

# Los potyvirus en el pimiento

## Introducción

El nombre del grupo se deriva de su miembro tipo «PVY» (Virus Y de la papa) (Nuez et al., 1996). El género potyvirus es el más largo de los géneros que conocemos como virosis, contiene más de 180 virus distintos y muchos de ellos causan significativas pérdidas en muchos cultivos de importancia económica (Caranta y Palloix, 1995; Caranta et al., 1997; Edwerson y Christie, 1997), principalmente los de la familia de las solanáceas (tomate, pimiento, papa y tabaco).

El pimiento (*Capsicum annum* L) es afectado por cinco potyvirus: PVY (Virus Y de la Papa) difundido en muchas áreas donde es cultivado el pimiento; el TEV (Virus del Grabado del Tabaco) y PeMV (Virus del Moteado del Pimiento) aparecen principalmente en el norte y centro de América y el Caribe; el PVMV (Virus del Moteado Suave del Pimiento) que ha sido reportado en África y el CVMV (Virus del Moteado Suave del Chile) en Asia (Bruna, 1995; Caranta y Palloix, 1995; Caranta et al., 1997; Grube et al., 1998; Palloix y Daubeze, 1998). En el seno de cada uno de estos grupos serológicos, varios patotipos están identificados por su aptitud de sobrepasar las resistencias explotadas en las variedades comerciales (Gebre Selassie et al., 1985; Greenleaf, 1986). Se transmiten por áfidos (*Myzus persicae*, *Aphis gossypii*, *Macrosephum solanifolii*, *M. pisi* y *A. espiraeicola*) del modo no persistente (Caranta y Palloix, 1995; Depestre, 1999; Nuez et al., 1996; Talekar y Berke, 1998).

El PVY es un miembro del largo grupo de virosis que se encuentra dentro del grupo de los potyvirus y provoca una de las enfermedades que más daños económicos causa al pimiento a nivel mundial (Dogimont et al., 1996; Nuez et al., 1996). La presencia de PVY en pimiento data de los años 40

en Puerto Rico (Nuez et al., 1996), en el área del mediterráneo fue descrita por primera vez en 1960 (Nitzany y Tanne, 1962 citado por Nuez et al., 1996) y en Francia en 1973 (Marchoux et al., 1976 citado por Dogimont et al., 1996). Ataca además otras solanáceas como tomate y papa (Marchoux et al., 1995; Edwerson y Christie, 1997) causándole grandes pérdidas.

El TEV es otro miembro de este grupo, es corriente en América Norte, América Central y América del Sur (Nuez et al., 1996) fundamentalmente en EE.UU, Canadá y México (Dogimont et al., 1996; Nuez et al., 1996), en Puerto Rico (Purcifull y Hiebert, 1982) y Cuba (Ferrándiz, 1986). Está considerado como un virus americano, fue descubierto en New York por Fernov (1925) y posteriormente en Kentucky, Ohio y Georgia por Johnson (1930) citado por Dogimont et al., 1996). El mismo fue extendiéndose hacia el sur de EEUU, constituyendo la enfermedad viral más importante en ese país en el período 1969 - 1973.

En Cuba está considerado como el virus de mayor incidencia en el cultivo del pimiento, llegando a provocar pérdidas económicas de hasta el 100% de la producción cuando la infección se produce en épocas tempranas de crecimiento. En los últimos años se ha observado un fuerte incremento de las enfermedades virales en los cultivos de pimiento de la zona central y occidental del país. Esto ha producido pérdidas en los rendimientos al obtenerse menor número de frutos por planta, de menor tamaño, y de calidad deteriorada, no uniformes en color, manchados y de diversas formas (Bruna, 1995; Depestre, 1999; Palloix y Daubeze, 1998).

## 1. Virus Y de la papa

Se le conoce además por el nombre del Virus del mosaico de las hojas y/o virus del mosaico severo (Nuez et al., 1996). Es el miembro tipo del grupo de potyvirus y está presente en todas las zonas de cultivo de Europa, América del Norte y del Sur y en el Caribe atacando el tabaco y el pimiento (Nuez et al., 1996; Palloix et al., 1998). Desde los años 40 - 50 causa importantes pérdidas en *Capsicum* sp, ya sea solo o en compañía de otros virus como TMV, ToMV, CMV y TEV, etc.

### 1.1 Taxonomía y patotipos.

Debido a la expansión mundial del PVY, se han descrito una gran variedad de cepas y patotipos en este virus. Según Bokx y Hunttinga (1981) citado por Nuez et al., (1996) inicialmente se describieron tres grupos principales en aislados de patata, basados en los síntomas sobre patata y tabaco:

- PVY (0) cepas comunes
- PVY (N) cepas necróticas sobre tabaco
- PVY (C) cepas que producen punteado estriado

Los primeros ensayos para describir y clasificar aislados de PVY en pimiento fueron realizados por Cook y Anderson (1959,1960) y Simons (1960), quienes utilizaron denominaciones similares a las dadas por las líneas de patatas (PVY-N; PVY-C; PVY-S).

Usando las series de cultivares de pimiento propuestas por Cook (1962,1963); Nagai y Smith (1968) y Smith (1974) los aislados de PVY procedentes de diferentes plantas y países del mediterráneo fueron clasificados en tres patotipos: PVY-0; PVY- 1; PVY- 1,2 (Marchoux et al 1974; Porchard, 1977a and Gebre Selassie et al., 1985). Resultados similares han sido encontrados en España (Luis y Gil Ortega, 1983; 1986) y Australia (Thomas et al., 1989), lo que convierten a este sistema en el más comúnmente usado.(Tabla 1 y Tabla 2).

### Variabilidad de las cepas de PVY

Las cepas del PVY presentan una gran variabilidad natural. Ellas están repartidas en diferentes grupos en función de los síntomas inducidos sobre varias solanáceas en particular en tabaco y papa. Las cepas aisladas de Francia Meridional sobre el pimiento no infectan a la papa; igualmente las cepas de papa no infectan al pimiento (Gebre- Selassie et al., 1985).

TABLA No1. CLASIFICACIÓN DE PATOTIPOS DE PVY DE PIMIENTO

Cultivares tipo	Patotipos		
	PVY (0)	PVY (1)	PVY (1,2)
Bastidon /YW	+	+	+
Yolo Y	-	+	+
Florida VR2	-	-	+
Serrano Veracruz	-	-	-

+ SUSCEPTIBLE - RESISTENTE

TABLA No2. TESTIGOS DE RESISTENCIA Y DE SENSIBILIDAD AL PVY.

Nombre	Especie	Fenotipo	Genotipo	Origen
Bastidon	<i>Capsicum annuum</i>	Sn	pr2 <sup>+</sup>	Línea de INRA, 1969.
Lamuyo	<i>Capsicum annuum</i>	Sn	pr2 <sup>+</sup>	Línea proveniente de una población local.
Yolo Wonder	<i>Capsicum annuum</i>	S	pr2 <sup>+</sup>	Línea americana, Univ. de la Florida, Cook A.A.
Yolo Y	<i>Capsicum annuum</i>	R P(0)	pr2 <sup>1</sup>	Línea americana, Univ. de la Florida (Cook A, 1966).
Florida VR2	<i>Capsicum annuum</i>	R P(0) y P(1)	pr2 <sup>2</sup>	Línea americana, Univ. de la Florida (Cook <i>et al.</i> ,1976).
Criollo de Morelos	<i>Capsicum annuum</i>	R P(0), P(1) y P(1,2)	pr2 <sup>2</sup>	Línea proveniente de una población local de México, INIA México, Guerrero A.
Serrano Veracruz	<i>Capsicum annuum</i>	R P(0), P(1) y P(1,2)		Línea proveniente de una población local de México.

Debido a los diferentes niveles de resistencias conocidos en el pimiento, los aislados de PVY han sido clasificados en tres patotipos: P (0) (Gebre- Selassie et al., 1985), P (1) virulento sobre Yolo Y; P (1,2) virulento sobre Yolo Y y Florida VR2. Las principales muestras colectadas en el Sur de Francia en el pimiento y sobre los hospederos espontáneos (*Portulacca oleracea*, *Solanum nigrum*, *S. dulcamara* y *Sinecios vulgaris*) en su gran mayoría pertenecen al P(0), lo mismo sucede con las muestras recogidas en el centro de España (Arteaga y Ortega, 1986), al igual que en Taiwan (Yoom et al., 1989); y raramente aparece el P(1). Algunas de las cepas P(0) se distinguen de las cepas que inducen síntomas necróticos sobre ciertos individuos y de otros responsables solamente del mosaico. Las cepas australianas nombradas por Thomas et al (1989) pertenecen a este último grupo. Las cepas de los patotipos evolucionados, no necrosantes, están presentes en las regiones tropicales y subtropicales y en las Antillas y pertenecen al P(1) (Marchoux et al., 1978), en Brasil muchas de las cepas que han sobrepasado la resistencia de la variedad Agronómico 10G, eficaces desde hace más de 10 años han aparecido en 1986 cepas del patotipo P(1,2) o más virulentas incluso (Nagai, 1989).

