

BEGOMOVIRUS QUE INFECTAN TOMATE EN LA PROVINCIA DE LOS SANTOS, PANAMÁ: SITUACIÓN ACTUAL Y MANEJO¹

José Natividad Jaén-Sanjur²; José Ángel Herrera-Vásquez³

RESUMEN

Los begomovirus, transmitidos por la mosca blanca *Bemisia tabaci*, constituyen el grupo de virus de mayor incidencia y distribución en el cultivo del tomate en los países tropicales y subtropicales. Con el objetivo de determinar la incidencia de begomovirus se realizó una prospección en el cultivo de tomate industrial en la provincia de Los Santos, Panamá, en el período 2016-2017. Se recolectaron 70 muestras de hojas en plantas de tomate con síntomas asociados a infecciones virales, en nueve parcelas de siete localidades, en las principales zonas productoras del cultivo. Se extrajo el ADN total de cada muestra y los extractos se analizaron mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR), utilizando iniciadores degenerados para begomovirus. Las muestras con reacción positiva se analizaron con iniciadores específicos para las tres especies de begomovirus que infectan tomate en Panamá: virus del mosaico amarillo de la papa de Panamá (PYMPV), virus del moteado amarillo del tomate (TYMoV) y virus del enrollamiento de la hoja de tomate de Sinaloa (ToLCSiV). Cincuenta y ocho (58) muestras (82,9% del total) resultaron positivas a begomovirus. El 100% de estas muestras resultó infectado con PYMPV. En las muestras analizadas no había presencia de TYMoV y ToLCSiV. Estos resultados se confirmaron mediante secuenciación de ADN y análisis de secuencias. En este estudio se discute la relación de los begomovirus con los graves perjuicios sufridos recientemente por los agricultores, debido a la baja en la producción de tomate, así como las estrategias para el manejo del complejo begomovirus-*B. tabaci*.

Palabras claves: detección, estrategias de manejo, PYMPV, *Solanum lycopersicum*, tipificación.

¹Recepción: 12 de octubre de 2018. Aceptación: 19 de diciembre de 2018. Investigación incluida en la tesis "Begomovirus y su insecto vector *Bemisia tabaci* afectando cultivos de tomate en la provincia de Los Santos, Panamá (código FCNET-D-836-18)", del estudiante José Natividad Jaén-Sanjur (primer autor del presente artículo), cuya defensa se realizó el 24 de agosto de 2018, en la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología (FCNET), Universidad de Panamá (UP).

²Escuela de Biología, FCNET, Ciudad Universitaria Dr. Octavio Méndez Pereira, Estafeta Universitaria, UP, 3366 Panamá 4, Panamá

³Grupo de Investigación de Protección Vegetal (GIPV), Centro de Investigación Agropecuaria Divisa (CIAD), Instituto de Investigación Agropecuaria de Panamá (IDIAP), Ctra. Panamericana, Los Canelos, Santa María, Estafeta de Divisa, 0619 Herrera, Panamá. Autor de correspondencia: joshervs11@gmail.com



BEGOMOVIRUSES INFECTING TOMATO IN THE PROVINCE LOS SANTOS, PANAMA: CURRENT SITUATION AND MANAGEMENT

ABSTRACT

Begomoviruses, transmitted by the whitefly *Bemisia tabaci*, constitute the group of viruses with the highest incidence and distribution in tomato crop in tropical and subtropical countries. With the objective to determine the incidence of begomoviruses on industrial tomato in Los Santos Province, Panama, a prospection was realized during 2016-2017 period. A total of 70 leaf samples were taken from plants with viral infection symptoms in nine production plots from seven localities, in the main tomato producing zones. Total DNA was extracted from each sample and extracts were analyzed by the polymerase chain reaction technique (PCR), using degenerate primers for begomoviruses. Samples with positive reaction were analyzed with specific primers for the three begomoviruses species infecting tomato in Panama: Potato yellow mosaic Panama virus (PYMPV), Tomato yellow mottle virus (TYMoV) and Tomato leaf curl Sinaloa virus (ToLCSiV). Fifty-eight (58) samples (82,9% from total) were positive to begomoviruses. A 100% of these samples were infected by PYMPV. TYMoV and ToLCSiV were not found in analyzed samples. These results were confirmed by DNA sequencing and sequence analysis. The relation of begomoviruses with the serious damages recently suffered by farmers, due to a depressed tomato production, as well as strategies for begomoviruses-*B. tabaci* complex management, are discussed in this study.

