante el periodo de tiempo comprendido entre el año 2000 al 2020. A partir de ello derivó en una comparación de los métodos de diagnóstico y de hospedantes registrados en las publicaciones pertinentes en el tema de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Fuentes de información

Para la realización de este trabajo se tuvieron en cuenta los parámetros establecidos en los elementos de informes preferidos para

revisiones sistemáticas y meta-análisis (PRISMA). Se efectuó una búsqueda de información en las bases de datos: Pubmed, Google Académico y ResearchGate, con el fin de dar respuesta a la pregunta ¿Cuál es el rango de plantas hospedantes de begomovirus que afectan el cultivo de tomate y qué técnicas se utilizan para su identificación?.

Criterios de inclusión

Elegibilidad. Para la búsqueda inicial en las fuentes, se incluyeron publicaciones de diferente tipo escritas en español, inglés y portugués que abordaran la temática tratada.

Palabras clave. Para la búsqueda en las bases de datos, se emplearon los siguientes términos: 'Hospedantes de begomovirus', 'Reservorios de begomovirus', 'Arvenses hospedantes de begomovirus'. A raíz que ciertos begomovirus llevan el nombre de la planta donde inicialmente se aislaron, pero afectan otras especies vegetales se incluyó en la búsqueda 'Plantas hospedantes de Begomovirus de afectación en tomate, tabaco y papa' e 'Identificación de plantas hospedantes de begomovirus'.

Idioma y tipo de literatura. Las publicaciones seleccionadas se limitaron a artículos de revisión e investigación, así como a informes y actas escritas en español, inglés y portugués.

Extracción de datos. De cada estudio, se extrajo el año y ubicación de la publicación, los begomovirus identificados, la metodología utilizada para la identificación de begomovirus, las familias y especies de plantas consideradas como reservorios y la sintomatología, en caso que se describiera. Esta información, se almacenó en una base de datos propia, creada en la herramienta Excel de Microsoft Office.

Criterios de exclusión

De forma preliminar, se revisaron títulos y resúmenes para descartar aquellas publicaciones que no correspondieran con la temática de la revisión.

Año de estudio. La búsqueda en las diferentes fuentes se realizó en un periodo comprendido desde el año 2000 al 2020.

Publicaciones repetidas. A partir de una base de datos, se excluyeron las publicaciones que por título estaban repetidas y las que su acceso era limitado.

Selección de estudio. Se hizo una selección de publicaciones, en base al título y resumen, posteriormente se obtuvo, en texto completo cada una de las publicaciones, que se sometieron a análisis para exclusión de:

- Publicaciones que no estuvieran dentro de los rangos de tiempo establecidos.
- Publicaciones que describen plantas hospedantes de géneros diferentes a begomovirus.
- Publicaciones que no incluyeran plantas hospedantes de begomovirus que afectan el cultivo de tomate .

RESULTADOS

Con los criterios de búsqueda establecidos, se obtuvieron un total de 874 publicaciones en el rango de tiempo comprendido desde el año 2000 hasta el año 2020 (Pubmed: 155, Google Académico: 468 y ResearchGate: 251). En base al título y resumen se eliminaron 800 publicaciones, debido a que no cumplían con los criterios de inclusión formulados y la pregunta de investigación del estudio. Las 74 publicaciones restantes, se seleccionaron para lectura de texto completo. A partir de Mendeley (software de gestión de referencias), se identificaron 13 publicaciones repetidas, que fueron eliminadas. Finalmente, se obtuvieron 61 publicaciones científicas para realizar esta revisión (Figura 1).

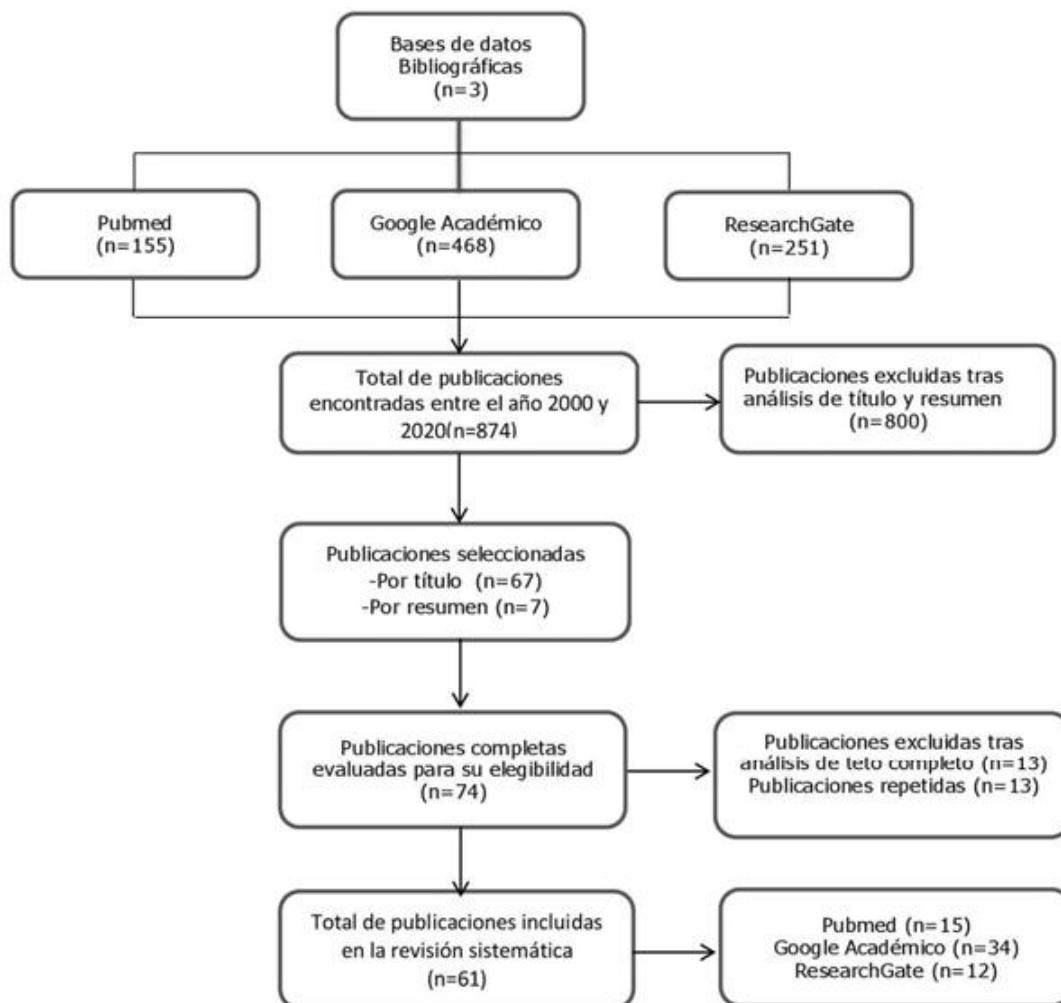


Figura 1. Diagrama de flujo del proceso de identificación y selección de publicaciones para ser incluidos en la revisión sistemática.

La mayoría de las publicaciones, fueron divulgadas en los años 2014 y 2015 con (19.67%) junto a 2012 y 2020 con (16.39%). (Figura 2). Para el año 2014 no se identificaron publicaciones, que cumplieran con los criterios de selección. Asia (39.34%), Sudamérica (24.59%) y Europa (14.75%) fueron las ubicaciones geográficas, donde se concentraron la mayoría de las publicaciones correspondientes a la temática (78.68%).

En las publicaciones revisadas, se identificaron 26 begomovirus, que afectan el cultivo de tomate que se organizaron en una tabla, en donde se dispone, de su acrónimo y nombre completo. El registro de las especies de *Begomovirus*, se constató con el Comité Internacional de Taxonomía de Virus (ICTV, por sus siglas en inglés) (Tabla 1). *Tomato yellow leaf curl virus* (TYLCV), fue el que tuvo mayor presencia en este estudio, y se informó en 18 publicaciones, seguido del

Tomato leaf curl New Delhi virus (ToLCNDV) y *Tomato severe rugose virus* (ToSRV) con cinco. Los demás begomovirus, se describen en uno o dos publicaciones. Cabe aclarar, que dentro de TYLCV, se incluyen cepas como TYLCV-Sar y TYLCV-Is referidas por Sánchez *et al.* (2000) y Jordá *et al.* (2001), así como TYLCV-Mld (Morilla *et al.*, 2005; Polston *et al.*, 2006) y TYLCV-Alm (Morilla *et al.*, 2005). En el estudio de Sohrab (2017) se hizo alusión a una posible variante de ToLCSDV y otros autores como Kon y Gilbertson (2011) informaron sobre una variante del *Virus de Kumasi del enrollamiento de la hoja del tomate* (ToLCKuV) denominado ToLCKuV-TG. Las publicaciones que solo se limitaron a la identificación del género *Begomovirus*, se agruparon con los estudios en los que no fue posible definir una especie. En adición a lo anterior, en seis publicaciones, se mencionaron satélites de begomovirus (Tabla 1).

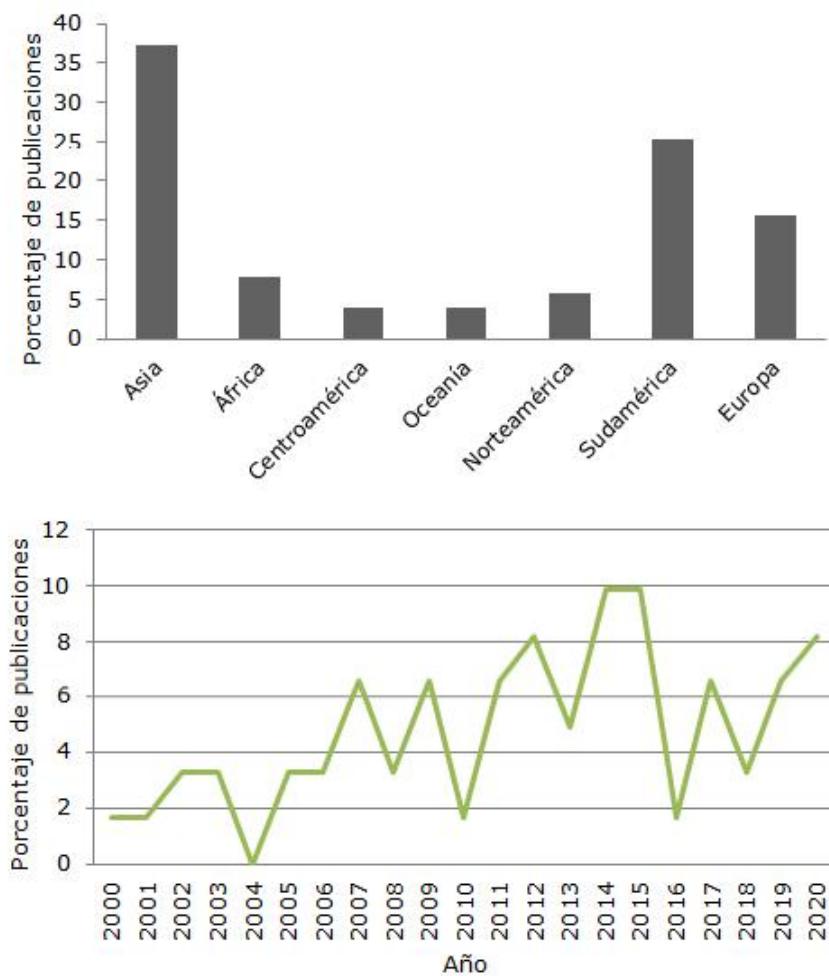


Figura 2. Porcentaje de publicaciones por año y ubicación geográfica sobre *Begomovirus* en tomate en el periodo 2000-2020 en varias bases de datos.

Tabla 1. Listado de begomovirus identificados en las publicaciones.

Nombre del Virus / Acrónimo	Referencias
<i>Tomato yellow leaf curl virus / (TYLCV)</i>	Sánchez <i>et al.</i> (2000); Jordá <i>et al.</i> (2001); Kashina <i>et al.</i> (2002); Font <i>et al.</i> (2005); Morilla <i>et al.</i> (2005); Polston <i>et al.</i> (2006); Gámez <i>et al.</i> (2009); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Li <i>et al.</i> (2014); Kil <i>et al.</i> (2014a); Kil <i>et al.</i> (2014b); Kil <i>et al.</i> (2014c); Zammouri y Hattab (2014); Cañizares <i>et al.</i> (2015); Smith <i>et al.</i> (2015); Sohrab (2015); Campbell <i>et al.</i> (2017); Li <i>et al.</i> (2017)
<i>Tomato leaf curl New Delhi virus/(ToLCNDV)</i>	Sivalingam y Verma (2007); Roy <i>et al.</i> (2013); Kushwaha <i>et al.</i> (2015); Juárez <i>et al.</i> (2019); Bragard <i>et al.</i> (2020)
<i>Tomato severe rugose virus /(ToSRV)</i>	Barreto <i>et al.</i> (2013); Macedo <i>et al.</i> (2015); Duarte <i>et al.</i> (2019); Gorayeb <i>et al.</i> (2020); Bergamin <i>et al.</i> (2020)
<i>Tomato leaf curl Gujarat virus /(ToLCGUV)</i>	Silvalingam y Verma (2007); Mubin <i>et al.</i> (2012)
<i>Tomato yellow leaf curl Sardinia virus / (TYLCSaV)</i>	Medina <i>et al.</i> (2006); Zammouri y Hattab (2014)
<i>Tomato leaf curl virus / (ToLCV)</i>	Stonor <i>et al.</i> (2003)
<i>Tomato yellow spot virus / (ToYSV)</i>	Fernandes <i>et al.</i> (2014)
<i>Tomato golden vein virus / (TGVV)</i>	Macedo <i>et al.</i> (2015)
<i>Tomato curly stunt virus / (ToCSV)</i>	Pietersen <i>et al.</i> (2008)
<i>Tomato leaf curl Palampur virus / (ToLCPalV)</i>	Heydarnejad <i>et al.</i> (2012)
<i>Tomato yellow vein streak virus / (ToYVSV)</i>	Firmino <i>et al.</i> (2009)
<i>Tomato yellow leaf curl China virus / (TYLCCNV)</i>	Liu <i>et al.</i> (2009)
<i>Tomato yellow leaf curl Tanzania virus / (TYLCTZV)*</i>	Kashina <i>et al.</i> (2003)
<i>Tomato leaf curl Kerala virus / (ToLCKeV)</i>	Marwal <i>et al.</i> (2013)
<i>Tomato leaf deformation virus / (ToLDeV)</i>	Ibarra <i>et al.</i> (2012)
<i>Tomato leaf curl Sudan virus / (ToLCSDV)</i>	Sohrab (2017)
<i>Tomato leaf curl Nigeria virus / (ToLCNGV)</i>	Kon y Gilbertson (2011)
<i>Variant of tomato leaf curl Kumasi virus / (ToLCKuV-TG)*</i>	Kon y Gilbertson (2011)
<i>Tomato chlorotic leaf distortion virus / (ToCILDV)</i>	Zambrano <i>et al.</i> (2011)
<i>Tomato yellow leaf curl Thailand virus / (TYLCTHV)</i>	Yule <i>et al.</i> (2019)
<i>Tomato leaf curl Bangladesh virus / ToLCBV</i>	Datta <i>et al.</i> (2015)
<i>Tomato mosaic Havana virus / (ToMHV)</i>	Monger <i>et al.</i> (2008)
<i>Potato yellow mosaic virus / (PYMV)</i>	Romay <i>et al.</i> (2016); Vaca <i>et al.</i> (2020a)
<i>Potato yellow mosaic Panama virus/ (PYMPV)</i>	Davino <i>et al.</i> (2018)
<i>Tobacco leaf curl Thailand virus / (TbLCTHV)</i>	Knierim y Maiss (2007)
<i>Tobacco curly shoot virus / (TbCSV)</i>	Quin <i>et al.</i> (2010); Venkataravanappa <i>et al.</i> (2012); Li <i>et al.</i> (2018)

