

DETECCIÓN MOLECULAR DE BEGOMOVIRUS AISLADOS DE ARVENSES ASOCIADAS AL CULTIVO DE AJÍ (*Capsicum* spp.) EN EL VALLE DEL CAUCA, COLOMBIA

Molecular detection of begomoviruses isolated from weeds associated with chili pepper crops (*Capsicum* spp.) in Valle del Cauca, Colombia

Karina LÓPEZ-LÓPEZ^{1,2}^{*}, Andrea CORREDOR-RODRÍGUEZ^{1,2}^{id}, Adriana Melissa CORREA-FORERO^{1,2}^{id}, Laura ÁLVAREZ-RUBIANO^{1,2}^{id}, Andrea SUÁREZ^{1,2}^{id}, Juan Carlos VACA-VACA^{1,2}^{id}

1 Grupo IPMA Interacción Planta Microorganismo Ambiente, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia sede Palmira. Carrera 32 # 12 – 00, Palmira, Colombia.

2 Centro de Investigación e Innovación en Bioinformática y Fotónica – CIBioFi. Calle 13 No. 100-00, Edificio 320 No. 1069, Universidad del Valle, 760032 Cali, Colombia.

* For correspondence: klopezl@unal.edu.co

Received: 07th August 2020. Returned for revision: 23rd March 2021. Accepted: 10th September 2021.

Associate Editor: Hernán Mauricio Romero

Citation/ citar este artículo como: López-López, K., Corredor-Rodríguez, A., Correa-Forero, A. M., Álvarez-Rubiano, L., Suárez, A., y Vaca-Vaca, J. C. (2022). Detección molecular de begomovirus aislados de arvenses asociadas al cultivo de ají (*Capsicum* spp.) en el Valle del Cauca, Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 27(3):336-346. <https://doi.org/10.15446/abc.v27n3.89802>

RESUMEN

Los virus *Potato yellow mosaic virus* (PYMV/Co), *Passionfruit leaf distortion virus* (PLDV), *Pepper rugose mosaic virus* (PRMV) y *Rhynchosia golden mosaic Colombia virus* (RhGMCV) son begomovirus de interés agrícola, aislados y caracterizados molecularmente en el Valle del Cauca. Sin embargo, en la actualidad no hay suficiente información sobre sus hospederos alternos. Dado que las arvenses cumplen un papel importante en la ecología y epidemiología viral, este estudio tuvo como objetivo detectar la presencia de estos begomovirus en arvenses asociadas al cultivo de ají en el Valle del Cauca, Colombia. Se recolectaron 121 plantas arvenses en zonas productoras de ají, localizadas en 7 municipios del Valle del Cauca, las cuales fueron identificadas a nivel taxonómico. A partir del ADN genómico purificado de estas plantas se evaluó la presencia de virus por PCR, usando cebadores universales para el género *Begomovirus* y específicos para PYMV/Co, PLDV, PRMV y RhGMCV. Se detectaron begomovirus en 15 de las especies de arvenses evaluadas. Esta es la primera vez que las especies *Ipomoea tiliacea*, *Melothria pendula*, *Caperonia palustris*, *Desmodium tortuosum*, *Desmodium intortum*, *Ammannia coccinea*, *Panicum polygonatum*, *Capsicum rhomboideum*, *Eclipta prostrata* y *Synedrella nodiflora* se reportan como hospederas de begomovirus en Colombia. Se detectaron los begomovirus RhGMCV, PYMV/Co, PRMV y PLDV en infecciones simples y mixtas. Estos resultados aportan nuevos datos sobre los hospederos alternos de begomovirus. Esta información servirá para implementar un plan de manejo integrado de enfermedades virales con el potencial para afectar negativamente el rendimiento del cultivo de ají, y otros cultivos en Colombia.

Palabras Clave: dicotiledóneas, geminivirus, monocotiledónea, proteína de la cápside.

ABSTRACT

Potato yellow mosaic virus (PYMV / Co), *Passionfruit leaf distortion virus* (PLDV), *Pepper rugose mosaic virus* (PRMV), *Rhynchosia golden mosaic Colombia virus* (RhGMCV) are begomoviruses of agricultural interest isolated and molecularly characterized in Valle del Cauca. However, at present there is not enough information about their alternate hosts. Given that weeds play a role in viral ecology and epidemiology, this study aimed to detect the presence of these begomoviruses in weeds associated with the cultivation of chili in Valle del Cauca, Colombia. One hundred twenty-one weed plants were collected in chili-producing areas, located in seven municipalities of Valle del Cauca, which were identified at the taxonomic level. From the purified genomic DNA of these plants, the presence of the virus was evaluated by PCR using universal primers for the *Begomovirus* genus, and species-specific primers for PYMV/Co, PLDV, PRMV, and RhGMCV. Begomoviruses were detected in fifteen of the evaluated weed species. This is the first time that the species *Ipomoea tiliacea*, *Melothria pendula*, *Caperonia palustris*, *Desmodium tortuosum*, *Desmodium intortum*, *Ammannia coccinea*, *Panicum polygonatum*,

Capsicum rhomboideum, *Eclipta prostrata* and *Synedrella nodiflora* have been reported as hosts of begomoviruses in Colombia. These results provide new data on the alternate hosts of begomoviruses. This information will serve to implement an integrated management plan for viral diseases, with the potential to negatively affect the yield of chili peppers and other crops in Colombia.

Keywords: coat protein, geminivirus, dicot, monocot.

INTRODUCCIÓN

Los *Begomovirus* representan el género más diverso de la familia *Geminiviridae* con 445 especies aceptadas hoy por el Comité Internacional en Taxonomía de Virus (ICTV, 2021), y son catalogados como uno de los virus de plantas más devastadores para los cultivos agrícolas, en las regiones tropicales y subtropicales (Brown et al., 2015; Maliano et al., 2021).

Los begomovirus tienen un genoma de ADN circular monocatenario (ssDNA), el cual puede ser: monopartita, conformado por un solo componente genómico de aproximadamente 2,7 kb; o bipartita, constituido por dos componentes genómicos encapsidados de manera independiente, denominados ADN-A y ADN-B, de aproximadamente 2,5 a 2,6 kb (Rojas et al., 2005; Brown et al., 2015; Rodríguez-Negrete et al., 2019). Estos últimos, los begomovirus bipartitas, se caracterizan por infectar plantas dicotiledóneas y ser transmitidos de manera circulativa no propagativa por la mosca blanca, *Bemisia tabaci* (familia Aleyrodidae), la cual ha sido descrita como un complejo de especies crípticas polífagas (Brown et al., 2015; Czosnek et al., 2017; Islam et al., 2018).

La continua evolución de los begomovirus, resultado de mutaciones, intercambio genético como recombinación y pseudo-recombinación de sus genomas, ha favorecido el surgimiento de nuevas especies virales o cepas mejor adaptadas al ambiente (Padidam et al., 1999; Gibbs et al., 2010; Navas-Castillo et al., 2011; Navas-Castillo et al., 2014; Prajapat et al., 2014; Islam et al., 2018).

En el Valle del Cauca (Colombia) estudios previos han demostrado que el virus del mosaico amarillo de la papa (*Potato yellow mosaic virus*, PYMV/Co) (Vaca-Vaca et al., 2012), el virus de la distorsión de la hoja de maracuyá (*Passionfruit leaf distortion virus*, PLDV) (Vaca-Vaca et al., 2016) y el virus del mosaico rugoso del ají (*Pepper rugose mosaic virus*, PRMV) (Vaca-Vaca et al., 2019a) son agentes causales de enfermedades limitantes para la producción de tomate, maracuyá y ají, en el departamento.