## 1.2 Citología y estructura del virus

La partícula viral de los potyvirus, filamentosa y flexible tiene generalmente una longitud de 700 - 900 nm y un diámetro de 12 - 15 nm. La proteína de la cápside de 30 - 35 kd de acuerdo al potyvirus está constituida por alrededor de 2000 subunidades. El genoma de los potyvirus está constituido por un ARN genómico simple positivo de alrededor de 1000 nucleótidos, el cual está asociado de manera covalente a una proteína nombrada VPg-Viral Postein Genome-linked (Chaine- Dogimont, 1993). Los mecanismos de replicación son poco conocidos.

Las funciones de los genes de los potyvirus en el curso del ciclo viral de las plantas hospederas son hasta ahora no conocidas. Mientras que la formación de inclusiones proteicas en las células infectadas permiten una localización directa de la proteína codada por el virus y una primera

aproximación a su función. La proteína P1 no ha sido jamás detectada «in vivo». Ella presenta ciertas homologías de secuencias con la proteína de transporte 30 kd del TMV y ello debe jugar el mismo rol en la migración del virus célula a célula (Chaine-Dogimont, 1993).

Según Chaine- Dogimont (1993) la proteína HC- Pro que se presenta bajo la forma de inclusiones amorfas en las células de las hojas infectadas por el TMV, no ha sido observada en los peciolos. Al contrario, en el caso del TEV no son localizadas las proteínas HC- Pro en forma de inclusiones amorfas. La proteína HC- Pro posee dos acciones funcionales; como en la región C terminal de la proteína posee una actividad proteolítica, la región N terminal está implicada en la transmisión por áfidos como factor asistente. La comparación de secuencias de ácidos aminos de dos cepas de PVY, una transmitida por áfidos y la otra no ha revelado ninguna diferencia de secuencias en la región N terminal de la proteína HC, generalmente bien conservada en todos los potyvirus actualmente secuenciados. La proteína C1 que forman las inclusiones citoplasmáticas ha sido observada en el citoplasma de células infestadas en todos los potyvirus. Post marcaje inmunocitoquímico, las inclusiones citoplasmáticas han sido observadas con la membrana plásmica y los plasmodemas de las células infectadas.

La proteína de la cápside es el producto mejor caracterizado en los potyvirus. Las secuencias en aminoácidos de esta proteína de 42 cepas de 50 potyvirus distintos han sido determinadas. Los virus son: PVY, TMV, PeMV que presentan importancia en el pimiento. La parte N terminal de la proteína de la cápside, la cual varía considerablemente en longitud y en secuencia y que está expuesta en la superficie de la partícula viral está implicada en la interacción específica hospedero - vector - virus. Las funciones actualmente atribuidas a la proteína de la cápside son la encapsidación del ARN viral y transmisión por el vector. Se ha demostrado que un punto de mutación en la proteína de la cápside (una sola acidamina alterada) afecta la transmisión por áfidos de este virus (Chaine-Dogimont, 1993; Murphy et al., 1998; Grube et al., 2000). La proteína de la cápside de los potyvirus ha sido utilizada para obtener plantas transgénicas resistentes, en particular, en la interacción papa - PVY, tabaco - Virus del mosaico de la soya (SMV) y tabaco - PRSV.

### 1.3 Síntomas y daños

La presencia del virus provoca un mosaico con moteado intenso y arrugado de las hojas apicales y un bandeado oscuro de las venas de las hojas totalmente expandidas (Bruna, 1995; Nuez et al., 1996; Gaborjanyi et al., 1998).

Los síntomas se inician con un aclaramiento de las nervaduras de la hojas apicales, que pueden evolucionar pasando a tonos pardos y necrosándose. En estos casos a veces, hay necrosis del peciolo con caída de hojas quedando las plantas defoliadas, con necrosis apicales e incluso necrosis externas e internas del tallo. Las plantas pueden rebrotar, apareciendo las hojas con mosaicos en manchas de color verde oscuro situadas a lo largo de las nervaduras, incluso en forma de ampollas, de modo que los limbos dejan de ser planos. También se observan necrosis sobre las flores. Sobre los frutos, algunas variedades presentan manchas pardo necróticas irregulares hundidas en el pericarpio, también manchas necróticas en los pedúnculos (MINAGRI, 1984; Nuez et al., 1996). Otros síntomas citados son: enanismo, mosaico severo, deformación de hojas y frutos, que pueden presentarse arrugados con manchas cloróticas y manchas necróticas, reducción en tamaño de fruto y aborto floral (Nuez et al., 1996; Gaborjanyi et al., 1998). (Anexo 1 y 2).

El rango de síntomas del PVY depende del genotipo del pimiento y de los patotipos del virus, incluyendo síntomas de mosaico, necrosis apical, foliar y bandas virales (Dogimont et al., 1996). Además dependen también de la cepa pudiéndose presentar un mosaico característico con un oscurecimiento de las nerviaciones o una necrosis sistémica que seca totalmente la planta (Gaborjanyi et al., 1998). En función de las cepas virales y de los genotipos infectados, él provoca sobre las variedades sensibles de pimiento algunos síntomas de mosaico característico, necrosis al principio en los nervios y después generalizada que conduce a la muerte de la planta y también una respuesta hipersensible sobre los órganos inoculados (Chaine-Dogimont, 1993). La severidad de los síntomas depende de la edad de la planta, siendo más susceptibles las plantas jóvenes, éstos se intensifican con el frío (Nuez et al., 1996).

La infección del PVY tiene la particularidad de la formación de numerosas inclusiones proteicas de origen viral diferente de la proteína de la cápside en los tejidos de las plantas

infectadas. Las inclusiones citoplasmáticas cilíndricas están presentes en los tejidos infectados por todos los potyvirus y constituyen una característica determinante de este grupo de virus (Chaine-Dogimont, 1993).

### 1.4 Transmisión

El PVY puede ser transmitido por al menos 25 especies de áfidos de manera no persistente (Dogimont et al., 1996; Nuez et al., 1996; Giuseppe Nervo, 1997) además que puede ser inoculado mecánicamente (Chaine-Dogimont, 1993).

La transmisión de PVY por áfidos, puede depender de la presencia en los extractos de la planta de un componente de ayuda que es una proteína codificada por el virus. El tiempo óptimo de adquisición es de 15 a 60 seg. Generalmente los áfidos dejan de transmitir el virus al cabo de una hora de haberlo adquirido, aunque se citan casos de retención de más de 24 horas (Chaine-Dogimont, 1993; Pasko, 1993; Depestre, 1999).

*Myzus persicae* y *Aphis gossypii* son los vectores más eficaces sobre el pimiento (Gowda y Reddy, 1989). Una adquisición muy breve (15 - 60 seg) implica una cantidad fiable de partículas virales. Sin embargo la transmisión por los áfidos de los potyvirus necesitan la presencia en las células infectadas de una proteína de origen viral, el factor asistente o Helper Component (HC) (Govier y Kassanis, 1974 a). En efecto, sólo las partículas virales adquiridas en presencia de ellas son retenidas en los estiletes maxilares y son susceptibles de ser transmitidas. El factor asistente presenta una especificidad relativa a cada potyvirus, se ha mostrado por varios investigadores que el factor asistente del PVY puede ayudar a la transmisión de otros potyvirus (Govier y Kassanis, 1974 a).

La transmisión dentro de la planta sigue el modelo general para los virus que afectan a los vegetales (Anexo 3). De acuerdo a este modelo, después de entrar en la célula huésped de la planta, primeramente se extiende célula a célula para posteriormente moverse a través del sistema vascular a toda la planta. Experimentalmente es transmisible por inoculación de savia (Chaine-Dogimont, 1993; Nuez et al., 1996).

### 1.5 Plantas hospederas

Probablemente la mayoría de los hospedantes naturales pertenece a la familia Solanaceae, pero mecánicamente se ha transmitido el virus a miembros de otras

familias, ejemplo: Amarantaceae, Chenopodaceae, Leguminosae y Compositae. Hasta la fecha se han descrito ya más de 100 especies hospedantes (Smith et al., 1992 citado por Nuez et al., 1996)

Malas hierbas como *Solanum nigrum* L., *S. dulcamara* L., *Portulacca oleracea* L. y *Senecio vulgaris* L; aunque no presentan síntomas actúan como reservorios naturales en el área mediterránea (Gebre Selassie et al., 1985).