Tabla 1. Listado de begomovirus identificados en las publicaciones. *Continuación*

Nombre del Virus / Acrónimo	Referencias
Begomovirus	Ambrozevicius <i>et al.</i> (2002); Arnaud <i>et al.</i> (2007); Sivalingam y Verma (2007); Haider <i>et al.</i> (2007); Fazeli <i>et al.</i> (2009); Vaca <i>et al.</i> (2011); López <i>et al.</i> (2012); Barreto <i>et al.</i> (2013); Solórzano <i>et al.</i> (2017); Ortiz <i>et al.</i> (2019); Vaca <i>et al.</i> (2020b)
Satélites de begomovirus	Kon y Gilberston (2011); Mubin <i>et al.</i> (2012); Venkataravanappa <i>et al.</i> (2012); Sohrab (2015); Sohrab (2017); Li <i>et al.</i> (2018)

Leyenda: los nombres con * corresponden a Begomovirus no registrados en ICTV

Tabla 2. Metodologías utilizadas para identificación de plantas hospedantes en las publicaciones incluidas en el estudio.

Metodologías	Referencias
Natural	Jordá <i>et al.</i> (2001); Ambrozevicius <i>et al.</i> (2002); Kashina <i>et al.</i> (2003); Font <i>et al.</i> (2005); Sivalingam y Verma, (2007); Arnaud <i>et al.</i> (2007); Haider <i>et al.</i> (2007); Liu <i>et al.</i> (2009); Fazeli <i>et al.</i> (2009); Gámez <i>et al.</i> (2009); Quin <i>et al.</i> (2010); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Vaca <i>et al.</i> (2011); Zambrano <i>et al.</i> (2011); Mubin <i>et al.</i> (2012); López <i>et al.</i> (2012); Ibarra <i>et al.</i> (2012); Heydarnejad <i>et al.</i> (2012); Marwal <i>et al.</i> (2013); Roy <i>et al.</i> (2013); Zammouri y Hattab, (2014); Li <i>et al.</i> (2014); Datta <i>et al.</i> (2015); Sohrab (2015); Solórzano <i>et al.</i> (2017); Romay <i>et al.</i> (2016); Davino <i>et al.</i> (2018); Duarte <i>et al.</i> (2019); Juárez <i>et al.</i> (2019); Campbell <i>et al.</i> (2017); Ortiz <i>et al.</i> (2019); Vaca <i>et al.</i> (2020a); Vaca <i>et al.</i> (2020b)
Experimental	Kashina <i>et al.</i> (2002); Stonor <i>et al.</i> (2003); Morilla <i>et al.</i> (2005); Medina <i>et al.</i> (2006); Polston <i>et al.</i> (2006); Knierim y Maiss, (2007); Pietersen <i>et al.</i> (2008); Monger <i>et al.</i> (2008); Firmino <i>et al.</i> (2009); Kon y Gilbertson, (2011); Kil <i>et al.</i> (2014b); Cañizares <i>et al.</i> (2015); Smith <i>et al.</i> (2015); Macedo <i>et al.</i> (2015); Li <i>et al.</i> (2017); Kushwaha <i>et al.</i> (2015); Li <i>et al.</i> (2018); Yule <i>et al.</i> (2019); Gorayeb <i>et al.</i> (2020)
Natural-Experimental	Sánchez <i>et al.</i> (2000); Venkataravanappa <i>et al.</i> (2012); Barreto <i>et al.</i> (2013); Fernandes <i>et al.</i> (2014); Kil <i>et al.</i> (2014a); Kil <i>et al.</i> (2014c); Sohrab (2017); Bergamin <i>et al.</i> (2020)

Para la identificación de plantas hospedantes, en los estudios consultados se refieren diferentes metodologías (Tabla 2). La identificación de forma natural, implica

la recolección de las plantas, cuya sintomatología, ubicación cercana a cultivos de tomate (*S. lycopersicum* L.) o presencia de moscas blancas (*B. tabaci*),

ameritan su estudio como posibles plantas hospedantes de begomovirus y la posterior aplicación de métodos de identificación en estas. Constatar los nombres de las especies referidas en las publicaciones con la plataforma *The Plant List*, permitió identificar sinónimos y nombres correctos. Los ensayos experimentales, comprenden la realización de inoculaciones por medio de moscas blancas virulíferas o a través de clones infecciosos en plantas recolectadas o cultivadas en condiciones de laboratorio y la aplicación de técnicas de diagnóstico de begomovirus para confirmar su presencia. En más del 50% de las publicaciones, se identificaron las plantas hospedantes de forma natural. También se constató el empleo de una metodología que combina los dos autores.

Se encontraron un total de 210 plantas hospedantes de begomovirus, que afectan en el cultivo de tomate, repartidas en 39 familias (Tabla 3).

Entre las plantas hospedantes más nombradas, el 18.57% pertenecía a la familia Solanaceae, seguido de la familia Asteraceae con 14.76%, el 11.42% a Cucurbitaceae, el 8.57% a Malvaceae, el 9.52% a Fabaceae, el 5.71% a Amaranthaceae, el 4.76% a Euphorbiaceae y para las familias Brassicaceae y Convolvulaceae 3.33% y 2.85% respectivamente. Se identificaron 42 especies de plantas restantes, que fueron agrupadas en otras familias y correspondieron a 20.47% del total (Figura 3).

Se clasificaron las plantas hospedantes, para cada uno de los begomovirus descritos y se organizaron en familias, que se describen en la tabla 4. TYLCV registró el mayor número de hospedantes con 100 especies:

Abutilon theophrasti (Malvaceae),
Acalypha australis (Euphorbiaceae),
Acanthospermum hispidum (Asteraceae),
Achyranthes bidentata (Amaranthaceae),
Ageratum conyzoides (Asteraceae),
Alternanthera sessilis (Amaranthaceae),
Amaranthus graecizans (Amaranthaceae),
Amaranthus retroflexus (Amaranthaceae),
Amaranthus spinosus (Amaranthaceae),
Amaranthus viridis (Amaranthaceae),
Anagallis arvensis (Primulaceae),
Arabidopsis thaliana (Brassicaceae),
Asteriscus aquaticus (Asteraceae),

Bidens pilosa (Asteraceae),
Boerhaavia diffusa (Nyctaginaceae),
Calendula arvensis (Asteraceae),
Calopogonium mucunoides (Fabaceae),
Capsicum annuum (Solanaceae),
Capsicum baccatum (Solanaceae),
Capsicum chinense (Solanaceae),
Capsicum frutescens (Solanaceae),
Cassia obtusifolia (Fabaceae),
Cassia occidentalis (Fabaceae),
Celosia trigyna (Amaranthaceae),
Chenopodium album (Chenopodiaceae),
Chenopodium murale (Chenopodiaceae),
Chromolaena odorata (Asteraceae),
Chrozophora tinctoria (Euphorbiaceae),
Chrysanthemum segetum (Asteraceae),
Chrysanthemum coronarium (Asteraceae),
Commelinia diffusa (Commelinaceae),
Commelinia erecta (Commelinaceae),
Convolvulus arvensis (Convolvulaceae),
Convolvulus humilis (Convolvulaceae),
Convolvulus sp. (Convolvulaceae),
Conyza bonariensis (Asteraceae),
Conyza sumatrensis (Asteraceae),
Corchorus sp. (Malvaceae),
Crotalaria retusa (Fabaceae),
Cuscuta sp. (Convolvulaceae),
Datura innoxia (Solanaceae),
Datura stramonium (Solanaceae),
Dittrichia viscosa (Asteraceae),
Eclipta prostrata (Asteraceae),
Erigeron floribundus (Asteraceae),
Erodium ciconium (Geraniaceae),
Erodium cicutarium (Geraniaceae),
Euphorbia helioscopia (Euphorbiaceae),
Euphorbia heterophylla (Euphorbiaceae),
Euphorbia hirta (Euphorbiaceae),
Eustoma grandiflorum (Gentianaceae),
Gossypium hirsutum (Malvaceae),
Hirschfeldia incana (Brassicaceae),
Ipomoea batatas (Convolvulaceae),
Lamium amplexicaule (Lamiaceae),
Lavatera cretica (Malvaceae),
Lotus edulis (Fabaceae),
Lotus halophilus (Fabaceae),
Malva cretica (Malvaceae),
Malva neglecta (Malvaceae),
Malva nicaeensis (Malvaceae),
Malva parviflora (Malvaceae),
Malva sp. (Malvaceae),
Malva sylvestris (Malvaceae),
Matricaria recutita (Asteraceae),
Mercurialis ambigua (Euphorbiaceae),
Mercurialis annua (Euphorbiaceae),
Nicotiana benthamiana (Solanaceae),
Nicotiana glutinosa (Solanaceae),

Nicotiana tabacum (Solanaceae),
Onopordum cyprium (Asteraceae),
Orobanche ramosa (Orobanchaceae),
Phaseolus vulgaris (Fabaceae),
Physalis angulata (Solanaceae),
Physalis ixocarpa (Solanaceae),
Plantago lagopus (Plantaginaceae),
Plantago major (Plantaginaceae),
Portulaca oleracea (Portulacaceae),
Raphanus raphanistrum (Brassicaceae),
Raphanus sativus (Brassicaceae),
Raphanus sativus (Brassicaceae),
Scandix pecten-veneris (Apiaceae),
Scorpiurus muricatus (Fabaceae),
Sida acuta (Malvaceae),
Silybum marianum (Asteraceae),
Sinapsis alba (Brassicaceae),
Sinapsis arvensis (Brassicaceae),
Solanum americanum (Solanaceae),
Solanum elaeagnifolium (Solanaceae),
Solanum luteum (Solanaceae),
Solanum nigrum (Solanaceae),
Solanum villosum (Solanaceae),
Sonchus asper (Asteraceae),
Sonchus oleraceus (Asteraceae),
Sonchus tenerimus (Asteraceae),
Spigella anthelmia (Loganiaceae),
Synedrella nodiflora (Asteraceae),
Trianthema portulacastrum (Aizoaceae),
Urospermum picroides (Asteraceae),
Urtica urens (Urticaceae),
Zinnia elegans (Asteraceae).

Para ToLCNDV se identificaron 57 plantas hospedantes:

Abelmoschus esculentus (Malvaceae),
Acalypha indica (Euphorbiaceae),
Ageratum sp. (Asteraceae),
Benincasa hispida (Cucurbitaceae),
Calotropis procera (Apocynaceae),
Capsicum annum (Solanaceae),
Capsicum chinense (Solanaceae),
Carica papaya (Caricaceae),
Catharanthus roseus (Apocynaceae),
Cestrum nocturnum (Solanaceae),
Chenopodium album (Chenopodiaceae),
Chrozopora tinctoria (Euphorbiaceae),
Chrysanthemum indicum (Asteraceae),
Citrullus lanatus (Cucurbitaceae),
Coccinia grandis (Cucurbitaceae),
Commelina benghalensis (Commelinaceae),
Convolvulus arvensis (Solanaceae),
Crossandra infundibuliformis
(Acanthaceae),
Cucumis melo (Cucurbitaceae),
Cucumis melo var. *Flexuosus* (Cucurbitaceae),

Cucumis sativus (Cucurbitaceae),
Cucurbita foetidissima (Cucurbitaceae),
Cucurbita fraterna (Cucurbitaceae),
Cucurbita lundelliana (Cucurbitaceae),
Cucurbita maxima (Cucurbitaceae),
Cucurbita moschata (Cucurbitaceae),
Cucurbita okeechobeensis (Cucurbitaceae),
Cucurbita pepo (Cucurbitaceae),
Cucurbita pepo var. *Giromontiina*
(Cucurbitaceae),
Dahlia pinnata (Asteraceae),
Datura stramonium (Solanaceae),
Daucus carota (Apiaceae),
Ecballium elaterium (Cucurbitaceae),
Eclipta prostrata (Asteraceae),
Euphorbia hirta (Euphorbiaceae),
Glycine max (Fabaceae),
Gossypium hirsutum (Malvaceae),
Hibiscus cannabinus (Malvaceae),
Jasminum multiflorum (Oleaceae),
Jatropha sp. (Euphorbiaceae),
Lagenaria siceraria (Cucurbitaceae),
Luffa acutangula (Cucurbitaceae),
Luffa cylindrica (Cucurbitaceae),
Momordica charantia (Cucurbitaceae),
Momordica dioica (Cucurbitaceae),
Nicotiana benthamiana (Solanaceae),
Nicotiana tabacum 'Xanthi' (Solanaceae),
Papaver somniferum (Papaveraceae),
Parthenium hysterophorus (Asteraceae),
Phyllanthus niruri (Phyllanthaceae),
Rumex dentatus (Polygonaceae),
Sauvagesia androgynus (Euphorbiaceae),
Sechium edule (Cucurbitaceae),
Solanum nigrum (Solanaceae),
Sonchus oleraceus (Asteraceae),
Tagetes erecta (Asteraceae),
Vigna radiata (Fabaceae).