Key words: detection, management strategies, PYMPV, *Solanum lycopersicum*, typing.

INTRODUCCIÓN

El tomate (*Solanum lycopersicum* L.) es la hortaliza de mayor importancia en el mundo, debido a su sabor, alto contenido de vitamina A y versatilidad para la industria (Poiroux-Gonord *et al.* 2010, FAO 2018). Durante décadas, esta hortaliza ha sido la más importante en términos de producción en Panamá, ocupando el vigésimo segundo y el quinto lugar en el continente americano y en América Central, respectivamente (FAO 2018). Sin embargo, la producción de tomate en este país ha disminuido de 30499 t en el año 1983 a 18167 t en el año 2017, lo que equivale a una reducción de 40,4% entre un año y otro, y hoy en día ocupa el tercer lugar después de la sandía [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. y Nakai] y la papa (*Solanum tuberosum* L.), respectivamente (FAO 2018). La disminución en la producción de tomate en Panamá se debe en gran parte a las enfermedades causadas por begomovirus (género *Begomovirus*, familia *Geminiviridae*)

transmitidos por la mosca blanca *Bemisia tabaci* Gennadius (Hemiptera: Aleyrodidae) (Engel *et al.* 1998).

La provincia de Los Santos, en la región central del país, está considerada como la principal zona de producción de tomate industrial en Panamá, con una producción de 5898 t (85,6% del total a nivel nacional), mientras que la superficie destinada a su cultivo es de 110,1 ha (74,9% del total a nivel nacional) en el año 2017 (MIDA 2018). Los primeros síntomas asociados a la posible presencia de begomovirus se observaron en el cultivo del tomate en esta provincia desde 1983, siendo estos, enrollamiento y mosaico de las hojas, enanismo de las plantas y reducción de la producción (Engel *et al.* 1998). Sin embargo, el primer begomovirus que se reportó afectando a esta hortaliza en este país se identificó en 1998, siendo este, el virus del mosaico amarillo de la papa de Panamá (PYMPV) (Engel *et al.* 1998). El estudio más reciente sobre begomovirus en Panamá se publicó en el año 2016, donde se identificaron tres especies de begomovirus infectando tomate, siendo estas, el PYMPV (descrito previamente en este país) y dos especies nuevas, el virus del moteado amarillo del tomate (TYMoV) y el virus del enrollamiento de la hoja de tomate de Sinaloa (ToICSiV) (Herrera-Vásquez *et al.* 2016). Estos autores determinaron la presencia de infecciones individuales de estos tres virus en diferentes regiones del país, pero también observaron infecciones mixtas de PYMPV/ToICSiV en la provincia de Chiriquí y de PYMPV/TYMoV en la provincia de Herrera, lo que trajo consigo importantes pérdidas en la producción de tomate en Panamá (Herrera-Vásquez *et al.* 2016).

La identificación de begomovirus debe ser un proceso permanente, ya que las enfermedades causadas por estos patógenos varían en cuanto a la sintomatología que causan en los diferentes cultivares de tomate. Por lo tanto, en el presente estudio se planteó realizar una prospección específicamente en la provincia de Los Santos, con la finalidad de determinar la incidencia y distribución actual de este grupo de virus, considerado importantes en esta hortaliza, presentando de igual forma las estrategias de manejo del complejo begomovirus-*B. tabaci* que afecta a este cultivo en esta región del país.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo y procesamiento de muestras

Se realizó una prospección en nueve parcelas del cultivo de tomate industrial de diferentes cultivares locales (T-7, T-8 y criollo) ubicadas en siete diferentes localidades de los distritos de Los Santos y Macaracas, en la provincia de Los Santos, Panamá, que representa la principal región de producción de tomate industrial en este país, en el período del 18 de febrero de 2016 al 24 de mayo de 2017 (Figura 1, Cuadro 1). La georeferenciación de estas parcelas se realizó con la ayuda de un teléfono móvil, que usa el sistema de posicionamiento global mediante satélites (GPS). Las coordenadas se mapearon en el sistema de coordenadas universal de Mercator (UTM) y se digitalizaron usando Google Earth Pro (v7.1 para Windows 10), mientras que las imágenes de los mapas se editaron en el programa Paint 3D (v1703 para Windows 10) (Figura 1, Cuadro 1). Se recolectaron 70 muestras de hojas en plantas de tomate en estado fenológico de floración y fructificación, que mostraban síntomas asociados a la posible presencia de begomovirus transmitidos por *B. tabaci*, incluyendo mosaico amarillo, distorsión, tamaño reducido de hojas y reducción del crecimiento de las plantas (Figura 2). Estas muestras se secaron sobre gel de sílice y se almacenaron a temperatura ambiente. Se utilizó agua ultrapura estéril y se cultivaron plantas de tomate de los cultivares locales T-7, T-8 y T-9 en una jaula a prueba de insectos, para ser usadas como controles negativos al momento de realizar los análisis moleculares.