En Francia la adventicia *Solanum nigrum* L juega un rol importante en la conservación y diseminación del PVY (1); en la Florida y en Argentina las *Physalis* constituyen los principales reservorios.

## 1.6 Diagnóstico

El PVY tiene una elevada respuesta inmonogenética que permite detectar el virus en muy baja concentración utilizando el test de ELISA (Murphy et al., 1998).

El conjunto de cepas de PVY presenta una fuerte homología serológica que puede ser reconocida mediante el test de ELISA con los antisueros PVY P(0). Las secuencias completas en ácidos amínicos de la proteína de la cápside de al menos cinco cepas de PVY han sido obtenidas (Shukla et al., 1988; Robaglia et al., 1989) revelando una gran diferencia fiable con una homología de frecuencias entre cepas entre el 96,3 al 99,3 %.

Las cepas del PVY son bien distintas a otros potyvirus, como el TEV, el PVMV y CVMV sobre la base de criterios biológicos, la acción sobre una gama de hospederos y serológicamente (Brunt et al., 1978; Nelson y Wheeler, 1978; Ong et al., 1979), o moleculares. La proteína de la cápside del PVY presenta un 62 % de secuencia de homología con la del TEV (Allison et al., 1986; Shukla et al., 1988) y el conjunto de potyvirus estudiados por Shukla y Ward (1989) presenta una secuencia de homología que varía del 38 al 71 %.

## 1.7 Control

La lucha preventiva contra esta virosis se basa en reducir la fuente de inóculo existente del virus, impedir la transmisión a través de los vectores o utilizar variedades resistentes.

En relación con la reducción del inóculo Bruna (1995) y Nuez et al., (1996) recomiendan las siguientes medidas:

- Eliminación de las malas hierbas que crecen tanto en el cultivo como alrededor de la parcela para disminuir las fuentes de virus así como a sus vectores.
- Eliminación de plantas infectadas, pues constituyen focos de infección para las sanas.

En relación con el control de la transmisión por áfidos, Saez (1993) citado por Nuez et al., (1996) recomiendan:

- Protección de los semilleros con malla antiáfida.
- Pulverizar con aceites minerales a bajas concentraciones para reducir la frecuencia de transmisión de áfidos.
- Usar trampas adhesivas para atrapar vectores
- Usar superficies refractantes que puedan reducir la expansión del vector.
- Adelantar o retrasar la fecha de plantación.
- Controlar químicamente los áfidos.

En relación con las variedades resistentes se plantea:

1. Se han encontrado un elevado número de accesiones que presentan resistencia a determinados aislados de PVY, aunque son muy pocas las usadas en el desarrollo de cultivares. La mayoría son variedades poco picantes o de frutos cónicos de *Capsicum annum* L (Nuez et al., 1996).
2. "Avelar" es unas de las variedades usadas como resistentes tanto en EE.UU como en Brasil. El grupo Serrano Veracruz se distingue por su alto nivel de resistencia a diferentes patotipos de PVY en diferentes áreas. También se han encontrado elevados niveles de resistencia en "C. chinense", "C. frutescens", "C. baccatum var. pendulum", "C. eximium", "C. flexuosum" y "C. pubescens" pero estas fuentes no han sido muy usadas en programas de mejora probablemente debido a las barreras de incompatibilidad, calidad del fruto, etc. (Palloix y Daubeze, 1998).

1.8 Mejora genética

Cook (1961) reportó por primera vez una fuente de resistencia a esta enfermedad. Los genes recesivos confieren un alto grado de resistencia al PVY cuando fueron identificados en muchas líneas de *C. annuum* L. y han sido usados por mucho tiempo por los mejoradores (Palloix y Kyle, 1995; Dogimont et al, 1996). La resistencia recesiva fue conferida por alelos del locus *pr* o por locis estrechamente ligados. Las plantas resistentes portan los alelos *pr*<sup>1</sup> ó *pr*<sup>2</sup> que no muestran los síntomas cuando son inoculados por razas comunes de PVY. Los estudios biológicos y serológicos de la multiplicación de los virus en varios cultivares resistentes muestran que el virus no puede ser detectado en tejidos inoculados (Gebre Selassie et al., 1985; Pasko et al., 1995).

En un previo estudio Caranta y Palloix, (1996), Reddick y Habanera (2000) encontraron una resistencia absoluta a un aislado del PVY 'To72', CMMV y potyvirus E y una resistencia parcial al aislado de PVY 'Son 41' en la línea Perennial de la India. La resistencia sobre aislados de PVY y potyvirus E fue estimado en progenies de haploides doblados (HD) obteniéndose desde híbridos F<sub>1</sub> entre la línea Perennial y Yolo Wonder, un potyvirus susceptible con una combinación de ambos en la intensidad de los síntomas y período de incubación (área dentro de la curva de progreso de síntomas).

A diferencia de otras resistencias a potyvirus, la línea resistente Perennial, muestra una expresión cuantitativa y controlada por varios factores genéticos con un modo de

herencia recesiva. Estudios de correlación muestran que ambos aislamientos específicos y el amplio espectro de factores de resistencia son controlados por una resistencia poligénica. Aquí se muestran reportes del mapeo molecular de potyvirus frente a la resistencia a factores desde la línea Perennial y un análisis de bases genéticas de resistencia cuantitativa a multipotyvirus, los cuales muestran una comparación de localización mejor de los virus y de los QTLs envueltos en la resistencia del virus (Lefebvre et al., 1995; Caranta et al., 1997).

La resistencia genética de los potyvirus ha sido descrita en muchas especies de plantas que incluyen numerosos miembros de las solanáceas. En pimiento las relaciones alélicas entre la resistencia de genes de potyvirus y la resistencia conferida por cada gen ha provocado dificultades para la evaluación, debido a ello, la separación en grupo de investigaciones ha determinado la existencia de diferentes genes de resistencia y virosis. Un nuevo sistema de nomenclatura que incluye los genes de resistencia ha sido resumido por Kyle y Palloix (1997).

Muchos de los mayores genes de resistencia de potyvirus han sido reportados en pimiento, incluyendo genes de recesivos desde *C. annuum* L (*pr*<sub>2</sub>, *pr*<sub>3</sub>) y de *C. chinense* (*pr*<sub>1</sub>) y un gen dominante de resistencia originario de *C. annuum* L (*Pr*<sub>4</sub>). Para una lista de referencias originales, ver Kyle y Palloix (1997). Dos genes adicionales *pr*<sub>5</sub> y *pr*<sub>6</sub> han sido reportados pero requiere de una verificación adicional que sea distinta de otros locis resistentes a potyvirus (Kyle y Palloix, 1997).

TABLA No3. NUEVA NOMENCLATURA PARA LOS GENES DE RESISTENCIA A POTYVIRUS EN EL PIMIENTO.

Nueva nomenclatura	Nomenclatura anterior	Resistencia	Fuente	Referencia
<i>pr</i> <sub>1</sub>	<i>et</i> <sup>c</sup> , <i>et</i> <sup>c1</sup> , <i>et</i> <sup>c2</sup>	TEV y PeMV	<i>C. chinense</i> (PI 159236 y PI 152225) <i>C. annuum</i>	Greenleaf, 1956; 1986; Zitter, 1972; Blauth, 1994
<i>pr</i> <sub>2</sub> <sup>1</sup>	<i>y</i> <sup>a</sup> , <i>vy</i> <sup>1</sup>	PVY	Yolo RP10, Yolo Y	Cook, 1960; Gebre-Selassie et al, 1985
<i>pr</i> <sub>2</sub> <sup>2</sup>	<i>cy</i> <sup>a</sup> , <i>et</i> <sup>a</sup> , <i>vy</i> <sup>2</sup>	PVY y TEV	PI 264281, SC 46252, Florida VR2	Cook and Anderson, 1959; Gebre-Selassie et al, 1985
<i>pr</i> <sub>3</sub>	<i>et</i> <sup>av</sup>	PeMV	Avelard	Zitter and Cook, 1973
<i>Pr</i> <sub>4</sub>	<i>Cy</i> <sub>2</sub>	PVY y PeMV	Serrano Criollo de Morelos 334	Palloix, 1992; Dogimont et al. 1995 b
<i>pr</i> <sub>5</sub>	<i>cy</i> <sub>1</sub>	PVY	Serrano Criollo de Morelos 334	Dogimont et al. 1995 b

La resistencia poligénica para muchos potyvirus ha sido además descrita en *C. annuum* L. y en muchos de los locis involucrados han sido mapeados (Caranta y Palloix, 1995; Caranta et al., 1996).