ToSRV se registró a las plantas hospedantes:

Capsicum baccatum 'Mari' (Solanaceae),
Crotalaria sp. (Fabaceae),
Datura stramonium (Solanaceae);
Euphorbia heterophylla (Euphorbiaceae);
Glycine max (Fabaceae);
Malva sp. (Malvaceae),
Nicandra physaloides (Solanaceae),
Nicotiana rustica (Solanaceae),
Nicotiana tabacum 'Samsun' (Solanaceae),
Physalis angulata (Solanaceae),
Sida sp. (Malvaceae).

ToLCGUv se registró a las plantas hospedantes:

Datura metel (Solanaceae),
Helianthus sp. (Asteraceae),
Xanthium strumarium (Asteraceae).

TYLCSaV:

Solanum elaeagnifolium y *Solanum nigrum* (Solanaceae).

ToLCV:

Capsicum frutescens (Solanaceae),
Cyphomandra betacea (Solanaceae),
Datura stramonium (Solanaceae),
Nicandra physalodes (Solanaceae),
Nicotiana tabacum (Solanaceae),
Petunia hybrida (Solanaceae),
Petunia virginiana (Solanaceae),
Phaseolus vulgaris (Fabaceae),
Solanum pseudocapsicum (Solanaceae),
Solanum seaforthianum (Solanaceae).

ToYSV:

Leonurus sibiricus Lamiaceae).

TGVV:

Capsicum baccatum 'Mari' (Solanaceae),
Gomphrena globosa (Amaranthaceae),
Nicotiana rustica (Solanaceae),
Physalis pubescens (Solanaceae),
Solanum americanum (Solanaceae).

ToCSV:

Datura stramonium (Solanaceae),
Glycine max 'Buffalo' (Fabaceae),
Nicotiana benthamiana (Solanaceae),
Nicotiana clevelandii (Solanaceae),
Nicotiana glutinosa (Solanaceae),
Nicotiana tabacum 'TL33' (Solanaceae),
Phaseolus vulgaris 'Bonus' (Fabaceae),
Phaseolus vulgaris 'bountiful' (Fabaceae).

ToLCPaIV:

Chenopodium sp. (Amaranthaceae),
Citrullus lanatus (Cucurbitaceae),
Cucumis melo (Cucurbitaceae),
Cucumis sativus (Cucurbitaceae),
Cucurbita maxima (Cucurbitaceae),
Heliotropium europaeum (Boraginaceae),
Phaseolus vulgaris (Fabaceae).

ToYVSV:

Capsicum annuum 'Magali R'
(Solanaceae),
Chenopodium quinoa (Amaranthaceae),
Datura stramonium (Solanaceae),
Gomphrena globosa (Amaranthaceae),
Nicotiana clevelandii (Solanaceae),
Nicotiana tabacum 'TNN' (Solanaceae).

TYLCCNV:

Malvastrum coromandelianum (Malvaceae).

TYLCTZV:

Ageratum conyzoides (Asteraceae),
Sida acuta (Malvaceae).

ToLCKeV:

Alternanthera sessilis (Amaranthaceae).

ToLDeV:

Ipomoea sp. (Convolvulaceae),
Luffa sp. (Cucurbitaceae).

ToLCSDV:

Amaranthus cruentus (Amaranthaceae).

ToLCNGV:

Cucurbita pepo 'Small sugar' (Cucurbitaceae),
Datura stramonium (Solanaceae),
Nicotiana benthamiana (Solanaceae),
Nicotiana glutinosa (Solanaceae),
Nicotiana tabacum 'Samsun' (Solanaceae),
Phaseolus vulgaris 'Topcrop' (Fabaceae),
Solanum melongena 'Black beauty' (Solanaceae).

Para ToLCKuV-TG las mismas plantas, a excepción de *Phaseolus vulgaris* cv. Topcrop.

ToCILDV: *Capsicum anuum* (Solanaceae).

TYLCTHV: *Capsicum annuum 'Jindadang'* (Solanaceae).

ToLCBV: *Gomphostemma niveum* (Laminaceae).

ToMHV: *Nicotiana benthamiana* (Solanaceae).

PYMV: *Amaranthus dubius* (Amaranthaceae);
Solanum americanum (Solanaceae) y *Solanum pimpinellifolium* (Solanaceae).

PYMPV: *Solanum lycopersicum* (Solanaceae).

TbLCTHV: *Nicotiana benthamiana* (Solanaceae)
y finalmente TbCSV con *Capsicum frutescens*,
Nicotiana benthamiana (Solanaceae); *Phaseolus vulgaris 'Arka Komal'* (Fabaceae).

Para el caso de género *Begomovirus* junto a las especies sin definir, se identificaron las plantas hospedantes:

Ageratum conyzoides (Asteraceae),
Amaranthus dubius (Amaranthaceae),
Amaranthus spinosus (Amaranthaceae),
Amaranthus viridis (Amaranthaceae),
Bidens pilosa (Asteraceae),
Boronia rhomboidea Cass (Rutaceae),
Brassica sp. (Brassicaceae),
Calopogonium mucunoides (Fabaceae),
Chrozophora hierosolymitana Spreng
(Euphorbiaceae),
Cleome viscosa (Cleomaceae),
Desmodium sp. (Fabaceae),
Galinsoga ciliata (Asteraceae),

Tabla 3. Listado de plantas hospedantes de Begomovirus.

Familia	Especie	Publicaciones
Solanaceae		Sánchez et al. (2000); Jordá et al. (2001); Kashina et al. (2002); Stonor et al. (2003); Font et al. (2005); Medina et al. (2006); Polston et al. (2006); Knierim y Maiss, (2007); Pietersen et al. (2008); Monger et al. (2008); Firmino et al. (2009); Gámez et al. (2009); Quin et al. (2010); Papayiannis et al. (2011); Kon y Gilbertson, (2011); Zambrano et al. (2011); Barreto et al. (2013); Kil et al. (2014b); Li et al. (2014); Zammouri y Hattab, (2014); Macedo et al. (2015); Kushwaha et al. (2015); Romay et al. (2016); Campbell et al., (2017); Li et al. (2017); Solórzano et al. (2017); Davino et al. (2018); Li et al. (2018); Duarte et al. (2019); Ortiz et al. (2019); Juárez et al. (2019); Yule et al. (2019); Bragard et al. (2020); Gorayeb et al. (2020)
Asteraceae	<i>Acanthospermum hispidu</i> , <i>Ageratum</i> sp., <i>Ageratum conyzoides</i> , <i>Asteriscus aquaticus</i> , <i>Bidens pilosa</i> , <i>Blainvillea rhomboidea</i> Cass, <i>Calendula arvensis</i> , <i>Chromolaena odorata</i> , <i>Chrysanthemum coronarium</i> , <i>C. indicum</i> , <i>C. segetum</i> , <i>Conyza bonariensis</i> , <i>C. sumatrensis</i> , <i>Dahlia pinnata</i> , <i>Dittrichia viscosa</i> , <i>Eclipta prostrata</i> , <i>Erigeron floribundus</i> , <i>Galinsoga ciliata</i> , <i>Helianthus</i> sp., <i>Matricaria recutita</i> , <i>Onopordum cyprium</i> , <i>Parthenium hysterophorus</i> , <i>Silybum Marianum</i> , <i>Sonchus asper</i> , <i>S. oleraceus</i> , <i>S. tenerrimus</i> , <i>Synedrella nodiflora</i> , <i>Tagetes erecta</i> , <i>Urospermum picroides</i> , <i>Xanthium strumarium</i> , <i>Zinnia elegans</i> .	Jorda et al. (2001); Ambrozevicius et al. (2002); Kashina et al. (2002); Kashina et al. (2003); Arnaud et al. (2007); Papayiannis et al. (2011); Mubin et al. (2012); Li et al. (2014); Juárez et al. (2019); Bragard et al. (2020); Vaca et al. (2020b)
Cucurbitaceae	<i>Benincasa hispida</i> , <i>Citrullus lanatus</i> , <i>Coccinia grandis</i> , <i>Cucumis melo</i> , (<i>C. melo</i> var. <i>Flexuosus</i>), <i>C. sativus</i> , <i>Cucurbita foetidissima</i> , <i>C. fraterna</i> , <i>C. lundelliana</i> , <i>C. maxima</i> , <i>C. moschata</i> , <i>C. okeechobeensis</i> , <i>C. pepo</i> , (<i>C. pepo</i> var. <i>Giromontiina</i>), <i>C. pepo</i> "Small sugar", <i>Ecballium elaterium</i> , <i>Lagenaria siceraria</i> , <i>Luffa</i> sp., <i>Luffa acutangula</i> , <i>L. cylindrica</i> , <i>Momordica charantia</i> , <i>M. dioica</i> , <i>Sechium edule</i> .	Kon y Gilbertson (2011); López et al. (2012); Ibarra et al. (2012); Heydarnejad et al. (2012); Roy et al. (2013); Juárez et al. 2019; Bragard et al. (2020)
Euphorbiaceae	<i>Acalypha australis</i> , <i>Acalypha indica</i> , <i>Chrozophora tinctoria</i> , <i>Euphorbia heterophylla</i> , <i>E. helioscopia</i> , <i>E. hirta</i> , <i>Jatropha</i> sp., <i>Mercurialis ambigua</i> , <i>Mercurialis annua</i> , <i>Sauvagesia androgynus</i>	Sánchez et al. (2000); Kashina et al. (2002); Fazeli et al. (2009); Papayiannis et al. (2011); Barreto et al. (2013); Li et al. (2014); Li et al. (2017); Bragard et al. (2020)

Tabla 3. Listado de plantas hospedantes de Begomovirus. *Continuación*

Familia	Especie	Publicaciones
Malvaceae		
	<i>Abelmoschus esculentus, Abutilon theophrasti, Corchorus sp., Gossypium hirsutum, Hibiscus cannabinus, Lavatera cretica, Malachra alceaefolia, Malva sp., Malva cretica, M. neglecta, M. nicaeensis, M. parviflora, M. sylvestris, Malvastrum coromandelianum, M. americanum, Sida sp., Sida acuta, Sidastrum micranthum.</i>	Jorda <i>et al.</i> (2001); Ambrozevicius <i>et al.</i> (2002); Kashina <i>et al.</i> (2002); Kashina <i>et al.</i> (2003); Stonor <i>et al.</i> (2003); Liu <i>et al.</i> (2009); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Barreto <i>et al.</i> (2013); Li <i>et al.</i> (2014); Sohrab, (2015); Ortiz <i>et al.</i> (2019); Bragard <i>et al.</i> (2020); Vaca <i>et al.</i> (2020b).
Fabaceae		
	<i>Calopogonium mucunoides, Cassia obtusifolia, C. occidentalis, Crotalaria sp., C. retusa, Desmodium sp., Glycine max, G. max "Buffalo", Lotus edulis, L. halophilus, Mimosa sp., Phaseolus sp., P. vulgaris, P. vulgaris "Topcrop", P. vulgaris "Arka Komal", P. vulgaris "Bonus", P. vulgaris "Bountiful", Scorpiurus muricatus, Rhynchosia minima, Vigna radiata.</i>	Ambrozevicius <i>et al.</i> (2002); Kashina <i>et al.</i> (2002); Stonor <i>et al.</i> (2003); Pietersen <i>et al.</i> (2008); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Kon y Gilbertson, (2011); Vaca <i>et al.</i> (2011); Heydarnejad <i>et al.</i> (2012); Venkataravanappa <i>et al.</i> (2012); Barreto <i>et al.</i> (2013); Solórzano <i>et al.</i> (2017); Ortiz <i>et al.</i> (2019); Bragard <i>et al.</i> (2020); Bergamin <i>et al.</i> (2020).
Amaranthaceae		
	<i>Achyranthes bidentata, Alternanthera sessilis, Amaranthus cruentus, A. dubius, A. graecizans, A. retroflexus, A. spinosus, A. viridis, Celosia trigyna, Chenopodium sp., C. album, C. quinoa, Gomphrena globosa.</i>	Kashina <i>et al.</i> (2002); Arnaud <i>et al.</i> (2007); Firmino <i>et al.</i> (2009); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Vaca <i>et al.</i> (2011); Heydarnejad <i>et al.</i> (2012); Marwal <i>et al.</i> (2013); Kil <i>et al.</i> (2014a); Smith <i>et al.</i> (2015); Macedo <i>et al.</i> (2015); Sohrab, (2017); Campbell <i>et al.</i> (2017); Ortiz <i>et al.</i> (2019); Bragard <i>et al.</i> (2020); Vaca <i>et al.</i> (2020a); Vaca <i>et al.</i> (2020b)
Brassicaceae		
	<i>Arabidopsis thaliana, Brassica sp., Hirschfeldia incana, Raphanus raphanistrum, R. sativus, Sinapis alba, S. arvensis,</i>	Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Cañizares <i>et al.</i> (2015); Solórzano <i>et al.</i> (2017)
Convolvulaceae		
	<i>Convolvulus sp., Convolvulus arvensis, C. humilis, Cuscuta sp., Ipomoea sp., Ipomoea batatas.</i>	Jordá <i>et al.</i> (2001); Kashina <i>et al.</i> (2002); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Ibarra <i>et al.</i> (2012); Bragard <i>et al.</i> (2020)
Acanthaceae		
	<i>Crossandra infundibuliformis</i>	Jordá <i>et al.</i> (2001); Kashina <i>et al.</i> (2002);
Aizoaceae		
	<i>Trianthema portulacastrum</i>	Haider <i>et al.</i> (2007); Fazeli <i>et al.</i> (2009);
Apiaceae		
	<i>Daucus carota, Scandix pecten-veneris</i>	Firmino <i>et al.</i> (2009); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Heydarnejad <i>et al.</i> (2012);
Boraginaceae		
	<i>Heliotropium europaeum</i>	Campbell <i>et al.</i> (2017); Bragard <i>et al.</i> (2020); Vaca <i>et al.</i> (2020b)
Caricaceae		
	<i>Carica papaya</i>	
Caryophyllaceae		
	<i>Herniaria sp., Stellaria media</i>	
Chenopodiaceae		
	<i>Chenopodium murale, C. quinoa</i>	