Cuadro 1. Incidencia y distribución del virus del mosaico amarillo de la papa de Panamá (PYMPV) mediante la técnica de PCR en muestras de tomate procedentes de diferentes localidades de la provincia de Los Santos, Panamá (período 2016-2017).

Localización geográfica			GPS		Altitud ^a	Muestras	Begomovirus (bipartito), Nuevo Mundo ^b		Especie de begomovirus
			Coordenadas UTM				ADN-A	ADN-B	
Distrito	Corregimiento	No. Parcela	X	Y				PYMPV	
Los Santos	Tres Quebradas	1	566823	867500	64	5	5	5	5
		2	565962	867286	72	10	9	9	9
	Las Cruces	3	562230	864838	83	5	3	3	3
		4	551895	866181	75	6	4	4	4
	La Colorada	5	553017	869702	46	5	5	5	5
		6	555129	867867	90	5	4	4	4
	El Guásimo	7	558713	864190	78	10	8	8	8
		8	569538	873882	51	19	17	17	17
Macaracas	Chupá	9	546249	859400	79	5	3	3	3
Total						70	58	58	58

^a La altitud corresponde a metros sobre el nivel del mar (MSNM).

^b Número de plantas positivas. Para determinar la especie de begomovirus, se analizaron solamente las muestras que resultaron positivas a begomovirus (bipartito). El virus del moteado amarillo del tomate (TYMoV) y el virus del enrollamiento de la hoja de tomate de Sinaloa (ToLCSiV) no se identificaron en este estudio. Por lo tanto, estos virus no se incluyeron en el Cuadro.



Figura 1. Localización geográfica del área muestreada en la provincia de Los Santos, Panamá (período 2016-2017). Distrito de Los Santos: corregimientos de Tres Quebradas (Parcelas Nos. 1 y 2), Las Cruces (Parcela No. 3), La Colorada (Parcela No. 4), El Guásimo (Parcelas Nos. 5 y 6), Villa Lourdes (Parcela No. 7) y El Ejido (Parcela No. 8); Distrito de Macaracas: corregimiento de Chupá (Parcela No. 9).

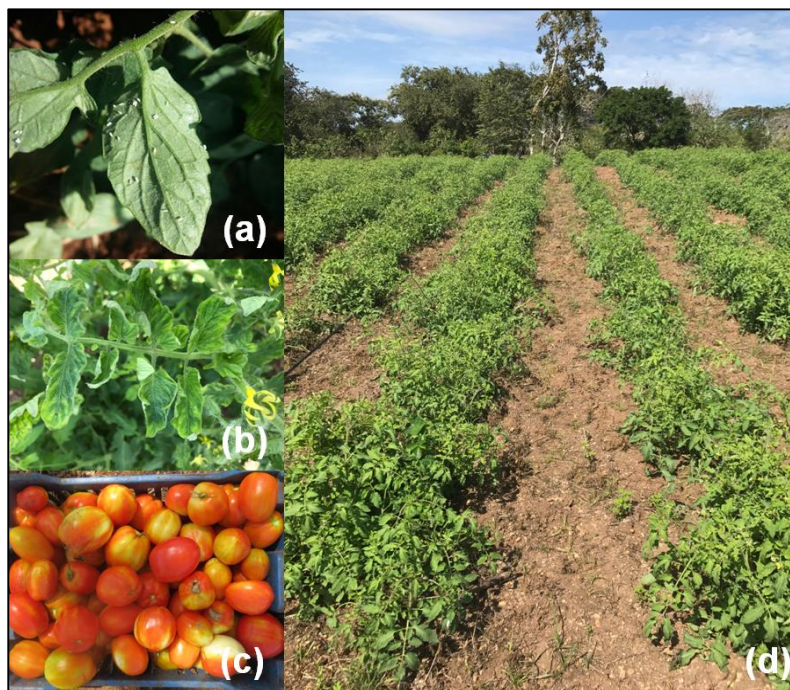


Figura 2. Moscas blancas *Bemisia tabaci*, vector de begomovirus, en el envés de las hojas en una planta de tomate (a); síntomas de mosaico amarillo y enrollamiento de hojas (b); mosaico amarillo y reducción del tamaño de frutos de tomate (c); aspecto general de una parcela de tomate afectada por begomovirus (d).