Grube et al (1998) han identificado una nueva fuente de resistencia dominante en potyvirus en una selección de *C. chinense* PI 159235, a la cual la han llamado tentativamente Pr 7 confirmación pendiente hasta que pr 5 y pr 6 sean distintos de todos los otros loci. Ellos mostraron claramente que Pr 7 es distinto de los previamente reportados Pr 4 de *C. annuum* L «Criollo de Morelos» y aparece para conferir resistencia para ambas virosis (PeMV y PVY), experimentos que no fueron ensayados para TEV.

Hasta ahora, solamente el sistema de resistencia monogénica que limita o previene una infección sistémica de la planta ha sido usado en el desarrollo del cultivar. Estos sistemas son controlados por una serie alélica de et locus o locus vy (acorde a Gebre Selassie et al., 1983). En éstas series alélicas todos los alelos son recesivos, o sea, susceptibles y los alelos son razas específicas (Gebre Selassie et al., 1985). Más recientemente la resistencia ha sido caracterizada en la línea Mexicana «Criollo de Morelos 334». Un gen dominante independientemente desde un loci recesivo, fue mostrado para el control de la resistencia para los tres patotipos de PVY y para el PeMV (Chaine - Dogimont, 1993; Caranta y Palloix, 1995); sin embargo, ninguno de estos sistemas monogénicos confieren resistencia al CVMV, PVMV o potyvirus E.

En adición a este sistema monogénico, un mejor complejo de resistencia fue buscado en una línea India de pimiento llamada «Perennial». Esta línea no desarrolla síntomas después de inocular con los tres patotipos de PVY, CVMV

ni con otros potyvirus. Los estudios preliminares genéticos surgieron que la resistencia para potyvirus en Perennial es poligénica y es expresado cuantitativamente (Lefebvre et al., 1995; Pochard et al., 1983 citado por Caranta y Palloix, 1995).

Según Dumas de Vaulx et al., (1981); Caranta y Palloix (1995), el análisis genético de la resistencia múltiple de virus es dificultoso después del F<sub>2</sub> clásico o cruzamientos individuales que no pueden ser probados por muchas virosis. Sin embargo, el desarrollo de progenies de haploides doblados (HD) pudieran romper las barreras y permitir la segregación de multivirus resistentes. Una progenie de HD fue obtenida desde un intraespecífico híbrido F<sub>1</sub> entre Perennial y un genotipo potyvirus - susceptible.

Es estudiada por numerosos autores la genética de la resistencia a potyvirus. Tales resistencias son usualmente heredadas de forma sencilla (Caranta et al., 1997). Una característica peculiar parece ser los genes que controlan la resistencia a potyvirus. En especies afectadas por más de un potyvirus, los locis han tenido a menudo que ser identificados por envolver fenotípicamente la resistencia como respuesta a la incidencia de los mismos Dogimont et al., 1996; Lane et al., 1997).

Muchos de los mejores genes de resistencia muestran fenotípicamente los distintos tipos de respuestas de los potyvirus en el pimiento. Sobre ello, dos son particularmente interesantes debido a su amplio espectro de acción. El alelo pr 2<sup>2</sup> desde *C. annuum*, línea Florida VR2 (Palloix y Kyle, 1995) confiere una completa resistencia a los patotipos 0 y 1 del PVY y además, aislamientos comunes de TEV (TEV- C). Por otra parte, la complementación entre pr 2<sup>2</sup> y otros genes

TABLA No4. EFECTO DE ACCIÓN DE GENES Y FUENTES DE RESISTENCIA A POTYVIRUS CONOCIDOS EN EL PIMIENTO

Patotipo	pr1	pr2 <sup>1</sup>	pr2 <sup>2</sup>	pr3	pr4	pr5	(pr6) (pr7)	(pr8) (pr9)	SC 81
TEV(C)									
TEV(F)									
PeMV									
PVY (0)									
PVY (1)									
PVY (1,2)									
Perennial									
CVMV									
PVMV									

p: genes recesivos  
 P: genes dominantes  
 pr: potyvirus resista

primera cifra: lóculos  
 exponente: alelo

de recesivos (pr 6 de *C. annuum* de la línea de Perennial) confiere una completa resistencia a otros potyvirus como el PVMV (Caranta, et al., 1997). El gen dominante Pr 4 muestra un control completo de resistencia sobre todos los aislados de PVY y además en el PVMV (Dogimont et al., 1996).

La resistencia de genes pudiera romper la infección viral en muchos caminos y a menudo funcionan por inhibición de replicación viral, movimiento célula - célula o movimiento a larga distancia. De los genes de resistencia de potyvirus caracterizados hasta aquí en pimiento, pr1 y pr2<sup>2</sup> aparecen para bloquear la infección viral (Deom et al., 1997 a). El gen Pr4 aparece para dar inmunidad operacional o una respuesta del tipo de hipersensibilidad, tal que los virus no puedan ser detectados por otras inoculaciones o por vía sistémica en el follaje, aunque en otros casos han sido ensayados para replicación en protoplastos (Boiteux et al., 1996). Mientras los genes pr1 permiten replicación de los virus en protoplastos, empeora el movimiento célula - célula y pr3 aparece por un lento movimiento de larga distancia de los virus (Arroyo et al., 1996). La característica futura de los modos de acción de Pr4, pr5 y pr6 son requeridas en orden para completar nuestro conocimiento de los espectros de resistencia de los potyvirus como mecanismo activos en pimiento.

### 1.9 Variedades resistentes

Se han encontrado un elevado número de accesiones que presentan resistencias a determinados aislados de PVY; aunque son muy pocas las usadas en el desarrollo de cultivares. La mayoría de ellas son variedades picantes o de frutos cónicos de *C. annuum*.

Avelar es una de las variedades usadas como resistentes tanto en EE.UU como en Brasil. El grupo Serrano se distingue por su alto nivel de resistencia a diferentes patotipos de PVY en diferentes áreas. También se han encontrado elevados niveles de resistencias en *C. chinense*, *C. frutescens*, *C. baccatum* var. *pendulum*, *C. eximium*, *C. flexuosum* y *C. pubescens*, pero estas fuentes no han sido muy usadas en programas de mejora, probablemente debido a las barreras de incompatibilidad, calidad del fruto (Nuez et al., 1996).

Sobre la naturaleza y genética de la resistencia, la situación resulta más compleja. Parece existir dos modelos principales (Pasko, 1993):

a) Monogénico recesivo; según una serie alélica. Los alelos de resistencia se dispondrán en el orden jerárquico

$$vy^+ \ll vy^1 < vy^2 < vy^3$$

donde: < indica no dominante y << muestra el umbral entre los genes susceptibles y resistentes. Recientemente, Palloix y Kyle (1995) han revisado la nomenclatura para genes de resistencia a potyvirus, proponiendo:

$$pr2^+ = vy^+; pr2^1 = vy^1; pr2^2 = vy^2$$

En relación con los patotipos PVY- 0, PVY- 1, y PVY- 1,2 puede establecerse cuatro grupos de variedades:

- Susceptibles a todas las razas del parásito. Su representante típico sería el cultivar Yolo Wonder, cuyo genotipo es pr2<sup>+</sup> pr2<sup>+</sup>.
- Resistentes a PVY(0); cuya resistencia se basa en un gen recesivo pr2<sup>1</sup>. Ejemplo Yolo Y.
- Resistentes a las razas PVY(0) y PVY(1); cuya resistencia se basa en el gen recesivo pr2<sup>2</sup>. Ejemplo Florida VR2.
- Resistentes a las razas PVY(0) ; PVY(1) y PVY(1,2); con genotipo. Ejemplo Serrano Veracruz.

b) Oligogénico, con al menos tres genes segregando independientemente. El hecho señalado por Nagai (1984) de que en Brasil «Los agricultores frecuentemente encuentran plantas resistentes en sus campos» sugiere la existencia de herencias transgresivas. Análogamente Von Der Pahlen y Nagai (1973) obtuvieron individuos resistentes en descendencias F<sub>2</sub> y F<sub>3</sub> de cruces entre padres susceptibles, opinando que se puede obtener cualquier nivel de resistencia basada en la aditividad de los genes.

## 2. Virus del Grabado del Tabaco (TEV)

Se le conoce además con el nombre de Datura Virus Z y Tomato Etch Virus (Franki et al., 1985 citado por Nuez et al., 1996).