Tabla 3. Listado de plantas hospedantes de Begomovirus. *Continuación*

Familia	Especie	Publicaciones
Cleomaceae	<i>Cleome viscosa</i>	Ortiz <i>et al.</i> (2019)
Commelinaceae		
	<i>Commelina benghalensis</i> , <i>C. diffusa</i> , <i>C. erecta</i>	Kashina <i>et al.</i> (2002); Bragard <i>et al.</i> (2020)
Gentianaceae		Kil <i>et al.</i> (2014c)
	<i>Eustoma grandiflorum</i>	
Geraniaceae		
	<i>Erodium ciconium</i> , <i>Erodium cicutarium</i>	Papayiannis <i>et al.</i> (2011)
Lamiaceae		Fernandes <i>et al.</i> 2014; Kil <i>et al.</i> (2014a);
	<i>Lamium amplexicaule</i> , <i>Leonurus sibiricus</i> , <i>Gomphostema niveum</i>	Datta <i>et al.</i> (2015)
Loganiaceae	<i>Spigelia anthelmia</i>	Kashina <i>et al.</i> (2002)
Nyctaginaceae	<i>Boerhavia diffusa</i>	Kashina <i>et al.</i> (2002)
Oleaceae	<i>Jasminum multiflorum</i>	Bragard <i>et al.</i> (2020)
Orobanchaceae	<i>Orobanche ramosa</i>	Papayiannis <i>et al.</i> (2011)
Papaveraceae	<i>Papaver somniferum</i>	Bragard <i>et al.</i> (2020)
Petiveriaceae	<i>Rivina humilis</i>	Vaca <i>et al.</i> (2011); López <i>et al.</i> (2012)
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus niruri</i>	Sivalingam y Verma (2007); Bragard <i>et al.</i> (2020)
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca icosandra</i>	Solórzano <i>et al.</i> (2017)
Piperaceae	<i>Retmanantoides obtusifolia</i>	Kashina <i>et al.</i> (2002)
Plantaginaceae		Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Vaca <i>et al.</i> (2020b)
	<i>Plantago lagopus</i> , <i>P. major</i> , <i>Veronica persica</i>	
Polygonaceae	<i>Rumex dentatus</i>	Bragard <i>et al.</i> (2020)
Portulacaceae	<i>Portulaca oleracea</i>	Kashina <i>et al.</i> (2002)
Primulaceae	<i>Anagallis arvensis</i>	Papayiannis <i>et al.</i> (2011)
Urticaceae		Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Vaca <i>et al.</i> (2011); López <i>et al.</i> (2012)
	<i>Laportea aestuans</i> , <i>Urtica urens</i>	
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i>	Vaca <i>et al.</i> (2011); Vaca <i>et al.</i> (2020b)
Violaceae	<i>Hybanthus attenuatus</i>	Ortiz <i>et al.</i> (2019)

Leyenda: las variedades cultivadas de plantas, se encuentran entre comillas y las variedades botánicas entre paréntesis

Herniaria sp. (Caryophyllaceae),
Hybanthus attenuatus (Violaceae),
Lantana camara (Verbenaceae),
Laportea aestuans (Urticaceae),
Malachra alceifolia (Malvaceae),
Malva sylvestris (Malvaceae),
Malvastrum americanum (Malvaceae),
Mimosa sp. (Fabaceae),
Momordica charantia (Cucurbitaceae),
Parthenium hysterophorus (Asteraceae),
Phaseolus sp. (Fabaceae),
Phaseolus vulgaris (Fabaceae),
Phyllanthus niruri (Phyllanthaceae),
Physalis angulata (Solanaceae),
Phytolacca icosandra (Phytolaccaceae),
Rhynchosia minima (Fabaceae),
Rivina humilis (Petiveriaceae),

Sidastrum micranthum (Malvaceae),
Solanum quitoense (Solanaceae),
Stellaria media (Caryophyllaceae),
Tagetes erecta (Asteraceae),
Veronica persica (Plantaginaceae),
Vinca minor (Apocynaceae).

El mayor número de las plantas hospedantes de TYLCV, se registró en la familia Solanaceae, Asteraceae y Malvaceae, mientras que para ToLCNDV, se concentraron en las familias Cucurbitaceae, Asteraceae y Euphorbiaceae. Se identificaron especies de begomovirus, que comparten las mismas especies hospedantes, como es el caso de TYLCV y ToLCNDV que presentaron en común a:

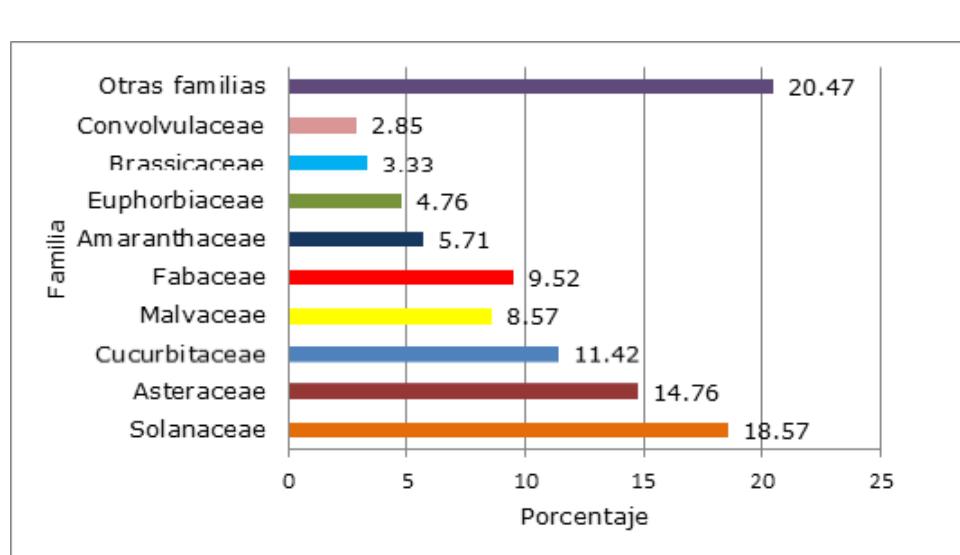


Figura 3. Familias de plantas hospedantes de Begomovirus y porcentaje que representan del total.

Eclipta prostrata (Asteraceae); *Euphorbia hirta*, *Chrozophora tinctoria* (Euphorbiaceae), *Capsicum annuum*, *Capsicum chinense*, *Datura stramonium*, *Nicotiana benthamiana*, *Nicotiana tabacum* y *Solanum nigrum* (Solanaceae). *Datura stramonium* fue registrada como la especies hospedantes de mayor número begomovirus: TYLCV, ToLCNDV, ToSRV, ToLCV, ToCSV, ToYVSV, ToLCNGV-TG y ToLCKuV.

En la tabla 5, se registran las plantas de las que se describió sintomatología inducida por begomovirus. Se observó mayor presencia de sintomatología, en las plantas pertenecientes a la familia Solanaceae, seguido de las familias Asteraceae, Cucurbitaceae, Amaranthaceae y Fabaceae. Además las plantas de las que no se registraron síntomas entre ellas en presencia de begomovirus se listan en la tabla 5. Se incluyeron plantas de las familias Solanaceae, Asteraceae, Amaranthaceae, Fabaceae, Malvaceae, Euphorbiaceae y Chenopodiaceae, así como especies pertenecientes a otras familias.

Los métodos empleados para la identificación de begomovirus que afectan las plantas hospedante contemplan técnicas de carácter molecular, como PCR convencional, qPCR, PCR múltiple, PCR-RFLP, RCA, Hibridación y secuenciación (Tabla 7). Dentro de las técnicas basadas en inmunoensayos, se encuentran: DAS-ELISA, TAS ELISA, ELISA

indirecta y marcaje inmunológico con moléculas de oro con posterior visualización en microscopía electrónica. En el 9.61% del total de las publicaciones, se usaron técnicas basadas en inmunoensayos para la identificación de begomovirus, en las publicaciones restantes, correspondientes al 91.39% se emplearon técnicas moleculares.

DISCUSIÓN

A la hora de analizar plantas hospedantes de begomovirus, será importante tener presente el genotipo de las plantas, ya que no todas son susceptibles a la infección por begomovirus. Lo anterior se sustenta en el estudio de Polston *et al.* (2006), donde se identificaron genotipos de *C. annuum*, *C. baccatum*, *C. chinense* y *C. frutescens* susceptibles a TYLCV y la cepa TYLCV-MI. Igualmente Bergamin *et al.* (2020), describieron 14 de 42 genotipos de soja (*Glycine max*) como susceptibles a infección por ToSRV en condiciones de invernadero y 3 de 22 genotipos susceptibles en condiciones de campo.

Las plantas pueden hospedar a más de un begomovirus, en condiciones naturales. Por ejemplo, se determinó la presencia de TYLCV y TYLCSaV en dos plantas de *S. elaeagnifolium* (Zammouri y Hattab, 2014) o en el estudio de Macedo *et al.* (2015) que después de un proceso de inoculación de plantas, mediada por moscas virulíferas, que

Tabla 4. Familias de plantas hospedantes para cada begomovirus.

Acrónimo	Familias	Referencias
TYLCV	Aizoaceae, Amaranthaceae, Apiaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Chenopodiaceae, Commelinaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Geraniaceae, Gentianaceae, Lamiaceae, Loganiaceae, Malvaceae, Nyctaginaceae, Orobanchaceae, Plantaginaceae, Portulacaceae, Primulaceae, Solanaceae, Urticaceae	Sánchez <i>et al.</i> (2000); Jordá <i>et al.</i> (2001); Kashina <i>et al.</i> (2002); Morilla <i>et al.</i> (2005); Font <i>et al.</i> (2005); Polston <i>et al.</i> (2006); Gámez <i>et al.</i> (2009); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Kil <i>et al.</i> (2014a); Kil <i>et al.</i> (2014b); Kil <i>et al.</i> (2014c); Li <i>et al.</i> (2014); Zammouri y Hattab (2014); Cañizares <i>et al.</i> (2015); Smith <i>et al.</i> (2015); Sohrab (2015); Campbell <i>et al.</i> (2017); Li <i>et al.</i> (2017)
ToLCNDV	Acanthaceae, Amaranthaceae, Apiaceae, Apocynaceae, Asteraceae, Caricaceae, Commelinaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Oleaceae, Papaveraceae, Phyllanthaceae, Solanaceae	Sivalingam y Verma, (2007); Roy <i>et al.</i> (2013); Kushwaha <i>et al.</i> (2015); Juárez <i>et al.</i> 2019; Bragard <i>et al.</i> (2020)
ToSRV	Euphorbiaceae, Fabaceae, Malvaceae, Solanaceae	Barreto <i>et al.</i> (2013); Macedo <i>et al.</i> (2015); Duarte <i>et al.</i> (2019); Gorayeb <i>et al.</i> (2020); Bergamin <i>et al.</i> (2020)
ToLCGUV	Asteraceae, solanaceae	Sivalingam y Verma (2007); Mubin <i>et al.</i> (2012)
TYLCSaV	Solanaceae	Medina <i>et al.</i> (2006); Zammouri y Hattab (2014)
ToLCV	Fabaceae, Solanaceae	Stonor <i>et al.</i> (2003)
ToYSV	Lamiaceae	Fernandes <i>et al.</i> (2014)
TGVV	Amaranthaceae, Solanaceae	Macedo <i>et al.</i> (2015)
ToCSV	Fabaceae, Solanaceae	Pietersen <i>et al.</i> (2008)
ToLCPaIV	Amaranthaceae, Boraginaceae, Cucurbitaceae, Fabaceae	Heydarnejad <i>et al.</i> (2012)
ToYVSV	Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Solanaceae	Firmino <i>et al.</i> (2015)
TYLCCNV	Malvaceae	Liu <i>et al.</i> (2009)
TYLCTZV	Asteraceae, Malvaceae	Kashina <i>et al.</i> (2003)
ToLCKeV	Amaranthaceae	Marwal <i>et al.</i> (2013)
ToLDeV	Convolvulaceae, Cucurbitaceae	Ibarra <i>et al.</i> (2012)
ToLCSDV	Amaranthaceae	Sohrab (2017)
ToLCNGV	Cucurbitaceae, Fabaceae	Kon y Gilbertson (2011)
ToLCKuTG	Cucurbitaceae, Solanaceae	Kon y Gilbertson (2011)
ToCILDV	Solanaceae	Zambrano <i>et al.</i> (2011)
TYLCTHV	Solanaceae	Yule <i>et al.</i> (2019)
ToLCBV	Laminaceae	Datta <i>et al.</i> (2015)
ToMHV	Solanaceae	Monger <i>et al.</i> (2008)
PYMV	Amaranthaceae, Solanaceae	Romay <i>et al.</i> (2016); Vaca <i>et al.</i> (2020a)
PYMPV	Solanaceae	Davino <i>et al.</i> (2018)
TbLCTHV	Solanaceae	Knierim y Maiss (2007)
TbCSV	Solanaceae, Fabaceae	Quin <i>et al.</i> (2010); Venkataravanappa <i>et al.</i> (2012); Li <i>et al.</i> (2018)

Tabla 5. Síntomas en plantas hospedantes de begomovirus.