Ciertamente, las plantas arvenses son fundamentales en la epidemiología viral de los agroecosistemas, ya que pueden ser hospederas de virus importantes para la agricultura y de virus no conocidos. Asimismo, pueden favorecer la variación genética viral con el potencial para infectar especies cultivadas (Duffus, 1971; Rocha et al., 2013; Rodríguez-Negrete et al., 2019).

Actualmente, la diversidad de plantas no cultivadas como hospederas alternas de begomovirus, se ha documentado en las arvenses asociadas a los cultivos de tomate y ají (Vaca-Vaca et al., 2011; López-López et al., 2014; Vaca-Vaca et al.,

2019b; Vaca-Vaca et al., 2020a; Vaca-Vaca et al., 2020b). Para el cultivo de ají, en el Valle del Cauca, se han reportado como hospederas de begomovirus las arvenses: *Acalypha* sp., *Euphorbia hirta*, *Malvastrum* sp., *Parthenium hysterophorus*, *Rivina humilis*, *Rhynchosia minima* y *Sida acuta* (Vaca-Vaca et al., 2019b). Adicionalmente, han sido caracterizados molecularmente dos nuevos virus: el virus del mosaico dorado de Croton (*Croton golden mosaic virus*, CroGMV) aislado en la especie *Croton hirtus* (Vaca-Vaca et al., 2018), y el virus del mosaico dorado de *Rhynchosia* de Colombia (*Rhynchosia golden mosaic Colombia virus*, RhGMCV) aislado de las arvenses *Amaranthus dubius*, *Desmodium* sp., *Caesalpinia* sp., *R. humilis* y *R. minima* (López-López et al., 2019).

Aunque en Colombia se han llevado a cabo estudios sobre los reservorios alternos de begomovirus, aún es limitado el conocimiento sobre los hospederos de PYMV/Co, PLDV y PRMV. En esta investigación, se plantea la posibilidad de que las arvenses asociadas al cultivo de ají pueden ser hospederas de begomovirus aislados de especies cultivadas (Vaca-Vaca et al., 2012; Vaca-Vaca et al., 2016; Vaca-Vaca et al., 2019a); o de RhGMCV, un begomovirus aislado recientemente en arvenses asociadas al cultivo de tomate (López-López et al., 2019).

Dicho esto, el objetivo de este trabajo fue detectar mediante el uso de técnicas moleculares begomovirus de interés agrícola, presentes en arvenses asociadas al cultivo de ají en el Valle del Cauca. La detección temprana de los begomovirus en las arvenses es esencial para desarrollar medidas de control eficaces y sostenibles, dirigidas a reducir la incidencia y propagación viral dentro de los cultivos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de material vegetal

Se recolectaron 121 plantas arvenses en nueve zonas productoras de ají (*Capsicum* spp.), localizadas en siete municipios del Departamento del Valle del Cauca, Colombia: Bolívar (19 plantas), Candelaria (17), La Unión (7), Roldanillo (25), Tuluá (38), Vijes (10) y Yumbo (5). La recolección del material vegetal se realizó en el año 2018 de manera aleatoria en los caminos de acceso, dentro de los cultivos y en las cercas ubicadas alrededor de las parcelas. El 17,35 % (21/121) de las plantas recolectadas presentaron síntomas de infección viral: deformación en hojas, epinastia, clorosis o mosaicos dorados. En el 6,6 % (8/121) de las arvenses se observaron ácaros e insectos tales como mosca blanca y áfidos, y en el 1,7 % (2/121) de estas se presentaron simultáneamente clorosis, enanismo e insectos.

Tabla 1. Cebadores universales y especie-específicos empleados en la PCR para la detección de begomovirus en las plantas arvenses.

Género / Especie	Cebadores		Tamaño (pb*)	Ta* (°C)	Región en el genoma
	Nombre	Secuencia			
<i>Begomovirus</i> ¹	MP82	5'-CCTCTAGATAATATTACCKRWKGRCC-3'	400-500	57	Rep
	MP16	5'-CGGAATTCYGTGNACYTTRCANGGNCCYTCRCA-3'			
<i>Begomovirus</i> ²	PAL1v1978	5'-GCATCTGCAGGCCACATYGTCTTYCCNGT-3'	1200	52	AL1 y AR1
	PAR1c496	5'-AATACTGCAGGGCTTYCTRTACATRGG-3'			
<i>Begomovirus</i> ³	Rep-DGR-F Ymac-R	For: 5'-AGATCTCCTCCTCTAGCASWTCTNCCGTC-3' Rev: 5'-AAGCTTWGASGCATGNGTACATGCCA-3'	1395	55	Rep y CP
PLDV ⁴	MaraAF23-CP MaraAR405-CP	For: 5'-TCCGCTCTCTCTTTCTCTTTT-3' Rev: 5'-GGATATGTCGTGACGCTG-3'	400	52	AR1 (CP)
RhGMCV ⁵	AT35FCP AT35RCP	For: 5'-CCGCAACGCCAATTATTC-3' Rev: 5'-ATCTTCCAAACCTCTTCAC-3'	546	60	AR1 (CP)
PYMV/Co ⁶	PYMV-1 PYMV-2	5'-TTGGGCCAAGAATAAACAAGGCCG-3' 5'-ACCACCTGTGACCTTGCCATAGAA-3'	467	65.3	Región intergénica AL1 (Rep)
PRMV ⁷	PRMV-2287F PRMV-2509R	For: 5'-TGGATAAGCATGTGGAGA-3' Rev: 5'-GTAGAGCAGAGTTTGAGAG-3'	241	50	AL1 (Rep)

1 Umaharan et al., 1998; 2 Rojas et al., 1993; 3 Castillo y Argüello, 2006; 4 y 6 Vaca-Vaca et al., 2020a; 5 Comunicación personal Betancurt- Andrade MD; 7 Comunicación personal Morales-Euse J. *pb: Pares de bases *Ta: Temperatura de alineamiento

El material vegetal recolectado fue guardado en una bolsa de papel marcada con un código, e inmediatamente puestas dentro de neveras de icopor con pilas de hielo. Luego fueron llevadas al Laboratorio de Sanidad y Microbiología Agrícola de la Universidad Nacional de Colombia (sede Palmira) para su posterior procesamiento y análisis molecular. Cada zona de muestreo fue georreferenciada (GPS Garmin®) y se realizó un registro fotográfico de cada planta.

Determinación taxonómica de las arvenses

Se escogieron ejemplares con flores, frutos y partes vegetativas. Si el tamaño de la planta fue menor a 20 centímetros se recolectó completa, incluyendo raíces y tallos rastreros. Las flores pequeñas fueron preservadas en etanol al 70 % con el fin de facilitar la descripción de sus partes. La determinación taxonómica de las arvenses se realizó con la colaboración del herbario “José Cuatrecasas Arumí” de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira. Los nombres de las especies botánicas fueron consultados en la base de datos “Trópicos” del Missouri Botanical Garden (<https://www.tropicos.org/home>).

Extracción de ADN genómico total

Para la extracción de ADN genómico total se utilizó material vegetal fresco molido con N2 líquido en un molino eléctrico de acero inoxidable (B. E. Classics), y material

vegetal seco con gel de sílice y macerado con pistilo. El ADN se extrajo con el kit Invisorb® Spin Plant Mini (Stratec) siguiendo la metodología descrita por el fabricante; y con el método CTAB (Cetyl Trimethyl Ammonium Bromide) (Doyle y Doyle, 1987). La visualización de la calidad y cantidad de ADN se realizó a través de una electroforesis en gel de agarosa al 0,8 % (p/v) en buffer TAE 1X (tris-ácido acético-EDTA) y tinción con bromuro de etidio. Como marcador de peso molecular se usó 1kb DNA Ladder (New England Biolabs INC). El revelado con luz ultravioleta fue realizado en el transiluminador BioRad y la fotografía con el Software Quantity One-4.6.5, provisto por el fabricante del equipo.