Extracción de ADN

La extracción del ADN total de cada muestra de hojas se realizó siguiendo el procedimiento descrito por Dellaporta *et al.* (1983). La concentración y calidad del ADN extraído se estimó mediante espectrofotometría, utilizando la placa Take3 acoplada a un espectrofotómetro Epoch (BioTek Instruments, Vermont, USA).

Detección de begomovirus

La detección de begomovirus se realizó mediante la técnica de PCR, siguiendo el procedimiento descrito por Herrera-Vásquez *et al.* (2016), utilizando dos parejas de iniciadores degenerados, PAL1v1978/PARc715 y PBL1v2040/PCRC2, que amplifican parcialmente el ADN-A y el ADN-B de este grupo de virus, respectivamente (Rojas *et al.* 1993). La primera pareja de iniciadores amplifica un fragmento de ~1400-pb, correspondiente a un segmento de la proteína asociada con la replicación (Rep), la región común (CR) completa y un segmento de la proteína de cubierta (CP), mientras que la segunda pareja de iniciadores amplifica un fragmento de ~500-pb, correspondiente a un segmento de la proteína de movimiento (MP) y la región común (CR) completa (Rojas *et al.* 1993).

Tipificación de begomovirus

La tipificación de begomovirus se realizó mediante la técnica de PCR, solamente en las muestras que resultaron positivas a begomovirus (bipartito), siguiendo el procedimiento descrito por Herrera-Vásquez *et al.* (2016). Para ello, se utilizaron iniciadores específicos para las tres especies de begomovirus (PYMPV, TYMoV y ToLCSiV) que infectan tomate en Panamá (Herrera-Vásquez *et al.* 2015, 2016). Los iniciadores PYMPVA-151v/PYMPVA-894c (específicos para PYMPV) amplifican un fragmento de 743-pb, correspondiente a un segmento de la CP (Herrera-Vásquez *et al.* 2016), mientras que los iniciadores TYMoVC1v/TYMoVC1c (específicos para TYMoV) y ToLCSiVC2v/ToLCSiVC2c (específicos para ToLCSiV) amplifican un fragmento de 479-pb y 580-pb, respectivamente, correspondientes a un segmento de la Rep (Nakhla *et al.* 2005).

Secuenciación y análisis de secuencias

Para confirmar la identidad de PYMPV, única especie de begomovirus identificada en este estudio, se secuenciaron dos productos de PCR en el servicio de secuenciación de MacroGen Inc. (Seúl, KOR). Las secuencias obtenidas se compararon con las

secuencias disponibles en la base de datos del GenBank, con la ayuda del instrumento de búsqueda de alineamientos locales básicos (BLAST) (Altschul *et al.* 1997). Las secuencias de PYMPV obtenidas del presente estudio se depositaron en la base de datos del GenBank bajo los números de acceso MF940172 y MF940173.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Detección de begomovirus

La detección de begomovirus se realizó mediante PCR, utilizando iniciadores degenerados para el ADN-A y el ADN-B de este grupo de virus. Cincuenta y ocho (58) muestras de tomate (82,9% del total de muestras recolectadas) (Cuadro 1) mostraron el tamaño de banda esperado de ~1400-pb y ~500-pb para el ADN-A y el ADN-B, respectivamente, tras la electroforesis en gel de agarosa, lo que indica que existe infección por begomovirus bipartito del Nuevo Mundo (Figura 3). No se observó amplificación cuando se utilizó agua ultrapura estéril o plantas sanas de tomate como molde en el análisis de PCR (Figura 3).