Especies	Síntomas	Referencias
Solanaceae		
<i>Capsicum annuum</i>	Ac, Rh, M, Ca ^(TYLCV)	Sánchez <i>et al.</i>
<i>C. annuum</i>	Moteado clorótico, Dh ^(ToCILDV)	(2000) Kashina
<i>C. annuum 'MagaliR'</i>	Mo ^(TYLCV)	<i>et al.</i> (2002)
<i>C. frutescens</i>	Atrofia, CA, Rh ^(TbYCV)	Stonor <i>et al.</i>
<i>Datura metel</i>	Eh ^(ToLCGUv)	(2003) Morilla <i>et al.</i>
<i>D. stramonium</i>	C, Rh ^(TYLCV, ToCSV) , Dh ^(ToCILDV)	(2005)
<i>D. stramonium</i>	C, M, Rh ^(ToLCV) ; Mo ^(ToYVSV)	Sivalingam y Verma
<i>D. stramonium</i>	Rh, Ma ^(ToLCNGV) , Ma ^(ToLCKuV-TG)	(2007)
<i>Nicotiana physaloides</i>	C, Dh, Mo ^(ToSRV) ; Ca, M, Ah, Rh ^(ToLCV)	Pietersen
<i>N. benthamiana</i>	Enanismo de hoja, Dh ^(TYLCV)	<i>et al.</i> (2008)
<i>N. benthamiana</i>	Rh, Cra, Ca, C, M ^(ToCILDV)	Gámez <i>et al.</i> (2009)
<i>N. benthamiana</i>	Rh ^(ToLCNGV, ToLCKuV-TG) , Eh ^(TbCSV)	Firmino <i>et al.</i> (2009)
<i>N. benthamiana</i>	Severo enrollamiento de las hojas ^(SA)	Quin <i>et al.</i> (2010)
<i>N. benthamiana</i>	Eh, Ca ^(TbLCTHV) , Eh, Mo ^(ToMHV)	Papayiannis <i>et al.</i>
<i>N. clevelandii</i>	Ac, Hoja rugosa ^(ToYVSV)	(2011)
<i>N. glutinosa</i>	Rh, Hoja rugosa ^(ToCSV)	Kon y Gilbertson
<i>N. glutinosa</i>	Rh ^(ToLCNGV, ToLCKuV-TG)	(2011)
<i>N. tabacum</i>	Ch, Ah ^(TYLCV)	Zambrano <i>et al.</i>
<i>N. tabacum</i>	Ca, Moteado en brotes ^(ToLCV)	(2011)
<i>N. tabacum 'Samsun'</i>	Rh ^(ToLCNGV, ToLCKuV-TG)	Barreto
<i>N. tabacum 'Xanthi'</i>	Rh, Cra, Ca, Ah ^(ToLCNDV)	<i>et al.</i> (2013)
<i>N. tabacum TNN'</i>	Ac, Hoja rugosa ^(ToYVSV)	Li <i>et al.</i> (2014)
<i>Petunia hybrida</i>	Ca, M, Rh ^(ToLCV)	Kushwaha <i>et al.</i>
<i>Physalis angulata</i>	Clorosis apical, Cra ^(ToSRV)	(2015)
<i>P. ixocarpa</i>	Ca, Márgenes cloróticos ^(TYLCV)	Macedo
<i>P. ixocarpa</i>	Amarillamiento interenal ^(TYLCV)	<i>et al.</i> (2015)
<i>P. virginiana</i>	Ca, M, Rh ^(ToLCV)	Li <i>et al.</i> (2018)
<i>Solanum nigrum</i>	Ch, Ca, Rh ^(TYLCV)	Duarte <i>et al.</i> (2019)
<i>S. nigrum</i>	Manchas cloróticas en hojas ^(ToLCNDV)	Juarez <i>et al.</i> (2019)
Asteraceae		
<i>Eclipta alba</i>	Venas amarillas ^(Begomovirus)	Sivalingam y Verma (2007)
<i>Helianthus sp.</i>	Venas amarillas ^(ToLCGUv)	Papayiannis <i>et al.</i>
<i>Sonchus sp.</i>	Ci ^(TYLCV)	
<i>X. strumarium</i>	Ca, Engrosamiento venas ^(ToLCGUv, SA)	(2011); Mubin <i>et al.</i>
<i>X. strumarium</i>	Clorosis interenal ^(ToLCGUv, SA)	(2012); Li G <i>et al.</i>
<i>Zinnia elegans</i>	Ca, E, Ah ^(TYLCV)	(2014)
Cucurbitaceae		
<i>Benincasa hispida</i>	Ca, engrosamiento de las venas ^(ToLCNDV)	Ibarra <i>et al.</i> (2012);
<i>Citrullus lanatus</i>	E, Ca, C ^(ToLCPaIV)	Heydarnejad <i>et al.</i> (2012);
<i>Cucumis melo</i>	Rh, Cra, Mosaico severo ^(ToLCNDV)	
<i>C. sativus</i>	Cra, Hinchazón de las venas ^(ToLCNDV)	Roy <i>et al.</i> (2013);
<i>C. sativus</i>	Ch, Mo, Ci ^(ToLCPaIV)	Juárez <i>et al.</i> (2019)
<i>Luffa</i> sp.	M,C, Mo, Eh, Dh ^(ToLDeV)	
<i>Luffa</i> sp.	ampollas en el haz de las hojas ^(ToLDeV)	
Amaranthaceae		
<i>Alternanthera sessilis</i>	Ah ^(ToLCKeV)	Vaca <i>et al.</i> (2011); Heydarnejad <i>et al.</i>
<i>Amaranthus dubius</i>	Clorosis en hojas, enanismo ^(Begomovirus)	(2012);
<i>A. cruentus</i>	Eh ^(ToLCSDV)	Marwal <i>et al.</i> 2013);
<i>Chenopodium</i> sp.	Mo, C ^(ToLCPaIV)	Sohrab (2017)

Tabla 5. Síntomas en plantas hospedantes de begomovirus. *Continuación*

Especies	Síntomas	Referencias
Fabaceae		
<i>C. mucunoides</i>	Mosaico dorado (^(Begomovirus))	Pietersen <i>et al.</i> (2008); Vaca <i>et al.</i> (2011); Kon y Gilberston, (2011);
<i>Desmodium</i> sp.	Mo, E (^(Begomovirus))	
<i>Glycine max</i>	Ca, E, Mo (^{TbYCV})	
<i>G. max</i>	Formación de ampollas, aborto floral (^{TbYCV})	
<i>G. max "Buffalo"</i>	Rh, Dh (^{ToCSV})	
<i>Phaseolus vulgaris</i>	Clorosis foliar sistémica, Ch, Dh, Cra (^{ToCSV})	Heydarnejad <i>et al.</i> (2012);
<i>P. vulgaris</i>	Ch, Ca, Cra (^{ToLCpalV})	
<i>P. vulgaris "Top crop"</i>	Rh, Cra (^{ToLCNGV, SA})	Venkataramanappa <i>et al.</i> (2012);
<i>R. minima</i>	Mosaico dorado (^{Begomovirus})	
<i>P. vulgaris "Arka Koma"</i>	Rh, brotes (^{TbSCV})	Ortiz <i>et al.</i> (2019); Ortiz <i>et al.</i> (2019)
Otras familias		
<i>Corchorus</i> sp.	Ch, Mosaico de venas amarillas (^{TYLCV})	Sánchez <i>et al.</i> (2000);
<i>E. heterophylla</i>	M (^{Begomovirus})	
<i>E. grandiflorum</i>	Enrojecimiento y atrofia de hojas (^{TYLCV})	Sivalingam y Verma (2007);
<i>Ipomoea</i> sp.	M, C, Mo, Eh, Dh (^{ToLDv})	
<i>Ipomoea</i> sp.	ampollas en el haz de las hojas (^{ToLDv})	Haider <i>et al.</i> (2007); Vaca <i>et al.</i> (2011); Ibarra <i>et al.</i> (2012);
<i>G. niveum</i>	Ac, Ah, Cra, CA, Eh (^{ToLCBV})	
<i>Lamium amplexicaule</i>	Cra, Rh, Ca (^{TYLCV})	
<i>Lantana camara</i>	C, Dh (^{Begomovirus})	
<i>Laporteaaestuans</i>	C, embordamiento (^{Begomovirus})	Barreto <i>et al.</i> (2013); Kil <i>et al.</i> (2014a); Kil <i>et al.</i> (2014c); Datta <i>et al.</i> (2015); Sohrab (2015).
<i>Mercurialis ambigua</i>	Ch, Dh (^{TYLCV})	
<i>Phyllanthus niruri</i>	Eh, mosaico amarillo (^{Begomovirus})	
<i>Rivina humilis</i>	Clorosis en toda la planta (^{Begomovirus})	
<i>Vinca minor</i>	Hojas amarillentas y distorsionadas (^{Begomovirus})	

Leyenda: aclarado de venas (Ac), arrugamiento de las hojas (Ah), clorosis(C), clorosis foliar, marginal e interenal (Ci), coloración amarillenta(Ca), crecimiento atrofiado (Cra), curvatura de las hojas (Ch), deformación de las hojas (Dh), Enanismo(E), enrollamiento de las hojas (Eh), mosaico(Mo), moteado(M), rizado de las hojas (Rh). El superíndice indica el acrónimo del Begomovirus o en su defecto, el término Begomovirus que hace alusión al género y la sigla SA (Satélites de Begomovirus) causantes de la sintomatología

contenían ToSRV y TGVV, de un total de 27 especies, se confirmó la presencia de ambos virus en *N. physaloides*, *N. rustica*, *C. baccatum 'Mari'* y *S. lycopersicum*. Adicional a lo anterior, las plantas no solo pueden ser hospedantes de begomovirus, sino también de satélites de begomovirus. En este sentido, plantas sintomáticas de *X. strumarium*, se identificó la presencia de satélites alfa y beta de begomovirus junto a ToLCGUv y *Cotton leaf curl Multan* (CLCuMV) (Mubin *et al.*, 2012).

Los begomovirus pueden compartir a las mismas plantas hospederas y generar diferente sintomatología. De esta forma plantas de *D. stramonium*, infectadas en condiciones de laboratorio con ToLCV, presentaron coloración amarillenta de las venas, moteado y rizado de la hojas

(Stonor *et al.*, 2003), con ToCSV, exhibieron clorosis desde la base de la hoja y rizado de la hoja (Pietersen *et al.*, 2008) y con ToLCKV y ToLCNGV-TG manifestaron moteado amarillo y leve rizado de las hojas, además de enrollamiento severo de las hojas, amarillamiento y atrofia, cuando estos dos virus se inocularon junto a beta satélites (Kon y Gilbertson, 2011). Sin embargo, *D. stramonium* infectada por TYLCV, en condiciones naturales, manifestó coloración amarillenta y rizado (Papayiannis *et al.*, 2011) mientras que con ToLCNDV, malformaciones con manchas amarillas pálidas y verdes en las hojas jóvenes (Juarez *et al.*, 2019). Lo anterior, sugiere que las plantas pueden ser reservorios de begomovirus sin la necesidad de desarrollar síntomas y que la variación en cuanto al registro de la

Tabla 6. Plantas asintomáticas con begomovirus.

Species	Begomovirus	Referencia
Solanaceae		
<i>Capsicum annuum</i>	(TYLCV, ToLCNDV)	
<i>C. annuum "Jindadand"</i>	(TYLCTHV)	
<i>C. baccatum</i>	(TYLCV)	
<i>C. chinense</i>	(TYLCV)	
<i>C. frutescens</i>	(TYLCV, ToLCV)	Jordá <i>et al.</i> (2001);
<i>C. betacea</i>	(ToLCV)	Stonor <i>et al.</i> (2003);
<i>Datura stramonium</i>	(TYLCV)	Polston <i>et al.</i> (2006);
<i>Nicotiana benthamiana</i>	(ToCSV)	Pietersen <i>et al.</i> (2008);
<i>N. clevelandii</i>	(ToCSV)	Kil <i>et al.</i> (2014b);
<i>N. tabacum</i>	(TYLCV)	Kushwaha <i>et al.</i> (2015);
<i>N. tabacum "TL33"</i>	(ToCSV)	Ortiz <i>et al.</i> (2019)
<i>Physalis angulata</i>	(Begomovirus)	
<i>Solanum nigrum</i>	(TYLCV)	
<i>S. pseudocapsicum</i>	(ToLCV)	
<i>S. seaforthianum</i>	(ToLCV)	
Asteraceae		
<i>Ageratum conyzoides</i>	(Begomovirus)	Jordá <i>et al.</i> (2001);
<i>Dittrichia viscosa</i>	(TYLCV)	
<i>Bidens pilosa</i>	(Begomovirus)	Arnaud <i>et al.</i> (2007);
<i>Conyza sumatrensis</i>	(TYLCV)	Ortiz <i>et al.</i> (2019);
<i>Galinsoga ciliata</i>	(Begomovirus)	Vaca <i>et al.</i> (2020b)
Amaranthaceae		
<i>Amaranthus dubius</i>	(Begomovirus)	Arnaud <i>et al.</i> (2007);
<i>A. retroflexus</i>	(TYLCV)	Firmino <i>et al.</i> (2009)
<i>A. spinosus</i>	(Begomovirus)	Smith <i>et al.</i> (2015);
<i>Gomphrena globosa</i>	(ToYVSV)	Ortiz <i>et al.</i> (2019)
Fabaceae		
<i>Glycine max</i>	(ToSRV)	Stonor <i>et al.</i> (2003);
<i>Phaseolus vulgaris</i>	(ToLCV)	Ortiz <i>et al.</i> (2019);
<i>Mimosa</i> sp.	(Begomovirus)	Bergamin <i>et al.</i> (2020)
Malvaceae		
<i>Gossypium hirsutum</i>	(TYLCV)	
<i>Malva parviflora</i>	(TYLCV)	Jordá <i>et al.</i> (2001);
<i>M. sylvestris</i>	(Begomovirus)	Li <i>et al.</i> (2014);
<i>Malvastrum americanum</i>	(Begomovirus)	Ortiz <i>et al.</i> (2019);
<i>Malachra alceaefolia</i>	(Begomovirus)	Vaca <i>et al.</i> (2020b)
Chenopodiaceae		
<i>Chenopodium</i>	(ToYVSV)	Jordá <i>et al.</i> (2001);
<i>amaranticolor</i>	(TYLCV)	Firmino <i>et al.</i> (2009)
<i>C. murale</i>	(ToYVSV)	
<i>C. quinoa</i>		
Otras familias		
<i>Arabidopsis thaliana</i>	(TYLCV)	Fazeli <i>et al.</i> (2009);
<i>Acalypha australis</i>	(TYLCV)	Kon y Gilbertson (2011);
<i>Chrozophora tinctoria</i>	(Begomovirus)	Heydarnejad <i>et al.</i> (2012);
<i>C. pepo "Small sugar"</i>	(ToLCKuV-TG, Satélite)	Li <i>et al.</i> (2014);
<i>Heliotropium europaeum</i>	(ToLCPalV)	Cañizares <i>et al.</i> (2015);
<i>Herniaria</i> sp.	(Begomovirus)	Li <i>et al.</i> (2017);
<i>Hybanthus attenuatus</i>	(Begomovirus)	Ortiz <i>et al.</i> (2019)

Leyenda: los acrónimos en el interior de los paréntesis corresponden a los Begomovirus, que no generaron sintomatología en las plantas dispuestas en la columna izquierda

Tabla 7. Técnicas de identificación de begomovirus en plantas hospedantes.