Detección molecular de begomovirus

La detección molecular se realizó mediante la reacción en cadena de la polimerasa (Polymerase Chain Reaction por sus siglas en inglés, PCR). Se emplearon tres pares de cebadores específicos para begomovirus diseñados sobre el genoma ADN-A de los begomovirus. Los cebadores MP82 y MP16 amplifican un fragmento del gen AL1 (Replication-associated protein, Rep) de 400-500 pb (Umaharan et al., 1998) (Tabla 1). Los cebadores PAL1v1978 y PAR1c496 amplifican un fragmento que comprende los genes AL1 (Rep), región intergénica y AR1 (Coat Protein, CP) de aproximadamente 1200 pb (Rojas et al., 1993). Los cebadores Rep-DGR-F y Ymac-R amplifican un fragmento de 1395 pb que incluye los genes AL1 (Rep), región intergénica y CP (Castillo y Argüello, 2006) (Tabla 1).

En la detección se realizaron tres repeticiones experimentales por cada par de iniciadores. Como control positivo se empleó ADN plasmídico que porta el componente ADN-A del virus PYMV/Co, aislado por Vaca-Vaca et al. (2012). Cada reacción de PCR contenía: 500 ng de ADN genómico total, buffer 1X, 200 μ M de una mezcla de dNTPs, 0,2 μ M de cada cebador, 1,25 U OneTaq DNA Polymerase (New England Biolabs INC) y agua Mili-Q. Las reacciones de PCR fueron llevadas a cabo en un volumen final de 25 μ L en los termocicladores T100 y C1000 (BioRad) siguiendo los protocolos de amplificación descritos por Rojas et al. (1993), Umaharan et al. (1998) y Castillo y Argüello (2006) (Tabla 1).

Los productos de PCR fueron analizados mediante electroforesis en geles de agarosa al 0,8 % o 1 % (p/v) (según el tamaño del amplicón esperado), en buffer TAE 1X. El tamaño del fragmento obtenido fue estimado con el marcador de peso molecular 1kb DNA Ladder (New England Biolabs INC). Los geles fueron visualizados y fotografiados usando el transiluminador BioRad y el Software Quantity One-4.6.5.

Detección específica de begomovirus por PCR

Las arvenses en las cuales se detectó la presencia de Begomovirus con los cebadores universales fueron evaluadas con los cebadores especie-específicos. La detección de los begomovirus se realizó mediante PCR usando cebadores específicos para cada especie viral y siguiendo las condiciones previamente descritas por los autores para cada par de cebadores (Tabla 1). El producto de PCR fue visualizado por electroforesis en geles de agarosa al 1 % (p/v), en buffer TAE 1X y tinción con bromuro de etidio. Como plantilla se utilizó el ADN genómico total de las arvenses positivas para begomovirus. Los controles positivos empleados corresponden a ADN plasmídico que porta el ADN-A de los virus PLDV, PYMV/Co, RhGMCV y PRMV.

RESULTADOS

Identificación taxonómica de las arvenses

Las 121 arvenses recolectadas se clasificaron en 51 especies, 44 géneros y 19 familias (Amaranthaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Commelinaceae, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lythraceae, Malvaceae, Nyctaginaceae, Onagraceae, Phytolaccaceae, Poaceae, Portulacaceae, Solanaceae, Urticaceae y Verbenaceae). La familia más diversa y abundante fue Asteraceae con 11 especies. Mientras que los géneros más diversos y abundantes fueron *Desmodium* (4 especies, 9 individuos) y *Sida* (3 especies, 15 individuos), pertenecientes a las familias Fabaceae y Malvaceae, respectivamente.

Detección molecular de begomovirus

Las 121 plantas arvenses fueron procesadas siguiendo los protocolos para la extracción de ADN genómico total, mencionados previamente en la metodología. Las plantas con alto contenido de mucilago como las del género *Sida*, presentaron problemas en la extracción y purificación del ADN. Sin embargo, con el fin de evaluar la calidad del ADN extraído se llevó a cabo la amplificación del gen ribosomal 18S (Datos no mostrados).

La detección por PCR con los cebadores específicos de begomovirus descritos por Rojas et al. (1993), Umaharan et al. (1998) y Castillo y Argüello (2006) revelaron la presencia de begomovirus en 26 plantas, agrupadas en 10 familias, 14 géneros y 15 especies (Fig. 1 y Tabla 2). La familia con el mayor número de arvenses positivas para begomovirus, así como la más diversa, fue Fabaceae con 13 individuos y 5 especies; siendo *R. minima* la especie más abundante con 4 individuos. La presencia de begomovirus en las especies *Eclipta prostrata*, *Synedrella nodiflora*, *Ipomoea tiliacea*, *Melothria pendula*, *Caperonia palustris*, *Desmodium tortuosum*, *Desmodium intortum*, *Ammannia coccinea*, *Panicum polygonatum* y *Capsicum rhomboideum* se describen aquí por primera vez, y representan nuevos reportes como posibles hospederos alternos de begomovirus.

Cabe resaltar que, tres plantas de la especie *R. minima* (códigos AC7, AC14 y AC54) fueron las únicas plantas positivas para begomovirus con síntomas de mosaico dorado en sus hojas (Fig. 1i y Tabla 2). Es decir, las demás arvenses descritas aquí como hospederas de begomovirus eran asintomáticas. Estos resultados señalan que, 18 de las 21 plantas sintomáticas recolectadas, fueron negativas para begomovirus. Por lo tanto, se requieren otros estudios para comprender, si los síntomas observados en las plantas corresponden a una infección causada por agentes fitopatógenos diferentes a los evaluados en esta investigación, o son ocasionados por otros factores.

Detección específica de los begomovirus en las arvenses

Los resultados indican que RhGMCV se detectó en el 17,35 % de las plantas arvenses recolectadas, mientras que la presencia de PYMV/Co, PRMV y PLDV se detectó en un porcentaje inferior al 10 %.

Inicialmente, la amplificación de un fragmento de aproximadamente 546 pb confirmó la presencia de RhGMCV en 21 plantas, pertenecientes a 10 familias botánicas y 13 especies (Fig. 2a, Tabla 2). *R. humilis* y *R. minima* fueron las especies más representativas, cada una con 4 plantas positivas. Hasta donde se sabe, las especies *E. prostrata*, *S. nodiflora*, *I. tiliacea*, *M. pendula*, *C. palustris*, *D. tortuosum*, *D. intortum*, *A. coccinea*, *Sida spinosa*, *P. polygonatum* y *C. rhomboideum* representan nuevos reportes como posibles hospederos naturales de este begomovirus.