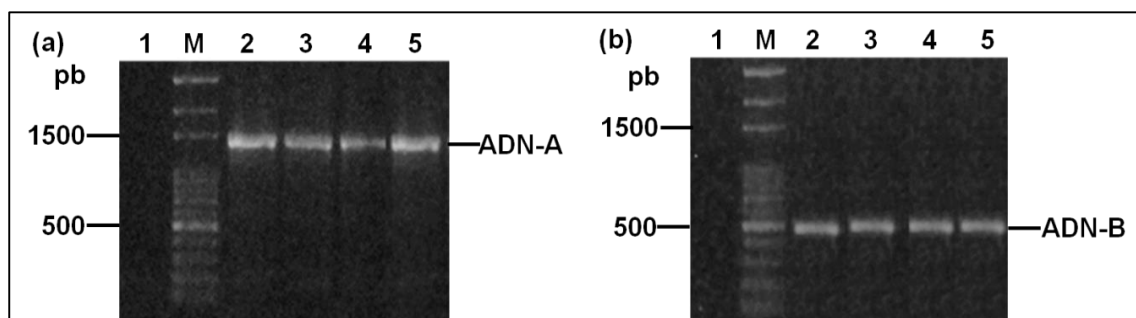


Figura 3. Amplificación mediante la técnica de PCR de fragmentos de ~1400-pb y ~500-pb correspondientes al ADN-A (a) y ADN-B (b) de begomovirus, respectivamente. Línea 1, control negativo (planta de tomate sana); Línea 2, control positivo (planta de tomate infectada con begomovirus); Líneas 3–5, muestras de hojas de plantas de tomate procedentes de diferentes localidades de la provincia de Los Santos; Línea M, marcador de peso molecular de 100-pb (AMRESCO).

La presencia de begomovirus se determinó en todas las parcelas y localidades evaluadas en la provincia de Los Santos, durante el período 2016-2017 (Cuadro 1). La incidencia más alta (100,0%) se presentó en las localidades de Tres Quebradas (Parcela No. 1) y El Guásimo (Parcela No. 5), mientras que la incidencia más baja (60,0%) se obtuvo en las localidades de Las Cruces (Parcela No. 3) y Chupá (Parcela No. 9) (Cuadro 1). En estudios previos realizados por Herrera-Vásquez *et al.* (2016), la incidencia de

begomovirus se presentó en el rango de 20% a 80% en cultivos de tomate en diferentes localidades de la provincia de Los Santos, incluida Tres Quebradas. Sin embargo, el presente estudio es el primero que analiza la incidencia de begomovirus en las localidades de Las Cruces, La Colorada, El Guásimo, Villa Lourdes, El Ejido y Chupá, consideradas las zonas más importantes del cultivo de tomate en esta provincia. Por lo tanto, la disminución de la producción de tomate industrial reportada recientemente en la provincia de Los Santos, podría estar asociada a la alta incidencia de begomovirus determinada en este estudio, lo que coincide con la presencia en esta región del país de los biotipos A y B de *B. tabaci* (Alvarado *et al.* 2004), denominados actualmente grupos Nuevo Mundo (NW) y Oriente Medio Asia Menor 1 (MEAM1), respectivamente (Lee *et al.* 2013), ambos vectores de begomovirus (Morales 2006). La densidad poblacional de *B. tabaci* no fue considerada en este estudio, pero en un trabajo realizado por Valderrama *et al.* (2002), en el que estudiaron la relación PYMPV-*B. tabaci* en condiciones controladas de invernadero, la eficiencia relativa de infección por PYMPV en tomate para 1, 5, 10 y 20 adultos de *B. tabaci* fue de 25; 53,8; 75 y 100%. Sin embargo, aunque los valores de incidencia viral sean altos, la severidad de los síntomas depende de la respuesta de los diferentes genotipos a la infección (Martínez *et al.* 2008).

Tipificación de begomovirus

La tipificación de begomovirus se realizó mediante PCR en las 58 muestras que revelaron una reacción positiva a este grupo de virus (Cuadro 1), utilizando iniciadores específicos para PYMPV, TYMoV y ToLCSiV, únicas especies de begomovirus reportadas en tomate en Panamá (Herrera-Vásquez *et al.* 2015, 2016). Se identificó solamente a PYMPV en el 100,0% de estas muestras (Cuadro 1), coincidiendo con los estudios realizados por Engel *et al.* (1998) y Herrera-Vásquez *et al.* (2016), que reportan solamente a esta especie infectando cultivos de tomate en la provincia de Los Santos. El producto de PCR amplificado con los iniciadores específicos para este virus, presentó el tamaño de banda esperado de 743-pb tras la electroforesis en gel de agarosa (Figura 4). No se observó amplificación de este fragmento en los controles negativos utilizados como molde en el análisis de PCR (Figura 4).