Técnicas de Identificación	Referencias
PCR	Jordá <i>et al.</i> (2001); Ambrozevicius <i>et al.</i> (2002); Kashina <i>et al.</i> (2002); Stonor <i>et al.</i> (2003); Arnaud <i>et al.</i> (2007); Morilla <i>et al.</i> (2005); Font <i>et al.</i> (2005); Polston <i>et al.</i> (2006); Haider <i>et al.</i> (2007); Pietersen <i>et al.</i> (2008); Monger <i>et al.</i> (2008); Gámez <i>et al.</i> (2009); Fazeli <i>et al.</i> (2009); Liu <i>et al.</i> (2009); Firmino <i>et al.</i> (2009); Quin <i>et al.</i> (2010); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Kon y Gilbertson, (2011); Vaca <i>et al.</i> (2011); Zambrano <i>et al.</i> (2011); Ibarra <i>et al.</i> (2012); Mubin <i>et al.</i> (2012); Heydarnejad <i>et al.</i> (2012); Venkataramappa <i>et al.</i> (2012); Roy <i>et al.</i> (2013); Barreto <i>et al.</i> (2013); Marwal <i>et al.</i> (2013); Li <i>et al.</i> (2014); Zammouri y Hattab (2014); Kil <i>et al.</i> (2014a); Kil <i>et al.</i> (2014b); Kil <i>et al.</i> (2014c); Fernandes <i>et al.</i> (2014); Macedo <i>et al.</i> (2015); Cañizares <i>et al.</i> (2015); Smith <i>et al.</i> (2015); Kushwaha <i>et al.</i> (2015); Datta <i>et al.</i> (2015); Sohrab (2015); Romay <i>et al.</i> (2016); Solórzano <i>et al.</i> (2017); Sohrab (2017); Campbell <i>et al.</i> (2017); Li <i>et al.</i> (2017); Li <i>et al.</i> (2018); Davino <i>et al.</i> (2018); Duarte <i>et al.</i> (2019); Ortiz <i>et al.</i> (2019); Yule <i>et al.</i> (2019); Bergamin <i>et al.</i> (2020); Gorayeb <i>et al.</i> (2020); Vaca <i>et al.</i> (2020a); Vaca <i>et al.</i> (2020b)
(PCR, RCA)-RFLP	Morilla <i>et al.</i> (2005); López <i>et al.</i> (2012); Datta <i>et al.</i> (2015)
PCR-multiplex	Font <i>et al.</i> (2005); Zammouri y Hattab (2014)
qPCR	Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Bergamin <i>et al.</i> (2020)
Hibridación	Sánchez <i>et al.</i> (2000); Kashina <i>et al.</i> (2002); Kashina <i>et al.</i> (2003); Stonor <i>et al.</i> (2003); Morilla <i>et al.</i> (2005); Medina <i>et al.</i> (2006); Polston <i>et al.</i> (2006); Mubin <i>et al.</i> (2012); Kil <i>et al.</i> (2014a); Kil <i>et al.</i> (2014b); Kil <i>et al.</i> (2014c); Kushwaha <i>et al.</i> (2015); Cañizares <i>et al.</i> (2015); Solórzano <i>et al.</i> (2017); Juárez <i>et al.</i> (2019)
Secuenciación	Ambrozevicius <i>et al.</i> (2002); Font <i>et al.</i> (2005); Morilla <i>et al.</i> (2005); Haider <i>et al.</i> (2007); Pietersen <i>et al.</i> (2008); Liu <i>et al.</i> (2009); Gámez <i>et al.</i> (2009); Quin <i>et al.</i> (2010); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Kon y Gilbertson (2011); Ibarra <i>et al.</i> (2012); Marwal <i>et al.</i> (2013); Fernandes <i>et al.</i> (2014); Li <i>et al.</i> (2014); Zammouri y Hattab, (2014); Mubin <i>et al.</i> (2012); Datta <i>et al.</i> (2015); Smith <i>et al.</i> (2015); Li <i>et al.</i> (2018); Davino <i>et al.</i> (2018); Duarte <i>et al.</i> (2019); Juárez <i>et al.</i> (2019); Bergamin <i>et al.</i> (2020)
Clonación-Secuenciación	Stonor <i>et al.</i> (2003); Morilla <i>et al.</i> (2005); Knierim y Maiss (2007); Pietersen <i>et al.</i> (2008); Gámez <i>et al.</i> (2009); Fazeli <i>et al.</i> (2009); Zambrano <i>et al.</i> (2011); Heydarnejad <i>et al.</i> (2012); Ibarra <i>et al.</i> (2012); Venkataramappa <i>et al.</i> (2012); Barreto <i>et al.</i> (2013); Roy <i>et al.</i> (2013); Kil <i>et al.</i> (2014a); Kil <i>et al.</i> (2014b); Kil <i>et al.</i> (2014c); Sohrab (2015); Sohrab (2017); Vaca <i>et al.</i> (2020a)
Inmunoensayos	Arnaud <i>et al.</i> (2007); Knierim y Maiss (2007); Font <i>et al.</i> (2005); Papayiannis <i>et al.</i> (2011); Juárez <i>et al.</i> (2019)
Inmunomarcaje	Medina <i>et al.</i> (2006)

Leyenda: las publicaciones que se repiten en dos o más modalidades de identificación, hacen alusión a estudios en donde se utilizó la combinación de técnicas para el diagnóstico

presencia o ausencia en la sintomatología, pudo estar relacionada con las metodologías utilizadas para la identificación de las plantas hospedantes.

La presencia de síntomas característicos de Begomovirus en plantas, no siempre son indicativos de su presencia. Por ejemplo, en el estudio de Kashina *et al.* (2002) no se detectó ADN de TYLCV en muestras de plantas con sintomatología sospechosas. La sintomatología, puede ser un indicativo de replicación y movimiento sistemático de los begomovirus, por ejemplo en las plantas sintomáticas de *E. grandiflorum* se identificó ADN de TYLCV en todos sus órganos (Kil *et al.*, 2014c). Sin embargo, los begomovirus también pueden replicarse y diseminarse de forma sistémica en sus plantas hospedantes, siendo asintomáticas, como lo observado en plantas de *A. thaliana* infectadas de forma experimental por TYLCV (Cañizares *et al.*, 2015). Hay que tener presente que la sintomatología descrita en las plantas hospedantes, puede cambiar dependiendo de ciertos factores, entre ellos la cepa infectante. En el estudio de Morilla *et al.* (2005), las plantas infectadas con la cepa TYLCV-Alm, presentaron encrespamiento y enanismo más intensos, que en las plantas infectadas con la cepa TYLCV-MId.

Por otra parte autores como Juarez *et al.* (2019), afirman que la sintomatología descrita en plantas infectadas con ToLCNDV, depende del cultivo y de las condiciones de crecimiento. Complementario a lo anterior, el desarrollo de la sintomas en las plantas hospedantes parece depender del sistema inmune de las plantas. En un estudio, *N. benthamiana*, *N. tabacum* y *S. lycopersicum* desarrollaron síntomas y fue posible identificar ADN viral, en muestras de hojas, tallo y raíces, al infectarse con ToLCNDV. Caso contrario, ocurrió con las plantas de *C. annuum*, que no desarrollaron síntomas y solo fue posible identificar ADN viral en sus hojas. Un análisis posterior de genes involucrados en los mecanismos de defensa de las plantas, reveló la regulación positiva de genes codificantes para proteínas de repetición rica en leucina de sitios de unión a nucleótidos (NBS-LRR) y expresión elevada de proteínas de transferencia de lípidos (LTP)

en *C. annuum*, en comparación con las demás plantas, que no mostraron valores elevados (Kushwaha *et al.*, 2015).

Otro factor, que influye en la sintomatología, es la presencia de coinfección en las plantas hospedantes. Font *et al.* (2005), informaron que la sintomatología presente en plantas de *C. annuum*, no se pudo atribuir solamente a TYLCV, ya que existía una coinfección con el *Potato virus Y* (PVY). Además, los satélites de begomovirus, también pueden potenciar o mejorar la sintomatología, como lo observado en la agroinoculación de clones infecciosos de ToLCKUV-TG y TolCNGV junto a beta satélites, en plantas de la familia Solanaceae (Kon y Gilbertson, 2011).

Los procesos de recombinación y pseudorecombinación de begomovirus, se ejecutan en arvenses hospedantes y favorecen su evolución adaptativa (Vaca *et al.* 2020). Lo anterior, se sustenta en los resultados de Mubin *et al.* (2012), donde el análisis de componentes de ToLCGUv identificado en *X. strumarium*, reveló que el ADN-B estaba relacionado con el componente B de ToLCNDV. Ello apoyaba resultados de investigaciones previas, que afirmaban que ToLCGUv correspondía a un virus monopartito, que adquirió su componente de ADN-B a partir de otra especie. Otro estudio, que apoya esta afirmación, se presentó en plantas de *A. cruentus*, que fueron consideradas como hospedante de una variante de ToLCNDV, evidenció la presencia de fragmentos recombinantes en su genoma y en base a análisis de recombinación, se estableció que posiblemente evolucionó a partir de los aislados de ToLCSDV-Oman o Yemen, por el proceso de recombinación (Sohrab, 2017).

Las técnicas de mayor uso para el diagnóstico de begomovirus, dentro del rango de tiempo que comprenden los estudios, son la PCR y la Secuenciación. En la mayoría de los estudios, el ADN viral se amplifican por medio de técnicas como el RCA o PCR, de las regiones conservadas del genoma de begomovirus o de especies específicas. Posteriormente, los productos de esta amplificación se clonian y secuencian por varias modalidades: Sanger y nanoporos (Duarte *et al.*, 2019) y próxima generación (Illumina) en (Juárez *et al.*, 2019). El uso de la

secuenciación, parece radicar en que la técnica facilita la identificación de las especies de begomovirus en las muestras, además de acceder a un análisis más profundo y detallado. Permite realizar posteriores análisis filogenéticos y de recombinación basados en regiones, con el fin de establecer la posición taxonómica de los begomovirus aislados. En el estudio de Pietersen *et al.* (2008), en base a la relación filogenética, se estableció que ToCSV, probablemente corresponda a un virus nativo del sur de África más no un virus introducido y el análisis de recombinación, dio a conocer la presencia de fragmentos recombinantes dentro del genoma de ToCSV, provenientes del *East African cassava mosaic Malawi virus* (EACMMV) y del *South African cassava mosaic virus* (SACMV). Los autores argumentan, que posiblemente exista una planta hospedante compartida, entre estos tres virus, que haya facilitado el procesos de recombinación. En especies de *Z. elegans*, *G. hirsutum*, *A. australis*, *A. theophrasti* y *N. tabacum*, se confirmó la presencia de un begomovirus y los análisis posteriores de secuenciación y análisis filogenético revelaron la presencia de TYLCV, que fue agrupado, con la cepa TYLCV-IL y se relacionó estrechamente con aislados TYLCV locales o vecinos en Shandong (Li *et al.*, 2014).

La hibridación, se ratifica, como una técnica, que no se ha dejado de utilizar en los estudios relacionados con la detección de begomovirus. En los respectivos estudios, su uso, parece tener como finalidad investigar la capacidad de replicación viral y el movimiento sistémico de los begomovirus en las plantas hospedantes. Por ejemplo, como se aprecia en el realizado por Kil *et al.* (2014c) donde se buscaba identificar el movimiento y la replicación de TYLCV en plantas de *E. grandiflorum* a partir de Hibridación Southern y PCR con el uso de diferentes tipos de muestras como flor, hoja, tallo y raíz. De igual forma, en el estudio de Kil *et al.* (2014a), se usaron estas técnicas con el mismo fin en las arvenses: *A. bidentata*, *L. amplexicaule* y *V. persica*.

Otros autores combinan la hibridación junto a otras técnicas, como DAS-ELISA (Juárez *et al.*, 2019) a la hora de analizar la presencia de begomovirus en plantas de la familia Cucurbitaceae y no refieren diferencias entre los resultados, mediante estas dos técnicas. Sin embargo, en el estudio realizado por Kil *et al.* (2014a), donde se combinó PCR e hibridación;

las arvenses probadas, no mostraron señales específicas de TYLCV en la hibridación Southern, a pesar de que algunos arvenses fueron positivas en la amplificación por PCR. Los autores argumentaron que se debió a diferentes sensibilidades de los ensayos y a la posible contaminación de las muestras. Algo similar, ocurrió a Kushwaha *et al.* (2015), donde a partir de la aplicación de la técnica de hibridación Southern, no fue posible identificar ADN viral en muestras de hojas de *C. annum*, pero cuando se realizó PCR, se confirmó la presencia de ADN viral en esta muestra. Adicional a lo anterior, se debe tener presente, que la técnica de hibridación de Southern es un método de detección que es menos sensible que el método de PCR, por ende, en investigaciones como la de Solórzano *et al.* (2017) se hace uso de otras técnicas como RCA y PCR para aumentar la sensibilidad de los análisis posteriores al proceso de hibridación.