Este virus pertenece al grupo de los potyvirus y está considerado como un virus americano, fue descubierto en New York por Fernov (1925) y posteriormente en Kentucky, Ohio y Georgia por Johnson (1930) citado por Nuez et al.,

(1996). El mismo fue extendiéndose hacia el sur de EE.UU constituyendo la enfermedad viral más importante en ese país en el período 1969 - 1973. Desde 1984, mediciones detalladas han mostrado que la incidencia de TEV supera el 90 % en prácticamente todas las plantaciones de pimiento en el noreste de Georgia (Padgett et al., 1990 citado por Nuez et al., 1996).

En Cuba está considerado como el virus de mayor incidencia en el cultivo del pimiento llegando a provocar pérdidas de hasta el 100 % de la producción cuando la infección se realiza en épocas tempranas de crecimiento (Depestre, 1999). Este virus aunque ha aparecido en otras latitudes donde mayor importancia económica tiene es en América y el Caribe.

## 2.1 Patotipos

Se han descrito una cepa común «Suave» (TEV - C) y una cepa «Severa» (TEV - S), que pueden ser diferenciadas por la capacidad de esta última de infectar variedades entre las que se encuentran Florida VR2 (Nuez et al., 1996).

En Cuba, la cepa más virulenta es la TEV-S colectada en el «Valle de Caujerí»

## 2.2 Citología y estructura del virus

El virus consiste en una partícula alargada y flexible, típica del grupo Y de la papa, al cual pertenece, mide 730 x 12 - 13 nm y contiene una cadena simple de ARN e induce la formación de inclusiones nucleares cristalinas y citoplasmáticas cilíndricas en las células hospedantes (Ferrándiz, 1986). Las partículas virosas tienen forma de varillas y se asemejan al virus Y de la papa. Este virus se destruye a temperatura de 60°, no es infeccioso en diluciones de savia mayores de 1:500 y después de mantenerse in vitro más de 24 horas. Sin embargo, en estado de proteínas virosas purificadas, el virus tiene una longevidad mucho mayor (Todora, 1968).

## 2.3 Síntomas y daños

Los síntomas más característicos que provoca son la formación de un moteado verde oscuro en las hojas del ápice que casi siempre va acompañado de cierta deformación y de

enanismo de las plantas, el nervio medio acortado con hojas y borde arrugados y pequeñas hojas sin simetría bilateral, también es frecuente el aborto de botones florales y los frutos son escasos, raros, pequeños y deformados. La planta llega a presentar una clorosis generalizada, con reducción en el crecimiento y vigor (Nuez et al., 1996) (Anexo 4).

La severidad de los síntomas en las plantas cultivadas está en dependencia del hospedero, cuando se expresa en pimiento incluye moteado y distorsión de las hojas y frutos, así como enanismo (Zitter, 1972). Los síntomas más usuales por el virus en las plantaciones de pimiento en Cuba han sido descritos por Ferrándiz (1986) de la siguiente forma: aclaramiento de las venas, moteado oscuro, deformación de las hojas y rizado de los bordes volviéndose hacia arriba, detención del crecimiento y escasez de los frutos debido al aborto de las flores que caen prematuramente; éstos además son pequeños y deformados, lo que provoca una pérdida en los rendimientos de hasta el 47 %, además de invalidar casi la mayoría de la producción para la exportación.

## 2.4 Transmisión

El TEV es transmitido de forma no persistente por áfidos, habiéndose comprobado en California por las especies *Myzus persicae*, *Aphis gossypii*, *Macrosephum solanifolii*, *M. pisi* y *A. espiraeicola*. Experimentalmente se transmite mecánicamente a partir de TEV procedentes de tomate y berenjena (Nuez et al., 1996). Según Ferrándiz (1986) los períodos de adquisición e inoculación de pocos segundos son suficientes para una transmisión efectiva, lo que sólo tiene lugar durante las primeras horas de haber abandonado la planta virosa.

En lo que respecta a los áfidos, sólo 300 de las casi 400 especies que han sido descritas, se han estudiado desde el punto de vista vectorial y 193 se han reportado como transmisoras de por lo menos un virus; es decir, los áfidos constituyen aproximadamente el 71 % de todos los homópteros vectores y son capaces de transmitir el 55% de los 298 virus inoculados por vectores artrópodos (Harris, 1981 citado por Ferrándiz 1986). *Myzus persicae* Sulz ha sido la especie de áfido más estudiada. Es capaz de alimentarse sobre especies pertenecientes a más de 50 familias de plan

-tas, distribuidas en todas las zonas agrícolas, la cual hace que posea una importancia económica considerable.

### 2.5 Plantas hospederas.

Las malas hierbas constituyen una fuente de inóculo del virus. Whittham citado por Nuez et al., (1996) transfirió mecánicamente desde 18 especies diferentes de malas hierbas los virus TEV, CMV, PVY y TSWV del pimiento. Los mayores porcentajes de éxito fueron con inóculos procedentes de *Solanum nigrum*, *Medicago arabica*, *Rudbeckia amplixicaules*, *Meliottus officinales*, *Geranium caralianum*, *Sinecio glanillus*, *Datura stramonium*, *Portulacca oleraceae* y *Cassiathora* etc (Nuez et al., 1996). Según Ferrándiz (1986), los reservorios naturales del TEV son la familia Solanaceae, Compositae, Malvaceae, Euphorbiaceae y Amarantaceae.

### 2.6 Diagnóstico

Se diagnostica por bioensayo tras la inoculación mecánica a *Nicotiana tabacum* o *Datura stramonium*. En tabaco, las hojas inoculadas desarrollan manchas cloróticas o anillos cloróticos, los síntomas son: aclaramiento de las venas de las vainas, grabado necrótico y moteado clorótico. En *Datura stramonium* los síntomas son: moteados sistémicos, deformación de las hojas y bandeado de las venas (Nuez et al., 1996). El TEV es altamente inmunogénico. Actualmente se detecta serológicamente de forma rutinaria.

### 2.7 Control

Para el control del TEV se pueden implicar una serie de medidas indirectas destinadas a evitar la dispersión de este virus, actuando fundamentalmente contra su vector, los áfidos.

Se ha comprobado que la infección en los estadios precoces reduce el cuajado, el tamaño y peso de los frutos, mientras que la infección en estadios más tardíos tiene poco efecto en los parámetros anteriormente mencionados (Bruna, 1995; Nuez et al., 1996).

El TEV es transmitido de forma muy eficiente por los áfidos, por ello el control de estos insectos constituyen el mejor método para combatir la enfermedad, para lograr esto se hace necesario conocer los aspectos biológicos y ecológicos de la transmisión en las condiciones de Cuba, así como determinar las relaciones virus - vector - planta, lo cual contribuirá al establecimiento de las bases que permitan la

aplicación de medidas más efectivas encaminadas a reducir los daños causados por la enfermedad. La lucha preventiva contra el TEV son las mismas que contra el PVY, así como para la reducción del inóculo. Otras de las medidas de control son variando el ciclo de cultivo y utilizar variedades resistentes (Chaine-Dogimont, 1993; Palloix y Kyle, 1995; Nuez et al., 1996)

### 2.8 Mejora genética

Diferentes fuentes de resistencias al TEV están reportadas como son: PI 264281 y SC 46242 (Cook y Anderson, 1960), LPI (Barrios et al., 1971), Avelar (Zitter, 1972), C chinense PI 152225 y PI 159236 (Greenleaf, 1956; 1986). En un cierto número de genotipo se constata que la resistencia al TEV y al PVY están asociadas. En 46 introducciones ensayadas por Cook (1968) para la resistencia al PVY y al TEV, 14 de ellas mostraron resistencia a los dos virus.

Las líneas PI 264281 y SC 246242 presentan una resistencia por casi inmunidad al TEV, la resistencia está conferida por un alelo situado en el mismo locus que la resistencia al patotipo P(0) y P(1) del PVY; las dos resistencias están al menos muy estrechamente ligadas ya que ninguna planta recombinante han mostrado sensibilidad de las mil plantas  $F_2$  evaluadas del cruzamiento PI x SC. Los híbridos  $F_1$  PI x SC son resistentes a los dos potyvirus (Cook, 1963). Esta doble resistencia ha sido introducida en la variedad agronómica 8 (Nagai y Costa, 1974), y Florida VR 2 (Cook et al., 1976), sin embargo Yolo Y, portadora del alelo pr1 es sensible al TEV, y Avelar resistente únicamente a las cepas comunes de PVY patotipo P(0) es resistente al TEV, resistencia igualmente situada en el locus pr (Zitter, 1972).

La resistencia de C chinense PI 152225 a las cepas comunes de TEV es recesiva y monogénica, se trata más de una tolerancia que casi una inmunidad (Greenleaf, 1956).