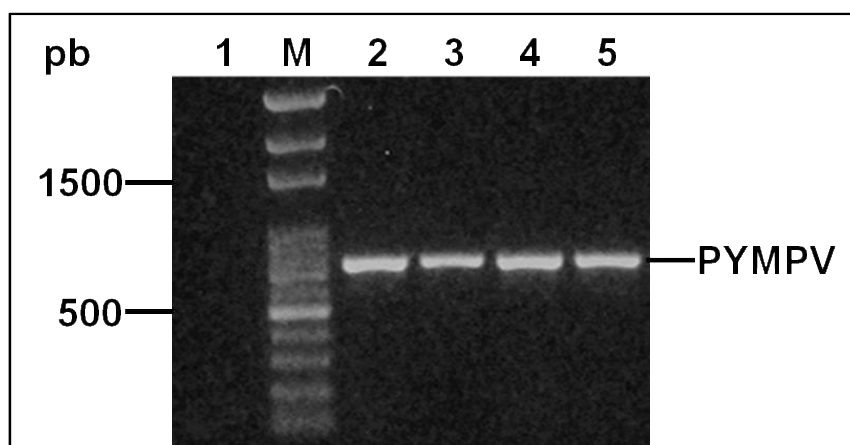


Figura 4. Amplificación mediante la técnica de PCR de un fragmento de 743-pb correspondiente a la proteína de cubierta (CP) del virus del mosaico amarillo de la papa de Panamá (PYMPV). Línea 1, control negativo (planta de tomate sana); Línea 2, control positivo (planta de tomate infectada con begomovirus); Líneas 3–5, muestras de hojas de plantas de tomate procedentes de distintas localidades de la provincia de Los Santos; Línea M, marcador de peso molecular de 100-pb (AMRESCO).

Un total de 12 muestras de tomate que mostraban síntomas asociados a virus, que se recolectaron en diferentes localidades de la provincia de Los Santos, resultaron negativas a begomovirus mediante PCR (Cuadro 1). Estas muestras podrían albergar la presencia de otros virus que infectan tomate en distintas regiones de Panamá, como el virus Y de la papa (PVY; género *Potyvirus*, familia *Potyviridae*) (Herrera-Vásquez *et al.* 2009b), virus del mosaico del pepino (CMV; género *Cucumovirus*, familia *Bromoviridae*), virus del torrado del tomate (ToTV; género *Torradovirus*, familia *Secoviridae*) (Herrera-Vásquez *et al.* 2009a), virus del mosaico del tabaco (TMV) y virus del mosaico del tomate (ToMV), ambos pertenecientes al género *Tobamovirus* dentro de la familia *Virgaviridae* (Herrera-Vásquez 2015). PVY y CMV se transmiten por áfidos de forma no persistente (Brunt *et al.* 1996), mientras que ToTV se transmite por las moscas blancas *B. tabaci*, *Trialeurodes vaporariorum* Westwood y *Trialeurodes abutilonea* Haldeman de forma semipersistente (Verbeek *et al.* 2014). En Panamá, se reporta la presencia solamente de *B. tabaci* y *T. vaporariorum* (Zachrisson y Poveda 1992). TMV y ToMV se transmiten mecánicamente y por semilla (Brunt *et al.* 1996). La presencia o ausencia de estos virus en las muestras que resultaron negativas a begomovirus podría analizarse en un futuro estudio.

Secuenciación y análisis de secuencias

Las secuencias de PYMPV obtenidas en este estudio (MF940172 y MF940173) se compararon con las secuencias publicadas en la base de datos del GenBank. En todos los casos, las secuencias de ADN obtenidas fueron las esperadas. La identidad de secuencia entre aislados de este virus fue del 100,0% en la zona del genoma estudiada. Por lo tanto, estos resultados aportan evidencia de que PYMPV presenta una variabilidad genética muy baja, lo que es consistente con los trabajos realizados por Davino *et al.* (2018) para esta especie de begomovirus en Panamá. De igual forma, los estudios realizados para virus de plantas indican que la estabilidad genética en lugar de la diversidad podría ser la regla general de este grupo de virus, independientemente si su genoma es ARN o ADN (Gibbs *et al.* 1999).

CONCLUSIÓN

- Las prospecciones realizadas históricamente en el cultivo de tomate industrial en la provincia de Los Santos, revelan que las infecciones causadas por PYMPV son de especial preocupación en esta región del país. Por lo tanto, para tratar de mitigar los daños causados por el complejo begomovirus-*B. tabaci* en esta hortaliza, se sugiere establecer un Manejo Integrado del Cultivo (MIC).