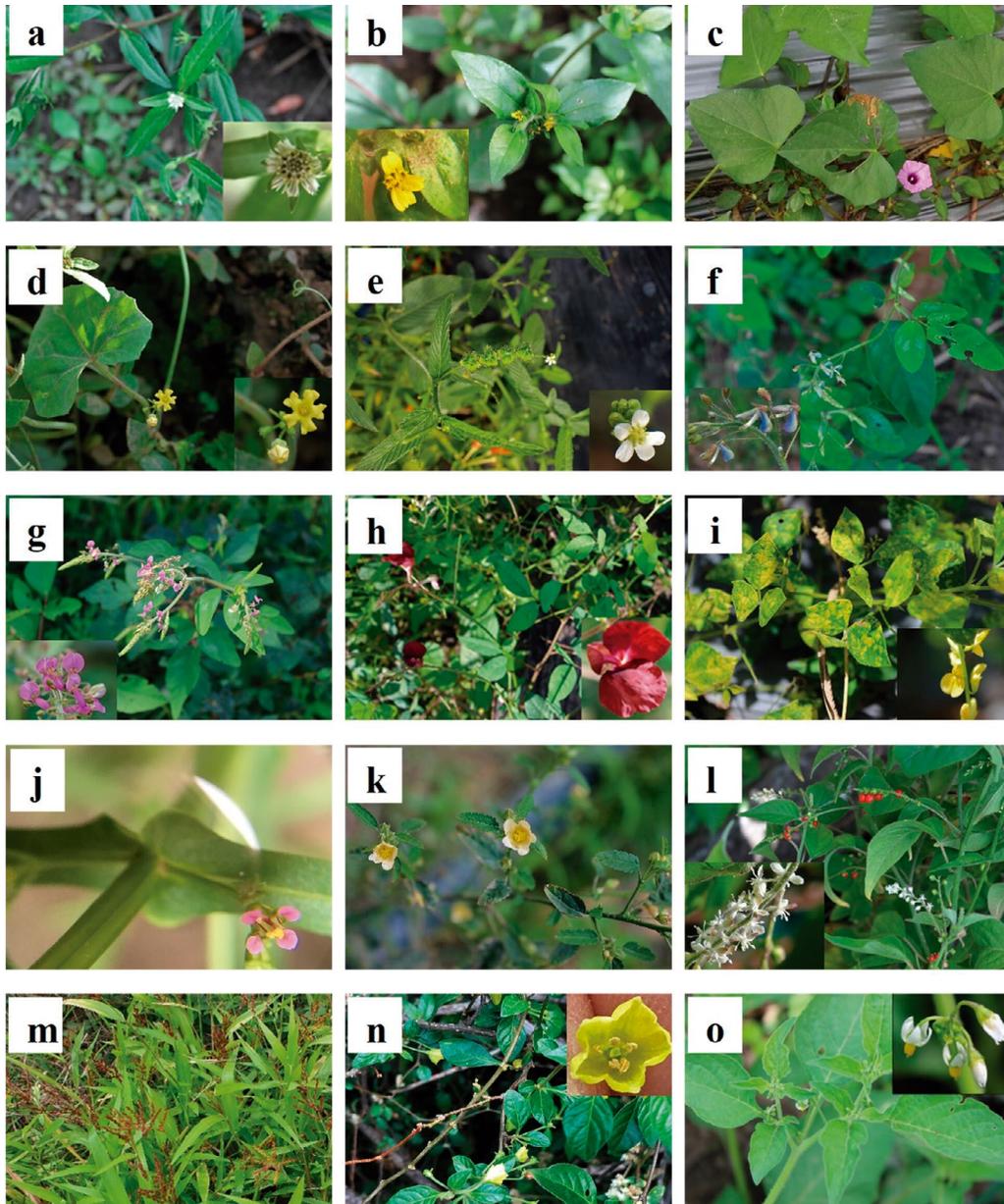


Figura 1. Arvenses asociadas al cultivo de ají identificadas como hospederas alternas de begomovirus en el Valle del Cauca. **a)** *Eclipta prostrata* (L.) L. **b)** *Synedrella nodiflora* (L.) Gaertn. **c)** *Ipomoea tiliacea* (Willd.) Choisy **d)** *Melothria pendula* L. **e)** *Caperonia palustris* (L.) A.St.-Hil. **f)** *Desmodium tortuosum* (Sw.) DC. **g)** *Desmodium intortum* (Mill.) Urb. **h)** *Macroptilium lathyroides* (L.) Urb. **i)** *Rhynchosia minima* (L.) DC. **j)** *Ammannia coccinea* Rottb. **k)** *Sida spinosa* L. **l)** *Rivina humilis* L. **m)** *Panicum polygonatum* L. **n)** *Capsicum rhomboideum* (Dunal) Kuntze **o)** *Solanum americanum* Mill.

Por su parte, la presencia de PYMV/Co fue confirmada con la amplificación de un fragmento de ~ 467 pb en seis plantas, distribuidas en cuatro familias y cinco especies (Fig. 2b, Tabla 2). En especial, la arvense *Solanum americanum* podría representar para Colombia, el primer reporte como hospedera alterna de este begomovirus.

Con relación al virus PRMV, un amplicón de ~ 241 pb confirmó su presencia en nueve plantas, distribuidas en 4 familias y 5 especies (Fig. 2c, Tabla 2). Estos resultados muestran por primera vez a las especies *E. prostrata*, *D. tortuosum*, *R. minima*, *P. polygonatum*, *C. rhomboideum* y *S. americanum* como posibles reservorios de PRMV.

Para PLDV, la amplificación de un fragmento de ~ 400 pb en la especie *R. minima* no se puede considerar definitiva. Los resultados de la PCR muestran la presencia de virus en la planta, pero se observa la amplificación de fragmentos inespecíficos tanto en las muestras arvenses como en el control positivo (Fig. 2d, Tabla 2). Por tal motivo, se requiere confirmación de este resultado mediante la clonación del genoma viral presente en *R. minima*, seguida de secuenciación para determinar la identidad molecular del begomovirus detectado.

Por último, tres plantas no amplificaron los fragmentos esperados con los juegos de cebadores empleados para detectar los virus RhGMCV, PYMV/Co, PRMV y PLDV. Se

Tabla 2. Begomovirus detectados en arvenses asociadas al cultivo de ají en el Valle del Cauca.

Especie	Arvenses			Cebadores universales			Cebadores especie-específicos			
	Familia	Código	Municipio	Umaharan1	Rojas2	Castillo3	RhGMCV	PYMV	PRMV	PLDV
<i>Macroptilium lathyroides</i>	Fabaceae	AC5	Roldanillo		X					
<i>Rhynchosia minima*</i>	Fabaceae	AC7	Roldanillo	X	X	X	X	X	X	X
<i>Desmodium tortuosum</i>	Fabaceae	AC8	Roldanillo		X	X	X	X	X	
<i>Desmodium tortuosum</i>	Fabaceae	AC9	Roldanillo		X	X	X			
<i>Macroptilium lathyroides</i>	Fabaceae	AC10	Roldanillo		X	X				
<i>Rhynchosia minima*</i>	Fabaceae	AC14	Bolívar	X	X		X			
<i>Desmodium tortuosum</i>	Fabaceae	AC15	Bolívar	X	X		X		X	
<i>Melothria pendula</i>	Cucurbitaceae	AC19	La Unión				X	X		
<i>Solanum americanum</i>	Solanaceae	AC20	La Unión				X		X	X
<i>Solanum americanum</i>	Solanaceae	AC22	La Unión				X		X	X
<i>Ipomoea tiliacea</i>	Convolvulaceae	AC26	Vijes				X			
<i>Capsicum rhomboideum</i>	Solanaceae	AC37	Yumbo		X		X			X
<i>Sida spinosa</i>	Malvaceae	AC45	Bolívar		X		X			
<i>Panicum polygonatum</i>	Poaceae	AC49	Bolívar		X		X			X
<i>Rhynchosia minima*</i>	Fabaceae	AC54	Bolívar	X	X		X			X
<i>Synedrella nodiflora</i>	Asteraceae	AC56	Roldanillo		X		X			
<i>Rivina humilis</i>	Phytolaccaceae	AC57	Roldanillo		X		X			
<i>Ammannia coccinea</i>	Lythraceae	AC62	Roldanillo		X		X			
<i>Eclipta prostrata</i>	Asteraceae	AC63	Roldanillo		X		X	X	X	
<i>Caperonia palustris</i>	Euphorbiaceae	AC67	Roldanillo				X			
<i>Ipomoea tiliacea</i>	Convolvulaceae	AC71	Candelaria		X		X			
<i>Rivina humilis</i>	Phytolaccaceae	AC72	Candelaria		X		X			
<i>Desmodium intortum</i>	Fabaceae	AC79	Candelaria		X		X			
<i>Rivina humilis</i>	Phytolaccaceae	AC88	Tuluá				X	X	X	
<i>Rhynchosia minima</i>	Fabaceae	AC91	Tuluá		X		X			
<i>Rivina humilis</i>	Phytolaccaceae	AC119	Tuluá		X		X			

1 Umaharan et al., 1998; 2 Rojas et al., 1993; 3 Castillo y Argüello, 2006; *Síntomas: mosaicos dorados

trata de las especies *Macroptilium lathyroides*, con códigos AC5 y AC10, e *Ipomoea tiliacea* descrita con el código AC26 (Tabla 2). Estos resultados sugieren que el begomovirus detectado en estas plantas, corresponde a una o varias especies diferentes a las evaluadas en este estudio.