La introducción de origen brasileño LPI es portadora de un gen dominante de resistencia a TEV (Barrios et al., 1971). Hay variedades que presentan diferentes niveles de resistencia parcial a TEV, ellas han sido descritas por Kuhn et al., (1989) el cual sugiere un control oligogénico o poligénico de la resistencia.

Como en el caso del PVY, han aparecido en la Florida y en Brasil cepas virulentas que han sobrepasado la resistencia de Florida VR2, de Avelar y de Agronómico 8, siendo los dos últimos los que presentan una cierta tolerancia a esta cepa llamada TEV-A (Nagai y Costa, 1974). La introducción C china PI 152225 donde la resistencia a cepas comunes es controlada por un gen recesivo (Greenleaf, 1956) ha mostrado resistencia a estas cepas nuevas (Zitter, 1972).

## 2.9 Variedades resistentes

Se han encontrado fuentes de resistencia a TEV en diversas especies de *Capsicum* (Greenleaf, 1986 citado por Nuez et al., 1996) así en:

- a) *C. annum* L: Florida VR2, Cayenne, SC 46252 y PI 264281, presentan resistencia monogénica recesiva a la cepa común TEV-C. El gen responsable es  $pr2^2$  (Palloix y Kyle, 1995). También el cultivar brasileño «Avelar» se ha descrito la presencia del gen  $pr2^1$  que confiere resistencia a TEV-C.
- b) *C. chinense*: PI 152225 muestra resistencia parcial monogénica y recesiva, pero a la cepa TEV-S, nombrado  $pr1$  (Palloix y Kyle, 1995).

## 3. Investigaciones realizadas de este tema en nuestro instituto

En el año 1990 se comenzó un programa de colaboración con el INRA Francia para la obtención de líneas y variedades de pimiento resistentes a las principales virosis que afectan este cultivo. La población resultante se le llamó LIRA: LI por la «Liliana Dimitrova» y RA por el INRA Francia. Se formaron cuatro subpoblaciones, una para cada virus estudiado, quedando de la siguiente forma:


- LIRAT para la resistencia al Virus del Mosaico del Tabaco (TMV).
- LIRAP para la resistencia al Virus Y de la Papa (PVY).
- LIRAE para la resistencia al Virus del Grabado del Tabaco (TEV)
- LIRAC para la resistencia al Virus del Mosaico del Pepino (CMV).

Como se observa en los trabajos para la obtención de resistencia a virus, hay incluidos dos potyvirus (PVY y TEV) por la importancia que revisten los mismos en nuestras condiciones.

Anualmente se hace selección en el campo de los materiales que presentan mejor comportamiento frente a cada virus y que van presentando buena adaptación climática; a estas muestras se le realiza inoculación artificial, las plantas que resulten sanas se le realiza cruzamientos con otros materiales o se autofecundan para obtener semilla y vuelve a realizarse el ciclo en el campo.

Hasta el momento se ha logrado un alto nivel de resistencia en los dos potyvirus estudiados, seleccionándose algunas líneas para realizar los estudios de producción de semilla híbrida de nuestro Instituto.

## Conclusiones

La diversidad de estos potyvirus ha motivado la investigación de nuevas fuentes de resistencias en el pimiento (Palloix et al., 1991; Palloix, 1992). Esta investigación que parte de la utilización de poblaciones locales de diferentes orígenes, ha revelado una gran diversidad de reacciones del hospedero frente al virus, reacciones diversas por los mecanismos de resistencias puestos en juego, su espectro de acción y su determinismo genético. Han sido identificadas las resistencias por casi inmunidad, determinada por los alelos recesivos y razas específicas (Cook, 1963; Greenleaf, 1986), de reacciones de hipersensibilidad generalizada o localizada con determinismo monogénico dominante (Chaine - Dogimont, 1993; Dogimont et al., 1995), al igual que resistencias parciales con determinismo oligogénico (Pochard et al., 1983; Caranta et al., 1996), diversidad de fuentes de resistencias a los potyvirus: resistencias recesivas por casi inmunidad, resistencia dominante por hipersensibilidad y resistencias cuantitativas (Arroyo et al., 1996; Boutieux et al., 1996; Caranta y Palloix, 1995; Chaine - Dogimont, 1993; Dogimont et al., 1995; Greenleaf, 1956; Lefebvre et al., 1995; Palloix y Daubeze, 1998). Además; las recombinaciones realizadas entre estas resistencias muestran que las interacciones complementarias entre estos genes de origen diverso pueden ser explotadas a fin de agrandar el espectro de acción de resistencia frente a nuevos patotipos o serotipos. 

## Bibliografía

- ALLISON, R.; JOHNSTON, R E.; DOUGHERTY, WG.  
1986 The nucleotide sequence of the coding region of tobacco etch virus genomic RNA: evidence for the synthesis of a single polyprotein. *Virology*, 152:9-20.
- ARTEAGA, M.L. Y ORTEGA, RG.  
1986 Biological characterization of PVY as isolated from pepper in Spain 6. - In: *Eucarpia Meeting on Genetics and Breeding on Capsicum and Eggplant, Saragossa (SPA)*, 1986-10-21, 22. *Capsicum and Eggplant*:183-188.
- ARROYO, R.; SOTO, MJ; MARTÍNEZ-ZAPALER, JM; PONZ, F.  
1996 Impaired cell to cell movement of potato virus Y pepper plants carrying the Y<sup>a</sup> (pr2<sup>1</sup>) resistance gene. *PMMI*, 9(4): 314-318.
- BARRIOS, EP; MOSOKAR, HI; BLACK LL.  
1971 Inheritance of resistance to tobacco etch and cucumber mosaic viruses in *Capsicum frutescens*. *Phytopathol.*, 61:-p 318.
- BOUTIEX, LS; CUPERTINO, FP; SELVA, C; DUSI, AN;  
MONTE-NESHECH, DC; RAANDULUGT, T; FONSECA, MEN.  
1996 Resistance to potato etch virus Y (pathotype 1-2) in *Capsicum annuum* and *capsicum chinense* is controlled by two independent major genes. *Euphytica*, 87: 53-58.
- BRUNA, ALICIA.  
1995 Virus en el pimiento. *Hortalizas. Virología. IPA «La platina»*. # 77: 22-25.
- BRUNT, AA; KENTEN, RH; PHILLIPS, S.  
1978 Symptomatically distinct strains of pepper vein mottle virus from four West Africa solanaceous crops. *Ann. Appl., Biol.*, 88:115-119.
- CARANTA, C AND PALLOIX, A.  
1995 Both common and specific factors are involved in polygenic resistance of pepper to several potyvirus. *TAG*. 92: 15-20.
- CARANTA, C; PALLOIX, A; GEBRE-SELASSIE, K; LEFEBVRE, V;  
MOURY, B AND DAUBEZE M.  
1996 A complementation of two genes originating from susceptible *Capsicum annuum* lines confers a new and complete resistance to Pepper Veinal Mottle Virus. *The American Phytopathological Society*. 86 (7):739-743.
- CARANTA, C; PALLOIX, A; AND LEFEBVRE, V.  
1997 Polygenic resistance of pepper to potyviruses consists of a combination of isolate specific and broad-spectrum quantitative trait loci. *MPMI*. 10(7):872-878.
- COOK, AA. Y ANDERSON, CW.  
1959 Multiple virus disease resistance in a strain of *Capsicum annuum*. *Phytopathology*, 49: 198-201.
- COOK, AA. Y ANDERSON CW.  
1960 Inheritance of resistance to potato virus Y derived from two strains of *Capsicum annuum*. *Phytopathology*, 50:73-75.
- COOK, AA.  
1961 A mutation for resistance to potato virus Y in pepper. *Phytopathology*, 50:73-75.
- COOK, AA.  
1962 Isolation of a mutant strain of potato Y virus. *Plant Dis. Rep.*, 46:-p 569.
- COOK, AA.  
1963 Genetics of response in pepper to three strains of potato virus Y. *Phytopathology*, 50:73-75.
- COOK, AA.  
1968 Virus disease resistance in some *Capsicum annuum* species from South América. *Plant Dis. Depr.* 52(50): 381-383.
- COOK, AA; OSAKI HJ; ZITTER, TA; BLASQUEZ, CH.  
1976 Florida VR2. A bell pepper with resistances to three virus diseases. *Univ. Florida, Gainesville. Circular* 5- 242:-p 2.
- CHAINE-DOGIMONT, C.  
1993 Etude quantitative de trois systèmes de résistance par hypersensibilité on sequestration aux trois virus principaux infectant le piment (*Capsicum annuum* L). *Institut National Agronomique Paris-Grignon. INRA, Montfavet. France.*-p 172.
- DEPESTRE, T.  
1999 An approach to peppers breeding in Cuba. *Capsicum Newsletter*: 5-8.
- DEOM, CM; MURPHY, JF AND PAGINO, O.  
1997 Inhibition of tobacco etch virus replication in *Capsicum annuum*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*. 10: 917-921.