RECOMENDACIONES

Combinación de medidas indicadas a continuación:

- Proteger las plantas para el trasplante con malla, para evitar la llegada de adultos de moscas blancas y su puesta de huevos.
- Establecer cultivos trampas (por ejemplo, maíz amarillo precoz) en las parcelas. Esta estrategia reduce la presión de las moscas blancas sobre el cultivo, con el fin de minimizar la incidencia de begomovirus.
- Eliminar las malezas hospederas de moscas blancas y begomovirus en los bordes y en el interior de las parcelas, ya que podrían actuar como reservorios de este complejo.
- Evitar establecer plantaciones en las cercanías de plantaciones adultas que pudieran estar infestadas por moscas blancas virulíferas.
- Ubicar las plantaciones que se vayan a establecer en las cercanías de plantaciones adultas, en la dirección contraria a los vientos predominantes, para reducir la infestación en las nuevas parcelas de moscas blancas virulíferas.

- Realizar monitoreo de moscas blancas, con la finalidad de establecer umbrales de acción.
- Utilizar coberturas reflectantes que ayudan a repeler las moscas blancas.
- Eliminar las plantas infectadas con virus antes del incremento de las poblaciones de moscas blancas.
- Eliminar los residuos que se encuentren en el campo de cosechas anteriores, puesto que suelen permanecer como hospedantes de patógenos y plagas.
- Seleccionar genotipos de tomate con alguna característica de tolerancia o resistencia a begomovirus, debido a que los cultivares evaluados en este estudio se mostraron susceptibles frente a begomovirus.
- Aplicar un insecticida sistémico (por ejemplo, imidacloprid) para asegurar que las plantas para el trasplante permanezcan protegidas, debido a que las plantas más jóvenes son las más susceptibles. De igual forma, este insecticida podría ayudar a retrasar la infestación de las moscas blancas en la plantación, lo que ayudaría a reducir la incidencia de begomovirus en el cultivo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a la Secretaría Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (SENACYT) y al Instituto de Investigación Agropecuaria de Panamá (IDIAP) por el financiamiento de esta investigación, a través de los proyectos FID14-020 y 501.A.1.42. El Dr. J.A. Herrera-Vázquez fue apoyado por el Sistema Nacional de Investigación (SNI, Panamá). Finalmente, queremos agradecer al personal técnico de la Dirección Nacional de Sanidad Vegetal del Ministerio de Desarrollo Agropecuario (DNSV, MIDA, Panamá) y del IDIAP, así como a los productores de tomate de la provincia de Los Santos por su apoyo y hospitalidad.

BIBLIOGRAFÍA

- Altschul, SF; Madden, TL; Schaffer, AA; Zhang, J; Zhang, Z; Miller, W; Lipman, DJ. 1997. Gapped BLAST and PSIBLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Research* 25:3389-3402.
- Alvarado, L; Sánchez, J; Zachrisson, B; Fernández, O. 2004. Distribución del biotipo B de *Bemisia tabaci* en la zona central de Panamá. *Manejo Integrado Plagas y Agroecología* 71:67-72.

- Brunt, AA; Crabtree, K; Dallwitz, MJ; Gibbs, AJ; Watson, L; Zurcher, EJ. (eds). 1996. Plant Viruses Online: Descriptions and Lists from the VIDE Database. Version: 16th January 1997. Consultado 3 oct. 2018. Disponible en <http://biology.anu.edu.au/Groups/MES/vide/>
- Davino, S; Panno, S; Caruso, A; Davino, M; Herrera Vásquez, JA. 2018. High genetic stability of *Potato yellow mosaic Panama virus* infecting tomato in Panama. Journal of Plant Pathology 100:59-65.
- Dellaporta, S; Woods, H; Hicks, J. 1983. A plant DNA minipreparation: version II. Plant Molecular Biology Reporter 1:19-21.
- Engel, M; Fernández, O; Jeske, H.; Frischmuth, T. 1998. Molecular characterization of a new whitefly-transmissible bipartite geminivirus infecting tomato in Panama. Journal of General Virology 79:2313-2317.
- FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura, IT). 2018. Base de datos estadísticos FAOSTAT. Consultado 3 oct. 2018. Disponible en <http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/Q/QC/E>
- Gibbs, AJ; Keese, PL; Gibbs, MJ; García-Arenal, F. 1999. Plant virus evolution: Past, present and future. In Domingo, E; Webster, R; Holland, J. (eds). Origin and Evolution of Viruses, pp. 263-285.
- Herrera-Vásquez, JA; Alfaro-Fernández, A; Córdoba-Sellés, MC; Cebrián, MC; Font, MI; Jordá, C. 2009a. First report of *Tomato torrado virus* infecting tomato in single and mixed infections with *Cucumber mosaic virus* in Panama. Plant Disease 93:198.
- Herrera-Vásquez, JA; Córdoba-Sellés, MC; Cebrián, MC; Alfaro-Fernández, A; Jordá, C. 2009b. First report of *Pepper mild mottle virus* and *Tobacco mild green mosaic virus* infecting pepper in Panama. Plant Pathology 58:786.