Infeciones mixtas

La presencia de infecciones múltiples se detectó en el 8,3 % de las plantas arvenses recolectadas. Se detectaron co-infecciones por dos, tres y hasta cuatro begomovirus

en diez plantas, pertenecientes a cinco familias y siete especies (Tabla 2). La arvense *R. minima* (código AC7) fue la única planta que dio positivo para las cuatro especies begomovirales evaluadas RhGMCV, PYMV/Co, PRMV y PLDV. Además, *R. minima* se destacó por ser la única especie que, además de presentar coinfección, mostró síntomas de mosaico dorado en sus hojas (Tabla 2). Por su parte, *P. polygonatum* (AC49) sobresalió dentro de este grupo de plantas por ser una especie monocotiledónea, asintomática y positiva para dos begomovirus bipartitas: RhGMCV y PRMV (Tabla 2 y Fig. 3)

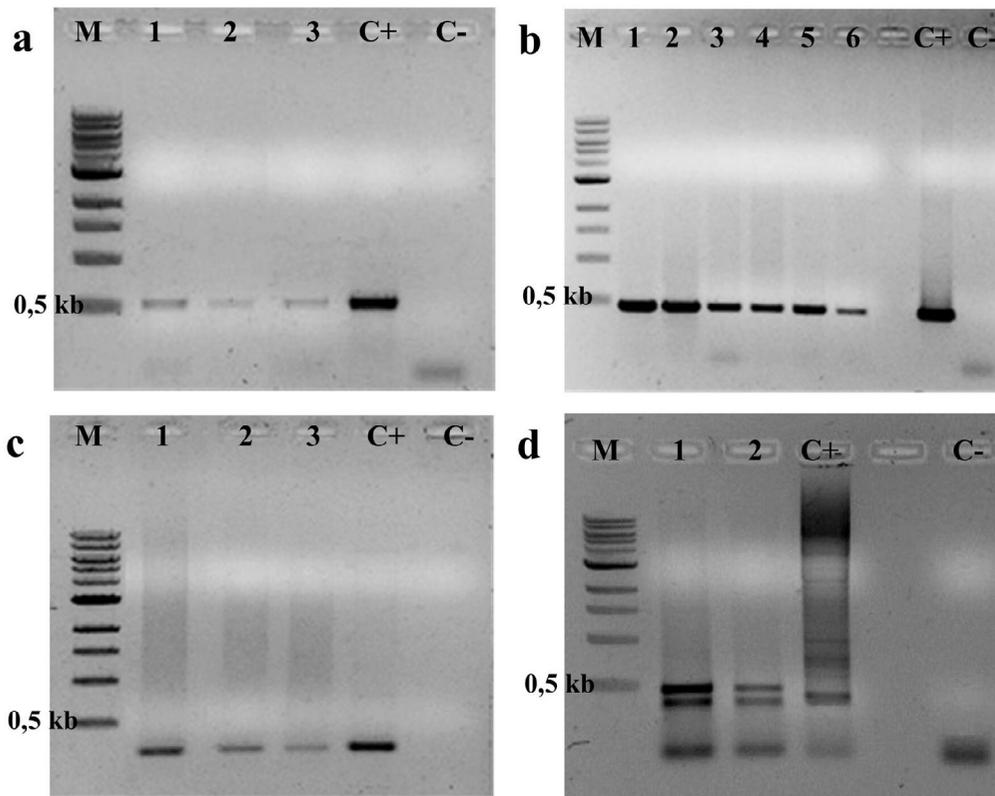


Figura 2. Begomovirus detectados por PCR en arvenses asociadas al cultivo de ají en el Valle del Cauca. a) Amplificación por PCR de un fragmento entre 546 pb del gen AV1(CP) del virus RhGMCV, 1. *D. tortuosum* (AC69), 2. *M. pendula* (AC19), 3. *C. palustris* (AC67). b) Amplificación de un fragmento de 467 pb de la región intergénica y del gen AC1 (Rep) del virus PYMV/Co, 1. *R. minima* (AC7), 2. *D. tortuosum* (AC8), 3. *S. americanum* (AC20), 4. *S. americanum* (AC22), 5. *E. prostrata* (AC63), 6. *R. humilis* (AC88). c) Amplificación por PCR de un fragmento de 241 pb del gen AC1 (Rep) del virus PRMV, 1. *R. minima* (AC14), 2. *S. americanum* (AC20), 3. *S. americanum* (AC22). d) Amplificación por PCR de un fragmento de 400 pb del gen AV1(CP) del virus PLDV, 1-2. *R. minima* (AC7). Visualizado en el gel de agarosa al 1%. M: Marcador de peso molecular 1kb ladder (New England Biolabs INC), C+ Control positivo, C- Control negativo.

DISCUSIÓN

En el presente estudio, se confirman los resultados de investigaciones previas que indican la presencia de begomovirus en *R. humilis*, *R. minima*, *S. americanum* (Vaca-Vaca et al., 2011; López-López et al., 2014; López-López et al., 2019; Vaca-Vaca et al., 2019b), *S. spinosa* (Morales et al., 1990) y *M. lathyroides* (Morales, 2006). Asimismo, las especies arvenses *R. humilis* y *R. minima* se ratifican como hospederas alternas de RhGMCV (López-López et al., 2019).

Curiosamente, el begomovirus RhGMCV asociado a especies silvestres (López-López et al., 2019) fue el virus que se detectó en el mayor número de plantas arvenses. Este resultado podría indicar que RhGMCV está muy extendido entre las arvenses; a diferencia de PYMV/Co, PRMV y PLDV, begomovirus asociados principalmente a cultivos de tomate, ají y maracuyá (Vaca-Vaca et al., 2012; Vaca-Vaca et al., 2016; Vaca-Vaca et al., 2019a).

De acuerdo con los resultados mostrados en la Tabla 2, en la arvense *S. americanum* se detectaron los begomovirus PYMV/Co y PRMV, y en la especie *C. rhomboideum* se

detectaron los virus RhGMCV y PRMV. Este resultado es interesante porque estas especies arvenses son de la familia Solanaceae e incluso, pertenecen a los mismos géneros botánicos del tomate (*Solanum lycopersicum*) y el ají (*Capsicum* spp.). Naturalmente, esta relación podría incrementar el riesgo de que las arvenses *S. americanum* y *C. rhomboideum* sean hospederas alternas de PYMV/Co y PRMV, virus que infectan plantas de tomate y ají cultivadas en el departamento.

Por otra parte, estudios recientes realizados en el Valle del Cauca han documentado la presencia de síntomas de enfermedad ocasionados por PRMV, en las especies comerciales de ají *Capsicum chinense* y *Capsicum frutescens* (Vaca-Vaca et al., 2019a). Conforme con los resultados descritos aquí, el ají silvestre *C. rhomboideum* positivo para PRMV no mostró sintomatología viral visible. Probablemente, *C. rhomboideum* puede ser un reservorio de begomovirus asintomático, así como lo sugieren Vaca-Vaca et al. (2019a) para los ajíes comerciales *Capsicum annum* y *Capsicum annum* var. *acuminatum*.