- DOGIMONT, C; PALLOIX, A; DAUBEZE, A.M; MARCHOUX, G;  
POCHARD, E AND GEBRE-SELASSIE, K.  
1995 Genetics analysis of broad spectrum resistance to potyviruses in haploidiploid progenies of pepper (*Capsicum annuum*) Euphytica (in press).
- DOGIMONT, C; PALLOIX, A; DAUBEZE, A; MARCHOUX, G;  
GEBRE-SELASSIE, K AND POUCHARD, P.  
1996 Genetics of broad spectrum resistance to potyviruses using doubled haploid lines of pepper (*Capsicum annuum* L). Euphytica. 88: 231-239.
- DUMAS DE VAULX, R; CLAMBONNET, D; POUCHARD, E.  
1981 Culture in vitro de piment (*Capsicum annuum* L): Amélioration des taux d'obtention de plantes chez différents génotypes par des traitements à + 35°C. Agronomic, 1: 859-864.
- EDWERTSON, J.R AND CHRISTIE, R.G.  
1997 Viruses infesting peppers and other Solanaceae. Crops. University of Florida-Monograph. 18-I and II,-p 766.
- FERRÁNDIZ, R.P.  
1986 Transmisión del virus del Grabado del Tabaco (TEV) por *Myzus persicae* (Zulzer) en el cultivo del pimiento en Cuba. Tesis para optar por el grado a candidato a Doctor en Ciencias Agrícolas. INIFAT. MINAGRI. -p 151.
- GABORJANYI, R; HORVATHY, K.J. AND KANZINIZE, G.  
1998 Role of viruses in pepper decline in Hungary. Crops University of Florida- Monograph. 18- I and II. -p 150.
- GEBRE - SELASSIE, K; DUMAS DE VAULX, R; MARCHOUX, G;  
POCHARD, E.  
1983 Le virus de la mosaïque du tabac chez le piment. I. apparition en France du pathotype. p 1-2. Agronomie 10: 853-858.
- GEBRE - SELASSIE, K; MARCHOUX, G; DELICOLLE, B; POUCHARD, E.  
1985 Variabilité naturelle des souches du virus Y de la pomme de terre dans les cultures de piment du Sud-est de la France. - In: caractérisation et classification in pathotypes. Agronomie. 5(7): 621-630.
- GIUSEPPE, N.  
1997 Peperone: gli obiettivi del miglioramento genetico. Colture protette. Orticoltura e floricoltura. ANNO XXVI. N°9 Settembre/97: 35-42.
- GOVIER, D. A AND KASSANES, B.  
1974 Evidence that a component other than the virus particle is needed for aphid transmission of potato virus Y. Virology, 57: 285-286.
- GOWDA, K.T.P AND REEDY, H.L.  
1989 Aphid transmitted viruses infecting chili. Current Research. University of Agricultural Science (Bangalore), 18 (5): 71-72.
- GREENLEAF, W.H.  
1956 Inheritance of resistance to tobacco etch virus in *Capsicum frutescens* and in *Capsicum annuum*. Phytopathol., 46: 371-375.
- Greenleaf, W.H.  
1986 Pepper breeding. Breeding Vegetable Crops. Basseh, M.J. (ed), AVI Publishing Company, Inc., Westport, Connecticut, -p 134.
- GRUBE, R.C.; ZHANG, Y.; RADWANSKI, E.R.; PARAN, I.;  
LIVINGSTONE, K.D.; BLANTH, L.R.; KYLEJAHN, M.M.  
1998 Molecular mapping tagging and inheritance of virus resistance loci in *Capsicum*. - In: X<sup>th</sup> Meeting on Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant. Eucarpia, Avignon (France) September: 65-70.
- GRUBE, R.C.; BLANTH, J.R.; ARNEDE, M.; CARANTA, C. AND  
JANH, M.  
2000 Identification and comparative mapping of a dominant potyvirus resistance cluster in *Capsicum*. Theor. Appl. Genet. In press.
- KUHN, C.W.; NUTTER, F.W.; PADGET, G.B.  
1989 Multiple levels of resistance to tobacco etch in pepper. Phytopathol., 79: 814-818.
- KYLE, M.M. AND PALLOIX, A.  
1997 Proposed revision of nomenclature for potyvirus resistance genes in *Capsicum*. Euphytica, 97: 183-188.
- LANE, R.P. ; MC CARTER, S.M.; KUHN, C.W.; DIOM, C.M.  
1997 Dempsey, a Virus and Bacterial Spot Resistant Bell Pepper. Horticultural Science. 32: 333-334.
- LEFEBVRE, V.; DAUBEZE, A.M.; PHALY, T.; BLATES, A. AND  
PALLOIX, A.  
1995 QTLs affecting the partial resistance of perennial (*Capsicum annuum* L) to *Phytophthora capsici*. - In: IX<sup>th</sup> Meeting on Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant. Eucarpia. Budapest, August: 65-70.

- LUIS, M; GIL ORTEGA, R.  
 1983 Natural virus infection in different pepper varieties in Spain. Vth Eucarpia Meeting on Genetics and Breeding of Capsicum and Eggplant. 4-7. July. Plovdiv. 143-147.
- LUIS, M; GIL ORTEGA, R.  
 1986 Biological characterization of PVY as isolated from pepper in Spain. Vth Eucarpia Meeting on Genetics and Breeding of Capsicum and Eggplant. Zaragoza 21-24 October. 183-188.
- MARCHOUX, G; POCHARD, E; CHAMBONET, D; ROUGIER, J.  
 1974 Isolation of two PVY strain in peppers crops in South East France. Reserch for resistance genotypes. In: II Eucarpia Meeting on Genetics and Breeding of Capsicum and Eggplant. 1-4. July, 1983. Budapest: 140-151.
- MARCHOUX, G.; KAAAN, F.; MIGHORI, A.  
 1978 Identification des virus et determination des pathotypes infectant le poivron en Guadeloupe variétés résistantes au virus Y de la pomme de terre. Nouv. Agron. Antilles - Guyane, 4 (3-4): 153-164.
- MARCHOUX, R.; PALLOIX, A.; GEBRE-SELASSIE, K.; CARANTA, C.; LÉGNANI, R. AND DOGIMONT, C.  
 1995 Variabilité du virus Y de la pomme de terre et des potyvirus voisins. Diversité des sources de résistance chez le piment (*Capsicum* sp). Ann. Du tabac-Seita-bergerac-Sect. 2-27: 25-34.
- MINAGRI.  
 1984 Instructivo técnico del pimiento. Ministerio de la Agricultura. Octubre, -p 60.
- MURPHY, J.F.; BLANTH, K.D.; LIVINGSTONE, V.K.; LACKNEY, K. AND JAHN, M.  
 1998 Genetic mapping of the pvr1 locus in Capsicum and evidence that distinct potyvirus resistance loci control responses that differ at the cellular and whole plant level. Molecular Plant Microbe Interactions. 11: 943-951.
- NAGAI, H. AND SMITH, P.G.  
 1968 Reaction of pepper varieties to naturay occurring viruses in California. Plant Disease; Rep. 52 (12): 928-930.
- NAGAI, H. AND COSTA, A.S.  
 1974 Further progrees in breeding pepper varieties for PVY resistance in Sao Paolo, Brasil. -In: genetics and Breeding of Capsicum. Androsfalvy, A. (ed), Budapest, Horticultural Research Institute: 153-155.
- NAGAI, H.  
 1984 Melhoramento genético de pimentro e pimenta, visando a resistencia a viroses. Imforme agropecuario. Belo Horizonte 10 (113): 55-58.
- NAGAI, H.  
 1989 Tomato and pepper production in Brazil. Proc. of the inter. Symposium on integrated management practices. -In: Tomato and pepper production in the tropics. AVRDC. Tainan, Taiwan 88/03/ 21-26: 396-405.
- NELSON, M. R. AND WHECLER, R.E.  
 1978 Biological and serological characterization and separation of potyvirus that infect peppers. Phytopathology, 68: 979-984.
- NUEZ, F.; GIL ORTEGA, R.; COSTA, J.  
 1996 El cultivo de pimientos, chiles y ajíes. Ediciones Mundi-Prensa. -p 607.
- ONG, C.A.; GEORGE, V.; TING, W.P.  
 1979 Etiological investigations on a veinal mottle virus of chilli (*Capsicum annum* L.) newly recorded from Peninsular Malaysea. MARDI Res. Bull, 7: 78-88.
- PALLOIX, A.; DAUBEZE, A.M.; CHAINE, C.; POCHARD, E.  
 1991 Selection pour la resistance aux virus chez le piment. Le selectionneur francais 41:79-90.
- PALLOIX, A.  
 1992 Deseases of pepper and perspectives for genetics control. -In: VIII Meeting on Genetics and Breeding of Capsicum and Eggplant. Eucarpia.Roma (italia) 7-10, September: 65-70.
- PALLOIX, A. AND KYLE, R.  
 1995 Proposal revision of gene nomenclature for potyvirus resistance genes in Crops sp. Capsicum Newsletter 14: 26-29.
- PALLOIX, A. AND DAUBEZE, A.M.  
 1998 Vegetales franco cubanos L' echo de la havane (19): 4-5.
- PALLOIX, A.; DEPESTRE, T.; DAUBEZE, A.M.; LAFORTUNE, D.; NONO WODIN, R.; ELAMIN. ALI ATTINED AND DURANTON, C.  
 1998 Breeding multiresistant belle pepper for intertropical cultivation conditions: The LIRA program. In: -X<sup>th</sup> Meeting on Genetics and Breeding of Capsicum and Eggplant. Eucarpia Avignon (France). September. 65-70.
- PASKO, P.  
 1993 A Study on resistance to potato virus Y (PVY). Tesis de CIHEAM. Zaragoza.