Dentro de las técnicas moleculares, no muy mencionadas en las publicaciones, para la identificación de begomovirus en plantas hospedantes, se encuentra PCR-RFLP (Reacción en cadena de la polimerasa-Polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción). Esta técnica ha permitido la identificación de cepas virales de TYLCV. Por ejemplo, en el estudio de Morilla *et al.* (2005), después de un proceso de agroinfección, se amplificó, un fragmento de 649 pb de las cepas de TYLCV y TYLCSaV , a partir de muestras de ADN viral extraídas de *C. annum*. Estos productos se sometieron a digestión enzimática, con el fin de generar patrones de restricción característicos para cada cepa. Al final se logró identificar que *C. annum* estaba infectado con dos cepas de TYLCV. PCR-RFLP también se utilizó para identificar a PYMV en arvenses (López *et al.*, 2012). En *N. physalodes* fue posible identificar a ToSRV por medio de RCA-RFLP (Amplificación en círculo rodante-Polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción) (Barreto *et al.*, 2013).

Los ensayos de carácter serológico (inmunoensayos), no han sido muy representativos en el diagnóstico de begomovirus en comparación con las técnicas moleculares. En los estudios dispuestos, la técnica ELISA, se aplicó para la detección de begomovirus, en presencia de otras técnicas. Por ejemplo, la investigación de Arnaud *et al.* (2007), combinó ELISA indirecta junto con

PCR, lo que permitió identificar la presencia de begomovirus en *A. spinosus*, *A. viridis*, *A. conyzoides* y *B. pilosa* sin obtener diferencias en los resultados. Sin embargo, la técnica (TAS-ELISA) ha demostrado tener baja sensibilidad, a la hora de identificar TYLCV en plantas hospedantes. Lo anterior se evidencia en el estudio realizado por Papayiannis *et al.* (2011), donde se identificaron 49 plantas hospedantes de TYLCV, mediante tres técnicas: por medio de (TAS-ELISA) se identificaron 14 plantas, por PCR convencional se identificaron las plantas negativas en los ensayos de TAS-ELISA y la PCR en tiempo real, permitió determinar las plantas que se creía que no eran hospedantes del virus, según el ensayo TAS-ELISA y la PCR convencional. Los autores de este estudio, afirmaron que los inmunoensayos implican una limitante, ya que las especies de begomovirus no son buenos inmunógenos, lo que repercute negativamente en la obtención de antisueros.

Los mecanismos utilizados para la determinación de plantas hospedantes, deberán reevaluarse, pues las metodologías utilizadas parecen estar enfocadas en la presencia o ausencia de sintomatología. Así mismo, se debe esclarecer si existen otras variables involucradas en este proceso. Los métodos de diagnóstico, empleados en futuras investigaciones para la identificación de begomovirus, deberán ser de carácter molecular, pues son las técnicas que ofrecen mayores ventajas en comparación con las técnicas basadas en inmunoensayos. La secuenciación permite definir las especies y variantes de begomovirus circulantes, además que los análisis posteriores de relación filogenética y recombinación, son clave, para conocer la evolución y origen de los begomovirus, así como su posición taxonómica.

CONCLUSIONES

En este estudio, se dio a conocer el rango de plantas consideradas como hospedante de begomovirus, que tienen afectación en el cultivo de tomate, así como las técnicas que se implementan para su diagnóstico. La información presentada, sobre el rango de plantas hospedantes, tanto sintomáticas como asintomáticas de begomovirus, será

útil para implementar medidas de control frente a estos agentes patógenos y reducir las pérdidas económicas que se presentan en el cultivo de tomate. Adicionalmente contribuirá a desarrollar estrategias para frenar los procesos de recombinación y pseudorecombinación, que tienen cabida en las plantas hospedantes y favorecen la aparición de nuevas especies de begomovirus. Las técnicas moleculares ofrecen grandes ventajas, frente a los ensayos inmunológicos, especialmente la secuenciación y sus análisis posteriores, que son fundamentales para definir la evolución de los begomovirus.

Conflictos de interés

Los autores no declaran conflictos de intereses.

Contribución de los autores

Conceptualización LCS, Análisis formal REN, Investigación REN, Metodología REN y LCS, Supervisión LCS, Visualización REN, Escritura: primera redacción de REN, Escritura: revisión y edición REN.

REFERENCIAS

Aidawati NO, Hidayat S, Hidayat P, Suseno R, Sujiprihati S (2007) Response of Various Tomato Genotypes to Begomovirus Infection and Its Improved Diagnostic. HAYATI Journal of Biosciences 14(3): 93-97; doi: 10.4308/hjb.14.3.93

Ambrozevicius L, Calegario R, Fontes E, Carvalho M, Zerbini M (2002) Genetic diversity of Begomovirus infecting tomato and associated weeds in southeastern Brazil. Fitopatologia Brasileira 27(4): 372-378; doi: 10.1590/S0100-41582002000400006

Arnaud L, Santos C, Lima J, Feitosa F (2007) Predominância de begomovírus em tomateiros na região produtora da Ibiapaba, Ceará, e sua detecção natural em plantas daninhas. Fitopatologia Brasileira 32(3): 241-246; doi: 10.1590/S010041582007000300009

Barreto S, Hallwass M, Aquino O, Inoue A (2013) A Study of Weeds as Potential Inoculum Sources for a Tomato-Infecting Begomovirus in Central Brazil. Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences 69(3): 436-444

- Bergamin F, Macedo A, Favara M, Bampi G, Oliveira D, Rezende F (2020) Amplifier Hosts May Play an Essential Role in Tomato Begomovirus Epidemics in Brazil. *Frontiers in Plant Science* 11: 1-6; doi: 10.3389/fpls.2020.00414
- Bragard C, Dehnen-Schmutz K, Di Serio F, Gonthier P, Agnès M, Justesen J, MacLeod A, Magnusson A, Milonas C, Navas P, Parnell J, Potting S, Reignault R, Thulke P, Hans H, Civera W, Yuen A, Zappalà J, Candresse L, Chatzivassiliou T, Winter E, Bottex S (2020) Pest categorisation of tomato leaf curl New Delhi virus. *EFSA Journal* 18(7); doi: 10.2903/j.efsa.2020.6179
- Briddon R, Patil B, Bagewadi B, Nawaz-Ul-Rehman M, Fauquet C (2010) Distinct evolutionary histories of the DNA-A and DNA-B components of bipartite begomoviruses. *BMC Evolutionary Biology* 10(1); doi: 10.1186/1471-2148-10-97
- Campbell P, Cremer J, Roach R, Steele V, Subramaniam S, Sivasubramaniam V, Monsour C, Mullins T, Persley D, Gambley C (2017) Towards area wide management of insect vectored viruses of tomatoes in the Bowen district. *Virus Research* 241: 228-235; doi: 10.1016/j.virusres.2017.06.011
- Cañizares M, Rosas C, Rodríguez T, Hogenhout E, Bedford SA, Bejarano I, Navas J, Moriones E (2015) *Arabidopsis thaliana*, an experimental host for tomato yellow leaf curl disease-associated begomoviruses by agroinoculation and whitefly transmission. *Plant Pathology* 64(2): 265-271; doi: 10.1111/ppa.12270
- Datta S, Budhauliya R, Das B, Chatterjee S, Bora A, Vairale G, Gogoi H, Vijay V (2015) First report of Tomato leaf curl Bangladesh virus (ToLCBV) infecting *Gomphostemma niveum* plants in Assam, India. *New Disease Reports* 31: 19; doi: 10.5197/j.2044-0588.2015.031.019
- Davino S, Panno S, Caruso A, Davino M, Herrera J (2018) High genetic stability of potato yellow mosaic Panama virus infecting tomato in Panama. *Journal of Plant Pathology* 100: 59-65; doi: 10.1007/s42161-018-0028
- Duarte M, Fonseca M, Boiteux L, Costa H, Ribeiro M, Melo F, Carvalho P (2019) Identification of *Physalis angulata* (Solanaceae) as a Natural Alternative Weed Host of Tomato Severe Rugose Virus in Brazil. *Disease notes* 14(2): 600-601; doi: 10.1094/PDIS-07-19-1389-PDN
- FAOSTAT (2019) Estadísticas. Disponible en: <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize>. Consultado 7/12/2020
- Fazeli R, Heydarnejad J, Massumi H, Shaabanian M, Varsani A (2009) Genetic diversity and distribution of tomato-infecting begomoviruses in Iran. *Virus Genes* 38(2): 311-319; doi: 10.1007/s11262-008-0310-5
- Fernandes A, Boiteux LS, Fonseca M, Segnana L, Kitajima E (2014) Report of Tomato yellow spot virus infecting *Leonurus sibiricus* in Paraguay and within tomato fields in Brazil. *Plant Disease* 98(10): 1445; doi: 10.1094/PDIS-11-12-1016-PDN
- Fiallo E, Pan E, Long L, Sheng S, Navas J (2020) Transmission of begomoviruses and other whitefly-borne viruses: Dependence on the vector species. *Phytopathology* 110(1): 10-17; doi: 10.1094/PHYTO-07-19-0273-FI
- Firmino A, Yuki V, Goncalves A, Rezende, Marques JA (2009) *Tomato yellow vein streak virus*: Interação com a *Bemisia tabaci* biotípico B e gama de hospedeiros. *Scientia Agricola* 66(6): 793-799; doi: 10.1590/S0103-90162009000600011
- Font M, Córdoba C, García A, Santiago R, Jordá C (2005) First Report of Tobacco as a Natural Host of Tomato yellow leaf curl virus in Spain. *Plant Disease* 89(8): 910-910; doi: 10.1094/pd-89-0910b
- Frusciante L, Carli P, Escorlano M, Pernice R, Di Matteo A, Fogliano V, Pellegrini N (2007) Antioxidant nutritional quality of tomato. *Molecular Nutrition and Food Research* 51(5): 609-617; doi: 10.1002/mnfr.200600158
- Gámez C, Romero J, Santos M, Leyva N, Méndez J (2009) Tomatillo (*Physalis ixocarpa*) as a natural new host for tomato yellow leaf curl virus in Sinaloa, Mexico. *Plant Disease* 93(5): 545; doi: 10.1094/PDIS-93-5-0545^a

- Gorayeb E, Bello V, Cruciol G, Watanabe L, Dovigo L, Sartori M, Pavan M, Krause R (2020) Evaluation of *Datura stramonium* and *Nicandra physaloides* as reservoirs of tomato severe rugose virus and whiteflies. *Plant Pathology* 69(3): 569-575; doi: 10.1111/ppa.13139
- Guo Q, Shu Y, Liu C, Chi Y, Liu Y, Quan W, Xiao W (2019) Transovarial transmission of tomato yellow leaf curl virus by seven species of the *Bemisia tabaci* complex indigenous to China: Not all whiteflies are the same. *Virology* 531: 240-247; doi: 10.1016/j.virol.2019.03.009
- Haider M, Tahir M, Saeed A, Shah A, Rashid N, Javed M, Iqbal J (2007) Vinca minor: another host of a tomato infecting begomovirus in Pakistan. *African Crop Science Conference Proceedings* 8: 905-907
- Hanssen I, Lapidot M, Thomma B (2010) Emerging viral diseases of tomato crops. *Molecular Plant-Microbe Interactions* 23(5): 539-548; doi: 10.1094/MPMI-23-5-0539
- Heydarnejad J, Hesari M, Massumi H, Varsani A (2012) Incidence and natural hosts of Tomato leaf curl Palampur virus in Iran. *Australasian Plant Pathology* 42(2): 195-203; doi: 10.1007/s13313-012-0164-0
- Ibarra A, Espinoza L, Campuzano A, Peralta E (2012) Diagnóstico molecular de geminivirus en plantaciones comerciales de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) y malezas asociadas al cultivo, en la provincia Santa Elena. ESPOL, Guayaquil
- International Committee on Taxonomy of Viruses (2021) Disponible en <https://talk.ictvonline.org/taxonomy/>. Consultado 02/02/2021
- Jordá C, Font I, Martínez P, Juarez M, Ortega A, Lacasa A (2001) Current Status and New Natural Hosts of Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) in Spain. *Plant Disease* 85(4): 445-445; doi: 10.1094/pdis.2001.85.4.445c
- Juárez M, Rabádan M, Martínez L, Tayahi M, Grande A, Gómez P (2019) Natural hosts and genetic diversity of the emerging tomato leaf curl New Delhi virus in Spain. *Frontiers in Microbiology* 10: 140; doi: 10.3389/fmicb.2019.00140
- Kashina B, Mabagala R, Mpunami A (2002) Reservoir weed hosts of tomato yellow leaf curl begomovirus from Tanzania. *International Journal of Phytoremediation* 21(1): 269-278; doi: 10.1080/03235400216134
- Kashina B, Mabagala R, Mpunni A (2003) First report of *Ageratum conyzoides* L. and *Sida acuta* Burm F. as new weed hosts of Tomato yellow leaf curl Tanzania virus. *Plant Protection Science* 39(1): 18-22; doi: 10.17221/3822-pps
- Kil E, Byun H, Kim S, Hwang H, Kim M, Kim CS, Choi H, Lee K, Lee S (2014) First report of tomato yellow leaf curl virus infecting *Eustoma* (*Eustoma grandiflorum*) in Korea. *Plant Disease* 98(8): 1163; doi: 10.1094/PDIS-02-14-0162-PDN
- Kil E, Byun H, Kim S, Kim J, Park J, Cho S, Yang D, Lee K, Choi H, Kim JK, Lee S (2014) Sweet pepper confirmed as a reservoir host for tomato yellow leaf curl virus by both agro-inoculation and whitefly-mediated inoculation. *Archives of Virology* 159(9): 2387-2395; doi: 10.1007/s00705-014-2072-9
- Kil E, Park J, Lee H, Kim J, Choi H, Lee K, Kim C, Lee S (2014) *Lamium amplexicaule* (Lamiaceae): A weed reservoir for tomato yellow leaf curl virus (TYLCV) in Korea. *Archives of Virology* 159(6): 1305-1311; doi: 10.1007/s00705-013-1913-2
- Kon T, Gilbertson R (2011) Two genetically related begomoviruses causing tomato leaf curl disease in Togo and Nigeria differ in virulence and host range but do not require a betasatellite for induction of disease symptoms. *Archives of Virology* 157(1): 107-120; doi: 10.1007/s00705-011-1139-0
- Kushwaha N, Singh A, Basu S, Chakraborty S (2015) Differential response of diverse solanaceous hosts to tomato leaf curl New Delhi virus infection indicates coordinated action of NBS-LRR and RNAi-mediated host defense. *Archives of Virology* 160(6): 1499-1509; doi: 10.1007/s00705-015-2399-x
- Knierim D, Maiss E (2007) Application of Phi29 DNA polymerase in identification and full-