Los reportes previos indican que los begomovirus se encuentran en la naturaleza infectando plantas

dicotiledóneas (Seal et al., 2006; Brown et al., 2015). Sin embargo, los análisis de PCR realizados en este estudio permitieron detectar RhGMCV y PRMV en la planta monocotiledónea *P. polygonatum* (Fig. 3). A la fecha y según las referencias bibliográficas consultadas, no hay registro de un begomovirus bipartita infectando a una planta monocotiledónea. Por lo tanto, para afirmar que este podría ser el primer reporte en Colombia y a nivel mundial de begomovirus bipartitas coinfectando a una especie monocotiledónea, se necesitarían más estudios al respecto.

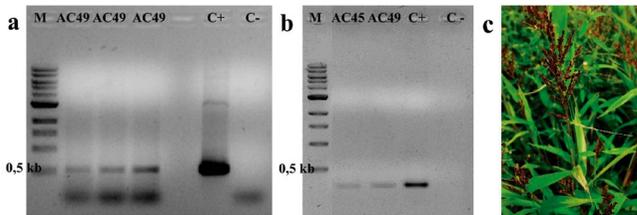


Figura 3. Begomovirus bipartitas detectados por PCR en la especie *Panicum polygonatum* L. (AC49). a) RhGMCV b) PRMV. Visualizado en el gel de agarosa al 1%. M: Marcador de peso molecular 1kb ladder (New England Biolabs INC), C+ Control positivo ADN plasmídico, C- Control negativo. c) Fotografía *in situ* de la especie *Panicum polygonatum* L.

Según Shakir et al. (2018) los begomovirus rara vez presentan un amplio rango hospedante. No obstante, con base en los resultados aquí descritos, hay varias especies arvenses hospedadas de RhGMCV, PYMV/Co, PRMV y PLDV, sin mencionar las especies cultivadas como tomate, ají y maracuyá, donde también estos begomovirus han sido detectados o aislados. Para Rodríguez-Negrete et al. (2019) es probable que los begomovirus tengan un amplio rango de hospederos naturales, pero debido a la falta de estudios sobre los virus de la flora nativa se desconoce realmente su rango hospedante. De hecho, varios estudios establecen que las plantas nativas hospedadas de begomovirus, brindan un escenario propicio para la interacción e intercambio genético viral (Fiallo-Olivé et al., 2010; Lima et al., 2013; Rodríguez-Negrete et al., 2019). Por lo tanto, los virus que infectan arvenses son genéticamente más diversos respecto aquellos que infectan especies cultivadas (Silva et al., 2012; Lima et al., 2013; Rocha et al., 2013).

Al mismo tiempo, se ha informado que el rango hospedante de un begomovirus puede estar relacionado con la naturaleza polífaga de su vector *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Familia Aleyrodidae) y con la alta diversidad genética viral producto de eventos de mutación, recombinación o pseudo-recombinación de sus genomas (Seal et al., 2006; Holmes, 2009; Navas-Castillo et al., 2011; Islam et al., 2018). La presión de selección que actúa sobre una población viral, que es capaz de evadir la resistencia genética de la planta hospedada, conlleva a la formación de una cepa virulenta mejor adaptada a las variaciones ambientales, con mejores características para colonizar nuevos hospederos (Navas-Castillo et al., 2011).

En este sentido, un virus tiene mayor probabilidad de distribuirse y sobrevivir si cuenta con un amplio rango de plantas hospedadas (Duffus, 1971). Dicho esto, RhGMCV, PYMV/Co, PRMV y PLDV al presentar diversos hospederos naturales podrían prevalecer en el Valle del Cauca y propagarse en un futuro a otras plantas silvestres o cultivables. Recientes estudios han mostrado que el Valle del Cauca se ha caracterizado por ser escenario de diversos begomovirus encontrados en la naturaleza, infectando tanto plantas silvestres como cultivables o ambas. Muestra de ello, son los begomovirus identificados en los últimos 20 años (Morales et al., 1990; Morales et al., 2002; Vaca-Vaca et al., 2012; Jaramillo y Tamayo, 2013; Vaca-Vaca et al., 2016; Carvajal-Yepes et al., 2017; Vaca-Vaca et al., 2019a).

Vaca-Vaca et al. (2019b) mencionan que en Colombia no hay una evidencia clara si en las arvenses los begomovirus se encontraban de manera latente, y con la llegada del insecto vector, migraron hacia los cultivos u ocurrió de forma inversa. Otros autores sugieren, por ejemplo, que el aumento de enfermedades begomovirales en el Valle del Cauca se observó desde la llegada del biotipo B de *B. tabaci* a finales de los 90's (Quintero et al., 1998 en Morales et al., 2002).

De hecho, la emergencia y distribución begomoviral en Latinoamérica se ha atribuido a la presencia y aumento poblacional del insecto vector mosca blanca, *B. tabaci* (Morales, 2006). El biotipo B de *B. tabaci* se ha diferenciado del biotipo A por ser una plaga de alimentación directa, cosmopolita, resistente a insecticidas, poseer un amplio rango hospedante y presentar una alta tasa reproductiva (Cahill et al., 1996; Perring, 2001; Tsueda y Tsuchida, 2011). Para Morales (2006) y Navas-Castillo et al. (2011), la introducción del biotipo B en diferentes zonas ha facilitado la propagación de los begomovirus, debido a que la polifagia del vector *B. tabaci* aumenta la probabilidad de adquirir y transmitir especies begomovirales a un amplio rango de hospederos (Seal et al., 2006; Navas-Castillo et al., 2011; Islam et al., 2018).

Es probable que no haya una certeza de si los virus que infectan arvenses, por ejemplo, RhGMCV y CroGMV, se convertirán en un futuro lejano o cercano en virus emergentes de cultivos. Aun así, es necesario resaltar que en los begomovirus cada vez son más altos los niveles de variación genética, así como sus hospederos naturales son cada vez más diversos (Seal et al., 2006; Maliano et al., 2021).

Ahora bien, los resultados obtenidos en este estudio indican la presencia de infecciones mixtas entre RhGMCV, PYMV/Co, PRMV y PLDV en el 8,3 % de las arvenses recolectadas (Tabla 2). Para el Valle del Cauca, PYMV/Co y PLDV se han reportado en infecciones mixtas con otros begomovirus. Por ejemplo, coinfección por PYMV/Co y el virus del mosaico dorado de *Rhynchosia* de Yucatán (*Rhynchosia golden mosaic Yucatan virus*, RhGMVY) se ha reportado en la arvense *A. dubius*, mientras que, los virus

PLDV y RhGMV se han detectado en la arvense *Desmodium* sp. (Vaca-Vaca et al., 2020a).

De acuerdo con Umaharan et al. (1998) y Syller (2012), es frecuente encontrar infecciones virales mixtas en la naturaleza; y estas infecciones, cumplen un rol importante en la epidemiología y evolución viral al ser un requisito a priori de la recombinación (Padidam et al., 1999; Ala-Poikela et al., 2005; Seal et al., 2006). Aunque se cuenta con poca información acerca de la presión de selección que opera sobre la evolución de los begomovirus, se ha planteado que la plasticidad genotípica de los virus involucra eventos de recombinación y pseudorrecombinación genética, los cuales conducen a la formación de cepas más agresivas y virulentas, o incluso, al origen de nuevas entidades begomovirales (Ala-Poikela et al., 2005; Seal et al., 2006; Marwal et al., 2014; Silva et al., 2014; Geraud-Pouey et al., 2015; Rodríguez-Negrete et al., 2019).