- PASKO, P.; ARTEAGA, M. AND GIL ORTEGA, R.  
1995 A cytoplasmically determined resistance to potato virus Y (PVY) in *Capsicum annuum* L en pimiento Rico Wonder. - In: IX Meeting on genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant Eucarpia. Budapest. August: 168-171.
- POCHARD, E.  
1977 Etude de la resistance aux souches europeennes du virus Y de la pomme de terre (PVY) chez le piment. *Capsicum* 77. Comptes rendus III Congrès Eucarpia Sur la Génétique et la Sélection du Piment, 5-8 Julliet, France: 109-118.
- POCHARD, E.; GEBRE-SELASSIE, K.; MARCHOUX, G.  
1983 Oligogenic resistance to potato virus Y pathotype 1,2 in the line Perennial. *Capsicum*. Newsletter, 2: 137-142.
- PURCIFULL, D.E. AND HIERBERT, E.  
1982 Tobacco etch virus. CMI/AAB descriptions of plant viruses n° 258.
- ROBAGLIA, C.; DURAND - TARDY, M.; BOUDAZIN, G.;  
ASTIER - MANIFACIER, S.; CASSEDELBART.  
1989 Nucleotide sequence of potato virus Y (N strain) genomic RNA . *Ligen. Viral*, 70: 935-947.
- REDDICK, B.B. AND HABERA, L.F.  
2000 New resistance to plant viruses in pepper. -In: The 15<sup>th</sup> National Pepper Conference. Hilton Lafayette and Towers Lafayette, Louisiana. October 1-3: 277-28.
- SIMONS, J.N.  
1960 Factors affecting field spread of potato virus in South Florida. *Phytopathology* 50: 424-428.
- SHUKLA, D.D.; WARD, C.W.  
1989 Structure of potyviruses coat proteins and its applications in the taxonomy of the potyvirus groups. *Adv. Virus Res.*, 36: 273-314.
- SHUKLA, D.D.; THOMAS, J.E.; MCKERN, N.M.; TRACY, S.L.  
AND WARD, C.W.  
1988 Coat protein of potyviruses 4. Comparison of biological properties, serological relationships and coat protein amino acid sequences of four strains of potato virus Y. *Arch. Virol*, 102: 207-219.
- SMITH, I.M.  
1974 Resistance to the tobacco etch virus in peppers. -In: II Meeting on Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant. Eucarpia. Budapest, 1-4, July: 127-135.
- TALEKAR, N.S. AND BERKE, T.  
1998 Breeding for pest resistance/ tolerance in pepper. -In: X<sup>th</sup> Meeting on Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant. Eucarpia. Avignon (France): 165-168.
- THOMAS, L.E.; PERSLEY, D.M.; McGRATH, D.J.; HIBBERD, A.M.  
1983 Virus diseases of tomato and pepper in Queensland and some aspects of their control. Proc. of the intern. Symposium on integrated management practices. AVRDC. Tainan. Taiwan 88/03/21-26. Tomato and pepper production in the tropics; 249-259.
- TODORA, I.G.  
1968 Viroses y falso orobanshe en tabaco. *Ciencias de la agricultura*. N°2: 66-76.
- VON DER, P.A. AND NAGAI, H.  
1973 Resistencia del pimiento (*Capsicum* spp) a estirpes predominantes del virus Y de la papa en Buenos Aires, en el norte de Argentina y en el Centro Sur de Brasil. -En: *Revista de Investigaciones Agropecuarias*. INTA. Serie 4 Patología Vegetal X (2): 109-116.
- YOON, J.Y.; GREEN, S.K.; TSCHAUZ, A.T.; TSOU, S.C.S.;  
CHANG, L.C.  
1989 Pepper improvement for tropics problems and the AVRDC. Approach. Proc. of the intern. Symposium on integrated management practices. AVRDC. Tainan, Taiwan 88/03/21-26. Tomato and pepper production in the tropics; 86-98.
- ZITTER, T.A.  
1972 Naturally occurring pepper virus stains in south Florida. *Plant Des. Rep.*, 56 (7): 586-590.

Yaritza Rodríguez Llanes, Tomás Depestre  
Manso y María R. Vázquez Camero.  
Instituto de Investigaciones Hortícolas  
"Liliana Dimitrova"

Anexo 1



Anexo 2



MOSAICO CON «VENAS BANDEADAS»



MOSAICO Y DISTORSIÓN EN LAS HOJAS Y UN VERDE AMARILLENTO EN LAS VENAS BANDEADAS

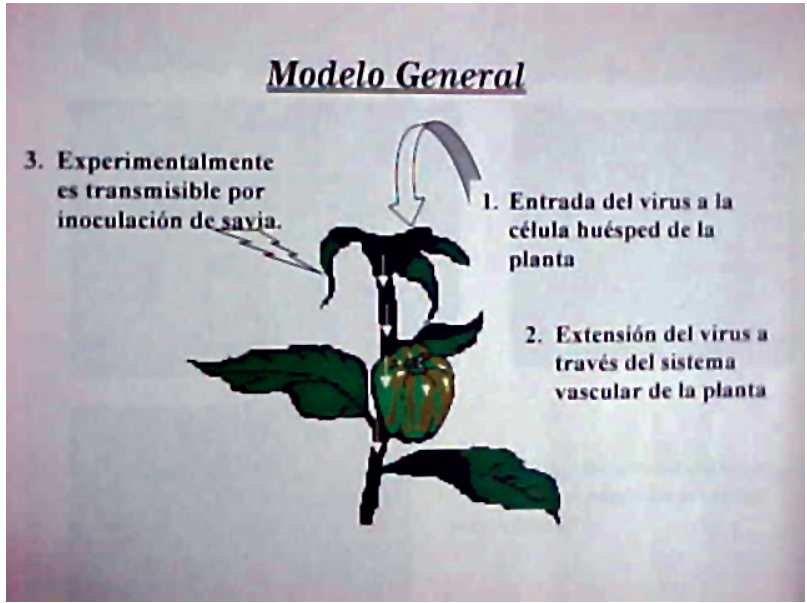


REACCIÓN NECRÓTICA



PLANTACIÓN AFECTADA SEMANAS DESPUÉS DE LA INFECCIÓN POR EL VIRUS

Anexo 3



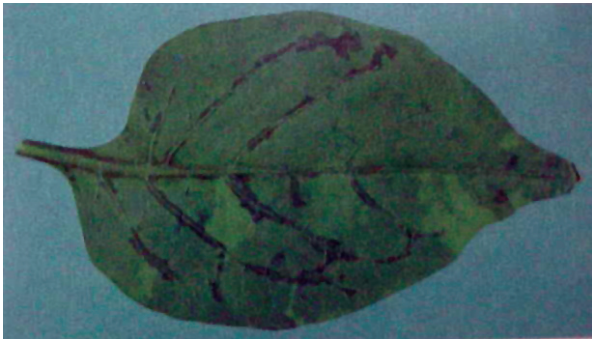
Anexo 4



1)



2)



3)



DESARROLLO DE ZONAS AMARILLAS EN LAS HOJAS

1, 2 Y 3. MOSAICO Y DISTORSIÓN EN LAS HOJAS Y UN VERDE MORADO EN LAS VENAS