- length clone inoculation of *Tomato yellow leaf curl Thailand virus* and *Tobacco leaf curl Thailand virus*. Arch Virol 152: 941-954; doi: 10.1007/s00705-006-0914-9
- Kyallo M, Ateka E, Sseruwagi P, Ibáñez J, Ssemakula M, Skilton R, Ndunguru J (2017) Infectivity of *Deinbollia mosaic virus*, a novel weed-infecting begomovirus in East Africa. Archives of Virology 162(11): 3439-3445; doi: 10.1007/s00705-017-3495-x
- Lefevre P, Moriones E (2015) Recombination as a motor of host switches and virus emergence: Geminiviruses as case studies. Current Opinion in Virology 10: 14-19; doi: 10.1016/j.coviro.2014.12.005
- Li G, Zhao LM, Wang X, Gao Y, Sun G, Zhu X (2014) New natural hosts of *Tomato yellow leaf curl virus* identified in and near tomato-growing greenhouses in eastern China. Journal of General Plant Pathology 80(5): 449-453; doi: 10.1007/s10327-014-0531-5
- Li M, Li X, Su Y (2017) Flue-cured tobacco confirmed as a reservoir host plant for *Tomato yellow leaf curl virus* by agro-inoculation and *Bemisia tabaci* MED-mediated transmission. PLoS ONE 12(12): 1-9; doi: 10.1371/journal.pone.0190013
- Li K, Wu G, Li M, Ma M, Du J, Sun M, Sun X, Qing L (2018) Transcriptome analysis of *Nicotiana benthamiana* infected by *Tobacco curly shoot virus*. Virology Journal 15: 138; doi: 10.1186/s12985-018-1044
- Lima A, Sobrinho R, González J, Rocha C, Silva S, Xavier C, Silva F, Duffy S, Zerbini F (2013) Synonymous site variation due to recombination explains higher genetic variability in begomovirus populations infecting non-cultivated hosts. Journal of General Virology 94: 418-431; doi: 10.1099/vir.0.047241-0
- Liu P, Xie Y, Zhou X (2009) Malvastrum coromandelianum is an alternative host of *Tomato yellow leaf curl China virus*. Plant Pathology 58(2): 403; doi: 10.1111/j.1365-3059.2008.01965.x
- López K, Otavo O, Vaca J (2012) Search for alternative hosts of *Potato yellow mosaic virus*, a begomovirus affecting tomato crops in Valle del Cauca. Acta Agronomica 61: 58-60
- Macedo M, Michereff F, Navas J, Inoue A (2015) Host range and whitefly transmission efficiency of *Tomato severe rugose virus* and *Tomato golden vein virus* in tomato plants. Tropical Plant Pathology 40(6): 405-409; doi: 10.1007/s40858-015-0055-3
- Marwal A, Kumar A, Prajapat R, Kumar D, Kumar R (2013) Molecular and Recombinational Characterization of Begomovirus Infecting an Ornamental Plant *Alternanthera sessilis*: A New Host of *Tomato Leaf Curl Kerala Virus* Reported in India. Science International 1(3): 51-56; doi: 10.17311/sciintl.2013.51.56
- Medina V, Pinner M, Bedford I, Achon M, Gemeni C (2006) Inmunolocalization of *Tomato yellow leaf curl sardinia virus* in natural host plants and its vector *Bemisia tabaci*. Società Italiana di Patologia Vegetale 88(3): 299-308
- Melgarejo T, Kon T, Rojas M, Paz L, Zerbini F, Gilbertson R (2013) Characterization of a New World Monopartite Begomovirus Causing Leaf Curl Disease of Tomato in Ecuador and Peru Reveals a New Direction in Geminivirus Evolution. Journal of Virology 87(10): 5397-5413; doi: 10.1128/jvi.00234-13
- Mondal D, Mandal S, Shil S, Sahana N, Pandit G, Choudhury A (2019) Genome wide molecular evolution analysis of begomoviruses reveals unique diversification pattern in coat protein gene of Old World and New World viruses. VirusDisease 30(1): 74-83; doi: 10.1007/s13337-019-00524-7
- Monger W, Mumford R, García E, Boa E (2008) Occurrence of *Tomato mosaic Havana virus* in Nicaragua. Plant Pathology doi: 10.1111/j.1365-3059.2007.01762.x
- Morales F, Anderson P (2001) The emergence and dissemination of whitefly-transmitted geminiviruses in Latin America. Archives of Virology 146(3): 415-441; doi: 10.1007/s007050170153
- Morilla G, Janssen D, García A, Moriones E, Cuadrado I, Bejarano E (2005) Pepper (*Capsicum annuum*) is a dead-end host for Tomato yellow leaf curl virus. Phytopathology 95(9): 1089-1097; doi: 10.1094/PHYTO-95-1089

- Moriones E, Navas J (2000) *Tomato yellow leaf curl virus*, an emerging virus complex causing epidemics worldwide. *Virus Research* 71(1-2): 123-134; doi: 10.1016/S0168-1702(00)00193-3
- Mubin M, Akhtar S, Amin I, Briddon R, Mansoor S (2012) *Xanthium strumarium*: A weed host of components of begomovirus-betasatellite complexes affecting crops. *Virus Genes* 44(1): 112-119; doi: 10.1007/s11262-011-0662-0
- Ong S, Taheri S, Othman R, Teo C (2020) Viral disease of tomato crops (*Solanum lycopersicum* L.): an overview. *Journal of Plant Diseases and Protection* 127(6): 725-739; doi: 10.1007/s41348-020-00330-0
- Ortiz Y, Osorio O, Díaz M (2019) Detección molecular de begomovirus en arvenses asociadas al cultivo de tomate en Panamá. *Acta Agronomica* 68(4): 319-325; doi: 10.15446%2FACAG.V68N4.77945
- Papayiannis L, Box P, Katis N (2011) Identification of Weed Hosts of *Tomato yellow leaf curl virus* in Cyprus L. *Computer Graphics World* 95(2): 120-125; doi: 10.1094/PDIS-05-10-0346
- Pietersen G, Idris A, Krüger K, Brown J (2008) Characterization of *Tomato curly stunt virus*: A new tomato-infecting begomovirus from South Africa. *Plant Pathology* 57(5): 809-818; doi: 10.1111/j.1365-3059.2008.01882.x
- Polston J, Cohen L, Sherwood T, Ben J, Lapidot M (2006) *Capsicum* species: Symptomless hosts and reservoirs of *Tomato yellow leaf curl virus*. *Phytopathology* 96(5): 447-452; doi: 10.1094/PHYTO-96-0447
- Qing I, Xiong Y, Sol XS, Yang SY, Zhou CY (2010) First Report of Tobacco curly shoot virus Infecting Pepper in China. *Planta Dis* 94 (5):637; doi: 10.1094/PDIS-94-5-0637A
- The plant List (2021) Disponible en: <http://www.theplantlist.org/>. Consultado 20/03/2021
- Roy A, Spoorthi P, Panwar G, Bag M, Prasad T, Kumar G, Gangopadhyay K, Dutta M (2013) Molecular evidence for occurrence of *Tomato leaf curl New Delhi virus* in Ash Gourd (*Benincasa hispida*) germplasm showing a Severe Yellow stunt disease in India. *Indian Journal of Virology* 24(1): 74-77; doi: 10.1007/s13337-012-0115-y
- Romay G, Chirinos T, F. Pouey G, Torres M, Bragard C (2016) First report of *Potato yellow mosaic virus* infecting *Solanum americanum* in Venezuela. *New Disease Reports* 34: 20; doi: 10.5197/j.2044-0588.2016.034.020
- Roumagna F, Iett J, Varsani A (2021) Establishment of five new genera in the family Geminiviridae: *Citlodavirus*, *Maldovirus*, *Mulcrlievirus*, *Opunvirus*, and *Topilevirus*. *Archives of Virology* 167: 695-710; doi: 10.1007/s00705-021-05309-2
- Salehi B, Sharifin R, Sharopov F, Namiesnik J, Rooijntan A, Kamle M, Kumar P, Martins N, Sharifi R (2019) Beneficial effects and potential risks of tomato consumption for human health: An overview. *Nutrition* 62: 201-208; doi: 10.1016/j.nut.2019.01.012
- Sánchez S, Navas J, Monci F, Díaz J, Moriones E (2000) *Mercurialis ambigua* and *Solanum luteum*: Two newly discovered natural hosts of tomato yellow leaf curl geminiviruses. *European Journal of Plant Pathology* 106(4): 391-394; doi: 10.1023/A:1008758622582
- Saxena S, Verma S (2017) Begomoviruses: Occurrence and management in Asia and Africa. *Begomoviruses: Occurrence and Management in Asia and Africa*. doi: 10.1007/978-981-10-5984-1
- Seal S, Jeger M, Van den Bosch F (2006) Begomovirus Evolution and Disease Management. *Advances in Virus Research* 67(6): 297-316; doi: 10.1016/S0065-3527(06)67008-5
- Sivalingam P, Varma A (2007) Non-tomato natural hosts of tomato infecting begomoviruses in north-western India. *Indian Journal of Virology* 18(1): 20-27
- Smith H, Seijo E, Vallad E, Peres N, Druffel K (2015) Evaluating weeds as hosts of *Tomato yellow leaf curl virus*. *Environmental Entomology* 44(4): 1101-1107; doi: 10.1093/ee/nvv095

- Sohrab S (2015) The role of corchorus in spreading of *Tomato yellow leaf curl virus* on tomato in Jeddah, Saudi Arabia. *Virus Disease* 27(1): 19-26; doi: 10.1007/s13337-015-0292-6
- Sohrab S (2017) *Tomato Leaf Curl Sudan Virus* (TLCSDV) causing leaf curl disease on a new host *Amaranthus cruentus* L. *Plant OMICS* 10(1): 20-27; doi: 10.21475/poj.10.01.17.292
- Solórzano A, Castro R, Barboza N, Hernández E, Hammond W, Ramírez P (2017) Detección de crinivirus y begomovirus en plántulas de tomate y arvenses asociadas a semilleros. *Agronomía Mesoamericana* 28(2): 477-488; doi: 10.15517/ma.v28i2.25860
- Stonor J, Hart P, Gunther M, DeBarro P, Rezaian M (2003) Tomato leaf curl geminivirus in Australia: Occurrence, detection, sequence diversity and host range. *Plant Pathology* 52(3): 379-388; doi: 10.1046/j.1365-3059.2003.00854.x
- Vaca J, Jara F, López (2020) Caracterización molecular parcial de begomovirus aislados de arvenses colectadas en cultivos de tomate en el sureste del Valle del Cauca, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 14(1): 115-124; doi: 10.17584/rcch.2020v14i1.10434
- Vaca J, Otavo D, López K (2011) Identificación de arvenses como hospederos naturales de Begomovirus en el Valle del Cauca, Colombia. *Revista Fitopatología Colombiana* 35(2): 69-72
- Vaca J, Rivera D, Morales J, Jara F, Lopez K (2020) Nuevas arvenses hospederas de Begomovirus colectadas en cultivos de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) en Cundinamarca. *Revista de Investigación Agraria y Ambiental* 11(1): 29-39; doi: 10.22490/21456453.3019
- Venkataravanappa V, Swarnalatha P, Lakshminarayana CN, Mahesh B, Krishna M (2012) Molecular Evidence for Association of *Tobacco Curly Shoot Virus* and a Betasatellite with Curly Shoot Disease of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from India. *Plant Pathol Microb* 2012(3): 7; doi: 10.4172/2157-7471.1000148
- Yang Q, Ding B, Zhou P (2017) Geminiviruses and their application in biotechnology. *Journal of Integrative Agriculture* 16(12): 2761-2771; doi: 10.1016/S2095-3119(17)61702-7
- Yule S, Chiemsombat P, Srinivasan R (2019) Detection of *Tomato yellow leaf curl Thailand virus* transmitted by *Bemisia tabaci* Asia I in tomato and pepper. *Phytoparasitica* 47: 143-153; doi: 10.1007/s12600-018-00712-z
- Zambrano K, Pouey F, Chirinos D, Romay G, Marys E (2011) *Tomato chlorotic leaf distortion virus*, a new bipartite begomovirus infecting *Solanum lycopersicum* and *Capsicum chinense* in Venezuela. *Arch Virol* 156: 2263-2266 doi: 10.1007/s00705-011-1093-x
- Zammouri S, Mnari-Hattab M (2014) First report of *Solanum elaeagnifolium* as natural host of *Tomato yellow leaf curl virus species* (TYLCV and TYLCSV) in Tunisia. *Journal of Plant Pathology* 96(2): 434; doi: 10.4454/JPP.V96I2.008

Recibido: 01-10-2021

Aceptado: 16-11-2021

Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial 4.0 Internacional (CC BY-NC 4.0) <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>. Está permitido su uso, distribución o reproducción citando la fuente original y los autores.