En este orden de ideas, ante la presencia de más de un virus en una planta se pueden generar interacciones sinérgicas o antagónicas entre los virus; o no generar interacciones (neutralismo). En la interacción sinérgica hay aumento del título viral e inducción de síntomas más severos. En cambio, en el antagonismo hay disminución en la replicación, inhibición o reducción de la infección de uno de los virus como resultado de la presencia del otro; y en la interacción neutral, los virus entre sí no influyen en sus funciones (Seal et al., 2006; Jaramillo-Zapata et al., 2011; Mascia y Gallitelli, 2016).

En este contexto, hacen falta estudios que permitan esclarecer que tipo de interacciones pueden presentarse entre los virus RhGMCV, PYMV/Co, PRMV y PLDV; y cómo las coinfecciones y la diversidad de sus hospederos naturales podrían favorecer la evolución de virus emergentes en el Valle del Cauca. Por tanto, es necesario seguir investigando sobre la virosfera presente en los cultivos susceptibles a enfermedades virales, en arvenses o plantas silvestres sintomáticas y asintomáticas, con el fin de comprender mejor como es la diversidad, distribución y ecología de estos virus.

Perspectivas

Identificar y caracterizar molecularmente los begomovirus detectados en las especies silvestres *M. lathyroides* (AC5 y AC10) e *I. tiliacea* (AC26), y confirmar la identidad molecular de los begomovirus detectados en las especies *P. polygonatum* (AC49) y *R. minima* (AC7).

CONCLUSIONES

En este estudio se detectó la presencia de begomovirus en 15 especies de la flora arvense, y se muestra por primera vez a las arvenses asociadas al cultivo de ají como posibles hospederas de RhGMCV, PYMV/Co, PRMV y PLDV en el Valle del Cauca. En esta investigación, RhGMCV se presenta como el begomovirus más predominante entre las especies arvenses.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Sistema General de Regalías de Colombia por la financiación del proyecto CiBioFi con código BPIN-2013000100007, a COLCIENCIAS, Gobernación del Valle del Cauca y Empresa Hugo Restrepo & Cia. S. A. A la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira por la financiación parcial de esta investigación a través del proyecto con código Hermes, 41935. Al herbario “José Cuatrecasas Arumi” de la Universidad Nacional de Colombia sede Palmira por su colaboración en la determinación taxonómica de las arvenses.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- Ala-Poikela, M., Svensson, E., Rojas, A., Horko, T., Paulin, L., Valkonen, J. P. T., y Kvarnheden A. (2005). Genetic diversity and mixed infections of begomoviruses infecting tomato, pepper and cucurbit crops in Nicaragua. *Plant Pathology*, 54(4), 448–459. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2005.01226.x>
- Brown, J. K., Murilo-Zerbini, F., Navas-Castillo, J., Moriones, E., Ramos-Sobrinho, R., Silva, J., Fiallo-Olivé, E., Briddon, R. W., Hernández-Zepeda, C., Idris, A., Malathi, V. G., Martin, D. P., Rivera-Bustamante, R., Ueda, S. y Varsani, A. (2015). Revision of Begomovirus taxonomy based on pairwise sequence comparisons. *Archives of Virology*, 160(6), 1593–1619. <https://doi.org/10.1007/s00705-015-2398-y>
- Cahill, M., Gorman, K., Day, S., Denholm, I., Elbert, A., y Nauen, R. (1996). Baseline determination and detection of resistance to imidacloprid in Bemisia tabaci (Homoptera: Aleyrodidae). *Bulletin of Entomological Research*, 86, 343–349. <https://doi.org/10.1017/S000748530003491X>
- Carvajal-Yepes, M., Zambrano, L., Bueno, J. M., Raatz, B., y Cuellar, W. J. (2017). Complete genome sequence of bean leaf crumple virus, a novel begomovirus infecting common bean in Colombia. *Archives of Virology*, 162(6), 1773–1776. <https://doi.org/10.1007/s00705-017-3271-y>
- Castillo, J. A., y Argüello-Astorga, G. (2006). *Métodos moleculares que potencian el descubrimiento de nuevas especies de begomovirus y la detección de infecciones mixtas* (pp. 85). San Luís Potosí: Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, A.C.
- Czosnek, H., Hariton-Shalev, A., Sobol, I., Gorovits, R., y Ghanim, M. (2017). The incredible journey of Begomoviruses in their whitefly vector. *Viruses*, 9(10). <https://doi.org/10.3390/v9100273>
- Doyle, J. J., y Doyle, J. L. (1987). A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*, 19, 11–15.

- Duffus, J. E. (1971). Role of Weeds in the Incidence of Virus Diseases. *Annual Review of Phytopathology*, 9(1), 319–340. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.09.090171.001535>
- Fiallo-Olivé, E., Navas-Castillo, J., Moriones, E., y Martínez-Zubiaur, Y. (2010). Two novel begomoviruses belonging to different lineages infecting *Rhynchosia minima*. *Archives of Virology*, 155(12), 2053–2058. <https://doi.org/10.1007/s00705-010-0803-0>
- Geraud-Pouey, F., Chirinos, D. T., Galindo-Castro, I., Franco, M. A., Santana, M. A., y Gillis, A., y Romay, G. (2015). Occurrence of Six Begomoviruses Infecting Tomato Fields in Venezuela and Genetic Characterization of Potato Yellow Mosaic Virus Isolates. *Journal of Phytopathology*, 164(9), 697–703. <https://doi.org/10.1111/jph.12445>
- Gibbs, A. J., Fargette, D., García-Arenal, F., y Gibbs, M. J. (2010). Time - The emerging dimension of plant virus studies. *Journal of general virology*, 91(1), 13–22. <https://doi.org/10.1099/vir.0.015925-0>
- Holmes, E. C. (2009). The evolutionary genetics of emerging virus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 353–372. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120248>
- International Committee on Taxonomy of Viruses ICTV. (24 de junio de 2021). *Virus Taxonomy: 2020 Release*. <https://talk.ictvonline.org/taxonomy/>
- Islam, W., Akutse, K. S., Qasim, M., Khan, K. A., Ghramh, H. A., Idrees, A., y Latifg, V. (2018). Bemisia tabaci-mediated facilitation in diversity of begomoviruses: Evidence from recent molecular studies. *Microbial Pathogenesis*, 123, 162–168. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2018.07.008>
- Jaramillo, J. E., y Tamayo, P. J. (2013). *Enfermedades del tomate, pimentón, ají y berenjena en Colombia. Guía para su diagnóstico y manejo* (pp. 164). Bogotá (Colombia): CORPOICA.
- Jaramillo-Zapata, M., Gutiérrez-Sánchez, P. A., Cotes-Torres, J. M., González-Jaimes, E. P., y Marín-Montoya, M. (2011). Detección de los Virus AMV, CMV y PLRV en Cultivos de Tomate de Árbol (*Solanum betaceum* Cav.) en Antioquia, Colombia. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 64(1), 5831–5844.
- Lima, A. T. M., Sobrinho, R. R., González-Aguilera, J., Rocha, C. S., Silva, S. J. C., Xavier, C. A. D., Silva, F. N., Duffy, S., y Murilo 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(2), 418–431. <https://doi.org/10.1099/vir.0.047241-0>
- López-López, K., Jara-Tejada, F., y Vaca-Vaca, J. C. (2014). Nuevos hospederos alternativos de Begomovirus identificados en el Valle del Cauca. *Fitopatología Colombiana*, 38(1), 19–23.
- López-López, K., Jara-Tejada, F., y Vaca-Vaca, J. C. (2019). Molecular characterization of a new Begomovirus isolated from five weeds species collected in tomato crops in Valle del Cauca. *Acta Biológica Colombiana*, 24(3), 528–537. <https://doi.org/10.15446/abc.v24n3.79366>
- Maliano, M. R., Macedo, M. A., Rojas, M. R., y Gilbertson, R. L. (2021). Weed-infecting viruses in a tropical agroecosystem present different threats to crops and evolutionary histories. *PLoS One*, 16(4), e0250066. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0250066>
- Marwal, A., Sahu, A. K., y Gaur, R. K. (2014). Chapter 7 - Transmission and host interaction of Geminivirus in weeds. En R. K. Gaur, T. Hohn, y P. Sharma, (Eds). *Plant Virus-Host Interaction: Molecular Approaches and Viral Evolution* (pp. 143–161.). Lakshmanarh, Rajasthan: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-411584-2.00007-X>
- Mascia, T., y Gallitelli, D. (2016). Synergies and antagonisms in virus interactions. *Plant Science*, 252, 176–192. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2016.07.015>
- Morales, F. J. (2006). History and Current Distribution of Begomoviruses in Latin America. *Advances in Virus Research*, 67(06), 127–162. [https://doi.org/10.1016/S0065-3527\(06\)67004-8](https://doi.org/10.1016/S0065-3527(06)67004-8)
- Morales, F. J., Martínez, A. K., y Velasco, A. C. (2002). Nuevos brotes de begomovirus en Colombia. *Fitopatología Colombiana*, 26(2), 75–79.
- Morales, F. J., Niessen, A., Ramírez, B., y Cataño, M. (1990). Isolation and partial characterization of a causing Bean Dwarf Mosaic. *Phytopathology*, 80(1), 96–101. <https://doi.org/10.1094/Phyto-80-96>
- Navas-Castillo, J., Fiallo-Olivé, E., y Sánchez-Campos, S. (2011). Emerging Virus Diseases Transmitted by Whiteflies. *Annual Review of Phytopathology*, 49, 219–48. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-072910-095235>
- Navas-Castillo, J., López-Moya, J. J., y Aranda, M. A. (2014). Whitefly-transmitted RNA viruses that affect intensive vegetable production. *Annals of Applied Biology*, 165(2), 155–171. <https://doi.org/10.1111/aab.12147>
- Padidam, M., Sawyer, S., y Fauquet, C. M. (1999). Possible emergence of new geminiviruses by frequent recombination. *Virology*, 265(2), 218–225. <https://doi.org/10.1006/viro.1999.0056>
- Perring, T. M. (2001). The Bemisia tabaci species complex. *Crop Protection*, 20(9), 725–737. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(01\)00109-0](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(01)00109-0)
- Prajapat, R., Marwal, A., y Gaur, R. K. (2014). Begomovirus associated with alternative host weeds: a critical appraisal. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 47(2), 157–170. <https://doi.org/10.1080/03235408.2013.805497>
- Rocha, C. S., Castillo-Urquiza, G. P., Lima, A. T. M., Silva, F. N., Xavier, C. A. D., Hora-Júnior, B. T., Beserra-Júnior, J. E. A., Malta, A. W. O., Martin, D. P., Varsani, A., Alfenas-Zerbini, P., Mizubuti, E. S. G., y Murilo Zerbini, F. (2013). Brazilian Begomovirus Populations Are Highly