- Herrera-Vásquez, JA. 2015. Detección del virus del mosaico del tabaco (TMV) y del virus del mosaico del tomate (ToMV) en el cultivo de tomate en la provincia de Los Santos, Panamá. Datos no publicados.
- Herrera-Vásquez, JA; Ortega, D; Romero, AB; Davino, S; Mejía, LC; Panno, S; Davino, M. 2015. First report of *Tomato leaf curl Sinaloa virus* infecting tomato crops in Panama. *New Disease Reports* 31:30.
- Herrera-Vásquez, JA; Ortega, D; Romero, AB; Davino, S; Mejía, LC; Panno, S; Davino, M. 2016. Begomoviruses infecting tomato crops in Panama. *Journal of Phytopathology* 164:102-113.
- Lee, W; Park, J; Lee, GS; Lee, S; Akimoto, SI. 2013. Taxonomic status of the *Bemisia tabaci* complex (*Hemiptera: Aleyrodidae*) and reassessment of the number of its constituent species. *PLoS ONE* 8:e63817. doi:10.1371/journal.pone.0063817.
- Martínez, AK; Morales, FJ; Vallejo Cabrera, FA. 2008. Caracterización molecular de un begomovirus del tomate en el Valle del Cauca, Colombia, y búsqueda de fuentes de resistencia para el mejoramiento de la variedad Unapal Maravilla. *Acta Agronómica (Palmira)* 57:167-173.
- MIDA (Ministerio de Desarrollo Agropecuario, PA). 2018. Dirección de Agricultura-Unidad de Planificación, cultivo de tomate industrial, cierre agrícola año 2016-2017. Consultado 3 oct. 2018. Disponible en https://www.mida.gob.pa/direcciones/direcciones_nacionales/direcci-n-de-agricultura/cierre-agr-cola-2016-2017.html
- Morales, FJ. 2006. History and current distribution of begomoviruses in Latin America. *Advances in Virus Research* 67:127-162.
- Nakhla, M; Sorenson, A; Mejía, L; Ramírez, P; Karkashian, J; Maxwell, D. 2005. Molecular characterization of tomato-infecting begomoviruses in Central America and development of DNA-based detection methods. *Acta Horticulturae* 695:277-288.

- Poiroux-Gonord, F; Bidel, LPR; Fanciullino, AL; Gautier, H; Lauri-López, F. 2010. Health benefits of vitamins and secondary metabolites of fruits and vegetables and prospects to increase their concentrations by agronomic approaches. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 58:12065-12082.
- Rojas, MR; Gilbertson, RL; Russell, DR; Maxwell, DP. 1993. Use of degenerate primers in the polymerase chain reaction to detect whitefly-transmitted geminiviruses. *Plant Disease* 77:340-347.
- Valderrama, A; Velásquez, A; Fernández, O. 2002. Infección del virus del rizado de las hojas del tomate (ToLCV-Pan) por *Bemisia tabaci* en Panamá. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología* 64: 67-71.
- Verbeek, M; Van Bekkum, PJ; Dullemans, AM; Van der Vlugt, RA. 2014. Torradoviruses are transmitted in a semipersistent and stylet-borne manner by three whitefly vectors. *Virus Research* 186:55-60.
- Zachrisson, B; Poveda, J. 1992. Las moscas blancas en Panamá. In Hilje, L; Arboleada, O. (eds.). *Las moscas blancas (Homoptera: Aleyrodidae) en América Central y el Caribe*. Turrialba, CR, CATIE, pp. 64-66.