- Recombinant, Rapidly Evolving, and Segregated Based on Geographical Location. *Journal of Virology*, 87(10), 5784–5799. <https://doi.org/10.1128/JVI.00155-13>
- Rodríguez-Negrete, E. A., Morales-Aguilar, J. J., Domínguez-Duran, G., Torres-Devora, G., Camacho-Beltrán, E., Leyva-López, N. E., Voloudakis, A. E., Bejarano, E. R., y Méndez-Lozano, J. (2019). High-Throughput Sequencing Reveals Differential Begomovirus Species Diversity in Non-Cultivated Plants in Northern-Pacific Mexico. *Viruses*, 11(7), 594. <https://doi.org/10.3390/v11070594>
- Rojas, M. R., Gilbertson, R. L., Russell, D. R., y Maxwell, D. P. (1993). Use of degenerate primers in PCR to detect Whitefly-transmitted Geminivirus. *Plant Disease*, 77(4), 340-344. <https://doi.org/10.1094/PD-77-0340>
- Rojas, M. R., Hagen, C., Lucas, W. J., y Gilbertson, R. L. (2005). Exploiting Chinks in the Plant's Armor: Evolution and Emergence of Geminiviruses. *Annual Review of Phytopathology*, 43(1), 361–394. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.43.040204.135939>
- Seal, S. E., VandenBosch, F., y Jeger, M. J. (2006). Factors influencing begomovirus evolution and their increasing global significance: Implications for sustainable control. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(1), 23–46. <https://doi.org/10.1080/07352680500365257>
- Shakir, S., Nawaz-Ul-Rehman, M. S., Mubin, M., y Ali, Z. (2018). Characterization, phylogeny and recombination analysis of Pedilanthus leaf curl virus-Petunia isolate and its associated betasatellite. *Virology Journal*, 15(1), 1–11. <https://doi.org/10.1186/s12985-018-1047-y>
- Syller, J. (2012). Facilitative and antagonistic interactions between plant viruses in mixed infections. *Molecular Plant Pathology*, 13(2), 204–216. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2011.00734.x>
- Tsueda, H., y Tsuchida, K. (2011). Reproductive differences between Q and B whiteflies, *Bemisia tabaci*, on three host plants and negative interactions in mixed cohorts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 141(3), 197–207. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01189.x>
- Umaharan, P., Padidam, M., Phelps, R. H., Beachy, R. N., y Fauquet, C. M. (1998). Distribution and diversity of geminiviruses in trinidad and tobago. *Phytopathology*, 88(28), 1262–1268. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.1998.88.12.1262>
- Vaca-Vaca, J. C., Betancur-Pérez, J. F., y López-López, K. (2012). Distribución y diversidad genética de Begomovirus que infectan tomate (*Solanum lycopersicum* L) en Colombia. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 14(1), 60–76.
- Vaca-Vaca, J. C., Carrasco-Lozano, E., y López-López, K. (2016). Molecular identification of a new begomovirus infecting yellow passion fruit (*Passiflora edulis*) in Colombia. *Archives of Virology*, 162(2), 573–576. <https://doi.org/10.1007/s00705-016-3098-y>
- Vaca-Vaca, J. C., Corredor-Sáenz, V., Jara-Tejada, F., Betancourt-Andrade, D., y López-López, K. (2019b). Nuevos hospederos alternativos de begomovirus asociados al cultivo de ají en el Valle del Cauca. *Acta Agronomica*, 68(1), 56–60. <https://doi.org/10.15446/acag.v68n1.77487>
- Vaca-Vaca, J. C., Jara-Tejada, F., y López-López, K. (2018). Croton golden mosaic virus: a new bipartite begomovirus isolated from *Croton hirtus* in Colombia. *Archives of Virology*, 163, 3199–3202. <https://doi.org/10.1007/s00705-018-3989-1>
- Vaca-Vaca, J. C., Jara-Tejada, F., y López-López, K. (2020a). 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). <https://doi.org/10.17584/rcch.2020v14i1.10434>
- Vaca-Vaca, J. C., Morales-Euse, J., Rivera-Toro, D. M., y López-López, K. (2019a). Primer reporte de begomovirus infectando cultivos de ají (*Capsicum* spp.) en Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 24(3), 452–462. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v24n3.79367>
- Vaca-Vaca, J. C., Otavo-Fiscal, D., y López-López, K. (2011). Identificación de arvenses como hospederos naturales de Begomovirus en el Valle del Cauca, Colombia. *Fitopatología Colombiana*, 35(2), 69–72.
- Vaca-Vaca, J. C., Rivera-Toro, D. M., Morales-Euse, J., Jara-Tejada, F., y López-López, K. (2020b). Nuevas arvenses hospederas de Begomovirus colectadas en cultivos de tomate (*Solanum Lycopersicum* L.) en Cundinamarca. *RIAA*, 11(1), 29-39. <https://doi.org/10.22490/21456453.3019>